



**HAL**  
open science

# Analyse statistique de configurations méiotiques dans le cas de triploïdes

Jean-Marc Azaïs, Jean-Baptiste Denis, Gérard Douaire

► **To cite this version:**

Jean-Marc Azaïs, Jean-Baptiste Denis, Gérard Douaire. Analyse statistique de configurations méiotiques dans le cas de triploïdes. *Agronomie*, 1982, 2 (3), pp.273-280. hal-00884381

**HAL Id: hal-00884381**

**<https://hal.science/hal-00884381>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Analyse statistique de configurations méiotiques dans le cas de triploïdes

Jean-Marc AZAÏS (\*), Jean-Baptiste DENIS (\*) & Gérard DOUAIRE (\*\*)

(\*) I.N.R.A., Laboratoire de Biométrie, Centre de Recherches agronomiques, Route de Saint-Cyr, F 78000 Versailles.

(\*\*) Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Chaire de Mathématiques appliquées, 65, rue de Saint-Brieuc, F 35042 Rennes.

## RÉSUMÉ

Méiose,  
Chromosome,  
Chiasma,  
Maximum de vraisemblance,  
Estimation,  
Triploïde.

Reprenant une modélisation utilisée en particulier par DRISCOLL *et al.* (1980), nous dégagons les différentes hypothèses probabilistes qu'elle suppose. Nous discutons de l'estimabilité des paramètres du modèle le plus général que permet l'observation microscopique. Nous proposons une estimation différente des paramètres, celle du maximum de vraisemblance, aux qualités statistiques supérieures. D'autre part, cette méthode dispense des variances asymptotiques des estimateurs, on peut donc en déduire des intervalles de confiance et discuter du nombre de cellules à observer pour obtenir une précision désirée.

## SUMMARY

Meiosis,  
Chromosome,  
Chiasma,  
Maximum likelihood,  
Estimation,  
Triploid.

*Statistical analysis of meiotic chromosome configurations in triploids*

The different hypotheses underlying the model of DRISCOLL *et al.* (1980) are presented. The estimability of the parameters in the most general model allowed by microscopic observation is discussed. A new parameter estimate, with better statistical properties, is proposed: the maximum likelihood estimate. The asymptotic variances of the estimators are derived and can be used to provide confidence intervals and to determine the number of cells to be observed in order to reach a given precision.

## I. INTRODUCTION

Au stade métaphase I de la méiose (métaphase de la première division cellulaire), les chromosomes sont condensés à leur maximum, bien visibles dans le plan équatorial, et sont associés en figures méiotiques particulières, résultant de la terminalisation de chiasmas, conséquences physiques des « crossing-over ». L'apparition des chiasmas est un événement aléatoire qui dépend de nombreux facteurs dont la composition génomique de l'individu ; celle-ci peut être étudiée à l'aide des configurations méiotiques : c'est l'analyse génomique.

Nous nous proposons d'aborder cette étude d'un point de vue statistique, en reprenant les travaux publiés sur ce sujet dans le cas des hybrides triploïdes du genre *Triticum* par DRISCOLL *et al.* (1979), DRISCOLL (1979), DRISCOLL *et al.* (1980), KIMBER *et al.* (1981), ALONSO & KIMBER (1981), ESPINASSE (1982).

Sur la base des mêmes hypothèses, que nous explicitons, nous envisageons des extensions du modèle dont nous montrons les limites. Nous proposons une autre méthode d'estimation qui nous permet de calculer des intervalles de confiance. Finalement, nous appliquons cette méthode aux données publiées par les auteurs précités et nous discutons du nombre nécessaire de cellules observées.

## II. PRÉSENTATION DU PROBLÈME

Chez les êtres vivants à reproduction sexuée, les cellules somatiques d'un individu possèdent deux jeux de  $n$  chromosomes, l'un vient du père et l'autre de la mère ; les chromosomes sont homologues deux à deux. Par exemple, chez le blé tendre, *Triticum aestivum* (L.) Thell ssp *vulgare* M. K.,  $n$  vaut 21. Ces 21 paires de chromosomes se répartissent en 3 génomes (A, B et D) et en 7 groupes d'homéologie (SEARS, 1958). Cette structure en 7 groupes d'homéologie s'étend à d'autres espèces de la tribu des triticeées ; 7 est le nombre de base que nous noterons  $b$  (pour le différencier de  $x$ , paramètre du modèle ALONSO-KIMBER). Nous nous intéresserons essentiellement aux hybrides triploïdes des triticeées, mais la méthode peut être appliquée à tous les triploïdes qui justifient des mêmes hypothèses.

En général, chaque chromosome comprend deux bras ni symétriques, ni identiques, situés de part et d'autre du centromère ; nous les nommerons droit et gauche, sans que cela implique une quelconque latéralisation. Les liaisons observées au microscope (chiasmas) ne peuvent se faire qu'entre bras gauches (ou entre bras droits) de chromosomes du même groupe d'homéologie. On considérera qu'un bras ne peut intervenir que dans une liaison. L'identification du groupe d'homéologie du chromosome ainsi que la



IV. MODÈLES PROBABILISTES

A. Modèle général

Comme dans la figure 2, nous distinguerons *a priori* les 3 chromosomes d'un triplet en les notant A, B, C. Les 3 hypothèses (H<sub>1</sub>, H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>) d'indépendance et d'identité de distribution font que la paramétrisation peut être faite au niveau d'un côté de triplet (ensemble des bras gauches ou des bras droits). La figure 1 donne la description des 4 événements possibles et les probabilités que nous leur attachons.

Du fait de H<sub>3</sub>, nous déduisons des figures 1 et 2 les probabilités respectives des 16 cas élémentaires de configuration d'un triplet (fig. 3), puis celle des 4 cas que l'on peut distinguer à l'observation (tabl. 1). L'interprétation des paramètres est immédiate : r (resp. s, t) est la probabilité que les bras gauches (droits) de A et de B (resp de B et de C, de C et de A) soient liés.

Le paramètre c de ALONSO et KIMBER s'exprime comme :  $c = r + s + t$  (probabilité d'une liaison, car les liaisons A—B, B—C, C—A sont des événements incompatibles, d'après H<sub>0</sub>).

B. Modèles particuliers

1. Si l'on suppose que C est très proche de A (autrement dit A et C sont « homologues »), alors la liaison AB et la liaison BC sont des événements équivalents, donc de même probabilité :  $r = s$ . Sous l'hypothèse supplémentaire que les liaisons homologues sont plus fréquentes que les liaisons homéologues, on imposera encore  $r < t$ . Les probabilités de ce modèle sont dans le tableau 1.

Pour le modèle 2:1 d'ALONSO & KIMBER qui lui correspond, c, est égal à  $2r + t$  et garde le même sens de probabilité d'une liaison ; x, qu'ils dénomment affinité relative entre les génomes les plus proches, vaut  $\frac{t}{r+t}$  et s'interprète difficilement en terme de probabilité.

2. Si l'on suppose de plus que B est identique à A (autrement dit les 3 chromosomes d'un triplet sont « homologues »), il nous faut poser  $t = r$ . Les probabilités de ce modèle sont aussi dans le tableau 1.

La correspondance avec le modèle 3:0 d'ALONSO & KIMBER (1981) est :

$$c = 3r \text{ et } x = \frac{1}{2}.$$

3. En fait, on peut très bien imaginer 3 génomes, A, B, C

$r^2$ (II), I	$rs$ III	$rt$ III	$r(1-r-s-t)$ (III), I
$rs$ III	$s^2$ (II), I	$st$ III	$s(1-r-s-t)$ (III), I
$rt$ III	$st$ III	$t^2$ (II), I	$t(1-r-s-t)$ (III), I
$r(1-r-s-t)$ (III), I	$s(1-r-s-t)$ (III), I	$t(1-r-s-t)$ (III), I	$(1-r-s-t)^2$ 3 I

Figure 3

Probabilités élémentaires pour chaque configuration.

en colonne : les liaisons sur les bras droits  
en ligne : les liaisons sur les bras gauches  
à l'intersection : probabilité de la configuration.

As for figure 2, but the intersection shows the symbol of the configuration and its probability.

distincts, mais équivalents, i.e. que les probabilités des 3 liaisons A—B, B—C et C—A sont égales, situation indiscernable de AAA. De même, AAB est identique à ABC ou A—B et A—C ont même probabilité. Dans la suite de notre exposé, nous assimilerons, pour la facilité, les équiprobabilités à des identités de génomes.

Pour chacun des modèles, les hypothèses H<sub>1</sub> et H<sub>2</sub> conduisent à une distribution multinomiale des configurations des triplets ; si N est le nombre de cellules observées, elle est de taille  $bN$ . Les probabilités de cette multinomiale sont définies dans le tableau 1 par  $p_1, p_2, p_3$  et  $p_4$ . De manière cohérente, nous noterons :

- $n_1 =$  nombre de triplets (II) et I
- $n_2 =$  " " " III
- $n_3 =$  " " " (III) et I
- $n_4 =$  " " " 3 I

TABEAU 1

Probabilités des configurations chromosomiques pour les différents modèles.  
Chromosome configuration probabilities for the different models.

	Modèle général (ABC)	Modèles particuliers (AAB)	(AAA)
$P(\text{(II) et I}) = p_1$	$r^2 + s^2 + t^2$	$2r^2 + t^2$	$3r^2$
$P(\text{III}) = p_2$	$2(rs + st + tr)$	$2r(r + 2t)$	$6r^2$
$P(\text{(III) et I}) = p_3$	$2(1 - r - s - t)(r + s + t)$	$2(1 - 2r - t)(2r + t)$	$6(1 - 3r)r$
$P(3I) = p_4$	$(1 - r - s - t)^2$	$(1 - 2r - t)^2$	$(1 - 3r)^2$
Contraintes	$0 < r$ $0 < s$ $0 < t$ $0 < 1 - r - s - t$	$0 < r < t$ $0 < 1 - 2r - t$	$0 < 3r < 1$

V. ESTIMATION

Nous allons montrer que les données observées ne permettent pas d'estimer le modèle général, mais seulement les 2 modèles particuliers. Ensuite, nous changerons de paramétrisation pour couvrir de manière unique les modèles estimables ; cette paramétrisation est très proche de celle d'ALONSO & KIMBER (1981). Enfin, nous donnerons les estimateurs du maximum de vraisemblance et leurs variances asymptotiques qui permettront de proposer des intervalles de confiance.

Le modèle général dépend des 3 paramètres  $r, s$  et  $t$ , et nous disposons de 3 valeurs indépendantes  $n_1, n_2$  et  $n_3$  (car  $n_4 = bN - n_1 - n_2 - n_3$ ) pour les estimer. Cependant, les paramètres de la multinomiale ne dépendent que des 2 fonctions  $u$  et  $v$  de  $r, s$  et  $t$ .

$$u = r^2 + s^2 + t^2, v = r + s + t \text{ et}$$

$$p_1 = u$$

$$p_2 = v^2 - u$$

$$p_3 = 2(1 - v)v$$

$$p_4 = (1 - v)^2$$

Il est donc impossible d'estimer autre chose que des fonctions de  $u$  et de  $v$  ; les 3 paramètres  $r, s$ , et  $t$  sont indéterminés. En revanche, les paramètres des modèles particuliers (AAB) et, *a fortiori*, (AAA) sont estimables ; aussi sommes-nous obligés de restreindre nos ambitions à un ensemble de paramètres comportant une contrainte. Nous choisissons  $r = s$  pour nous mettre dans le cadre des modèles particuliers.

Remarquons dès à présent ce que cette contrainte implique. Si nous traduisons graphiquement nos modèles par des triangles dont les sommets sont les 3 chromosomes et les longueurs des côtés, les valeurs d'une fonction inverse des probabilités de leurs liaisons (fig. 4), nous nous restreignons au cas des triangles isocèles. D'autre part, il faut observer que si nous connaissions  $u$  et  $v$ , alors  $r, s$ , et  $t$  seraient donnés par :

$$\left. \begin{aligned} r + s + t &= v & (\alpha) \\ r^2 + s^2 + t^2 &= u & (\beta) \\ r &= s & (\gamma) \end{aligned} \right\} (1)$$

Le système (1) nous donne 2 solutions qui sont les 2 points intersection du plan  $(\alpha)$ , de la sphère  $(\beta)$  et du plan  $(\gamma)$  dans l'espace  $(r, s, t)$  de la figure 5. Ces 2 points sont les correspondants des modèles AAB et A-B-C, les 2 triangles isocèles de la figure 4, que nous ne saurons distinguer sans informations cytogénétiques supplémentaires. Néanmoins, il est important de souligner le fait, car un ajustement correct à un modèle AAB peut aussi bien indiquer que les 3 chromosomes sont distincts, mais aussi qu'il y en a un en position intermédiaire entre les 2 autres !

Pour dériver les équations du maximum de vraisemblance, nous allons changer de paramètres dans le but d'assurer une interprétation intuitive des paramètres et l'indépendance asymptotique des estimateurs. Nous passons donc de  $r, s, t$  avec ( $r = s$ ) à :

$$c = r + s + t$$

$$d = \frac{t}{r + s + t}$$

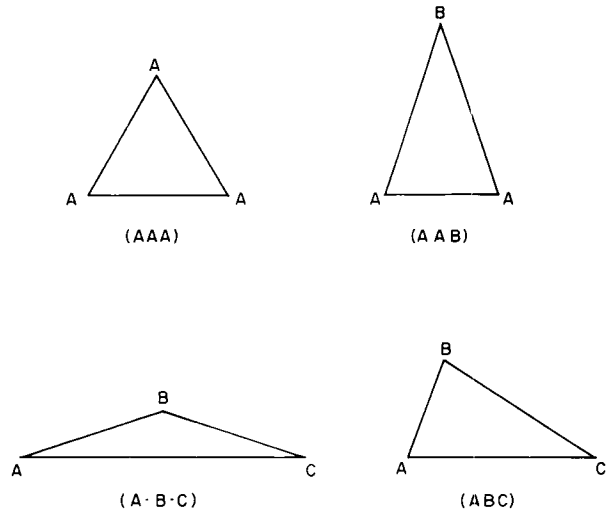


Figure 4  
Schématisation en terme de distances des différentes situations de 3 chromosomes.  
Representation, by means of distances, of the relative positions of 3 chromosomes.

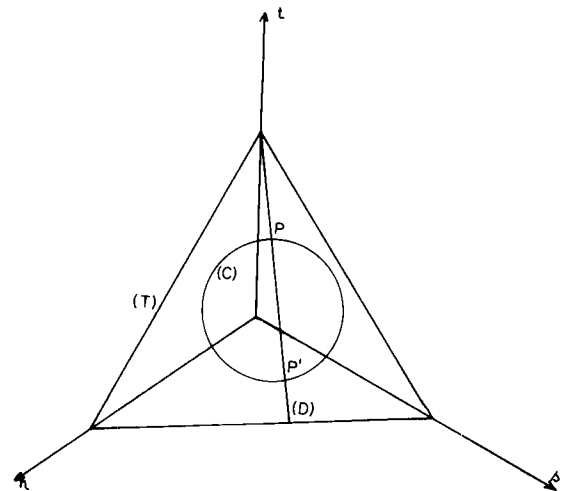


Figure 5  
Représentation géométrique du système (1).

- (T) correspond à  $(\alpha)$
- (D) correspond à  $(\alpha) \cap (\gamma)$
- (C) correspond à  $(\alpha) \cap (\beta)$
- P correspond au modèle AAB
- P' correspond au modèle A-B-C.

Geometric representation of system (1).

- (T) corresponds to  $(\alpha)$
- (D) corresponds to  $(\alpha) \cap (\gamma)$
- (C) corresponds to  $(\alpha) \cap (\beta)$
- P corresponds to model AAB
- P' corresponds to model A-B-C.

$c$  est toujours la probabilité d'une liaison d'un côté d'un triplet ;  $d$  est la probabilité conditionnelle que la liaison soit la liaison homologue pour le modèle AAB ( $d > \frac{1}{3}$ ) ou extrême pour le modèle A-B-C ( $d < \frac{1}{3}$ ). Le tableau 2 donne les probabilités dans cette nouvelle paramétrisation. Le  $x$  de la paramétrisation de KIMBER vaut  $2d/(d + 1)$ .

TABLEAU 2  
Paramétrisation des 2 modèles estimables.  
Parameters of the two estimable models.

	Modèles AAB ou A-B-C	Modèle AAA
$P_1(\text{II})$ et 1)	$\frac{c^2}{2}(3d^2 - 2d + 1)$	$\frac{c^2}{3}$
$P_2(\text{III})$	$\frac{c^2}{2}(1-d)(1+3d)$	$\frac{2c^2}{3}$
$P_3(\text{III})$ et 1)	$2c(1-c)$	$2c(1-c)$
$P_3(3I)$	$(1-c)^2$	$(1-c)^2$
Contraintes	$0 < c < 1$ $0 < d < 1$	$0 < c < 1$

**A. Estimation du maximum de vraisemblance**

Avec les notations précédemment définies, le modèle multinomial fournit comme logarithme de la vraisemblance, à une constante additive près :

$$\mathcal{L}(c, d) = (2n_4 + n_3) \log(1 - c) + (n_3 + 2n_2 + 2n_1) \log c + n_1 \log(3d^2 - 2d + 1) + n_2 \log(1 - d) + n_2 \log(3d + 1).$$

L'annulation des dérivées conduit au système :

$$\left. \begin{aligned} \hat{c} &= \frac{2n_1 + 2n_2 + n_3}{2(n_1 + n_2 + n_3 + n_4)} \\ (1 - 3\hat{d}) \left[ \frac{n_2}{(1 - \hat{d})(3\hat{d} + 1)} - \frac{n_1}{3\hat{d}^2 - 2\hat{d} + 1} \right] &= 0 \end{aligned} \right\} (2)$$

si  $\hat{d} \neq 1$ .

Éliminons immédiatement le problème dû à la valeur  $\hat{d} = 1$ . Cette hypothèse n'est envisageable que si  $n_2 = 0$  (cf. (1)) et, dans ce cas, l'estimation  $\hat{d}_3$  que nous donnons plus loin donne  $\hat{d}_3 = 1$ . La formule  $\hat{d}_3$  peut donc être utilisée de manière générale.

Le système (2) donne 3 valeurs éventuelles pour  $\hat{d}$ .

$$\hat{d}_1 = \frac{1}{3}$$

qui correspond au modèle A A A

$$\hat{d}_2 = \frac{1}{3} \left[ 1 - \sqrt{\frac{2(2n_1 - n_2)}{n_1 + n_2}} \right]$$

qui correspond au modèle A-B-C

$$\hat{d}_3 = \frac{1}{3} \left[ 1 + \sqrt{\frac{2(2n_2 - n_1)}{n_1 + n_2}} \right]$$

qui correspond au modèle A A B

Des valeurs possibles, on retient comme estimateur  $\hat{d}$  de  $d$  celle qui maximise la vraisemblance. Lorsque des solutions  $\hat{d}_2$  ou  $\hat{d}_3$  existent, la vraisemblance calculée pour  $\hat{d}_1$  est toujours plus faible que celle calculée pour  $\hat{d}_2$  ou  $\hat{d}_3$ . D'autre part, les vraisemblances calculées pour  $\hat{d}_2$  et  $\hat{d}_3$  sont égales, si bien que le choix entre  $\hat{d}_2$  et  $\hat{d}_3$  ne peut être trouvé dans le calcul de la vraisemblance.

On obtient ainsi les estimateurs suivants :

si  $2n_1 < n_2$   $\hat{d} = \hat{d}_1$  car  $\hat{d}_2$  et  $\hat{d}_3$  ne conduiraient pas à des valeurs réelles,

si  $n_1 < n_2 < 2n_1$   $\hat{d} = \hat{d}_2$  ou  $\hat{d}_3$ ,

si  $n_2 < n_1$   $\hat{d} = \hat{d}_3$  car  $\hat{d}_2$  conduirait à une valeur négative.

Notre procédure d'estimation détermine donc le sous-modèle retenu (AAA, AAB, ou A-B-C, AAB). Pour apprécier la validité de ce choix, on doit examiner l'intervalle de confiance autour de  $\hat{d}$ .

**B. Variance asymptotique des estimateurs**

C'est une des propriétés de la méthode du maximum de vraisemblance que de conduire à des valeurs approchées des variances asymptotiques. Du fait de la paramétrisation retenue, nos 2 estimateurs sont asymptotiquement indépendants. Leurs variances sont :

$$\left. \begin{aligned} \text{var}(\hat{c}) &= \left[ \frac{2n_1 + 2n_2 + n_3}{c^2} + \frac{2n_4 + n_3}{(1-c)^2} \right]^{-1} \\ \text{var}(\hat{d}) &= \left[ \frac{18d^2 - 12d - 2}{(3d^2 - 2d + 1)^2} n_1 + \frac{n_2}{(1-d)^2} + \frac{9n_2}{(3d + 1)^2} \right]^{-1} \end{aligned} \right\} (4)$$

qui sont approchées en remplaçant  $c$  et  $d$  par  $\hat{c}$  et  $\hat{d}$ . Comme de plus les estimateurs du maximum de vraisemblance sont asymptotiquement gaussiens, on peut utiliser ces variances pour construire des intervalles de confiance. Par exemple, au niveau 5 p. 100, on emploiera :

$$\left. \begin{aligned} c &\in \hat{c} \pm 1,96\sqrt{\text{var}(\hat{c})} \\ d &\in \hat{d} \pm 1,96\sqrt{\text{var}(\hat{d})} \end{aligned} \right\} (5)$$

*Remarques :*

— On retrouve pour  $c$  la variance d'une probabilité estimée d'une binomiale, ce qui est tout à fait logique, étant donné les hypothèses utilisées :

$$\text{var}(\hat{c}) = \frac{\hat{c}(1 - \hat{c})}{2(n_1 + n_2 + n_3 + n_4)}$$

— Si on considère le nombre de cellules observées fixé,  $\hat{d}$  et  $\text{var}(\hat{d})$  ne dépendent que du nombre de bivalents fermés et de trivalents ( $n_1$  et  $n_2$ ).

— L'intervalle de confiance peut servir à renforcer ou à affaiblir l'hypothèse faite sur le modèle par  $\hat{d}$  ; il permet également une comparaison statistique d'hybrides différents.

VI. APPLICATION AUX DONNÉES D'ALONSO ET KIMBER

**A. Estimations de  $c$  et  $d$  (ou  $x$ )**

Pour  $c$ , notre estimateur est le même que celui d'ALONSO et KIMBER, les estimations sont donc identiques, aucun autre commentaire n'est à faire, sinon que nous démontrons que leur estimateur est celui du maximum de vraisemblance. Quant au paramètre du modèle [ $d$  pour nous,  $x$  pour eux, avec  $x = 2d/(1 + d)$ ], nous les comparerons dans la figure 6 sur les 24 lots de données qu'ils ont traités. On constate que si pour  $x > 0,90$ , il est difficile d'affirmer une différence, toutes les autres valeurs à part (0,5 ; 0,5) sont au-dessous de la première bissectrice, c'est-à-dire qu'ils sous-estiment  $x$  par rapport à nous. Pour les valeurs les plus différentes (0,683 ; 0,500), en supposant seulement 20 cellules observées et en prenant l'intervalle de confiance à 1 p. 100 (donc très large), elles sont déclarées différentes. Il semble donc qu'il y ait là une divergence à confirmer sur un plus grand nombre de données.

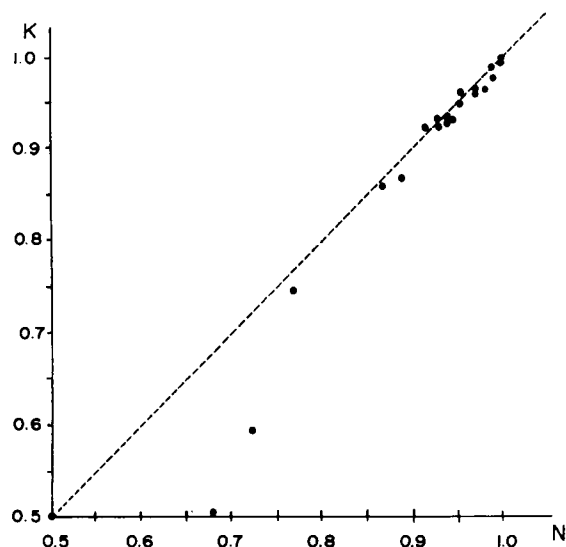


Figure 6

Estimation de  $x$  par la méthode d'ALONSO et de KIMBER en ordonnées; par la méthode du maximum de vraisemblance en abscisses. Il y a 24 points, dont 2 en (1, 1) et 4 en (1/2, 1/2).

ALONSO and KIMBER's versus maximum likelihood estimation. 24 points are present, including 2 at (1, 1) and 4 at (1/2, 1/2).

## B. Intervalle de confiance, nombre de cellules à observer pour obtenir une précision donnée

### 1. Paramètre $c$

Comme il a déjà été observé, cette estimation se ramène à celle d'un paramètre de binomiale de taille  $2bN$  ou  $N$  est le nombre de cellules observées et  $b$  le nombre de base. En conséquence, à 5 p. 100, la longueur de l'intervalle de confiance est donné par

$$I_c = 3,92 \sqrt{\frac{c(1-c)}{2Nb}}$$

Au cas le plus défavorable ( $c = 0,5$ ), cette formule se réduit à  $I_c = \frac{1,386}{\sqrt{Nb}}$ ; à titre indicatif, le tableau 3 donne cette longueur pour les valeurs de  $N = 10(10)60, 80(20)200$  et  $b = 7$  (blé, seigle...).

TABLEAU 3

Intervalle de confiance maximal ( $c = 0,5$ ) et moyen ( $c = 0,75$  ou  $c = 0,25$ ) en fonction du nombre de cellules pour un nombre de chromosomes de base  $b = 7$ .

Maximal ( $c = 0,5$ ) and medium (0.75 or 0.25) confidence intervals related to the number of cells ( $b = 7$ ).

N	$I_c$ max.	$I_c$ moyen
10	0,166	0,143
20	0,117	0,101
30	0,096	0,083
40	0,083	0,072
50	0,074	0,064
60	0,068	0,059
80	0,059	0,051
100	0,052	0,045
120	0,048	0,041
140	0,044	0,038
160	0,041	0,036
180	0,039	0,034
200	0,037	0,032

Ce tableau montre que si on veut distinguer des valeurs de  $c$  assez proches, il faut un nombre élevé de cellules.  $N = 40$  paraît un minimum;  $N = 100$  donne une précision respectable.

### 2. Paramètre $d$

La complexité de la formule de  $\widehat{\text{var}}(\hat{d})$  ne permet pas de tirer des conclusions aussi générales que pour  $c$ . La figure 7 donne sur les données d'ALONSO & KIMBER l'intervalle de confiance à 5 p. 100 en supposant 100 cellules observées. On y voit la variabilité de celui-ci. Il atteint, pour de faibles valeurs de  $d$ , des valeurs très élevées, en particulier pour  $d = 1/3$ . Dans ces conditions, si on n'a aucun *a priori* sur la valeur de  $d$ , il paraît convenable d'envisager un minimum de 100 cellules.

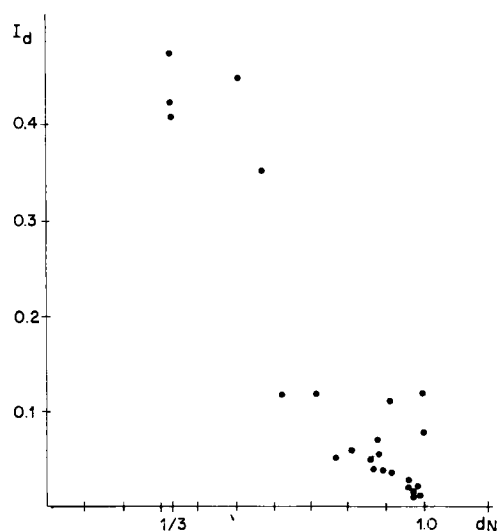


Figure 7

Intervalle de confiance à 5% du paramètre  $d$  (ordonnées) en fonction de  $d$  (abscisses). On a supposé 100 cellules observées.

5% confidence intervals for parameter  $d$  related to  $\hat{d}$ . 100 cells assumed to be observed.

## VII. CONCLUSION

Un point important que nous avons mis en évidence est que le modèle estimé « AAB » peut aussi bien être un modèle « A-B-C », c'est-à-dire que les 3 chromosomes sont distincts, mais qu'un se trouve en position intermédiaire.

L'estimation par le maximum de vraisemblance — méthode statistique efficace — nous a permis de proposer une alternative à l'analyse d'ALONSO & KIMBER (1981). Elle ne diffère que pour l'estimation de second paramètre  $d$  (ou  $x$ ). Mais elle permet surtout de déterminer des intervalles de confiance des paramètres, ce qui nous paraît un argument décisif en sa faveur. Des sous-programmes Fortran et des modules Hewlett Packard réalisant les calculs d'estimations et de bornes d'intervalle de confiance à 5 p. 100 et 1 p. 100, ainsi que le calcul des fréquences espérées sont disponibles sur simple demande auprès des auteurs.

Reçu le 15 juillet 1981.

Accepté le 13 novembre 1981.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements à Mesdames Y. CAUDERON et F. DOSBA qui nous ont introduits dans les méandres de la cytogénétique. Notre gratitude amicale est égale-

ment dirigée vers Anne ESPINASSE, qui, par des discussions prolongées, nous a fait profiter de l'expérience et des connaissances acquises auprès du professeur G. KIMBER.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

**Alonso L. C., Kimber G.,** 1981. The analysis of meiosis in hybrids II triploid hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23** (2), 221-234.

**Driscoll C. J.,** 1979. Mathematical comparison of homologous chromosome configurations and the mode of action of the genes regulating pairing in wheat. *Genetics*, **92**, 947-951.

**Driscoll C. J., Bielig L. M., Darvey N. L.,** 1979. An analysis of frequencies of chromosome configurations in wheat and wheat hybrids. *Genetics*, **91**, 755-767.

**Driscoll C. J., Gordon G. H., Kimber G.,** 1980. Mathematics of chromosome pairing. *Genetics*, **95**, 159-169.

**Espinasse A.,** 1982. Présentation rapide de la méthode d'analyse de la méiose développée par G. KIMBER et collaborateurs. *Agronomie*, **2**, 3.

**Kimber G., Alonso L. C., Sallee P. J.,** 1981. The analysis of meiosis in hybrids I aneuploid hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23**, 209-219.

**Kimber G., Hulse M. M.,** 1978. The analysis of chromosome pairing in hybrids and the evolution of wheat. *Proc. 5th int. Wheat Genet. Symp.*, New Delhi, 63-72.

**Sallee P. J., Kimber G.,** 1978. An analysis of the pairing of wheat telocentric chromosomes. *Proc. 5th int. Wheat Genet. Symp.*, New Delhi, 408-419.

**Sears E. R.,** 1958. The aneuploids of common wheat. *Proc. 1st int. Wheat Genet. Symp.*, Winnipeg, 221-229.