



HAL
open science

**RÔLE DE L'INTENSITÉ D'UNE SÉLECTION
ARTIFICIELLE EN PRÉSENCE DE GÈNES A EFFET
INDIVIDUEL IMPORTANT OU NON II.-
SÉLECTION PAR FAMILLES, MODÈLE
DÉTERMINISTE**

P. Mérat

► **To cite this version:**

P. Mérat. RÔLE DE L'INTENSITÉ D'UNE SÉLECTION ARTIFICIELLE EN PRÉSENCE DE GÈNES A EFFET INDIVIDUEL IMPORTANT OU NON II.- SÉLECTION PAR FAMILLES, MODÈLE DÉTERMINISTE. *Annales de génétique et de sélection animale*, 1970, 2 (4), pp.429-447. hal-00892411

HAL Id: hal-00892411

<https://hal.science/hal-00892411>

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.

RÔLE DE L'INTENSITÉ D'UNE SÉLECTION ARTIFICIELLE EN PRÉSENCE DE GÈNES A EFFET INDIVIDUEL IMPORTANT OU NON

II. — SÉLECTION PAR FAMILLES, MODÈLE DÉTERMINISTE

P. MÉRAT

*Station centrale de Génétique animale,
Centre national de Recherches zootechniques, 78-Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Dans une sélection sur la performance moyenne de familles de frères-sœurs (« sib-test ») ou à partir d'un test de descendance (progeny-test) pour un locus à deux allèles avec « over-dominance », la fréquence d'équilibre n'est pratiquement fonction de l'intensité de sélection que pour un gène à effet « important ». Ceci est analogue à la sélection individuelle. Dans le cas d'un gène « majeur », on pourrait même envisager, avec certaines fréquences de départ et certaines intensités de sélection extrêmes, la fixation ultime d'un allèle. Cependant ce rôle de l'intensité de sélection paraît en général assez limité.

En sélection récurrente, on peut prévoir, dans une population soumise à la sélection, la fixation de l'un ou l'autre allèle suivant que la fréquence de A dans l'autre population est inférieure ou supérieure à une valeur limite, indépendante de l'intensité de sélection pour un gène à « petit effet », mais non totalement pour un gène « majeur ». Dans ce dernier cas, il est possible, parfois, qu'un polymorphisme tende à se maintenir.

La possibilité de certaines oscillations des fréquences alléliques en « progeny-test » est suggérée.

Enfin, les fréquences d'équilibre, lorsqu'elles existent, ne sont pratiquement tributaires des différences dans la sélection « résiduelle » suivant le génotype au locus A que lorsque ce dernier a un effet important.

INTRODUCTION

Dans un premier article (MÉRAT, 1969), nous avons comparé l'effet de l'intensité de sélection suivant l'importance des différences entre génotypes à un locus dans le cas d'un choix individuel avec « troncature », relatif à un caractère quantitatif.

Nous étendrons ici cette investigation à des modes de choix des reproducteurs par familles : sélection familiale intra-souche (« progeny-test » ou « sib-test ») ou sélection récurrente sur l'aptitude au croisement. Cette fois, la sélection a lieu encore avec troncature, mais sur des familles entières, caractérisées par leur moyenne observée.

Peu d'études de ce genre existent à notre connaissance. VAN DER VEEN (1960) indique certains résultats relatifs à une sélection par « progeny-test », sans faire entrer en ligne de compte la variance « résiduelle » due à des causes autres que le locus envisagé. VAN ALBADA (1964) examine le cas de la sélection récurrente pour un gène dont l'effet individuel est petit.

Nous nous limiterons au cas d'une population nombreuse (modèle déterministe) d'un organisme diploïde à reproduction sexuée, avec non-recouvrement des générations dans le temps et appariement au hasard des reproducteurs des deux sexes.

Nous supposons qu'en dehors de l'effet du ou des loci étudiés, les distributions « résiduelles » pour le caractère en question sont normales et de même variance ⁽¹⁾, et considérerons principalement le cas le plus courant susceptible de conduire à un équilibre polymorphique, celui d'un locus avec « overdominance » ou supériorité de l'hétérozygote sur les homozygotes.

I. — SÉLECTION INTRA-POPULATION PAR TEST SUR LA DESCENDANCE (« PROGENY-TEST »)

Un reproducteur d'un sexe est alors choisi d'après sa descendance avec des représentants de l'autre sexe pris au hasard. Soit p la fréquence de l'allèle A à la génération où sont choisis les reproducteurs. Nous examinerons deux situations : celle d'un locus autosomal à deux allèles avec dominance, celle d'un locus avec « overdominance ».

A. — *Un gène avec dominance.*

Supposons qu'il n'y ait sélection que dans un sexe, mâle par exemple, avec un nombre suffisant de femelles accouplées à chaque mâle, cas courant en élevage. Le choix des reproducteurs revient à un tri par troncature dans l'ensemble des distributions de moyennes de descendance relatives à chaque génotype de parent mâle. Nous appelons t l'abscisse du point de troncature, exprimée en écart-réduit de la distribution des moyennes de familles issues de père AA. Cette même abscisse prend une valeur différente si on l'exprime en écart-réduit de la distribution des moyennes des descendance de pères Aa ou aa.

On peut admettre la normalité de cette distribution des moyennes pour chaque génotype de père, même si la distribution correspondante des valeurs individuelles des descendants n'est pas normale, dans notre hypothèse de répartition au hasard des accouplements et d'un nombre suffisant de mères et d'enfants par père :

⁽¹⁾ Ce qui n'est plus tout à fait rigoureux après une ou plusieurs générations de sélection, mais peut rester approximativement exact.

Les descendance de tous les pères d'un même génotype peuvent approximativement être considérées comme des échantillons indépendants tirés au hasard de la même distribution théorique en probabilité, et les moyennes de ces descendance constitueront une distribution unique, normale ou proche de la normalité d'après le théorème central limite ⁽¹⁾.

Les caractéristiques de ces distributions de moyennes peuvent être précisées à partir de celles des distributions des valeurs individuelles des descendants.

Soient δ et 0 respectivement les valeurs moyennes des *individus* de phénotype (A) et (*a*) exprimées en écart-réduit des distributions résiduelles de ces phénotypes.

Les descendants de pères AA sont tous de phénotype (A). Nous supposons leur distribution normale, de variance unité, sa moyenne étant δ .

Pour les pères Aa, la descendance est extraite d'un mélange de deux distributions normales, celle des enfants de phénotype (A), en proportion $1 - \frac{q}{2}$, celle des enfants aa, en proportion $\frac{q}{2}$, de même dispersion que la première mais de moyenne décalée de δ par rapport à elle. La valeur moyenne de cette distribution « mélange » est $\frac{p+1}{2} \delta$, et l'on peut montrer que sa variance est $1 + \delta^2 \frac{q}{2} \left(1 - \frac{q}{2}\right)$.

De même, on vérifie que la valeur moyenne de la distribution théorique des descendants d'un père aa, mélange elle aussi de deux distributions normales — celle des phénotypes (A) en proportion p , celle des phénotypes (*a*) en proportion q — est $p\delta$, sa variance étant $1 + \delta^2 q(1 - q)$.

Les distributions des *moyennes* de descendance pour chaque génotype paternel auront les mêmes valeurs moyennes que ci-dessus. Leurs variances, inégales suivant le génotype, seront respectivement :

$$\frac{1}{n} \text{ pour les pères AA}$$

$$\frac{1}{n} \left[1 + \delta^2 \frac{q}{2} \left(1 - \frac{q}{2} \right) \right] \text{ pour les pères Aa}$$

$$\frac{1}{n} [1 + \delta^2 q(1 - q)] \text{ pour les pères aa}$$

n étant le nombre de descendants par père.

Ce n'est que dans le cas d'un gène A à petit effet (δ petit) que l'on peut négliger les différences entre ces variances ⁽²⁾.

On peut dresser dans ce dernier cas le tableau suivant, donnant les éléments nécessaires pour calculer la fréquence p' de A à la génération suivante (tabl. 1).

⁽¹⁾ Rigoureusement, pour la descendance d'un mâle avec K femelles, il y a autant de distributions distinctes que de combinaisons de k_1, k_2, k_3 femelles de chaque génotype ($k_1 + k_2 + k_3 = K$) avec chaque génotype de mâle, mais ce qui précède est applicable si K n'est pas trop petit.

⁽²⁾ Ayant en présence trois distributions de moyennes et variances inégales, on pourrait penser à la possibilité d'équilibres pour certaines intensités de sélection (MÉRAT, 1967). Cependant, ces différences de moyennes et de variances ne correspondent pas à une proportion réelle de Aa plus grande, par exemple, pour une valeur δ faible, et l'on ne peut donc en tirer cette conséquence.

TABLEAU I

Éléments de prévision de la fréquence p' de A après une génération de sélection par « progeny-test »

(Cas d'un gène à petit effet)

Génotype du mâle testé	Proportion de ce génotype	Proportion du phénotype (A) dans la descendance en testage	Valeur moyenne de la descendance en testage	Proportion gardée	Proportion de l'allèle A dans la descendance en testage
AA	p^2	1	δ	$v_{AA} = 1 - \Pi(t)$	$\frac{p + 1}{2}$
Aa	$2p(1 - p)$	$\frac{p + 1}{2}$	$\frac{p + 1}{2} \delta$	$v_{Aa} = 1 - \Pi\left(t + \frac{1-p}{2} \delta\right)$	$\frac{2p + 1}{4}$
aa	$(1 - p)^2$	p	$p\delta$	$v_{aa} = 1 - \Pi[t + (1-p)\delta]$	$\frac{p}{2}$

$\Pi(t)$ représente la fonction intégrale de la loi normale réduite relative à l'abscisse t .
Pour un gène à effet important, on aurait pour les mâles de génotype Aa la proportion gardée

$$v_{Aa} = 1 - \Pi\left(\frac{t + \frac{1-p}{2} \delta}{\sqrt{1 + \delta^2 \frac{q}{2} \left(1 - \frac{q}{2}\right)}}\right), \text{ et de même}$$

$$v_{aa} = 1 - \Pi\left(\frac{t + (1-p)\delta}{\sqrt{1 + \delta^2 q (1 - q)}}\right).$$

La probabilité pour les reproducteurs mâles AA d'être retenus à la génération suivante est $p^2 \cdot v_{AA}$, celle des Aa est $2p(1 - p) v_{Aa}$ et ainsi de suite.

S'il n'y a sélection que sur les mâles, la proportion de A dans la descendance des mâles gardés des divers génotypes est la même en testage ou en reproduction pour donner la génération suivante, et l'on a :

$$p' = \frac{p^2 \left(\frac{p + 1}{2}\right) v_{AA} + 2p(1 - p) \left(\frac{2p + 1}{4}\right) v_{Aa} + (1 - p)^2 \frac{p}{2} v_{aa}}{p^2 v_{AA} + 2p(1 - p) v_{Aa} + (1 - p)^2 v_{aa}}$$

Il est clair que les valeurs sélectives respectives des divers génotypes dépendent des v , donc sont fonction de la fréquence p (sélection à « coefficients variables »). Naturellement, Δp est toujours positif.

D'autre part, comme nous l'avions indiqué à propos de la sélection individuelle (MÉRAT, 1969), on exerce une intensité de sélection différente, quant aux gènes « résiduels », sur les reproducteurs de génotype différent au locus A, ce qui rend inférieure à δ la différence de valeur moyenne entre individus de phénotype (A) et (a), si une fraction appréciable de la variance résiduelle est génétique additive.

Nous avons envisagé la sélection faite sur les pères, appariés chacun à un nombre suffisant de femelles. Si l'on veut également exercer un choix des mères, le cas est différent, chacune n'étant dans la pratique accouplée qu'à un mâle. Comme il y a quatre types de descendance de ces mères d'après leur proportion de phénotypes (A), leurs moyennes représentent un mélange de quatre distributions. Nous détaillerons ceci à propos de la sélection sur les collatéraux.

B. — Cas d'un gène avec « overdominance » positive.

Soient δ et δ' respectivement l'excès de la valeur moyenne des AA et des Aa sur celle des aa ($\delta' > \delta$). Les espérances mathématiques des valeurs moyennes de la descendance en testage, respectivement, des reproducteurs AA, Aa et aa, avec un nombre suffisant de femelles prises au hasard, pour chaque mâle, deviennent

$$\text{alors : pour les AA : } m_{AA} = p\delta + (1-p)\delta'$$

$$\text{pour les Aa : } m_{Aa} = \frac{p}{2}\delta + \frac{1-p}{2}\delta'$$

$$\text{pour les aa : } m_{aa} = p\delta'.$$

On en déduit, si t est le point de troncature relatif à la distribution des moyennes des descendance testées des reproducteurs Aa, les expressions des pourcentages de parents gardés de chaque génotype pour un gène à effet « petit » tel que δ et δ' soient de valeur faible devant l'écart-type « résiduel » :

$$v_{AA} = 1 - \Pi(t)$$

$$v_{AA} = 1 - \Pi \left[t + \left(p - \frac{1}{2} \right) \delta' - \frac{p}{2} \delta \right]$$

$$v_{aa} = 1 - \Pi \left[t + \frac{p}{2} \delta + \left(\frac{1}{2} - p \right) \delta' \right]$$

Si la sélection a lieu sur les mâles seuls, la fréquence d'équilibre est telle que :

$$p = \frac{v_{aa} - v_{AA}}{v_{AA} + v_{aa} - 2v_{Aa}}$$

Cette fréquence est à première vue fonction de la valeur t ; mais la considération des espérances mathématiques des moyennes des descendance en testage des pères suivant leur génotype montre que, si $p < \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$, on a $m_{AA} > m_{Aa} > m_{aa}$ avec M_{Aa} à mi-chemin entre m_{AA} et m_{aa} . Au contraire, si $p > \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$, on a $m_{AA} < m_{Aa} < m_{aa}$.

Δp est nécessairement positif dans le premier cas et négatif dans le second. Il y a donc ici un seul équilibre possible, stable, correspondant à la fréquence $p_0 = \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$ indépendant de l'intensité de sélection.

On vérifie que cette fréquence correspond à une valeur maximale pour la moyenne générale des descendance testées. Au cours des générations, on tend vers cette fréquence sans la dépasser, autrement dit sans oscillations autour de cette valeur.

Si l'on a affaire à un gène à effet plus important, tel que δ et δ' ne soient pas petits devant l'écart-type résiduel pris pour unité, on peut montrer, comme sur l'exemple d'un gène avec dominance, que les variances σ_{AA}^2 , σ_{Aa}^2 et σ_{aa}^2 des moyennes de descendance des pères des trois génotypes sont égales à :

$$\frac{1}{n} [1 + (\delta' - \delta)^2 pq] \quad \text{pour les pères AA}$$

$$\frac{1}{n} \left[1 + \left(\frac{1}{2} \delta' - \frac{p}{2} \delta \right)^2 + \frac{pq}{2} \delta^2 \right] \quad \text{pour les pères Aa}$$

$$\frac{1}{n} [1 + \delta'^2 pq] \quad \text{pour les pères aa}$$

n étant l'effectif supposé égal des descendance de tous les pères.

Pour une intensité donnée de sélection, le point de troncature sera, en appelant \bar{d} sa distance en valeur absolue à la moyenne des descendance des pères AA, et respectivement m_{AA} , m_{Aa} , m_{aa} les moyennes relatives aux pères des génotypes comparés :

$$t = \frac{\bar{d}}{\sigma_{AA}} \quad \text{pour les pères AA } (t \text{ exprimé en écart-réduit})$$

$$t' = \frac{\bar{d} + m_{AA} - m_{Aa}}{\sigma_{Aa}} \quad \text{pour les pères Aa}$$

$$t = \frac{\bar{d} + m_{AA} - m_{aa}}{\sigma_{aa}} \quad \text{pour les pères aa}$$

Une prévision du sens de variation de p n'est aisée que d'une génération à la suivante, puisque le changement de p en une génération modifie non seulement les proportions respectives des distributions, mais aussi leurs moyennes et leurs variances : aussi n'est-il pas évident à première vue si non seulement la fréquence correspondant à un équilibre éventuel, mais même la possibilité d'équilibre, ne peuvent dépendre du p initial et de l'intensité de sélection.

En fait, nous sommes ramenés, pour un gène « majeur », à une sélection avec troncature dans des distributions différant à la fois par leur moyenne et par leur variance. On peut alors envisager, théoriquement du moins, pour certaines intensités de sélection et certaines fréquences de départ, l'éventualité de la fixation d'un allèle malgré la supériorité moyenne de Aa, au niveau individuel, sur les autres génotypes.

On pourrait faire une discussion générale suivant le classement des moyennes (p supérieur ou inférieur à p_0) et celui des écarts-types. Quant à ce dernier, on vérifie que σ_{AA} est toujours inférieur, et à σ_{aa} , et à σ_{Aa} (1).

(1) Sur ce dernier point, il suffit de remarquer que l'inégalité $pq (\delta' - \delta)^2 < \frac{1}{4} (\delta' - p\delta)^2 + \frac{pq}{2} \delta^2$ est *a fortiori* vraie si celle obtenue en remplaçant $\frac{1}{4}$ par la quantité inférieure pq , au second membre, est vérifiée. Or, on obtient ainsi en divisant par pq les deux membres :

$$(\delta' - \delta)^2 < (\delta' - p\delta)^2 + \frac{\delta^2}{2}, \text{ toujours vérifié.}$$

Pour la valeur respective de σ_{Aa} et de σ_{aa} , elle dépend de p . En effet, la condition $\sigma_{AA}^2 > \sigma_{aa}^2$ s'écrit $\frac{1}{4}(\delta' - p\delta)^2 + \frac{pq}{2}\delta^2 > pq\delta'^2$. Ceci conduit à une inégalité du second degré en p , et l'on vérifie que la condition est remplie pour les valeurs faibles ou élevées de p , à l'exclusion d'une zone intermédiaire englobant les valeurs $\frac{1}{2}$ et p_0 .

Appelons p_1 et p_2 les limites de cette zone. Une discussion de tous les cas possibles serait complexe et longue. Contentons-nous de 2 cas simples : pour $p < p_1$, donc aussi $< p_0$, on a $m_{AA} > m_{Aa} > m_{aa}$ et $\sigma_{Aa} > \sigma_{aa} > \sigma_{AA}$. On voit qu'alors une sélection très peu intense défavoriserait au maximum le génotype le plus variable, donc Aa , et l'on devrait tendre alors vers la fixation de l'allèle le plus fréquent, a . Inversement, A pourrait être fixé pour $p > p_2$ et, également, avec une sélection très peu intense défavorisant Aa .

Toutefois, il ne faut pas surestimer la complication introduite par l'inégalité des variances des distributions des moyennes de descendance. On vérifie numériquement qu'il faut des différences assez considérables entre génotypes au locus A pour que cette inégalité soit vraiment importante. Ainsi, pour $\delta = \frac{1}{2}$, $\delta' = 1$, $n = 10$ descendants par père et $p = \frac{1}{3}$, les écarts-types des moyennes de descendance de pères AA , Aa et aa sont respectivement 0,326, 0,346 et 0,349. Il faudrait alors pour fixer un allèle une sélection d'intensité trop faible pour correspondre à une situation réelle, et dans la généralité des cas en pratique, on ne peut s'attendre à une telle fixation.

En admettant donc la non-fixation des allèles, un phénomène pourra distinguer cependant un gène « majeur » d'un gène à effet plus limité : pour ce dernier, on tendra vers une fréquence d'équilibre sans jamais la dépasser; mais, pour un gène à effet individuel suffisamment important, on peut concevoir d'éventuelles oscillations.

Ainsi, pour $p = p_0$ défini comme précédemment, il n'y a pas de différence entre les moyennes de descendance de pères : on vérifie d'autre part que la variance des descendance de pères Aa est alors exactement intermédiaire entre celle des pères AA et aa . Une intensité de sélection correspondant à une proportion de gardés supérieure à 50 p. 100 favorisera, en conséquence, les génotypes les moins variables, donc, dans l'ensemble, l'allèle A (σ_{aa} étant supérieur à σ_{AA}) et ce sera l'inverse pour une proportion d'animaux gardés inférieure à 50 p. 100. Des intensités différentes de sélection donneront donc un résultat différent au départ. On s'écartera de la fréquence p_0 , au moins momentanément.

De même, on aura une variation non monotone de p en partant de $p < p_0$, avec une intensité de sélection rendant suffisamment petits v_{aa} et v_{Aa} devant v_{AA} à la génération considéré.

On peut même concevoir des oscillations « entretenues », se maintenant indéfiniment, pour la fréquence p . Prenons le cas particulier où la valeur moyenne des individus AA égale celle des aa ($\delta = 0$), les hétérozygotes Aa dépassant en moyenne les deux autres génotypes de la valeur δ' . Si l'on part d'une fréquence

$p = \frac{1}{2} - h$, les moyennes des descendance des pères des trois génotypes seront respectivement :

$$m_{AA} = \left(\frac{1}{2} + h\right) \delta' \quad m_{Aa} = \frac{1}{2} \delta' \quad m_{aa} = \left(\frac{1}{2} - h\right) \delta'$$

et les variances seront proportionnelles à

$1 + \frac{\delta'^2}{4}$ pour la distribution des descendance de pères Aa

$1 + \left(\frac{1}{4} - h^2\right) \delta'^2$ pour celle relative aux pères AA ou aa.

Si h n'est pas très élevé, ces variances sont approximativement égales. En partant de $p = \frac{1}{2} - h$, il existera une certaine intensité de sélection conduisant à la génération suivante à $p' = \frac{1}{2} + h$. En effet, p' , proportion de gènes A choisis, est une fonction monotone de l'abscisse t du point de troncature dans l'une des distributions, par exemple celle des pères AA : les abscisses correspondantes pour les Aa et les aa sont respectivement $t + h\delta'$ et $t + 2h\delta'$, et l'on peut montrer que le rapport des aires consécutives découpées sous la courbe normale par ces trois abscisses va toujours en décroissant quand t croît, donc aussi la proportion de a .

Or, la fréquence $p' = \frac{1}{2} + h$ obtenue correspond à une situation symétrique de celle de départ, avec les rôles de AA et de aa inversés. La même intensité de sélection exercée conduira donc de nouveau à $p = \frac{1}{2} - h$, et ainsi de suite.

Si l'intensité de sélection était plus élevée, h irait en croissant, d'où quasi-fixation éventuelle d'un allèle; si elle était plus faible, h diminuant, on tendrait vers la fréquence $p = \frac{1}{2}$.

Ces exemples suffisent à montrer au moins la possibilité, dans le cas général, de certaines oscillations avec retour en arrière pour la valeur de p , ce qui n'existe pas dans des conditions analogues en sélection individuelle.

Une complication supplémentaire réside enfin dans le fait, déjà signalé pour le cas de dominance, que l'intensité de sélection exercée sur les gènes autres que A diffère suivant le génotype au locus A.

Contentons-nous de le préciser dans le cas où les différences moyennes δ et δ' entre génotypes pour A sont relativement petites devant l'écart-type résiduel σ .

On peut alors, comme nous l'avons mentionné plus haut, négliger en première approximation les différences de variance de la valeur attachée à un reproducteur (moyenne de sa descendance) suivant son génotype au locus A.

Appelons \bar{i}_{AA} l'intensité de sélection exercée sur les candidats reproducteurs de génotype AA, et ainsi de suite, et m_{AA} , la moyenne des descendance de parents

AA, etc. Utilisant la même approximation que celle employée en sélection individuelle (MÉRAT, 1969), on peut écrire que le rapport :

$$\frac{\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{aa}}{\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{AA}}$$

est approximativement égal au rapport des différences de valeurs moyennes :

$$\frac{m_{AA} - m_{aa}}{m_{Aa} - m_{AA}} \quad (1).$$

Appelons maintenant ΔG_{AA} la variation de la valeur moyenne des individus AA due à la sélection sur le « génotype résiduel », ΔG_{Aa} celle sur la valeur moyenne des individus Aa, etc.

S'il y a sélection sur les reproducteurs des deux sexes, en appelant h^2 l'héritabilité correspondant à la variation résiduelle, non associée au locus A, on aura :

$$\Delta G_{AA} - \Delta G_{Aa} = \frac{1}{2} h^2 [p (\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{aa}) + q (\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{aa})]$$

$\Delta G_{AA} - \Delta G_{Aa}$ étant égal au double de cette quantité.

Comme nous l'avons vu plus haut, le classement des valeurs moyennes est $m_{AA} > m_{Aa} > m_{aa}$ pour $p < p_0$ (avec $p_0 = \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$) et l'inverse pour $p > p_0$.

Il en résulte que, pour $p < p_0$, $\Delta G_{AA} < \Delta G_{Aa} < \Delta G_{aa}$, c'est-à-dire qu'il y a freinage, du fait de la sélection sur les gènes « résiduels », de l'augmentation de fréquence de A. Inversement, pour $p > p_0$, la différence de sélection « résiduelle » suivant le génotype au locus A tend à limiter la diminution prévisible de fréquence de A. En fin de compte, p_0 demeure une fréquence d'équilibre stable pour A.

Dans le cas d'un gène d'effet plus important (δ et δ' grands), les fréquences d'équilibre, par contre, si elles existent, seront tributaires de cet effet de « sélection résiduelle ».

Au total, on ne pourra le négliger que si l'héritabilité « résiduelle » est suffisamment faible, conclusion analogue à celle que nous avons tirée pour la sélection individuelle (MÉRAT, 1969).

II. — SÉLECTION RÉCURRENTÉ NON RÉCIPROQUE PAR TEST SUR LA DESCENDANCE

Soient p_1 la fréquence de A, à la génération considérée, dans la population où s'exerce la sélection ⁽²⁾, et p_2 la fréquence de cet allèle dans la population servant de « testeur ». Considérant spécialement le cas d'*overdominance*, nous désignerons tou-

(1) Car $\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{aa} \simeq - (m_{AA} - m_{aa}) \frac{di}{dt}$, t étant l'abscisse du point de troncature chez les AA, et

$\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{AA} \simeq - (m_{Aa} - m_{AA}) \frac{di}{d(t + m_{aa} - m_{AA})}$, mais cette dérivée diffère peu de celle écrite ci-dessus.

(2) Sur des mâles accouplés chacun à un nombre assez grand de femelles de l'autre population.

jours par δ la supériorité moyenne des individus AA sur les aa et par δ' celle des Aa sur les aa ($\delta' > \delta > 0$).

Le tableau 2 résume alors les éléments permettant de calculer la variation Δp_1 de p_1 , en appelant t la moyenne minimum des descendants d'un parent AA gardé comme reproducteur. Comme dans le cas précédent, ce tableau n'est valable que pour δ et δ' petits, de façon que les variances résiduelles des distributions attachées à chaque génotype de parent testé puissent être considérées comme approximativement égales.

TABLEAU 2

Éléments de prévision de la fréquence p'_1 de A après une génération de sélection récurrente par « progeny-test » sur des mâles

(Cas d'un gène à petit effet : δ et δ' petits)

Génotype du reproducteur testé	Proportion de ce génotype dans la population testée	Fréquence de A dans la descendance en croisement	Moyenne de la descendance en testage	Proportion gardée du génotype testé
AA	p_1^2	$\frac{1 + p_2}{2}$	$m_{AA} = p_2\delta + (1 - p_2)\delta'$	$v_{AA} = 1 - \Pi(t)$
Aa	$2p_1(1 - p_1)$	$\frac{1}{4} + \frac{p_2}{2}$	$m_{Aa} = \frac{p_2}{2}\delta + \frac{1}{2}\delta'$	$v_{Aa} = 1 - \Pi(t + m_{AA} - m_{Aa})$
aa	$(1 - p_1)^2$	$\frac{p_2}{2}$	$m_{aa} = p_2\delta'$	$v_{aa} = 1 - \Pi(t + m_{AA} - m_{aa})$

Supposant p_2 constant, on a :

$$\Delta p_1 = \frac{1}{2} \left[\frac{p_1^2 v_{AA} + p_1(1 - p_1) v_{Aa}}{p_1^2 v_{AA} + 2p_1(1 - p_1) v_{Aa} + (1 - p_1)^2 v_{aa}} - p_1 \right]$$

le facteur $\frac{1}{2}$ correspondant à une sélection exercée seulement dans le sexe mâle.

D'autre part, en remarquant que $m_{Aa} = \frac{1}{2}(m_{AA} + m_{aa})$, il est clair que $v_{AA} > v_{Aa} > v_{aa}$ si $p_2 < \frac{\delta'}{2\delta' - \delta} = p_0$, l'inverse étant réalisé si $p_2 > \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$.

Dans le premier cas, p_1 tend vers l'unité et l'on a fixation de A dans la population sélectionnée, a étant fixé dans le second cas. On remarque que la valeur limite pour p_2 de part et d'autre de laquelle le sens de variation de p_1 s'inverse est indépendante de l'intensité de sélection.

Toujours pour un gène à effet petit, une expression approchée de Δp a été indiquée par VAN ALBADA (1964). Elle pourrait se retrouver par une approximation semblable à celle que nous avons faite dans le cas de sélection individuelle (MÉRAT, 1969).

Au contraire, pour un gène à effet important, l'intensité de sélection est susceptible d'influer sur le sens des phénomènes. En raisonnant de façon analogue au cas du « progeny-test » intra-population (d'après la valeur de p_1 par rapport à p_0 et à la zone dans laquelle $\sigma_{Aa} < \sigma_{aa}$), on pourrait montrer ici la possibilité, au moins théorique, avec certaines fréquences initiales et certaines intensités de sélection, de non-fixation des allèles considérés ou de certaines oscillations de p . Ici, les paramètres des distributions relatives aux pères des trois génotypes sont fonction de p_2 , constant, mais les variances sont inégales, d'où les complications suggérées.

D'autre part, toujours comme dans le cas de « progeny-test », on vérifie que si la différence d'intensité de sélection exercée sur le « génotype résiduel » suivant la constitution génétique au locus A ne modifie pas la valeur-limite p_0 trouvée plus haut lorsque δ et δ' sont petits, il n'en est plus de même dans le cas contraire.

Une sélection sur les femelles de la population 1 d'après leur descendance avec un mâle de la population 2 se présenterait différemment, de même que pour le cas « intra-population », une femelle n'était appariée en général qu'à un mâle.

III. — SÉLECTION RÉCURRENTÉ RÉCIPROQUE AVEC TEST SUR LA DESCENDANCE

Nous supposons encore une sélection sur les mâles d'après leur descendance avec un nombre pas trop réduit de femelles de l'autre population.

En reprenant les mêmes notations, dans l'hypothèse d'overdominance et avec δ et δ' petits devant l'écart-type résiduel, l'expression de Δp_1 est alors la même, mais, une sélection étant exercée également sur la seconde population, p_2 est variable.

La condition « δ et δ' petits » permet encore de négliger la différence des variances des distributions attachées respectivement à chaque génotype parental, ainsi que l'influence possible des différences de sélection sur le génotype résiduel quant aux valeurs limites correspondant à un équilibre.

Il reste vrai alors que si p_2 est au départ inférieur à $p_0 = \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}$, p_1 augmente.

Si p_1 est lui-même supérieur à cette valeur, p_2 diminue, l'expression de Δp_2 étant obtenue à partir de celle de Δp_1 en échangeant les indices 1 et 2. On aura alors fixation de A dans la population (1) et de a dans la population (2), l'inverse étant évidemment réalisé si la valeur initiale de p_2 est supérieure et celle de p_1 inférieure à p_0 .

Dans le cas où p_1 et p_2 sont tous deux supérieurs ou inférieurs à p_0 , le résultat final n'est plus évident à première vue. Supposons, pour simplifier, que l'intensité de sélection soit la même dans les deux populations.

L'étude du signe de Δp_1 et Δp_2 suivant la position de p_1 et p_2 par rapport à p_0 est résumée dans la figure 1, les flèches indiquant le sens de déplacement du point de coordonnées (p_1 , p_2) d'une génération à la suivante.

Le carré où peut se déplacer le point de coordonnées (p_1 , p_2) a été divisé en

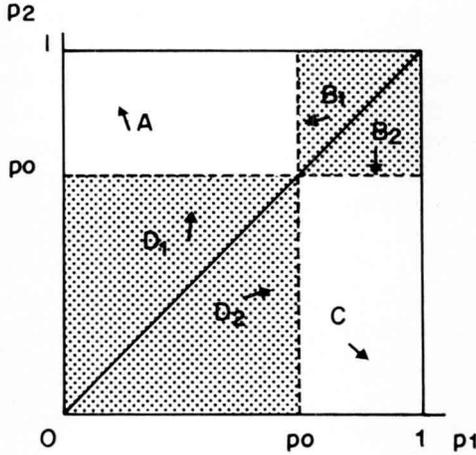


FIG. 1. — Sens de variation des fréquences alléliques dans deux populations soumises à une sélection réciproque récurrente par progeny-test.

6 zones désignées par A, B₁, B₂, C, D₁, D₂, délimitées par l'abscisse et l'ordonnée p_0 , et par la première bissectrice pour les zones B et D, hachurées sur la figure.

Dans les régions A et C, il est clair que l'on tend respectivement vers le point (0, 1) ou (1, 0) sans sortir de la zone.

Partant d'un point situé dans une aire hachurée, la direction générale du déplacement, connue d'après les signes de Δp_1 et Δp_2 , peut être précisée en comparant la valeur de ces deux variations suivant la valeur relative de p_1 et de p_2 , dans le cas du moins où les différences δ et δ' ne sont pas très grandes.

On peut alors écrire Δp_1 et Δp_2 en fonction de δ et δ' , selon une approximation analogue à celle que nous avons utilisée pour la sélection individuelle (MÉRAT, 1969). Elle consiste à assimiler la différence dans le pourcentage de gardés chez 2 génotypes de reproducteurs (par exemple $v_{Aa} - v_{AA}$) à l'ordonnée z de la courbe normale correspondant au point de troncature t pour l'un de ces types, par exemple Aa, multipliée par la différence de valeur moyenne entre les distributions de ces 2 génotypes :

$$v_{Aa} - v_{AA} \simeq z (m_{Aa} - m_{AA}).$$

D'où, en introduisant la « sélection différentielle » \bar{i} (supériorité moyenne des individus gardés sur l'ensemble de la population) pour le génotype Aa (proche d'ailleurs de celle relative aux autres génotypes si m_{Aa} , m_{AA} et m_{aa} présentent des différences assez faibles) et utilisant la relation $\bar{i} = \frac{z}{v_{Aa}}$:

$$\frac{v_{Aa} - v_{AA}}{v_{Aa}} = \bar{i} (m_{Aa} - m_{AA}).$$

De la sorte, on peut exprimer v_{AA} et v_{aa} en fonction de v_{Aa} et de \bar{i} , et v_{Aa} lui-même disparaît de l'expression de Δp_1 ou de Δp_2 .

On obtient en fin de compte le résultat suivant, identique à celui indiqué d'autre part par VAN ALBADA (1964) avec des notations différentes (1) :

$$\Delta p_1 \simeq \frac{I}{2} p_1 (1 - p_1) [p_2 \delta + (1 - 2p_2) \delta'] \bar{i} = -\frac{I}{2} p_1 (1 - p_1) (p_2 - p_0) (2\delta' - \delta) \bar{i}$$

$$\Delta p_2 \simeq -\frac{I}{2} p_2 (1 - p_2) (p_1 - p_0) (2\delta' - \delta) \bar{i}$$

Le rapport de ces deux quantités est $\frac{p_1(1-p_1)(p_2-p_0)}{p_2(1-p_2)(p_1-p_0)}$.

Si l'on part de p_1 et p_2 tous deux supérieurs à p_0 avec $p_1 > p_2$ (zone B_2), comme $p_1(1-p_1) < p_2(1-p_2)$ et $p_1 - p_0 > p_2 - p_0$, on voit que $|\Delta p_1| < |\Delta p_2|$. Autrement dit, p_1 reste supérieur à p_2 tout en diminuant, et l'on reste en-dessous de la première bissectrice en s'en éloignant. On verrait au contraire que si $p_1 < p_2$, $|\Delta p_1| > |\Delta p_2|$: Partant de la zone B_1 , on s'écarte de la première bissectrice en restant au-dessus.

On raisonnerait de même pour p_1 et p_2 tous deux inférieurs à p_0 .

Si l'effet du gène étudié n'est pas trop grand, on voit donc que l'on tend toujours en fin de compte vers la fixation de A dans l'une des populations, de a dans l'autre : de la zone B_1 on va vers la zone A, de B_2 vers C, et de même respectivement pour D_1 et D_2 .

Partant de la zone A : $p_1 \searrow$ et $p_2 \nearrow$ constamment

Partant de la zone C : $p_1 \nearrow$ et $p_2 \searrow$ constamment

Partant de la zone B_1 : $p_1 \searrow$ constamment — $p_2 \searrow$ d'abord puis \nearrow constamment

Partant de la zone B_2 : $p_2 \searrow$ constamment — $p_1 \searrow$ d'abord puis \nearrow constamment

Partant de la zone D_1 : $p_2 \nearrow$ constamment — $p_1 \nearrow$ d'abord puis \searrow constamment

Partant de la zone D_2 : $p_1 \nearrow$ constamment — $p_2 \nearrow$ d'abord puis \searrow constamment

Il y a symétrie par rapport à la première bissectrice, du fait que nous nous sommes limités au cas où l'intensité de sélection est la même dans les deux populations; sinon, le résultat serait évidemment différent.

Dans le cas de gènes à effet plus important, les formules ci-dessus de Δp_1 et Δp_2 ne seraient que grossièrement approchées. Il n'est pas exclu *a priori* qu'une forte intensité de sélection puisse produire des variations Δp suffisantes pour que l'on passe d'une zone hachurée dans une autre (par exemple de B_2 dans D_2) d'où certaines oscillations supplémentaires des fréquences géniques. D'autre part, les différences de variance entre distributions des moyennes de descendance suivant le génotype d'un reproducteur au locus A ne peuvent plus être négligées, d'où une influence de l'intensité de sélection sur le sens d'évolution de la fréquence de A dans chaque population. Les différences de sélection sur les gènes résiduels suivant le génotype au locus A introduisent, de même, une complexité supplémentaire.

Pour une sélection sur les mères, comme précédemment, elle serait à considérer de façon distincte.

(1) Ces quantités étant à diviser par 2 pour une sélection faite dans le sexe mâle seulement.

IV. — SÉLECTION D'APRÈS LA MOYENNE
DES COLLATÉRAUX (« SIB-TEST »)

A. — Cas d'un gène à deux allèles avec dominance.

Nous supposons une sélection entre familles de frères-sœurs.

Les moyennes de familles de frères-sœurs constituent, comme pour le test sur la descendance, plusieurs distributions d'espérance mathématique et de variance différentes. Soit δ la différence moyenne entre individus de phénotype (A) et individus *aa*. Les familles où tous les enfants sont (A) sont celles où l'un ou l'autre des parents est AA. Leur proportion est $2p^2 - p^4$, et la fréquence de l'allèle A dans leur descendance est $\frac{1 + p - p^2}{2 - p^2}$. En appelant t la valeur minimum de la moyenne d'une de ces familles gardées pour la reproduction, exprimée en écart-réduit de la distribution résiduelle de ces moyennes, le pourcentage de familles gardées parmi celles de ce type sera $1 - \Pi(t)$.

Le même raisonnement pourra être fait avec les familles ayant une probabilité d'apparition de (A) différente parmi leurs membres. Par exemple, celles en ayant 75 p. 100 (Aa × Aa) sont en proportion $4p^2q^2$, la fréquence de A dans leur descendance étant $\frac{1}{2}$ et la moyenne de celle-ci étant inférieure de la quantité $\frac{\delta}{4}$ à la moyenne de la catégorie précédente. Le pourcentage de familles gardées dans cette classe sera $1 - \Pi\left(t + \frac{\delta}{4}\right)$, en négligeant la différence de variance entre les moyennes de ces deux types de familles, ce qui n'est possible que pour δ petit vis-à-vis de l'écart-type « résiduel », comme dans le cas du « progeny-test ».

En fin de compte, dans cette hypothèse, la fréquence p' après une génération de sélection sera, en posant $q = 1 - p$:

$$p' = \frac{p^2(1 + p - p^2) [1 - \Pi(t)] + 2p^2q^2 \left[1 - \Pi\left(t + \frac{\delta}{4}\right)\right] + pq^3 \left[1 - \Pi\left(t + \frac{\delta}{2}\right)\right]}{(2p^2 - p^4) [1 - \Pi(t)] + 4p^2q^2 \left[1 - \Pi\left(t + \frac{\delta}{4}\right)\right] + 4pq^3 \left[1 - \Pi\left(t + \frac{\delta}{2}\right)\right] + q^4 [1 - \Pi(t + \delta)]}$$

La comparaison de $\Delta p = p' - p$ avec la valeur correspondante pour la sélection individuelle dépend du t respectif réalisé dans les deux cas, et de l'expression de δ en écart-réduit, qui à intensité globale de sélection égale, dépend de la variance résiduelle comparée des valeurs individuelles et des moyennes de familles. On peut noter qu'en sélection familiale, δ exprimé en écart-réduit sera, à proportion, plus grand qu'en sélection individuelle.

Toujours dans le cas de gènes à petit effet, soit v_A la proportion choisie de familles à 100 p. 100 de membres (A).

Avec le même type d'approximation que précédemment, la proportion choisie de familles à 75 p. 100 de (A) sera $v_A \left(1 - \frac{\delta \bar{i}}{4}\right)$, \bar{i} étant la « sélection différentielle ».

Celle des familles à 50 p. 100 de (A) ($Aa \times aa$ ou réciproque) sera $v_A \left(1 - \frac{\delta i}{2}\right)$.

Celle des familles à 0 p. 100 de (A) ($aa \times aa$) sera $v_A (1 - \delta i)$.

Portant ces approximations dans l'expression de Δp , on trouve en fin de compte $\Delta p \simeq \frac{i \delta p q^2}{2}$. C'est, en apparence, le résultat correspondant à la sélection individuelle (MÉRAT, 1969), divisé par 2, mais le δ n'est plus le même, puisque correspondant à l'expression en écart-réduit de la même quantité dans une distribution d'écart-type différent. On peut noter que l'efficacité comparée de la sélection individuelle et familiale ne dépend pas, en première approximation, de la « taille » de l'effet du gène, lorsque celle-ci est assez réduite.

Enfin, il faudrait tenir compte, en supplément, de l'effet secondaire exercé sur la sélection du gène « principal » par la différence d'intensité de sélection sur le reste du génome suivant les génotypes existant au locus A et leur proportion dans une famille donnée, ce qui introduira une correction non négligeable si la variance génétique résiduelle « additive » est appréciable.

B. — Cas d'« overdominance ».

Il faut ici détailler tous les types de croisement relativement au génotype des parents. Le tableau 3 indique leur proportion en probabilité, la fréquence de A et la moyenne pour chaque type, enfin leur probabilité d'être gardés; cette dernière est évaluée pour le cas où les différences d'écart-type entre les distributions des

TABLEAU 3

*Éléments de prévision de la fréquence de A
après une génération de sélection par « sib-test »
(familles de frères-sœurs)*

(Cas d'un gène à petit effet : δ et δ' petits)

Type de famille	Proportion de ce type	Proportion de A dans la famille	Valeur moyenne	Proportion gardée
AA × AA	p^4	1	δ	$1 - \Pi(t + \delta' - \delta)$
AA × Aa	$4p^3q$	3/4	$\frac{\delta + \delta'}{2}$	$1 - \Pi\left(t + \frac{\delta' - \delta}{2}\right)$
AA × aa	$2p^2q^2$	1/2	δ'	$1 - \Pi(t)$
Aa × Aa	$4p^2q^2$	1/2	$\frac{\delta + 2\delta'}{4}$	$1 - \Pi\left(t + \frac{\delta' - \delta}{4}\right)$
Aa × aa	$4pq^3$	1/4	$\frac{\delta'}{2}$	$1 - \Pi\left(t + \frac{\delta'}{2}\right)$
aa × aa	q^4	0	0	$1 - \Pi(t + \delta')$

moyennes des diverses familles peuvent être négligées en première approximation, c'est-à-dire pour un gène tel que δ et δ' soient petits devant l'écart-réduit « résiduel », en désignant toujours respectivement par δ et δ' la supériorité moyenne d'un individu AA et Aa sur un aa.

A partir de là, on peut calculer comme auparavant l'expression de Δp . Il apparaît qu'une fréquence d'équilibre peut exister, fonction de l'intensité de sélection exercée; elle n'est pas identique, en général, à celle réalisée en sélection individuelle à intensité de sélection ou pourcentage de gardés égal, les distributions composantes étant différentes.

Dans le cas de gènes à petit effet, avec des approximations analogues à celles déjà faites, et en supposant que l'on peut négliger l'effet des différences de sélection sur les polygènes résiduels, on obtient :

$$\Delta p \simeq -i p q \frac{2\delta' - \delta}{2} (p - p_0) \quad \text{avec} \quad p_0 = \frac{\delta'}{2\delta' - \delta}.$$

On voit que la fréquence d'équilibre, correspondant à $\Delta p = 0$, est ici indépendante de l'intensité de sélection.

Pour un gène d'effet important, il faudrait tenir compte des différences de variance entre distributions de moyennes de familles provenant de parents de génotypes différents au locus A, ce qui peut, comme dans le cas de « progeny-test », conduire, pour certaines intensités de sélection et certaines valeurs de p , à une « valeur sélective » non maximale pour l'hétérozygote Aa, et éventuellement à la fixation d'un allèle.

Dans le cas de sélection récurrente ou réciproque et récurrente avec « sib-test » (sélection d'après la performance de demi-frères ou demi-sœurs obtenus en croisement) le résultat est identique à celui d'une sélection par « progeny-test » sur les mères.

Un examen parallèle de la sélection par familles de demi-frères et demi-sœurs serait analogue à l'analyse relative au « progeny-test ».

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Il semble intéressant de confronter les résultats présents avec ceux obtenus pour la sélection individuelle. Dans ce dernier cas, nous avons montré (MÉRAT, 1969) que dans la plupart des situations aboutissant à un équilibre polymorphique, les fréquences correspondant à cet équilibre ne dépendent de l'intensité de la sélection exercée, pratiquement, que pour les gènes d'effet individuel assez marquant, que nous appelons, par convention, « gènes majeurs ». A la limite, cette liaison disparaît pour des loci où les effets quantitatifs sont d'importance suffisamment réduite, de sorte que tout un ensemble de complexités n'existent que pour la première classe de loci et sont négligeables pour des « polygènes ».

En sélection familiale, les complexités supplémentaires accompagnant la présence d'un gène « majeur » sont de divers ordres : en plus de la sélection individuelle, inégalité (souvent faible d'ailleurs) des variances résiduelles des distri-

butions, celles-ci concernant les génotypes des reproducteurs; d'autre part, dans le cas de « progeny-test » intra-population ou par sélection réciproque récurrente, paramètres des distributions dépendant de la fréquence allélique, d'où prévision difficile de l'évolution de la population et de son aboutissement.

Compte tenu de ce qui précède, tant avec le « sib-test » ou choix sur les frères et sœurs que dans la sélection intra-population à partir d'un test de descendance, et dans le cas simple d'un locus à 2 allèles avec « overdominance », la possibilité ou la fréquence d'équilibre n'est fonction de la pression de sélection que pour les gènes à effet important; dans ce dernier cas, on peut même envisager, de façon assez théorique, pour certaines fréquences de départ et certaines intensités sélectives extrêmes, une évolution vers la fixation d'un allèle. Toutefois, ce rôle de l'intensité de sélection doit être limité en général, sauf pour un gène d'effet très important.

De façon parallèle, en sélection récurrente non réciproque et toujours pour un locus avec « overdominance », on peut prévoir, pour un gène à « petit » effet, la fixation de l'un ou l'autre allèle dans la population unique soumise à sélection, suivant que la fréquence p_2 de A dans la population analysatrice est inférieure ou supérieure à une valeur limite indépendante de l'intensité de sélection. De même, en sélection récurrente réciproque, il y aura, dans chaque population, fixation de A ou de a suivant que la fréquence initiale de A dans l'autre est inférieure ou supérieure à une limite indépendante elle aussi de la pression de sélection pratiquée. Par contre, cette pression peut jouer un rôle — quoique le plus souvent limité — dans le cas d'un gène « majeur », et il est possible, dans certaines conditions, qu'elle conduise au contraire au maintien d'un polymorphisme dans la ou les populations étudiées. La suggestion de VAN ALBADA (1964) d'oscillations indéfinies pourrait, alors seulement, se réaliser. Enfin, les fréquences d'équilibre, lorsqu'elles existent, ne sont pratiquement tributaires des différences dans la sélection « résiduelle » suivant le génotype au locus A, que lorsque ce dernier a un effet important.

On peut aussi noter la possibilité, dans le cas de « progeny-test » intra-population, de certaines oscillations, temporaires ou non, des fréquences géniques autour d'une valeur d'équilibre, pour un gène à effet individuel suffisamment grand et des intensités de sélection suffisantes. Pour la sélection récurrente réciproque, on peut suggérer une éventualité analogue, comme nous l'avons mentionné au paragraphe 3 (passage direct d'une zone hachurée dans une autre sur la fig. 1). Là encore, ceci n'est sans doute imaginable que pour un gène d'effet assez considérable et avec une intensité de sélection assez élevée.

Ce que nous avons dit de la dépendance ou de la non-dépendance des fréquences d'équilibre ou de la fixation d'un allèle ou de l'autre par rapport à l'intensité de sélection s'applique évidemment aussi à la moyenne ultime atteinte. Dans le cas de gènes à effet important, il peut exister une intensité de sélection « optimum » donnant à la moyenne sa valeur maximum.

Enfin, quant à la variance génétique « additive » attribuable à un locus A à 2 allèles (FALCONER, 1960, chap. 8), on sait que, dans le cas d'overdominance, il y a une fréquence de A correspondant à une valeur nulle pour cette variance.

Cette fréquence correspond en sélection individuelle à l'équilibre « optimum » donnant la moyenne maximum pour un gène dont les effets sont appréciables, ou

à la fréquence d'équilibre unique approximativement indépendante de la sélection pour un gène à petit effet (MÉRAT, 1969).

D'après ce qui précède, dans le cas de la sélection familiale également, cette fréquence n'est atteinte, si un équilibre existe, que pour une valeur particulière de l'intensité de sélection. Il pourra donc subsister alors, en état d'équilibre, une variance additive, non totalement négligeable pour un « gène majeur ».

D'un point de vue pratique, ces considérations précisent les cas où la rigueur du choix risque ou non d'influer sur la limite ultime des gains génétiques réalisables.

Comme nous l'avons noté, les phénomènes de sélection particuliers à des gènes « majeurs » peuvent avoir plus d'importance en sélection de type familial qu'en sélection individuelle, car l'unité sur laquelle porte le choix est une moyenne de famille, de variance résiduelle moindre que celle d'une valeur individuelle. Un effet génique modéré à l'échelle individuelle peut, en regard de l'écart-type des distributions de moyennes familiales, devenir plus « majeur » et présenter alors les particularités indiquées dans cet article.

Reçu pour publication en octobre 1970.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. R. ROUVIER, Station de Génétique quantitative et appliquée, C.N.R.Z., 78-Jouy-en-Josas, et le Pr J.-C. BOWMAN, Université de Reading, Angleterre, de leurs suggestions et remarques concernant ce manuscrit.

SUMMARY

ROLE OF ARTIFICIAL SELECTION INTENSITY IN THE PRESENCE OF INDIVIDUAL GENES OF « LARGE » OR « SMALL » EFFECT

II. — SELECTION BY FAMILY, DETERMINISTIC MODEL

In a selection by mean performance of full-sib families or by „ progeny-test ” for a two-allele locus with overdominance, the balance frequency practically depends on selection intensity only in the case of a „ large ” effect gene. This is analogous to individual selection. For certain initial frequencies and extreme selection intensities in the case of a major gene, an evolution towards fixation of an allele may be supposed. In fact, the existence of a unique equilibrium frequency may be in question in the case of progeny-test. However, this role of selection intensity appears generally to be of limited importance.

In recurrent selection, fixation of one or the other allele is to be expected in a population submitted to selection depending on whether the A frequency in the other population is less or greater than a threshold value. This latter value is independent of selection intensity for a “ small ” effect gene, but not completely for a “ major ” gene. In the case of the “ major ” gene, polymorphism may tend to be maintained.

On the other hand, there is a possibility of some allelic frequency oscillations in the progeny-test cases.

Lastly, when balance frequencies exist, they depend to an appreciable extent on „ residual ” selection according to the genotype at the locus under study only when this locus has an important effect.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- VAN ALBADA M., 1964. Conservation of a gene pool. The situation in the Netherlands. C.R. 2^e Conf. avicole Européenne, Bologne, 409-427.
- CLAYTON G. A., 1968. Some implications of selection results in poultry. *Wild's Poultry Sci. J.*, **24**, 37-57.
- FALCONER D.S., 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Oliver et Boyd, London.
- LERNER I. M., 1950. *Population genetics and animal improvement*. Cambridge University Press.
- MÉRAT P., 1969. Rôle de l'intensité d'une sélection artificielle en présence de gènes à effet individuel important ou non. I. Sélection individuelle avec troncation, modèle déterministe. *Ann. Génét., Sél. anim.*, **1**, 243-272.
- VAN DER VEEN J. H., 1960. Heterozygote superiority, selection intensity and plateauing. *Heredity*, **15**, 321-323.
-