

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

I. — SÉLECTION INDIVIDUELLE AVEC TRONCATURE - MODÈLE DÉTERMINISTE

P. MÉRAT

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

SOMMAIRE

Les conséquences d'une sélection individuelle avec troncature sur un caractère quantitatif sont comparées pour des gènes à effet appréciable ou petit dans diverses situations concernant une population nombreuse (modèle déterministe).

Dans presque tous les cas étudiés d'équilibre entre allèles, seuls les gènes à effet « important », ont des conditions d'équilibre dépendant de l'intensité de sélection. Il n'y a pas alors annulation de la variance génétique additive au locus étudié. Pour les situations avec équilibre instable, de même, l'allèle fixé en fin de compte ne dépend de l'intensité de sélection que pour un gène « majeur ».

Au total, les phénomènes de sélection sont plus complexes pour les gènes à effet « important » qui sont nécessairement interdépendants quant à l'évolution de leurs fréquences dans une sélection d'intensité globale constante. Ceci suggère une possibilité nouvelle d'interprétation de certains phénomènes observés.

INTRODUCTION

La plupart des développements de la Génétique quantitative faits à ce jour s'attachent à prévoir le devenir de la valeur moyenne d'une population; ils concernent le résultat d'une sélection artificielle dans l'hypothèse polygénique (grand nombre de gènes à effets individuels petits).

Cet objectif et ces conditions tranchent nettement avec ceux envisagés dans les études classiques de génétique des populations. Celles-ci visent à connaître l'évolution de la fréquence d'un ou de quelques gènes particuliers, avec des coeffi-

cients de sélection (FALCONER, 1960) constants, ou liés de façon très simple aux fréquences géniques. Cette différence d'optique est à la fois en relation avec le mode de sélection et avec l'importance relative des effets individuels attachés à un gène.

La sélection artificielle apparaît distincte — au moins à première vue — de ce qu'on est convenu d'appeler « sélection naturelle », reflet des taux de survie et de fécondité des divers génotypes. Le sélectionneur écarte généralement de la reproduction les individus dont la valeur, pour un caractère donné, est inférieure à un certain minimum (sélection par « troncature » : LERNER, 1958; FALCONER, 1960).

Le pourcentage d'animaux gardés pour ce caractère, reflétant l'intensité de la sélection, peut varier au gré de l'éleveur, suivant l'année, la conjoncture économique, les autres performances et aussi indépendamment de lui, du fait des variations du taux de survie et de reproduction. On conçoit que ceci puisse modifier la « valeur sélective » comparée des divers génotypes à un locus donné. Même si ce taux est maintenu constant, les coefficients de sélection dépendent d'une manière complexe des fréquences alléliques, comme nous le montrons plus loin. Ce fait d'une sélection « à coefficients variables » a des répercussions sur l'importance des gains obtenus par génération, ou sur le niveau ultime de performances pouvant être atteint.

Dans le cas de gènes à effet individuel important, l'évolution des fréquences alléliques, et de la valeur moyenne d'un groupe, ne peut donc être prédite de façon algébrique simple à partir des données de la génétique des populations qui, précisément, envisage essentiellement des cas de sélection à coefficients constants non applicables rigoureusement à un choix par troncature.

Il est donc logique que la génétique quantitative ait cherché à lever ces difficultés en faisant au moins partiellement abstraction des fréquences géniques individuelles, par l'introduction de la notion de régression, rendue possible seulement dans l'hypothèse polygénique (1).

Cette coupure de fait entre génétique des populations et génétique quantitative a pu sembler relativement justifiée dans la mesure où cette hypothèse d'un déterminisme rigoureusement polygénique des caractères quantitatifs paraissait non seulement commode mais conforme à la réalité expérimentale.

Cependant, divers travaux ont montré que certains caractères à variation continue sont déterminés en partie, dans une population donnée, par des gènes dont l'effet individuel représente une fraction non négligeable de la variance totale (entre autres WRIGHT, 1950; SPICKETT et THODAY, 1966) et des méthodes ont été proposées pour déceler de tels gènes (par exemple WEHRHAHN et ALLARD, 1965; ELSTON, 1966, STEWART, 1969, dans le cas de lignées consanguines; MÉRAT, 1968, pour une population en panmixie).

Assez peu d'auteurs ont analysé, malgré cela, les conséquences propres à une sélection artificielle sur le devenir de gènes particuliers.

GRIFFING (1960) et FALCONER (1960, p. 205-206) établissent une relation entre l'intensité de sélection, l'effet moyen d'un allèle et la variation de fréquence de cet

(1) Car, dans le cas contraire, l'évolution de la valeur moyenne d'un groupe ne peut être prédite exactement grâce à une régression; notamment, la régression de la moyenne des descendants sur le phénotype des parents ne peut plus être considérée comme linéaire pour un gène majeur à effet non additif.

allèle par génération, pour un gène à effet additif petit par rapport à la variance génétique totale.

GRIFFING indique qu'alors, les « valeurs sélectives » des génotypes peuvent être exprimées comme des fonctions linéaires de leurs valeurs moyennes pour le caractère quantitatif sélectionné, ce qui avait déjà été signalé par HALDANE (1931). FALCONER insiste sur le fait que le « coefficient de sélection » d'un tel gène est approximativement indépendant de sa fréquence. GRIFFING étudie également la fréquence d'équilibre obtenue pour un locus à effet petit avec overdominance. Il montre qu'elle correspond à la moyenne maximum et à une variance additive nulle.

VAN DER VEEN (1960), pour un locus à deux allèles, avec « over-dominance » ou supériorité de l'hétérozygote, montre que l'intensité de sélection « optimum » qui maximise la moyenne de la population, n'est pas nécessairement la plus grande. En d'autres termes, la limite supérieure atteinte pour une performance est fonction de cette intensité. Ses démonstrations concernent implicitement le cas où les distributions de fréquences associées aux trois génotypes possibles au locus étudié ne se recouvrent pas.

HALDANE (1961) émet des considérations analogues, également avec des distributions sans recouvrement pour les génotypes au locus en cause, dans l'hypothèse de dominance, complète ou non.

POLLACK (1966) reprend cette étude, en l'étendant au cas d'une sélection d'intensité différente suivant le sexe, lorsque l'hétérozygote a la valeur la plus grande. Il montre, notamment, que la sélection peut avoir pour résultat une diminution de la valeur génotypique de la population.

LATTER (1965) semble le seul à avoir tenu compte explicitement de l'existence d'une variabilité résiduelle telle que les distributions des trois génotypes pour un locus à deux allèles se recouvrent partiellement. Il s'attache à comparer, à intensité de sélection égale, le gain génétique obtenu dans l'hypothèse strictement polygénique ou dans celle de la présence, superposée à la variation résiduelle, d'un gène à effet additif important.

Nous chercherons ici, pour notre part, à étudier l'effet de l'intensité d'une sélection par troncature sur l'évolution de la moyenne d'une population dans laquelle une partie de la variabilité pour un caractère est due à un ou deux loci autosomaux à effet individuel relativement grand. Ce point de vue se rapproche donc de celui de LATTER, mais l'orientation de nos conclusions sera différente. Nous considérerons non seulement l'allure de l'évolution des fréquences alléliques et de la valeur moyenne d'une génération à la suivante, mais surtout les limites atteintes par ces fréquences et par cette moyenne. D'autre part, la comparaison entre le comportement des gènes à effet individuel « petit » ou « grand » nous amènera à mieux analyser les différences entre ces deux catégories, spécialement dans leur réponse à l'intensité de sélection.

Nous supposerons que les générations ne s'interpénètrent pas dans le temps et que la distribution des représentants de chacune pour le critère X est normale et de même variance au départ pour les possesseurs d'un génotype donné aux loci « principaux ». Nous nous placerons dans le cas d'une population nombreuse (modèle déterministe) d'un organisme diploïde reproduite en panmixie sans apport

extérieur, dans l'hypothèse où il n'y a pas de différence de valeur sélective entre les génotypes comparés en dehors de leur effet sur X et où les effets des sources de variation « résiduelles » sont indépendants du génotype aux loci principaux.

Concernant l'hypothèse de normalité et d'égalité des variances résiduelles attachées à chaque génotype, si elle est réalisée dans une population n'ayant pas été soumise à une sélection pour le caractère considéré, elle ne l'est plus, en toute rigueur, après une ou plusieurs générations d'une telle sélection (cf. par exemple TALLIS 1961; FINNEY, 1962; YOUNG, 1964). Nous nous plaçons ici dans le cas où cette hypothèse reste approximativement vraie, ce qui sera obtenu si les différences de valeur moyenne entre génotypes principaux ne sont pas trop extrêmes, ainsi que l'intensité de sélection globale exercée, et si la fraction de la variance totale attribuable aux « polygènes résiduels » n'est pas trop élevée, situation souvent conforme à la réalité, notamment après une sélection ayant réduit la variabilité génétique « additive ».

Traitant de la sélection individuelle, nous considérerons successivement diverses situations pour des loci autosomiaux : gène avec dominance ou « surdominance », interaction entre deux loci non liés avec dominance pour chacun, gène avec sélection différente dans les deux sexes, locus à allèles multiples, gène influant enfin, non seulement sur la valeur moyenne, mais sur la variance d'un caractère. Nous essaierons dans un article ultérieur d'étendre nos conclusions à la sélection familiale ou récurrente.

Dans tous ces exemples, des approximations permettent un traitement algébrique simple pour des gènes dont l'effet individuel, exprimé en écart-type des distributions « résiduelles », est petit.

Dans le cas contraire, nous examinerons séparément l'évolution des fréquences géniques à point de troncature constant, ou à pourcentage constant d'individus gardés.

Les conclusions qui seront tirées pour un caractère pourront évidemment s'appliquer aussi à un « index » formé à partir de plusieurs caractères élémentaires.

I. — UN GÈNE A DEUX ALLÈLES AVEC DOMINANCE

I.1. *Cas général*

Supposons que le caractère X dépende d'un locus à deux allèles A et a, A procurant en moyenne un avantage égal à d , et le reste de la variation étant polygénique ou dû au milieu. Les distributions des animaux de génotype AA ou Aa d'une part, aa de l'autre, ont leurs moyennes décalées de d . Nous les supposons au départ normales, de même variance σ^2 , ces conditions restant approximativement réalisées par la suite (les variances résiduelles changeant de valeur au cours des générations, mais demeurant voisines l'une de l'autre).

Soit p la fréquence de l'allèle A, t la limite inférieure des performances des animaux AA ou Aa gardés comme reproducteurs, évaluée en écart-réduit de leur distribution. Cette limite inférieure est la même pour les animaux aa, mais du fait du

décalage des deux distributions, elle devient $t + \delta$ si on l'exprime en écart-réduit dans la deuxième distribution, en posant $\delta = \frac{d}{\sigma}$ (Fig 1).

Les pourcentages d'animaux pris comme reproducteurs parmi les AA et Aa d'une part, parmi les aa de l'autre, seront respectivement :

$$v_A = 1 - \Pi(t), \text{ avec } \Pi(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^t e^{-\frac{t^2}{2}} dt, \text{ et } v_a = 1 - \Pi(t + \delta).$$

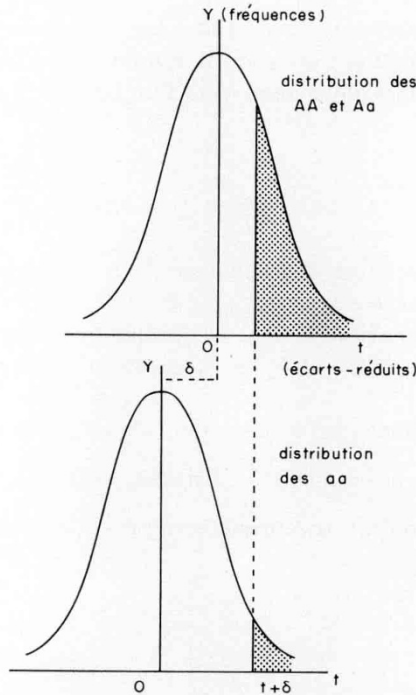


FIG. 1. — Gène à deux allèles avec dominance : Sélection avec troncation

La fréquence des animaux AA parmi les reproducteurs sera donc :

$$f_{AA} = \frac{p^2 v_A}{[p^2 + 2p(1-p)] v_A + (1-p)^2 v_a}$$

et ainsi de suite pour f_{Aa} et f_{aa} .

Les fréquences des allèles A et a à la génération suivante seront celles existant chez les reproducteurs, si les génotypes ne diffèrent pas du point de vue de la « sélection naturelle ». Dans l'hypothèse de la panmixie, on en déduit immédiatement la fréquence des génotypes AA, Aa et aa parmi les descendants, et par conséquent la différence entre la valeur moyenne de ces derniers et celle de la génération parentale attribuable à la variation de fréquence des génotypes au locus A.

Comme nous nous plaçons dans le cadre d'un modèle déterministe, le terme de « fréquences » ou de « proportions », que nous utilisons pour la commodité, doit être pris pour synonyme de probabilités.

Le calcul numérique de la modification Δf_A de la fréquence des animaux de phénotype A en une génération, en fonction de p , t et δ , montre que la « réponse » à une variation de l'intensité de sélection (correspondant à une variation de t) dépend de façon appréciable de la différence δ , au moins quand la fréquence p de A n'est pas trop élevée.

Les choses seraient analogues dans le cas de dominance incomplète ou d'additivité.

La limite ultime que peuvent atteindre les performances n'est pas influencée ici par l'intensité de sélection : on aboutit toujours à la fixation de l'allèle A, les progrès se ralentissant lorsque p tend vers l'unité.

1.2. Gène à petit effet

La relation entre variation de fréquence de A et intensité de sélection prend une forme simple lorsque δ est petit.

En reprenant nos notations, soient z l'ordonnée au point de troncature pour les individus de phénotype (A), v_A et v_a les proportions de reproducteurs choisis dans les deux types.

Le choix exercé revient (fig. 2) à garder, chez les animaux aa , la proportion v_A , diminuée d'une fraction voisine de $\frac{\delta z}{v_A}$. En effet, z étant la dérivée de v par rapport à t et δ étant petit, le produit δz représente approximativement la différence entre v_A et v_a .

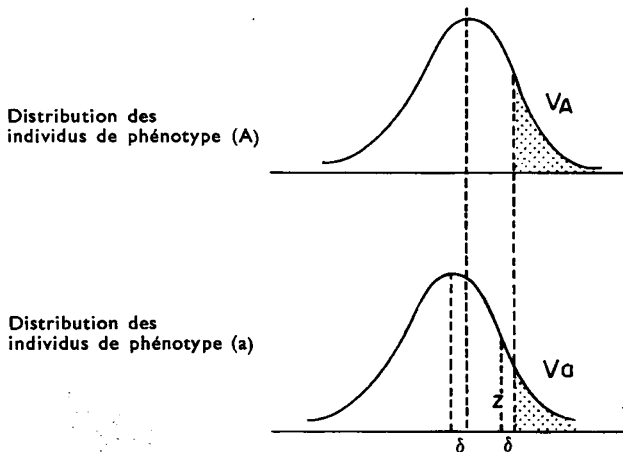


FIG. 2. — Relation entre les pourcentages de gardés pour les deux phénotypes — gène à effet petit avec dominance.

δ = différence entre les moyennes des deux distributions (en écart réduit)

z = ordonnée au point de troncature pour les individus de phénotype (A)

v_A et v_a = proportions de reproducteurs choisis dans chaque type.

Mais $z = v_A \bar{i}$, \bar{i} étant la « sélection différentielle » (différence entre la moyenne des reproducteurs et la moyenne de la population) exercée sur les individus (A), voisine de la « sélection différentielle » globale.

$$\text{Donc, } \frac{\delta z}{v_A} = \delta \bar{i}, \text{ d'où } v_a = v_A (1 - \delta \bar{i}),$$

et la fréquence p' de A à la génération suivante sera, en exprimant v_a en fonction de v_A et divisant haut et bas par v_A :

$$p + \Delta p = p' \simeq \frac{p^2 + p(1-p)}{p^2 + 2p(1-p) + (1-p)^2(1-\delta \bar{i})} = \frac{p}{1 - \delta \bar{i}(1-p)^2}.$$

D'où l'on tire $\Delta p \simeq \delta \bar{i} p (1-p)^2$.

On retrouve le résultat obtenu par FALCONER (1960)⁽¹⁾, p. 206) et par GRIF-FING (1960) compte tenu des notations différentes utilisées par ces auteurs.

Le fait important, déjà noté par FALCONER, est qu'avec cette approximation, le « coefficient » de sélection s , tel que le rapport v_a/v_A soit égal à $1 - s$, est indépendant de la fréquence de A.

Ceci ne reste exact, pour une valeur de δ appréciable, que si l'abscisse du point de troncature est fixe. Dans la pratique, c'est plutôt le pourcentage global V d'individus gardés que le sélectionneur tend à maintenir constant. Or :

$$V = [p^2 + 2p(1-p)] v_A + (1-p)^2 v_a$$

Lorsque p augmente, V gardant la même valeur, le point de troncature se déplace vers la droite, modifiant le coefficient s .

1.3. Effet de la sélection sur la variabilité génétique « résiduelle »

De l'écart δ entre les deux distributions (A) et (a) se retranche un écart moyen ϵ , du fait de la sélection « résiduelle » plus intense chez les individus aa , de sorte que la rapidité prévue du gain relatif au locus A s'en trouve diminuée après la première génération de sélection, sans que le résultat ultime (fixation de A) soit bien entendu changé.

Lorsque δ est petit, il en est de même, et l'indépendance approximative de Δp vis-à-vis de p est subordonnée au fait que ϵ puisse être négligé devant δ (faible proportion de variabilité génétique additive contenue dans la variance résiduelle),

Nous préciserons davantage ce fait, qui ne semble pas avoir été analysé, dans la situation d'un locus avec « overdominance », où il peut avoir des conséquences, non seulement sur le rythme des variations de p , mais sur leur aboutissement.

⁽¹⁾ FALCONER (1960, p. 192) désigne \bar{i} par le terme d'intensité de sélection.

II. — UN LOCUS AVEC « SURDOMINANCE » OU « OVERDOMINANCE »

Supposons l'hétérozygote Aa supérieur à AA , qui lui-même dépasse aa .

2.1. Cas général

Considérons l'effet d'une génération de sélection. Il sera intéressant, en plus de la variation de la fréquence de l'allèle A , d'évaluer celle de la moyenne m de la population.

Nous vérifierons ainsi qu'une augmentation de l'intensité de sélection peut abaisser, ou ne pas augmenter, le niveau moyen du caractère sélectionné.

Soit δ_1 la différence entre les valeurs moyennes des individus AA et aa , et δ_2 celle entre Aa et AA , ces différences étant exprimées en écart-réduits des distributions « résiduelles ». En appelant t la valeur minimum des animaux Aa choisis comme reproducteurs, et p la fréquence de A à la génération de départ, la fréquence p' de l'allèle A parmi les descendants, en panmixie, sera, en raisonnant comme précédemment :

$$p' = \frac{p(1-p)[1 - \Pi(t)] + p^2[1 - \Pi(t + \delta_2)]}{D}$$

avec

$$D = p^2[1 - \Pi(t + \delta_2)] + 2p(1-p)[1 - \Pi(t)] + (1-p)^2[1 - \Pi(t + \delta_1 + \delta_2)]$$

Si l'on attribue arbitrairement la valeur zéro à aa , la moyenne générale m , à une génération où la fréquence de A est p , s'écrit :

$$p^2 \delta_1 + 2p(1-p)(\delta_1 + \delta_2).$$

En donnant des valeurs particulières aux paramètres p , δ_1 et δ_2 , on vérifie qu'une augmentation de t , c'est-à-dire de l'intensité de sélection, diminue légèrement dans certains cas le gain Δm obtenu sur la moyenne, lié à la variation de fréquence du gène A . Bien entendu, il faudrait tenir compte, en plus, de la variation $\Delta m'$ due à la sélection exercée sur les polygènes résiduels, qui s'ajoute à Δm puisque nous avons supposé l'indépendance des effets au locus A et aux autres loci. La quantité $\Delta m'$ s'évaluera en faisant appel à la notion d'héritabilité (LERNER, 1950, 1958).

Le point le plus intéressant est celui des limites supérieures atteintes par les performances de la population. Elles sont fonction de l'intensité de la sélection ⁽¹⁾.

Pour une valeur t donnée, supposée constante, il existe une fréquence p d'équilibre, telles que la variation Δp entre les générations n et $n + 1$ soit nulle. En reprenant l'expression donnée plus haut pour la fréquence de A chez les descendants,

⁽¹⁾ ROBERTSON (1960) a montré que les limites de la sélection sont fonction de l'intensité de celle-ci dans une population d'effectif limité; nous considérons ici une population d'effectif élevé assimilable à une population infinie.

et appelant respectivement v_{AA} , v_{Aa} et v_{aa} les pourcentages d'individus gardés dans chaque génotype, elle vérifiera l'égalité :

$$\frac{\dot{p} (1 - \dot{p}) v_{Aa} + \dot{p}^2 v_{AA}}{\dot{p}^2 v_{AA} + 2\dot{p} (1 - \dot{p}) v_{Aa} + (1 - \dot{p})^2 v_{aa}} = \dot{p}$$

Cette égalité conduit à une équation du second degré en \dot{p} , dont une racine est $+1$, l'autre étant :

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

Cette valeur est comprise entre $+1/2$ et $+1$ (du fait que $v_{Aa} > v_{AA} > v_{aa}$) et représente donc une solution toujours possible et unique. Elle correspond à un équilibre stable : on tend vers la valeur d'équilibre \dot{p}_o , quelle que soit la fréquence \dot{p} de départ, contrairement à la situation décrite par HALDANE (1961) et VAN DER VEEN (1960). Cette différence est due au fait que nous faisons entrer en ligne de compte une variance résiduelle non considérée par ces auteurs.

On vérifie la stabilité de l'équilibre en remarquant que $\Delta\dot{p}$ peut s'écrire sous la forme :

$$\Delta\dot{p} = \frac{-(s_1 + s_2) \dot{p} (1 - \dot{p}) (\dot{p} - \dot{p}_o)}{1 - s_1 \dot{p}^2 - s_2 (1 - \dot{p})^2}$$

s_1 et s_2 étant les « coefficients de sélection » des deux génotypes homozygotes, tels que $v_{AA} = (1 - s_1) v_{Aa}$ et $v_{aa} = (1 - s_2) v_{Aa}$.

s_1 et s_2 étant positifs et inférieurs à 1 par hypothèse, $\Delta\dot{p}$ est bien de signe contraire à $\dot{p} - \dot{p}_o$ quels que soient \dot{p} et t . En outre, on voit que $|\Delta\dot{p}| < |\dot{p} - \dot{p}_o|$, car cette inégalité se traduit par $\dot{p} < \frac{1 - s_2}{s_1 - s_2}$, ce qui est toujours réalisé. Autrement dit, la tendance vers l'équilibre se fait toujours sans dépassement de la fréquence \dot{p}_o , donc sans oscillations autour de cette valeur.

Nous avons raisonné jusqu'ici à t constant, c'est-à-dire en maintenant fixe la valeur minimum des individus pris pour la reproduction. Comme nous l'avons déjà remarqué, cette hypothèse n'est pas réaliste : si un paramètre de sélection est maintenu inchangé, ce sera en général le pourcentage global V de reproducteurs gardés, de sorte que la fréquence d'équilibre \dot{p}_o et l'écart-réduit t , minimum des individus gardés de génotype Aa devront vérifier les deux équations suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_o = \frac{\Pi(t_o) - \Pi(t_o + \delta_1 + \delta_2)}{2\Pi(t_o) - \Pi(t_o + \delta_2) - \Pi(t_o + \delta_1 + \delta_2)} \\ V = \dot{p}_o^2 [1 - \Pi(t_o + \delta_2)] + 2\dot{p}_o(1 - \dot{p}_o) [1 - \Pi(t_o)] \\ \quad + (1 - \dot{p}_o)^2 [1 - \Pi(t_o + \delta_1 + \delta_2)] \end{array} \right.$$

Ces deux équations ne sont pas solubles algébriquement, mais on peut remarquer qu'à t donné correspond, pour une certaine fréquence \dot{p} , une seule valeur V et réciproquement, V étant une fonction monotone décroissante de t ; d'autre part, à une valeur \dot{p}_o donnée correspond un t_o unique et réciproquement, \dot{p}_o étant une fonction monotone décroissante de t_o prenant toutes les valeurs de 1 à $1/2$ pour t_o

passant de $-\infty$ à $+\infty$ (1). Il doit donc bien exister une solution p_0 et une seule pour toute valeur particulière de V , et ce que nous avons vu plus haut concernant la stabilité de l'équilibre et le non-dépassement de la fréquence p_0 s'applique sans changement au voisinage de p_0 .

En dehors de ce voisinage immédiat, p étant la fréquence de A , on peut en tous cas dire que, pour cette valeur, t étant le point de troncature « instantané », cette fréquence, entre la génération considérée et la suivante, se rapproche, sans l'atteindre, de la valeur p'_0 , fréquence d'équilibre si t restait constant.

D'autre part, pour t donné, V est maximum pour

$$p = \frac{\Pi(t) - \Pi(t + \delta_1 + \delta_2)}{2\Pi(t) - \Pi(t + \delta_2) - \Pi(t + \delta_1 + \delta_2)}$$

Inversement, pour V donné, t doit être maximum pour p_0 déterminé par les deux équations ci-dessus. Comme p_0 est une fonction décroissante de t_0 , on en déduit que pour $p > p_0$, la valeur p'_0 , limite inférieure « temporaire » de p , est toujours supérieure à p_0 , donc p se rapproche de p_0 sans l'atteindre; pour $p < p_0$, p'_0 est aussi supérieur à p_0 , et il n'est pas évident à première vue que l'on ne puisse dépasser cette valeur p_0 , ce qui d'ailleurs ne pourrait avoir lieu qu'une fois, puisqu'ensuite on se retrouverait dans la situation $p > p_0$ qui ne prête pas à équivoque.

2.2. Gène à petit effet

En gardant les notations précédentes et faisant des approximations analogues au cas d'un gène avec dominance, on peut alors exprimer la variation Δp de p d'une génération à la suivante sous la forme :

$$\Delta p \simeq \bar{i} p (1 - p) [\delta_1 + \delta_2 - p(2\delta_1 + \delta_2)]$$

\bar{i} étant, comme auparavant, la différence entre la moyenne des individus sélectionnés et celle du troupeau.

En exprimant Δp en fonction des « coefficients de sélection » définis comme plus haut, relatifs respectivement à AA et aa , il vient :

$$\Delta p = \frac{-p(1-p)[s_1 p - s_2(1-p)]}{1 - s_1 p^2 - s_2(1-p)^2} \simeq -p(1-p)[s_1 p - s_2(1-p)]$$

le dénominateur pouvant être remplacé par l'unité si s_1 et s_2 sont suffisamment petits.

En identifiant les deux expressions de Δp , on obtient : $s_1 \simeq \bar{i} \delta_1$, $s_2 \simeq \bar{i}(\delta_1 + \delta_2)$.

On a donc approximativement une sélection à coefficients constants, c'est-à-dire indépendants de la fréquence p , et l'on retrouve le fait que Δp est toujours de signe contraire à $p - p_0$ et lui est inférieur en valeur absolue.

(1) En posant $r = \frac{v_{AA} - v_{aa}}{v_{Aa} - v_{AA}}$, on voit que $p_0 = 1 - \frac{1}{2+r}$. Or, r , rapport de deux aires consécutives découpées sous la courbe normale, va toujours en diminuant quand t croît, comme l'indique la décroissance constante du rapport de deux ordonnées y_1 et y_2 correspondant aux abscisses t et $t + \delta$: lorsque t augmente, $\frac{y_2}{y_1} = e^{-t\delta} + \frac{\delta^2}{2}$ décroît.

En outre, la fréquence d'équilibre, pour laquelle $\Delta p = 0$, est voisine de :

$$p_0 = \frac{s_2}{s_1 + s_2} = \frac{\delta_1 + \delta_2}{2\delta_1 + \delta_2}$$

Ce résultat a déjà été indiqué par GRIFFING (1960).

L'aspect remarquable que fait apparaître notre comparaison entre « gènes importants » et gènes « à petit effet » est qu'ici cette fréquence est pratiquement indépendante de l'intensité de sélection (1).

On peut d'ailleurs noter que la fréquence d'équilibre est égale à $\frac{1}{2}$ et strictement indépendante de l'intensité de sélection pour $\delta_1 = 0$. Autrement dit, l'intensité de sélection ne peut, de toute façon, modifier de manière appréciable l'équilibre que s'il y a des différences notables entre homozygotes.

En exceptant ce cas particulier, il y a donc un contraste entre les « polygènes » et les gènes à effet individuel plus important. Pour les seconds, et eux seuls, l'équilibre est déplacé notablement sous l'effet d'une modification de la pression de sélection (cf. tableau 1, où, dans certains cas, p_0 varie de 0,5 à plus de 0,7). C'est ce qu'il faut souligner et qui caractérise la sélection artificielle avec troncature, l'existence d'une fréquence d'équilibre pour un locus où l'hétérozygote est supérieur aux deux homozygotes étant par ailleurs un résultat très classique de la génétique des populations (L'HÉRITIER, 1954).

Par contre, l'intensité de la sélection influe sur la rapidité avec laquelle on tend vers un équilibre, qu'il s'agisse d'un gène à action petite ou grande.

2.3. Variations de la valeur moyenne

De l'existence d'une fréquence d'équilibre p_0 , il s'ensuit qu'il y a une « moyenne d'équilibre » de la population, dont l'expression en fonction de p_0 est

$$m_0 = 2(\delta_1 + \delta_2) p_0 (1 - p_0) + \delta_1 p_0^2$$

en attribuant arbitrairement la valeur 0 au génotype *aa*. Dans le cas d'un gène « majeur », cette moyenne, donc aussi la limite supérieure des performances possibles, dépend de l'intensité de sélection exercée par l'éleveur, à supposer qu'il la maintienne constante.

Le tableau 1 donne m_0 (exprimée en écart-type des distributions « résiduelles »), pour diverses valeurs de δ_1 et δ_2 . Nous avons, dans chaque cas, considéré les trois valeurs 0, + 1 et + 1,5 pour t , mais nous donnons dans le tableau le pourcentage global V d'animaux retenus pour la reproduction, dont la signification est plus concrète.

(1) Ceci sera vrai plus généralement (par exemple dans le cas d'allèles multiples ou de plusieurs loci avec épistasie) si le coefficient de sélection attaché à un génotype est $s_j \approx \delta_j \cdot \bar{i}$, c'est-à-dire indépendant des fréquences alléliques et proportionnel à la « sélection différentielle » \bar{i} . La condition d'équilibre se ramène alors, en effet, pour la fréquence p_j de l'allèle A_j , à l'égalité à p_j d'un rapport où \bar{i} figure en facteur au numérateur et au dénominateur.

TABLEAU I

Valeur moyenne d'équilibre, correspondant à diverses intensités de sélection et à diverses valeurs des différences entre les génotypes au locus A (cas d'overdominance)

Différences moyennes en écarts-réduits Entre AA et aa (δ_1) Entre Aa et AA (δ_2)	V Proportion globale d'animaux gardés en p. 100	P _o Fréquence d'équilibre de A	m _o (moyenne de la population à l'équilibre en écarts-réduits)
$\delta_1 = 1,0$ $\delta_2 = 0,5$	36,3 10,2 4,0	0,714 0,624 0,508	1,122 1,094 1,008
$\delta_1 = 0,5$ $\delta_2 = 0,1$	46,6 14,0 5,7	0,850 0,819 0,803	0,514 0,513 0,512
$\delta_1 = 1,0$ $\delta_2 = 0,2$	43,4 12,5 5,0	0,830 0,767 0,743	1,027 1,018 1,010
$\delta_1 = 1,0$ $\delta_2 = 1,0$	30,1 8,6 3,5	0,583 0,537 0,523	1,312 1,284 1,270

On voit, par exemple, que, dans le premier cas, une sélection plus sévère diminue la moyenne de la population, à l'équilibre, de façon substantielle.

Pour des valeurs données de δ_1 et δ_2 , l'intensité de sélection « optimum » correspond à la fréquence « optimum » pour A. Appelons-la P_o. Cette valeur est celle qui rend maximum la moyenne $m = \delta_1 P_o^2 + 2(\delta_1 + \delta_2) P_o(1 - P_o)$.

Elle doit donc être telle que $\frac{dm}{dP_o} = 0$, ce qui conduit à $P_o = \frac{\delta_1 + \delta_2}{\delta_1 + 2\delta_2}$.

On peut se représenter plus intuitivement les résultats précédents : lorsqu'on exerce une forte intensité de sélection, la fréquence p de A va se rapprocher de $1/2$, et la moyenne va donc s'écarter de la valeur maximum possible M_o correspondant à P_o. La moyenne m_o atteinte avec une intensité de sélection différente de la valeur « optimum » sera avec M_o dans le rapport $m_o/M_o = 2(\delta_1 + \delta_2) p_o(1 - p_o) + \delta_1 p_o^2 / 2(\delta_1 + \delta_2) P_o(1 - P_o) + \delta_1 P_o$ avec P_o et p_o définis comme plus haut.

Au cours de la sélection, il pourra y avoir éventuellement diminution de la moyenne, si l'on s'éloigne de la fréquence optimum P_o en tendant vers p_o ≠ P_o; ou même augmentation de m suivie d'une diminution, si l'on passe par P_o puis s'en écarte (fig. 3). La condition dans ce deuxième cas est que P_o soit compris entre la fréquence p initiale et la fréquence d'équilibre p_o correspondant à l'intensité de sélection exercée.

Par contre, dans le cas d'un gène à effet individuel suffisamment réduit, on tend toujours pratiquement vers la fréquence « optimum » quelle que soit la pression de sélection appliquée, et la valeur moyenne déterminée par ce gène ne diminue pas.

Naturellement, la notion de moyenne « maximum » considérée comme un optimum peut ne valoir que pour la sélection en souche pure. Si l'objectif final est l'amélioration d'un croisement de première génération, il peut être souhaitable de fixer A ou a dans une population parentale, c'est-à-dire de diminuer la valeur moyenne de celle-ci.

Naturellement, aussi, l'influence de l'intensité de sélection sur les limites atteintes par celle-ci n'est pas définitive : elle ne dure qu'autant que l'éleveur l'applique.

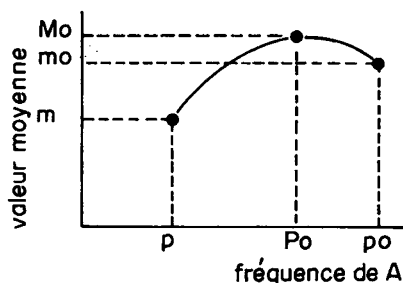


FIG. 3. — Possibilité de diminution de la valeur moyenne au cours de la sélection pour un gène à effet important avec « overdominance ».

p = fréquence de départ, à laquelle correspond la moyenne m .

P_o = fréquence d'équilibre « optimum » à laquelle correspond la moyenne M_o (maximum).

p_o = fréquence d'équilibre correspondant à l'intensité de sélection exercée, à laquelle correspond la moyenne m_o .

2.4. La variance « additive » à l'équilibre

C'est un résultat connu que, dans une sélection à coefficients constants, pour un locus avec overdominance, la variance additive d'une population relativement à ce locus est nulle lorsqu'on atteint la fréquence d'équilibre (FALCONER, 1960, p. 135).

Ce sera aussi le cas, avec une approximation suffisamment correcte, pour un gène à petit effet, mais non nécessairement pour un gène « majeur », en sélection avec troncation.

En effet, en transposant le résultat indiqué par FALCONER avec nos notations, la variance additive σ_A^2 s'écrit :

$$\sigma_A^2 = 2p(1-p) [(\delta_1 + \delta_2) - p(2\delta_1 + \delta_2)]^2$$

On voit qu'elle s'annule pour $p = P_o$, fréquence « optimum » d'équilibre qui rend maximum la moyenne de la population. Toute intensité de sélection conduisant à une fréquence d'équilibre p_o différente de P_o maintient donc une variance additive non nulle, et de même pour l'héritabilité, quoique la sélection « plafonne ». Inversement, la possibilité, vue à propos des variations de la moyenne, de passer temporairement, avec certaines intensités de sélection, par la fréquence P_o , puis de s'en écarter, indique que la variance additive attribuable au locus A peut, en conséquence, s'annuler alors temporairement pour redevenir positive ensuite.

2.5. *Effet indirect de la sélection sur la variabilité génétique « résiduelle ».*

De façon analogue au cas de dominance, ce qui précède, en particulier quant aux conditions d'équilibre, n'est rigoureux que si la fraction « génétique additive » de la variabilité résiduelle (autre qu'au locus A) est assez faible. Sinon, les différences de sélection sur les « polygènes résiduels » suivant le génotype au locus A modifieront la fréquence d'équilibre à ce locus d'une façon que l'on ne pourrait évaluer que par tâtonnements dans le cas d'un gène à effet important.

Précisons-le davantage pour un gène à *petit effet*.

Soient \bar{i}_{AA} , \bar{i}_{Aa} , \bar{i}_{aa} respectivement les « sélections différentielles » exercées sur la variabilité résiduelle parmi les individus AA, Aa et aa.

On a :

$$\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{aa} \simeq -\delta_2 \frac{d\bar{i}}{dt}$$

$\frac{d\bar{i}}{dt}$ étant la dérivée de \bar{i} par rapport à l'abscisse du point de troncature t chez les AA.

et :

$$\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{AA} \simeq -\delta_1 \frac{d\bar{i}}{d(t + \delta_1)}$$

Les deux dérivés du second membre différant peu si les δ sont assez petits, on a :

$$\frac{\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{aa}}{\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{AA}} \simeq \frac{\delta_1}{\delta_2}$$

Évaluons maintenant la variation de la moyenne des individus de chaque génotype au locus A du fait d'une génération de sélection sur la valeur génétique additive « résiduelle », cette valeur étant proportionnelle à \bar{i}_{AA} pour les individus AA sélectionnés comme parents, à \bar{i}_{Aa} pour les Aa, à \bar{i}_{aa} pour les aa.

Les descendants AA issus de l'accouplement d'un parent AA avec un Aa auront pour valeur génétique résiduelle moyenne $h^2 \cdot \frac{\bar{i}_{AA} + \bar{i}_{Aa}}{2}$, h^2 étant « l'héritabilité » relative à la variance résiduelle, et l'on peut montrer que la probabilité pour un enfant AA d'être issu d'un croisement de ce type est $2p(1-p)$.

En raisonnant de même pour tous les génotypes de descendants et tous les types d'accouplements parentaux leur donnant naissance, on vérifie que les « gains génétiques résiduels » d'une génération à l'autre sont respectivement :

$$\Delta G_{AA} = h^2 [p\bar{i}_{AA} + q\bar{i}_{Aa}] \text{ pour les enfants AA (avec } q = 1 - p)$$

$$\Delta G_{Aa} = h^2 \left[\frac{p}{2}\bar{i}_{AA} + \frac{1}{2}\bar{i}_{Aa} + \frac{q}{2}\bar{i}_{aa} \right] \text{ pour les enfants Aa}$$

$$\Delta G_{aa} = h^2 [p\bar{i}_{Aa} + q\bar{i}_{aa}] \text{ pour les enfants aa}$$

On voit que la différence $\Delta G_{AA} - \Delta G_{Aa}$ est égale à $\frac{1}{2} h^2 [p(\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{Aa}) + q(\bar{i}_{Aa} - \bar{i}_{aa})]$ et que $\Delta G_{AA} - \Delta G_{aa}$ est égal au double de cette quantité.

Quant au signe de ces deux expressions, la proportionnalité indiquée plus haut de $\bar{i}_{aa} - \bar{i}_{AA}$ avec δ_1 , et de $\bar{i}_{AA} - \bar{i}_{Aa}$ avec δ_2 , montre qu'elles s'annulent toutes deux pour :

$p = p_0 = \frac{\delta_1 + \delta_2}{\delta_1 + 2\delta_2}$, qu'elles sont négatives pour p inférieur à cette valeur et positives dans le cas contraire.

Cette fréquence reste donc, dans ces conditions, une fréquence d'équilibre et la seule possible.

Pour $p < p_0$, la sélection sur les polygènes « résiduels », plus intense en présence de a , tend à diminuer encore la valeur de p , et de même en sens inverse pour $p > p_0$. Ceci freinera donc la sélection exercée directement sur le gène principal, tendant à favoriser un allèle alors que celle-ci tend à maintenir un équilibre stable (1).

Ainsi, la différence d'intensité de sélection sur les gènes « résiduels » suivant le génotype au locus A peut, pour un gène à « petit effet », être négligée en ce qui concerne la fréquence d'équilibre, sinon la façon dont l'équilibre est atteint, alors que, pour un gène à « effet important », la fréquence d'équilibre elle-même sera influencée par la sélection « résiduelle ».

2.6. Cas d'« overdominance négative ».

Des conclusions analogues valent lorsque l'hétérozygote est inférieur aux deux homozygotes, c'est-à-dire si δ_2 est négatif et supérieur à δ_1 en valeur absolue. La fréquence d'équilibre correspond alors à un état instable; elle n'est approximativement indépendante de l'intensité de sélection que si δ_1 et δ_2 sont petits. L'allèle fixé en définitive ne dépend alors que de la position de la fréquence p de départ par rapport à cette fréquence d'équilibre p_0 . Dans le cas contraire, des fluctuations de l'intensité de sélection peuvent produire des oscillations irrégulières de la fréquence p de A, suivant qu'elle se trouve supérieure ou inférieure à la fréquence d'équilibre « momentanée » p_0 . De plus, le choix de l'allèle finalement fixé dépend alors de cette intensité. On peut, enfin, avoir, comme dans le cas d'overdominance positive, diminution momentanée de la moyenne, par exemple si les fréquences p (initiale), p_0 (équilibre correspondant à l'intensité de sélection exercée) et P_0 (équilibre donnant la moyenne minimum) sont telles que p soit intermédiaire entre p_0 et P_0 .

Comme dans les autres cas, ce qui précède n'est qu'une simplification, valable si l'on peut négliger l'effet de la différence d'intensité de sélection sur les gènes résiduels entre individus de génotype différent au locus A, c'est-à-dire si la variance résiduelle ne contient qu'une faible fraction génétique additive. Sinon, une complication supplémentaire apparaît. En particulier, avec des différences δ_1 et δ_2 relative-

(1) On peut vérifier que ce « freinage » ne peut aller jusqu'à entraver l'évolution vers l'état d'équilibre.

vement petites, on peut montrer que, si $p < p_0$, la sélection sur les gènes autres que A tend à produire un gain génétique plus élevé en présence de l'allèle A, donc à augmenter p , et vice-versa pour $p > p_0$. Ceci tend à freiner la fixation de A ou de a attendue de la sélection directe sur ce gène.

III. — INTERACTION ENTRE DEUX LOCI NON LIÉS, AVEC DOMINANCE

Supposons, pour simplifier, qu'il y ait dominance à chaque locus, d'où quatre phénotypes, que nous désignerons par (AB), (Ab), (aB) et (ab). Les performances des animaux de chaque phénotype seront distribués normalement, avec la même variance (ou une variance voisine après une ou plusieurs générations de sélection), du fait des causes de variation autres que les génotypes aux loci A et B.

Nous nous intéresserons, comme précédemment, à la valeur moyenne vers laquelle tendra, à plus ou moins long terme, la population. Un exemple intéressant sera alors celui où les allèles A et a ont des valeurs sélectives dont le classement s'inverse suivant que B est ou n'est pas présent.

3.1. Cas général.

Supposons que les moyennes de quatre phénotypes soient classées dans l'ordre $[AB] > [ab] > [aB] > [Ab]$. A partir de la moyenne des individus [Ab], appelons $\delta_1, \delta_2, \delta_3$, les différences entre les valeurs moyennes successives que l'on rencontre dans l'ordre croissant, exprimées en écart-type des distributions résiduelles.

Soit p la fréquence initiale de A, et q celle de B. En prenant pour origine la moyenne des individus [AB], soit t la valeur minimum de ceux de ces animaux qui sont pris comme reproducteurs, exprimée en écart-réduit de leur distribution. Il lui correspond une proportion d'animaux gardés égale à $1 - \Pi(t) = V_{AB}$.

En raisonnant comme aux paragraphes précédents, cette proportion sera :

$$\begin{aligned} \text{parmi les } [ab] &: 1 - \Pi(t + \delta_3) = V_{ab} \\ \text{parmi les } [aB] &: 1 - \Pi(t + \delta_2 + \delta_3) = V_{aB} \\ \text{parmi les } [Ab] &: 1 - \Pi(t + \delta_1 + \delta_2 + \delta_3) = V_{Ab} \end{aligned}$$

On en déduit la proportion des divers phénotypes parmi les reproducteurs et la fréquence p' de A à la génération suivante.

Un état d'équilibre implique que $p' = p$.

On peut faire le même raisonnement pour la fréquence q' de B, donnée par une formule analogue, en intervertissant les rôles de p et de q .

Les conditions d'équilibre se traduisent par deux équations du second degré en p et q , et l'on peut vérifier qu'elles sont satisfaites par :

$$\begin{aligned} (1 - p)^2 &= \frac{v_{AB} - v_{aB}}{v_{AB} + v_{ab} - v_{aB} - v_{Ab}} \\ (1 - q)^2 &= \frac{v_{AB} - v_{Ab}}{v_{AB} + v_{ab} - v_{aB} - v_{Ab}} \end{aligned}$$

Les seconds membres étant positifs et inférieurs à 1, il y a toujours une solution en p et q , c'est-à-dire un couple de valeurs p_0 et q_0 correspondant à une position d'équilibre.

L'étude des signes de $p' - p$ et $q' - q$ suivant les valeurs de p et de q montre qu'il s'agit d'un équilibre instable. Lorsque p et q sont tous deux supérieurs aux valeurs p_0 et q_0 , ils augmentent ensemble et l'on tend vers la fixation des allèles A et B. Si, au contraire, p et q sont tous deux petits, ou du moins inférieurs à p_0 et q_0 , ils diminuent ensemble, et l'on tend vers la fixation des allèles a et b .

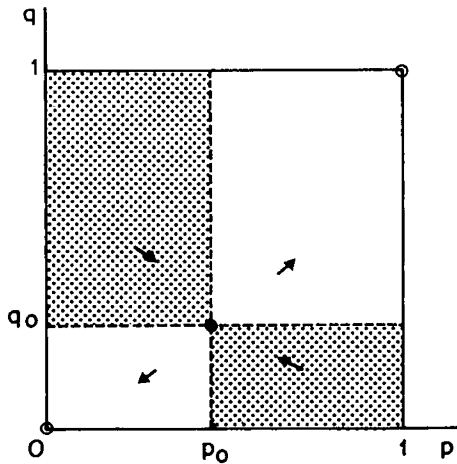


FIG. 4. — Sens de variation de p et q suivant leur position par rapport aux fréquences d'équilibre (les deux points d'équilibre stable sont entourés).

En effet, le numérateur de Δp peut s'écrire :

$$p(1-p)^2(q-q_0)(v_{AB} + v_{ab} - v_{aB} - v_{Ab}) \text{ et celui de } \Delta q :$$

$$q(1-q)^2(p-p_0)(v_{AB} + v_{ab} - v_{aB} - v_{Ab}).$$

Or, ceci dépend, non seulement des fréquences p et q initiales, mais des intensités de sélection. Par exemple, une intensité très forte pourra augmenter la fréquence de A et de B, et permettra leur fixation, alors que, dans certains cas, une intensité moins élevée pourra entraîner la fixation de a et de b .

Lorsqu'une des deux valeurs p ou q est supérieure à sa valeur d'équilibre et l'autre inférieure, le résultat ultime, quoique parfaitement déterminé, est moins évident *a priori*.

En reprenant l'expression du numérateur de Δp et de Δq , on voit que, pour p donné supérieur à p_0 , $\Delta q > 0$. Inversement, pour $p < p_0$, $\Delta q < 0$. De même, pour $q > q_0$, $\Delta p > 0$, et pour $q < q_0$, $\Delta p < 0$. Les sens de variation de p et de q suivant la zone du plan où se trouve le point représentatif du couple (p, q) sont indiqués par des flèches sur la figure 4.

Si, partant d'une zone non hachurée, on se dirige obligatoirement vers l'un des points d'équilibre stable (fixation de AAbb ou de aabb), on voit qu'en partant d'une zone hachurée, on doit rentrer dans l'une des zones blanches, au moins

lorsque Δp n'est pas trop grand à chaque génération. Cependant, il semble concevable à première vue que l'on puisse éventuellement passer d'une zone hachurée à l'autre, pour un Δp relativement grand, c'est-à-dire avec un couple de gènes à effet important et une intensité de sélection assez grande. Dans le cas, par exemple, où $p < p_0$ et $q > q_0$, il faudrait pour cela que $\Delta p > p_0 - p$ et $\Delta q < q_0 - q$.

Pour une très forte intensité de sélection rendant pratiquement négligeables v_{ab} , v_{Ab} et v_{aB} devant v_{AB} , cette condition s'écrirait :

$$\Delta p \approx \frac{(1 - p)^2 (q - q_0)}{(2 - p) [q^2 + 2q(1 - q)]} > p_0 - p$$

Ceci devient, en posant $p = p_0 - \varepsilon$ et $q = q_0 + \varepsilon'$ et supposant ε et ε' petits :

$$\frac{(1 - p_0)^2}{(2 - p_0) [q_0^2 + 2q_0(1 - q_0)]} > \frac{\varepsilon}{\varepsilon'}, \text{ ce qui est réalisable.}$$

Pour résumer les indications contenues dans la figure 4, suivant les fréquences de départ, on pourra avoir évolution constamment dans le même sens à la fois de p et de q , ou seulement de l'un des deux, avec passage de l'autre par un maximum ou un minimum; enfin, éventuellement, trajet plus complexe si l'on passe d'une zone hachurée à l'autre (1).

On pourrait répéter la même étude pour les autres situations possibles relativement aux positions respectives des quatre moyennes. Nous avons seulement voulu illustrer, une fois encore, le rôle joué par le mode de choix qui est celui de la sélection artificielle : l'intensité de sélection, dont dépendent p_0 et q_0 , peut, si elle varie, influencer d'une manière complexe sur le trajet suivi par le point représentatif de p et q aux générations successives.

Le même raisonnement vaudrait pour des loci où la valeur moyenne est différente pour les neuf combinaisons digéniques AA BB, Aa BB, etc. ou encore dans le cas d'inversions de la valeur sélective de deux allèles suivant le sexe, ou d'une interaction entre génotype de la mère et du zygote; et l'on pourrait examiner les possibilités d'équilibre, stables ou non, suivant les valeurs moyennes respectives des génotypes et l'intensité de sélection exercée.

3.2. Gènes à petit effet

Avec les mêmes notations, pour de petites valeurs de δ_1 , δ_2 et δ_3 , nous ferons des approximations analogues à celles des cas précédents relatifs à un locus unique; la proportion de gardés étant v_{AB} pour le phénotype (AB), elle est voisine de

$$v_{AB} [1 - \delta_3 \bar{i}] \text{ pour les individus } (ab)$$

$$v_{AB} [1 - (\delta_2 + \delta_3) \bar{i}] \text{ pour les individus } (aB)$$

$$v_{AB} [1 - (\delta_1 + \delta_2 + \delta_3) \bar{i}] \text{ pour les individus } (Ab)$$

\bar{i} étant la différence entre moyenne des individus gardés et moyenne générale de la population dont ils sont extraits.

(1) Il faudrait, en plus, tenir compte de ce que le point de troncature i varie avec q et p , si la sélection est faite à pourcentage global de gardés constant.

On voit alors que les fréquences d'équilibres sont telles que :

$$(1 - p)^2 \simeq \frac{\delta_2 + \delta_3}{\delta_1 + 2\delta_2 + \delta_3}$$

$$(1 - q)^2 \simeq \frac{\delta_1 + \delta_2 + \delta_3}{\delta_1 + 2\delta_2 + \delta_3}$$

Elles sont donc pratiquement indépendantes de la rigueur de la sélection exercée. Il en est donc de même pour les zones relatives aux fréquences p et q de départ, conduisant à la fixation de l'un ou l'autre allèle pour chaque locus.

3.3 *Variation de la moyenne de la population*

Étant donné les trajets complexes pouvant être suivis dans l'évolution des fréquences p et q , il est possible, dans certains cas, que la fraction de la moyenne générale attribuable aux loci A et B subisse une diminution temporaire, pour des gènes à effet important et en présence de fluctuations, d'une génération à l'autre, de l'intensité de sélection exercée.

3.4 *Influence de la sélection sur la variabilité génétique résiduelle*

Comme pour un locus unique, les raisonnements qui précèdent ne correspondent à la réalité que si la fraction génétique additive contenue dans la variance « résiduelle », non associée aux deux loci étudiés, est nulle ou de valeur assez faible. Sinon, des modifications sont à y apporter du fait de l'intensité différente de sélection exercée sur cette variabilité résiduelle pour chaque génotype aux loci principaux.

IV. — GÈNES INFLUANT SUR LA VARIANCE RÉSIDUELLE

Nous avons étudié, dans un autre article, (MÉRAT, 1967) le comportement vis-à-vis d'une sélection par troncature, dans diverses situations, de gènes influant sur la variance phénotypique d'un caractère quantitatif.

Nous reviendrons ici seulement sur le cas où, par cette voie, le maintien d'un polymorphisme par équilibre des fréquences géniques est possible, pour préciser le rôle de l'intensité de la sélection appliquée quant à la fréquence d'équilibre obtenue.

4.1. *Pour un gène à deux allèles influant sur la variance, mais non sur la moyenne, un équilibre n'est concevable que si l'hétérozygote possède un écart-type σ_{Aa} inférieur ou supérieur à la fois à ceux des deux homozygotes, désignés respectivement par σ_{AA} et σ_{aa} .*

Soient alors v_{Aa} , v_{AA} , v_{aa} les proportions gardées pour la reproduction dans chaque génotype. Supposons que le point de troncature ait l'abscisse t , exprimée en écart-réduit de la distribution résiduelle des Aa . Pour les AA , l'écart-réduit correspondant sera $t \frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{AA}}$; pour les aa , il sera $t \frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{aa}}$.

Pour une valeur t donnée, maintenue constante, il existera une fréquence d'équilibre : $p_0 = \frac{v_{Aa} - v_{aa}}{2v_{Aa} - v_{AA} - v_{aa}}$. Cette fréquence est évidemment fonction de t , donc aussi la variance totale de la population.

L'équilibre correspondant sera stable pour $t < 0$, instable pour $t > 0$ dans le cas où les écarts-types résiduels se classeront dans l'ordre $\sigma_{Aa} < \sigma_{AA} < \sigma_{aa}$; les stabilités seront inversées pour un classement en sens contraire (1).

Pour une sélection, non plus à t , mais à V (pourcentage global de gardés) constant, on pourrait répéter un raisonnement analogue à celui du paragraphe 2 pour montrer l'existence, là encore, d'une fréquence d'équilibre.

Dans le cas d'un locus où les effets alléliques sont petits, si l'on conserve la fraction v_{Aa} des Aa , on peut montrer par l'approximation déjà faite aux paragraphes précédents que l'on garde :

$$v_{Aa} \left[1 - t \left(\frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{AA}} - 1 \right) \bar{i} \right] \text{ des } AA$$

$$\text{et } v_{Aa} \left[1 - t \left(\frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{aa}} - 1 \right) \bar{i} \right] \text{ des } aa$$

\bar{i} étant toujours la « sélection différentielle ».

En posant $\delta_1 = \frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{AA}} - 1$, $\delta_2 = \frac{\sigma_{Aa}}{\sigma_{aa}} - 1$, on aboutit à :

$$\Delta p \simeq -p(1-p) \bar{i} t [p\delta_1 - (1-p)\delta_2]$$

On voit qu'ici, Δp s'annule, ou bien pour $t = 0$ (on garde exactement 50 % des individus), ou bien pour $p = \frac{\delta_2}{\delta_1 + \delta_2}$.

Il y a donc une fréquence d'équilibre unique (la stabilité dépendant du classement des écarts-types résiduels et du signe de t) indépendante, en première approximation, de l'intensité de sélection : pour une valeur t positive, quelle qu'elle soit, on aboutit à une même fréquence p_0 avec stabilité si σ_{Aa} est le plus grand, instabilité s'il est le plus petit, et inversement pour t quelconque négatif.

Ce ne serait que pour $\sigma_{AA} = \sigma_{aa}$ que l'on aboutirait toujours à la fréquence d'équilibre unique $p = 1/2$, quelle que soit l'importance de la différence de variance entre hétérozygotes et homozygotes.

En fin de compte, le point commun, pour des effets géniques d'importance faible ou non, est le renversement du sens de la sélection si le signe de t change, c'est-à-dire si le pourcentage global de gardés, de supérieur à 50 p. 100, devient inférieur à cette valeur ou vice-versa. A part cela, pour t restant toujours positif ou toujours négatif, sa variation n'influe sur le résultat ultime de la sélection que pour les gènes « majeurs » ou du moins d'effet suffisant.

(1) Et il n'y a pas transgression possible des valeurs d'équilibres, indépendantes de p , à t constant.

4.2. Gènes influant à la fois sur la variance et sur la moyenne

Nous avons déjà signalé (MÉRAT, 1967) diverses possibilités d'équilibre des fréquences géniques existant alors. Si les deux phénotypes homozygotes sont équivalents, on pourra avoir, suivant l'intensité de sélection exercée, soit maintien d'un équilibre à $p = 1/2$, soit fixation d'un allèle.

Le cas de trois phénotypes distincts est plus complexe. Nous avons indiqué la possibilité du maintien d'équilibres des fréquences alléliques pour certaines intensités de sélection, même si la valeur moyenne de l'hétérozygote n'est pas supérieure à celle de deux homozygotes, voire même avec un hétérozygote intermédiaire entre les homozygotes, et pour la moyenne et pour l'écart-type.

Soient alors $m_1, m_2, m_3, \sigma_1, \sigma_2, \sigma_3$ respectivement les moyennes et les écarts-types des trois génotypes AA, Aa et aa. Soit v_A le pourcentage de AA gardés, \bar{i} la sélection différentielle globale. Dans le cas où les différences entre $m_1, m_2, m_3, \sigma_1, \sigma_2, \sigma_3$ sont relativement faibles, soit t le point de troncature exprimé en écart-réduit de la distribution résiduelle des AA. Les pourcentages de Aa et de aa gardés seront approximativement :

$$v_A [1 - \bar{i} (at + b)] \text{ avec } a = \frac{\sigma_1}{\sigma_2} - 1, \quad b = \frac{m_1 - m_2}{\sigma_2}$$

$$\text{et } v_A [1 - \bar{i} (a't + b')] \text{ avec } a' = \frac{\sigma_1}{\sigma_3} - 1, \quad b' = \frac{m_1 - m_3}{\sigma_3}$$

Si l'on exprime Δp en fonction de p et de ces quantités, on trouve qu'il s'annule pour une fréquence d'équilibre p_0 telle que :

$$p_0 = \frac{(a' - a)t + b' - b}{(a' - 2a)t + b' - 2b}$$

p_0 dépend, cette fois, de l'intensité de sélection (liée à t), même pour un gène d'effet réduit.

Notons encore que, dans de tels équilibres, la variance génétique « additive » associée au locus étudié sera généralement différente de zéro.

4.3. Effet de la sélection sur la variabilité « résiduelle ».

Comme précédemment, nous avons commencé par raisonner en faisant abstraction des différences d'intensité de sélection sur la variabilité résiduelle suivant le génotype au locus « principal », ce qui se justifie dans la mesure où cette variabilité n'est pas génétique additive en forte proportion. Dans le cas contraire, les fréquences d'équilibre éventuelles de A pourront dépendre de l'intensité de cette sélection « résiduelle ».

V. — LOCUS A ALLÈLES MULTIPLES

MANDEL (1959) qui a étudié en détail la sélection à coefficients constants dans ce cas, montre qu'il y a toujours augmentation de la « valeur sélective moyenne » (probabilité, pour un individu, de contribuer à la génération suivante).

Ceci doit encore être approximativement vrai, lors d'une sélection par troncature sur un caractère quantitatif, pour un locus où les différences entre génotypes sont suffisamment petites : avec les approximations déjà utilisées, on peut montrer alors que l'on est proche d'une sélection à « coefficients constants ».

Ce n'est plus le cas lorsqu'on a affaire à un locus où les effets sont importants, et, entre autres conséquences, il est possible que la valeur moyenne déterminée par lui diminue parfois au cours de la sélection.

Prenons un exemple schématique, avec un locus à 3 allèles A_1 , A_2 , A_3 , tel que m_1 soit la moyenne du génotype $A_1 A_1$, m_2 la moyenne commune à $A_1 A_3$, $A_2 A_3$ et $A_3 A_3$, m_3 celle commune à $A_1 A_2$ et $A_2 A_2$, avec $m_3 > m_2 > m_1$.

Soient p_1 et p_2 les fréquences, respectivement, de A_1 et de A_2 à la génération initiale.

A cette génération, la moyenne générale de la population est :

$$M = m_3 (2p_1 p_2 + p_2^2) + m_2 (p_3^2 + 2p_1 p_3 + 2p_2 p_3) + m_1 p_1^2.$$

A la génération suivante, si l'on exerce une sélection très intense, de façon à ne prendre pratiquement de reproducteurs que dans la distribution de moyenne m_3 , les fréquences alléliques deviennent :

$$\text{pour } A_1 : p'_1 \simeq \frac{p_1}{2(p_1 + p_2)}$$

$$\text{pour } A_2 : p'_2 \simeq \frac{p_1 + 2p_2}{2(p_1 + p_2)}$$

$$\text{pour } A_3 : p'_3 \simeq 0.$$

Et la nouvelle moyenne de la population s'écrit :

$$M' \simeq m_3 + (m_1 - m_3) \frac{p_1^2}{4(p_1 + p_2)^2}$$

La condition $M' < M$ se traduit par :

$$\frac{m_2 p_1^2}{1 - (p_1 + p_2)^2} < (m_3 - m_1) \frac{p_1^2}{(p_1 + p_2)^2} - (m_3 - m_2).$$

On vérifie qu'elle est réalisable en donnant des valeurs numériques appropriées aux paramètres figurant dans cette relation (p. ex. avec $p_1 = p_2 = \frac{1}{4}$,

$$m_2 = 1, m_3 - m_2 = \frac{1}{2}, m_3 - m_1 = 4).$$

VI. — GÈNES A EFFET DIFFÉRENT OU SOUMIS
A UNE SÉLECTION DIFFÉRENTE SUIVANT LE SEXE

Le comportement des gènes à effet différent suivant le sexe, en sélection à coefficients constants, a déjà été étudié par OWEN (1953), BODMER (1965) et nous-mêmes dans le cas le plus général (MÉRAT, 1969).

Nous avons signalé par ailleurs (MÉRAT, 1967) que, pour des gènes ayant un effet sur la variance, une simple différence d'intensité de sélection suivant le sexe peut revenir à une sélection de *sens* différent chez les ♂♂ et les ♀♀.

Même dans le simple cas de gènes influant sur la moyenne, l'intensité de sélection exercée dans chaque sexe peut, en modifiant les valeurs sélectives, conditionner la possibilité d'un ou de plusieurs équilibres, stables ou non, des fréquences alléliques; mais ceci n'est vrai que pour des gènes à effet individuel suffisant, car sinon le résultat de la sélection est approximativement prévisible en considérant l'effet moyen sur l'ensemble des deux sexes, ce qui ramène aux cas précédents.

De tels équilibres, obtenus avec des gènes à « effet important », s'accompagneront, ici encore, d'une variance génétique additive non nulle.

Par ailleurs, dans cette situation d'une sélection différenciant suivant le sexe, la conjonction du choix par troncature, spécialement pour de fortes intensités, et de la présence d'un locus à effet suffisamment important, peut donner naissance à des phénomènes inattendus qui ne semblent pas avoir été envisagés.

Nous en suggérons un exemple simple, où, pour un locus « majeur » autosomal à deux allèles, la sélection s'exercerait en faveur d'un homozygote dans un sexe et de l'autre homozygote dans l'autre sexe.

Une sélection à coefficients constants de ce type ne pourrait être absolue. Équivalant à avoir un seul génotype non léthal, différent dans chaque sexe, elle conduirait à l'extinction de la population. Par contre, dans un choix par troncature, une très grande intensité de sélection permet, théoriquement du moins, de s'approcher de ces conditions ⁽¹⁾.

Supposons donc que l'intensité de sélection soit suffisante pour que presque tous les reproducteurs mâles issus de la génération n soient A_1A_1 , presque toutes les femelles A_2A_2 , A_1A_1 et A_2A_2 ayant respectivement les meilleures performances dans chaque sexe.

Les descendants seront presque tous A_1A_2 , donc aussi les reproducteurs issus de la génération $n + 1$. Ces reproducteurs donneront, pour chaque sexe, des enfants en proportion $1/4 A_1A_1$; $1/2 A_1A_2$, $1/4 A_2A_2$. Les reproducteurs issus de la génération $n + 2$ pourront donc être de nouveau des mâles tous A_1A_1 et des femelles A_2A_2 .

Si le niveau des performances pour chaque sexe et chaque génotype est celui indiqué à gauche de la figure suivante (figure 5), la valeur moyenne des reproducteurs et du troupeau suivant la génération sera celle représentée à droite de cette même figure (pour simplifier, nous avons donné la même valeur aux ♂♂ A_1A_1 et

⁽¹⁾ Elles seraient, évidemment, réalisables de façon totale si l'on savait identifier les génotypes individuels relativement au locus A.

aux ♀♀ $A_2 A_2$, aux ♂♂ et aux ♀♀ $A_1 A_2$, aux ♂♂ $A_2 A_2$ et aux ♀♀ $A_1 A_1$, et nous avons fait la moyenne des performances des deux sexes).

Nous obtenons donc ici un équilibre des fréquences alléliques comportant une *oscillation* périodique du niveau des performances, la période étant égale à deux générations.

Si l'intensité de sélection est telle que les reproducteurs choisis dans un sexe ne sont pas tous du même génotype, les oscillations décrites ci-dessus auront une amplitude moins grande, mais elles pourront subsister.

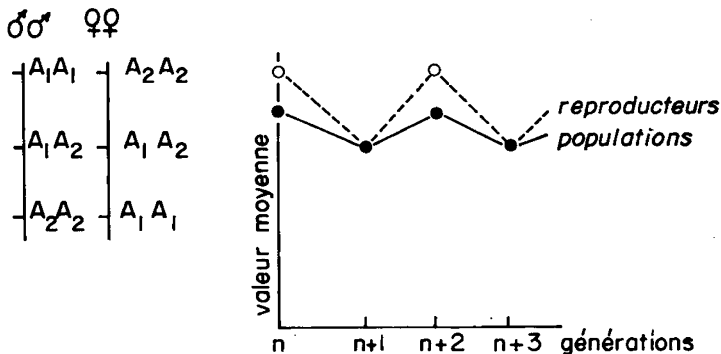


FIG. 5. — Gène « majeur » avec sélection différente dans les deux sexes : exemple d'oscillation des moyennes. A gauche de la figure : Valeur moyenne par sexe et par génotype sur l'échelle des ordonnées

Dans le cas d'allèles multiples, il pourrait se présenter des situations analogues. En général, une condition suffisante serait que les reproducteurs avantageés dans les deux sexes soient de deux génotypes n'ayant pas d'allèle en commun (¹).

Dans une situation de ce genre (comme dans le cas de gènes influant sur la variance) on assisterait donc au maintien d'un polymorphisme sans qu'il y ait nécessairement supériorité globale des hétérozygotes. Il y aurait, d'autre part, variation de la variance génétique causée par le locus en question d'une génération à la suivante, et absence de corrélation parents-enfants pour la valeur génique attachée au locus en question.

Plus généralement, l'on peut concevoir, pour des gènes à effet différent suivant le sexe, des possibilités de variations d'apparence irrégulière des fréquences alléliques, de la moyenne et de la variance génétique d'un caractère, avec éventuellement des renversements temporaires du sens de la sélection. Ainsi, ce pourrait être le cas si l'on augmentait d'abord la fréquence de génotypes favorisés à la fois dans les deux sexes, cette augmentation donnant naissance ensuite à d'autres génotypes présentant une différence entre sexes.

(¹) Cette condition s'appliquerait aussi à un gène lié au sexe.

DISCUSSION ET CONCLUSION

1. *Rôle de l'intensité de sélection*

Les exemples précédents transposent l'étude de l'évolution d'une fréquence génique et des possibilités d'équilibre, classique en sélection avec coefficients constants, à la sélection artificielle sur un caractère à variation continue. Ils suffisent à montrer les répercussions du choix plus ou moins rigoureux opéré par l'éleveur, dans une sélection individuelle avec troncature (1). Ces répercussions concernent le gain obtenu par génération, et le niveau ultime des performances atteintes par le troupeau, si l'on maintient toujours la même pression sélective. Le résultat, nous l'avons vu, dépend des cas : un choix plus sévère des reproducteurs d'après leur valeur pour un caractère donné peut élever le niveau « d'équilibre » des performances, mais aussi, parfois, l'abaisser.

Ces considérations s'apparentent aux conclusions des auteurs cités en introduction (VAN DER VEEN, 1960; HALDANE, 1961; POLLACK, 1966). Nous retrouvons la possibilité de « plateaux » des performances, fonction de l'intensité de sélection. Toutefois, comme nous l'avons déjà indiqué, la caractérisation des divers génotypes par des distributions de fréquences normales, se recouvrant partiellement l'une l'autre, nous amène à en modifier certaines. Ainsi, dans le cas d'overdominance, VAN DER VEEN trouve pour fréquence d'équilibre de l'allèle A : $p = v$ (pourcentage d'individus gardés) pour $v \geq \frac{1}{2}$, ou $p = \frac{1}{2}$ pour $v < \frac{1}{2}$.

Avec l'introduction d'une variabilité résiduelle, nous ne retrouvons plus cette distinction entre les valeurs de v supérieures et inférieures à $\frac{1}{2}$. De même, les situations discontinues envisagées par HALDANE et par POLLACK suivant qu'un génotype ou l'autre est soumis à des éliminations ne se distinguent pas dans notre contexte.

Nos exemples numériques du tableau 1 pour le cas d'overdominance montrent toutefois que cet effet de l'intensité de sélection est souvent assez limité quant à la moyenne finalement atteinte par la population, au moins pour la gamme de valeurs v (pourcentage de gardés) et de différences δ représentées dans ce tableau. Ce n'est que dans le premier exemple que l'incidence sur la moyenne est assez appréciable.

L'effet éventuel de l'intensité de sélection sur la direction donnée à celle-ci revêt d'ailleurs deux aspects. L'un est statique : une intensité constante, mais différente d'une autre, aboutit à un résultat autre. Le second est dynamique : il y a une possibilité de non-fixation des gènes à la simple condition que l'intensité de sélection varie, ce qui est chose courante en pratique, pour l'ensemble des caractères sélectionnés (par suite, par exemple, de variations de l'effectif des descendants pour le même nombre de reproducteurs) ou, pour chaque caractère, suivant l'importance relative qui lui est accordée. Si ces fluctuations sont suffisantes, et si, de ce fait, la

(1) Le rôle joué ici par l'intensité de sélection est analogue au fait (WRIGHT, 1942, 1949) que, lorsque des « valeurs sélectives » dépendent des fréquences alléliques, un polymorphisme stable n'implique pas nécessairement qu'un « pic adaptatif » a été atteint : la sélection peut conduire à une valeur sélective moyenne inférieure à l'optimum possible. Nos résultats présentent quelque chose de semblable, mais cette fois pour la valeur moyenne relative à un caractère et non pour la « valeur sélective ».

sélection s'exerce tantôt en faveur d'un génotype, tantôt en faveur de l'autre suivant la génération (cas d'équilibres instables avec overdominance négative ou épistasie, ou de gènes influant sur la variance...) les oscillations correspondantes des fréquences géniques pour les loci intéressés pourront, le cas échéant, entraîner la non-fixation des gènes en question. Ce dernier point a été montré par HALDANE et JAYAKAR (1963).

2. « Gènes importants » et « polygènes »

Dans la plus grande partie de cet article, nous nous sommes attaché à montrer que certains phénomènes, en sélection par troncature, ne se manifestent pratiquement qu'à des loci où les différences entre génotypes ne sont pas trop petites. Les plus intéressants concernent les situations d'équilibre polymorphique de fréquences géniques : maintien de polymorphismes sans overdominance, fréquence et moyenne d'équilibre dépendant de la rigueur du choix des reproducteurs, d'où possibilité de diminution de la moyenne en appliquant certaines intensités de sélection, variance « additive » ne s'annulant pas à l'équilibre, enfin possibilité d'oscillations des fréquences géniques et des valeurs moyennes sur plusieurs générations.

Par contraste, les « polygènes », au sens de gènes à effet individuel assez petit, ne présentant pas, à la limite, ces phénomènes, devraient tendre plus uniformément au cours de la sélection, vers la fixation ou vers un état d'équilibre stable, sans diminution de la valeur moyenne qui leur est attachée ni oscillations, et avec une tendance constante vers l'annulation de leur variance « additive ».

Il en résulte que les « complexités » de la valeur sélective sont, *a priori*, d'autant plus à considérer que l'on a affaire à des gènes à action quantitative notable.

Il y a d'ailleurs à cela une deuxième raison.

La variété des éléments composant la « valeur sélective » d'un gène est de plus en plus mise en lumière. Nous l'avons, par exemple, illustrée en ce qui concerne des gènes de la poule (MÉRAT, 1966), et l'on doit reconnaître que seules les situations les plus simples ont encore été étudiées en génétique théorique des populations.

Dans un contexte polygénique, il est à prévoir que les effets géniques non-additifs représenteront, au cours du déroulement de la sélection, une fraction de plus en plus grande de la variance totale (LERNER, 1958), sans doute principalement du fait du maintien d'un certain nombre de polymorphismes par « overdominance » concernant des loci isolés ou des groupes de gènes liés; mais des situations plus particulières et plus complexes auront vraisemblablement peu de chances de constituer une part importante de la variance génétique.

Par contre, s'il existe dans une population des gènes relativement importants, la conjonction peut se rencontrer, de phénomènes de nature différente entraînant des complications nouvelles, et du fait que ces phénomènes seront responsables d'une part notable de la variabilité. En d'autres termes, l'étude théorique de situations assez spéciales, qu'elles soient ou non une conséquence des modes artificiels de sélection, peut se justifier, non tant pour des caractères purement polygéniques que dans des populations particulières, pour des caractères soumis à l'influence d'un nombre restreint de gènes « majeurs ».

Ainsi, la structure et les phénomènes génétiques d'une population peuvent différer suivant le mode de sélection et les loci non fixés au départ. Les gènes d'effet important additif ou sans overdominance seront les plus rapidement fixés, mais, par contre, ceux des gènes « majeurs » présentant des phénomènes moins simples risquent à la longue de contribuer à une part de plus en plus grande de la variance génétique. Comme nous l'avons vu, ils devraient fournir l'essentiel de ce qui restera de variance « additive », même arrivés à un stade d'équilibre. Cette variance « additive » ne s'annulera que lorsqu'on parviendra à une fréquence d'équilibre « optimum » pour les loci en cause, ce qui suggère une manière au moins grossière de tester si l'on est ou non proche de cet « optimum ».

3. Interdépendance obligée des gènes dans leur réponse à la sélection et relativité de la notion de « gène majeur »

On peut remarquer que les gènes « à effet important » sont nécessairement interdépendants quant à la rapidité d'évolution de leurs fréquences, même s'ils ne présentent pas d'interaction physiologique directe dans leur mode d'action. Ceci sera une simple conséquence de l'existence dans la réalité d'une intensité globale de sélection fixée artificiellement ou, si l'on veut, de la taille maintenue généralement constante de la population.

En particulier, la fixation d'un gène « majeur », en sélection artificielle, diminuera la variance génétique totale, donc augmentera les différences de valeur sélective aux autres loci, et la pression de sélection exercée sur eux. Ainsi, une différence dans la composition de départ de deux populations peut en entraîner ou en accentuer d'autres au cours de la sélection. De même, la présence de gènes majeurs modifie indirectement l'efficacité de la sélection sur les « polygènes ».

Inversement, nous avons dû tenir compte du fait que les reproducteurs dont le génotype à un locus majeur est défavorable ont automatiquement subi une pression de sélection plus grande que les autres pour le reste du génome. Ceci peut avoir une incidence non toujours négligeable sur la marche de la sélection pour ce gène majeur, influant sur la fréquence d'équilibre s'il y a overdominance. Éventuellement aussi, de ce fait, des linkages entre l'allèle « défavorable » au locus en question et des gènes plus favorables, s'ils se trouvent, risquent d'être sélectionnés.

Ceci fait ressentir la relativité de la notion de « gène majeur » et son évolution possible au cours des générations. Cette notion est liée à l'importance de la variabilité résiduelle, qui peut être modifiée par des pressions sélectives, voire par une action sur l'environnement.

4. La distinction entre sélection « naturelle » ou « artificielle » : cas des caractères avec seuil

Ce que nous avons dit de la sélection avec troncature s'appliquerait aussi à des caractères « tout ou rien », dans l'hypothèse où, à chaque phénotype individuel, on pourrait attribuer une valeur quantitative dans une distribution « sous-jacente » normale, suivant le modèle exposé par FALCONER (1960, chapitre 18). L'élimination

sur un tel caractère serait une sélection individuelle avec troncature, si le « seuil » de rejet correspondait à une abscisse fixe sur l'échelle sous-jacente.

Ceci suggère de nuancer la différence de nature entre sélection « artificielle » ou « naturelle » (cf. par exemple LERNER, 1958); cette différence apparaît plus superficielle si l'on conçoit les taux de survie et de reproduction comme sous-tendus par une distribution continue reflétant les potentialités correspondantes.

Les conséquences de la prise en considération d'un modèle quantitatif sous-jacent à la « sélection naturelle » étendraient à cette dernière, en particulier, la distinction entre gènes « majeurs » et à petit effet dans l'échelle quantitative, les fréquences d'équilibre que peuvent éventuellement atteindre les premiers étant pratiquement seules dépendantes de l'intensité de la sélection.

Dans la réalité, cette dernière est d'ailleurs fluctuante, pour des caractères comme des taux de mortalité ou de fertilité, de sorte que des gènes « majeurs » influant sur ces caractères, dont on connaît un certain nombre d'exemples (résistance aux leucoses aviaires : GOODWIN, 1967; crête en rose et fertilité : COCHEZ, 1951; CRAWFORD ET MERRITT, 1963) pourraient voir leur fréquence soumise à des fluctuations mal prévisibles en fonction des variations de taux d'élimination d'une génération à l'autre, la marche de la sélection « naturelle » suivant alors le même schéma qu'une sélection « artificielle ».

5. Conclusions: conséquences théoriques et pratiques possibles

La portée explicative des considérations qui précèdent ne peut être déterminée d'une façon générale et *a priori*, mais on pourrait penser à la tester dans chaque population particulière arrivée au stade (fréquent après une sélection de longue durée) où le gain génétique est devenu nul pour une performance. Il existe, en particulier, des cas où cela se produit sans que l'héritabilité, donc la variance « additive » estimée, s'annule (par ex., DICKERSON, 1955; GOWE *et al.*, 1963; JAAP, 1963) : le maintien d'un polymorphisme pour des gènes à effet individuel appréciable en permettrait, le cas échéant, une interprétation relativement simple ⁽¹⁾.

De même, la possibilité d'oscillations de fréquences géniques et des moyennes correspondantes sur plusieurs générations ne peut-elle suggérer, au moins dans certains cas, une explication à des variations du classement de diverses populations suivant l'année, observées par exemple chez la poule par HILL et NORDSKOG (1956) et ABPLANALP, MARROU et GOTO (1962).

Notre étude suggère donc un point de vue renouvelé, en particulier, pour aborder le problème des « plateaux » de sélection en élevage.

Reçu pour publication en Juillet 1969.

⁽¹⁾ De toute façon, on peut douter de la signification de l'héritabilité dans une population qui a été soumise à une sélection intense, les hypothèses de base de son estimation n'étant pas vérifiées.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. R. ROUVIER, Station de Génétique quantitative et appliquée, C.N.R.Z., Jouy-en-Josas, et le Professeur J.C. BOWMAN, Université de Reading (Grande-Bretagne) d'avoir bien voulu relire ce manuscrit et de nous avoir apporté d'utiles remarques et critiques.

SUMMARY

ROLE OF THE SELECTION INTENSITY FOR GENES WITH LARGE OR SMALL INDIVIDUAL EFFECT

I. — INDIVIDUAL TRUNCATION SELECTION, DETERMINISTIC MODEL

The consequences of an individual truncation on a quantitative trait are compared for genes with large or small effect in various situations : 2 allele locus with dominance or overdominance, interaction between two independent loci with dominance for each, gene with different selection coefficients according to sex, locus with multiple alleles, and finally gene affecting not only the mean value but the phenotypic variance. In all cases, we are dealing with an infinite population (« deterministic model ») mating at random for the relevant locus, in a diploid species with non-overlapping generations.

We examine mainly the limits attained by gene frequencies and means, when polymorphic equilibria are maintained.

A comparison of the behaviour of genes with « small » or « large » effect (as expressed in standard deviation units of the residual distributions), shows that certain phenomena have a practical meaning only for the last ones. In particular, in almost all studied cases, where a non-trivial equilibrium is possible, it is only for genes with large effect that the selection intensity has a bearing on frequencies at equilibrium and on the corresponding mean; hence a possible lowering of this mean by applying certain selection intensities.

For such equilibria, for instance with overdominance, the « additive » variance vanishes only for genes with sufficiently small effect.

For cases with unstable equilibria, non-fixation of a « major » gene could simply be caused by fluctuations of the selection intensity between generations; or if there is fixation, the fixed allele will depend on this intensity, and not merely on the initial gene frequencies.

Certain possibilities of polymorphism without heterosis (case of a selection differing according to sex) can anyway arise only for genes with sufficient individual effect.

For these same genes, one can conceive oscillations of allelic frequencies and of means over several generations.

On the whole, selection is expected to be the more complex as one deals with genes having a large individual effect; just then, this complexity accounts for an appreciable fraction of the whole genetic variance.

It appears also that « major » genes interact necessarily for the evolution of their frequencies, in a selection with constant total intensity, even if they present no physiological interaction in their expression. On the other hand, the progress of selection or the obtention of an equilibrium for a given gene is influenced by the fact that selection intensity on the « residual » variance differs according to the genotype for the « main » gene.

These conclusions could be extended to « all-or-none » traits, as far as those would correspond to an underlying normal distribution.

The previous considerations suggest a new approach for the explanation of certain observed phenomena, such as performance « plateaus » which maintain of an appreciable genetic variance, or variations in the ranking of different selected populations according to year.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABPLANALP H., MARROU L. F., GOTO E., 1962. Genotype \times environment interactions in laying tests of poultry. *Poult. Sci.*, **41**, 927-936.
- BODMER W. F., 1965. Differential fertility in population genetics models. *Genetics*, **51**, 411-424.
- COCHEZ L. P., 1951. Un facteur d'infertilité, équilibré par la sélection, chez la Wyandotte blanche. IX^e congrès mondial d'aviculture, Paris 1, 81-88.
- CRAWFORD R. D., MERRITT E. S., 1963. The relationship between rose comb and reproduction in the domestic fowl. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 89-95.

- DICKERSON G. E., 1955. Genetic slippage in response to selection for multiple objectives. *Cold Spring Harbor Symposia for Quantitative Biology*, **20**, 213-224.
- ELSTON R. C., 1966. On testing whether one locus can account for the genetic difference in susceptibility between two homozygous lines. *Genetics*, **54**, 89-94.
- FALCONER D. S., 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, London.
- FINNEY D. J., 1962. Cumulants of truncated multinormal distributions. *J. Roy. Statist. Soc.*, B, **24**, 535-536.
- GOWE R. S., STRAIN J. H., 1963. Effect of selection for increased egg production based on part-year records in two strains of White Leghorns (Abstr.) *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 99-100.
- GRIFFING B., 1960. Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phenotype. *Aust. J. Biol. Sci.*, **13**, 307-343.
- HALDANE J. B. S., 1932. The causes of evolution. New-York, Harper and Brothers.
- HALDANE J. B. S., 1961. Some simple systems of artificial selection. *J. Genet.*, **56**, 345-350.
- HALDANE J. B. S., JAYAKAR S. D., 1963. Polymorphism due to selection of varying direction. *J. Genet.*, **58**, 237-242.
- HILL J. F., NORDSKOG A. W., 1956. Efficiency of performance testing in poultry. *Poult. Sci.*, **35**, 256-265.
- JAAP R. G., 1963. A genetic limit for 8 week body weight in current broiler strains (abstr.), *Poult. Sci.*, **42**, 1279.
- LATTER B. D. H., 1965. The response to artificial selection due to autosomal genes of large effect. I. Changes in gene frequency at an additive locus. *Aust. J. Biol. Sci.*, **18**, 585-598.
- LERNER I. M., 1950. Population genetics and animal improvement. Cambridge University Press.
- LERNER I. M., 1958. The genetic basis of selection. Wiley and Sons, New-York.
- L'HERITIER P., 1954. *Traité de Génétique*. II. La génétique des populations. P.U.F. Paris.
- MANDEL S. P. H., 1959. The stability of a multiple allelic system. *Heredity*, **13**, 289-302.
- MÉRAT P., 1966. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la poule domestique. *Thèse, Fac. Sci.*, Paris.
- MÉRAT P., 1967. Les gènes influant sur la variance d'un caractère quantitatif et leurs répercussions possibles sur la sélection. *Ann. Génét.*, **19**, 212-220.
- MÉRAT P., 1968. Distributions de fréquences, interprétation du déterminisme génétique des caractères quantitatifs et recherche de gènes majeurs. *Biometrics*, **24**, 277-293.
- MÉRAT P., 1969. Sélection différente dans les deux sexes : discussion générale des possibilités d'équilibre pour un locus autosomal à deux allèles. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **1**, 49-65.
- OWEN A. R. G., 1953. A genetical system admitting of two distinct stable equilibria under natural selection. *Heredity*, **7**, 97-102.
- POLLACK E., 1966. Some consequence of selection by culling when there is superiority of heterozygotes. *Genetics*, **53**, 977-988.
- ROBERTSON A., 1960. A theory of limits in artificial selection. *Proc. Roy. Soc.*, B, **153**, 234-249.
- SPICKETT S. G., THODAY J. M., 1966. Regular responses to selection. 3. Interactions between located polygenes. *Genet. Res.*, Cambridge, **7**, 96-121.
- STEWART J., 1969. Biometrical genetics with one or two loci. I. The choice of a specific genetic model. *Heredity*, **24**, 211-224.
- TALLIS G. M., 1961. The moment generating function of the truncating multi normal distribution. *J. Roy. Statist. Soc.*, B, **23**, 223-229.
- THODAY J. M., 1961. Location of polygenes. *Nature*, **151**, 368-370.
- THODAY J. M., BOAM T. B., 1961. Regular responses to selection. I. Description of responses. *Genet. Res.*, **2**, 161-176.
- VAN DER VEEN J. H., 1960. Heterozygote superiority, selection intensity and plateauing. *Heredity*, **15**, 321-323.
- WEHRHAHN C., ALLARD R. W., 1965. The detection and measurement of the effects of individual genes involved in the inheritance of a quantitative character in wheat. *Genetics*, **51**, 109-119.
- WRIGHT S., 1942. Statistical genetics and evolution. *Bull. Amer. Math. Soc.*, **48**, 223-246.
- WRIGHT S., 1949. Adaptation and selection. In *Genetics, Paleontology and Evolution*, ed. G. L. Jepsen, E. Mayr. G. C. Simpson, Princeton University Press.
- WRIGHT S., 1950. The genetics of quantitative variability. In *quantitative inheritance*, London H.M.S.O., p. 5-41.
- YOUNG S. S. Y., 1964. Multi-stage selection for genetic gain. *Heredity*, **19**, 131-147.