

**JAY LUSH, PROMOTEUR DE LA SÉLECTION ANIMALE MODERNE.
QUELQUES RÉFLEXIONS À PARTIR DE SES TRAVAUX ¹**

par Louis Ollivier²

*It is my considered judgment that in animal breeding
the “endless frontier” is just as real as Vannevar Bush
has expressed it to be for scientific research in general³
(Lush, Genetics and Animal Breeding, 1951a)*

RÉSUMÉ

Cet article présente un aperçu de la personnalité et des travaux scientifiques du professeur Jay Lush, qui a enseigné la génétique animale à Ames (Iowa, USA) de 1930 à 1966. Lush occupe une place unique dans l'histoire de la génétique et de ses applications à l'agriculture, puisqu'il est reconnu comme étant le père de la sélection animale moderne. Il a publié en 1937 *Animal Breeding Plans* (Plans d'amélioration génétique), un grand classique de la génétique animale, et créé à Ames un pôle scientifique qui a attiré des étudiants du monde entier et contribué au rayonnement de ses travaux. La création à Ames en 2008 d'une chaire Jay Lush de génétique animale, confiée à Dorian Garrick, perpétue et renforce la tradition d'ouverture internationale attachée à l'*Iowa State University* dans cette discipline.

SUMMARY

*This article presents an overview of Professor Jay Lush's personality and scientific achievements. Jay Lush taught animal breeding at Ames (Iowa, USA) from 1930 until his retirement in 1966. Lush's position is rather unique in the history of genetics and its application to agriculture, at the interface between genetics and practical breeding. The enormous impact of Jay Lush on the development of animal breeding internationally is recalled. The two essential ingredients behind his success are a famous book (*Animal Breeding Plans*, 1937) and a renowned teaching, that rapidly gained international reputation and attracted at Ames students from all over the world. The tradition of international openness that Jay Lush exemplified during his whole career at Iowa State University has been continued ever since and enhanced in 2008 with the launching of the Jay Lush Chair in Animal Breeding and Genetics, put in the hands of Dorian Garrick.*

¹Conférence donnée au « Lush Vision Symposium – Animal Breeding Plans », 24-25 avril 2008, Iowa State University, Ames, Iowa, USA.

²Membre de l'Académie d'Agriculture de France, directeur de recherches honoraire de l'Institut national de la recherche agronomique.

³Tout bien considéré, je pense qu'en sélection animale la « frontière » sans limites est tout aussi réelle que l'a dit Vannevar Bush [dans un rapport de 1945 au président Roosevelt] pour la recherche scientifique en général.

INTRODUCTION

La sélection animale est une activité humaine probablement aussi ancienne que l'humanité elle-même. Des documents iconographiques variés nous donnent une idée de la manière dont les animaux de ferme ont évolué depuis les premiers temps de la domestication, du moins pour la plupart des caractères extérieurs. Mais l'histoire des idées et des pratiques que les éleveurs ont mises en œuvre pour changer les animaux domestiques est plus difficile à cerner. La sélection animale a pendant longtemps été un ensemble de recettes, avant de devenir progressivement un art puis une science. Un professeur américain, Jay Lush, en établissant les bases de la sélection animale scientifique, a contribué plus que tout autre individu à la dernière étape de cette longue évolution. Jay Lush a enseigné l'« animal breeding » à l'University d'Iowa⁴ de 1930 jusqu'à son départ à la retraite en 1966 (voir une brève biographie de Chapman, 1991). Son enseignement et ses recherches ont contribué à créer un pôle de génétique animale à Ames, qui a rapidement acquis une renommée internationale et attiré des étudiants du monde entier. Dans cet article j'essaierai de résumer les contributions des idées de Lush au développement de la sélection animale moderne, en espérant expliquer ainsi les raisons pour lesquelles l'influence de Lush sur la génétique animale mondiale a été si profonde. Appartenant moi-même à la longue liste des élèves de Lush, j'ose espérer que le lecteur ne m'en voudra pas de m'appuyer sur quelques souvenirs personnels datant du séjour que je fis à Ames il y a 51 ans⁵.

Des lois de Mendel à la science de la sélection animale

Jay Lush est universellement reconnu comme le père de la sélection animale scientifique. Ce sont les termes mêmes de la citation pour le prix Wolf d'agriculture qui lui fut décerné en 1979. En tant que tel, Lush occupe une place bien à part dans l'histoire de la génétique et de ses applications en agriculture. La place de Lush est en effet assez unique à l'interface entre la génétique et la pratique de la sélection. Car il faut rappeler à ce sujet les situations contrastées de la sélection végétale et animale aux premières heures du mendélisme. La sélection végétale a bénéficié bien plus tôt que la sélection animale de la redécouverte des lois de Mendel, avec de nombreux savants s'essayant activement dès l'aube du XX^{ème} siècle à appliquer la génétique à l'amélioration des plantes. L'amélioration génétique végétale a ainsi connu un développement parallèle dans beaucoup de pays, à travers les efforts de nombreux chercheurs et dans des contextes très divers. Comme le fait remarquer Roll-Hansen (2000), dans un article remarquable sur l'impact du mendélisme en agriculture, l'influence de la théorie mendélienne sur la sélection végétale a varié d'un pays à l'autre (voir aussi Allen, 2000). Le contraste entre l'optimisme suédois et le pessimisme britannique quant aux perspectives d'amélioration des rendements en céréales en fournit un bon exemple. Les carrières de Correns et Tschermak dans les pays germanophones, de Bateson en Angleterre, de Nilsson-Ehle et Johanssen en Scandinavie, et les activités d'institutions comme la *Royal Horticultural Society* de Londres (fondée en 1804), l'Institut Svalöf en Suède (1886) et l'*American Breeders Association* (1903) constituent des exemples d'approches diverses dans les applications de la génétique à l'amélioration des plantes. La France peut aussi être mentionnée, mais plutôt comme un exemple extrême de résistance au mendélisme jusqu'aux années 30 au moins. Entre autres explications, Gayon and Burian (2000) incriminent le manque d'interaction entre les biologistes académiques et les sélectionneurs de plantes ou d'animaux. A l'opposé de la sélection végétale, la sélection animale a attendu longtemps des principes à utiliser dans la pratique. Lush eut ses « premiers aperçus fascinants de génétique » vers 1914 (Chapman, 1991). La sélection animale

⁴ Iowa State College, Ames, Iowa, devenu plus tard Iowa State University.

⁵ Sur les conseils avisés du Professeur Jacques Delage à l'Institut National Agronomique.

alors enseignée dans les écoles d'agriculture se présentait comme suit, d'après les souvenirs de Lush : « Le premier principe de la sélection était : le semblable engendre du semblable (*like produces like*); alors que le second principe était : le semblable n'engendre pas toujours du semblable! » (Lush, 1951a).

Dans cet article de 1951, très largement commenté 50 ans plus tard par un historien des sciences (Roll-Hansen, 2000), Lush a exposé sa "philosophie". Pour lui la contribution la plus significative de la génétique fut de dissiper la confusion entourant la sélection animale et d'apporter la clarté. Selon ses propres termes, avec la génétique "il devenait clair" que (i) pedigree identique ne veut pas dire hérédité identique, (ii) variation génétique et environnementale sont toutes les deux présentes chez l'individu mais elles ont des conséquences tout à fait différentes pour ses descendants, et (iii) les mutations ne sont pas si importantes dans la pratique de la sélection animale. Dans un autre article de la même année, il note : « L'effet psychologique de faire disparaître le mystère entourant la sélection animale et de savoir qu'on se battait seulement pour utiliser des lois de la nature, plutôt que contre des forces capricieuses, inconnues et peut-être hostiles, a dû être considérable, bien qu'on ne voie aucun moyen de mesurer cet effet » (Lush, 1951b).

L'équation fondamentale du sélectionneur

Demandons-nous maintenant : quelle contribution devrions-nous retenir du travail de Lush en génétique, s'il nous fallait en retenir une parmi ses nombreuses contributions? Ne serait-ce pas «l'équation du sélectionneur»? Lush lui-même cependant n'utilisa pas cette expression, ni ne mentionna même l'équation dans la première édition de son célèbre *Animal Breeding Plans* en 1937. A ma connaissance, l'expression est apparue pour la première fois dans le second volume du traité de Lynch et Walsh (voir le site de *Lynch and Walsh second volume*⁶), et le terme me plut suffisamment pour que je l'inclue dans l'édition révisée de mes *Éléments de génétique quantitative* (Ollivier, 2002). Mais il vaudrait peut-être mieux l'appeler l'*équation de LUSH* et la garder dans nos références à côté des célèbres *équations de HENDERSON*.

Lush s'intéressait avant tout à la façon de "changer les choses", par application de plans d'amélioration basés sur la *sélection*, la *parenté* ou la *ressemblance* somatique. En fait, la *sélection* occupe plus de la moitié des 17 chapitres spécifiquement consacrés aux plans d'amélioration (*Animal Breeding Plans*, 3^e édition, 1945). C'est à la page 148 de ce livre que Lush détaille «l'accroissement attendu de la moyenne de la population», après avoir défini la différentielle de sélection comme la «supériorité des parents sélectionnés»: *Dans le cas où tous les gènes combinerait leurs effets additivement et les variations environnementales n'affecteraient pas du tout le caractère... l'accroissement attendu de la moyenne de la population par génération serait égal à la différentielle de sélection. En réalité l'amélioration de la moyenne de la population ne sera qu'une fraction de la différentielle de sélection. Cette fraction a pour numérateur la variance génétique additive et pour dénominateur la variance réelle; i. e. la fraction est $\frac{\sigma_G^2}{(\sigma_G^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2)}$ que nous pouvons appeler pour abrégé l'«héritabilité».* Cet énoncé est immédiatement suivi d'un exemple concernant le poids de toison, et, ayant précédemment défini l'intervalle de génération comme l'âge moyen des parents quand naissent leurs descendants, Lush poursuit en prédisant l'accroissement *annuel* de la moyenne du troupeau.

⁶ http://nitro.biosci.arizona.edu/zbook/NewVolume_2/newvo12.html

Dans sa notation moderne, l'équation du sélectionneur s'écrit habituellement $R = ih^2$, où R est la *réponse* par génération exprimée en unité d'écart-type du trait considéré, i étant l'*intensité de sélection*, ou différentielle de sélection standardisée, et h^2 l'*héritabilité*⁷. Cette équation peut se comparer au fameux « théorème fondamental de la sélection naturelle » de Fisher (1930), et l'équation de Lush pourrait ainsi s'appeler le théorème fondamental de la sélection artificielle. Mais je voudrais ici faire remarquer une autre analogie, considérablement plus osée (sinon extravagante), en passant à la physique. Nous connaissons tous la célèbre équation au cœur de la théorie d'Einstein : $E = mc^2$. Comme cela est noté dans un récent livre sur les curiosités scientifiques (Aydon, 2005), le message incarné dans cette « formidable équation » peut être compris de tout individu même doté d'une modeste formation scientifique, puisque E représente l'énergie, m la masse et c^2 la vitesse de la lumière. Cette équation – significativement la seule équation du livre de Aydon : l'auteur souligne que son livre « ne serait pas une histoire des sciences si cette formule n'y figurait pas » – nous dit en termes simples la quantité phénoménale d'énergie emprisonnée dans l'atome. On ne peut s'empêcher de noter la similarité « symbolique » entre $R = ih^2$ et $E = mc^2$: une majuscule à gauche et deux minuscules à droite du signe égal, la première minuscule désignant une variable (i ou m) et la seconde une constante positive (h^2 ou c^2). Et au bout du compte dans les deux cas beaucoup sortant de peu. On peut aussi noter une analogie linguistique en langue anglaise, puisque le verbe « *to breed* » (sélectionner ou améliorer) désigne aussi un bombardement d'éléments fissiles générateur d'énergie et un « *breeder* » est un réacteur nucléaire.

Au sujet de la constance de l'héritabilité (pour un caractère donné), je dois dire que Lush était très prudent et insistait souvent sur les facteurs pouvant changer h^2 (Lush, 1949), mais il a peut-être exagéré la variabilité de ce paramètre. Il y a déjà longtemps, l'héritabilité de la taille de portée du porc – estimée entre autres par Legault (1970) – était de 0.10. Et c'est encore la valeur qu'on trouve communément dans la littérature aujourd'hui avec les outils d'évaluation les plus sophistiqués (Mérour *et al.*, 2008). A ce propos, Alan Robertson et Oscar Kempthorne eurent une discussion à Ames en 1956, lors d'un séminaire où Robertson présentait les expériences de sélection d'Edimbourg, premières vérifications expérimentales de l'équation du sélectionneur (voir Clayton *et al.*, 1957), et le concept dérivé d'« héritabilité réalisée ». La discussion portait sur la définition de l'héritabilité au sens large, au sens étroit ou au « sens d'Edimbourg »⁸. Dans ce contexte il vaut d'être noté que la façon de mesurer l'héritabilité réalisée est très précisément décrite, quoique non désignée comme telle, au chapitre 8 d'*Animal Breeding Plans* (Lush, 1945, p. 93). Etant conscient du fait qu'on ne peut pas faire grand chose pour augmenter l'héritabilité, Lush trouva un moyen d'augmenter en quelque sorte la vitesse de la lumière en combinant le mérite individuel et familial (Lush, 1947). Cet article de 1947, probablement son article le plus important selon ses propres termes, est aussi le prototype de beaucoup de ses travaux scientifiques. Il illustre la manière dont la connaissance scientifique peut émerger de la résolution d'un problème très pratique. Ici le problème était de trouver l'importance à accorder aux performances des frères et sœurs de portée dans la sélection des jeunes verrats et « cochettes » pour la reproduction (Chapman, 1991).

Des changements

Lush était conscient des possibilités réellement énormes de la sélection pour changer les choses, étant donnés les faibles changements à attendre dans l'amélioration par génération prédite

⁷ L'équation du « gain génétique » est aussi donnée par Lush et Hazel (1942) sous la forme $\bar{G} = (z/p)g^2$

⁸ Communication de John Wilson.

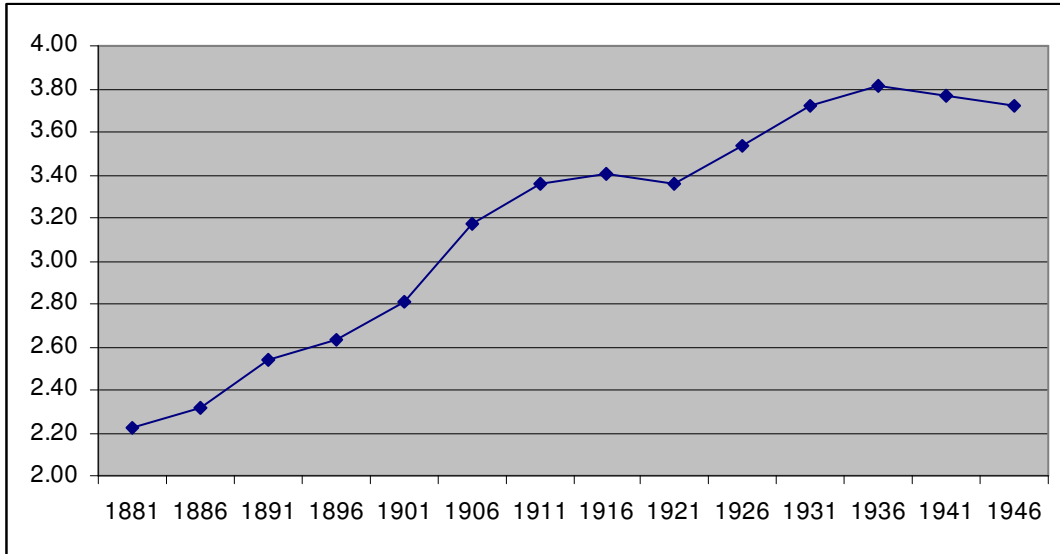
par l'équation du sélectionneur. Un changement qu'il a décrit et quantifié fut le « rétrécissement gamétique » engendré par la sélection⁹ (*Animal Breeding Plans*, 1945 p. 142). Ce phénomène, responsable d'un déclin de la réponse, devint plus tard connu sous le nom d'effet Bulmer (Bulmer, 1971). L'intuition de Lush sur un déclin « très lent » du taux de progression (*Animal Breeding Plans*, 1945 p.152) a depuis été amplement confirmé par des expériences de sélection sur de nombreux organismes. Lush insista également sur le contraste entre notre « considérable facilité de prédire les *taux* d'amélioration possibles dans le futur immédiat et le manque de techniques pour estimer les *limites* génétiques pour un caractère donné dans une population donnée, faute de connaître les gènes présents, leurs effets et leurs fréquences » (Lush, 1951a). Les limites de la sélection ont ultérieurement été repoussées bien au-delà des barrières que Jay Lush lui-même aurait pu imaginer. Comme nous le savons, la génétique est allée loin dans l'exploration des limites de la sélection, grâce aux travaux pionniers d'Alan Robertson, dans un domaine de recherche qui s'est considérablement développé ultérieurement. Mais nous avons toujours des doutes quant à la réalité de la « frontière sans limites » que Lush postulait, même si nous en savons beaucoup plus sur les effets des gènes et sur leurs fréquences. Des expériences de sélection sur animaux de laboratoire ont montré le rôle crucial de la taille de la population. Le rapport R_{50} / R_1 (la réponse à la génération 50 relative à la génération 1) peut être pris comme mesure de l'écart à la linéarité de réponse sur une longue période de temps, et les valeurs trouvées dans des expériences sur *Drosophile*, autour de $R_{50} / R_1 = 40$, ne sont pas très éloignées des chiffres attendus quand l'effet Bulmer est pris en compte (Hill, 2008).

Des évolutions de la productivité animale étaient déjà bien documentées pour de nombreux caractères dans plusieurs pays bien avant l'avènement de la génétique. Mais le « recueil de données pertinentes et non biaisées est une avancée résolument moderne » (Lush, 1951a). Lush prit comme premier exemple de données non biaisées le poids moyen de toison en Australie, qui montrait une tendance indubitablement positive, avec presque un doublement du poids de toison sur une période de 65 ans (figure 1A). Nous voyons maintenant que cette tendance a été confirmée par un quasi-quinquuplement du poids de toison en l'espace d'un siècle et demi (figure 1B). Aux Etats-Unis un accroissement d'environ 40 p. cent de la production animale fut observé sur la période 1920-1950, une tendance d'une impressionnante régularité (Lush, 1951a). Mais il était difficile de séparer les tendances observées en leurs composantes génétiques et environnementales. Il se peut bien que la première tentative pour estimer des évolutions génétiques à partir de contrôles en ferme ait été l'étude des lactations des vaches Holstein-Frisonne de l'ISC couvrant la période 1938-1949, montrée à la figure 2 (Lush, 1951a). Nous disposons aujourd'hui d'estimations assez fiables de progrès génétique pour la plupart des caractères de production dans les principales espèces animales sur de longues périodes de temps (voir l'exemple du poulet de chair de la figure 3). Des évolutions défavorables des caractères de rusticité ont souvent été observées, mais de la variabilité génétique persiste et il existe des exemples de programmes d'amélioration montrant que les évolutions défavorables peuvent être inversées par une sélection ultérieure (Hill, 2008).

⁹ Je suis redevable à Etienne Verrier de me l'avoir signalé.

Figure 1: Évolution du poids de toison chez le mouton australien

1A - Poids moyen de toison (kg), par période de 5ans, des moutons de Nouvelles-Galles du Sud de 1881 à 1946 (adapté de Lush, 1951a)



1B - Évolution du poids de toison du mouton australien (kg par tête) de 1850 à 2000 (d'après Rowe et Atkins, 2004; amabilité de Kevin Atkins)

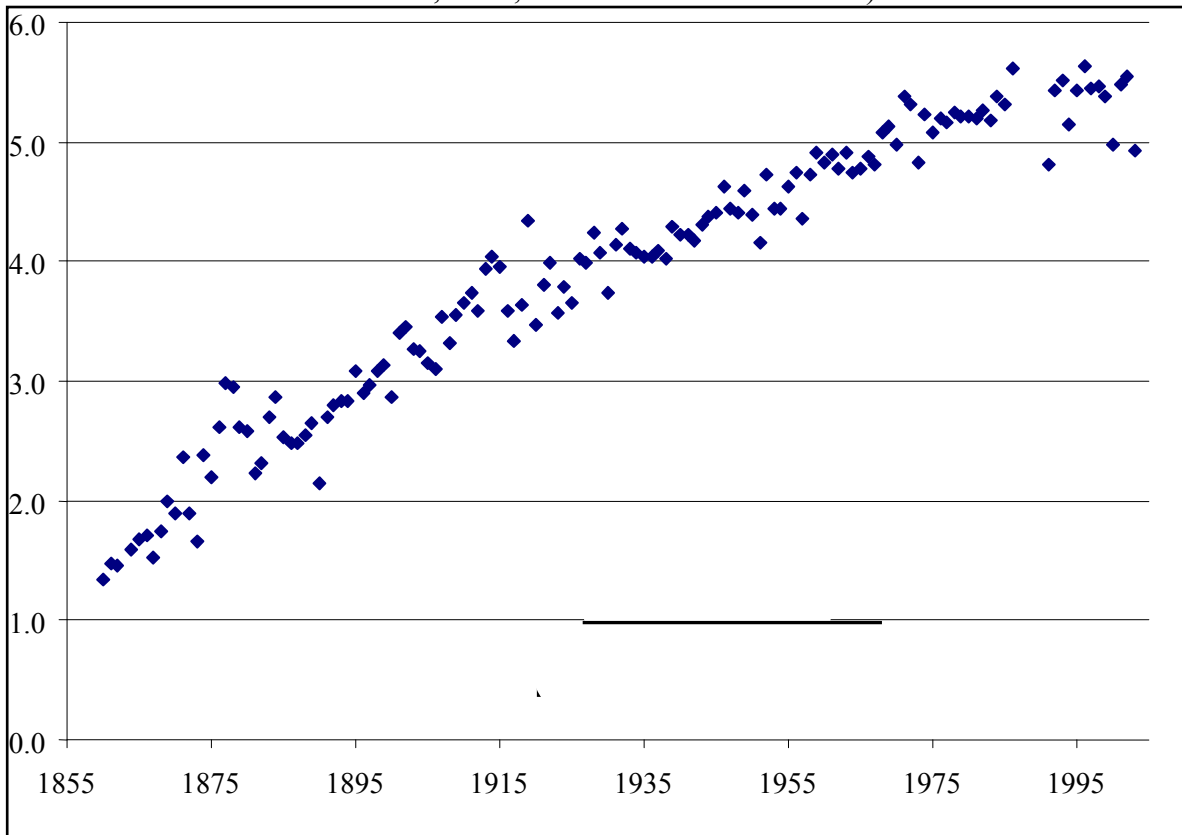


Figure 2: Evolutions phénotypique et génétique de la production de matière grasse sur 8 mois (kg) du troupeau Holstein-Frisonne de l'*Iowa State College* sur la période 1938-1949.

Les lignes bleues donnent les moyennes observées, selon un rythme de 2,7 kg/an. Les lignes rouges donnent les moyennes annuelles corrigées par la méthode des moindres carrés pour les effets de l'année, et montrent un progrès génétique annuel de 1,1 kg/an. (d'après Lush, 1951a)

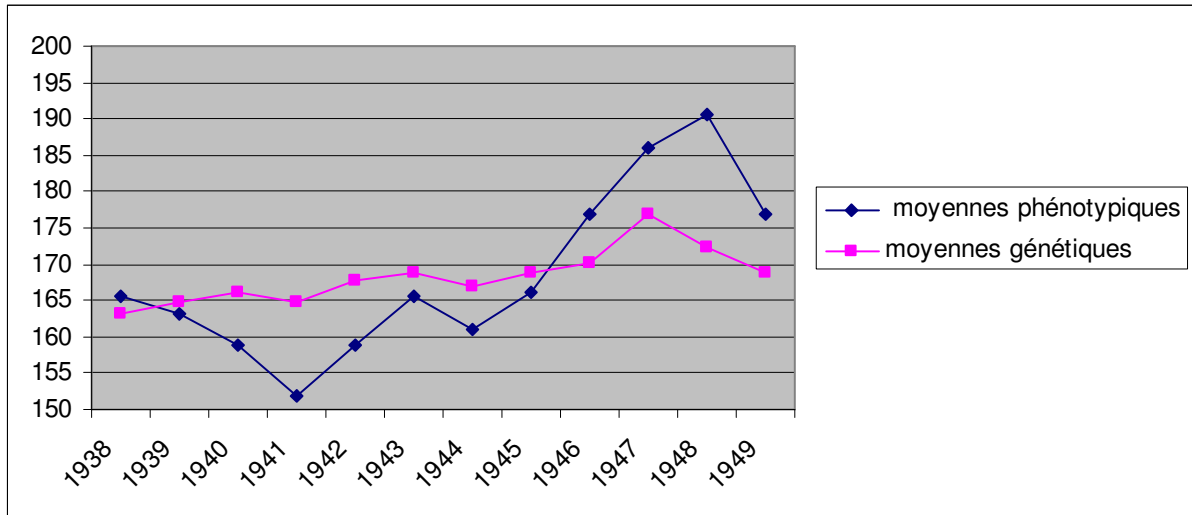
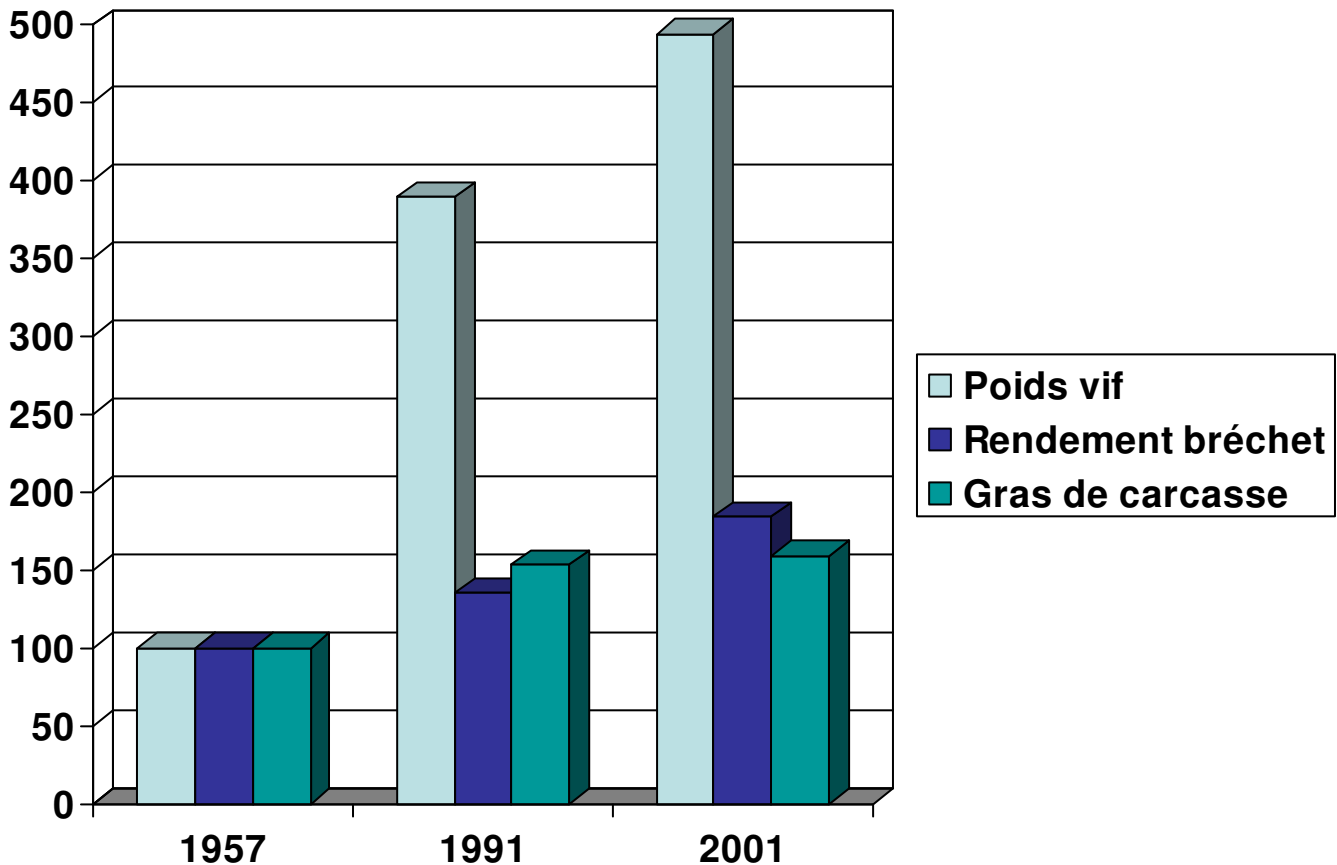


Figure 3 : Évolutions génétiques du poulet de chair depuis 1957 (base 100) (d'après Hill, 2008)



L'héritage de Lush

L'énorme impact de Jay Lush sur le développement de la sélection animale au plan international doit encore être rappelé. Les deux ingrédients essentiels de son succès sont bien connus, (i) un livre célèbre (*Animal Breeding Plans*, 1937, réédité en 1943 et 1945, et traduit en plusieurs langues) et (ii) un enseignement renommé, basé sur un polycopié qui fut publié à titre posthume (Lush, 1994). Le lien avec la profession fut établi via une sorte de chaîne humaine faite de 279 étudiants venant de 32 pays étrangers et de 42 Etats américains (Willham, 1999). Les vues de Lush sur l'enseignement et l'équilibre qu'il recommandait de garder entre recherche et enseignement ressortent clairement de la citation suivante, qui souligne aussi, à mon sens, l'approche toute de modestie qu'il avait de la science et les précautions extrêmes qu'il prenait pour émettre un quelconque énoncé scientifique : « Immédiatement après ma thèse, je fis de la recherche pendant plus de 8 ans, presque sans interruption pour enseigner. Je me réjouis que cela se soit passé de cette façon. Si j'avais enseigné le même cours d'affilée ne serait-ce que trois fois, en utilisant les livres disponibles, mes notes d'étudiant et tout le reste de ce que je croyais savoir, je serais sûrement parvenu à croire ces choses si fermement qu'aucune expérience ultérieure n'aurait été suffisante pour me permettre de corriger les erreurs qu'elles contenaient...N'ayant pas à faire l'appel d'étudiants ni à corriger leurs devoirs, j'écoutais... Habituellement les animaux disaient quelque chose comme: *la plupart des choses que vous croyez savoir peuvent être vraies en principe mais vous accordez à beaucoup d'entre elles une importance disproportionnée à la réalité...C'est en essayant de résoudre des contradictions apparentes que je fus amené à mesurer plus précisément les facteurs des problèmes...* » (Lush, 1973).

La France peut servir d'exemple en matière de développement de la sélection animale en Europe après la Seconde Guerre mondiale. Mais la France présente des idiosyncrasies dans ses relations à la génétique, car elle constitue aussi un exemple d'une sorte de « retard génétique ». J'ai déjà mentionné la résistance des biologistes français au mendélisme. La première chaire de génétique dans une université française fut en effet créée seulement en 1946 à la Sorbonne et confiée à Boris Ephrussi, alors que plusieurs pays européens avaient déjà créé des chaires de génétique dans les années 1910-1930 (Gayon et Burian, 2000; Dattée, 2008). La recherche en génétique animale démarra au début des années 50 à l'*Institut national agronomique* de Paris à l'instigation de Jacques Poly, qui devait fonder le département de génétique animale de l'INRA en 1963, et plus tard devenir Président-directeur-général de cet institut de recherche (créé en 1946). La génétique quantitative commença à être enseignée en 1960 à la Sorbonne par Georges Tessier, puis en 1965 intégrée au certificat de *Génétique quantitative et appliquée* créé à la Faculté des Sciences de Paris sous l'impulsion conjointe de Jacques Poly et de Maxime Lamotte (Dattée, 2008). Jay Lush avait l'INRA en grande estime¹⁰ et il se plut à le visiter à de nombreuses reprises dans les années 60. Il eut ainsi l'occasion de parcourir les routes tortueuses de la campagne française, dont il aimait évoquer avec humour les dangers auxquels elles exposaient un personnage de son importance¹¹. Grâce à un inventaire lancé par Jean-Jacques Lauvergne (Hutin et Lauvergne, 1964), la production scientifique française en génétique animale a été intégralement répertoriée depuis ses débuts en 1952 jusqu'à nos jours. De 1952 à 2000, le nombre annuel d'articles scientifiques est passé de deux à 104 et le nombre annuel des auteurs impliqués de trois à 434 (Figure 4). L'accroissement quasi exponentiel du nombre des auteurs a de quoi surprendre. Il résulte en partie de la conjonction de deux phénomènes qui ont marqué l'évolution de l'édition scientifique à la fin du XX^{ème} siècle,

¹⁰Comme le rappelle Tom Sutherland, au sujet de sa décision de passer une année sabbatique au Centre national de recherches Zootechniques de Jouy-en-Josas sur les conseils de Lush.

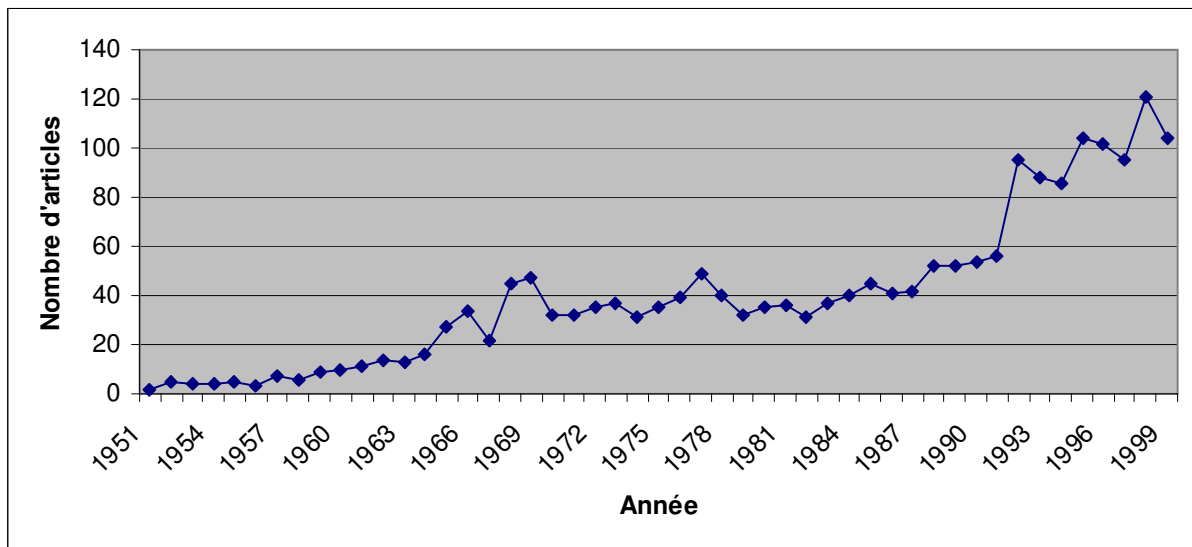
¹¹Comme s'en souvient Jean Boyazoglu.

d'une part une inflation générale des paternités d'article et d'autre part un développement des collaborations internationales.

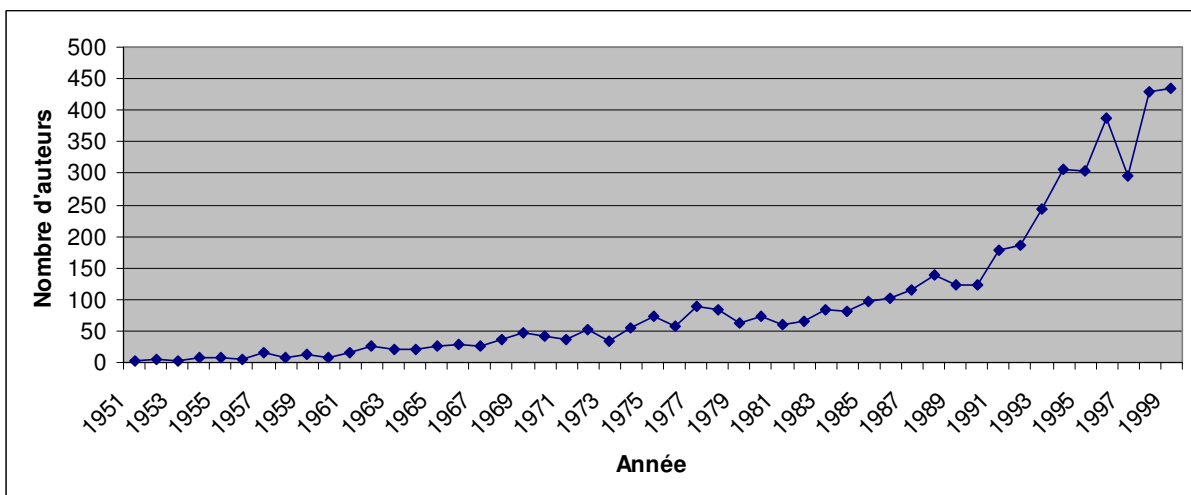
Figure 4

La production scientifique française en génétique animale de 1951 à 2000

A – Nombre d'articles dans les revues à comité de lecture



B - Nombre d'auteurs



Hazel, Kempthorne et quelques autres

Lanoy Hazel mérite une particulière reconnaissance de la communauté des sélectionneurs animaux. Car quel autre chercheur a jamais produit trois articles aussi fondamentaux en l'espace de seulement trois ans? Son article de 1943 sur les indices de sélection, le plus célèbre (Hazel, 1943),

arriva un an après une étude de base sur la sélection multivariée (Hazel et Lush, 1942), et fut suivi un an plus tard par un travail qui peut être considéré comme la première tentative de manipulation conjointe de l'intensité de sélection, de la précision du critère de sélection, et de l'intervalle de génération dans le but de maximiser le gain génétique annuel (Dickerson et Hazel, 1944). Hazel restera aussi dans les mémoires comme l'inventeur de la « mesure mécanique de la valeur de carcasse sur porc vivant » à l'aide d'une sonde de gras dorsal (Hazel et Kline, 1952). J'ai plus tard importé la méthode en France, qui conduisait à recommander un test individuel de performance des reproducteurs porcins en remplacement de l'épreuve de descendance en vogue à l'époque, copiée sur le modèle danois. C'était comme une inversion du titre de l'article de Dickerson et Hazel (1944) puisqu'on s'appuyait sur « l'efficacité d'une *sélection précoce* comme *substitut* d'une sélection sur la performance des descendants ». Incidemment, l'année de la découverte de l'instrument de mesure du gras dorsal de Hazel se trouvait être aussi celle de la construction par l'INRA de la première station porcine d'épreuve de descendance de type danois. On imagine mal aujourd'hui l'ampleur du scepticisme que la méthode rencontra auprès de la profession porcine française au début des années 60, avant qu'elle ne devienne très largement acceptée.

Je dois rendre hommage à l'enseignement de plusieurs éminents professeurs de l'*Iowa State College* à côté de Lush et Hazel en « *animal breeding* ». Plusieurs d'entre eux étaient des « stars » reconnues dans les domaines voisins de la statistique et de la génétique « pure ». Oscar Kempthorne certainement mérite une mention spéciale. J'ai encore en mémoire l'accueil chaleureux qu'il me réserva à mon arrivée à Ames en septembre 1956, en me faisant part d'entrée de la grande admiration qu'il avait pour le généticien français Gustave Malécot. Kempthorne me fit découvrir *Les mathématiques de l'hérédité* (Malécot, 1948), un petit livre qui proposait une élégante théorie de la consanguinité et des corrélations entre apparentés basée sur le concept d'identité des gènes. Ce livre resta cependant inconnu de la plupart des généticiens jusqu'à la publication par Kempthorne en 1957 de son ouvrage classique *Introduction to Genetic Statistics*. Ce que Kempthorne disait du travail de Malécot (Kempthorne, 1957, p. 72) s'appliquait, je crois, à son propre enseignement. Le principe directeur de Kempthorne était en effet de « mettre à nu les idées cruciales affranchies de toute hypothèse superflue ». Dans sa préface à *Introduction to Genetic Statistics*, Kempthorne reconnaît la « formidable inspiration que furent pour lui les écrits de Fisher ». Il n'en exprime pas moins sa dette de reconnaissance à Wright « pour ses travaux sur l'endogamie et en génétique des populations » et mentionne « qu'il fut grandement stimulé par les notes polycopiées de J.L. Lush sur la génétique des populations ». L'enseignement de Kempthorne m'apparut ainsi comme un complément très bienvenu à celui de Lush, essentiellement basé sur l'œuvre de Wright, bien que Lush bénéficiât en fait de contacts personnels avec à la fois Fisher et Wright¹². Une analyse détaillée des échanges entre Sewall Wright et Jay Lush, qui furent amorcés par une lettre de Lush à Wright en 1918, est présentée dans le livre de Provine *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (1986).

Il me faut aussi mentionner George Snedecor, dont j'ai conservé religieusement dans ma bibliothèque scientifique les *Statistical Methods* (Snedecor, 1956) comme une source de précieux exemples numériques de tests statistiques courants. John Gowen me fit découvrir un étonnant animal de laboratoire, appelé *Drosophila melanogaster*. Gowen croyait fermement que la plupart des gènes dont on faisait l'hypothèse pour expliquer le déterminisme des caractères quantitatifs seraient un jour parfaitement identifiés. Les étudiants de l'époque considéraient cette prétention

¹² Dans une lettre de 1951 à Helen Turner, Fisher rappelle ses visites à Lush à Ames en 1931 et 1935 et présente Lush comme ayant acquis toute sa formation « aux pieds de Sewall Wright à Chicago » (John James, communication personnelle).

comme tout à fait extravagante et à la limite de la déraison¹³. Mais « la chasse au gène » qui a fleuri avec le succès que l'on sait depuis les années 80, et qui aujourd'hui débouche sur la « sélection génomique », semble avoir justifié sa vision. Gowen est aussi connu comme le rédacteur de *Heterosis*, un ouvrage qui a été beaucoup cité depuis sa sortie en 1952 (Gowen, 1952). Parmi plusieurs articles remarquables, le livre contient un texte de Charles Henderson (ISC Ph.D. 1948) qui étend la théorie de indices de sélection de Hazel à une méthode très générale d'estimation des valeurs génétiques aujourd'hui connue sous l'acronyme BLUP, avec même l'introduction du « modèle animal » (Henderson, 1952, p. 359-361).

Conclusion

En me tournant vers ces jours de 1956-57 passés à Ames, le souvenir me revient de l'atmosphère amicale qui régnait parmi les doctorants présents à cette époque autour du Professeur Lush¹⁴. L'influence de Lush sur ses étudiants a été fort judicieusement résumée par Touchberry, que cite Chapman (1991) : « Dr Lush était grandement respecté et admiré. Il était ferme sans être menaçant et il faisait passer ses arguments et ses messages sans élever la voix ni se montrer brutal. Son personnage était chaleureux et amical et marqué d'un extrême respect et de tolérance pour ses étudiants ».

La diversité des origines géographiques des élèves de Jay Lush, déjà mentionnée plus haut, n'était que le résultat du principe qu'il appliquait avec constance de n'avoir à tout moment que, au plus, deux doctorants originaires du même pays¹⁵. Cela a aussi bien évidemment contribué au rayonnement international de ses travaux. La tradition d'ouverture internationale dont Jay Lush donna ainsi l'exemple tout au long de sa carrière à l'*Iowa State College* a été maintenue depuis à Ames. Elle se voit aujourd'hui renforcée avec le lancement de la *Jay Lush Chair in Animal Breeding and Genetics*, officiellement confiée à Dorian Garrick le 25 avril 2008. Saluons cette heureuse initiative et souhaitons-lui les succès qu'elle mérite.

Remerciements

Il m'est agréable de mentionner l'aide et les conseils prodigués par plusieurs collègues et amis pendant la préparation de cet article. Je citerai les étudiants que j'ai côtoyés à Ames, plus particulièrement Tom Sutherland (Fort Collins) et John Wilson (Belfast), auxquels je voudrais ajouter les noms de Max Rothschild (Ames), Bill Hill (Edinburgh), John James (Sydney), Jean Boyazoglu (Menton) et Jean-Louis Foulley (Jouy-en-Josas). Mais il va sans dire que les vues personnelles exprimées dans l'article sont de ma seule responsabilité.

¹³ Comme le rappelle Tom Sutherland.

¹⁴ On peut mentionner les noms de Chris Platon de Chypre – ce qui prouve que Platon avait certainement une bonne connaissance de la pensée de Lush même si le contraire reste difficile à établir avec certitude, Niti Bohidar de l'Inde, Mohammed Gazzî d'Égypte, Franz Pirchner d'Autriche, Werner Hartmann d'Allemagne, Per Jonsson du Danemark, Tom Sutherland et Charles Smith d'Écosse, John Wilson d'Irlande du Nord, et des américains de beaucoup d'états de l'Union. Je voudrais ici tout particulièrement saluer la mémoire de Charles Smith, qui a enrichi le domaine de la sélection animale d'un nombre impressionnant d'idées nouvelles et remarquablement fécondes.

¹⁵ Rapporté par John Wilson, qui ne dut lui-même son admission qu'à une entorse à cette règle justifiée par l'origine irlandaise d'un grand-père de Lush.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) ALLEN G.E., 2000. – The reception of mendelism in the United States. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie **323**, 1081-1088.
- (2) AYDON C., 2005. – *A book of scientific curiosities*. Hachette Livre Australia, Sydney,
- (3) BULMER M., 1971. – The effect of selection on genetic variability. Amer. Nat. **105**, 201-211.
- (4) CHAPMAN A.B., 1991. – Jay Laurence Lush, 1896-1982: a brief biography. J. Anim. Sci. **69**: 2671-2676
- (5) CLAYTON G.A., MORRIS J.A. and ROBERTSON A., 1956. – An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. J. Genet. **55**, 131-151.
- (6) DATTÉE Y., 2008. – L'ouverture d'une école de Génétique Quantitative. Revue de la Société Française de Zoologie (sous presse).
- (7) DICKERSON G.E. and HAZEL L.N., 1944. – Effectiveness of selection on progeny performance as a supplement to earlier culling in livestock. J. Agric. Res. **69**, 459-476.
- (8) FISHER R.A., 1930. – *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press. Oxford.
- (9) GAYON, J. and BURIAN R.M., 2000. – France in the era of mendelism (1900-1930). C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie **323**, 1097-1106.
- (10) GOWEN J.W. (ed), 1952. – *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- (11) HAZEL L.N. 1943. – The genetic basis for constructing selection indexes. Genetics **28**, 476-490.
- (12) HAZEL L.N. and LUSH J.L., 1942. – Efficiency of three methods of selection. J. Hered. **33**, 393-399.
- (13) HAZEL L.N. and KLINE E.A., 1952. – Mechanical measurement of fatness and carcass value on live hogs. J. Anim. Sci. **11**, 313-318.
- (14) HENDERSON C.R., 1952. – Specific and general combining ability. In *Heterosis*, Gowen J.W. (ed). Iowa State College Press, Ames, Iowa, 352-370.
- (15) HILL W.G., 2008. – Maintaining genetic variation in fitness. In *Adaptation and Fitness in Animal Populations, Evolutionary and Breeding Perspectives on Genetic Resources Management*, van der Werf, J. H. J., R. Frankham, H. -U. Graser and C. Gondro (eds). Springer, Berlin (in press).
- (16) HUTIN C. and LAUVERGNE J.J., 1964. – Liste des travaux de la Station Centrale de Génétique Animale. Document interne, INRA, Jouy-en-Josas.
- (17) KEMPTHORNE O. 1957. – *An Introduction to Genetic Statistics*. John Wiley and Sons, New York.
- (18) LEGAULT C. 1970. – Etude statistique et génétique des performances d'élevage des truies de race Large White. II – Effet direct du vertrat, héritabilité, répétabilité, corrélations. Ann. Génét. Sél. Anim. **2**, 209-227.
- (19) LUSH J.L., 1937, 1943, 1945. – *Animal Breeding Plans*. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- (20) LUSH J.L., 1947. – Family merit and individual merit as bases for selection. Amer. Nat. **81**, 241-261 and 362-379.
- (21) LUSH J.L., 1949. – Heritability of quantitative characters in farm animals. *Proceedings of the Eighth International Congress of Genetics* (Hereditas, Suppl. Vol., 1949, 357-375).
- (22) LUSH J.L., 1951a. – Genetics and animal breeding. In: *Genetics in the 20th Century. Essays on the Progress of Genetics during its First 50 Years*, Dunn L.C. (ed). The Macmillan Co, New York, 493-525.
- (23) LUSH J.L., 1951b. – The impact of genetics on animal breeding. J. Anim. Sci. **10**, 311-321.
- (24) LUSH J.L., 1973. – Teaching animal breeding and training graduate students. In *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honour of Dr. Jay L. Lush*. American Society of Animal Science and American Dairy Science Association, 178-188.

- (25) LUSH J.L., 1994. – *The Genetics of Populations*. Prepared for publication by A.B. Chapman, R.R. Shrode and with an addendum by J.F. Crow. College of Agriculture, Iowa State University, Ames, Iowa. Special Report 94.
- (26) MALÉCOT G., 1948. – *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris.
- (27) MÉROUR J., BERNARD E., CANARIO L. and BIDANEL J.-P., 2008. – Analyse génétique de la productivité numérique et pondérale et de la durée de mise bas de truies Large White et Landrace français. Journées de la Recherche Porcine **40**, 133-136.
- (28) OLLIVIER L., 2002. – *Éléments de génétique quantitative*. INRA éditions, Paris.
- (29) PROVINE W. B., 1986. – *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- (30) ROLL-HANSEN N., 2000. – Theory and practice: the impact of mendelism on agriculture. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie **323**, 1107-1116.
- (31) ROWE J.B. and ATKINS K.D., 2004. – Strategies for lifting productivity in the sheep industry. Outlook 2004, Canberra.
- (32) SNEDECOR G.W., 1956. – *Statistical Methods*. Fifth Edition. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- (33) WILLHAM R.L., 1999. – On Jay Lush. In *From Jay Lush to Genomics: Visions for Animal Breeding and Genetics*, Dekkers, J.C.M., Lamont, S.J., and Rothschild, M.F. (eds). Iowa State University, Ames, Iowa, 141.