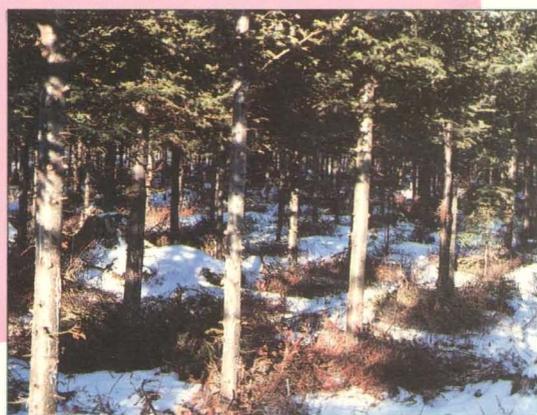
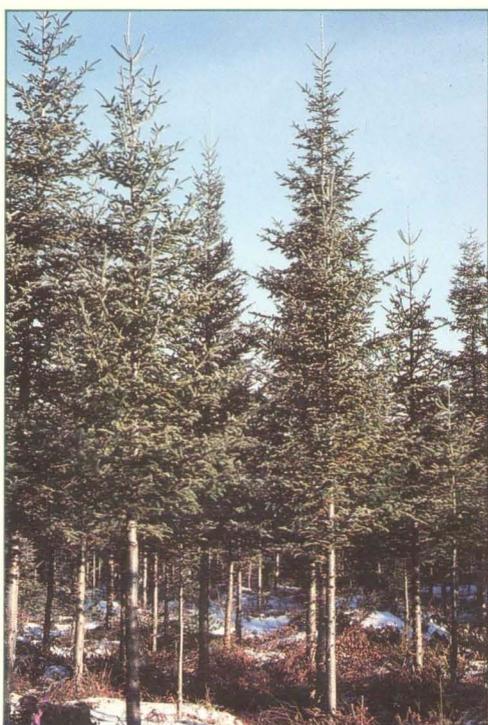




Paramètres génétiques et gains escomptés chez le sapin baumier

Jean Beaulieu, Armand Corriveau et Gaétan Daoust

Région du Québec • Rapport d'information LAU-X-95



Forêts Canada Forestry Canada

Canada

LE CENTRE DE FORESTERIE DES LAURENTIDES est un des six établissements régionaux et des deux instituts nationaux de Forêts Canada. Le Centre collabore avec divers organismes gouvernementaux, avec les intervenants de l'industrie forestière et avec les établissements d'enseignement dans le but de promouvoir, par des travaux de recherche et de développement, un aménagement et une utilisation plus rationnels des ressources forestières du Québec.

Au Québec, les activités de Forêts Canada portent sur la recherche dans les domaines des ressources forestières et de la protection des forêts, et sur le développement forestier. La plupart des travaux sont entrepris pour répondre aux besoins de divers organismes intéressés à l'aménagement forestier. Les résultats de ces travaux sont diffusés sous forme de rapports techniques et scientifiques ou autres publications, et de conférences.

THE LAURENTIAN FORESTRY CENTRE is one of six regional and two national establishments of Forestry Canada. The Centre cooperates with other government agencies, forest industry, and educational institutions to promote through research and development the most efficient and rational management and use of Quebec's forests.

In Quebec, Forestry Canada's program consists of forest resources and protection research and forest development. Most research is undertaken in response to the needs of the various forest management agencies. The results of this research are distributed in the form of scientific and technical reports, other publications, and conferences.



Jean Beaulieu

Jean Beaulieu est un agent forestier oeuvrant dans le programme de recherche à Forêts Canada - région du Québec. Il est particulièrement intéressé par les problèmes touchant la génétique quantitative et celle des populations. Il fait partie de la section de Génétique et d'Amélioration des arbres.

Jean est gradué de l'Université Laval où il a obtenu un B.Sc. en 1976 et une M.Sc. en 1979. Il est membre de l'Ordre des ingénieurs forestiers du Québec depuis 1976.



Armand Corriveau

Dr Corriveau est un chercheur scientifique au Centre de Foresterie des Laurentides de Forêts Canada - région du Québec. Il est chef du projet de Génétique et d'Amélioration des arbres. Les essences forestières qui font l'objet des ses recherches sont l'épinette blanche, l'épicéa commun et le pin blanc. Dr Corriveau a reçu son B.Sc. en 1969 de l'Université Laval et son Ph.D. de North Carolina State University en génétique forestière en 1974.



Gaétan Daoust

Gaétan Daoust est un agent forestier chargé de recherches à Forêts Canada - région du Québec. Dans la section de Génétique et d'Amélioration des arbres, son travail porte principalement sur la propagation végétative et sur la conduite de tests génétiques.

Gaétan est gradué de l'Université Laval où il a obtenu son B.Sc. en 1977. Il est membre de l'Ordre des ingénieurs forestiers du Québec.

**PARAMÈTRES GÉNÉTIQUES ET GAINS ESCOMPTÉS CHEZ LE SAPIN
BAUMIER**

Jean Beaulieu, Armand Corriveau et Gaétan Daoust

Rapport d'information LAU-X-95
1990

Forêts Canada
Région du Québec

© Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1990

N° de catalogue Fo46-18/95F
ISSN 0835-1589
ISBN 0-662-96275-3
Imprimé au Canada

Il est possible d'obtenir sans frais un nombre restreint d'exemplaires de cette publication auprès de:

Forêts Canada, Région du Québec
Centre de foresterie des Laurentides
1055, rue du P.E.P.S.
C.P. 3800
Sainte-Foy (Québec)
G1V 4C7

Des copies ou des microfiches de cette publication sont en vente chez:
Micromédia Ltée
Place du Portage
165, rue Hôtel-de-Ville
Hull (Québec)
J8X 3X2

This publication is also available in English under the title "Genetic parameters and expected gains in balsam fir".

TABLE DES MATIÈRES

	Page
LISTE DES TABLEAUX	iv
RÉSUMÉ	v
ABSTRACT	v
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES	2
RÉSULTATS ET DISCUSSIONS	9
Relations entre les caractères de 10 ans et 17 ans après la plantation	9
Partition de la variation phénotypique	10
Survie	10
Croissance et forme	11
Évaluation des paramètres génétiques	13
Variations génétiques additives et héritabilités	13
<i>Caractères de croissance</i>	13
<i>Caractères de forme</i>	15
Valeurs des corrélations génétiques	16
Gains génétiques escomptés de la sélection	16
Objectif 1 - Production de semences améliorées	17
Objectif 2 - Amélioration génétique de l'espèce	19
Gains génétiques et date de sélection	20
CONCLUSION	22
REMERCIEMENTS	23
OUVRAGES CONSULTÉS	23

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau 1. Lieu d'origine des familles de sapins baumiers sous test génétique à Valcartier (Québec)	3
Tableau 2. Caractéristiques descriptives des familles de sapins baumiers sous test génétique à Valcartier (Québec) 5, 10 et 17 ans après la plantation	10
Tableau 3. Corrélations des caractères phénotypiques des familles de sapins baumiers 10 et 17 ans après la plantation	11
Tableau 4. Analyses de variance de la survie du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après la plantation	12
Tableau 5. Analyses et partition de la variance des caractères de croissance et de forme du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après plantation	14
Tableau 6. Variances génétiques additives et héritabilités de caractéristiques de croissance et de forme du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après la plantation	15
Tableau 7. Corrélations génétiques des caractères de croissance et de forme du sapin baumier 10 et 17 ans après la plantation	17
Tableau 8. Gains génétiques escomptés en croissance en hauteur chez le sapin baumier à la suite d'une sélection combinée effectuée 5, 10 et 17 ans après la plantation	21

RÉSUMÉ

Un test génétique comprenant vingt-trois familles de sapins baumiers de descendance de pollinisation libre et originaires du Québec a été établi en 1972 à la base militaire de Valcartier, près de la ville de Québec. Quinze familles provenant du parc des Laurentides ont été utilisées pour le calcul des paramètres génétiques. Trois relevés d'observations phénotypiques ont été effectués 5 ans, 10 ans et 17 ans après la plantation. On constate que le taux de survie du sapin baumier après plantation est bon quelle que soit l'appartenance familiale. L'héritabilité des caractères de croissance et de forme du sapin baumier est plutôt faible sur le plan individuel, alors qu'elle est modérée sur le plan familial. Des indices de sélection ont été calculés. Des gains génétiques supérieurs à 20 % en croissance et qualité de tige sont escomptés d'une sélection combinée effectuée 15 ans après la plantation.

ABSTRACT

A progeny test including twenty-three balsam fir open-pollinated progenies from the province of Quebec was established in 1972 on the Valcartier Army Base, near Quebec City. Fifteen families originated from a stand in the Laurentian Park. Results from measurements taken 5, 10, and 17 years after planting show that survival is good and that there is no genetic difference as far as adaptation to site is concerned. Growth and form characters are under moderate genetic control. Selection indices were calculated. Genetic gains over 20% in growth and bole straightness are expected from a combined selection made fifteen years after planting.

INTRODUCTION

Le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) colonise les régions tempérées septentrionales. Il compte parmi les quatre espèces du genre *Abies* que l'on retrouve au Canada. Toutefois, le sapin baumier est la seule espèce qui est présente dans toutes les provinces canadiennes (Hosie, 1972). Les principales concentrations de sapins baumiers sont localisées dans les régions forestières de l'Acadie, des Grands-Lacs et du Saint-Laurent (Rowe, 1972), mais ils sont également abondants dans la partie méridionale de la région forestière boréale en Ontario et au Québec. Les nombreux endroits colonisés par le sapin baumier reflètent bien sa grande facilité d'adaptation. Il se retrouve en peuplements purs ou s'associe à d'autres essences telles que l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.), l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), le mélèze laricin (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) (Grandtner, 1971). Le sapin baumier peut atteindre de 15 à 20 m de hauteur et de 30 à 60 cm de diamètre. Au Canada, son volume marchand brut sur pied est d'environ 1 400 millions de mètres cubes dont plus de 60 % se trouvent au Québec (FORSTATS, 1988). Cet arbre a peu d'ennemis naturels parmi les insectes nuisibles, mais il est très sensible à leurs attaques (Martineau, 1985). Ainsi, les réserves en volume de sapins ont été considérablement réduites par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* [Clem.]). On a noté, au Québec seulement, une diminution de 10 % de son volume marchand brut entre 1981 et 1986, soit près de 95 millions de mètres cubes (Bonnor, 1982; FORSTATS, 1988).

Le sapin baumier possède une grande valeur commerciale. Son bois est utilisé dans la fabrication de la pâte et comme matériau de construction. Toutefois, sa grande vulnérabilité à la tordeuse des bourgeons de l'épinette, combinée à la qualité moindre de son bois par rapport à celui des épinettes de même que l'abondance de sa régénération naturelle, ont conduit à son exclusion des programmes de reboisement. Jusqu'ici, seule son utilisation comme arbre de Noël a nécessité la plantation. Aussi, relativement peu d'attention a été portée à la génétique du sapin baumier ainsi qu'à son amélioration.

La variabilité génétique d'origine géographique des caractères de croissance du sapin baumier a fait l'objet d'études dans l'est du Canada ainsi que dans les États du centre-nord et du nord-est américain. À Terre-Neuve, quelques provenances ont été étudiées dans le but de vérifier l'hypothèse d'une croissance inférieure du sapin baumier originaire de la presqu'île d'Avalon (Howard et Wilton, 1962; van der Pas, 1966; Richardson, 1971; Khalil,

1977; Hall, 1986). Celles-ci ne se sont réellement différenciées qu'une trentaine d'années après l'ensemencement. Des essais effectués aux États-Unis ont permis de déceler des différences importantes entre les provenances en ce qui concerne les caractères morphologiques et phénologiques (Lester et collab., 1976; Lester et collab., 1977; Lowe et collab., 1977; Dehayes et collab., 1983; Marty et collab., 1983). D'autres études faisant appel à des provenances originaires des Appalaches, qui s'étendent de la Caroline du Nord jusqu'à l'État de New-York, ont également porté sur les propriétés du bois (Thor et Barnett, 1974; Dery et Dehayes, 1981). Selon ces auteurs, il existe chez le sapin baumier une variation clinale suivant un gradient nord-sud en ce qui concerne les monoterpènes et les produits d'extraction du bois. Il existe également des différences vis-à-vis de la densité relative du bois et de la longueur des trachéides. Dehayes et collab. (1983) indiquent qu'il existe une variation considérable de la croissance en hauteur et des caractères de la cime chez le sapin baumier et que des gains substantiels découleraient d'un programme d'amélioration génétique. Une autre étude, conduite à l'aide de marqueurs biochimiques, a permis d'analyser la structure génétique des populations et le système d'accouplement privilégié chez cette espèce (Neale et Adams, 1981 et 1985). Cette étude indique que sur le plan de la fréquence allélique, il n'existe pas de différences entre les populations du New Hampshire qui couvrent un gradient altitudinal. De plus, il semble que la sélection naturelle favorise les individus hétérozygotes dans ces environnements mais que l'autofécondation y est quand même fréquente. Des travaux ont également été entrepris à partir de demi-fratries issues de pollinisation libre. Ainsi, au Québec, Robert (1979) rapporte des différences significatives entre les familles quant au débourrement et à la sensibilité aux gelées tardives. Les taux de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette semblent difficilement imputable à l'origine du matériel. Des estimés d'héritabilité, entachés de déviations standards importantes, des caractères phénologiques et de croissance ont également été calculés.

La présente étude examine la variabilité génétique de caractères de croissance et de forme du sapin baumier. Des estimés d'héritabilité (individuel et familial) sont présentés de concert avec les corrélations phénotypiques et génétiques. Finalement, les gains génétiques espérés de sélections sur indice et monocaractère sont présentés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des cônes de 23 sapins baumiers ont été récoltés en 1967 dans huit peuplements situés au Québec (tableau 1). Les semences ont été extraites et semées sous enceinte dans des lits de germination au cours de l'hiver 1968. Les semis de deux ans ont été repiqués à la pépinière de la station forestière de Valcartier (latitude 46°52' N., longitude 71°32' O., et altitude 152 m), dans la région forestière L.4a (Rowe, 1972), quelque 40 km au nord de la ville de Québec. Après deux ans, au printemps 1972, ils ont été extraits et plantés sur un

Tableau 1. Lieu d'origine des familles de sapins baumiers sous test génétique à Valcartier (Québec)

Famille	Localisation			
	Région forestière	Latitude (° ')	Longitude (° ')	Altitude (m)
Drummondville				
216	L.3	45 55	72 29	60
217	L.3	45 55	72 29	60
219	L.3	45 55	72 29	60
220	L.3	45 55	72 29	60
Parc des Laurentides				
231	B.1a	47 14	71 10	780
233	B.1a	47 14	71 10	780
234	B.1a	47 14	71 10	780
235	B.1a	47 14	71 10	780
237	B.1a	47 19	71 08	655
238	B.1a	47 19	71 08	655
239	B.1a	47 19	71 08	655
240	B.1a	47 19	71 08	655
242	B.1a	47 22	71 10	880
244	B.1a	47 22	71 10	880
246	B.1a	47 28	70 59	945
247	B.1a	47 28	70 59	945
248	B.1a	47 28	70 59	945
249	B.1a	47 28	70 59	945
250	B.1a	47 28	70 59	945
Mont Gosford				
271	L.5	45 17	70 52	975
272	L.5	45 17	70 52	975
Lac Normand				
282	B.7	47 07	73 28	480
Lac Edouard				
285	L.4a	46 44	72 61	305

terrain forestier coupé à blanc, à quelque 10 km de la pépinière. Les dépôts de surface qui s'y trouvent sont composés de sable alluvionnaire. La précipitation annuelle est de l'ordre de 1 170 mm et la longueur de la période sans gel varie de 120 à 140 jours. C'est un site propice au développement du sapin baumier.

Les familles ont été disposées sur le terrain selon un plan expérimental composé de quatre blocs aléatoires complets. Chaque parcelle carrée comprenait 25 arbres espacés de 2,5 m. Des relevés phénotypiques ont été effectués en 1976, 1981 et 1988, soit 5 ans, 10 ans et 17 ans après la plantation. Quinze familles parmi les 23 étudiées provenaient de peuplements situés dans le parc des Laurentides. Ceux-ci sont suffisamment rapprochés les uns des autres (distance maximale de 17 km) pour considérer qu'ils ne forment, au sens génétique du terme, qu'une seule population. En effet, on considère, pour la plupart des essences forestières commerciales de la zone tempérée, qu'une faible différenciation entre les sous-populations ne commence à s'établir qu'à des distances plus importantes (Wright, 1976). Cette population a été utilisée pour estimer les paramètres génétiques. On s'est servi des huit familles résiduelles pour comparer le rendement des descendance du parc des Laurentides avec celui des descendance originaires d'autres régions du Québec.

La hauteur des arbres-échantillons a été mesurée à dix centimètres près alors que leur diamètre à hauteur de poitrine (dhp) a été mesuré au millimètre près. La rectitude de la tige a été qualifiée sur une échelle ordinale de 1 à 5. La valeur 5 a été attribuée aux arbres les plus droits, alors qu'à l'autre extrémité de l'échelle se retrouvaient les arbres à la tige la plus malformée. La qualité de la cime a été évaluée subjectivement selon un gradient ascendant et notée également sur une échelle de valeurs de 1 à 5. Les cimes ont été jugées en fonction du diamètre moyen des branches, de l'ouverture de leur angle d'attachement au tronc ainsi que de leur longueur et conformation.

On a évalué les paramètres génétiques en assumant que les effets de la recombinaison génétique suivaient un modèle linéaire additif. Les estimés des composantes de la variance, obtenus de diverses analyses de variance effectuées sur les données phénotypiques, peuvent être interprétés dans une optique de variances génétiques et environnementales. Ces estimés aident aussi à choisir les stratégies d'amélioration appropriées (Park, 1987).

Ainsi, on a assumé que la variance due aux différences entre les familles est égale au quart de la variance génétique additive:

$$\sigma_f^2 = \frac{1}{4} \sigma_A^2$$

[1]

où

σ_f^2 = composante de la variance due aux différences entre les familles;
 σ_A^2 = variance génétique additive.

Avant d'évaluer ces composantes, on a effectué des analyses de variance sur les taux de survie afin de vérifier leur effet sur les différences familiales observées sur le plan des caractères de croissance et de forme. On a utilisé le modèle suivant pour effectuer les analyses de variance des taux de survie :

$$Y_{ij} = \mu + F_i + R_j + e_{ij} \quad [2]$$

où

$$Y_{ij} = \sin^{-1} (P_{ij})^{1/2} \quad (\text{Steel et Torrie, 1980});$$

P_{ij} = proportion des arbres survivants dans la famille i et dans le bloc j;

μ = moyenne générale;

F_i = effet de la famille i;

R_j = effet de la répétition j;

e_{ij} = erreur résiduelle entre les parcelles.

Les analyses de variance des caractères de croissance et de forme ont été réalisées selon le modèle:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + R_j + FR_{ij} + e_{ijk} \quad [3]$$

où

Y_{ijk} = caractère observé chez le k^{ième} arbre de la i^{ième} famille plantée dans la j^{ième} répétition;

FR_{ij} = effet de l'interaction entre la i^{ième} famille et la j^{ième} répétition;

e_{ijk} = erreur résiduelle intra-parcelle.

Ces analyses ont servi à évaluer les composantes de la variance, à calculer leur écart-type et à obtenir des estimés de la variance génétique additive et de l'héritabilité.

Les écart-types des composantes de la variance ont été calculés selon la formule:

$$E.-T. (\sigma_g^2) = \frac{2}{k^2} \sum_g \frac{MS_g}{f_g + 2} \quad (\text{Becker, 1985}) \quad [4]$$

où

k = coefficient de la composante de la variance à être évaluée;

MS_g^2 = $g^{i\text{ème}}$ carré moyen utilisé pour évaluer la composante de la variance;

f_g = nombre de degrés de liberté du $g^{i\text{ème}}$ carré moyen.

Les écart-types constituent une mesure de la précision des estimés des composantes de la variance (Namkoong, 1979).

Les estimés d'héritabilité sur le plan individuel ont été obtenus par l'usage de ce rapport :

$$h^2_i = \frac{4\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{fr}^2 + \sigma_e^2} \quad [5]$$

où

h^2_i = héritabilité sur le plan individuel;

σ_f^2 = composante de la variance due à la famille;

σ_{fr}^2 = composante de la variance due à l'interaction famille-répétition;

σ_e^2 = composante de la variance due à l'erreur résiduelle intra-parcelle.

Les estimés d'héritabilité sur le plan familial ont été obtenus par l'usage de ce rapport:

$$h^2_f = \frac{\sigma_f^2}{\frac{\sigma_f^2 + \sigma_{fr}^2 + \sigma_e^2}{n \quad nr}} \quad [6]$$

où

h^2_f = héritabilité sur le plan familial;

n = nombre d'arbres par parcelle (moyenne harmonique);

r = nombre de répétitions.

Le calcul des estimés d'héritabilité, fait à l'aide de familles issues de pollinisation libre et appuyé sur un modèle génétique additif tel que décrit ci-dessus, nécessite que certaines hypothèses de base soient respectées. Advenant qu'elles soient transgressées, il se pourrait que ces estimés ne soient qu'approximatifs (Jackson, 1983) ou surévalués (Namkoong, 1966). Les conditions d'expérimentation sont toutefois telles qu'il est peu probable qu'il y ait un biais important. Pour ce qui est de l'amélioration génétique des arbres forestiers, la validité de ces hypothèses a été discutée par Stonecypher (1966). Ces hypothèses sont les suivantes:

- 1- Il y a une transmission diploïde et mendélienne des gènes;
- 2- La population étudiée est en panmixie et en équilibre de linkage;

- 3- Les individus qui constituent cette population sont apparentés et non consanguins;
- 4- Les descendants représentent un échantillon aléatoire d'une population non consanguine;
- 5- Il n'y a pas de corrélation environnementale entre les descendants;
- 6- Il y a absence d'épistasie;
- 7- Il y a absence d'effet maternel (Comstock et Robinson, 1948).

La signification statistique des estimés des paramètres génétiques, tels l'héritabilité et le coefficient de corrélation génétique, doit être considérée sérieusement. S'il ne peut être démontré qu'ils sont statistiquement significatifs, leur signification pratique et scientifique ne peut pas être abordée (Klein et collab., 1973). On a estimé des écart-types des héritabilités à l'aide des formules suivantes (Falconer, 1981):

$$E.-T. (h^2_i) = 4 \left[\frac{2 (1-t)^2 [1 + (n-1)t]^2}{n (n-1) (f-1)} \right]^{1/2} \quad [7]$$

où

t = coefficient de corrélation intra-classe,

$$E.-T. (h^2_f) = \frac{(1-t) (1 + nrt)}{(nr (f-1)/2)^{1/2}} \quad [8]$$

Les valeurs d'héritabilité sur le plan individuel et familial ont été utilisées pour le calcul des gains génétiques espérés d'une sélection pratiquée à une intensité donnée. On a estimé le gain génétique escompté à l'aide de la formule qui suit:

$$\Delta G = i \sigma h^2 \quad [9]$$

où

ΔG = gain génétique escompté;

i = coefficient de sélection standardisé;

σ = écart-type de la valeur phénotypique du caractère;

h^2 = héritabilité du caractère.

Des coefficients de corrélation phénotypique et génétique ont été calculés entre les caractères de croissance et de forme observés. Le coefficient de corrélation phénotypique exprime le degré d'association entre deux caractères directement observés, c'est-à-dire entre deux valeurs phénotypiques alors que le coefficient de corrélation génétique exprime le rapport génétique entre ces deux caractères distincts (Falconer, 1981). Les formules suivantes

ont été utilisées pour calculer les coefficients de corrélation phénotypique et génétique (Becker, 1985):

Corrélation phénotypique

$$r_{jk} = \frac{\text{Cov}(y_j, y_k)}{(\sigma^2_{y_j} \sigma^2_{y_k})^{1/2}} \quad [10]$$

où

r_{jk} = coefficient de corrélation phénotypique;
 $\text{Cov}(y_j, y_k)$ = covariance des caractères j et k;
 $\sigma^2_{y_j}$ = variance du caractère j;
 $\sigma^2_{y_k}$ = variance du caractère k.

Corrélation génétique

$$r_{Gjk} = \frac{\text{cov}_{Ajk}}{(\sigma^2_{A_j} \sigma^2_{A_k})^{1/2}} \quad [11]$$

où

r_{Gjk} = coefficient de corrélation génétique;
 cov_{Ajk} = covariance des valeurs en croisement des caractères j et k;
 $\sigma^2_{A_j}$ = variance de la valeur en croisement du caractère j;
 $\sigma^2_{A_k}$ = variance de la valeur en croisement du caractère k.

Les gains génétiques escomptés de la sélection peuvent être calculés pour un ensemble de caractères pris collectivement. Le concept de l'expression de la valeur génotypique d'une plante sous la forme d'une équation linéaire des valeurs génotypiques de plusieurs de ses caractères a été introduit par Smith (1936). Comme il n'était pas possible d'observer directement la valeur génotypique des divers caractères, il a proposé l'utilisation d'une équation linéaire des valeurs phénotypiques observables, c'est-à-dire d'un indice de sélection.

La formule suivante a été employée pour calculer les indices de sélection:

$$b = P^{-1} G a \quad [12]$$

où

b = vecteur des coefficients de l'indice;
 P^{-1} = inverse de la matrice des variances et covariances phénotypiques;

G = matrice des variances et covariances génotypiques;
 a = vecteur des poids économiques relatifs de chaque caractère.

Le choix des caractères à inclure dans les indices de sélection a été fait après avoir effectué une transformation des matrices de variances et de covariances (Hayes et Hill, 1980). On s'assure ainsi que les estimés des variances et covariances soient suffisamment précis et que les indices de sélection qui en découlent soient fiables (Baker, 1986).

Après une sélection sur indices, on a comparé les gains escomptés à ceux attendus d'une sélection qui considère chaque caractère indépendamment.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Les valeurs moyennes des caractères observés chez le sapin baumier sont présentées au tableau 2. Les moyennes des familles originaires du parc des Laurentides, de même que les moyennes générales des 23 familles testées y sont rassemblées. L'examen de l'étendue de chaque caractère révèle une forte variation, ce qui reflète de bonnes possibilités de sélection à la fois sur le plan individuel et familial. La moyenne des caractères des familles originaires du parc des Laurentides est à peu près équivalente à la moyenne générale. Les quinze familles utilisées pour les analyses ultérieures constituent donc un échantillon représentatif du matériel testé.

Relations entre les caractères de 10 ans et 17 ans après la plantation

Les relations entre quatre caractères phénotypiques, mesurés à deux reprises chez quinze familles de sapins baumiers originaires du parc des Laurentides, sont présentées au tableau 3. Dans la moitié des cas, les valeurs des coefficients de corrélation phénotypique s'accroissaient avec le temps. Ainsi, les relations entre les caractères de forme et ceux de croissance deviennent significatives à l'exception de celle existant entre le diamètre et la cote de tige. Une forte relation hauteur-diamètre était prévisible. Les relations entre les caractères de forme étaient également très élevées, ce qui laisse supposer que de façon générale les arbres aux tiges les plus droites présentent également les qualités de cime recherchées par l'améliorateur. Finalement, toutes les relations étaient positives, ce qui est très intéressant puisque cela laisse prévoir qu'une sélection basée sur un caractère en particulier pourrait, à la condition que la corrélation génétique soit également positive, conduire à un gain génétique chez les autres caractères.

Tableau 2. Caractéristiques descriptives des familles de sapins baumiers sous test génétique à Valcartier (Québec) 5, 10 et 17 ans après la plantation

Famille	Survie (17 ans) %	Indice familial (17 ans) *	Hauteur			Diamètre		Cime		Tige	
			(5 ans)	(10 ans)	(17 ans)						
			(m)	(m)	(m)	(cm)	(cm)	(points)	(points)	(points)	(points)
Drummondville											
216	87		1,27	3,19	6,33	3,39	7,25	2,87	3,01	3,19	3,29
217	88		1,14	2,84	5,67	2,86	6,50	2,86	2,73	3,05	2,92
219	76		1,08	2,64	5,34	2,75	6,49	2,68	2,76	2,83	2,71
220	82		1,03	2,63	5,70	2,79	6,60	2,73	2,99	2,90	3,11
Parc des Laurentides											
231	69	20,25	1,16	2,61	5,20	2,58	5,56	2,86	2,72	2,88	3,17
233	70	21,41	1,00	2,81	5,94	2,99	7,10	2,79	2,87	2,97	3,03
234	92	21,07	1,14	2,79	5,76	3,09	7,07	2,82	2,82	3,04	2,85
235	86	19,85	1,03	2,54	5,17	2,69	6,42	2,79	2,85	2,87	3,05
237	87	20,13	1,05	2,54	5,44	2,77	6,62	2,67	2,76	2,98	2,95
238	87	22,26	1,29	3,13	6,11	3,39	6,89	2,82	2,82	3,14	3,20
239	92	24,81	1,25	3,19	6,76	3,73	7,88	3,13	3,22	3,33	3,60
240	90	20,57	0,88	2,33	5,04	2,09	6,16	3,12	3,08	3,25	3,39
242	89	19,66	1,11	2,61	5,40	2,74	6,61	2,69	2,57	2,87	2,82
244	82	21,55	1,05	2,69	5,74	2,73	6,79	2,87	2,72	3,07	3,22
246	70	20,11	0,97	2,40	5,35	2,50	6,30	2,93	2,81	3,13	3,01
247	93	21,46	1,15	2,77	5,64	3,17	6,88	2,88	2,87	3,29	3,26
248	86	20,10	1,16	2,76	5,50	2,78	6,14	3,03	2,66	3,21	2,90
249	90	16,92	0,94	2,16	4,56	2,13	5,55	2,56	2,38	2,60	2,49
250	91	20,22	1,10	2,67	5,25	2,82	6,01	2,91	2,86	3,09	3,12
Moyenne	85		1,03	2,67	5,52	2,81	6,53	2,86	2,80	3,05	2,87
Mont Gosford											
271	94		0,95	2,29	4,66	2,40	6,05	2,84	2,87	2,92	3,20
272	88		1,18	3,10	6,07	3,80	7,87	3,16	2,99	3,48	3,38
Lac Normand											
282	86		1,08	2,62	5,51	2,61	6,47	2,83	2,74	3,03	3,10
Lac Édouard											
285	96		1,24	3,04	6,30	3,46	7,79	2,85	2,84	2,90	3,09
Général	86		1,10	2,71	5,58	2,88	6,65	2,86	2,82	3,04	2,95
Étendue:											
Minimum	69		0,88	2,16	4,56	2,09	5,55	2,56	2,38	2,60	2,49
Maximum	96		1,29	3,19	6,76	3,80	7,88	3,16	3,22	3,48	3,60
Écart-type			0,37	0,95	1,73	1,60	2,55	0,86	0,78	0,89	1,00

* Indice de sélection sur la hauteur, le diamètre et la cote de la tige.

Partition de la variation phénotypique

Survie

Dans un premier temps, une analyse de variance a été appliquée aux taux de survie du sapin baumier afin de vérifier l'existence de différences inter-familiales significatives. Des degrés différents d'adaptation des familles pourraient avoir une influence marquante sur la variation de leurs caractères phénotypiques. Les résultats présentés au tableau 4 démontrent qu'il n'existe pas de différence quant au taux de survie entre les familles, de même qu'il n'en existe pas entre les répétitions. Par conséquent, on peut présumer que les caractères phénotypiques observés chez le sapin baumier sont peu influencés par le taux de

Tableau 3. Corrélations des caractères phénotypiques des familles de sapins baumiers 10 et 17 ans après la plantation

	10 ans				17 ans			
	Hauteur	Diamètre	Cime	Tige	Hauteur	Diamètre	Cime	Tige
Hauteur	1,00				1,00			
Diamètre	0,95	1,00			0,90	1,00		
Cime	0,35	0,23	1,00		0,61	0,60	1,00	
Tige	0,49	0,51	0,88	1,00	0,60	0,48	0,87	1,00

n = 15.

Prob > 0,05 r < 0,514.

mortalité respectif des familles. De plus, toutes les familles étudiées semblaient particulièrement bien adaptées aux conditions du milieu d'expérimentation.

Croissance et forme

Les résultats des analyses de variance effectuées sur les caractères de croissance et de forme du sapin baumier sont présentés au tableau 5. On y présente également la part de la variation expliquée par chacune des sources de variation, de même que la précision de leur estimé. Dix-sept ans après la plantation, au-delà de 6 % de la variation de la hauteur des arbres est attribuable aux différences entre les familles. L'importance de cette source de variation change cependant avec le temps. Une part significative de la variation (environ 10 %) est due à l'interaction entre les familles et les répétitions, c'est-à-dire la variation inter-parcellaire. Cette variation résulte de changements importants de rangs des familles d'une répétition à l'autre. On note aussi qu'au-delà de 80 % de la variation totale de la hauteur est due aux différences entre les arbres d'une même parcelle ainsi qu'à l'erreur expérimentale. Ce fort pourcentage reflète la sensibilité de l'espèce à des variations micro-environnementales.

La part de la variation totale du diamètre à hauteur de poitrine attribuable aux différences entre les familles est moins élevée que dans le cas de la hauteur, alors que celle attribuable aux différences entre les arbres d'une même parcelle est plus élevée. Ce résultat reflète la plus grande sensibilité de ce caractère aux facteurs environnementaux (espacement et compétition) par comparaison à la hauteur et est donc soumis à un contrôle génétique plus faible.

Tableau 4. Analyses de variance de la survie* du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après la plantation

	Source de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés	F	Pr > F
5 ans	Familles	14	0,89263	1,63	0,1106
	Répétitions	3	0,06006	0,51	0,6776
	Erreur	42	1,64549		
10 ans	Familles	14	0,91518	1,44	0,1777
	Répétitions	3	0,13022	0,95	0,4252
	Erreur	42	1,91281		
17 ans	Familles	14	0,79471	1,06	0,4184
	Répétitions	3	0,09641	0,60	0,6186
	Erreur	42	2,24693		

* $Survie = \sin^{-1} (P_{ij})^{1/2}$.

P_{ij} = taux de survie de la famille i dans la répétition j (Steel et Torrie, 1980).

La part de la variation totale des caractères de forme expliquée par l'élément familial est beaucoup plus faible que dans le cas des caractères de croissance. Cela est quelque peu étonnant car il est généralement reconnu que les caractéristiques d'ordre qualitatif sont moins influencées par l'environnement que ne le sont les caractères de croissance (Zobel et Talbert, 1984). Par contre, la part de la variation due aux différences entre les répétitions est plus importante, soit de l'ordre de 10 %. Cela pourrait être attribuable, en partie du moins, au fait que le relevé des observations relatives à la forme des arbres a été effectué par deux équipes différentes et que ce travail a été réparti sur la base des répétitions. Il se pourrait que les deux équipes n'aient pas suivi la même échelle subjective lors de l'attribution des cotes. La distribution des scores est toutefois quasi normale. Dans le cas contraire, la variance de ces caractères aurait pu être grandement réduite (Dean et collab., 1986). Finalement, comme dans le cas des caractères de croissance, environ 85 % de la variation totale était due aux différences entre les individus d'une même parcelle et à l'erreur expérimentale. On doit aussi remarquer qu'en ce qui concerne les caractères de forme, la part de la variation totale expliquée par la famille a tendance à s'accroître avec le temps. Lorsque les arbres grossissent, les différences réelles entre les individus deviennent de plus en plus faciles à visualiser et les familles se démarquent davantage.

On note au tableau 5 que les estimés des composantes familiales de la variance des caractères de croissance sont relativement précis alors que ceux des caractères de forme le sont beaucoup moins, surtout 10 ans après la plantation. La source de variation dont l'estimation est la moins précise est l'effet des répétitions. De plus, il existe pour chaque caractère une interaction familles-répétitions significative. Cela n'est toutefois pas inquiétant outre mesure puisque nous assumons que les corrections nécessaires pour éliminer l'effet des répétitions seront effectuées lors de la sélection éventuelle (Cotterill, 1987).

L'importance de la variation observée sur le plan individuel et familial permet d'envisager une sélection massale suivant la sélection des meilleures familles en vue d'améliorer le sapin baumier.

Évaluation des paramètres génétiques

Variances génétiques additives et héritabilités

Caractères de croissance: Les estimés des variances génétiques additives et des héritabilités par rapport à l'individu et à la famille sont présentées au tableau 6. Les valeurs d'héritabilité de la hauteur, 5 ans, 10 ans et 17 ans après la plantation étaient faibles (0,19 à 0,28) sur le plan individuel et modérées sur le plan familial (0,55 à 0,75). Ces valeurs variaient dans le temps et reflétaient un changement dans le degré de contrôle génétique (Namkoong et collab., 1972).

Le contrôle génétique était plus faible 10 ans après la plantation par comparaison à 5 ans après, mais a remonté par la suite. Les valeurs trouvées ici sont du même ordre de grandeur que celles rapportées chez *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (Dean et collab., 1986), chez *Pinus banksiana* Lamb. (Magnussen et Yeatman, 1986), chez *Picea glauca* (Moench) Voss (Ying et Morgenstern, 1979) et chez *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. (Morgenstern, 1974). Bien que les écart-types des héritabilités varient également en valeur absolue, ils représentent environ les mêmes fractions des valeurs d'héritabilité. La baisse de l'héritabilité à l'âge de 10 ans pourrait être expliquée en partie par l'épidémie de tordeuses des bourgeons de l'épinette qui a sévi sur le territoire québécois à cette époque. Nous croyons cependant que la compétition apportée par la végétation locale a eu davantage d'effets. Ainsi, la croissance des arbres, indépendante de leur appartenance familiale, a pu être modifiée de manière divergente. Les dommages subis et les ralentissements de croissance n'ont cependant pas été suffisamment importants pour causer des déformations majeures aux arbres ni pour empêcher une reprise vigoureuse après le dégagement effectué à l'âge de 10 ans.

Tableau 5. Analyses et partition de la variance des caractères de croissance et de forme du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après plantation

Caractéristique	Source de variation	Degrés de liberté	Composante de la variance (V)	Écart-type de la composante de la variance (σ_v)	Pr>F	Portion de la composante de la variance
Hauteur 5 ans	Familles	14	0,009650	0,004586	0,0429	6,9
	Répétitions	3	0,003302	0,002403	0,0042	2,4
	Fam x Rép	42	0,007242	0,002720	0,0001	5,2
	Erreur	1 286	0,120017	0,004729		85,5
10 ans	Familles	14	0,042567	0,028313	0,0389	4,6
	Répétitions	3	0,035983	0,028682	0,0064	3,9
	Fam x Rép	41	0,103554	0,029646	0,0001	11,3
	Erreur	1 224	0,735721	0,029715		80,2
17 ans	Familles	14	0,184069	0,103263	0,0169	6,2
	Répétitions	3	0,056140	0,052940	0,0455	1,9
	Fam x Rép	42	0,282453	0,086701	0,0001	9,4
	Erreur	1 214	2,469399	0,100147		82,5
Diamètre 17 ans	Familles	14	0,181858	0,137928	0,0731	3,0
	Répétitions	3	0,016352	0,043893	0,2870	0,3
	Fam x Rép	42	0,495023	0,163103	0,0001	8,2
	Erreur	1 196	5,362680	0,219113		88,5
Cime 10 ans	Familles	14	0,004007	0,009870	0,1746	0,6
	Répétitions	3	0,087013	0,058565	0,0001	12,3
	Fam x Rép	41	0,044770	0,017898	0,0001	6,3
	Erreur	895	0,572942	0,027054		80,8
17 ans	Familles	14	0,007612	0,016310	0,3250	1,1
	Répétitions	3	0,067887	0,048670	0,0007	10,1
	Fam x Rép	42	0,110649	0,028821	0,0001	16,5
	Erreur	1 206	0,486093	0,019779		72,3
Tige 10 ans	Familles	14	0,013566	0,013273	0,0572	1,7
	Répétitions	3	0,071572	0,048927	0,0001	9,1
	Fam x Rép	41	0,041947	0,018549	0,0001	5,3
	Erreur	895	0,658109	0,031075		83,9
17 ans	Familles	14	0,051484	0,027554	0,0085	4,9
	Répétitions	3	0,107471	0,072196	0,0001	10,2
	Fam x Rép	42	0,057805	0,021365	0,0001	5,5
	Erreur	1 206	0,836617	0,034041		79,4

Tableau 6. Variances génétiques additives et héritabilités des caractéristiques de croissance et de forme du sapin baumier 5, 10 et 17 ans après la plantation

Paramètre	Hauteur			Diamètre		Tige		Cime	
	5 ans	10 ans	17 ans	10 ans	17 ans	10 ans	17 ans	10 ans	17 ans
V_A	0,0386	0,1703	0,7363	0,4574	0,7274	0,0543	0,2059	0,0160	0,0304
$\sigma(V_A)$	0,0183	0,1133	0,4131	0,2947	0,5517	0,0531	0,1102	0,0395	0,0652
h^2_i	0,28	0,19	0,25	0,19	0,12	0,08	0,22	0,03	0,05
$\sigma(h^2_i)$	0,12	0,09	0,11	0,08	0,06	0,05	0,10	0,04	0,04
h^2_f	0,75	0,55	0,64	0,57	0,49	0,39	0,67	0,16	0,18
$\sigma(h^2_f)$	0,27	0,20	0,24	0,19	0,14	0,10	0,21	0,07	0,08

V_A = variance génétique additive.

h^2_i = héritabilité sur le plan individuel.

h^2_f = héritabilité sur le plan familial.

σ_i = écart-type.

Les estimés d'héritabilité sur le plan individuel (0,12 et 0,19) et familial (0,49 et 0,57) de la croissance en diamètre à hauteur de poitrine sont inférieurs aux estimés de la hauteur. Cela est en parfait accord avec la majorité des résultats publiés à ce jour (Matziris et Zobel, 1973: chez *Pinus taeda* L.; Cotterill et Zed, 1980: chez *Pinus radiata* D. Don; Ying et Morgenstern, 1979: chez *Picea glauca* [Moench] Voss). Les valeurs d'héritabilité ont diminué avec la maturation des arbres. La croissance en diamètre est un caractère reconnu comme étant sous faible contrôle génétique (Stonecypher et collab., 1973), et l'influence du milieu se fait donc de plus en plus évidente à mesure que les arbres vieillissent et grandissent et que les effets de compétition se font sentir.

Caractères de forme: La rectitude de la tige 10 ans après la plantation présente des héritabilités relativement faibles. Ces valeurs étaient beaucoup plus fortes 17 ans après la plantation. Quant aux valeurs d'héritabilité de la qualité de la cime, elles étaient faibles aux deux âges (0,03 et 0,05). Le contrôle génétique de la rectitude de la tige a généralement été considéré comme beaucoup plus grand que celui du contrôle génétique des caractères de croissance (Shelbourne, 1969; Zobel et Talbert, 1984). Les valeurs relevées chez le sapin baumier sont toutefois du même ordre de grandeur que celles présentées par Stonecypher et collab. (1973) chez *Pinus taeda* L. Il semble donc que les caractères de forme du sapin baumier ne soient pas sous fort contrôle génétique comme c'est le cas chez d'autres espèces. Remarquons cependant que dans cette dernière étude, comme dans la présente, des cotes d'évaluation subjective ont été attribuées aux caractères de forme. Il est possible que cette évaluation ne soit pas suffisamment précise pour faire ressortir la vraie nature du contrôle génétique de la forme du sapin baumier.

Valeurs des corrélations génétiques

Il existe de fortes corrélations génétiques positives entre le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur totale, 10 ans et 17 ans après la plantation (tableau 7). Ces deux facteurs sont donc sous l'influence d'un même ensemble de gènes. En plus, ces valeurs laissent entrevoir qu'une sélection basée sur un de ces caractères conduirait à un gain indirect chez l'autre. Les écart-types calculés démontrent une grande précision dans l'estimation des coefficients. Il existe également des corrélations génétiques élevées entre la hauteur et la qualité de la cime aux deux âges. Cependant, l'interprétation des autres coefficients de corrélation génétique calculés 10 ans après la plantation est pratiquement impossible à cause de l'imprécision de la méthode linéaire d'estimation. En effet, la valeur estimée de plusieurs coefficients dépasse l'unité. Par contre, 17 ans après la plantation, une estimation relativement précise de ces coefficients a été possible, sans doute à cause d'une plus grande facilité à juger de la valeur des individus pour les caractères de forme et peut-être de l'accentuation du contrôle génétique sur celles-ci. Ainsi, la hauteur devient modérément liée à la rectitude de la tige. La précision de cette relation est cependant plus faible que celle de la relation entre la hauteur d'une part et les autres caractères d'autre part. Le diamètre est modérément lié à la qualité de la cime et à la rectitude de la tige. Dans ce cas également, la corrélation génétique est entachée d'une forte imprécision. Finalement, la relation entre la qualité de la cime et de la tige est difficile à interpréter à cause d'un coefficient de corrélation génétique dont la valeur estimée dépasse l'unité. Le manque de précision de l'évaluation subjective, tel que mentionné auparavant, pourrait expliquer cette aberration.

Gains génétiques escomptés de la sélection

Les paramètres génétiques mentionnés ci-dessus ont servi au calcul d'indices de sélection. Ils permettront de choisir des familles et des individus géniteurs d'une première génération améliorée. Des gains génétiques espérés ont aussi été calculés. Tous les indices incluent les caractères de hauteur et de diamètre ainsi que la rectitude de la tige. La cote de qualité de la cime a été exclue des calculs après qu'une transformation de la matrice de variances-covariances (Hayes et Hill, 1980) eut démontré que les estimés devenaient trop imprécis. Son inclusion dans le modèle aurait conduit au développement d'indices erronés. Les poids économiques utilisés pour la construction des indices sont basés sur la théorie des poids d'importance égale (Cotterill et Jackson, 1985). Ainsi, un changement d'un écart-type d'un caractère donné est considéré aussi important, du point de vue économique, qu'un changement d'un écart-type chez un autre caractère (Dean et collab., 1986). Le poids économique de chaque caractère a été établi égal à l'inverse de son écart-type phénotypique. Bien qu'en réalité il ne soit pas du tout assuré que chaque caractère ait une importance économique égale, l'utilisation de tels poids économiques comme point de départ apparaît moins risquée que l'utilisation d'un ensemble quelconque de poids économiques en l'absence d'informations plus précises.

Tableau 7. Corrélations génétiques des caractères de croissance et de forme du sapin baumier 10 et 17 ans après la plantation

	10 ans				17 ans			
	Hauteur	Diamètre	Cime	Tige	Hauteur	Diamètre	Cime	Tige
	Corrélations génétiques				Corrélations génétiques			
Hauteur	-	0,973	0,776	1,340	-	0,946	0,913	0,682
Diamètre	0,018	-	1,162	0,144	0,035	-	0,713	0,585
Cime	0,274	-	-	2,107	0,065	0,210	-	1,458
Tige	-	0,435	-	-	0,183	0,217	-	-
	Écart-types				Écart-types			

Dans le but d'illustrer les gains génétiques réalisables chez le sapin baumier dès la première génération de sélections, nous utiliserons deux mises en situation couramment observées dans un programme d'amélioration d'une espèce ou de production de semences de qualité génétique supérieure. De cette manière, nous ferons ressortir l'importance de la stratégie de sélection en vue d'optimiser les gains génétiques tout en préservant la base génétique nécessaire à la satisfaction des objectifs à long terme d'un programme d'amélioration.

Posons comme hypothèse de travail les éléments suivants: Il y a plus d'une quinzaine d'années, nous avons mis sur pied un test de 300 demi-fratries selon un plan de 20 blocs aléatoires complets comprenant cinq individus par parcelle linéaire. Le test comptait donc 30 000 arbres avec un espacement de 1 m dans les parcelles et de 2 m entre les parcelles. Ce terrain couvrait une superficie de 6 ha. Des relevés de croissance et de forme y ont été effectués 5, 10 et 17 ans après la plantation. Les paramètres génétiques estimés de la population du parc des Laurentides constituent des estimations valables des paramètres de cette population, et les conditions environnementales de ce test de descendance sont sensiblement les mêmes que celles observées au cours de l'évaluation des paramètres génétiques actuels.

Objectif 1 - Production de semences améliorées

L'approche la plus rapide et la moins coûteuse pour atteindre cet objectif serait de convertir le test de descendance en verger à graines. Il faut trouver un compromis entre l'obtention du gain génétique maximum et le maintien d'un nombre suffisant d'arbres pour permettre la production d'une quantité raisonnable de semences de haute qualité.

Établissons à quelque 4,5 m la distance moyenne désirée entre les arbres du futur verger. À un tel espacement, le verger comptera 3 000 arbres. Nous avons donc à sélectionner 3 000 arbres, soit un arbre sur dix. Une première option serait d'effectuer une sélection massale, c'est-à-dire une sélection phénotypique sans tenir compte des liens d'appartenance familiale des arbres. Selon que la sélection soit effectuée sur chacun des caractères, indépendamment l'un de l'autre ou que la sélection soit effectuée sur indices, les gains génétiques escomptés sur chacun des caractères seraient les suivants:

	Sélection monocaractère P = 0,1 %	Sélection sur indices P = 0,1 %
Hauteur	13,6	14,7
Diamètre	7,9	11,0
Rectitude	13,0	13,1

On remarque que, 17 ans après la plantation, la sélection monocaractère et la sélection sur indices donnent approximativement les mêmes gains génétiques, à l'exception du gain escompté en croissance en diamètre où la sélection sur indice amène à un gain supérieur. Notons toutefois que si l'on désire améliorer à la fois la croissance et la qualité de la tige (rectitude), la sélection sur indices offre l'avantage de faciliter notre démarche puisque ceux-ci englobent tous les caractères. La sélection massale ne tient malheureusement pas compte du lien de parenté entre les arbres. Il se pourrait donc qu'un nombre important d'arbres sélectionnés appartiennent à la même demie-fratrie (maximum 100) et que nombre d'entre eux soient des pleins-frères, puisqu'ils résultent de la pollinisation libre. Les croisements entre les arbres apparentés conduisent souvent à une diminution de vigueur chez les descendants et les gains réalisés de la sélection pourraient s'avérer bien inférieurs aux gains escomptés.

Afin de pallier à cette lacune, la sélection des géniteurs devra se faire sur une base familiale et intra-familiale. Toujours avec le même objectif de conserver 3 000 géniteurs dans le verger à graines, nous sélectionnerons d'abord les 150 meilleures familles selon leur performance moyenne puis nous choisirons l'individu ayant les meilleures caractéristiques dans chaque parcelle, soit un total de 20 arbres sélectionnés par demi-fratrie. De cette manière, nous réduisons les chances de perte de vigueur chez les descendants en nous assurant que chaque famille est représentée par un nombre égal d'individus distants les uns des autres et d'une meilleure panmixie. Cette approche nous permet d'augmenter de quelque 2 % les gains espérés de la sélection.

	Gain espéré de la sélection familiale (%) $P_f = 0,5$	Gain espéré de la sélection individuelle (%) $P_i = 0,2$	Gain Total (%)
a) Monocaractère			
Hauteur	5,0	11,0	16,0
Diamètre	3,6	6,4	10,0
Rectitude	5,2	10,4	15,6
b) Sur indices			
Hauteur	4,8	11,8	16,6
Diamètre	3,9	8,9	12,8
Rectitude	4,6	10,6	15,2

Soulignons que si les gains génétiques escomptés de la sélection monocaractère et de la sélection sur indices sont quasi égaux pour chaque caractère, les premiers ne s'appliquent que lorsque la sélection est effectuée indépendamment sur un seul caractère à la fois seulement, alors que les gains escomptés lors de la sélection sur indices s'appliquent aux trois caractères simultanément.

Objectif 2: Amélioration génétique de l'espèce

À cette étape du programme, il s'agit de constituer une base génétique nous permettant de développer une stratégie d'amélioration qui nous conduira au développement d'une variété synthétique améliorée. Cette base doit être suffisamment large pour permettre la création de plusieurs générations successives de sélections sans poser des problèmes de consanguinité. Toutefois, elle doit être suffisamment restreinte pour être physiquement manipulable, c'est-à-dire qu'un plan de croisement réaliste puisse être entrepris et réalisé avec des moyens raisonnables. Nous établirons donc cette base génétique à 150 individus. Dans ce cas-ci, il est indispensable que nous tenions compte des liens familiaux entre les individus. Tout en optimisant le gain génétique de cette première sélection, nous devons conserver une base génétique la plus variable que possible. Sélectionnons donc dans un premier cas les 50 meilleures familles, soit 1 sur 6, puis dans un deuxième temps les trois individus supérieurs de chaque famille, soit 3 sur 100. Les gains génétiques escomptés de cette sélection s'établissent donc ainsi:

	Gain escompté de la sélection familiale (%) $P_f = 0,167$	Gain escompté de la sélection individuelle (%) $P_i = 0,03$	Gain génétique Total (%)
a) Monocaractère			
Hauteur	9,4	17,7	27,1
Diamètre	6,8	10,2	17,0
Rectitude	9,7	16,8	26,5

b) Sur indices

Hauteur	9,0	19,0	28,0
Diamètre	7,3	14,3	21,6
Rectitude	8,6	17,1	25,7

Les gains génétiques espérés de cette stratégie seraient très acceptables, cependant nous ne possédons de cette manière que 50 groupes d'individus non apparentés, ce qui réduit la diversité génétique de notre base d'amélioration et accroît les chances de croisements consanguins dans les générations futures. Nous avons donc avantage, tout en conservant le même nombre de géniteurs, à sélectionner un plus grand nombre de familles, c'est-à-dire de réduire notre intensité de sélection sur le plan familial et de l'augmenter sur le plan intra-familial.

Nous ne sélectionnerons donc que le meilleur individu de chacune des 150 familles supérieures. Les gains génétiques espérés de cette stratégie seront les suivants:

	Gain espéré de la sélection familiale (%) $P_f = 0,5$	Gain espéré de la sélection intra familiale (%) $P_i = 0,01$	Gain génétique Total (%)
a) Monocaractère			
Hauteur	5,0	20,7	25,7
Diamètre	3,6	12,0	15,6
Rectitude	5,2	19,7	24,9
b) Sur indices			
Hauteur	4,8	22,3	27,1
Diamètre	3,9	16,7	20,6
Rectitude	4,6	20,0	24,6

Nous n'avons sacrifié que quelque 1,5 % du gain escompté de la sélection monocaractère et environ 1 % du gain escompté de la sélection sur indice. Ce n'est peut-être pas négligeable mais cette perte sera largement compensé par la réalisation d'un plus grand nombre de croisements non consanguins et de la possibilité d'une sélection plus intensive dans les générations futures, donc des gains génétiques supérieurs à long terme.

Gain génétique et date de sélection

Nous avons utilisé les gains génétiques escomptés ($P_f=0,5$; $P_i=0,01$) en croissance en hauteur 5, 10 et 17 après la plantation pour juger de l'intérêt de la sélection précoce. Nous constatons que les gains escomptés augmentent graduellement avec l'augmentation en âge et en taille des arbres (tableau 8). Cependant, exprimés en fonction de la moyenne à un âge

Tableau 8. Gains génétiques escomptés en croissance en hauteur chez le sapin baumier à la suite d'une sélection combinée effectuée 5, 10 et 17 ans après la plantation

	Moyenne (m)	Gain de la sélection familiale P = 0,5 (% \bar{X})	Gain de la sélection intra- famille P = 0,01 (% \bar{X})	Gain génétique total (% \bar{X})	m
5 ans	1,03	6,6	26,8	33,4	0,34
10 ans	2,67	4,6	18,0	22,6	0,60
17 ans	5,52	5,0	20,7	25,7	1,42

particulier, c'est à l'âge de 5 ans que les gains sont les plus élevés (33,4 %). Cela laisse entrevoir l'intérêt de la sélection précoce. Nous savons que le degré de confiance rattaché au gain escompté 5 ans après la plantation est moindre que celui rattaché au gain escompté 17 ans après la plantation ou encore que celui rattaché au gain génétique estimé au moment de la récolte. Nous avons donc tenté d'évaluer la perte relative d'efficacité d'une sélection précoce de la croissance en hauteur par rapport à celle effectuée à une date ultérieure, par exemple à 5 ans par rapport à 17 ans après la plantation. Pour ce faire, nous avons suivi la dernière hypothèse de travail présentée auparavant soit le choix de 50 % des familles puis de l'individu supérieur sur 100 dans chaque famille de 100 membres choisie:

Moyenne du groupe sélectionné à 5 ans = 2,05 m

Moyenne de ce même groupe à 17 ans = 8,10 m

Moyenne du groupe sélectionné à 17 ans = 9,35 m

Gain génétique escompté de ce même groupe = 1,42 m

Moyenne de la population de base à 17 ans = 5,52 m

Différence d'écart de sélection = 1,25 m

Perte de gain escompté

$$\Delta G = h^2_5 (8,10 - 5,52) - h^2_{17} (9,35 - 5,52)$$

$$= 0,28 (2,58) - 0,25 (3,83)$$

$$\Delta G = -0,36 \text{ m}$$

La perte relative de gain génétique de la croissance en hauteur escompté de la sélection effectuée à 5 ans par rapport à celle effectuée à 17 ans est donc égale à:

$$\frac{-0,36 \text{ m}}{1,42 \text{ m}} = -25,4 \%$$

C'est donc le prix à payer pour accélérer de quelque 10 ans le programme d'amélioration de l'espèce. Toutefois, dans le cas du sapin baumier, comme dans le cas de plusieurs autres espèces forestières, à moins de pouvoir induire les géotypes sélectionnés à la floraison, il n'y a pas urgence à effectuer la sélection puisque les premiers croisements dirigés ne pourront être réalisés que plusieurs années plus tard. Comme beaucoup d'autres espèces, le sapin baumier ne produit pas ses premières semences avant l'âge de 15 ou 20 ans (Roe, 1948; Schopmeyer, 1974). Pour être vraiment efficaces, les stratégies d'amélioration génétique, comme celle de la production d'une semence améliorée doivent absolument tenir compte des caractéristiques biologiques des espèces de même que des contraintes physiques et budgétaires.

CONCLUSION

Cette étude a permis de démontrer que le sapin baumier réagit bien à la plantation. Il présente un taux de survie et de croissance très satisfaisant. Il exhibe cependant une forte variation de croissance et de forme. Ces caractères sont positivement corrélés, tant sur le plan génétique que phénotypique. L'amélioration de l'un d'eux entraînerait donc un gain génétique chez les autres.

La partition de la variation phénotypique de la croissance et de la forme du sapin baumier a permis de démontrer que l'appartenance familiale des arbres constitue une source significative de variation. La plus grande partie de la variation phénotypique du sapin baumier est cependant due aux différences entre les individus d'une même famille. La sélection devrait donc être combinée, c'est-à-dire pratiquée avec une considération pour les facteurs familial et intra-familial.

Les paramètres génétiques, variances génétiques additives et héritabilités, révèlent que les caractères de croissance du sapin baumier sont sous contrôle génétique modéré alors que la rectitude de sa tige est plus fortement assujettie aux conditions environnementales.

Des indices de sélection tenant compte des facteurs familial et individuel ont permis de constater que leur utilisation, en plus de faciliter la sélection multicaractère, permet d'augmenter les gains génétiques escomptés. Deux hypothèses de travail, l'une portant sur la production de semences commerciales de qualité génétique améliorée et l'autre sur l'amélioration génétique de l'espèce proprement dite, ont été utilisées pour illustrer les gains génétiques réalisables chez le sapin baumier dans une première génération de sélections.

Ainsi, des gains génétiques de l'ordre de 10 à 15 %, selon le caractère considéré, sont escomptés de la conversion d'un test de descendance de taille moyenne en un verger à graines quelque 15 ans après la plantation. De même, la sélection combinée pratiquée sur indices à une intensité finale de 0,005 et ayant comme but de constituer une première base génétique pour l'amélioration de l'espèce donnerait une supériorité de 20 à 25 % de la première génération de croisements sur la population parentale.

On considère généralement que la sélection précoce est nécessaire pour accélérer l'obtention des gains génétiques. Cependant, elle ne se fait pas sans frais. Ainsi, chez le sapin baumier, une sélection effectuée 5 ans après la plantation n'aurait donné que 75 % des gains génétiques réalisés d'une sélection effectuée 17 ans après la plantation.

L'utilisation du sapin baumier dans les programmes de reboisement permettrait sans doute d'accroître la productivité volumique des forêts canadiennes. L'amélioration génétique de l'espèce permettrait d'accroître davantage cette productivité. Cependant, cela ne pourra malheureusement pas survenir sans l'assurance d'une protection efficace des plantations contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette qui sont une cause importante de mortalité et de réduction de croissance.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient sincèrement M. Michel Villeneuve du Service d'amélioration des arbres du ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec pour ses conseils judicieux exprimés lors de la révision du manuscrit.

OUVRAGES CONSULTÉS

- Baker, R.J. 1986. Selection indices in plant breeding. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Becker, W.A. 1985. Manual of quantitative genetics. Fourth edition. Academic Press. Pullman, WA.
- Bonnor, G.M. 1982. Inventaire des forêts du Canada 1981. Environ. can. Serv. can. for. Ottawa, Ont.
- Comstock, R.E.; Robinson, H.F. 1948. The components of genetic variance in populations. *Biometrics* 4:254-266.
- Cotterill, P.P. 1987. Short Note: On estimating heritability according to practical applications. *Silvae Genet.* 36(1):46-48.
- Cotterill, P.P.; Jackson, N. 1985. On index selection I. Methods of determining economic weight. *Silvae Genet.* 34(2-3):56-63.

- Cotterill, P.P.; Zed, P.G. 1980. Estimates of genetic parameters for growth and form traits in four *Pinus radiata* D. Don progeny tests in South Australia. *Aust. For. Res.* 10:155-167.
- Dean, C.A.; Cotterill, P.P.; Eisemann, R.L. 1986. Genetic parameters and gains expected from selection in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Northern Queensland, Australia. *Silvae Genet.* 35(5-6):229-236.
- Dery, P.J.; Dehayes, D.H. 1981. Variation in specific gravity and tracheid length among balsam fir provenances. Pages 115-127 in *Proc. 27th Northeast. For. Tree Imp. Conf.*
- Dehayes, D.H.; Canavera, D.S.; Carter, K.K. 1983. Variation among progeny of mass-selected balsam fir. Pages 163-174 in *Proc. 28th Northeast. For. Tree Imp. Conf.*
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. Longman, London, England.
- FORSTATS 1988. Selected forestry Statistics Canada 1987. Can. For. Serv. Ottawa, Ont. Inf. Rep. E-X-40.
- Grandtner, M.M. 1971. Notes de cours en dendrologie. Dép. Écol. Pédol. Faculté for. géo. Univ. Laval, Sainte-Foy, Qué.
- Hall, J.P. 1986. Growth of inland and coastal provenances of balsam fir. Can. For. Serv. Nfld. For. Cent. St. John's, Nfld. Inf. Rep. N-X-256.
- Hayes, J.F.; Hill, W.G. 1980. A reparameterization of a genetic selection index to locate its sampling properties. *Biometrics* 36:237-248.
- Hosie, R.C. 1972. Arbres indigènes du Canada. Environ. Can. Serv. can. for. Ottawa, Ont.
- Howard, E.W.; Wilton, W.C. 1962. Provenance plantations for New Brunswick and Newfoundland balsam fir. Can. Dep. For., For. Res. Br., St. John's, Nfld. Publ. 62-4.
- Jackson, N. 1983. Effect of ignoring full sib relationships when making half sib estimates of heritability. *Theor. Appl. Genet.* 65:61-66.
- Khalil, M.A.K. 1977. Twenty years results of the study of premature loss of growth of balsam fir in southeastern Newfoundland. *Env. Can., Can. For. Serv., Nfld. For. Res. Cent., St. John's, Nfld. Inf. Rep. N-X-152.*
- Klein, T.W.; Defries, J.C.; Finkbeiner, C.T. 1973. Heritability and genetic correlation: Standard errors of estimates and sample size. *Behav. Genet.* 3(4):355-364.
- Lester, D.T.; Mohn, C.A.; Wright, J.W. 1976. Geographic variation in balsam fir: 11-year results in the Lake States. *Can. J. For. Res.* 6:389-394.
- Lester, D.T.; Lindow, S.E.; Upper, C.D. 1977. Freezing injury and shoot elongation in balsam fir. *Can. J. For. Res.* 7:584-588.
- Lowe, W.J.; Hocker, H.W., Jr.; McCormack, M.L., Jr. 1977. Variation in balsam fir provenances planted in New England. *Can. J. For. Res.* 7:63-67.
- Magnussen, S.; Yeatman, C.W. 1986. Four years height growth of 25 jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) families in an accelerated nursery trial. Pages 47-64 in *Demeritt,*

- M.E., Jr., Ed. Proc. 30th Northeast. For. Tree Imp. Conf. School of Forestry Research, Univ. Maine, Orono, Maine.
- Martineau, R. 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Serv. can. for. Ottawa, Ont. et Éditions Marcel Broquet Inc. La Prairie, Qué. Rapp. tech. for. 32F.
- Marty, T.L.; Guries, R.P.; Mohn, C.A.; Wright, J.W. 1983. Fifteen year results of a balsam fir provenance test in the Lake States. Pages 14-23 in Proc. 3rd North Central Tree Imp. Conf.
- Matziris, D.I.; Zobel, B.J. 1973. Inheritance and correlations of juvenile characteristics in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) *Silvae Genet.* 22:38-44.
- Morgenstern, E.K. 1974. Open pollinated progeny testing in a black spruce breeding program. Pages 1-8 in Proc. 22nd Northeast. For. Tree Imp. Conf.
- Namkoong, G. 1966. Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *For. Sci.* 12:8-13
- Namkoong, G. 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. U.S. For. Serv. Tech. Bull. 1588.
- Namkoong, G.; Usanis, R.A.; Silen, R.R. 1972. Age related variation in genetic control of height growth in Douglas-fir. *Theor. Appl. Genet.* 42:151-159.
- Neale, D.B.; Adams, W.T. 1981. Inheritance of isozyme variants in seed tissues of balsam fir (*Abies balsamea*). *Can. J. Bot.* 59:1285-1291.
- Neale, D.B.; Adams, W.T. 1985. Allozyme and mating-system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect. *Can. J. Bot.* 63:2448-2453.
- Park, Y.S. 1987. Field testing in operational breeding programs. Pages 134-154 in E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Proc. 21st meeting part 2 Can. Tree Imp. Ass., Truro, NS, August 17-21, 1987.
- Roe, E.I. 1948. Early seed production by balsam fir and white spruce. *J. For.* 46:529.
- Richardson, J. 1971. Development of four balsam fir provenances in Newfoundland. Can. Dep. Fish. and Forest., Can. For. Serv., For. Res. Lab. St. John's, Nfld, Inf. Rep. N-X-60.
- Robert, D. 1979. La génétique du sapin baumier en relation avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Minist. Terres For. Qué., Serv. Rech. Mém. 56.
- Rowe, J.S. 1972. Les Régions forestières du Canada. Env. Can. Serv. can. for. Ottawa, Ont. Publ. 1300F.
- Schopmeyer, C.S. Technical coordinator. 1974. Seeds of woody plants in the United States. U.S. For. Serv. Washington D.C. Agric. Handbook 450.
- Shelbourne, C.J.A. 1969. Tree breeding methods. N. Z. For. Serv. For. Res. Inst. Tech. Pap. 55.
- Smith, H.F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugenics. Lond.* 7:240-250.
- Sokal, R.R.; Rolf, F.J. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco, CA.

- Steel, R.G.D.; Torrie, J.H. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. 2nd ed. McGraw-Hill Book Co. New York, NY.
- Stonecypher, R.W. 1966. Estimates of genetic and environmental variances and covariances in a natural population of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Ph. D. Thesis. North Carolina State Univ. Raleigh, NC.
- Stonecypher, R.W.; Zobel, B.J.; Blair, R. 1973. Inheritance patterns of loblolly pines from a nonselected natural population. North. Carolina Agric. Exp. Stn. Tech. Bul. No.220.
- Thor, E.; Barnett, P.E. 1974. Taxonomy of *Abies* in the southern Appalachians: variation in balsam monoterpenes and wood properties. For. Sci. 20(1):32-40.
- van der Pas, J.B. 1966. Provenance plantations for New Brunswick and Newfoundland balsam fir. Can. Dep. Forest., For. Res. Br., St. John's, Nfld. File Rep., Project Nf-60, 5p.
- Wright, J.W. 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press, New York, NY.
- Ying, C.C.; Morgenstern, E.K. 1979. Correlations of height growth and heritabilities at different ages in white spruce. *Silvae Genet.* 28(5-6):181-185.
- Zobel, B.J.; Talbert, J. 1984. Applied Forest Tree Improvement. John Wiley & Sons. New York, NY.

