

1994

FORMATION

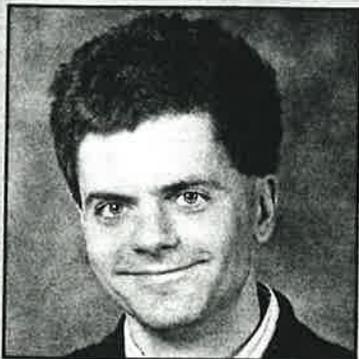
continue



Ordre
des ingénieurs
forestiers
du Québec

Cours no. 32

ENCART DE L'AUBELLE, N° 105 - DÉCEMBRE 1994



par M. Jean Bousquet, ing.f., Ph.D.,
professeur-chercheur au Centre de recherche
en biologie forestière, Faculté de foresterie
et de géomatique, Université Laval, Ste-Foy

Diversité génétique et amélioration des arbres forestiers

CFL-ARCHIVES



M. Jean Beaulieu, ing.f., Ph.D.,
chercheur au Centre de foresterie des Laurentides,
Ressources naturelles Canada, Ste-Foy

Partie 1 de 2 - Les bases de l'amélioration génétique

1 BUTS ET FINALITÉS DE LA GÉNÉTIQUE FORESTIÈRE ET DE L'AMÉLIORATION DES ARBRES FORESTIERS

Dès le XIX^e siècle, des forestiers européens remarquaient que l'utilisation de semences d'arbres de bonne venue résultait généralement en des plantations de meilleure qualité au niveau de la forme et de la croissance des arbres. Ces premiers essais, autant en Scandinavie qu'en Europe plus méridionale, étaient le plus souvent limités et étaient guidés principalement par l'intuition. Parallèlement, Gregor Mendel, un moine autrichien, et Charles Darwin, un biologiste anglais, établissaient les fondements scientifiques de l'hérédité et démontraient comment la diversité génétique, modelée entre autres par la sélection naturelle, est la source ultime de la variabilité des êtres vivants.

Ce n'est que vers le milieu du XX^e siècle que les forestiers américains et scandinaves s'intéressent aux résultats alors récents obtenus en amélioration génétique des plantes agricoles. De vastes programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers s'établissent, dont celui des pins du sud aux États-Unis et celui de l'épinette de Norvège en Suède, afin d'augmenter le rendement des forêts artificielles dont l'établissement avait déjà été entrepris à cette époque. Par la suite, ces programmes ont servi d'exemples à la plupart des pays aujourd'hui exportateurs de produits forestiers



M. Michel Villeneuve, ing.f., M.Sc.F.,
chercheur à la Direction de la recherche forestière,
Ministère des Ressources naturelles du Québec, Ste-Foy

qui ont entrepris l'aménagement intensif de vastes forêts près des centres de transformation ou de transbordement, que ce soit en Europe, dans l'hémisphère australe ou en Amérique du Nord. Alors que les rendements par hectare de plantation sont maximisés par l'utilisation de plants génétiquement améliorés combinée à une sylviculture intensive, il en résulte pour plusieurs de ces pays des pressions moindres de récolte de la matière ligneuse sur les aires de forêt naturelle et les aires de faible productivité, permettant la pleine réalisation des activités de conservation et des activités récréo-touristiques. Au Québec, les travaux d'amélioration génétique des essences forestières n'ont vraiment démarré que vers la fin des années soixante (Corriveau et Vallée 1981), au moment où démarrait la plantation à grande échelle de nos essences indigènes, et à la suite des premières études génécologiques réalisées antérieurement par le Service canadien des forêts. C'est aussi à ce moment que fut mis sur pied le Comité d'amélioration génétique des arbres forestiers (CAGAF), qui a eu pour rôle d'aider à coordonner les efforts de recherche dans ce domaine au Québec.

La **génétique forestière** est une science descriptive qui vise l'acquisition d'informations de base sur la variation génétique (au niveau des gènes) des arbres, ses causes et ses conséquences. Elle recoupe un nombre important de domaines connexes tels la génétique des populations (science qui s'intéresse à l'évaluation de la variabilité génétique d'une espèce, sa répartition entre les populations, ainsi que ses causes), la dynamique des populations (densité de population, démographie, effort de reproduction, modes de dispersion, etc.), la physiologie, la génétique moléculaire et la **génécologie**, qui vise l'étude de la variabilité génétique des populations résultant de l'adaptation à leur milieu.

L'**amélioration génétique**, quant à elle, utilise l'information génétique dans le but d'augmenter la performance au niveau de certains caractères d'intérêt économique tels la croissance ou la qualité du fût. Cette augmentation de performance s'effectue par la sélection d'arbres aux attributs supérieurs et la conduite de croisements entre ces derniers. L'amélioration génétique vise donc à rendre disponibles des semences améliorées pour augmenter les rendements des forêts artificielles. C'est la combinaison de l'amélioration génétique (facteurs héréditaires) et de la sylviculture (facteurs environnementaux) qui permet l'optimisation des rendements des forêts artificielles. De concert avec l'amélioration génétique, le suivi et la **conservation des ressources génétiques** visent la protection de la diversité génétique naturelle. Les stratégies de suivi et de conservation se basent aussi sur les informations issues de la génétique forestière. Elles s'appliquent aussi bien dans un contexte de forêts artificielles que naturelles, afin de s'assurer, par exemple, que les pratiques forestières ne dégradent pas la diversité génétique des peuplements ou afin d'en mitiger les effets néfastes.

2 FONDEMENTS DES PROGRAMMES D'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE

L'amélioration génétique moderne est basée sur le principe général de la sélection récurrente, c'est-à-dire de la sélection de variétés progressivement supérieures. Chaque cycle de sélection entraîne des augmentations cumulatives de rendement. On en arrive à des variétés améliorées de première, deuxième ou troisième génération selon le nombre de cycles parcourus. Chaque cycle peut durer au-delà d'une dizaine d'années, selon les espèces. Entre le produit final qui est la variété améliorée disponible pour le reboisement et l'intrant initial représenté par la diversité génétique naturelle d'une essence, plusieurs actions doivent prendre place de façon successive ou concurrente à l'intérieur d'un cycle. Les six principales étapes d'un cycle complet d'amélioration génétique sont les suivantes:

1) l'analyse économique et écologique des besoins: établir les priorités et les objectifs;

Tableau 1

Principales essences forestières indigènes et exotiques faisant l'objet de programmes intégrés d'amélioration génétique au Québec

Espèce	Objectif de reboisement (1996, '000 000 plants) ¹	Organisme responsable
Essences résineuses		
<i>Picea glauca</i>	30,6	Fédéral-provincial ²
<i>Picea abies</i>	2,7	Fédéral-provincial ³
<i>Picea mariana</i>	73,1	Provincial
<i>Larix</i> spp.	0,9	Provincial
<i>Pinus banksiana</i>	25,7	Provincial
<i>Pinus strobus</i>	1,5	Fédéral-provincial ²
Essences feuillues		
<i>Betula alleghaniensis</i>	0,2	Provincial
<i>Fraxinus americana</i>	0,2	Provincial
<i>Populus</i> spp.	0,01	Provincial
<i>Quercus rubra</i>	0,2	Provincial

1 Source: Luc Masse, Direction de l'assistance technique, Ministère des Ressources naturelles du Québec
 2 Le Service canadien des forêts est responsable des recherches sur la génétique de l'espèce et des travaux d'amélioration génétique, alors que le Ministère des Ressources naturelles du Québec s'occupe des activités de production des semences et des plants pour le reboisement.
 3 Le Service canadien des forêts effectue des recherches sur la génétique de l'espèce alors que le Ministère des Ressources naturelles du Québec réalise les travaux d'amélioration génétique et de production des semences et des plants pour le reboisement.

- 2) l'acquisition de l'information génétique désirée: cerner la variabilité génétique;
- 3) la sélection dirigée par l'homme de ce qu'il y a de mieux: utilisation de l'information génétique pour identifier les sources et géniteurs supérieurs;
- 4) la production de masse de propagules et semences améliorées et adaptées à partir des sources et géniteurs sélectionnés: pour le reboisement;
- 5) la conduite de croisements entre géniteurs sélectionnés afin de démarrer le cycle suivant d'amélioration;
- 6) la réalisation d'efforts de conservation des ressources génétiques, concomittant aux étapes 2 à 5.

Les relations entre ces composantes sont illustrées à la figure 1. La durée d'un cycle d'amélioration est variable d'une essence à l'autre. Particulièrement, l'âge normal de révolution et l'âge de maturité sexuelle influenceront grandement le temps requis afin de compléter certaines étapes cruciales du cycle d'amélioration, particulièrement pour les étapes 2 à 5. De plus, tout programme d'amélioration génétique doit répondre aux cinq principes directeurs suivants (Zobel et Talbert 1991):

- 1) un échantillonnage exhaustif de la diversité génétique naturelle de l'espèce visée doit être effectué afin d'acquérir une base génétique la plus large possible dès le début d'un programme d'amélioration. Cela permettra de réaliser plusieurs cycles d'amélioration sans réduction importante de la diversité génétique;
- 2) les délais d'attente entre la mise en place des tests génétiques et la réalisation des sélections doivent être réduits au minimum;
- 3) les délais d'attente entre la réalisation des sélections et l'obtention des semences et propagules améliorées pour le reboisement doivent être réduits au minimum;
- 4) les coûts doivent être minimisés (évidemment!);
- 5) les augmentations de rendement découlant des sélections génétiques, c'est-à-dire les **gains génétiques**, doivent être maximisées tout en conservant la diversité génétique et l'adaptation.

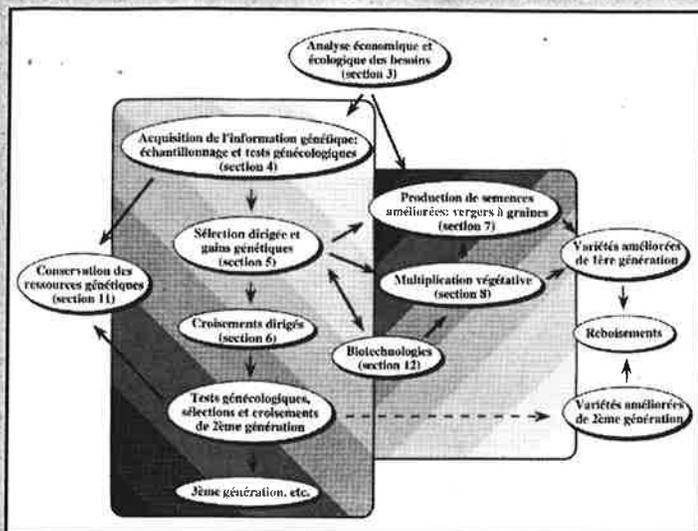


Figure 1. Principales étapes d'un programme d'amélioration génétique. Les sections réfèrent aux parties du cours. La fenêtre de gauche regroupe les principales étapes du processus d'amélioration génétique: l'établissement et le suivi de tests génécologiques, la sélection des meilleurs géniteurs et la conduite de croisements entre ces derniers, afin d'amorcer la génération suivante d'amélioration. La fenêtre de droite regroupe les principaux moyens de production de semences et de plants génétiquement améliorés destinés au reboisement, à savoir l'établissement de vergers à graines et le recours aux méthodes de multiplication végétative. Pour la deuxième génération d'amélioration, la flèche pointillée symbolise la mise en place de moyens de production de semences et de plants génétiquement améliorés similairement à la génération précédente.

Tableau 2

Principaux caractères quantitatifs faisant l'objet d'amélioration génétique

Caractères	Stade d'évaluation
- croissance en hauteur	tous âges
- croissance en volume	âge mûre ¹
- densité du bois	âge mûre ¹
- rusticité: résistance aux froids hivernaux, phénologie (débournement, aoûtement)	tous âges
- forme de la tige: rectitude du fût, têtes multiples, fourches	tous âges
- forme de la cime: étroitesse, diamètre et angle d'insertion des branches latérales	âge mûre ¹
- résistance aux pathogènes	tous âges
- résistance aux insectes nuisibles	tous âges
- résistance à la sécheresse ou au stress hydrique	tous âges
- biomasse	âge mûre ¹
- port de l'arbre et branchaison: important chez les arbres ornementaux et arbres de Noël	tous âges

¹ L'âge mûre réfère au liers de l'âge de révolution et plus.

de réduire les interventions de dégagement en jeune plantation? Doit-on développer des variétés résistantes ou plus tolérantes à certains fléaux pathologiques ou entomologiques? Les caractères pouvant faire l'objet de l'amélioration génétique sont multiples et plusieurs d'entre eux peuvent ou devront être simultanément considérés pour une même essence (Tableau 2). De plus, il faudra tenter de déterminer les répercussions de la sélection en faveur d'un caractère sur le devenir d'un autre caractère. Ainsi, similairement aux effets de traitement sylvicole d'éclaircie, une sélection pour une forte production volumique peut se traduire par des bois de plus faible densité si les mesures appropriées ne sont pas prises. La connaissance des liens existant au niveau génétique entre les divers caractères sera toujours une préoccupation majeure de l'améliorateur au cours des travaux qu'il effectuera.

4 ACQUISITION DE L'INFORMATION GÉNÉTIQUE: CARACTÉRISATION DE LA GÉNÉCOLOGIE DES ESSENCES FORESTIÈRES

4.1 Origine de la diversité génétique

La **génécoologie** est une science relativement nouvelle dont l'objectif, tel qu'indiqué plus haut, est l'étude de la variabilité génétique des populations résultant de l'adaptation à leur milieu. On n'avait que peu d'idées, même au XIX^e siècle, sur les mécanismes responsables de l'hérédité, c'est-à-dire la transmission des caractères des parents à leurs descendants. La découverte des chromosomes en tant que support physique des **gènes**, unités discrètes contenant l'information génétique, ne remonte qu'au début de notre siècle. Dans les décennies subséquentes et jusqu'aux années '60, on a assisté à une série de découvertes importantes, dont celle des protéines, matériaux de base des organismes vivants, qui sont encodés par les gènes, et celle de l'ADN qui est le matériel constitutif des gènes et qui peut se répliquer et démontrer une infinité de conformation. De fait, les différentes conformations d'un même gène dans une espèce sont appelées **allèles**. Ce sont ces dernières qui forment l'assise de la diversité génétique, tel que démontré pour la première fois par Mendel, au XIX^e siècle.

Cette aptitude de l'ADN à se modifier, ainsi que la modulation de l'expression des gènes par l'environnement et selon l'âge, explique la diversité importante que l'on remarque entre les espèces mais aussi, au sein des espèces. On dira de cette diversité qu'elle est **phénotypique**, c'est-à-dire

3 ANALYSE ÉCONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES BESOINS EN AMÉLIORATION

Cette étape préparatoire est la plus importante puisqu'elle dirigera la mise en place des stratégies et leur réalisation sur des horizons de plusieurs années, voire plusieurs décennies. Les besoins futurs en reboisement doivent être cernés adéquatement, de même que les espèces à favoriser (Tableau 1) et les sites à reboiser. Les coûts des différents scénarios doivent être évalués. Par exemple, vise-t-on simplement à suppléer, par le reboisement, la régénération naturelle sur les sites difficiles à régénérer ou vise-t-on l'établissement de forêts artificielles aménagées intensivement sur sites productifs? Vise-t-on la quantité de semis produits ou plutôt leur qualité et leur potentiel intrinsèques? Les optima écologiques des espèces visées doivent aussi être connus précisément, de même que leurs amplitudes écologiques.

Les caractères qui seront améliorés doivent être choisis en fonction des besoins de l'industrie et des marchés présents et futurs, ainsi que de l'évolution appréhendée des technologies de transformation du bois. Par exemple, développera-t-on des variétés à haute densité du bois, pour la production de pâtes de haute qualité, ou plutôt des variétés à croissance volumique et à qualité de tige supérieures, pour la production de bois de sciage, ou plutôt une combinaison des deux stratégies lorsque des copeaux de l'industrie du sciage sont utilisés par l'industrie des pâtes et papiers? À ce chapitre, une prévision adéquate de l'évolution des marchés et des technologies de transformation du bois doit être disponible.

Par ailleurs, il serait périlleux d'entreprendre un programme d'amélioration génétique pour un caractère peu variable ou chez une essence montrant peu de diversité génétique. À ce chapitre, des données préliminaires d'amplitude de la diversité génétique sont utiles afin d'orienter les priorités. D'autres variables reliées à l'aménagement intensif des plantations et à leur protection peuvent aussi devoir être considérées. Par exemple, doit-on viser des variétés à croissance juvénile accélérée afin

celle que l'on observe. Elle découle de la diversité génétique (variété des constitutions génétiques ou génotypes des individus et espèces) et de la diversité des conditions biophysiques dans lesquels se retrouvent les génotypes, c'est-à-dire l'**environnement**. La diversité environnementale est relativement bien connue, puisque les facteurs abiotiques et biotiques la composant ont été caractérisés abondamment par les nombreuses études écologiques menées dans les divers écosystèmes. Quant aux facteurs naturels influençant la diversité génétique, ils sont relativement moins connus dans la littérature forestière courante.

4.2 Facteurs naturels influençant la diversité génétique

La diversité génétique est le fruit d'une série de facteurs naturels qui, tour à tour ou en combinaison, participent à la modulation de cette dernière dans le temps et dans le milieu. Mentionnons: 1) l'effet des **mutations** naturelles, qui sont la source ultime de toute nouvelle variation génétique pouvant être soit désavantageuse, soit avantageuse; 2) la **reproduction sexuée** prévalente chez la plupart de nos essences forestières, et qui génère en nombre illimité de nouvelles combinaisons d'allèles et des individus différents de façon périodique; 3) l'isolement génétique de petites populations provoqué par la distance ou une topographie accidentée, et pouvant amener par phénomène de **dérive aléatoire** une différenciation accentuée au niveau de la composition génétique; 4) la **migration ou flux génique**, causé par la dissémination des semences ou du pollen sur de plus ou moins longues distances, et qui participe à l'homogénéisation de la composition génétique des peuplements d'une même espèce, voire à l'échange de gènes entre espèces rapprochées (un phénomène mieux connu sous l'appellation d'hybridation introgressive, entre l'épinette rouge et l'épinette noire par exemple); 5) les croisements entre arbres apparentés ou **endogamie**, et qui mènent à la **consanguinité**, se traduisant par des baisses de diversité génétique et généralement par des pertes de vigueur et d'adaptation et enfin; 6) la **sélection naturelle** (telle que décrite par Darwin au XIX^e siècle), qui tend à éliminer d'une espèce ou d'une population les génotypes et individus mal adaptés en favorisant la reproduction des génotypes les mieux adaptés aux conditions environnementales présentes, que ces conditions soient de nature physique (climat, sol, etc.) ou démographique (densité, structure de population, compétition, etc.).

Certains de ces facteurs naturels favorisent donc une augmentation de la variabilité génétique alors que d'autres en entraînent une diminution et ce, plus ou moins rapidement et sur des distances physiques plus ou moins grandes. Il en résulte, pour une même essence forestière, qu'une diversité génétique importante existe au sein de chacun des peuplements mais aussi que des peuplements différents pourront montrer une différenciation génétique plus ou moins marquée. Sans cette diversité génétique, aucune adaptation des essences forestières aux conditions environnementales changeantes ne serait possible et la stabilité des écosystèmes serait nulle. De plus, sans diversité génétique, aucun processus de sélection et d'amélioration génétique ne serait possible.

La détection de la diversité génétique peut s'effectuer à deux niveaux. D'une part, des **marqueurs génétiques** peuvent être utilisés. Ils sont analogues aux groupes sanguins chez les humains. Ils permettent de caractériser des individus et des populations et d'en mesurer les différences génétiques. L'utilité de ces marqueurs sera abordée à la section sur les biotechnologies lors du second cours. D'autre part, il est aussi possible d'évaluer la variabilité génétique en se basant sur les différences entre individus et entre populations au niveau de caractères quantitatifs tels la croissance, la qualité de la tige, la densité du bois ou l'adaptation. Un **caractère quantitatif** est contrôlé simultanément par plusieurs gènes dont l'expression est modulée par l'environnement. Des estimations de la variance génétique chez ces caractères nous permettront aussi de mesurer l'importance de la diversité génétique.

4.3 Acquisition des informations de nature génétique: les tests génécologiques

En ce qui a trait aux caractères quantitatifs, dont plusieurs possèdent une valeur économique, la détection des différences génétiques et l'identification de la supériorité génétique n'est pas simple puisque les phénotypes résultent d'effets génétiques et environnementaux. Cependant, cette étape est un préalable obligatoire à la sélection dirigée des meilleurs géniteurs (Fig. 1). Pour un caractère particulier, la stratégie générale consiste à départager, à partir des valeurs phénotypiques (i.e. observées) pour un ensemble d'individus candidats à la sélection, la part de variation génétique de la part de variation due à l'environnement. Ce faisant, on évalue précisément la part de supériorité affichée pour ce caractère et qui résulte uniquement de la supériorité des facteurs génétiques ou héréditaires transmissibles des parents aux descendants. On s'assure ainsi que les sélections d'arbres ou de provenances supérieures produiront des semences (les descendants) qui afficheront aussi la supériorité génétique des parents sélectionnés. Pour réaliser cette stratégie, des tests en plantation comparative dits **tests génécologiques** sont établis (Fig. 2). Ces tests rassemblent les différents génotypes à comparer formant la **population d'évaluation**. Ils sont établis à partir de semis ou boutures dans un environnement homogène et selon un dispositif statistique, afin de départager les effets génétiques des effets environnementaux. De plus, ces tests sont généralement répétés sur plusieurs sites représentatifs des différentes conditions édapho-climatiques des sites à reboiser, de façon à vérifier la stabilité des génotypes d'un environnement à un autre.

En conséquence, la seule **sélection massale** en forêt, qui consiste à choisir les plus beaux phénotypes ou **arbres-plus**, ne nous assure pas d'une supériorité génétique définitive. En effet, les effets environnementaux et les effets génétiques se retrouvent confondus lors de l'évaluation en forêt. Afin de certifier la supériorité génétique de ces arbres-plus, des tests génécologiques doivent être établis, de façon à comparer adéquatement les différents génotypes faisant l'objet de la sélection. Les résultats permettront de procéder à la **sélection génétique d'arbres-élites**, qui deviennent alors des arbres certifiés génétiquement supérieurs.

Les objectifs généraux des tests génécologiques sont:

- 1) de connaître la nature et l'importance de la variabilité intraspécifique d'origine géographique ainsi que la nature et l'importance de la variabilité génétique intraspécifique retrouvée à l'intérieur des peuplements, au niveau de caractères à valeur commerciale ou indicatifs de l'adaptation;



Figure 2. Test génécologique d'épinette blanche établi à St-Edgar de Bonaventure, en Gaspésie. Ce test comparatif de descendances/provenances rassemble 345 descendances de 80 origines géographiques différentes. Un test équivalent est aussi établi dans quatre autres endroits représentatifs de conditions écologiques différentes au Québec.

- 2) d'établir pour chaque espèce les zones semencières, à savoir les limites édapho-climatiques ou géographiques de transfert des semences: ces zones sont importantes puisqu'elles identifient les limites à l'intérieur desquelles le transfert de semences demeure sécuritaire en terme d'adaptation;
- 3) d'identifier les meilleures sources de semences pour le reboisement;
- 4) de constituer un matériel génétique d'origine connue pouvant servir lors de sélections ultérieures ou lors de croisements, et pour établir les vergers à graines ou autres populations de production.

Ces tests recevront différentes dénominations, selon qu'ils rassemblent des provenances, descendance ou clones:

- 1) une **provenance** est constituée d'un lot de semences ayant une origine géographique commune connue;
- 2) une **descendance** est constituée d'un lot de semences qui ont au moins un parent en commun (les semences récoltées sur un même arbre pollinisé naturellement par un nombre indéterminé d'arbres inconnus constituent une descendance monoparentale, alors que les semences résultant d'un croisement dirigé entre deux arbres constituent une descendance biparentale);
- 3) un **clone** est constitué d'un ensemble d'individus génétiquement identiques obtenus par multiplication végétative.

Ordinairement, un test génécologique rassemblera plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines de clones, de descendance ou de provenances.

Parce que ces tests sont généralement établis en de multiples localités représentatives de conditions écologiques variées, les effets possibles d'**interaction entre les génotypes et les environnements** peuvent être évalués et ainsi, la supériorité génétique attendue peut être vérifiée sous diverses conditions climatiques ou pédologiques (Fig. 3). Par exemple, si les génotypes sont **plastiques**, i.e. s'ils maintiennent leur performance et leur adaptation sur une grande variété de milieux, les variétés sélectionnées par l'améliorateur seront dites généralistes. Si les génotypes montrent une spécificité marquée pour des conditions locales ou régionales en terme d'adaptation et de performance, la différenciation génétique d'origine géographique est plus importante et les variétés sélectionnées par l'améliorateur seront plus nombreuses et plus spécialisées.

Puisque ces plantations comparatives suivent des dispositifs statistiques précis, il est aussi possible d'évaluer l'**héritabilité** de chaque caractère d'intérêt, c'est-à-dire la part de variation totale uniquement attribuable aux différences génétiques. En ce sens, plus un caractère est héritable, plus la

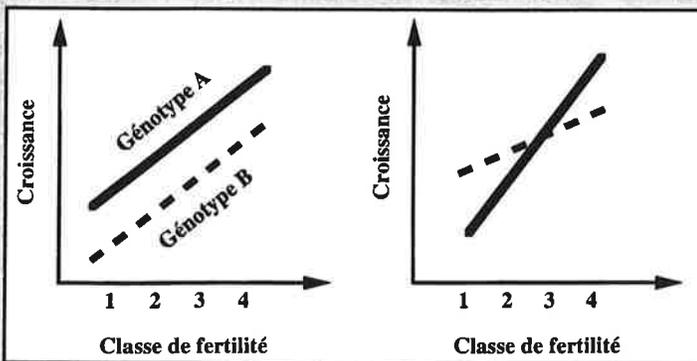


Figure 3. Illustration du phénomène d'interactions entre les génotypes et des conditions environnementales variables. À gauche, le schéma illustre le cas où le génotype A est supérieur au génotype B sur toute la gamme de classes de fertilité. Il n'y a donc pas d'interaction et le génotype A et autres génotypes similaires seraient sélectionnés pour le reboisement sur toutes les classes de fertilité. À droite, le schéma illustre le cas où le génotype A est supérieur au génotype B sur bonnes stations, alors que le génotype B est supérieur au génotype A sur mauvaises stations. C'est un cas typique d'interaction génotype X environnement. Dans ce cas, des variétés spécialisées devraient être sélectionnées pour chaque type de station, dépendamment des objectifs de reboisement.

variation observée au niveau de ce caractère entre les arbres et entre les peuplements d'une même espèce est le fait de différences génétiques et non de différences au niveau de l'environnement. Ces estimations d'héritabilité permettront à l'améliorateur d'évaluer les gains génétiques et l'efficacité de la sélection, que ces gains soient au niveau du rendement en volume, en qualité de la tige, en densité du bois, en rusticité ou au niveau de tout autre caractère d'intérêt. La densité du bois et la rectitude du fût comptent parmi les caractères les plus héréditaires (Zobel et Talbert 1991).

D'une façon similaire, ces estimations d'héritabilité pourraient guider le sylviculteur au niveau de l'estimation de l'efficacité des traitements sylvicoles selon que l'expression de tel ou tel caractère est plus ou moins affectée par l'hérédité plutôt que par l'environnement. Par exemple, une éclaircie visant à éliminer les arbres très flexueux d'un peuplement ou d'une plantation sera efficace parce que ce caractère est fortement contrôlé génétiquement. La flexuosité sera donc effectivement réduite puisque les arbres résiduels laissés sur place sont génétiquement moins flexueux. Par contre, une éclaircie systématique pratiquée dans le seul but de créer des conditions de croissance qui rendront les arbres résiduels moins flexueux sera inutile. À l'inverse, une telle éclaircie peut fortement améliorer la croissance des arbres parce que ce caractère est beaucoup plus dépendant des conditions environnementales.

4.4 Durée des tests génécologiques

La durée des tests génécologiques peut être variable. Elle est fonction, notamment:

- 1) de l'espèce,
- 2) des caractères à améliorer,
- 3) des corrélations entre les caractères observés au jeune âge et ceux observés à maturité, de faibles corrélations entraînant de plus longues périodes d'évaluation,
- 4) du niveau de confiance désiré.

L'expérience a généralement démontré que pour les caractéristiques de croissance, de forme, de rusticité et d'adaptabilité, des résultats suffisamment fiables sont obtenus à un âge inférieur au tiers de l'âge de révolution de l'espèce (Zobel et Talbert 1991).

4.5 Échantillonnage, établissement et suivi des tests génécologiques

L'étape préalable à l'établissement de tout test génécologique est l'échantillonnage génétique de l'espèce visée. Ceci consiste à récolter des semences sur plusieurs centaines d'individus représentatifs dans plus d'une centaine de populations ou provenances. Les arbres plus sont choisis sur la base de leur phénotype et leurs caractéristiques dendrométriques sont notées. Les tests génécologiques sont établis dans chacune des régions écologiques importantes sur des sites représentatifs des territoires à reboiser. À ce niveau, on vise généralement les sites de haute productivité. Le reboisement commercial devrait s'y faire principalement pour maximiser la croissance en volume et le retour sur l'investissement. Des observations de croissance, de forme et de rusticité seront effectuées à intervalles réguliers, afin d'apprécier la variation des corrélations en fonction du temps et ainsi, de mesurer la stabilité relative de la performance de chaque descendance ou provenance (Beaudoin 1993, Li *et al.* 1993a).

Alors que les mesures de croissance en hauteur, diamètre ou volume sont quantitatives, les évaluations de qualité et de forme de la tige et de la cime sont généralement qualitatives et s'effectuent selon des indices prédéfinis (Gagnon et Numainville 1991). Les évaluations phénologiques, telles les dates de débournement et d'aoûtement permettent, quant à elles, d'apprécier la rusticité du matériel et la longueur de la saison de croissance utilisée pour réaliser la croissance annuelle. On évalue ainsi l'adaptation de chaque provenance par rapport aux conditions climatiques

particulières d'un site, ce qui est important pour celles qui sont susceptibles d'être sélectionnées pour leur croissance supérieure. Ces évaluations sont généralement qualitatives et peuvent être faites dès le plus jeune âge.

Pour la densité du bois, les premières mesures ne sont généralement prises que lorsque les arbres du test génécologique ont franchi l'âge de maturité sexuelle, c'est-à-dire vers l'âge de 15 à 20 ans pour la plupart de nos essences résineuses. C'est à cet âge qu'a débuté généralement la production de bois mature, qui possède des qualités intrinsèques différentes du bois juvénile. Les mesures de densité de bois pourront impliquer l'emploi de méthodes indirectes, telles la résistance mécanique à l'aide du pénétromètre (Villeneuve *et al.* 1987) ou la détermination directe de la densité basale à l'aide de carottes ou de rondelles (Beaulieu et Corriveau 1985, Villeneuve *et al.* 1987, Corriveau *et al.* 1987, 1990, 1991, Blouin *et al.* 1994). En plus de ces diverses mesures, des indices qualitatifs de susceptibilité ou de vulnérabilité à différents ravageurs ou pathogènes peuvent être utilisés (Gagnon et Numainville 1991). Avec l'ajout de méthodes plus raffinées d'évaluation en conditions contrôlées, ils permettent la sélection de variétés plus résistantes à ces différents fléaux (Mottet *et al.* 1991, Mottet 1992).

4.6 Amplitude et patrons de la variabilité génétique chez nos essences indigènes

Pour le Québec, les premiers grands tests génécologiques pour nos principales essences résineuses ont été établis au courant des années 70 et au début des années 80 (Corriveau et Vallée 1981). Avec les tests de descendance accompagnant les vergers à graines (Lamontagne 1992, Beaudoin *et al.* 1993), c'est bien au-delà d'une centaine de ces tests qui existent aujourd'hui. Ces tests et d'autres essais plus limités de provenances établis dans les années 60 commencent à nous révéler aujourd'hui des informations fiables sur la génécologie de ces essences et l'amplitude de leur diversité génétique. Quant aux essences feuillues, les premiers tests génécologiques d'envergure n'ont été établis que plus récemment (Li *et al.* 1992).

Certains caractères quantitatifs démontrent d'importantes variations d'une population à une autre. Par exemple, chez les espèces à grande répartition latitudinale telle l'épinette blanche, la variation au niveau de la phénologie est associée à la photopériode (il s'agit d'une adaptation) et il n'est pas rare de remarquer de fortes différences entre peuplements séparés par plusieurs centaines ou milliers de km, les provenances septentrionales affichant une saison de croissance plus courte que les provenances méridionales, lorsque comparées sur un même site (Bousquet 1984). De fait, la plupart des caractères reliés à la croissance et à la rusticité démontrent une variation graduelle assez prononcée suivant la latitude et les facteurs environnementaux qui y sont associés (nombre de degrés-jours, photopériode, etc.), (Corriveau et Boudoux 1971, Corriveau 1981, Bousquet 1984, Corriveau *et al.* 1988, Beaulieu *et al.* 1989a, 1989b, Li *et al.* 1992). Pour un même site, les provenances plus méridionales (de l'ordre de 1° à 2° de latitude) démontrent une croissance généralement supérieure aux provenances locales ou plus septentrionales, pouvant les dépasser par plus de 10 à 20%. Des variations selon la longitude qui suivent un gradient de continentalité du climat ont aussi été observées. (Corriveau 1981, Bousquet 1984, Corriveau *et al.* 1988, Beaulieu *et al.* 1989b, Li *et al.* 1992). Cette variation génétique graduelle est dite **clinale**, c'est-à-dire qu'elle suit un gradient environnemental relié à la géographie. Elle est le résultat de l'adaptation des provenances à leurs conditions édaphiques ou climatiques locales. L'adaptation génétique à des conditions climatiques plus rigoureuses selon l'altitude est aussi importante, particulièrement en région où les différences d'élévation sont grandes. On effectue des transferts altitudinaux de provenances avec beaucoup de réserve, utilisant comme guide une différence entre le lieu d'origine et celui de la plantation n'excédant pas 300-350 m. Des transferts altitudinaux plus

importants avec compensation latitudinale en terme de rigueur de climat sont aussi possibles (Zobel et Talbert 1991).

Par ailleurs, les tests de provenances et de descendance ont démontré, notamment chez le pin blanc et l'épinette blanche, que plusieurs provenances de la vallée de l'Outaouais affichaient des performances constamment supérieures aux provenances locales sur une grande variété de sites à reboiser, tout en démontrant une excellente adaptabilité (Corriveau et Boudoux 1971, Bousquet 1984, Beaulieu 1993, Li *et al.* 1993a). Ces variations de type **écotypique** ne peuvent s'expliquer par de simples modèles de variation clinale selon la latitude, la longitude ou l'altitude par exemple (Morgenstern 1969, Fowler et Mullin 1977). Différentes causes ont été proposées, dont la biogéographie de ces espèces suivant la dernière glaciation (Li *et al.* 1992), ou encore une réduction de la diversité génétique de ces espèces dans certaines parties de leur aire naturelle de distribution, à la suite de l'exploitation assidue des plus beaux peuplements durant les deux derniers siècles (Beaulieu 1993, Beaulieu et Simon 1994).

Les tests de provenances ou de descendance ont également démontré, pour la plupart de nos essences résineuses, qu'une partie importante de la variation d'origine génétique était aussi observée à l'intérieur même des peuplements, pour la croissance par exemple, et plus particulièrement pour la densité du bois. Dans le cas de la croissance, la variation intra-provenance peut être importante (Beaudoin 1993) et atteindre de trois à cinq fois l'ampleur de la variation entre les provenances (Li *et al.* 1992, 1993a). Pour la densité du bois, la variation intra-provenance peut atteindre plus de 10 fois l'ampleur de la variation entre les provenances (Beaulieu et Corriveau 1985, Corriveau *et al.* 1987, 1990, 1991). Ces résultats ont des applications importantes au niveau des méthodes de sélection combinée, où une combinaison optimale d'intensités de sélection de provenances et de géniteurs à l'intérieur des provenances est recherchée (voir section 5).

Pour d'autres essences, il peut y avoir une absence apparemment totale de diversité génétique. C'est le cas du pin rouge, pour lequel la variation génétique est fortement réduite (Simon *et al.* 1986). Dans ce cas, les efforts d'amélioration génétique sont réduits et l'emphase doit être mise presque exclusivement sur les stratégies sylvicoles afin d'améliorer les rendements en qualité ou en volume des tiges.

4.7 Définition de zones de transfert des semences

Les tests génécologiques, parce qu'ils visent non seulement à évaluer la supériorité génétique des différents géotypes et provenances sous diverses conditions écologiques, mais aussi à vérifier leur adaptation, permettent en outre d'établir des **zones de transfert de semences** au-delà desquelles tout transfert de semences devient non recommandable et risqué en terme de mésadaptation. Ces zones sont aussi appelées **zones d'amélioration génétique**.

Alors que ces zones étaient traditionnellement délimitées à partir des régions écologiques, elles sont en voie d'être précisées d'un point de vue génécologique avec les résultats à l'âge mature des tests de provenances ou de descendance mis en place au Québec depuis 20 ans sur plusieurs sites représentatifs d'une gamme de conditions écologiques (Corriveau *et al.* 1988, Beaulieu *et al.* 1989b). Dépendamment de l'espèce, certaines zones ont été ou seront découpées en de plus petites unités alors que d'autres ont été ou seront regroupées, résultant en des subdivisions particulières à chaque espèce (Fig. 4). Par exemple, si pour une espèce l'adaptation et la performance des provenances en tests génécologiques se maintiennent sur une grande variété de milieux, les provenances affichent une grande **plasticité** et donc, la différenciation géographique n'est pas importante. Les zones seront alors plus larges et couvriront une grande variabilité environnementale. À l'inverse, la définition d'un plus grand nombre de zones sera nécessaire si les provenances sont peu plastiques. Toutefois, la multiplication de telles zones complique l'allocation du matériel de

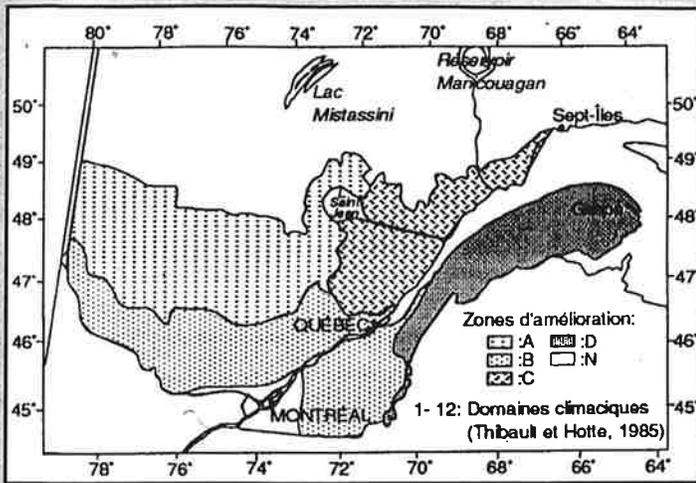


Figure 4. Schéma des zones d'amélioration de l'épinette noire pour le Québec. Quatre zones principales ont été circonscrites (A, B, C, D), sur la base de l'information écologique et d'essais de provenances menés sur plusieurs décennies.

reboisement, en plus de rendre le développement de variétés améliorées économiquement non rentable si l'on doit développer une population d'amélioration distincte pour chacune d'entre elles. En l'absence de données précises sur la génécologie d'une espèce, les provenances locales doivent être utilisées en reboisement.

4.8 Introduction d'essences exotiques

Les introductions d'espèces exotiques ne doivent pas être perçues comme une panacée et tout comme pour nos essences indigènes, le comportement des espèces exotiques doit être vérifié en test génécologique. Il est aussi avantageux de travailler avec nos espèces indigènes puisque ces dernières ont subi l'épreuve du temps et de la sélection naturelle et donc, démontrent une rusticité et une adaptation aux conditions locales. L'introduction d'espèces exotiques doit donc être envisagée sous l'angle d'un complément aux ressources génétiques existantes les plus utilisées en reboisement, afin de répondre à des besoins bien définis que ne pourraient combler nos espèces indigènes.

Par exemple, le bois de certaines espèces introduites possède une valeur économique importante éclipsant celle de nos espèces indigènes, par exemple celle du noyer noir (*Juglans nigra*); certaines espèces exotiques peuvent s'avérer plus résistantes à certains fléaux entomologiques ou pathologiques que nos espèces indigènes; certaines espèces introduites, de par leurs attributs, viennent combler une demande relativement à des produits spécifiques, tels les arbres de Noël (pin sylvestre), les arbres d'ornementation, la production accélérée de biomasse et de fibre (peupliers, mélèzes européens et asiatiques et leurs hybrides). Il existe aussi des situations où le recours aux essences exotiques est de rigueur, par exemple en pays tropicaux où l'aménagement des forêts indigènes est souvent difficile, en Europe septentrionale où il y a peu d'essences indigènes résineuses, ou dans le cas où la variabilité génétique des espèces indigènes serait réduite, de sorte que l'amélioration génétique serait impossible (Zobel et Talbert 1991).

Dans tous ces cas, l'évaluation de la rusticité et de l'adaptation est cruciale avant d'aller de l'avant avec le volet opérationnel d'introduction d'une espèce et avant son utilisation en reboisement à grande échelle (Li *et al.* 1993b) (Fig. 5). De plus, on voudra que les espèces introduites, en plus de leurs attributs spécifiques (résistance, qualité de bois, etc.) et en plus de démontrer une bonne rusticité et une bonne résistance aux fléaux naturels dans l'aire d'introduction, se comportent au-delà d'un seuil minimum relativement à d'autres caractères tels la croissance ou la forme de la tige. On voudra aussi que ces espèces introduites ne s'hybrident pas spontanément avec certaines de nos espèces indigènes.



Figure 5. Tests de descendances rustiques de noyer noir établi en 1970 à Pointe-Platon (Seigneurie de Lotbinière). Ces descendances originent de croisements dirigés entre parents rustiques introduits au XIXe siècle à partir de provenances des États-Unis et du sud de l'Ontario. Le noyer noir est une essence exotique de haute valeur mais peu rustique sous nos conditions climatiques. La sélection de sources spécifiquement adaptées à notre climat rigoureux et à rendement en volume comparable aux rendements en sol américain permet d'entrevoir son utilisation sur sites protégés dans le sud du Québec.

Les performances et les caractéristiques d'une espèce dans son aire naturelle constituent un excellent guide pour connaître les possibilités futures de cette espèce dans son aire d'introduction. Une connaissance détaillée de la génécologie d'une espèce dans son aire naturelle, en termes de variabilité de conditions climatiques et édaphiques à laquelle elle est adaptée et de diversité génétique d'origine géographique (variation interprovenances), s'avère un outil important quant à la prise de décision.

De plus, une forte similitude des conditions édapho-climatiques entre les régions d'origine et les régions d'introduction doit être recherchée, afin d'augmenter les chances de succès d'une introduction d'essence exotique. On évitera les transferts d'essences adaptées à un climat méditerranéen ou maritime vers un climat continental aux extrêmes de température importants. De même, on évitera le transfert d'espèces méridionales vers des aires beaucoup plus septentrionales, en raison de la rigueur des hivers. La même mise en garde s'applique aux transferts d'espèces de basse altitude vers des altitudes plus élevées, ou aux transferts d'espèces de zones humides vers des zones plus arides (Zobel et Talbert 1991).

Pour le Québec, le nord de l'Europe représente une source exceptionnelle d'espèces exotiques en ce sens que cette région n'offre que des espèces plastiques qui poussent sous une grande variété de conditions édaphiques et climatiques. La plupart réussissent bien dans le nord-est de l'Amérique du Nord, particulièrement lorsque des provenances continentales sont utilisées. Par exemple, les sources d'épinettes de Norvège les plus performantes au Québec proviennent de Pologne et de Russie, des pays aux conditions climatiques semblables aux nôtres (Corriveau *et al.* 1988, Blouin *et al.* 1994).

L'utilisation à grande échelle d'une essence exotique ne pourra aller de l'avant sans la vérification de son comportement en région d'introduction. L'établissement d'essais de provenances dans l'aire d'introduction sur plusieurs sites représentatifs des aires potentiels de reboisement est donc obligatoire. Idéalement, plusieurs provenances sont nécessaires, représentatives de l'aire naturelle ou, au minimum, des sites d'origine ayant la plus grande similitude édapho-climatique avec les aires potentielles de reboisement de la région d'introduction. Ces essais de provenances sont particulièrement importants, non seulement afin de vérifier si les attributs recherchés chez l'espèce exotique sont maintenus dans l'aire d'intro-

duction, mais aussi, qu'une rusticité et une adaptation satisfaisante soient exprimées, au moins par un nombre minimum de provenances. Au Québec, environ 125 espèces exotiques ont été introduites dans les différents arboretums du ministère des Ressources naturelles et dans les aires d'expérimentation (80 espèces résineuses et 45 espèces feuillues).

5 SÉLECTION DIRIGÉE ET GAINS GÉNÉTIQUES

La **sélection dirigée** consiste à procéder, à partir des informations découlant des tests génécologiques (Fig. 1), au choix du matériel supérieur afin de maximiser les gains génétiques, tout en maintenant la diversité génétique et une bonne adaptation. Une option plus conservatrice consiste à procéder par le bas et éliminer le matériel le moins performant. Les provenances et géniteurs supérieurs identifiés constitueront la **population d'amélioration**, et ils serviront à constituer les **populations de production** (vergers à graines par exemple, qui seront abordés lors du second cours) devant produire les variétés améliorées. Ils seront croisés afin d'établir les populations d'élevage nécessaires à l'amorce des cycles suivants d'amélioration. La sélection peut être **directe** (basée sur le caractère à améliorer) ou **indirecte** (basée sur un caractère suffisamment bien corrélé avec celui à améliorer).

5.1 Méthodes de sélection

Selon les informations disponibles, différentes méthodes de sélection pourront être utilisées. La **sélection massale** consiste à choisir les meilleurs arbres en se basant sur leur phénotype, sans considérer aucune information génétique. C'est ce type de sélection qui est utilisé pour la sélection d'arbres-plus en forêt naturelle, pour démarrer les programmes d'amélioration par exemple. Cette méthode de sélection sera d'autant plus efficace si elle est réalisée pour des caractères fortement héréditaires et en conditions environnementales homogènes, comme en peuplement équienne.

Le recours à l'évaluation en test génécologique est absolument nécessaire pour réaliser les méthodes de sélection suivantes. Le choix de familles complètes en fonction de leur performance moyenne constitue la **sélection familiale**. Lorsque la sélection d'arbres est basée sur la performance de leurs descendants, il s'agit de la **sélection par la descendance**. La **sélection intra-familiale**, quant à elle, se réalise en évaluant la performance d'un arbre par rapport à la moyenne de sa famille, sans égard au rang de la performance moyenne de la famille. En général, la **sélection combinée** (familiale, puis intra-familiale) est utilisée puisqu'elle permet d'obtenir de meilleurs gains génétiques.

La **sélection progressive par étape** consiste à effectuer la sélection d'une façon progressive durant le cycle d'amélioration, à mesure que se précisent les performances définitives des différents géniteurs. Cette sélection est réalisée successivement à intervalle régulier par une sélection peu intense par le bas, en éliminant progressivement le matériel le moins performant. L'avantage de cette procédure de sélection est de rendre disponibles les gains génétiques au fur et à mesure du cycle de sélection, au lieu de ne livrer l'ensemble des gains génétiques qu'à la toute fin du cycle, qui peut durer de 15 à 25 ans. Par exemple, on pourra effectuer une sélection peu intense à l'âge de 5 ans après plantation, puis à intervalles réguliers de 5 ans, en éliminant 10-20% des pires arbres ou groupes constituant la population d'évaluation. Les résultats de cette sélection progressive par étape pourront immédiatement bénéficier à la population de production, par exemple en vergers à graines, où des éclaircies dites génétiques pourront être régulièrement effectuées selon les recommandations de sélection (seconde partie du cours).

5.2 Systèmes de sélection

Si on désire améliorer plus d'un caractère, on doit avoir recours à un **système de sélection** permettant d'intégrer l'ensemble des informations requises. Les méthodes et les systèmes de sélection peuvent se combiner au besoin pour élaborer une **stratégie de sélection**. Il existe essentiellement trois systèmes de sélection:

- 1) la **sélection en tandem**: chaque caractère est amélioré à tour de rôle, en ne considérant le suivant que lorsque le premier a atteint un niveau d'amélioration jugé satisfaisant;
- 2) la **sélection par niveaux indépendants**: un seuil d'acceptation est fixé indépendamment pour chaque caractère; seuls les arbres qui atteignent le seuil d'acceptation pour l'ensemble des critères sont sélectionnés;
- 3) la **sélection sur indice**: un indice est calculé par régression multiple, où chaque caractère est pondéré en fonction de sa valeur économique, de son héritabilité (i.e. son degré de détermination génétique) et des corrélations avec les autres caractères utilisés (Baker 1986, Cotterill et Dean 1990, Rainville 1993); la méthode de sélection choisie est alors appliquée en ne considérant que l'indice calculé.

5.3 Gains génétiques

Le **gain génétique** est l'augmentation prédite de la performance de la population d'amélioration, comparativement à la population d'évaluation, à la suite d'un cycle de sélection. Le gain génétique est donc une prédiction de la réponse attendue chez les descendants, à la suite d'une sélection de géniteurs supérieurs. Le gain peut s'exprimer en pourcentage ou en termes absolus (unités de volume, de densité du bois, etc.). Le gain génétique (G) est fonction de l'**héritabilité** (h^2) du caractère considéré, qui est le rapport entre la variance génétique (V_g) et la variance phénotypique totale (V_t). L'héritabilité est donc une mesure du degré de détermination génétique chez le caractère visé. Elle est du même fait une mesure de transmissibilité héréditaire chez le caractère considéré. Le gain génétique est aussi fonction de l'**écart de sélection** (S), qui est la différence entre la moyenne des géniteurs sélectionnés (X_{pa}) et la moyenne de la population évaluée (X_{pe}), tel que

$$G = h^2 S = h^2 (X_{pa} - X_{pe}) \quad \text{et} \quad h^2 = V_g / V_t$$

La figure 6 illustre le concept de gain génétique et d'amélioration du rendement d'une génération d'amélioration à l'autre. Les équations décrites ci-dessus peuvent être utilisées: 1) pour prédire le gain génétique selon différents écarts de sélection, plus les écarts de sélection sont grands, plus la population d'amélioration (les géniteurs sélectionnés) présentera un écart prononcé par rapport à la moyenne de la population d'évaluation; 2) pour calculer l'écart exact de sélection requis afin d'atteindre des objectifs prédéterminés de gains génétiques. Ce faisant, on peut calculer la proportion de la population qui sera effectivement sélectionnée, de même que la taille requise pour la population d'évaluation afin de conserver des seuils satisfaisants de diversité génétique au sein de la population d'amélioration. Ces informations sont vitales avant de démarrer les cycles avancés de sélection afin de minimiser les coûts de développement des populations d'amélioration.

Exemple 1:

Vous sélectionnez des géniteurs (des semenciers) afin de constituer un verger à graines. Les arbres sélectionnés possèdent 25% de supériorité génétique par rapport au niveau de référence. L'héritabilité est de 0,4, i.e. que 40% de la variation observée est de nature héréditaire (génétique). Trouvez le gain génétique par rapport au niveau de référence. Le gain génétique chez les descendants (semences du verger à graines) sera de

$$G = h^2 \times S = 0,4 \times 25\% = 10\%$$

À noter que ces calculs auraient pu se faire en valeurs absolues (m de croissance en hauteur, m³ de production en volume, etc.).

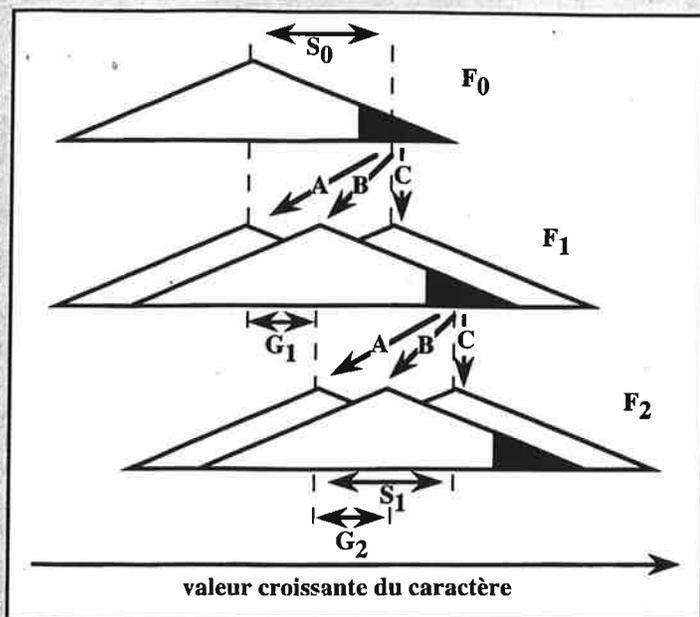


Figure 6. Représentation schématique de la sélection récurrente et de son mécanisme. Les grands triangles représentent les populations successives d'amélioration, de la génération F0 à la génération F2. Les parties ombragées représentent le sous-ensemble de géniteurs supérieurs sélectionnés desquels découleront les descendants améliorés. *S* représente l'écart de sélection, i.e. la différence entre la moyenne des géniteurs sélectionnés et la moyenne de la population dont ils sont issus. *G* représente le gain génétique chez les descendants de première ou deuxième génération, i.e. la différence entre la moyenne des descendants améliorés et la moyenne de la population précédente dont sont issus leurs parents sélectionnés. Les flèches A, B, C indiquent trois scénarios de gain génétique selon l'héritabilité du caractère. Dans le scénario A, l'héritabilité est nulle et donc, il n'y a pas de gain génétique, les descendants ont la même valeur moyenne que la population de génération précédente. La supériorité des géniteurs sélectionnés n'était donc pas le fait de facteurs génétiques mais était due à des facteurs environnementaux. Dans le scénario C, l'héritabilité est de 100% et donc, les descendants ont la même valeur moyenne que celle des géniteurs sélectionnés. La supériorité des géniteurs sélectionnés était donc entièrement le fait de facteurs héréditaires (i.e. génétiques). Le scénario B est intermédiaire et plus représentatif des conditions rencontrées en amélioration des arbres forestiers. Avec une valeur d'héritabilité de 0,5, i.e. 50%, il implique une combinaison équivalente de facteurs génétiques et environnementaux. La moyenne des descendants se retrouve donc à mi-chemin entre celle des parents sélectionnés et celle de la population de génération précédente. Les gains génétiques *G*₁ et *G*₂ découlent de ce scénario. À remarquer que les gains génétiques sont cumulatifs d'une génération d'amélioration à une autre, en ce sens que le gain de la F2 = *G*₁ + *G*₂.

Exemple 2:

On vous demande, pour une variété améliorée, une augmentation du rendement de 20 m³/ha à l'âge normal de révolution, par rapport à un rendement de référence de 200 m³/ha (site de bonne qualité). L'héritabilité de ce caractère chez cette espèce et pour ces conditions de site est de 0,4 (40%). Quel devra être le rendement des géniteurs sélectionnés pour produire la variété améliorée? Le gain génétique recherché est de 20 m³/ha. L'écart de sélection est obtenu par

$$S = G/h^2 = 20/0,4 = 50 \text{ m}^3/\text{ha}$$

Ainsi donc, les géniteurs sélectionnés devront afficher une productivité de 50 m³/ha supérieure au niveau de référence, i.e. un rendement de 200+50 = 250 m³/ha. Alors que le gain génétique requis n'est que 10% (20/200), l'écart de sélection est de 25% (50/200). Ceci est attribuable à l'héritabilité, qui est inférieure à 1 (100%) et donc, comme règle générale, un écart de sélection plus grand est toujours nécessaire afin d'atteindre un gain génétique désiré.

Ces équations traduisent aussi le fait que plus l'héritabilité d'un caractère est faible, plus le gain génétique sera faible pour un même écart de sélection. Dans ces conditions, la plus grande partie de la supériorité des individus sélectionnés n'est pas de nature génétique, donc ne sera pas transmise aux descendants utilisés pour le reboisement. De même, si la variabilité pour ce caractère est quasi nulle, l'écart de sélection et le gain génétique en découlant seront infimes, nonobstant l'ampleur de l'héritabilité. En conséquence, le gain génétique sera d'autant plus grand que l'héritabilité du caractère et l'écart de sélection seront grands. L'écart de sélection sera d'autant plus grand que la variabilité de la population d'évaluation sera grande et que la proportion relative de la population d'évaluation effectivement sélectionnée est petite.

5.4 Amplitude des gains génétiques

Au Québec, les premières estimations tangibles de gains génétiques chez nos principales essences résineuses sont récentes (Beaulieu *et al.* 1990, Corriveau *et al.* 1991, Li *et al.* 1993a, Rainville 1993). Ces estimations requièrent préalablement la maturation des tests génécologiques, afin d'en déduire des évaluations précises de paramètres génétiques. Pour le Québec, les premiers grands tests génécologiques pour nos principales essences résineuses ont été établis au courant des années '70. Pour la sélection d'arbres-plus en forêt ou en plantation d'origine connue, on

estime en général que des gains modestes de 1 à 5% peuvent être obtenus selon l'essence et le caractère visé. Pour les vergers à graines de première génération, on estime les gains en volumes à 10-15% pour l'épinette noire et l'épinette blanche, après éclaircies génétiques (seconde partie du cours). Pour des sélections combinées où les meilleurs géniteurs sont sélectionnés dans les meilleures descendance ou dans les meilleures provenances, des gains aussi élevés que 30-40% en volume ont été estimés chez l'épinette noire, l'épinette blanche et l'épinette de Norvège.

En chiffres absolus, ces gains se traduiront en des rendements additionnels pouvant atteindre 70 m³/ha sur station de fertilité moyenne. Des gains supérieurs en valeur absolue seront atteints sur station d'excellente fertilité, illustrant le principe fondamental que, pour un gain génétique fixe en valeur relative, des gains absolus de plus en plus grands sont atteints lorsque le reboisement avec variétés améliorées s'effectue prioritairement sur sites de bonne fertilité. Ces sélections de première génération seront suivies de sélection de deuxième génération où des gains équivalents et cumulatifs sont anticipés (Fig. 3). Ces gains peuvent aussi être convertis en un raccourcissement de l'âge de révolution ou en une diminution des aires à reboiser, suivant des objectifs prédéfinis et fixes de rendements à obtenir.

Certains tests de descendance d'épinette blanche installés au Québec sont maintenant suffisamment âgés pour pouvoir en tirer des informations de nature génétique chez des caractères comme la densité du bois. Les résultats obtenus montrent que la densité du bois chez cette essence est sous un contrôle génétique important, tel que révélé par des estimations d'héritabilité de l'ordre de 0,50 (Corriveau *et al.* 1991). De plus, ce contrôle génétique est plus fort pour le bois mature que pour le bois juvénile. On a estimé qu'une méthode de sélection combinée consistant à sélectionner une descendance sur 10 parmi un grand nombre de descendance, suivi de la sélection d'un arbre sur 100 à l'intérieur de chacune des descendance retenues en premier lieu, permettrait d'obtenir des gains génétiques de plus de 30 kg de masse anhydre par m³ à l'âge d'environ 25 ans.

6 CROISEMENTS DIRIGÉS

La conduite des croisements intraspécifiques représente la dernière étape complétant un cycle d'amélioration (Fig. 1). Ces croisements mettent à la disposition du cycle suivant d'amélioration un ensemble de descendance à

partir desquelles seront sélectionnés les géniteurs de deuxième génération. Il est important de noter que des variations importantes, en termes de performance des descendants ou de succès du croisement, peuvent apparaître d'une descendance biparentale à l'autre (donc d'un croisement à l'autre). Les tests de descendance biparentale permettent de comparer les différentes descendance et de calculer les **valeurs en croisement** des différents parents. Deux aptitudes peuvent être évaluées relativement aux croisements intraspécifiques: l'**aptitude générale à la combinaison** est l'aptitude d'un parent femelle à donner une bonne descendance indépendamment de la source de pollen; c'est aussi l'aptitude d'un parent mâle à donner une bonne descendance indépendamment du parent femelle récepteur du pollen. L'**aptitude spécifique à la combinaison** est l'écart entre la performance réelle d'un croisement et la performance prédite en fonction des aptitudes générales des parents. Lors de la sélection des meilleurs croisements, il faudra tenir compte des aptitudes générales et des aptitudes spécifiques. Dans le cas de vergers à graines où on ne contrôle pas les croisements, on devra ne conserver que les semenciers à forte aptitude générale à la combinaison. De plus, les différences de performance peuvent souvent être importantes entre les descendants d'un même croisement. À ce sujet, les tests clonaux sont d'un recours de plus en plus fréquent afin de vérifier les différences inter-familiales mais plus particulièrement les différences intra-familiales (inter-clonales), pour les essences se prêtant à la multiplication végétative (seconde partie du cours).

La technique de pollinisation utilisée a un effet déterminant sur le succès du croisement. En effet, la conduite des croisements est une entreprise délicate. Elle est composée d'une série d'étapes dont le succès de chacune est essentiel au succès du croisement (Gagnon *et al.* 1993). La plupart de nos essences forestières sont des espèces monoïques et allogames, mais elles sont aussi capables d'auto-fécondation. Afin de réduire les risques d'auto-fécondation et les risques de contamination pollinique, on émasculera donc la branche portant les fleurs femelles visées par la pollinisation dirigée et on prendra soin de les isoler (Fig. 7). Les fleurs mâles sont généralement récoltées juste avant la dissémination du pollen. Leur maturation peut être accélérée (Mercier 1993). L'extraction du pollen a lieu après le séchage des fleurs dans des sacs de papier. Le pollen peut aussi être récolté l'année précédant les croisements, mais la conservation du pollen sur de longues périodes, même à basse température, peut réduire sa viabilité (Gagnon *et al.* 1993). En outre, la viabilité du pollen utilisé doit être vérifiée et adéquate (Colas et Mercier 1994). Le pollen doit être appliqué sur les fleurs femelles en quantité suffisante et au moment de réceptivité maximale de ces dernières. À ce sujet, des études ont été menées sur la phénologie et le développement des bourgeons floraux chez nos principales essences résineuses (Stipanovic et Mercier 1993), de même que sur les techniques de conservation du pollen sur de longues périodes et les techniques de pollinisation (Gagnon *et al.* 1993). Les croisements sont habituellement effectués dans des **parcs de croisements** à l'extérieur ou sous abri (Fig. 7), où les génotypes d'intérêt sont rassemblés et le plus souvent greffés, afin de hâter la production de fleurs mâles et femelles. Enfin, le comportement des descendants issus d'un croisement doit être vérifié en test génécologique convenablement répliqué, et qui rassemble les différentes descendance biparentale obtenues par croisements ainsi que des descendance témoins.

Parmi les **plans de croisements** les plus utilisés au Québec pour démarquer les programmes de seconde génération ou assister dans les sélections génétiques visant à éclaircir les vergers à graines (voir second cours), citons le plan "**polycross**". C'est le plan suivi lorsqu'un arbre-mère est fertilisé avec un échantillon composé de pollens de différents pères connus. Le même échantillon composé est généralement appliqué à chaque femelle. L'échantillon composé comprend habituellement du pollen d'une vingtaine de pères, et de viabilité équivalente, afin d'obtenir un mélange équilibré. Ce plan est utile pour faciliter l'évaluation de l'aptitude générale à la



Figure 7. Croisements dirigés d'épinette blanche, réalisés dans un parc de croisements sous abri localisé à Valcartier, en banlieue de Québec. À noter, les multiples sacs de pollinisation installés sur des arbres géniteurs greffés.

combinaison des parents femelles. Citons également le plan **factoriel**. C'est le plan suivi lorsque chaque parent d'un groupe de sexe déterminé est croisé séparément avec tous les autres parents d'un groupe de sexe opposé. Ce plan permet le calcul d'aptitudes générale et spécifique à la combinaison. Les aptitudes générales peuvent être estimées autant pour les parents mâles que femelles. Des variantes consistent à n'effectuer qu'une partie de tous les croisements possibles entre les pères et les mères. Enfin, citons le plan **diallele**. Ce dernier ressemble au plan factoriel sauf que les parents mâles et femelles sont les mêmes individus. Ce plan a de nombreux avantages mais il implique un plus grand nombre de croisements à effectuer que le plan factoriel pour un nombre donné de parents distincts. C'est pourquoi il est moins utilisé que le plan factoriel.

Contenu du deuxième cours

Ce premier cours nous a permis d'aborder les sections consacrées aux bases de l'amélioration génétique, à savoir la détermination des objectifs, les tests génécologiques, les méthodes de sélection de matériel amélioré et les gains génétiques en découlant, ainsi que les croisements dirigés. Nous avons aussi pris conscience des grandes étapes de tout programme d'amélioration, tel qu'illustré à la figure 1, figure à laquelle nous ferons occasionnellement référence lors du second cours. Celui-ci portera sur les étapes de production de variétés améliorées afin de rendre disponibles des semences et propagules au rendement supérieur et adaptées dans les programmes de reboisement. Nous aborderons également lors de ce deuxième cours les questions reliées à l'utilisation des biotechnologies en amélioration génétique, de même que nous porterons un regard attentif sur les problématiques de suivi et de conservation des ressources génétiques ainsi que les stratégies et méthodes pour y parvenir.

RÉFÉRENCES CITÉES

- BAKER, R.J. 1986. Selection indices in plant breeding. CRC Press, Boca Raton, Florida. 218p.
- BEAUDOIN, R. 1993. Variabilité phénotypique et corrélations juvéniles-adultes chez les pins gris de la provenance "Briand". MRN-Québec, Mémoire de Rech. For. no 109. 36p.
- BEAUDOIN, R., Y. LAMONTAGNE et M. VILLENEUVE. 1993. L'implantation du réseau de tests de descendance qui accompagnent les vergers à graines de semis. Bilan des réalisations. MRN-Québec, Note de Rech. For. no 54. 10p.
- BEAULIEU, J. 1993. Structure génétique des populations de pin blanc (*Pinus strobus* L.) au Québec et influence de leur répartition spatiale. Univ. de Montréal. Thèse de doctorat. 284p.
- BEAULIEU, J. et A. CORRIVEAU. 1985. Variabilité de la densité du bois et de la production des provenances d'épinette blanche, 20 ans après plantation. Can. J. For. Res. 15: 833-838.
- BEAULIEU, J., A. CORRIVEAU et G. DAOUST. 1989a. Stabilité phénotypique et délimitation de zones d'amélioration de l'épinette noire au Québec. Serv. Can. For. Ste-Foy, Rap. Inf. LAU-X-85.
- BEAULIEU, J., A. CORRIVEAU et G. DAOUST. 1989b. Productivité et stabilité phénotypique de l'épinette rouge au Québec. For. Chron. 65: 42-48.
- BEAULIEU, J., A. CORRIVEAU et G. DAOUST. 1990. Paramètres génétiques et gains escomptés chez le sapin baumier. Serv. Can. For. Ste-Foy, Rap. Inf. LAU-X-95.
- BEAULIEU, J. et J.-P. SIMON. 1994. Genetic structure and variability in *Pinus strobus* L. in Québec. Can. J. For. Res. (24: 1726-1733).
- BLOUIN, D., J. BEAULIEU, G. DAOUST et J. POLIQUIN. 1994. Wood quality of Norway spruce grown in plantations in Québec. Wood Fiber Sci. 26: 342-353.
- BOUSQUET, J. 1984. Variabilité intraspécifique de quelques caractéristiques phénotypiques et phénologiques de l'épinette blanche. Mémoire de baccalauréat. Univ. Laval. 151p.
- COLAS, F. et S. MERCIER. 1994. Établissement d'une gamme de viabilité du pollen de pin gris. MRN-Québec, Note de Rech. For. no 58. 8p.
- CORRIVEAU, A. 1981. Variabilité spatiale et temporelle de la croissance juvénile des provenances d'épinette noire au Québec. Pp. 181-188 in C.W. Yeatman, ed. C.-R. 18^e Congrès biennuel de l'Association canadienne d'amélioration des arbres, Chalk River, Ontario.
- CORRIVEAU, A. et M. BOUDOIX. 1971. Le développement des provenances d'épinette blanche de la région forestière des Grands-Lacs et du St-Laurent. Serv. Can. For. Ste-Foy, Rap. Inf. Q-F-X-15.
- CORRIVEAU, A. et G. VALLÉE. 1981. Forest genetics and tree improvement are on the way in Québec. For. Chron. 57: 165-168.
- CORRIVEAU, A., J. BEAULIEU et G. DAOUST. 1987. Wood density of natural white spruce populations in Québec. Can. J. For. Res. 17: 675-682.
- CORRIVEAU, A., J. BEAULIEU et G. DAOUST. 1988. Phenotypic stability and productivity of central European Norway spruce provenances in Québec, Canada. Pp. 28-51 in L.-G. Stener et M. Werner, eds. Norway spruce: provenances, breeding and genetic conservation. C.-R. IUFRO Working Party S2.02-11. Suède.
- CORRIVEAU, A., J. BEAULIEU, F. MOTHE, J. POLIQUIN et J. DOUCET. 1990. Densité et largeur de cernes des populations d'épinette blanche de la région forestière des Grands-Lacs et du St-Laurent. Can. J. For. Res. 20: 121-129.
- CORRIVEAU, A., J. BEAULIEU et G. DAOUST. 1991. Heritability and genetic correlations of wood characters of Upper Ottawa Valley white spruce populations grown in Québec. For. Chron. 67: 698-705.
- COTTERILL, P.P. et C.A. DEAN. 1990. Successful tree breeding with index selection. CSIRO, Canberra, Australia. 80p.
- FOWLER, D.P. et R.E. MULLIN. 1977. Upland-lowland ecotypes not well developed in black spruce in northern Ontario. Can. J. For. Res. 7: 35-40.
- GAGNON, G., R. BEAUDOIN, Y. LAMONTAGNE, S. MORIN, G. NUMAINVILLE, A. RAINVILLE, A. STIPANICIC et M. VILLENEUVE. 1993. Description des activités liées aux croisements dirigés. MRN-Québec, Direction de la recherche, Rapport interne no 362. 18p.
- GAGNON, H. et G. NUMAINVILLE. 1991. Instructions pour la collecte informatisée des données dans les dispositifs. MRN-Québec, Service de l'amélioration des arbres. 26p.
- LAMONTAGNE, Y. 1992. Vergers à graines de première génération et tests de descendance implantés au Québec pour les espèces résineuses. Bilan des réalisations. MRN-Québec, Mémoire de Rech. For. no 106. 39p.
- LAMONTAGNE, Y. et A. CORRIVEAU. 1982. Glossaire des termes utilisés en génétique et amélioration des arbres forestiers. MRN-Québec, Service de l'amélioration des arbres. 55p.
- LI, P., J. MACKAY et J. BOUSQUET. 1992. Genetic diversity in Canadian hardwoods: implications for conservation. For. Chron. 68: 709-719.
- LI, P., J. BEAULIEU, A. CORRIVEAU et J. BOUSQUET. 1993a. Genetic variation in juvenile growth and phenology in a white spruce provenance-progeny test. Silvae Genet. 42: 52-60.
- LI, P., L. PARROT et J. BOUSQUET. 1993b. Introduction of *Juglans nigra* in Québec: Evaluation of 21 year-old full-sib families. Can. J. For. Res. 22: 1201-1204.
- MERCIER, S. 1993. Forçage *in situ* des cônes mâles de pin gris et de mélèze du Japon. MRN-Québec, Note de Rech. For. no 51. 12p.
- MOTTET, M.-J. 1992. Méthodes pour sélectionner des peupliers résistants au chancre hypoxylonien. MRN-Québec, Mémoire de Rech. For. no 104. 35p.
- MOTTET, M.-J., G. BUSSIÈRES et G. VALLÉE. 1991. Test précoce pour l'évaluation de la sensibilité de peupliers hybrides au chancre septorien. For. Chron. 67: 411-416.
- RAINVILLE, A. 1993. Évaluation des paramètres génétiques et indice de sélection utilisé pour l'éclaircie d'un verger à graines de pin gris âgé de 10 ans. Mémoire de maîtrise, Univ. Laval. 38p.
- SIMON, J.-P., Y. BERGERON et D. GAGNON. 1986. Isozyme uniformity in red pine (*Pinus resinosa*) in the Abitibi Region, Québec. Can. J. For. Res. 16: 1133-1135.
- STIPANICIC, A. et S. MERCIER. 1993. Étude phénologique de l'anthèse de quelques espèces forestières en relation avec les degrés-jours et le nombre de jours. MRN-Québec, Note de Rech. For. no 49. 10p.
- VILLENEUVE, M., E.K. MORGENSTERN et L.P. SEBASTIAN. 1987. Estimation of wood density in family tests of jack pine and black spruce using the Pilodyn tester. Can. J. For. Res. 17: 1147-1149.
- ZOBEL, B. et J. TALBERT. 1991. Applied Forest Tree Improvement. Waveland Press, Illinois. 505p.