LES TERPÈNES DU PIN MARITIME : ASPECTS BIOLOGIQUES ET GÉNÉTIQUES

II. — HÉRÉDITÉ DE LA TENEUR EN MONOTERPÈNES

Ph. BARADAT*, Colette BERNARD-DAGAN**, Christiane FILLON**,
A. MARPEAU**, Ginette PAULY**

*Station de Recherches forestières de Bordeaux, I.N.R.A.,
Domaine de « L'Hermitage », Pierroton
Cestas, 33610 Gazinet

**Laboratoire de Biologie végétale, Université de Bordeaux I
33 - Talence

RÉSUMÉ

Une étude du déterminisme génétique de la teneur en monoterpènes chez le Pin maritime d'origine landaise a été entreprise sur des plants issus de croisements contrôlés. Nous avons étudié des familles de « pleins-frères » dont nous connaissons la composition monoterpénique des parents par l'analyse de leurs greffes.

Les plants les plus âgés avaient 5 années de végétation au moment des analyses; les plus jeunes avaient un an.

Une corrélation génétique élevée entre le jeune et l'adulte a été observée pour seulement deux monoterpènes des tissus extérieurs au bois : Δ_3 -carène (à partir de 1 an) et limonène (à partir de 5 ans).

Une étude approfondie de l'hérédité de ces deux monoterpènes des tissus extérieurs au bois a alors été entreprise : nous avons montré que le contrôle génétique de la teneur en Δ_3 -carène est monogénique. Les homozygotes récessifs sont totalement dépourvus de Δ_3 -carène tandis que les hétérozygotes ou les homozygotes pour l'allèle dominant, présentent une concentration en Δ_3 -carène voisine de 40 % chez les adultes.

Pour le limonène, le déterminisme génétique est sans doute plus complexe et semble faire intervenir plus d'un couple de gènes majeurs. Il est à remarquer que, si nous avons pu conclure à un déterminisme génétique monogénique pour le Δ_3 -carène, c'est que l'origine landaise du Pin maritime comporte seulement un gène majeur en ségrégation.

Pour le limonène, il se peut qu'il soit possible de trouver des provenances où la variations des teneurs en ce monoterpène s'explique aussi par un mécanisme monogénique.

Dans un premier article BERNARD-DAGAN (c) *et al* (1971), nous avons montré que la variabilité des teneurs en monoterpènes du bois et des tissus extérieur au bois du Pin maritimes est en grande partie d'origine génétique. Ce contrôle génétique se manifeste dans la

variabilité entre populations locales et entre provenances géographiques (variabilité infraspécifique). Nous avons aussi montré la faible influence de l'environnement sur la variabilité individuelle de la concentration en certains monoterpènes : il existe une parfaite ressemblance entre les greffes provenant d'un même arbre et entre ces greffes et l'arbre pris en forêt dont elles sont issues.

Nous nous proposons maintenant d'étudier l'hérédité des monoterpènes, c'est-à-dire les lois de leur transmission à des teneurs plus ou moins élevées, de parents à leurs descendants.

Pour comprendre dans le détail le déterminisme génétique de ces caractères, le mode de recherche le plus satisfaisant serait, bien entendu, l'étude approfondie de familles d'individus descendant de pères et de mère connus (« pleins-frères ») qui auraient atteint leur plein développement. Cependant, les familles dont nous disposons à l'automne 1970 étaient représentées par des plants ayant seulement 5 saisons de végétation depuis leur semis. Cela nous a conduits à nous poser en premier lieu la question suivante : à quel âge peut-on observer pour un monoterpène donné une variabilité d'origine génétique?

Par ailleurs, cette étude implique la recherche de la transmission d'un caractère de teneur en monoterpènes de parents à leurs descendants, parents dont nous ne connaissions que le phénotype à l'âge adulte. Il a donc fallu répondre à une seconde question : à quel âge la teneur d'un plant en un monoterpène donné reflète-t-elle celle qu'il aura à l'état adulte? Il s'agit là d'un problème de corrélations entre le jeune plant et l'arbre adulte.

La réponse à ces questions est donnée dans la première partie de cet article où nous avons étudié les rapports entre les teneurs en monoterpènes des greffes et celles des familles d'âges différents qui en sont issues. Dans la seconde partie, nous avons approfondi l'étude de deux monoterpènes des tissus extérieurs au bois (3-carène et limonène) pour lesquels est apparue une liaison entre parents et descendants.

En ce qui concerne le 3-carène, HANOVER (1966), sur *Pinus monticola*, a montré que la concentration en 3-carène des tissus corticaux est contrôlée par un couple de gènes, l'allèle dominant étant responsable de la richesse en ce monoterpène.

TOBOLSKY (1968) travaillant sur des familles de demi-frères (descendances maternelles) de *Pinus sylvestris* constate simplement que les peuplements dont provenaient les descendances doivent être très hétérozygotes pour le ou les gènes contrôlant le 3-carène. Il étend la même conclusion au myrcène, au limonène, au β -phellandrène et au terpinolène; par ailleurs, SQUILLACE (1971) a montré que chez *Pinus elliotii*, les teneurs en β -pinène et en myrcène sont contrôlées par un seul couple d'allèles.

Pour d'autres genres, les conclusions concernant le déterminisme génétique des teneurs en monoterpènes sont moins précises. Sur *Abies lasiocarpa*, ZAVARIN et al. (1970) ont montré que le limonène semble être hérité indépendamment du groupe β -pinène-phellandrène. Ils suggèrent au vu d'un histogramme multimodal, un contrôle génétique par une série d'allèles multiples pouvant occuper un même locus. Mais cette étude ne fait pas intervenir de tests de descendances et ne peut évidemment pas aboutir à des conclusions précises sur le contrôle génétique du limonène. Enfin, WILKINSON et al. (1971) suggèrent dans le cas de *Picea glauca* un contrôle du limonène, de l' α -pinène et du β -pinène par un système polygénique.

Ces différents travaux n'ont donc pas conduit à des conclusions nettes sur le déterminisme génétique du limonène; mais, par contre, les conclusions de HANOVER sur le contrôle monogénique du 3-carène chez *Pinus monticola* sont irréfutables. Peuvent-elles être étendues

aux autres espèces du genre *Pinus*, en particulier à *Pinus pinaster*? C'est l'objet de la seconde partie de notre travail.

I. — HÉRITABILITÉ DE LA TENEUR EN DIFFÉRENTS MONOTERPÈNES. RELATION ENTRE PARENTS ET DESCENDANTS

1.1. — Étude de l'« effet d'âge » sur l'évolution des teneurs en monoterpènes de greffes et de descendances d'âges différents.

Les prélèvements d'échantillons et les analyses ont été faits au cours de l'année 1971. Dans une première étape, nous avons étudié les teneurs en monoterpènes de 6 clones greffés en 1960 et 1961 et de familles de « pleins-frères » ou de demi-frères obtenues en utilisant chacun de ces clones comme parent femelle ou en récoltant les graines sur les arbres correspondants en forêt (représentant la tête du clone).

Les familles de demi-frères mises en place en 1961, 1962 et 1964, étaient obtenues par pollinisation libre de l'arbre en forêt; celles mises en place en 1966 étaient obtenues par pollinisation des greffes avec un mélange unique de pollen. Enfin, les plants de 1967 et 1968 étaient des groupes de familles de pleins-frères ayant un des 6 clones comme mère commune et 2 ou 4 pères différents (cf. légende de la figure 1).

Il s'ensuit donc que les résultats sont vraiment comparables d'une année à l'autre seulement pour les plants mis en place avant 1966 (plants de plus de 5 ans).

L'examen de la figure 1 montre, pour le bois, une augmentation de la concentration de l' α -pinène et une chute de celle du β -pinène lorsque l'âge augmente. Les moyennes de familles, très regroupées pour les plants de 3 ans, se différencient nettement à partir de 5 ans.

Dans les tissus extérieurs au bois (fig. 2), on observe que les teneurs en α -pinène, bien différenciées pour les plants de 3 ans (1968), convergent à partir de 5 ans (1966) pour pratiquement se confondre chez les plants de 9 ans (1962). Pour le β -pinène, les différences entre moyennes semblent être à peu près stables à partir de 3 ans. Pour le 3-carène, les différences entre familles se manifestent très tôt et se maintiennent. Cependant, une inversion du classement est à remarquer pour les plants de 3 ans (1968) et ceux de 7 ans (1964) entre les familles dérivant des clones 00.07 et 02.05. Sans doute cela est-il en partie dû au fait que les pères utilisés en pollinisation contrôlée ne sont pas les mêmes que ceux qui ont pollinisé l'arbre en forêt. De plus, les mères très pauvres en 3-carène, comme 00.08 et 13.08 donnent des descendances beaucoup plus riches qu'elles en ce monoterpène. Dans le cas du myrcène, une différenciation notable des moyennes des familles apparaît en général de façon tardive.

Enfin, pour le limonène, la différenciation des familles est bonne dès 5 ans. A 9 ans, il n'y a pas d'inversion de classement par rapport à celui que l'on constate à 5 ans.

Il apparaît donc que les différences observées entre moyennes de familles se manifestent très précocement en général, comme dans le cas du β -pinène et du Δ 3-carène des tissus extérieurs. Mais pour le limonène, des différences notables n'apparaissent qu'après 5 années de végétation.

FIG. 1. — Teneurs en α -pinène et β -pinène (exprimées en % des monoterpènes totaux) dans le bois des familles ayant pour mères les arbres des 6 clones : 00.07, 00.08, 02.05, 13.05, 13.08 et 53.01.

FIG. 1. — α -pinene and β -pinene values (in percent of total monoterpenes) in the wood of grafts and the progenies produced by the corresponding trees taken as mothers.

FIG. 2 (a). — Teneurs en α -pinène et β -pinène (exprimées en % des monoterpènes totaux) dans les tissus extérieurs au bois des familles ayant pour mères les arbres des 6 clones : 00.07, 00.08, 02.05, 13.05, 13.08, 53.01.

FIG. 2 (a). — α -pinène, β -pinène, (in percent of total monoterpenes) in the cortical tissues of grafts and of progenies produced by the corresponding trees taken as mothers.

FIG. 2 (b). — Teneurs en Δ_3 -carène, myrcène et limonène (exprimées en % des monoterpenes totaux) dans les tissus extérieurs au bois des familles ayant pour mères les arbres des 6 clones : 00.07, 00.08, 02.05, 13.05, 13.08 53.01.

FIG. 2 (b) : Δ_3 -carene, myrcene and limonene values (in percent of total monoterpenes) in the cortical tissues of families with the six ortet trees as mothers.

1.2. — *Héritabilité de la teneur des différents monoterpènes du bois et des tissus extérieurs au bois chez des plants de 1 ou de 5 saisons de végétation.*

Les figures 3 et 4 indiquent les croisements qui ont produit les plants de 1 an (fig. 3) et de 5 ans (fig. 4) utilisés pour l'étude de l'héritabilité des teneurs en monoterpènes. Dans chaque cas, 10 familles seulement ont fait l'objet d'analyses individuelles (4 plants par famille). Pour les autres familles, seule la teneur moyenne a été estimée en une seule analyse (voir légendes des fig. 3 et 4).

Dans le cas des plants de 1 an, la totalité du bois et des tissus extérieurs au bois de la tige de chaque plant a été prélevée et soumise à l'analyse.

Pour les plants de 5 ans, on a prélevé sur chacun une pousse de l'année du verticille de 2 ans.

Des analyses individuelles supplémentaires ont été faites dans le cas des plants de 5 ans afin de vérifier le mécanisme du déterminisme génétique suggéré par l'examen des premiers résultats. Elles seront précisées dans la deuxième partie de cet article.

Les tableaux 1 et 2 donnent les résultats des analyses de variance portant sur les teneurs en monoterpènes des plants de 1 an et de 5 ans : teneurs du bois (tableau 1), teneurs des tissus extérieurs (tableau 2).

Le test F de l'effet famille est toujours significatif au moins au seuil de 5 % sauf dans le cas de l' α -pinène et du camphène des tissus extérieurs, chez les plants de 5 ans.

On a calculé d'autre part dans chaque cas le coefficient de corrélation intraclasse t et son intervalle de confiance au seuil de 5 %. Celui-ci a été estimé par la méthode de BOGYO et BECKER (1964).

Dans le cas présent, t est le rapport de la variance entre moyennes de familles, $\sigma^2 f$, sur la variance totale (variance entre moyennes de familles + variance entre individus de la même famille, $\sigma^2 e$).

$$t = \frac{\sigma^2 f}{\sigma^2 f + \sigma^2 e}$$

Le coefficient de corrélation intraclasse exprime la plus ou moins grande ressemblance entre membres de la même famille.

On peut montrer (FALCONER, 1960) que le coefficient de corrélation intraclasse calculé pour une série de familles de « pleins-frères » ne présentant pas de parents communs entre elles, estime la moitié de l'héritabilité * d'un caractère. Si par contre toutes les familles

* Nous entendons par là l'héritabilité au sens strict selon la définition de FALCONER, c'est-à-dire le rapport de la variance des effets additifs des gènes, VA, sur la variance totale, qui comprend en outre la variance des effets d'interaction entre gènes, VD, (dominance et épistasie) et la variance des effets du milieu, VE :

$$h^2 = \frac{VA}{VA + VD + VE}$$

Si l'on a affaire à des familles de pleins-frères non apparentées, 2 t estime en fait

$$\frac{VA + \frac{1}{2} VD}{VA + VD + VE}$$

et l'on n'a une approximation satisfaisante de h^2 que si la variance de dominance est faible par rapport à la variance des effets additifs des gènes.

TABLEAU 1 — TABLE 1

*Résultats des analyses de variance portant sur des familles de plants de 1 an et de 5 ans
et calculés d'après les teneurs en monoterpènes du bois.*

*Results of analysis of variance for one year and five years old families,
computed for wood monoterpene values.*

$\bar{X}_{..}$: moyenne générale.

F_{30}^0 : Test F de Snedecor à 9 et 30 degrés de liberté effet famille.

r^{90} : coefficient de corrélation intraclasse, suivi entre parenthèses de son intervalle de confiance au seuil de 5 %.

* : significatif au seuil de 5 %.

** : significatif au seuil de 1 %.

$\bar{X}_{..}$: general mean

F_{30}^0 : Snedecor F test with 9 and 30 degrees of freedom (family effect).

r^{90} : intraclass correlation coefficient followed by its confidence range at the 5 % level.

* : significant at the 5 % level.

** : significant at the 1 % level.

BOIS

		α -pinène	camphène	β -pinène	Δ 3-carène + myrcène	limonène
2.44.12 (1 an)	$\bar{X}_{..}$	38,22	1,79	53,84	2,51	1,54
	F_{30}^0	6,20 **	6,53 **	5,65 **	5,39 **	2,24 *
	r^{90}	0,565 (+ 0,261... + 0,841)	0,538 (+ 0,278... + 0,848)	0,538 (+ 0,231... + 0,827)	0,523 (+ 0,215... + 0,820)	0,237 (— 0,033... + 0,636)
2.444 (5 ans)	$\bar{X}_{..}$	49,01	0,54	45,25	2,25	1,52
	F_{30}^0	2,28 *	3,33 **	3,43 *	3,68 **	3,52 **
	r^{90}	0,242 (— 0,029... + 0,640)	0,364 (+ 0,069... + 0,731)	0,263 (— 0,014... + 0,657)	0,401 (+ 0,097... + 0,752)	0,387 (+ 0,085... + 0,743)

TABLEAU 2 — TABLE 2

Résultats des analyses de variance portant sur les familles des plants de 1 an et de 5 ans
et calculés d'après les teneurs en monoterpènes des tissus extérieurs au bois (écorce + liber)

Results of analysis of variance for one year and five years old families,
computed for cortical tissues

$\bar{X}_{..}$: moyenne générale

F_{30}^* : Test F de Snedecor à 9 et 30 degrés de liberté effet famille.

t_{30} : coefficient de corrélation intraclasse suivi entre parenthèses de son intervalle de confiance au seuil de 5 %.

* : significatif au seuil de 5 %.

** : significatif au seuil de 1 %.

$\bar{X}_{..}$: general mean

F_{30}^* : Snedecor F test with 9 and 30 degrees of freedom (family effect).

t_{30} : intraclass correlation coefficient followed by its confidence range at the 5 % level

* : significant at the 5 % level.

** : significant at the 1 % level.

ÉCORCE + LIBER

		α -pinène	camphène	β -pinène	Δ 3-carène	myrcène	limonène
2.44.12 (1 an)	$\bar{X}_{..}$	27,95	3,19	47,68	13,83	1,80	1,49
	F_{30}^*	2,87 *	4,70 **	5,24 **	3,28 **	4,18 **	3,28 **
	t	0,319 (+ 0,029... + 0,698)	0,481 (+ 0,173... + 0,798)	0,515 (+ 0,206... + 0,815)	0,363 (+ 0,065... + 0,728)	0,907 (+ 0,770... + 0,973)	0,362 (+ 0,064... + 0,727)
2.444 (5 ans)	$\bar{X}_{..}$	27,60	0,56	35,12	16,23	11,36	5,81
	F_{30}^*	1,07	0,59	3,14**	3,29 **	3,08 **	9,88 **
	t	0,017 (- 0,171... + 0,413)	- 0,111 (- 0,238... + 0,219)	0,348 (+ 0,052... + 0,718)	0,364 (+ 0,066... + 0,728)	0,342 (+ 0,047... + 0,713)	0,689 (+ 0,416... + 0,896)

ont un parent commun, t estime $1/4 h^2$. Dans le cas des deux plans de croisements dont sont issus les individus de 1 ou de 5 ans (cf. fig. 3 et 4) on a une situation intermédiaire, où certaines familles ont un parent commun alors que d'autres n'en ont pas.

On a dans ce cas une inégalité :

$$2t < h^2 < 4t$$

Le coefficient de corrélation intraclasse, t , est comme le test F une mesure de l'effet famille : si l'intervalle de confiance ne chevauche pas la valeur 0, c'est que le caractère est héritable.

On constate que les calculs d'intervalles de confiance confirment les tests F dans la plupart des cas, sauf dans celui du limonène du bois, pour les plants de 1 an, et dans celui des α -et β -pinènes du bois pour les jeunes plants de 5 ans.

On peut noter d'autre part, que les valeurs de t diminuent pour tous les monoterpènes, lorsqu'on passe des plants de 1 an aux plants de 5 ans, sauf dans le cas du limonène. Ce comportement différent du limonène par rapport aux autres monoterpènes se retrouve dans le dernier paragraphe de ce chapitre; à 5 ans, la corrélation entre la teneur en limonène des parents et celle des descendants devient forte alors qu'elle est nulle à 1 an. Les teneurs en limonène à ces deux âges correspondent donc à deux caractères distincts, l'un « juvénile » l'autre « adulte ».

1.3. — Étude des corrélations entre parents et descendants.

1.31. Coefficients de corrélation entre les moyennes par familles et les teneurs moyennes des deux parents.

Le tableau 3 donne les valeurs des coefficients de corrélation pour un même monoterpène entre les teneurs moyennes de familles de « pleins-frères » et les teneurs moyennes des deux parents de chaque famille. Le calcul a été fait pour les monoterpènes du bois et des tissus extérieurs chez les plants de 5 ans.

On voit que pour les monoterpènes du bois, il n'y a aucune corrélation significative entre parents et descendants. Par contre, on observe pour les monoterpènes des tissus extérieurs à l'exception de l' α -pinène, des coefficients de corrélations significatifs, au moins au seuil de 5 %. D'autre part, pour le 3-carène et le limonène des tissus extérieurs, la liaison entre parents et descendants est nettement plus forte que pour le β -pinène et le myrcène.

Pour les plants de 1 an, les coefficients de corrélation entre moyennes de famille et teneurs moyennes des deux parents sont de 0,79 ** dans le cas du 3-carène des tissus extérieurs et de — 0,11 (non significatif) dans le cas du limonène. Donc, de ces deux monoterpènes, seul le 3-carène présente une forte corrélation entre parents et descendants, dès l'âge de 1 an.

1.32. Signification génétique de la liaison entre parents et descendants.

De façon analogue à ce qui a été dit pour le coefficient de corrélation intraclasse, on peut montrer (FALCONER, 1960) que le coefficient de régression b D/P des moyennes de

$\frac{\sigma}{\sigma'}$	00.14	02.81	19.03	31.02	53.09
00.24	O	X			
01.16		X			
01.24	X				
02.09			X		
02.14		O			
13.16	O	O			
13.30	X	X		X	
13.31			X		X
43.16	X				
43.22		O			

X = Analyses individuelles

O = Une seule analyse d'un "échantillon moyen"
de 2 ou 3 plants

FIG. 3. — Croisements donnant les 15 familles de pleins-frères, appartenant à la plantation 2.44.12, qui avaient 1 an depuis le semis lors des analyses.

FIG. 3. — Crosses giving the 15 full sibs families belonging to the 2.44.12 plantation which were one year old from seed when analysed.

X : individual analysis

O : one analysis of mean sample of 2 or 3 plants.

$\frac{\sigma}{\sigma'}$	00.01	01.47	13.05	13.06	13.08
00.01	O	X	X		O
00.04	X				
00.06					X
00.11	O	X			
00.14	O			X	
01.14					X
01.25				X	
01.46	X				
01.47			X		
13.08	O				

X = Analyses individuelles

O = Une seule analyse d'un "échantillon moyen"
de 14 à 20 plants

FIG. 4. — Croisements donnant les 15 familles de pleins-frères, appartenant à la plantation 2.444, qui avaient 5 ans depuis le semis lors des analyses.

FIG. 4. — Crosses giving the 15 full sibs families belonging to the 2.444 plantation which were five years old from seed when analysed.

X : individual analysis

O : one analysis of mean sample of 14 to 20 plants.

familles sur les teneurs moyennes des deux parents est une estimation de l'héritabilité h^2 d'un caractère s'il n'existe pas de parent commun entre deux familles différentes. Si, par contre, toutes les familles ont un parent commun, b D/P estime $1/2 h^2$. Dans le cas des deux plans de croisements dont sont issus les individus de 1 an ou de 5 ans, certaines, familles

TABLEAU 3 — TABLE 3

Valeurs des coefficients de corrélation entre teneurs moyennes de familles et teneurs moyennes des deux parents pour les monoterpènes du bois et des tissus extérieurs chez les plants de 5 ans.

Values of correlation coefficients between mean family values and mean values of the two parents for wood and cortical tissue monoterpenes in five years old plants.

	Bois	Tissus extérieurs
α -pinène	0,11	0,08
β -pinène	0,16	0,64 *
3-carène	—	0,87 **
3-carène + myrcène	0,36	—
myrcène	—	0,63 *
limonène	0,06	0,86 **

* significatif au seuil de 5 %.
 ** significatif au seuil de 1 %.

* significant at the 5 % level.
 ** significant at the 1 % level.

ont un parent commun et d'autres n'en n'ont pas.

Pour les estimations d'héritabilité par calcul du coefficient de régression, moyennes de familles sur moyennes de parents, on a encore une inégalité :

$$b \text{ D/P} < h^2 < 2 b \text{ D/P}$$

On doit donc s'attendre à des valeurs du coefficient de régression environ doubles de celle du coefficient de corrélation intraclasse si les caractères « jeune » et « adulte » sont génétiquement les mêmes.

Le tableau 4 regroupe les estimations des coefficients de corrélation intraclasse, t , et des coefficients de régression des teneurs moyennes de descendants sur les teneurs moyennes des deux parents, $b \text{ D/P}$, pour le 3-carène et le limonène des tissus extérieurs des plants de 1 an et de 5 ans.

Pour le 3-carène, à la fois chez les plants de 1 an et chez ceux de 5 ans, les estimations de $b \text{ D/P}$ sont plus fortes que celle du coefficient de corrélation intraclasse, t , chez les descendants. Le coefficient de régression $b \text{ D/P}$ est très voisin de $2 t$ chez les plants de 5 ans.

Dans le cas du limonène, $b \text{ D/P}$ est inférieur à t , en ce qui concerne les plants de 1 an. Cela peut s'expliquer par l'imprécision de l'estimation de ces deux paramètres : les intervalles de confiance au seuil de 5 % sont 0,38 — 0,80 pour $b \text{ D/P}$ et 0,42 — 0,90 pour t .

D'autre part, les plants de un an présentent à côté d'une valeur de t de 0,36 un coefficient de régression b D/P nul.

Donc, pour le 3-carène, on observe à 1 an et à 5 ans une corrélation génétique entre jeune et adulte de l'ordre de 1. Par contre, dans le cas du limonène, seuls les plants de 5 ans présentent une forte corrélation génétique entre jeune et adulte.

TABLEAU 4 — TABLE 4

Coefficients de corrélation intraclass (t) et coefficients de régression des teneurs moyennes de familles sur les teneurs moyennes des parents (b D/P) calculés d'après les teneurs en 3-carène et limonène des tissus extérieurs au bois.

Intraclass correlation coefficients (t) and regression coefficient of mean family values on mean values of the two parents (b D/P), computed for 3-carene and lemonene concentration in cortical tissues.

		3-carène	limonène
Plants de 5 ans (2.444)	t	0,36	0,69
	b D/P	0,65	0,59
Plants de 1 an (2.44.12)	t	0,36	0,36
	b D/P	0,52	— 0,01

1.4. — Conclusion.

Nous avons montré que la corrélation génétique entre jeune et adulte est forte dès la fin de la première saison de végétation pour le 3-carène. Dans le cas du limonène, cette corrélation apparaît plus tardivement; elle est nette à partir de 5 ans.

Il se peut que pour les autres monoterpènes, une corrélation génétique entre le jeune et l'adulte se manifeste par la suite. Comme les plantations de familles issues de croisements contrôlés ont été installées à la Station de Recherches forestières de Bordeaux à partir de 1966, ces résultats nous permettent d'entreprendre une étude approfondie de l'hérédité du 3-carène et du limonène chez le Pin maritime.

II. — ÉTUDE APPROFONDIE DE L'HÉRÉDITÉ DU 3-CARÈNE ET DU LIMONÈNE

Nous avons utilisé les 20 familles correspondant aux croisements indiqués sur les figures 1 et 2 pour lesquelles des déterminations individuelles de teneurs en monoterpènes ont été faites.

Le tableau 5 donne les teneurs en 3-carène et en limonène des parents des plants de 1 an et des plants de 5 ans; on a indiqué les génotypes de ces parents en ce qui concerne l'aptitude à la synthèse du 3-carène. La justification en est donnée par la suite.

Le tableau 6 indique les teneurs de 4 plants de chacune des 20 familles pour ces deux monoterpènes.

TABLEAU 5 — TABLE 5

*Teneurs en 3-carène et en limonène des tissus extérieurs chez les parents des plants de 1 an ou de 5 ans.
Dans la colonne de droite sont portés leurs génotypes pour l'aptitude à la synthèse de 3-carène.*

*3-carene and limonene concentrations in cortical tissues of the parents
of one year and five years old seedlings.*

On the right side are given their genotypes for the ability of 3-carene synthesis.

	Δ 3-carène	limonène	Génotype
00.01	35,1	0,2	C + / C —
00.04	—	5,2	C — / C —
00.06	—	11,4	C — / C —
00.11	48,5	15,2	C + / C —
00.14	46,4	9,2	C + / C —
00.24	—	6,2	C — / C —
01.14	—	13,4	C — / C —
01.16	45,0	1,5	C + / C + ou C + / C —
01.24	—	30,9	C — / C —
01.25	—	—	C — / C —
01.46	0,9	—	C — / C —
01.47	—	0,6	C — / C —
02.09	21,3	10,2	C + / C —
02.81	36,0	9,3	C + / C —
13.05	56,2	0,4	C + / C +
13.06	30,7	0,9	C + / C —
13.08	0,2	28,8	C — / C —
13.30	—	1,1	C — / C —
13.31	—	6,2	C — / C —
19.03	—	0,8	C — / C —
31.02	28,4	15,9	C + / C —
43.16	33,7	5,2	C + / C + ou C + / C —
53.09	19,6	13,6	C + / C —

2.1. — Hérité du 3-carène.

L'étude de l'hérité du 3-carène est facilitée par le fait que chez les parents, comme chez les descendants, les phénotypes se regroupent en deux classes bien distinctes caractérisées par la présence ou l'absence du 3-carène.

L'examen du tableau 6 permet de faire d'emblée deux constatations :

- a) Le croisement de deux parents dépourvus de 3-carène ne donne jamais de descendants pourvus de 3-carène : on a un comportement de « lignée pure ».
- b) Dans le cas du croisement de deux parents riches en 3-carène, ou bien d'un parent

TABLEAU 6 — TABLE 6

*Teneurs en 3-carène et en limonène des tissus extérieurs
chez deux groupes de 10 familles représentées chacune par 4 individus.*

*3-carene and lemonene concentrations in cortical tissues
for 2 groups of 10 families with 4 individuals in each.*

		1		2		3		4	
		Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L
2.444 (1966)	<i>00.01 $\times$ 01.47</i> *	28,6	0,9	32,8	5,1	—	0,9	—	1,2
	<i>00.01 $\times$ 13.05</i>	40,2	0,8	47,2	0,8	29,7	0,9	31,4	0,8
	<i>00.04 $\times$ 00.01</i>	32,9	5,4	—	1,0	—	23,2	—	1,0
	<i>00.06 $\times$ 13.08</i>	—	22,1	—	19,1	—	22,4	—	17,4
	<i>00.11 $\times$ 01.47</i>	26,0	6,5	30,0	5,9	—	11,6	—	2,1
	<i>00.14 $\times$ 13.06</i>	—	3,5	28,7	5,3	33,0	2,4	—	3,0
	<i>01.14 $\times$ 13.08</i>	—	21,3	—	18,9	—	12,4	—	6,3
	<i>01.25 $\times$ 13.06</i>	38,6	0,6	29,4	0,9	29,2	1,0	—	0,9
	<i>01.46 $\times$ 00.01</i>	—	0,8	31,2	0,7	30,3	0,8	—	0,9
	<i>01.47 $\times$ 13.05</i>	35,8	1,0	31,9	0,9	31,1	0,9	31,1	0,9
2.44.12 (1970)	<i>00.24 $\times$ 02.81</i>	24,4	1,1	—	1,2	32,6	1,1	—	1,5
	<i>01.16 $\times$ 02.81</i>	25,5	1,3	27,2	1,3	27,8	1,1	40,6	0,7
	<i>01.24 $\times$ 00.14</i>	—	1,5	24,3	1,0	21,2	1,7	—	1,7
	<i>02.09 $\times$ 19.03</i>	—	1,5	—	1,3	—	1,4	—	1,4
	<i>13.30 $\times$ 00.14</i>	—	1,8	22,8	1,6	27,5	1,4	25,7	1,5
	<i>13.30 $\times$ 02.81</i>	27,3	1,4	—	1,6	26,7	1,8	—	1,6
	<i>13.30 $\times$ 31.02</i>	17,1	1,2	—	2,0	22,9	1,7	25,5	1,4
	<i>13.31 $\times$ 10.03</i>	—	1,6	—	1,9	—	2,1	—	2,0
	<i>13.31 $\times$ 53.09</i>	10,5	1,4	—	1,9	15,3	1,4	10,8	1,5
	<i>43.16 $\times$ 00.14</i>	27,0	1,1	16,1	1,5	28,6	1,7	25,7	1,6

* En italique : numéros des parents dépourvus de 3-carène.
Italics : numbers of 3-carene free parents.

riche et d'un parent sans 3-carène, on observe dans la plupart des cas, une ségrégation * du caractère de richesse ou de pauvreté chez les descendants.

Donc, le phénotype « riche » en 3-carène peut correspondre à un état hétérozygote en un ou plusieurs locus puisque, par recombinaison des gamètes, on a restitution du phénotype « pauvre ».

2.11. Hypothèse génétique.

L'hypothèse la plus simple qui puisse rendre compte des résultats observés est celle d'un contrôle de la présence ou de l'absence du 3-carène, par un seul couple d'allèles :

* Nous dirons qu'il y a ségrégation lorsqu'on observe à la fois les caractères de richesse et de pauvreté chez les descendants d'une même famille.

$C +$ dominant, entraînant la richesse en 3-carène (cf. remarque précédente (b)).

$C -$ récessif, responsable à l'état homozygote de l'absence de 3-carène.

On aurait donc 3 génotypes, correspondant en première analyse à deux phénotypes « riche » et « pauvre ».

$C + /C +$ et $C + /C -$: phénotype « riche ».

$C - /C -$: phénotype « pauvre ».

Nous allons maintenant montrer que cette hypothèse génétique rend compte également des proportions d'individus « riches » et d'individus « pauvres » dans les divers types de croisements. Pour cela, il faut préalablement établir le génotype des parents de phénotype « riche ». Nous désignerons symboliquement par [R] le phénotype « riche » en 3-carène et par [P] le phénotype « pauvre » en 3-carène ce qui correspond, dans notre hypothèse, uniquement au génotype $C - /C -$.

2.12. Détermination du génotype des parents.

Seuls les croisements $[R] \times [P]$ ou $[R] \times [R]$ qui ne donnent pas uniquement des descendants de phénotype [R] peuvent permettre de déterminer à coup sûr que le génotype d'un parent [R], est $C + /C -$. Si l'on observe seulement des phénotypes [R] dans une famille de 4 individus, l'ambiguïté subsistera et l'on ne pourra trancher entre les génotypes $C + /C +$ ou $C + /C -$. Nous montrerons grâce, à des analyses supplémentaires, que le génotype $C + /C +$ existe bien.

Nous pouvons immédiatement attribuer aux parents de phénotype [P] des plants de 1 an ou de 5 ans, le génotype $C - /C -$. Ce sont :

00.04 - 00.06 - 00.24 - 01.14 - 01.24 - 01.25 - 01.46 - 01.47 - 13.08 - 13.30 - 13.31 - 19.03.

En passant en revue les différents croisements de type $[R] \times [P]$ ou $[R] \times [R]$ qui ont donné moins de 4 [R] nous pouvons maintenant identifier les parents [R] qui sont sûrement $C + /C -$:

00.01 $[R] \times 01.47 (C - /C -) \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

00.04 $(C - /C -) \times 00.01 [R] \longrightarrow 1 [R], 3 [P]$

01.46 $(C - /C -) \times 00.01 [R] \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

donc 00.01 est $C + /C -$,

00.11 $[R] \times 01.47 (C - /C -) \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

13.30 $(C - /C -) \times 00.14 [R] \longrightarrow 3 [R], 1 [P]$

00.14 $[R] \times 13.06 [R] \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

01.25 $(C - /C -) \times 13.06 [R] \longrightarrow 3 [R], 1 [P]$

donc, 00.11, 00.14 et 13.06 sont $C + /C -$,

02.09 $[R] \times 19.03 (C - /C -) \longrightarrow 4 [P]$

donc, 02.09 est $C + /C -$.

00.24 $(C - /C -) \times 02.81 [R] \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

13.30 $(C - /C -) \times 02.81 [R] \longrightarrow 2 [R], 2 [P]$

donc, 02. 81 est $C + /C -$.

13.30 ($C - /C -$) $\times$ 31.02 [R] $\longrightarrow$ 3 [R], 1 [P]

donc 31. 02 est $C + /C -$.

13.31 ($C - /C -$) $\times$ 53.09 [R] $\longrightarrow$ 3 [R], 1 [P]

donc, 53.09 est $C + /C -$.

Dans l'hypothèse du contrôle génétique du 3-carène envisagée, nous pouvons donc faire la liste des parents dont nous sommes sûrs qu'ils sont de génotype $C + /C -$:

00.01 - 00.11 - 00.14 - 02.09 - 02.81 - 13.06 - 31.02 - 53.09.

D'autre part, 4 croisements ont donné 4 descendants [R] et ne peuvent nous donner aucune certitude sur le génotype des parents de phénotype [R] :

01.16 [R] $\times$ 02.81 ($C + /C -$) $\longrightarrow$ 4 [R]

00.01 ($C + /C -$) $\times$ 13.05 [R] $\longrightarrow$ 4 [R]

01.47 ($C - /C -$) $\times$ 13.05 [R] $\longrightarrow$ 4 [R]

43.16 [R] $\times$ 00.14 ($C + /C -$) $\longrightarrow$ 4 [R]

Les génotypes des arbres 01.16, 13.05 et 43.16 sont donc indéterminés.

On peut cependant remarquer qu'au vu des seuls résultats concernant les deux lots de 4 plants produits par le croisement de 13.05 avec 00.01 ou 01.47, la probabilité que 13.05 soit $C + /C -$ est faible.

En effet, dans ce cas, la probabilité d'un échantillon de 4 [R] pour le croisement 00.01 $\times$ 13.05 serait de $(3/4)^4$.

Pour le croisement 01.47 $\times$ 13.05, un échantillon de 4 [R] aurait la probabilité $(1/2)^4$.

Et la probabilité d'avoir indépendamment ces deux échantillons de 4 [R] correspondant aux deux croisements serait : $(3/4)^4 (1/2)^4 \simeq 0,02$.

Afin d'établir avec une quasi-certitude le génotype de 13.05 nous avons analysé individuellement 8 plants supplémentaires de la famille 01.47 $\times$ 13.05. Les résultats de ces analyses, concernant le 3-carène et le limonène sont présentés dans le tableau 7. On constate que les 8 plants supplémentaires sont tous [R].

La probabilité d'un échantillon de 12 [R] dans le cas du croisement 01.47 $\times$ 13.05 serait, si 13.05 était $C + /C -$:

$$(1/2)^{12} = \frac{1}{4096}.$$

Nous pouvons donc en conclure que 13.05 n'est pas hétérozygote, mais homozygote $C + /C +$.

Nous n'avons pas poursuivi l'étude pour lever l'ambiguïté au sujet des parents, 01.16 et 43.16 comme il serait facile de le faire, car nous avons démontré que le génotype $C + /C +$ existe.

2.13. Test de l'hypothèse du contrôle génétique du 3-carène par un couple d'allèles.

La figure 5 indique les 6 types de croisements possibles entre génotypes identiques ou différents (on ne distingue naturellement pas les croisements réciproques). Les génotypes et les phénotypes correspondants sont précisés ainsi que leurs proportions théoriques.

Les 5 premiers types de croisements sont rencontrés dans les 20 familles analysées individuellement.

Le type n° 6 : $C + / C + \times C + / C +$ n'a pas été rencontré.

Des analyses individuelles supplémentaires ont été faites pour une estimation précise des proportions de phénotypes [R] et [P] dans les deux types de croisements où l'on doit observer une ségrégation soit :

$$(2) C - / C - \times C + / C - \rightarrow 1/2 [R], 1/2 [P]$$

$$(4) C + / C - \times C + / C - \rightarrow 3/4 [R], 1/4 [P]$$

Il s'agit des croisements :

$$00.04 (C - / C -) \times 00.01 (C + / C -) : 14 \text{ plants}$$

et,

$$00.14 (C + / C -) \times 13.06 (C + / C -) : 48 \text{ plants.}$$

Les résultats concernant les teneurs en 3-carène de ces plants sont présentés dans le tableau 7*.

Le tableau 8 donne, pour les 5 types de croisements, les effectifs observés et les effectifs théoriques pour les deux phénotypes [R] et [P].

Dans les deux croisements où il y a ségrégation, la valeur du test χ^2 (1 degré de liberté) est également indiquée.

On voit que dans les trois cas où il ne doit pas y avoir ségrégation, le schéma théorique n'est pas mis en défaut. D'autre part, pour les deux types de croisements où l'on observe une ségrégation, les nombres théoriques des phénotypes [R] et [P] sont bien vérifiés dans chaque cas : les valeurs de χ^2 calculées, correspondent aux seuils de probabilité 0,6 et 0,3.

Le contrôle génétique du 3-carène par un seul couple d'allèles se trouve donc bien vérifié.

	$C - / C -$	$C + / C -$	$C + / C +$
$C - / C -$	(1) $C - / C - : [P]$	(2) $\begin{cases} \frac{1}{2} C + / C - : [R] \\ \frac{1}{2} C - / C - : [P] \end{cases}$	(3) $C + / C - : [R]$
$C + / C -$	/	(4) $\begin{cases} \frac{1}{2} C + / C - : \frac{3}{4} [R] \\ \frac{1}{4} C + / C + : [R] \\ \frac{1}{4} C - / C - : [P] \end{cases}$	(5) $\begin{cases} \frac{1}{2} C + / C - : [R] \\ \frac{1}{2} C + / C + : [R] \end{cases}$
$C + / C +$	/	/	(6) $C + / C + : [R]$

FIG. 5. — Types de croisements possibles.
Proportions théoriques de génotypes et de phénotypes.

FIG. 5. — Kinds of possible crosses and theoretical proportions
of genotypes and phenotypes.

* Dans le cas du premier croisement, on a ajouté les 4 analyses du tableau 6. En ce qui concerne le dernier, on ne l'a pas fait car les échantillons de la deuxième analyse ont été prélevés dans les mêmes parcelles unitaires que ceux de la première.

TABLEAU 7 — TABLE 7

Teneurs en 3-carène et en limonène des tissus extérieurs chez 3 familles de plants de 5 ans représentées par 48 individus (00.14 × 13.06); 18 individus (00.04 × 00.01); et 12 individus (01.47 × 13.05).

3-carene and lemonene concentrations in cortical tissues for five years old families with 48 plants (00.14 × 13.06), 18 plants (00.04 × 00.01) and 12 plants (01.47 × 13.05).

croisements	n ^{os} descendants		1-12		13-24		25-36		37-48	
			Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L
00.14 × 13.06			—	4,0	42,9	4,3	58,9	6,6	—	6,2
			—	7,4	55,0	4,7	—	11,9	51,0	6,8
			40,4	8,0	34,7	4,5	40,0	8,0	—	9,5
			40,3	0,8	43,8	6,7	42,7	3,9	45,6	5,4
			31,1	4,0	37,0	7,8	—	12,8	—	6,6
			36,6	4,7	46,8	4,4	37,4	5,7	40,0	7,0
			—	12,1	46,3	8,5	—	7,5	42,6	8,9
			34,5	3,0	—	0,2	36,3	7,4	40,3	7,2
			—	16,9	—	4,9	47,3	5,5	35,9	8,6
			43,8	4,6	47,2	5,6	—	3,1	36,4	3,3
			—	7,2	49,9	1,8	45,8	5,7	44,5	4,6
			—	10,7	44,1	7,9	54,0	5,1	33,6	3,9
00.04 × 00.01	1-5		6-10		11-15		16-18			
	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L		
	32,9	5,4	40,8	0,7	—	2,8	26,8	4,6		
	—	1,0	—	13,6	—	12,9	—	11,9		
	—	23,2	—	0,6	—	2,8	40,5	16,7		
	—	1,0	34,0	7,4	30,1	1,3				
01.47 × 13.05	1-3		4-6		7-9		10-12			
	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L	Δ 3	L		
	35,8	1,0	31,1	0,9	44,7	6,8	42,3	2,4		
	31,9	0,9	37,1	3,2	44,8	2,5	32,0	4,3		
	31,1	0,9	37,3	8,6	31,2	1,9	44,0	6,6		

TABLEAU 8 — TABLE 8

*Comparaison des fréquences théoriques et observées
pour les 5 types de croisements rencontrés, sur 138 observations.*
*Comparison between theoretical and observed frequencies of 3-carene
phenotypes for the 5 kinds of crosses found (138 observations).*

Types de croisements	Nombres théoriques		Nombres observés		Test χ^2 (1 dl)
	[R]	[P]	[R]	[P]	
$C- / C- \times C- / C- (1)$	0	12	0	12	/
$C- / C- \times C+ / C- (2)$	31	31	29	33	0,26 ($P \simeq 0,6$)
$C- / C- \times C+ / C+ (3)$	12	0	12	0	/
$C+ / C- \times C+ / C- (4)$	36	12	33	15	1,00 ($P \simeq 0,3$)
$C+ / C- \times C+ / C+ (5)$	4	0	4	0	/

2.14. Étude de la relation de dominance de l'allèle $C+$ sur l'allèle $C-$ *.

En première approximation, nous avons admis que la dominance de $C+$ sur $C-$ était totale, puisque nous ne pouvions distinguer les génotypes $C+ / C-$ et $C+ / C+$.

Il convient toutefois de remarquer que le clone 13.05 dont nous avons montré qu'il est $C+ / C+$, est le plus riche en 3-carène de l'ensemble des parents dont nous avons analysé la descendance (53,6 % contre 48,5 % pour le clone 00.11 qui vient en second et dont le génotype est $C+ / C-$).

On peut donc se demander si les homozygotes $C+ / C+$ ne sont pas en moyenne plus riches en 3-carène que les hétérozygotes, autrement dit, si la dominance de $C+$ sur $C-$ est vraiment complète.

Pour une étude précise de cette question, il faudrait disposer de croisements $C+ / C+ \times C+ / C+$ ne donnant que des homozygotes $C+ / C+$ que nous pourrions comparer aux descendants $C+ / C-$ issus de croisements $C+ / C+ \times C- / C-$; or, nous n'avons pas rencontré le premier type de croisement. On peut cependant tenter une analyse indirecte.

Le tableau 9 indique les teneurs en monoterpènes d'échantillons moyens de 15 familles de plants de 5 ans représentées par 14 à 20 individus :

Le tableau 10 regroupe selon les types de croisements 2 à 5 (de la figure 7) les 13 familles qui appartiennent à l'un de ces 4 types. Nous avons indiqué la teneur moyenne en 3-carène pour chacune des 4 catégories de familles.

* Cette étude est valable seulement si l'on suppose que dans la population landaise de Pin maritime, deux allèles, $C+$ et $C-$ sont en ségrégation. C'est là l'hypothèse la plus probable. Il se pourrait cependant qu'il y ait allélisme multiple, $C+$ et $C-$ correspondant à 2 classes de gènes représentées chacune par plusieurs sous-unités. Il y aurait alors non plus une, mais plusieurs relations de dominance.

TABLEAU 9 — TABLE 9

Composition monoterpénique des tissus extérieurs de 15 familles de plants de 5 ans, représentées chacune par un échantillon moyen de 14 à 20 individus.

Monoterpenic composition of cortical tissues for 15 families (five years old) with samples of 14 to 20 individuals.

Croisements	Effectif de l'échantillon	Teneurs en monoterpènes								
		α -pinène	camphène	β -pinène	Δ 3-carène	myrcène	limonène	—	—	terpinolène.
00.01 $\times$ 00.01	19	18,8	0,6	30,7	39,0	7,2	0,4	0,6	—	2,6
00.01 $\times$ 01.47	15	26,2	0,8	43,2	20,7	4,5	2,5	0,4	—	1,8
00.01 $\times$ 13.05	20	15,1	0,6	35,6	40,1	5,2	0,6	0,1	0,1	2,6
00.01 $\times$ 13.08	20	23,6	0,2	46,5	19,2	6,4	2,0	1,0	—	1,0
00.04 $\times$ 00.01	20	28,6	0,4	34,2	19,6	9,8	3,8	1,2	0,2	2,1
00.06 $\times$ 13.08	19	33,2	0,5	40,7	—	9,3	15,9	0,4	—	—
00.11 $\times$ 00.01	20	24,7	0,8	36,6	28,7	4,8	2,8	0,2	—	1,7
00.11 $\times$ 01.47	15	24,4	0,6	46,8	16,3	1,9	7,0	0,5	0,4	1,8
00.14 $\times$ 00.01	20	26,6	0,8	34,3	22,9	10,1	2,2	1,4	—	1,7
00.14 $\times$ 13.06	20	21,5	0,6	26,4	29,5	13,0	3,9	1,2	0,4	3,5
01.14 $\times$ 13.08	15	35,0	0,5	39,8	—	9,7	15,0	—	—	—
01.25 $\times$ 13.06	14	22,9	1,0	32,7	23,0	15,0	0,8	1,1	0,3	3,2
01.46 $\times$ 00.01	20	26,2	0,5	28,0	22,6	17,6	0,8	1,0	0,4	3,1
01.47 $\times$ 13.05	20	18,6	0,3	44,7	28,5	4,7	1,2	0,3	0,3	1,6
13.08 $\times$ 00.01	18	26,7	0,3	50,2	10,1	9,2	2,0	1,0	—	0,5

TABLEAU 10 — TABLE 10

Teneurs moyennes en 3-carène en fonction du type de croisement. Comparaison avec les teneurs moyennes théoriques attendues si l'allèle C + est totalement dominant.

Means of 3-carene values according to the kind of cross. Comparison with expected values in the case of complete dominance of the C + allele.

Type du croisement	Famille	Moyenne par famille	Moyenne observée par type de croisement	Moyenne théorique par type de croisement
C — / C — × C + / C — (type 2)	00.01 × 01.47	20,7	18,8	$\frac{1}{2} [R] = 18,9$
	00.01 × 13.08	19,2		
	00.04 × 00.01	19,6		
	00.11 × 01.47	16,3		
	01.25 × 13.06	23,0		
	01.46 × 00.01	22,6		
	13.08 × 00.01	10,1		
C — / C — × C + / C + (type 3)	01.47 × 13.05	28,5	28,5	$[R] = 37,8$
C + / C — × C + / C — (type 4)	00.01 × 00.01	39,0	30,0	$\frac{3}{4} [R] = 28,4$
	00.11 × 00.01	28,7		
	00.14 × 00.01	22,9		
	00.14 × 13.06	29,5		
C + / C + × C + / C — (type 5)	00.01 × 13.05	40,1	40,1	$[R] = 37,8$

$[R] : \frac{1}{13} (14 \bar{X}_2 + \bar{X}_3 + 16/3 \bar{X}_4 + \bar{X}_5) = 37,8$; c'est une estimation pondérée de la teneur moyenne du phénotype [R] dans l'hypothèse où la dominance de C + sur C — est absolue.

$\bar{X}_2 \dots \bar{X}_5$: moyennes des types de croisements 2 à 5.

$\hat{[R]}$: weighted estimation of mean value of [R] phenotype under the hypothesis of complete dominance of the C + allele.

$\bar{X}_2 \dots \bar{X}_5$: means of the different kinds of crosses (2 to 5).

Dans l'hypothèse d'une dominance absolue de l'allèle C +, il est possible de faire une estimation unique $\hat{[R]}$, sur l'ensemble des 4 types de croisements, de la teneur moyenne en 3-carène du phénotype [R] : on pondère chaque moyenne de croisement par l'inverse de la fréquence théorique de phénotypes [R] produits par le croisement; pour tenir compte

de l'inégalité du nombre n de familles représentées dans chaque type de croisement, nous avons appliqué une pondération supplémentaire par n . Cela conduit à la formule figurant en bas du tableau 10. L'estimation obtenue est : $[R] = 37,8$. Nous avons ensuite calculé la « teneur moyenne théorique » pour chaque type de croisement, en multipliant $[R]$ par la fréquence théorique des phénotypes $[R]$ correspondants. Ces « teneurs moyennes théoriques » en 3-carène figurent dans la dernière colonne du tableau 10.

En ce qui concerne les croisements de type (2) qui donnent 50 % d'homozygotes $C - / C -$ et 50 % d'hétérozygotes, la moyenne observée coïncide pratiquement avec la valeur théorique.

Par contre, la moyenne observée est nettement plus faible que la valeur théorique dans le cas de la seule famille issue d'un croisement de type (3) et composée uniquement d'hétérozygotes.

Mais la moyenne observée est légèrement supérieure à la valeur théorique pour les croisements de type (4) et (5) qui donnent respectivement 25 % et 50 % d'homozygotes $C + / C +$. Il semble donc qu'en moyenne les homozygotes $C + / C +$ sont légèrement plus riches en 3-carène que les hétérozygotes.

La dominance de l'allèle $C +$ sur l'allèle $C -$ ne serait pas tout à fait complète. Toutefois, compte tenu de la variabilité que l'on constate entre moyennes de familles issues du même type de croisement, d'autres résultats seraient nécessaires pour étayer cette conclusion.

2.2. — Hérité du limonène.

L'étude de l'hérité du limonène présente d'emblée une difficulté si on la compare à celle du 3-carène : l'examen du tableau 7 montre que l'on n'a pas affaire à un caractère « présence-absence » aussi tranché que pour le 3-carène, mais qu'il existe, en fait, toutes les valeurs intermédiaires entre 0 et le maximum observé.

Cela tient peut-être en partie aux difficultés de mesure de la surface du pic sur les chromatogrammes, toujours moins précise aux faibles pourcentages, comme c'est souvent le cas pour le limonène.

Nous avons étudié d'une part les teneurs individuelles de plants de 5 ans appartenant à 10 familles représentées chacune par 4 plants et d'autre part, d'une manière plus approfondie, deux familles représentées respectivement par 18 et 48 plants.

La figure 6(a) donne l'histogramme des teneurs en limonène des 40 plants de 5 ans reportées par ailleurs dans le tableau 6. On constate que la classe 1 (de 0 à 2 %) est de loin la plus abondante.

Si l'on attribue le phénotype $[P]$ aux parents et aux descendants ayant moins de 2 % de limonène, et le phénotype $[R]$ si leur teneur excède 2 %, on a pour les 5 familles issues de croisements $[P] \times [P]$ * :

00.01 $[P] \times 13.05 [P] \longrightarrow 4 [P]$

00.01 $[P] \times 01.47 [P] \longrightarrow 1 [R], 3 [P]$

01.25 $[P] \times 13.06 [P] \longrightarrow 4 [P]$

01.47 $[P] \times 13.05 [P] \longrightarrow 7 [R], 5 [P]$ *

01.46 $[P] \times 13.05 [P] \longrightarrow 4 [P]$

* Pour la famille 01.47 $\times$ 13.05 on a tenu compte des 8 analyses supplémentaires présentées dans le tableau 7.

FIG. 6 (a) — Répartition des teneurs en limonène chez 40 plants de 5 ans correspondant aux 10 familles de la plantation 2.444 analysés individuellement.
 (b) — Répartition des teneurs en limonène chez 18 plants de 5 ans issus du croisement 00.04 $\times$ 00.01.
 (c) — Répartition des teneurs en limonène chez 48 plants issus de croisements 00.14 $\times$ 13.06.
 Les classes représentent des intervalles de 2 % depuis 0 jusqu'à la teneur maximale.

FIG. 6 (a) — Histogram showing the repartition of lemonene concentrations in 40 plants (five years old) corresponding to 10 families of 2.444 plantation (individual analysis).
 (b) — Histogram showing the repartition of lemonene concentrations for 18 plants (five years old) from 00.04 $\times$ 00.01 cross.
 (c) — Histogram showing the repartition of lemonene concentrations for 48 plants (five years old) from the cross 00.14 $\times$ 13.06.
 Classes are 2 % ranges from 0 to maximum value.

Les phénotypes [P] pour le limonène n'ont donc pas le comportement de « lignée pure » rencontré chez les phénotypes [P] pour le 3-carène.

D'autre part, les figures 6 (b) et 6 (c) donnent les histogrammes des teneurs en limonène chez 2 groupes de descendants correspondant au croisement [P] $\times$ [R].

Dans les deux cas, on ne trouve pas de clivage entre phénotypes [P] et [R].

La figure 6 (c) montre notamment que l'on observe toutes les concentrations intermédiaires entre 0 et 14 %.

Si l'on suppose que tous les plants de 5 ans étudiés ont acquis une physiologie adulte pour la synthèse du limonène, ces figures évoquent la ségrégation d'au moins deux couples d'allèles. Il pourrait aussi s'agir d'un comportement différent des plants qui n'atteindraient pas en même temps le stade adulte pour la synthèse de ce monoterpène.

Ces résultats devront donc être précisés par d'autres analyses qui seront entreprises lorsque les plants seront plus âgés. Il sera alors possible de trancher entre les deux hypothèses et d'expliquer le déterminisme de l'hérédité du limonène.

DISCUSSION

Les résultats que nous avons obtenus sont plus nets que ceux de HANOVER : le phénotype [P] correspond toujours chez le Pin maritime à la quasi-absence de 3-carène alors que HANOVER se fixe une concentration arbitraire de 2,41 % au-dessous de laquelle une analyse est supposée correspondre au génotype $C - / C -$. De plus, le travail de HANOVER porte sur des plants de 4 ans; or chez le Pin maritime nous avons démontré la possibilité de caractériser les génotypes $C - / C -$ d'une part, $C + / C -$ et $C + / C +$ d'autre part, dès la fin de la première saison de végétation. Comme HANOVER, nous pouvons remarquer que ce couple d'allèles $C + / C -$ que nous avons mis en évidence n'est pas seul en cause dans l'hérédité du 3-carène; en effet, chez l'adulte, le génotype $C + / C -$ peut correspondre à des teneurs en 3-carène assez différentes. Par exemple, les parents 00.11 et 53.09 tous deux de génotype $C + / C -$ ont des teneurs respectives de 48,5 % et 19,6 %.

Il faut donc admettre que d'autres gènes, de moindre importance, modifient l'action de $C +$ par effet d'épistasie ou bien par une action indépendante *.

Le limonène, pour lequel nous ne pouvons pas pour l'instant proposer un mécanisme précis d'hérédité chez le Pin maritime semble suivre un déterminisme génétique plus compliqué, du moins chez l'origine landaise de cette espèce. On peut penser en effet que le mode d'hérédité d'un même monoterpène peut varier non seulement entre espèces différentes mais encore entre origines géographiques d'une même espèce : on conclut à un déterminisme génétique simple dans le cas où le nombre de gènes majeurs en ségrégation est réduit.

Ainsi, les provenances méditerranéennes de Pin maritime (Maures, Estérel et Maroc) qui sont complètement dépourvues de 3-carène (BERNARD-DAGAN *et al.* 1971), possèdent seulement l'allèle $C -$, alors que l'origine landaise comporte les deux allèles $C +$ et $C -$.

* Cette remarque ne vaut que s'il n'y a pas allélisme multiple (cf. note en bas de la page 326). Dans le cas contraire, la présence de variantes différentes de $C +$ au locus C suffirait à expliquer la variabilité des teneurs en 3 carène chez les hétérozygotes $C + / C -$.

CONCLUSION

Deux des monoterpènes des tissus extérieurs au bois des rameaux de Pin maritime subissent un fort contrôle génétique, de même nature chez l'adulte et chez de jeunes plants : ce sont le 3-carène et le limonène.

La teneur en 3-carène est contrôlée par un seul couple d'allèles * déterminant chez les individus l'absence de ce composé ou sa présence à un taux compris entre 20 % et 50 % pour les plants âgés de 5 ans ou plus. Dès la première année de végétation, on peut identifier les homozygotes récessifs.

Pour le limonène, les taux sont toujours négligeables chez les jeunes plants et la physiologie adulte paraît acquise chez des plants de 5 années de végétation. Cependant, l'hérédité de ce monoterpène paraît plus complexe, car au moins deux couples d'allèles majeurs semblent intervenir.

Dans l'immédiat, la connaissance du déterminisme du 3-carène chez le Pin maritime donne accès à plusieurs voies de recherche.

D'abord, pour l'étude des chaînes de biosynthèse des terpènes, on pourra utiliser un matériel de génotype connu pour le couple d'allèles $C +$, $C -$, ce qui permettra de mieux comprendre les variations des autres monoterpènes. Ainsi, on a constaté au cours des analyses que le terpinolène apparaissait systématiquement en même temps que le 3-carène (tableau 9). Le couple $C +$, $C -$ semble donc avoir une action pléiotrope. On peut envisager une mise en évidence de corrélations analogues entre monoterpènes et composés plus complexes de la série des sesquiterpènes. Cela permettra de distinguer les troncs communs dans les chaînes de synthèse.

Ensuite, il sera possible de préciser les relations entre provenances de Pin maritime et d'en déduire un historique de la différenciation de l'espèce, selon la méthode utilisée par TOBOLSKY sur *Pinus silvestris*.

Dans la mesure où un grand nombre d'analyses pourront être entreprises, la connaissance du déterminisme génétique du 3-carène pourra être également utilisée pour l'étude des lois de croisement en vergers à graines ou l'estimation des taux de pollutions par des pollens étrangers. En vue de ce type d'application, il serait utile d'approfondir l'étude de la dominance de $C +$ sur $C -$ ** : il conviendrait de pouvoir distinguer par leur teneur en 3-carène les génotypes $C + / C +$ et $C + / C -$, ce qui rendrait inutile l'analyse de leurs descendants.

Enfin, une étude systématique peut dès maintenant être entreprise sur plantations comparatives de descendances pour mettre en évidence l'existence de corrélations entre teneurs en 3-carène et limonène et d'autres caractères d'intérêt économique. La voie la plus prometteuse semble être la recherche de liaisons entre les concentrations en ces deux monoterpènes et la résistance aux insectes et aux maladies cryptogamiques.

Reçu pour publication en mai 1972

* S'il y avait allélisme multiple, il faudrait parler d'un ensemble d'allèles dont l'un au moins serait récessif. Nous ne considérons que le cas où deux allèles seulement existent, puisque c'est la situation la plus probable (une seule mutation au locus C).

** Même remarque qu'au bas de la page 326.

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être menée à bien grâce aux tests de descendance installés par M. G. ILLY lorsqu'il dirigeait le Service d'Amélioration du Pin maritime de la Station de Recherches Forestières de Bordeaux. C'est d'autre part sous l'impulsion de M. G. ILLY qu'a été entreprise l'étude de la génétique des monoterpènes. Qu'il veuille trouver ici l'expression de notre gratitude.

SUMMARY

BIOLOGY AND (and) GENETICS OF TERPENES IN *Pinus pinaster* Ait.

II. — HEREDITY OF MONOTERPENE CONCENTRATION.

We have studied the genetic control of monoterpene concentrations of *Pinus pinaster* from the Landes area. We used families from individual controlled crosses (full sibs families); the monoterpene composition of parent trees has been revealed through the analysis of their grafts.

The oldest seedlings had five growing seasons since they were sown, the youngest ones were one year old.

A high genetic correlation has been observed between the young and adult tree only for two monoterpenes of the cortical tissues : Δ_3 -carene (for 1 year old seedlings) and lemonene (only for 5 years old seedlings).

A deeper study of the genetic control of these two monoterpenes of the cortical tissues has then been carried on : we have shown that the genetic control of the 3-carene concentration involves only two alleles. The recessive homozygotes are completely free of 3-carene, whereas the heterozygotes or homozygotes for the dominant allele show a 3-carene concentration of about 40 % in adult trees.

The genetic control of lemonene is probably less simple and it seems that more than one locus are involved. We could show a monogenic genetic control for 3-carene only because the *Pinus pinaster* from Landes area has one predominant locus in segregation.

Perhaps, it would be possible to find *Pinus pinaster* provenances which show a monogenic genetic control of lemonene concentration.

ZUSAMMENFASSUNG

BIOLOGIE UND GENETIK DER TERPENE IN *Pinus pinaster* Ait.

II. — GENETISCHEN DETERMINISMUS DES GEHALTES AN MONOTERPENEN.

Eine Untersuchung über dem genetischen Determinismus des Gehalts an Monoterpenen bei der aus dem « Landes » — Gebiet ursprünglichen Meerstrandkiefer ist über den aus kontrollierten Kreuzungen abstammenden Setzlingen unternommen worden. Wir haben Familien von vollen Brüdern untersucht, bei welchen die Zusammensetzung der Eltern durch die Analyse der Pflöpfen gekannt worden war.

Die ältesten Setzlinge hatten 5 Jahre Wachstum in der Zeit der Analysen; die jüngsten, 1 Jahr.

Eine hohe genetische Korrelation zwischen dem jungen und dem erwachsenen Setzling ist nur bei zwei Monoterpenen der Gewebe beobachtet worden, welche äusserlich dem Holz liegen. Δ_3 -Karene (von 1 Jahr an) und Limonen (von 5 Jahren an).

Eine genaue Untersuchung der Vererbung dieser beiden Monoterpene ist dann über den Geweben unternommen worden, die äusserlich dem Holz liegen : wir haben gezeigt dass die genetisch Kontrolle des Gehaltes an Δ_3 -Karene monogenisch ist. Die rezessiven Homozygote sind vom Δ_3 -Karene ganz entbeert, während die Heterozygote oder die Homozygote mit vorherrschendem Allele, einen Gehalt an Δ_3 -Karene aufweisen, welcher bei dem Erwachsenen in der Nähe vom 40 % liegt.

Beim Limonen, ist der genetische Determinismus zweiflungslos verwickelter und scheint mehr als ein Paar überwiegende Gene einsetzen zu lassen. Bemerkenswert ist die folgende Tatsache :

beim Δ_5 -Karen durften wir an einen monogenischen genetischen Determinismus schliessen, weil Süd-West. Frankreichs-Ursprung der Meerstrandkiefer nur ein überweiges Gen in Segregation einschliesst.

Beim Limonen, konnte es möglich sein, Ursprünge zu finden, bei welchen die Versänderung der Gehalte an diesem Monoterpen sich auch durch einen monogenischen Mechanismus erklärt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BECKER W. A., 1967. — Manual of procedures in Quantitative Genetics. 2^e édition Washington State University.
- BERNARD-DAGAN C., FILLON C., PAULY G., BARADAT Ph., ILLY G., 1971. — Les terpènes du Pin maritime I — Variabilité de la composition monoterpénique dans un individu, entre individus et entre provenances. *Ann. Sci. Forest.* **28** (3), 223-258.
- FALCONER D. S., 1960. — Introduction to Quantitative Genetics. The Ronald Press Company, New-York.
- HANOVER J. W., 1966. — Genetics of terpenes. 1. Gene control of monoterpenes levels in *Pinus monticola* Dougl. *Heredity* **21** (1), p. 73-84.
- HANOVER J. W., 1966. — Inheritance of 3 carene concentration in *Pinus monticola*. *Forest. Science* **14** (4), p. 447-450.
- SNEDECOR G. W. et COCHRAN W. G., 1967. — Statistical methods. The Iowa State University Press.
- SQUILLACE A. E., 1971. — Inheritance of monoterpenes composition in cortical oleoresin of slash pine. *Forest Science* **17** (3), p. 381-387.
- TOBOLSKY J. J., 1968. — Variations in monoterpenes in Scotch pine (*Pinus sylvestris*). These U. Michigan, 1968, 136 p.
- TOBOLSKY J. J., HANOVER J., 1971. — Genetic variation in the Monoterpenes of Scotch Pine. *Forest Science* **17** (3), p. 293-299.
- WILKINSON R. C., HANOVER J. W., 1971. — Genetic variation in the monoterpene composition of white spruce. *Forest Science*, **17** (1), p. 83-90.
- ZAVARIN E., SNAJBERK K., REICHERT T., TSIEN E., 1970. — On the geographic variability of the monoterpenes from the cortical blister oleoresin of *Abies lasiocarpa*. *Phytochem.* **9** (2), p. 377-397.