

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 87 (1977)
Heft: 1-2

Artikel: Les poils des quatre espèces de chênes du Jura (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. cerris*)
Autor: Kissling, Pascal
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-61651>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 16.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Les poils des quatre espèces de chênes du Jura (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. cerris*)

par *Pascal Kissling*

Musée Botanique Cantonal, Lausanne

Manuscrit reçu le 11 novembre 1976

1. Introduction

En déterminant les chênes du Jura suisse à l'aide des meilleures clefs (Ascherson et Graebner 1908–1913, Camus 1938–1939), on aboutit à *Quercus pubescens* Willd., *Q. petraea* Liebl., *Q. robur* L. et aux taxa intermédiaires considérés comme hybrides: *Q. x streimii* Heuffel, *Q. x kanitziana* Borbas, *Q. x rosacea* Bechst. et *Q. x helvetica* Thellung (trispécifique). Tous ces taxa sont réputés polymorphes (Camus 1938–1939). Carlisle et Brown (1964), Cousens (1962, 1963, 1964) et Wigston (1975) ont montré la gradation morphologique entre *Q. petraea* Liebl. et *Q. robur* L. Menitsky (1966) a montré une gradation morphologique partielle entre *Q. pubescens* Willd. et *Q. robur* L. Après familiarisation avec les chênes du Jura suisse, j'ai l'impression qu'ils forment à la limite un *continuum morphologique entre les trois espèces*.

Dans le Jura tabulaire français (région de Besançon) on trouve en outre *Q. cerris* L., *Q. x baenitzii* Camus et *Q. cerris x petraea*. Je n'en ai pas trouvé dans le Jura suisse. Tiébaud (1953, 1954) a publié la découverte de quelques hybrides de *Q. cerris* L. dans le Jura biennois, et a été controversé (Becherer 1956).

Pour poursuivre la taxonomie des chênes du Jura, voici quelques nouveaux caractères différentiels des quatre espèces. Ils concernent les poils de la face inférieure des feuilles et prolongent les descriptions de Camus (1938–1939).

2. Méthodes, techniques et matériel

A priori je choisis pour représenter chaque espèce des spécimens qui remplissent deux conditions:

1. Ils présentent tous les caractères attribués à l'espèce par les monographies de référence de Schwarz (1937) et Camus (1938–1939).
2. Ils ne présentent pas de caractères attribués par ces auteurs à une autre espèce.

Les comptages de poils et rayons sont effectués sous une loupe binoculaire à des grossissements de 30 à 70 x, en lumière rasante.

Réactifs colorés utilisés en microscopie photonique (MP):

Réactif iodé de Melzer:	A:		
	H ₂ O	20	cc
	I ₂	0,5	g
	KI	1,5	g
	1 volume de A dans 1 volume de chloral hydraté.		
	Les substances colorées en brun violacé sont <i>amyloïdes</i> .		
Bleu coton:	50 g dans 30 cc acide lactique.		
	Les substances colorées sont dites <i>cyanophiles</i> .		
Bleu alcian 8 GS:	1,5 g dans:		
	acide acétique 0,5%	100	cc
	chloroforme	3	gouttes
Bleu trypan:	à 0,5% dans le tampon L 4 (Cléménçon 1972):		
	H ₂ O	420	cc
	KOH	3,60	g
	NaCl	3,80	g
	glycérine conc.	100	g
	Invadine JFC	2,5	g
Bleu de toluidine:	0,5 g dans:		
	H ₂ O	55,5	cc
	éthanol	27	cc
	glycérine conc.	17	cc
	Invadine JFC	0,5	g
Pyronine Y:	à 1% dans H ₂ O		
Chlorazol paper-brown B:	à 1% dans H ₂ O		
Fuchsibleu Waridel:	Bleu de méthylène, sol. alcool.	10	gouttes
	Karbolfuchsine Ziehl	20	gouttes
	H ₂ O	10	cc
	Le Dr. H. Waridel, médecin à Renens, a adapté le mélange fuchsine-bleu de méthylène à la mycologie, et ce mélange s'est avéré utile pour nous.		

Les poils de *Q. petraea* Liebl. peuvent être défaits de leur pellicule superficielle: Une tache de pâte abrasive très fine pour métaux est déposée sur lame, les poils y sont plongés, et on couvre d'une lamelle qui permet de frictionner la préparation.

Les photographies en MP sont faites sur film Kodak SO 410.

Pour l'observation au *microscope électronique à balayage* (MEB), les échantillons sont séchés à l'air et couverts d'environ 95 nm d'or métallique par pulvérisation cathodique. Ils sont examinés sous une tension de 25 KV pour les grossissements inférieurs à 5000 x et de 15 KV pour les supérieurs.

Légende du Tableau 1

Provenance des spécimens

Abréviation des Herbiers d'après Index Herbariorum.

c: collection de l'auteur, à LAU.

1. Crête, ad Skylous distr. Pedhiadha (?), VI. 1899. G.
2. Italie, Vénétie, Malnisio, 500 m, VII. 1924. LAU.
3. Corse, entre Ghisonaccia et le Pont du Travo, 14 m, VII. 1910. LAU.
4. France, Var, Bandol, 20 m, X. 1974. c.
5. France, Jura de Crémieu, Lérieu, VI. 1926. G.
6. Roumanie, Transylvanie, Stancesti, 450 m, VI. 1943. G.
7. Italie, Alpes Judicariae, Lodrone, IX. 1926. LAU.
8. Suisse, Vaud, Clarmont, Crêts, 560 m, VIII. 1975. c.
9. Pologne, près Varsovie, VIII. 1932. LAU.
10. Grande-Bretagne, Lake District, Keswick, IX. 1968.
Collection Prof. Klötzli, ETH Zürich.
11. Italie, Casal Guidi au Sud de Gistoga (?), IX. 1888. LAU.
12. Suisse, Vaud, Eclépens, Mormont, 500 m, VI. 1974. c.
13. Suisse, Vaud, Ecublens, Dorigny, 400 m, VI. 1974. c.
14. Suisse, Tessin, Rovio, Monte Generoso, VI. 1952. G.
15. Suisse, Berne, Orvin, Pâturage des Prés, 950 m, X. 1953.
Leg. Thiébaud. NEU.

Mesure et taxation des caractères

Pour les caractères 1–2 et 4–7, les valeurs en petits chiffres de la ligne inférieure sont les écarts-types.

Les valeurs sont arrondies.

1. Moyenne de 5 comptages sous le limbe de 5 feuilles différentes, moyennes et non abrasées.
2. Moyenne sur 20 poils pris au hasard sous le limbe.
3. – Poil à rayons appliqués sur le limbe: 0%
- Base des rayons perpendiculaire au limbe: 100%
- Base des rayons oblique sur le limbe, ou poil mixte réunissant des rayons appliqués et des rayons dressés: 50%
- Moyenne sur environ 50 poils d'une même plage de limbe.
- 4.– 5. Moyenne de 20 mesures sur des poils différents pris au hasard sous le limbe.
- 6.– 7. Moyenne de 20 mesures sur des poils différents, à mi-longueur des rayons.
8. Ecart entre sillons voisins. Moyenne d'environ 50 mesures sur des photos MEB de 2 ou 3 poils différents.
9. Angle entre une tangente à l'hélice et une droite parallèle à l'axe du rayon.
Moyenne d'environ 6 mesures.
10. MP, objectif Zeiss 100/1,25 à immersion, après ébullition dans Melzer ou Chlorazol:
– poil à rayons lisses: 0%
- ellipses réfringentes dont l'épaisseur n'est pas visible en coupe optique sur le profil du rayon: 50%
- verrues réfringentes dont l'épaisseur est visible sur le profil du rayon: 100%
- Moyenne sur 20–40 poils pris au hasard.
- 11.–12. MP, moyenne de 20–40 mesures distribuées sur environ 5 poils.
13. Moyenne d'environ 10 mesures sur photos MEB.

Tableau 1. Caractères différentiels concernant les poils de la face inférieure du limbe.

Taxon	Q. pubescens Willd.					Q. petraea Liebl.					Q. cerris					pxp rxpxp cxpe ?xc				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. Fréquence poils (nb/4mm ²)	72 4	58 7	53 5	72 3	60 6	104 25	82 19	82 19	117 10	134 21	260 32	95 9	38 8	147 16	50 8					
2. Fréquence rayons (nb/poil)	4,1 0,4	4,1 0,5	4,6 0,9	5,3 1,2	3,5 1,0	3,2 1,0	3,7 0,8	3,1 0,9	3,8 0,6	3,6 0,7	8,6 1,7	4,0 1,0	1,5 0,5	5,8 1,4	5,2 1,7					
3. Erection rayons (%)	100	100	100	99	100	0	0	0	0	0	0	51	8	10	3					
4. Longueur sutures (µm)	57 14	48 11	66 21	43 17	59 12	13 3	15 2	16 5	15 3	16 5	16 3	19 8	11 3	16 5	16 6					
5. Longueur rayon (µm)	540 160	630 140	650 140	620 180	730 170	119 17	106 16	123 20	110 16	113 17	103 27	275 188	137 85	159 39	130 42					
6. Diamètre rayon (µm)	16,9 1,5	15,5 2,2	15,7 2,2	16,2 2,1	15,8 2,0	8,8 0,9	10,1 1,4	8,5 1,1	10,2 0,9	11,5 2,0	10,9 1,3	11,3 3,0	12,5 2,6	9,1 1,5	9,5 1,3					
7. Epaisseur paroi (µm)	7,0 1,5	7,4 0,8	8,1 1,1	6,7 1,2	6,7 0,8	3,7 0,4	4,4 0,5	3,8 0,6	4,6 0,6	4,4 1,3	3,8 0,9	4,7 1,2	3,2 1,2	4,4 0,7	4,6 0,6					
8. Ecart cannelures (µm)		0,33		0,40																
9. Pente cannelures (°)		20,1		13,7																
10. Verrucosité (%)	11	17	5	3	47	100	97	94	100	94	7	63	47	30	100					
11. Longueur verrues (µm)	1,9	1,6	1,7	1,2	2,1	1,7	1,4	1,7	1,9	1,9	2,0	1,5	1,6	2,0	1,8					
12. Largeur verrues (µm)		0,6	0,5			0,9		0,7	0,9		1,0		0,5							
13. Hauteur verrues (µm)		0,16						0,36	0,50		0,32		0,19							
14. Bleu trypan (%)	92	93	97	96	83	0	0	0	10	0	5	13	0	0	0					
15. Fuchsibleu Waridel (%)	88	95	96	99	88	0	0	0	67	0	30	32	0	0	0					
16. Chlorazol p.-br. (%)	61	79	74	90	57	0	0	0	18	0	38	13	0	0	0					
17. Bleu de toluidine (%)	94	86	96	98	82	0	3	0	50	0	5	9	0	0	0					
18. Pyronine Y (%)	90	89	100	98	62	0	0	5	18	0	8	12	0	0	0					

14. Après 1–3 secondes d'ébullition:
- poil incolore (sauf autour des blessures): 0%
 - poil à rayons colorés sur moins de la moitié de leur longueur: 50%
 - poil à rayons colorés sur plus de la moitié de leur longueur: 100%
- Moyenne sur 10–40 poils pris au hasard sous le limbe.
15. Après 4 minutes à environ 20° C. Taxé comme le caractère 14, sans tenir compte de la faible coloration rose de la pellicule superficielle; c'est la paroi épaisse qui est considérée.
16. Après 5 minutes à environ 20° C. Taxé comme 14.
- 17.–18. Après 2 minutes à environ 20° C. Taxé comme 14.

3. Résultats et discussion

Les trois conventions suivantes permettront d'alléger le texte:

1. Il s'agit toujours de la *face inférieure* des feuilles.
2. Les valeurs numériques données pour *Q. pubescens* Willd., et *Q. petraea* Liebl. sont les moyennes des valeurs individuelles du Tableau 1 (non arrondies) et parfois de quelques valeurs supplémentaires non publiées.
3. Les *écarts-types* ne sont pas rappelés dans le texte.

Tous les taxa considérés portent sous le limbe des poils glanduleux paucicellulaires décrits par Camus (1938–1939) (collapsés dans les Fig. 1a, 2a, 3a, 4a).

3.1. *Quercus pubescens* Willd.

Le limbe porte 63 poils tecteurs par 4 mm² et les nervures en sont blanches-tomenteuses. Ces poils sont faciles à détacher mais non caducs, comme ceux de *Q. petraea* Liebl. (cf. Chap. 3.2.).

Le poil compte 4,3 rayons flexueux dont la base est perpendiculaire à la surface du limbe, ce qui a suggéré le nom de *poil en buisson* (Camus 1938–1939) (Fig. 1a). Les rayons de chaque poil sont soudés à la base sur une longueur de 55 µm (Fig. 1a, 1d).

Le rayon est une cellule longue de 630 µm. Son diamètre à mi-longueur est de 16 µm et sa lumière s'oblitére avant l'apex (Fig. 1d).

La paroi du rayon a une épaisseur de 7,2 µm à mi-longueur. Elle paraît homogène dans le Melzer. Parfois la Pyronine met en évidence deux couches, l'interne occupant les 2/3 de l'épaisseur. Après quelques secondes d'ébullition dans le Bleu trypan, une fine pellicule superficielle se décolle par endroits en formant des ampoules (Fig. 1c). Son épaisseur n'est pas mesurable en MP. Si on braque le faisceau du MEB à une tension de 25 KV et un grossissement de 10000 x sur une zone d'environ 100 µm² à la surface du rayon, le champ balayé se boursoufle après 10–20 secondes en une ampoule qui finit par éclater: c'est vraisemblablement la même pellicule superficielle qui se soulève.

La paroi est hyaline, anamyloïde, acyanophile et incolore dans le Bleu d'alcian. Elle est colorée après ébullition dans le Bleu trypan, tandis que la pellicule superficielle reste incolore. Elle se colore rapidement à 20°C dans le Bleu de toluidine (coloration orthochromatique), la Pyronine et le Fuchsibleu Waridel (rose puis violet), et plus lentement dans le Chlorazol.

La surface du rayon paraît lisse ou parfois à peine striée au MP à fond clair. Au MEB, elle s'avère striée de *cannelures* parallèles et distantes de 0,35 µm (Fig. 1b). Ces sillons s'estompent à la base du rayon et forment des hélices directes dont la tangente fait avec une parallèle à l'axe du rayon un angle de 17,8° (Fig. 4b).

Voilà pour la plupart des poils. Mais chez tous les spécimens que j'ai vus (même les plus purs, de la région méditerranéenne), quelques poils montrent au MP de petites ellipses réfringentes sans épaisseur qui restent visibles sur les ampoules de la pellicule superficielle (Fig. 1c). Le MEB montre qu'il s'agit de verrues minces (Fig. 4b): elles interrompent régulièrement les hélices de cannelures, elles sont parallèles à l'axe du rayon, longues de 1,7 µm, larges de 0,5 µm et épaisses de moins de 0,2 µm. Et surtout, elles ressemblent singulièrement aux verrues que nous allons découvrir chez *Q. petraea* Liebl. Chez le spécimen du Jura méridional, presque tous les poils ont cette *ornementation mixte* (Tabl. 1, No. 5 et Fig. 4b).

Je n'ai trouvé l'ensemble des caractères typiques que chez des spécimens de la région méditerranéenne (Tabl. 1, No. 1–4). Le No. 5 (Tabl. 1) est le *Q. pubescens* Willd. le plus pur que j'ai eu l'occasion de voir dans le Jura: Or il est déjà marginal dans l'espèce, puisque ses poils présentent une verrucosité et une certaine résistance aux colorants qui rappellent *Q. petraea* Liebl. Donc *Q. pubescens* Willd. n'existe probablement pas à l'état pur dans le Jura central.

3.2. *Quercus petraea* Liebl.

La nervure médiane et les latérales sont glabres.

Cependant chez tous les spécimens observés, à part celui de Clarmont (Tabl. 1, No. 8), on trouve à l'aisselle des nervures latérales des touffes plus ou moins réduites de longs poils dont voici les caractères moyens (qui ne figurent pas au Tabl. 1): 4,0 rayons dressés sur l'épiderme, soudés à la base sur 28 µm, longs de 360 µm, épais de 15 µm à mi-longueur. Leur paroi est bistratifiée avec en plus une fine pellicule superficielle. Elle se colore peu dans les cinq réactifs qui colorent massivement les poils de *Q. pubescens* Willd. Les rayons sont ornés de verrues elliptiques longitudinales longues de 2,3 µm, larges de 0,8 µm, et d'épaisseur variable d'un poil à l'autre dans la même touffe (Fig. 4c). De tels poils sont étonnamment intermédiaires entre ceux de *Q. pubescens* Willd. et ceux du limbe de *Q. petraea* Liebl.

Le limbe porte 104 poils tecteurs aux 4 mm². Ces poils sont faciles à détacher mais non caducs: à l'automne, quand les vents ont secoué les frondaisons pendant des mois, on trouve sur le même arbre des feuilles munies de leur pilosité intacte et des feuilles presque glabres et marquées de nombreuses traces d'usure; au printemps la pilosité est homogène dans la couronne.

Figures des deux pages suivantes

MEB: microscopie électronique à balayage.

MP: microscopie photonique à fond clair.

1 *Quercus pubescens* Willd.

a 300 x, MEB.

Face inférieure du limbe, stomates, poils tecteurs en buissons et poils glanduleux paucicellulaires (collapsés).

b 7500 x, MEB.

Ornementation du rayon: cannelures hélicoïdales.

c 510 x, MP.

Paroi épaisse homogène, pellicule superficielle boursouflée en ampoules après ébullition dans L4T, et petites ellipses réfringentes superficielles.

d 430 x, MP.

Suture basale, oblitération des lumières cellulaires.

2 *Quercus petraea* Liebl.

a 300 x, MEB.

Face inférieure du limbe, stomates, poils tecteurs étoilés et poils glanduleux paucicellulaires (collapsés).

b 9000 x, MEB.

Ornementation du rayon: verrues.

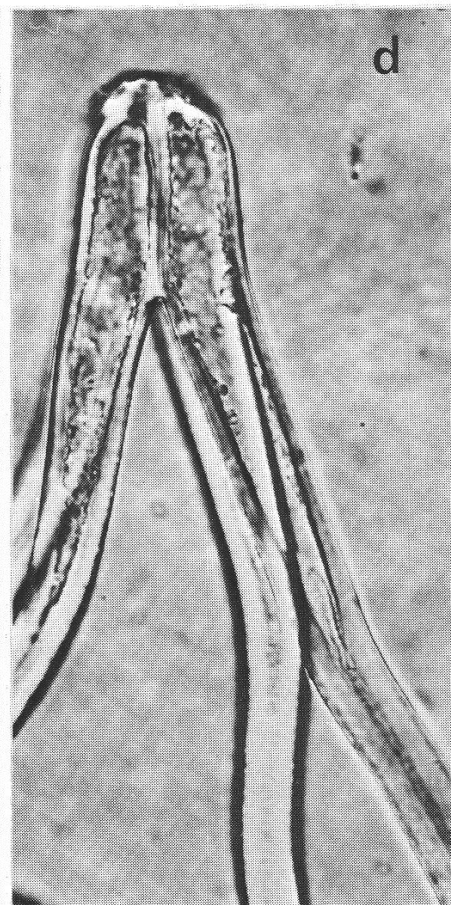
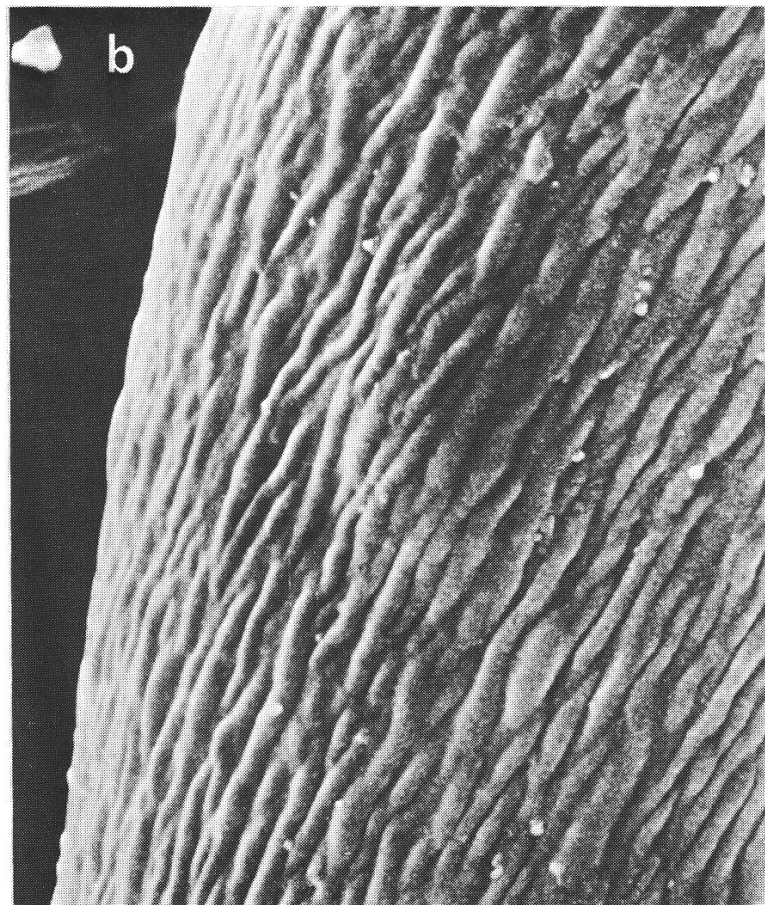
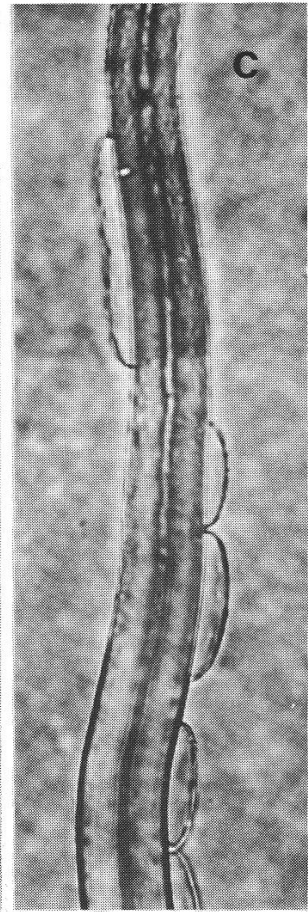
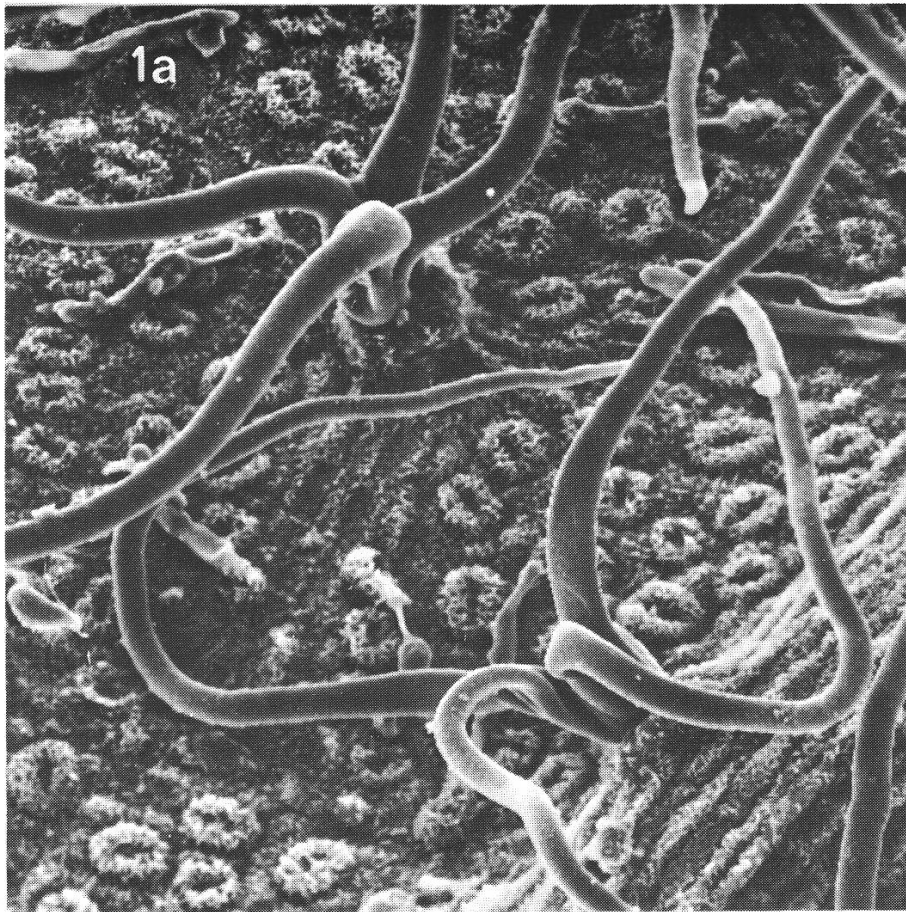
c 430 x, MP.

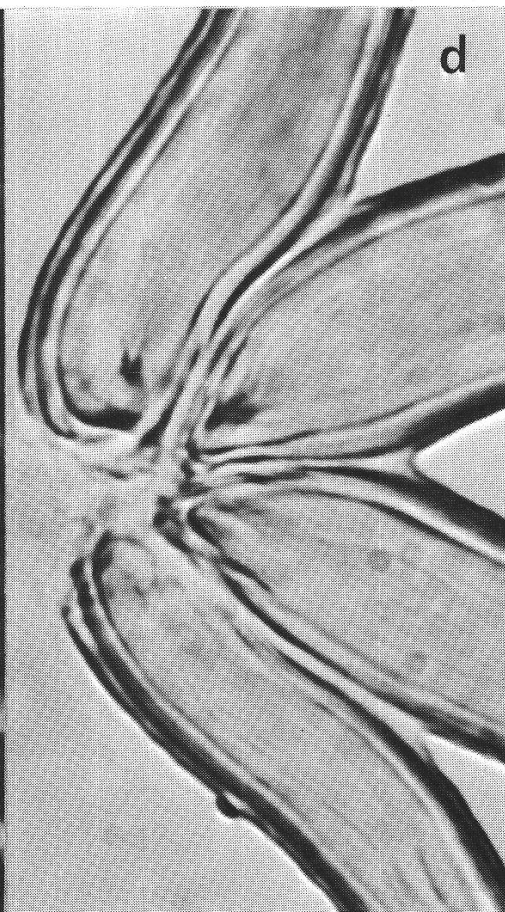
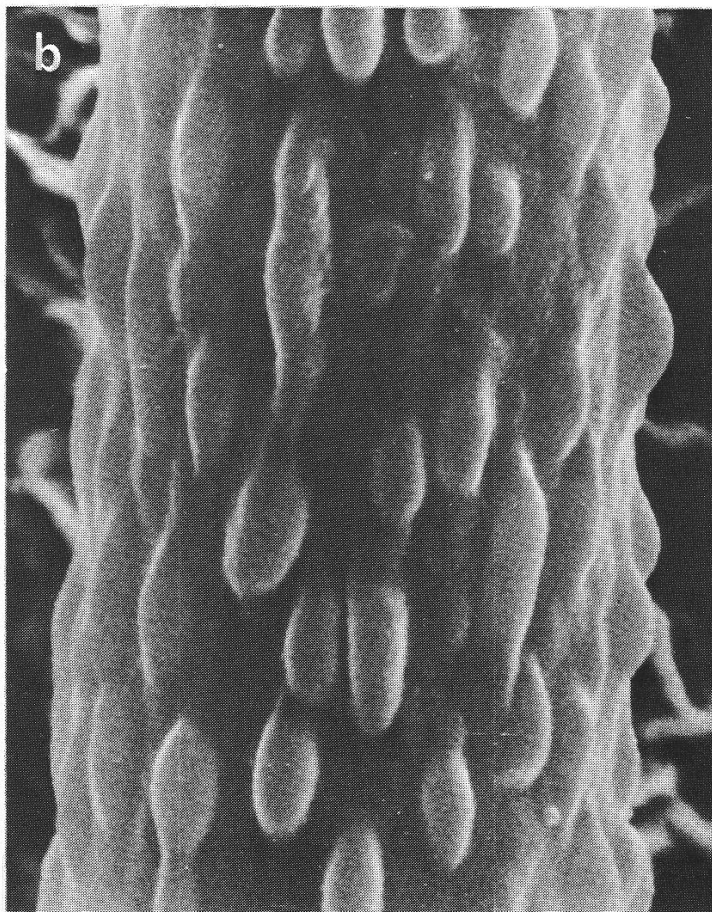
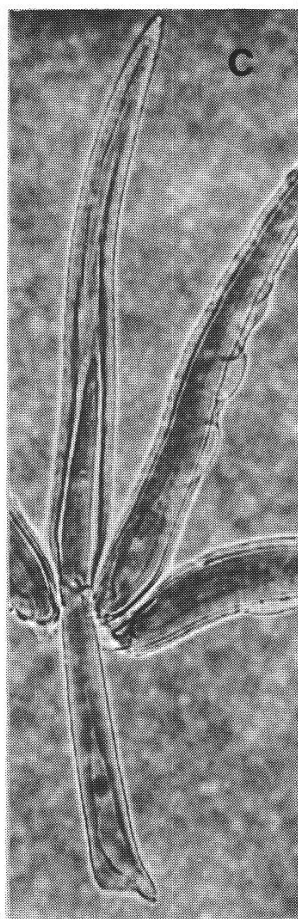
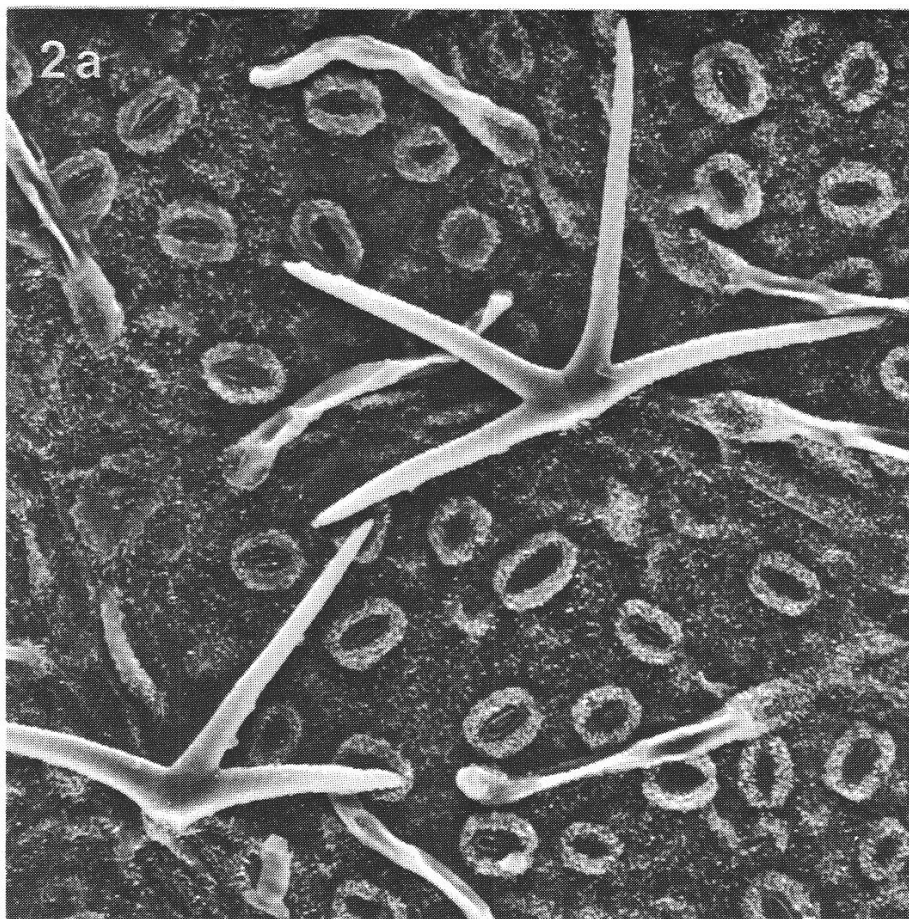
Les deux rayons de droite: couche superficielle A boursouflée après ébullition dans Melzer.

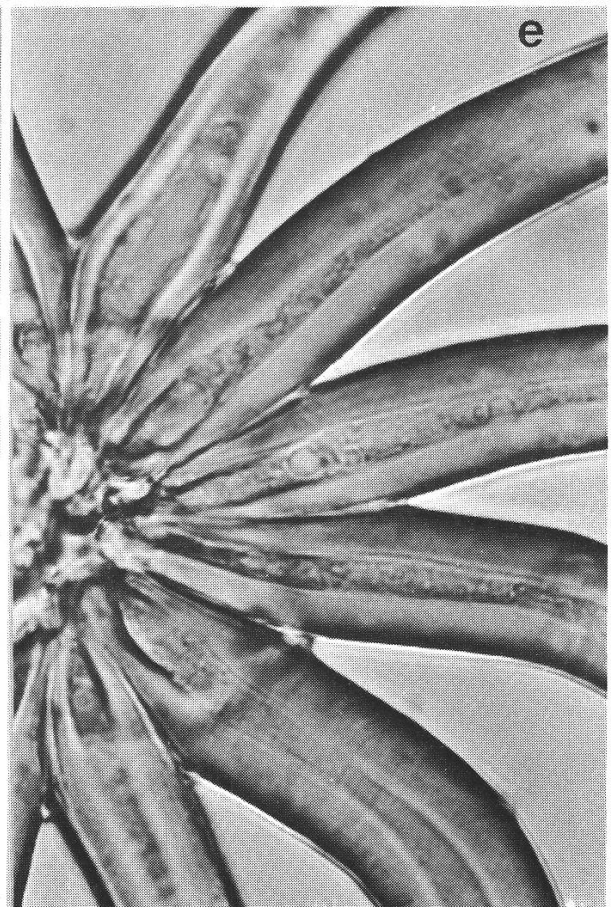
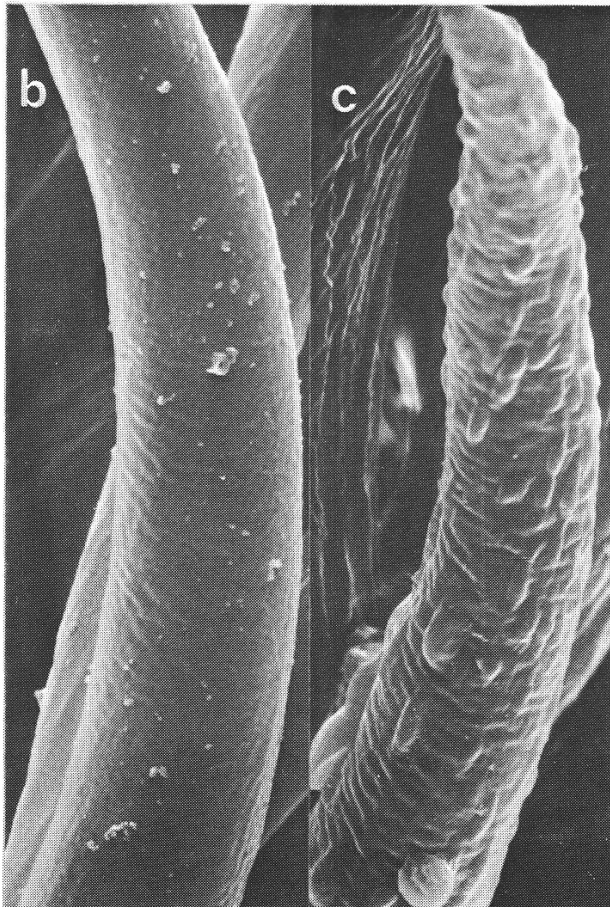
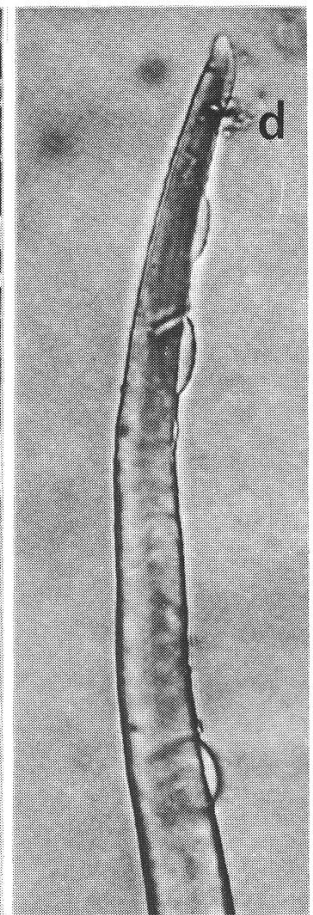
Le rayon central: couche interne C oblitérant la lumière cellulaire (en bas) et accidentellement dégainée de la couche moyenne B (en haut).

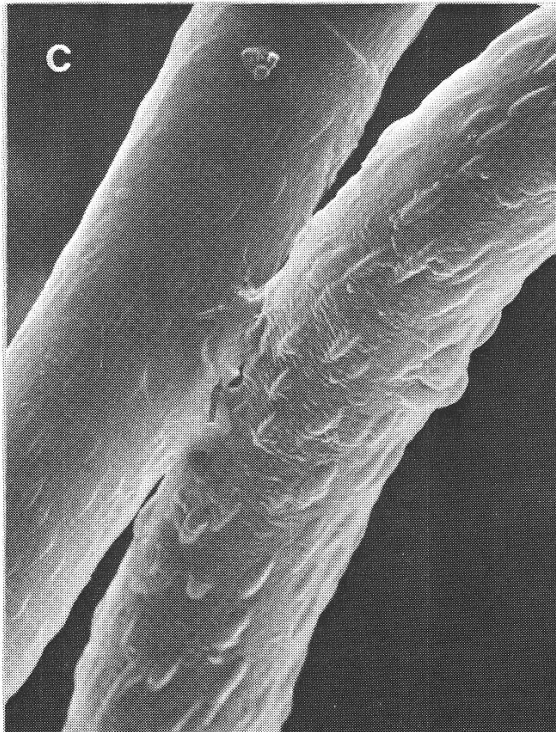
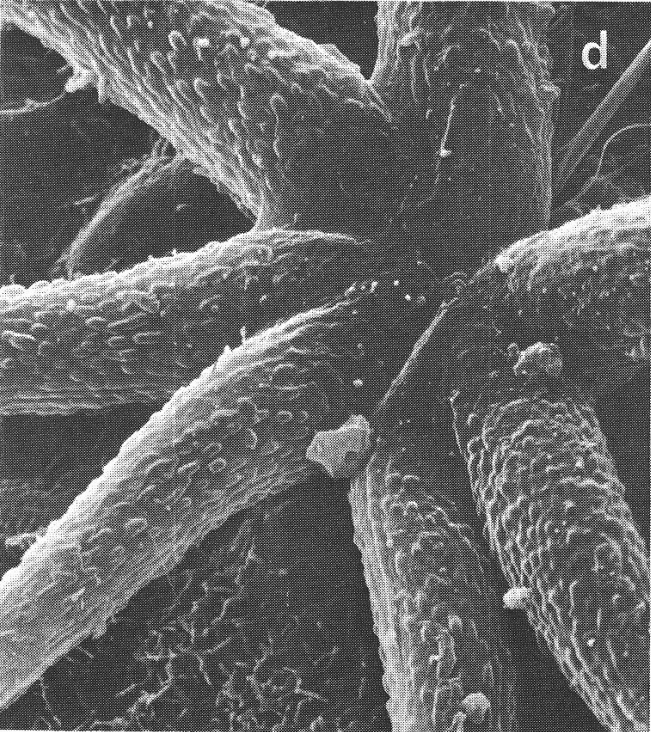
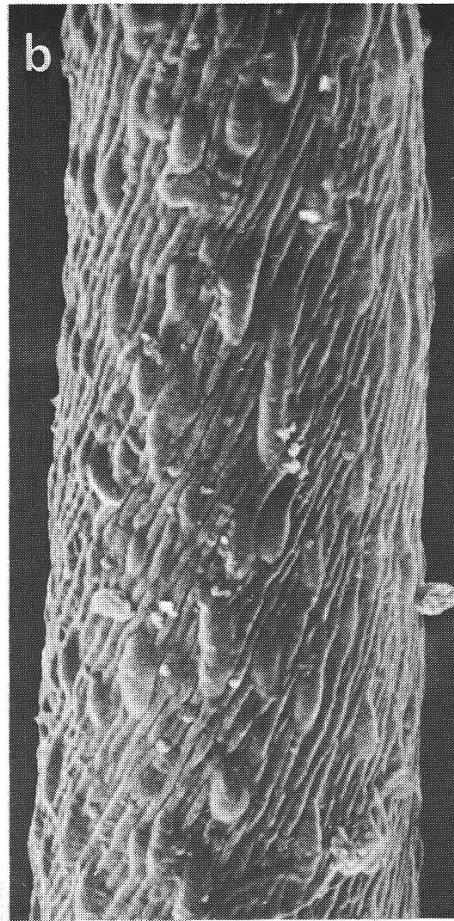
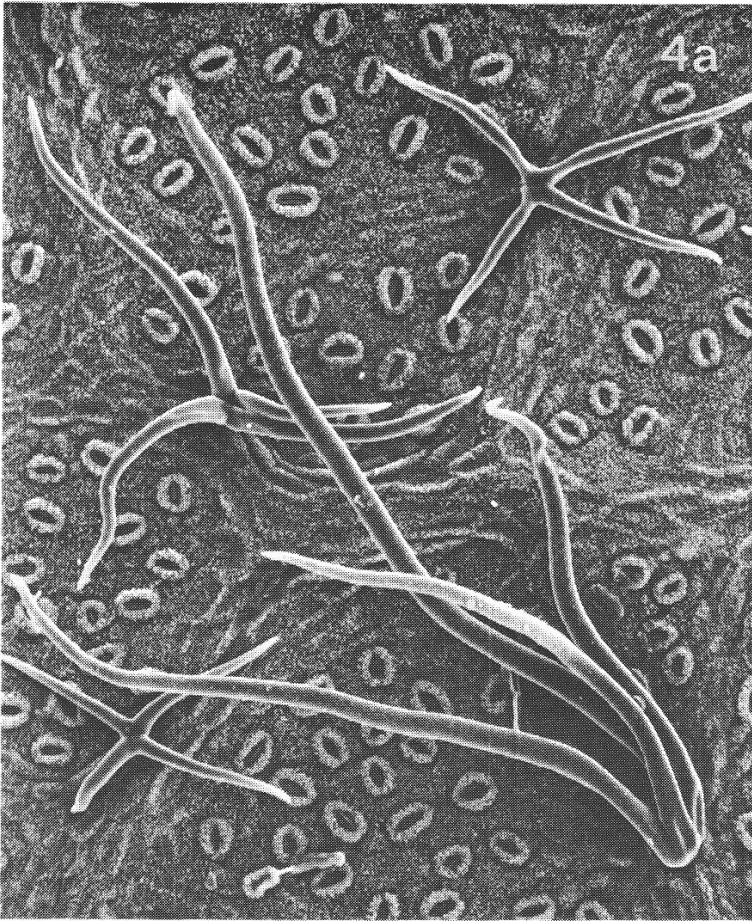
d 1550 x, MP.

Trois sutures basales symétriques, trois couches pariétales contrastées dans le Melzer, l'externe A formant les verrues (juste visibles en coupe optique sur le rayon supérieur).









Figures des deux pages précédentes

3 *Quercus cerris* L.

- a 300 x, MEB.
Poils tecteurs en polypes masquant la face inférieure du limbe et poils glanduleux paucicellulaires serrés entre les poils tecteurs (collapsés; cf. au milieu en haut).
- b 2250 x, MEB.
Poil normal à rayons lisses.
- c 2250 x, MEB.
Poil exceptionnel à verrues de type *petraea*.
- d 790 x, MP.
Pellicule superficielle boursouflée en ampoules après ébullition dans L4T.
- e 1030 x, MP.
Sutures basales rayonnantes, paroi épaisse homogène.

4 *Formes intermédiaires*

- a 150 x, MEB.
Quercus × *streimii* Heuffel, Jura suisse (No. 12, Tabl. 1). Face inférieure du limbe, pilosité hétéromorphe: poils rappelant *Q. petraea* Liebl. (inférieur gauche et supérieur droit) et *Q. pubescens* Willd. (inférieur droit), et poils intermédiaires (supérieur gauche).
- b 3750 x, MEB.
Quercus pubescens s.l., Jura méridional (No. 5, Tabl. 1). Rayon d'un poil en buisson à ornementation mixte: verrues (*petraea*) sur cannelures (*pubescens*).
- c 1800 x, MEB.
Quercus petraea Liebl., Jura vaudois.
Sur la nervure médiane, deux poils en buissons voisins dont les rayons présentent une verrucosité différente.
- d 1200 x, MEB.
Quercus „*cerris* × *petraea* × *robur*“ de Thiébaud (1953), Jura biennois (No. 15, Tabl. 1).
Poil dont le nombre de rayons rappelle *Quercus cerris* L. mais dont les verrues sont typiques de *Q. petraea* Liebl.

Le poil compte 3,5 rayons droits appliqués à la surface du limbe, d'où le nom communément utilisé de *poil étoilé* (Fig. 2a). La suture basale moyenne est de $15\ \mu\text{m}$, mais le poil typique a une symétrie bilatérale (Fig. 2a, 2c, 2d): Ses quatre rayons divergent dans le même demi-cercle et sont liés à la base par trois sutures, une médiane, et deux latérales qui sont 1,4 fois plus longues que la médiane.

Le rayon est une cellule longue de $114\ \mu\text{m}$. Son diamètre est de $9,8\ \mu\text{m}$ à mi-longueur et sa lumière s'oblitére avant l'apex (Fig. 2c).

La paroi du rayon, épaisse de $4,2\ \mu\text{m}$ à mi-longueur, est tristratifiée au MP (Fig. 2d): Les deux couches internes forment le gros de la paroi, l'interne C étant 1,4 fois plus épaisse que la moyenne B au tiers inférieur du rayon. La couche externe A n'occupe que $0,6\ \mu\text{m}$ en moyenne, et elle se décolle en formant des ampoules après ébullition dans le Bleu trypan (Fig. 2c), comme la pellicule superficielle de *Q. pubescens* Willd.

La paroi est hyaline, anamyloïde, acyanophile et incolore dans le Bleu d'alcan. Elle reste incolore après ébullition dans le Bleu trypan. Elle reste incolore à 20°C dans le Bleu de toluidine, la Pyronine, le Fuchsibleu et le Chlorazol, sauf autour des blessures qui auraient entamé la couche A. Si on tronque un rayon, ces réactifs colorent le voisinage de la tranche. Si on abrase toute la couche A (cf. Chap. 2), les couches B et C se colorent rapidement, à 20°C . Enfin, chez un spécimen où la couche A était déjà décollée sur de nombreux poils dans l'herbier, les 5 derniers colorants ont pénétré exceptionnellement (Tabl. 1, No. 9). Il semble donc que ce soit la couche A qui barre le passage à certains colorants. Après ébullition dans les 4 derniers réactifs, les couches B et C prennent les mêmes couleurs que la paroi de *Q. pubescens* Willd., tandis que la couche A se distingue: Elle reste incolore dans le Bleu de toluidine et la Pyronine, prend la même couleur que B et C dans le Chlorazol et devient rose dans le Fuchsibleu où B et C sont violettes.

Le rayon est orné de *verrues* elliptiques réfringentes. Ces verrues sont formées par la couche A et on voit leur épaisseur sur le profil du rayon au MP, en coupe optique (Fig. 2d). Elles sont parallèles à l'axe du rayon, longues de $1,7\ \mu\text{m}$, larges de $0,8\ \mu\text{m}$ et épaisses de $0,40\ \mu\text{m}$ (Fig. 2b).

Ces caractères se trouvent réunis sur de nombreux chênes de toutes les grandes régions européennes (cf. Tabl. 1, No. 6–10).

3.3. *Quercus robur* L.

Les poils tecteurs sont absents.

Le caractère est réalisé chez de nombreux spécimens de toutes les grandes régions européennes, y compris la Russie occidentale, où l'espèce est considérée comme isolée de *Q. pubescens* Willd. et *Q. petraea* Liebl. (Meusel 1943, Jalas et Suominen 1976).

A ce propos, sur 8 spécimens étiquetés *Q. robur* L. au Musée de l'Institut de Botanique de l'Académie des Sciences de l'URSS à Leningrad, et provenant de la région de Gorki-Kirov-Kazan, 7 portaient des poils étoilés verruqueux très typiques de *Q. petraea* Liebl. et des poils en buissons rappelant ceux de *Q. pubescens* Willd.

le long des nervures. Donc, bien que *Q. petraea* Liebl. et *Q. pubescens* Willd. ne vivent pas dans la plaine russe, certains de leurs caractères les plus typiques y existent sur des chênes qui sont par ailleurs proches de *Q. robur* L.

3.4. *Quercus cerris* L.

La nervure médiane et les latérales sont glabres.

Mais à l'aisselle des nervures latérales, des touffes de longs poils dressés en bouquets de rayons flexueux rappellent la pilosité de *Q. pubescens* Willd., comme chez les spécimens de *Q. petraea* Liebl. (cf. Chap. 3.2.).

Le limbe porte 260 poils tecteurs aux 4 mm². Ces poils sont fortement fixés et leurs rayons se chevauchent au point de masquer complètement l'épiderme.

Le poil compte 9 rayons flexueux grossièrement parallèles à la surface du limbe et disposés autour du centre selon une symétrie axiale. Je propose le terme de *poil en polype* (Fig. 3a). Les sutures sont de 16 µm (Fig. 3e) et ne permettent pas de distinguer des paires de rayons comme chez *Q. petraea* Liebl. (cf. Fig. 2d).

Le rayon est une cellule de 100 µm de long. Son diamètre est de 11 µm à mi-longueur et sa lumière s'atténue vers l'apex.

La paroi du rayon est épaisse de 3,8 µm à mi-longueur. Elle est homogène en MP (Fig. 3e). Après ébullition dans le Bleu trypan, une fine pellicule superficielle se décolle par endroits en formant des ampoules, comme chez *Q. pubescens* Willd. et *Q. petraea* Liebl. Elle paraît plus épaisse que celle de *Q. pubescens* Willd., mais on ne peut pas la mesurer au MP.

La paroi est hyaline, anamyloïde, acyanophile et incolore dans le Bleu d'alcan. Le Bleu trypan ne colore que quelques poils après ébullition. Les 4 derniers colorants pénètrent régulièrement dans une minorité de poils, à 20°C. Après ébullition ils donnent à la paroi les mêmes couleurs qu'à celle de *Q. pubescens* Willd.

La surface du rayon est *lisse* (Fig. 3b).

Quelques rares poils sont ornés de verrues semblables à celles de *Q. petraea* Liebl., mais plus minces (Fig. 3c, et Tabl. 1, No. 11).

3.5. *Propriétés générales des taxa intermédiaires*

De nombreux spécimens intermédiaires ont été examinés, dont trois seulement figurent au Tableau 1 (No. 12–14). La pilosité de tous ces spécimens présente trois propriétés générales:

Elle est *intermédiaire*: Pour chaque caractère différentiel, la valeur moyenne calculée sur plusieurs poils se situe entre les valeurs typiques des espèces parentales.

Par exemple, la longueur moyenne des rayons du No. 12 (*Q. × streimii* Heuffel) calculée sur 20 rayons est de 275 µm: entre la valeur de *Q. petraea* (114 µm) et celle de *Q. pubescens* (630 µm).

Elle est *hétéromorphe*: Sous la même parcelle de limbe, on trouve des poils rappelant une espèce parentale, des poils rappelant l'autre espèce parentale, et des poils intermédiaires. Ceux-ci sont parfois eux-mêmes hétéromorphes, groupant des rayons très différents.

Cet hétéromorphisme frappe l'oeil (Fig. 4a et sa légende) et se lit aussi dans les mesures: La variance de chaque caractère différentiel est plus grande dans le spécimen intermédiaire que chez les espèces parentales.

Pour reprendre le même exemple, l'écart-type de la longueur des rayons chez le No. 12 (188 μm) équivaut aux 65% de la valeur moyenne (275 μm), alors qu'il plafonne à 28% chez *Q. pubescens* (No. 1, 4) et à 16% chez *Q. petraea* (No. 8).

Elle est *isotrope*: Le mélange de poils variés est semblable sous toutes les plages de limbe d'un individu, sauf:

1. les rubans de 1–2 mm de large qui encadrent la nervure médiane et les latérales.
2. le ruban d'environ 1 mm qui borde la marge de la feuille.
3. les feuilles abrasées par l'action du vent dans les frondaisons.
4. les feuilles des jeunes gourmands.

3.6. *Taxa intermédiaires avec une espèce glabre*

Comment sont les poils d'un taxon intermédiaire entre deux espèces à pilosité différenciée et une troisième espèce glabre?

Le No. 13 (Tabl. 1), comme bien d'autres spécimens de *Q. X helvetica* Thellung, en donne une idée. La tendance vers *Q. robur* L., l'espèce glabre, touche trois des caractères étudiés:

1. La fréquence des poils tecteurs est réduite.
2. Le nombre de rayons par poil est réduit.
7. La paroi est amincie.

Les autres caractères considérés sont intermédiaires entre *Q. pubescens* Willd. et *Q. petraea* Liebl.

3.7. *Le problème Cerris*

Chez le spécimen le plus intéressant de Thiébaud (Tabl. 1, No. 15, du Jura biennois), deux caractères rappellent *Q. cerris* L.:

2. Le nombre moyen de rayons par poil est de 5,2 et beaucoup de poils ont 8 rayons.
4. Les sutures basales ne permettent pas souvent de décomposer les poils à 8 rayons en paires de rayons. Ces poils ont le plus souvent une symétrie axiale, comme ceux de *Q. cerris* L. (cf. Chap. 3.4.).

Sinon on pourrait interpréter un poil à 8 rayons comme 2 poils à 4 rayons soudés dos à dos, comme on en trouve exceptionnellement chez *Q. petraea* Liebl.

Tous les autres caractères sont proches de *Q. petraea* Liebl. Entre autres, la paroi des rayons est tristratifiée et très verruqueuse (Fig. 4d).

Ces faits indiquent seulement qu'il ne faut pas encore clore le débat sur la représentation de *Q. cerris* L. dans les chênes du Jura suisse.

4. Conclusions

Chez les trois espèces pourvues de poils, le *poil tecteur* compte plusieurs *rayons* unicellulaires soudés à la base.

La *paroi* du rayon, très épaisse, comporte deux parties:

1. La *zone interne*, qui forme au moins les 9/10 de l'épaisseur (= B + C chez *Q. petraea* Liebl.), est hyaline, anamyloïde, acyanophile, incolore dans le Bleu d'alcan, mais fixe (au moins après ébullition) le Bleu trypan, le Bleu de toluidine, la Pyronine, le Fuchsigleu et le Chlorazol.

2. La *pellicule superficielle* de *Q. pubescens* Willd. et *Q. cerris* L. est vraisemblablement homologue de la couche A de *Q. petraea* Liebl. Elle n'a pas les mêmes affinités pour les colorants que la zone interne. Elle empêche probablement le passage de certains réactifs qui sans elle pénétreraient dans la zone interne. Cet effet de barrage serait proportionnel à l'épaisseur de la couche superficielle (cf. *Q. petraea* Liebl.).

Les poils fournissent d'excellents *caractères différentiels* des quatre espèces, par leur abondance et leur morphologie générale, et par l'épaisseur et l'ornementation de la couche externe des parois: cannelée chez *Q. pubescens* Willd., verruqueuse chez *Q. petraea* Liebl. et lisse chez *Q. cerris* L.

Chez la plupart des spécimens d'une espèce, quelques poils présentent des caractères d'une autre espèce: Nous avons vu les verrues minces qui rappellent *Q. petraea* Liebl. sur quelques poils des *Q. pubescens* Willd. et du *Q. cerris* L. (Fig. 4b, 3c). Nous avons décrit aussi les touffes de poils en buissons qui rappellent *Q. pubescens* Willd. à l'aisselle des nervures latérales chez *Q. petraea* Liebl. et *Q. cerris* L. (Fig. 4c).

Or la persistance de *caractères résiduels* d'une espèce dans une autre espèce est l'un des indices de l'*hybridation introgressive* (Anderson 1949). Toutefois c'est un indice nécessaire mais non suffisant.

Enfin, chez les *taxa intermédiaires* entre deux ou trois de nos espèces, la pilosité confirme la position intermédiaire des spécimens.

Mais en même temps, son *hétéromorphisme* évoque les espèces parentales, puisqu'on trouve sous le même limbe des poils rappelant une espèce, des poils rappelant l'autre, et des intermédiaires variés.

5. Résumé

Les poils de la face inférieure des feuilles fournissent de nouveaux caractères différentiels pour les quatre espèces de chênes du Jura. Chez les taxa intermédiaires que l'on considère comme des hybrides, la pilosité est hétéromorphe et intermédiaire entre les espèces parentales.

Zusammenfassung

Die Haare der vier Eichenarten des Juras (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Q. robur* und *Q. cerris*).

Die Haare der Blattunterseite liefern neue Differenzierungsmerkmale für die vier Eichenarten des Juras. Bei den Übergangstaxa, die als Hybriden betrachtet werden, sind die Haare heteromorph und intermediär zwischen den Elternarten.

Summary

The hairs of the four Oak species from the Jura mountains (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. cerris*).

The hairs on the lower side of the leaves furnish new differential characters for the four species of Oaks in the Jura. In intermediate taxa generally considered as hybrids, the hairs are heteromorphous and intermediate between those of the parental species.

Monsieur le Prof. P. Villaret, de l'Université de Lausanne, dirige la thèse dont ce travail est une étape. Monsieur le Prof. H. Cléménçon m'a conseillé pour le choix des réactifs colorés et a corrigé les traductions du résumé. Monsieur O. Reymond et Messieurs les Collaborateurs du Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne m'ont orienté dans l'utilisation du MEB. Monsieur B. Weber m'a aidé pour la photographie en MP. Monsieur O. Gaeng a développé les copies photographiques publiées.

Que toutes ces personnes soient remerciées.

Bibliographie

- Anderson E. 1949. Introgressive Hybridization. Wiley, New York.
- Ascherson P. et Graebner P. 1908–1913. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Engelmann, Leipzig.
- Becherer A. 1956. Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora in den Jahren 1954–1955. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 66.
- Camus A. 1938–1939. Les Chênes. Lechevalier, Paris.
- Carlisle A. et Brown A.H.F. 1964. The Assessment of the Taxonomic Status of Mixed Oak Populations. *Watsonia*, 6.
- Cléménçon H. 1972. Zwei verbesserte Präparierlösungen für die mikroskopische Untersuchung von Pilzen. *Zeitschr. für Pilzkunde*, 38.
- Cousens J.E. 1962. Notes on the status of sessile and pedunculate Oaks in Scotland and their identification. *Scot. For.*, 16.
- 1963. Variation of some diagnostic characters of the sessile and pedunculate Oaks and their hybrids in Scotland. *Watsonia*, 5.
- 1964. The status of the pedunculate and sessile Oaks in Britain. *Watsonia*, 6.
- Jalas J. et Suominen J. 1976. Atlas Florae Europaeae. 3. *Salicaceae to Balanophoraceae*. Suomalaisen Kirjallisuuden Kirjapaino Oy, Helsinki.
- Menitsky G.L. 1966. A contribution to the taxonomy of the Caucasian Roburoid Oaks belonging to the Cycle *Pedunculatae*. 1. *Q. pedunculiflora* C. Koch. *Bot. J. USSR.*, 51.
- Meusel H. 1943. Vergleichende Arealkunde. Bornträger, Berlin-Zehlendorf.
- Schwarz O. 1937. Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. Feddes Repertorium spec. nov. regni veg.
- Thiébaud M. 1953. Répartition des espèces du genre *Quercus*, plus spécialement de *Q. cerris*, dans la région biennoise. *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, 76.
- 1954. Nouvelle contribution à l'étude des chênes de la région biennoise. *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, 77.
- Wigston D.L. 1975. The distribution of *Q. robur* L., *Q. petraea* Liebl. and their hybrids in south-western England, 1. *Watsonia*, 10.

Pascal Kissling
Musée Botanique Cantonal
Avenue de Cour 14 bis
CH-1007 Lausanne