Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 103 (1993)
Heft: 1

Artikel: Heteroindumentum : des poils de taxons différents sur la même plante
Autor: Kissling, Pascal
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-71330

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: 11.07.2025

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

Bot Helv 103: 83–99

0253-1453/93/010083-17 $ 1.50 + 0.20/0
© 1993 Birkhäuser Verlag, Basel

Heteroindumentum: Des poils de taxons différents sur la même plante

Pascal Kissling
Les Combremonts 6, CH-1510 Moudon, Suisse

Manuscrit accepté le 5 Aévrier, 1993

Abstract

Kissling P. 1993. *Heteroindumentum*: trichomes of different taxons on the same plant. Bot. Helv. 103: 83–99.

In the complexes *Quercus pubescens-petraea* and *Onosma taurica-arenaria*, intermediate individuals have a heteromorphic indument: the population of the nonglandular trichomes of the same leaf shows a segregation and a correlation of the specific characters. This phenomenon has been pointed out in other groups of dicotyledons but seems neglected. It would offer an avenue for research on genetic control of differentiation and could stimulate thought about a taxonomy of characters rather than of individuals.

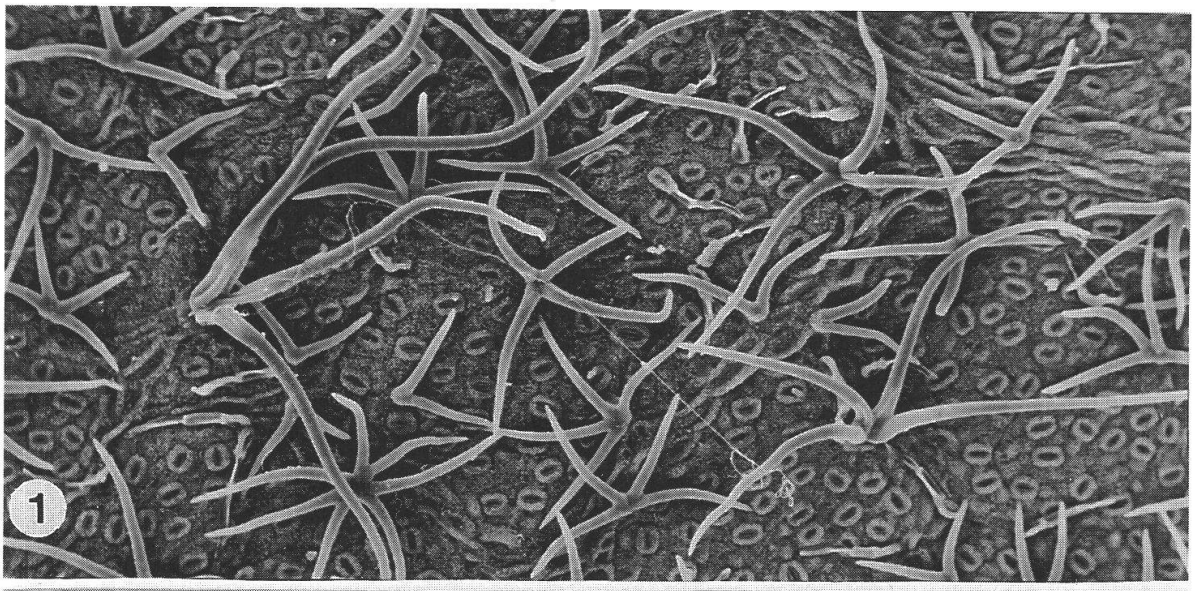
Key words: trichome – heteromorphism – hybridization – differentiation – *Quercus* – Onosma

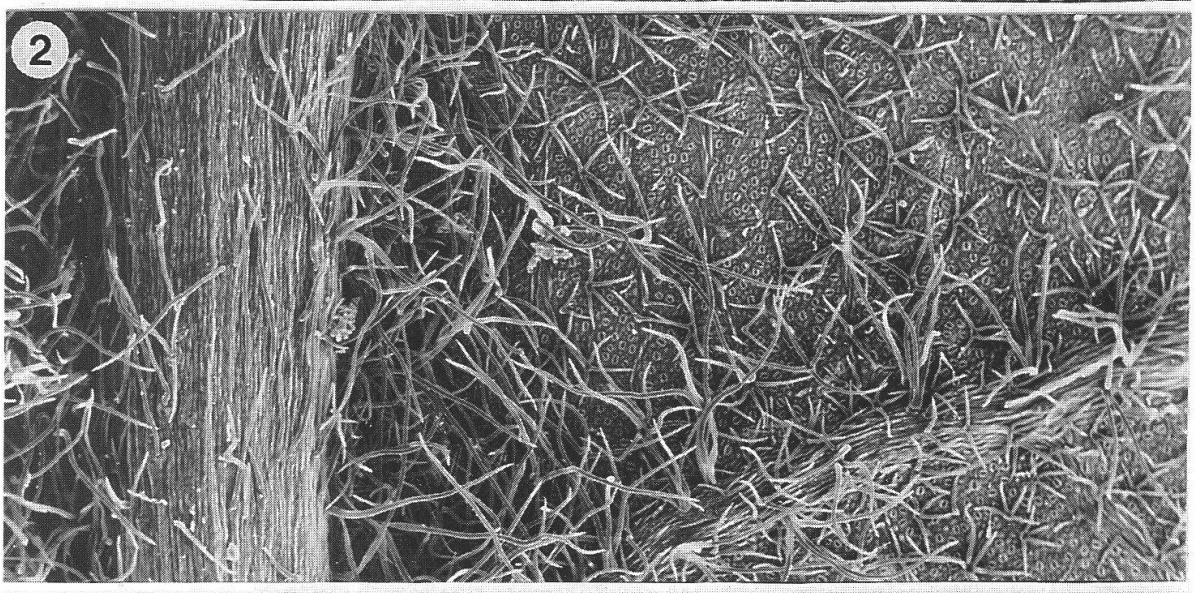
Introduction

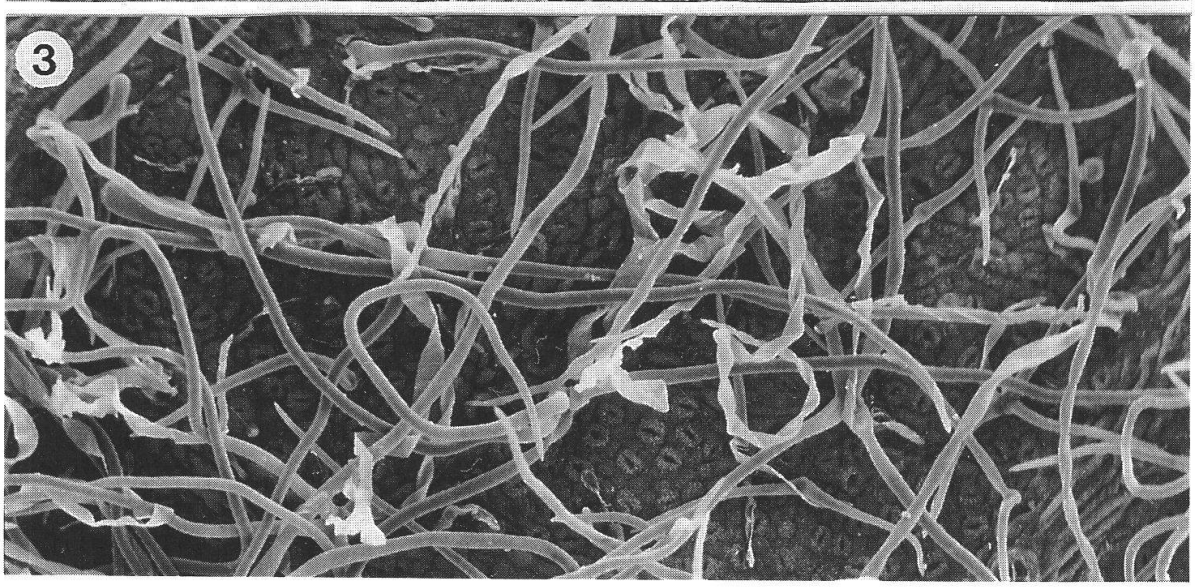
Amis botanistes, la figure 1 ne vous surprend-elle pas? L'école nous enseigne que toutes les cellules issues d'un zygote possèdent le même bagage génétique (Tobler 1972, p. 4–8). La seule variation fréquente est l'amplification du DNA qui accompagne souvent la différenciation tissulaire (Evans et van't Hof 1975, Nagl 1985). Alors comment se peut-il que sous une feuille, dans le même millimètre carré, on puisse trouver des poils rappellant ceux d'une espèce classique, des poils typiques d'une autre espèce et des intermédiaires variés?

Le cas des chênes intermédiaires entre *Quercus pubescens* Willd. et *Quercus petraea* Liebl.

La morphologie des poils tecteurs de la face inférieure du limbe compte parmi les meilleurs caractères différentiels de ces deux espèces (Kissling 1977, p. 8–9). Un indument de type *petraea* se rencontre à l'état pur sous le limbe de nombreux chênes médioeuropéens. Les arbres ne présentant que des poils de type *pubescens* sont assez rares et probablement limités à la région méditerranéenne, mais ils existent (ibid., p. 6). On


1


2


3

trouve très souvent un indument hétéromorphe entre les deux espèces. Parmi cinq arbres étudiés, deux sont présentés ici: l'un est plus proche de *Q. petraea* (fig. 1), l'autre de *Q. pubescens* (fig. 3).

Biométrie

Le poil est un faisceau de 2 à 4 rayons unicellulaires. Quatre caractères sont observés à l'écran du microscope électronique á balayage (MEB) pour chaque rayon:
- la longueur;
- une évaluation de l'angle entre la base du rayon et la surface du limbe;
- l'épaisseur des verrues cuticulaires de type *petraea* vers la base du rayon (c'est-à-dire au double de la hauteur des sutures basales):

0 = pas de verrues visibles (Kissling 1977, fig. 3b)

1 = verrues visibles de face, mais trop minces pour apparaître sur le profil du poil (ibid., fig. 4c, rayon de gauche)

2 = verrues visibles de profil, mais d'une épaisseur n'excédant pas le dixième de leur longueur (ibid., fig. 4c, rayon de droite; et aussi 4b)

3 = verrues fortes, d'une épaisseur dépassant le dixième de leur longueur (ibid., fig. 2b; et aussi 4b)

Même observation aux deux tiers de la longueur du rayon, puis totalisation des deux chiffres dans l'indice «verrues» (qui varie donc de 0 à 6);
- évaluation des stries hélicoïdales de type *pubescens* vers la base du rayon (au double de la hauteur des sutures) à des grossissements supérieurs à 1000 ×:

0 = pas de stries (cuticule lisse ou verruqueuse)

1 = stries hélicoïdales faibles, la profondeur des sillons paraissant plus faible que leur écartement

2 = sillons hélicoïdaux profonds (ibid., fig. 1b)

Même observation aux deux tiers de la longueur du rayon, puis totalisation des deux chiffres dans l'indice «cannelures» (de 0 à 4).

Première facette de l'hétéromorphisme: la ségrégation partielle

Sous le limbe des figures 3 et 4, on remarque d'abord la diversité:
- les longs poils dressés, passablement cannelés, peu ou pas verruqueux, rappellent *Q. pubescens*. Au vu de la forte pilosité des rameaux et des pétioles, on n'en est pas surpris: il s'agit d'un arbre où les caractéres de *Q. pubescens* dominent.
- mais il est étonnant d'y découvrir des poils étoilés courts, appliqués sur le limbe, sans cannelures et verruqueux, typiques de *Q. petraea*!
- enfin de nombreux poils peuvent être taxés d'intermédiaires. La ségrégation des caractères n'est donc que partielle.

L'existence de poils intermédiaires entre les pôles de la ségrégation laisse supposer que la morphologie de toute la population de poils relève d'un même groupe de gènes, autrement dit que les poils tecteurs des deux espèces sont homologues. Or *l'homologie est*

Fig. 1 à 3. Induments hétéromorphes de chênes intermédiaires entre *Quercus petraea* et *Q. pubescens*. Face inférieure de la feuille, MEB.
1. *Q. petraea* > *pubescens*, Vaud, Moiry, 675 km, leg. Kissling, 10.VI.1975 (rel. 109, spéc. 10). Limbe, 150 ×. Noter les poils sécréteurs unisériés, petites chaînes des 3–4 cellules collapsées. – 2. Même feuille, nervures primaire et secondaire, 45 ×. – 3. *Q. pubescens* > *petraea*, Bouches-du-Rhône, La Sainte Baume, leg. Kissling, 17.X.1974 (rel. 322, spéc. 6). Limbe, 150 ×.

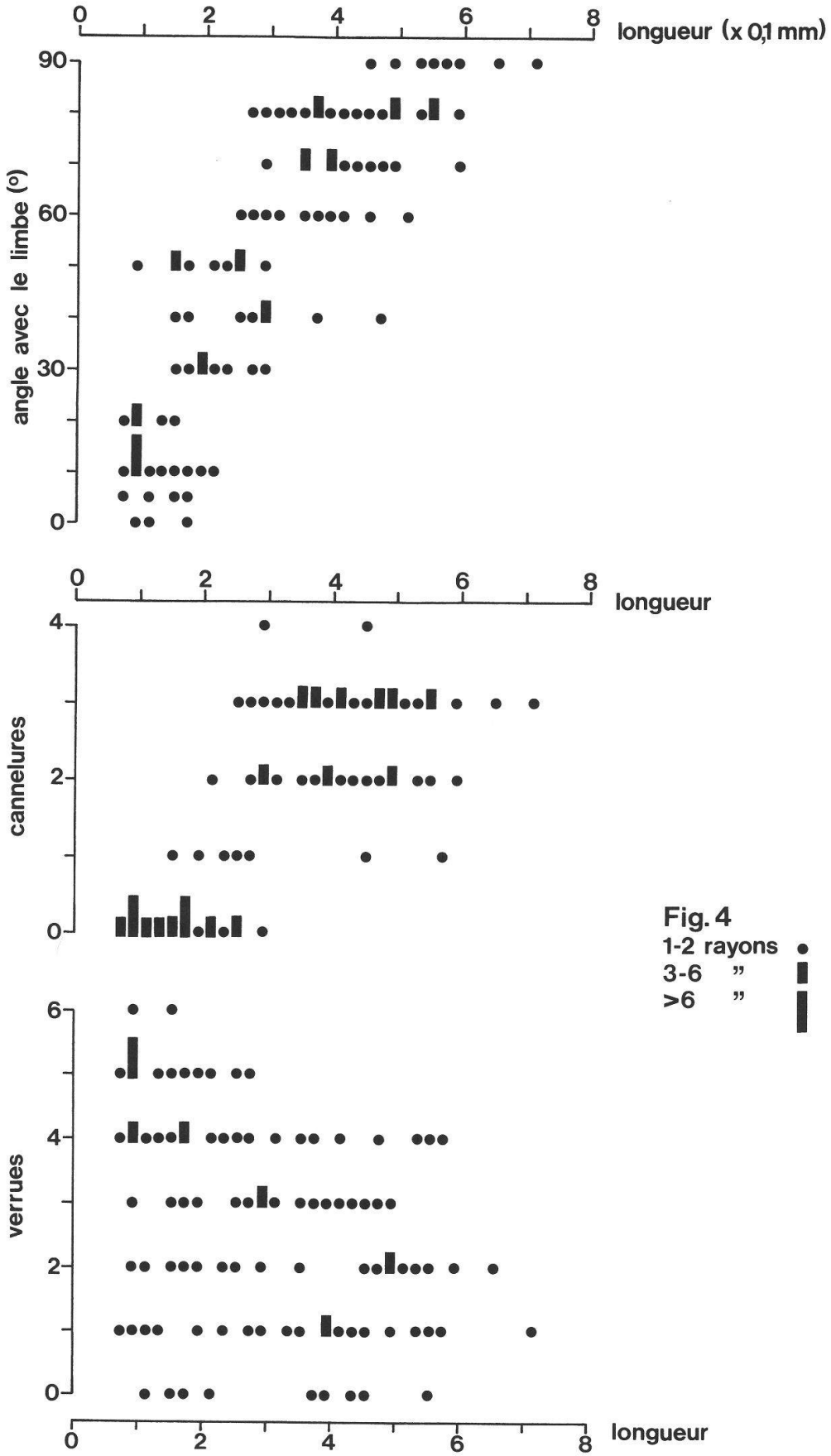
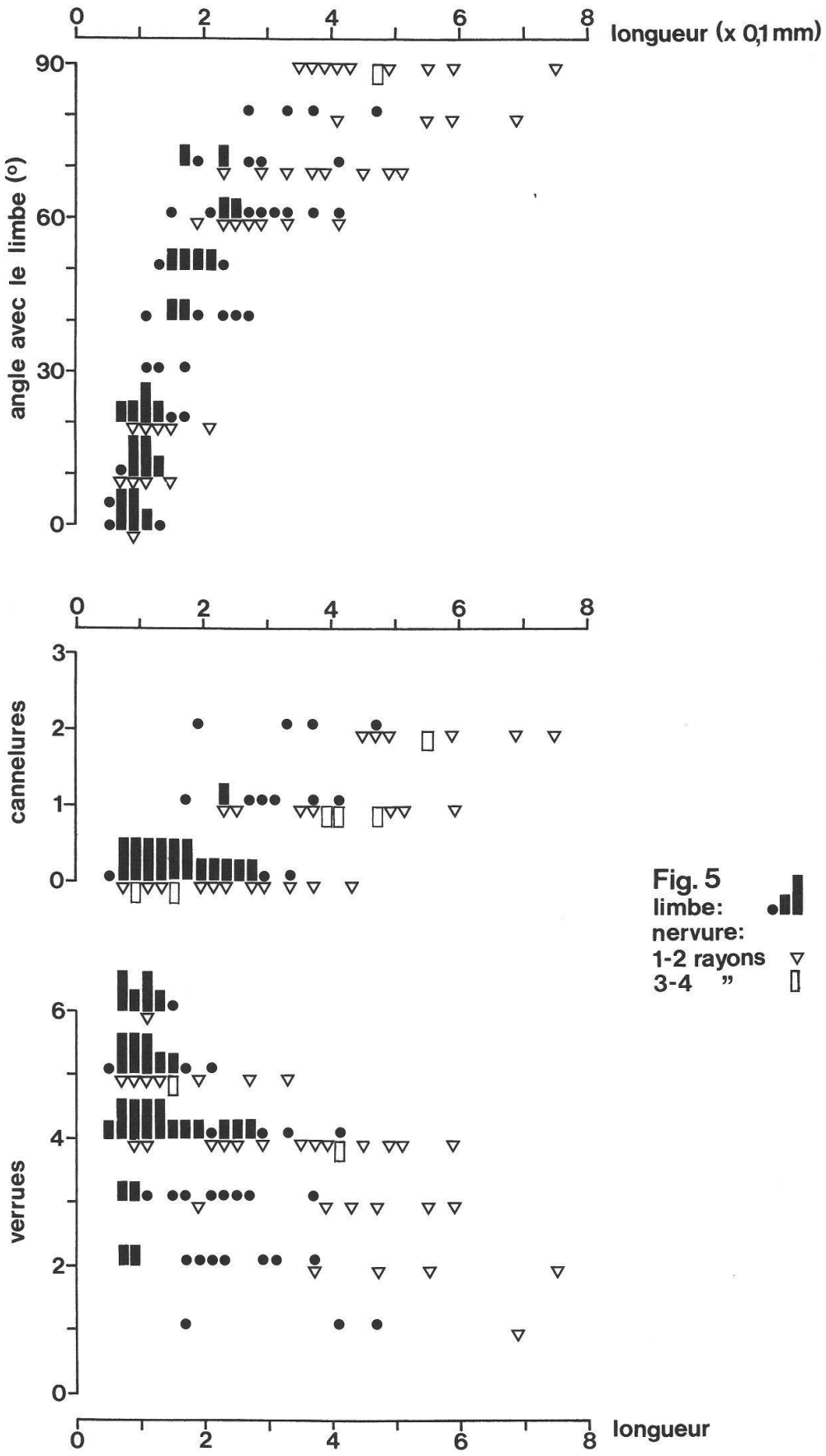

0
2
4
6
8
longueur (x 0,1 mm)
90
60
30
0
angle avec le limbe (°)
longueur
4
2
0
cannelures
6
4
2
0
verrues
longueur
1-2 rayons
3-6 "
>6 "

Fig. 4


longueur (x 0,1 mm)
angle avec le limbe (°)
cannelures
verrues
longueur
Fig. 5
limbe:
nervure:
1-2 rayons
3-4 "

une condition de l'hétéromorphisme: ce dernier terme désigne une variation qui dépasse l'oscillation normale autour d'une moyenne, entre des organes homologues chez un même individu (par exemple Trapp 1988, Tucker 1988).

Il n'y a pas lieu de s'étonner de la juxtaposition fréquente de poils tecteurs et de sécréteurs (par exemple fig. 1) car ils ne sont pas homologues. Toutefois en découvrant des poils mixtes (tecteurs-sécréteurs), Goodspeed (1954, fig. 25 e–h), Seithe (1979, fig. 23.2.32 et 23.4.106–108) et Werker et al. (1985, fig. 4 ghj) ont relativisé cette dichotomie. D'autre part il est fréquent qu'une espèce porte deux types de poils sécréteurs non homologues à détermination ontogénique précoce (voir Mahlberg 1985). Le mélange de deux types de poils tecteurs non homologues est moins fréquent si l'on en croit l'abondante littérature traitant des trichomes (voir Excerpta Botanica, chorologica et phytotaxonomica, sous «Anatomia»), mais il existe. Par exemple *Encelia virginensis*, présumée hybride de *E. actoni* et *E. frutescens*, porte sur ses feuilles un mélange des deux formes de poils tecteurs des parents (Ehleringer et Cook 1987, fig. 1); mais l'un des types a un pied unicellulaire et l'autre un socle pluricellulaire, et ceci suffit à mon avis pour conclure à une ontogénèse non homologue, c'est-à-dire relevant de cellules initiales et de loci génétiques différents. Donc *toute hétérogénéité de l'indument n'est pas nécessairement un hétéromorphisme!*

Deuxième facette: la corrélation des caractères

Les caractères de cette population de poils (fig. 4) varient de façon graduée entre les valeurs relevant des espèces-pôles. Mais surtout ils ne varient pas indépendamment: on ne trouve ni poil court dressé, ni poil long appliqué à la surface du limbe, ni poil court cannelé. Les caractères sont donc corrélés, ce qui se manifeste par la pente des essaims de points dans les diagrammes de dispersion.

Dans les cinq arbres étudiés, la verrucosité est mal corrélée aux autres caractères (voir aussi fig. 5). La superposition des deux ornementations spécifiques est fréquente sur des poils d'arbres proches de *Q. pubescens* (Kissling 1977, fig. 4b).

Comment ne pas évoquer ici une *analogie* frappante? Ségrégation partielle, gradation et corrélation des caractères sont les propriétés du fuseau de recombinaison de Anderson 1949 (repris dans Kissling 1980). Ainsi du point de vue biométrique la population des poils hétéromorphes d'une feuille se comporte *comme* un essaim d'individus indépendants hybrides F_2-F_3 entre deux espèces.

Troisième facette: les gradients topographiques

La photographie de la figure 1 est prise à l'ècart des nervures primaire, secondaires et intercalaires. On n'y voit que deux longs poils fasciculés, alors que dominent les poils étoilés courts de type *petraea*. Par contre sur la nervure médiane et les secondaires les poils ressemblent plus au type *pubescens* (fig. 2). Ce phénomène est constant et visible à

Fig. 4. Biométrie d'une population de poils d'un *Quercus pubescens* > *petraea* Spécimen de la figure 3. 135 rayons de 42 poils pris au hasard. Codification des caractéres sous «biométrie».

Fig. 5. Biométrie des pils sous la feuille d'un *Quercus petraea* > *pubescens*. Spécimen des figures 1 et 2. Rayons de 50 poils observés sous le limbe, loin des nervures, et de 19 poils observés sous la nervure primaire. Codification des caractères sous «biométrie».

l'oeil nu chez les chênes proches de *Q. petraea*. La biométrie le confirme (fig. 5): la population des poils du limbe (points noirs) – qui montre la diversité et les corrélations évoquées précédemment – a son centre de gravité près du domaine de *Q. petraea*, tandis que la population des poils de la nervure médiane dérive vers *Q. pubescens*.

Mais tant que l'on reste à plus d'un millimètre des nervures principales, la population est isotrope: la répartition des formes est aléatoire. En particulier les poils tendant au type *pubescens* ne sont pas concentrés le long des nervilles (fig. 1, à droite en haut) comme on pourrait l'imaginer en extrapolant le gradient topographique des nervures principales.

Le cas du complexe d'*Onosma «helvetica»*

Dans ce complexe de taxons anciens (conservés par Flora Europaea), la taxonomie récente (Hess et al. 1972) distingue deux pôles, *Onosma taurica* Willd. (plus continental) et *Onosma arenaria* W. et K., discriminés par la présence d'une couronne de rayons entourant la base des poils et par des nombres de chromosomes différents. Les autres taxons seraient des essaims d'intermédiaires présumés issus d'hybridation.

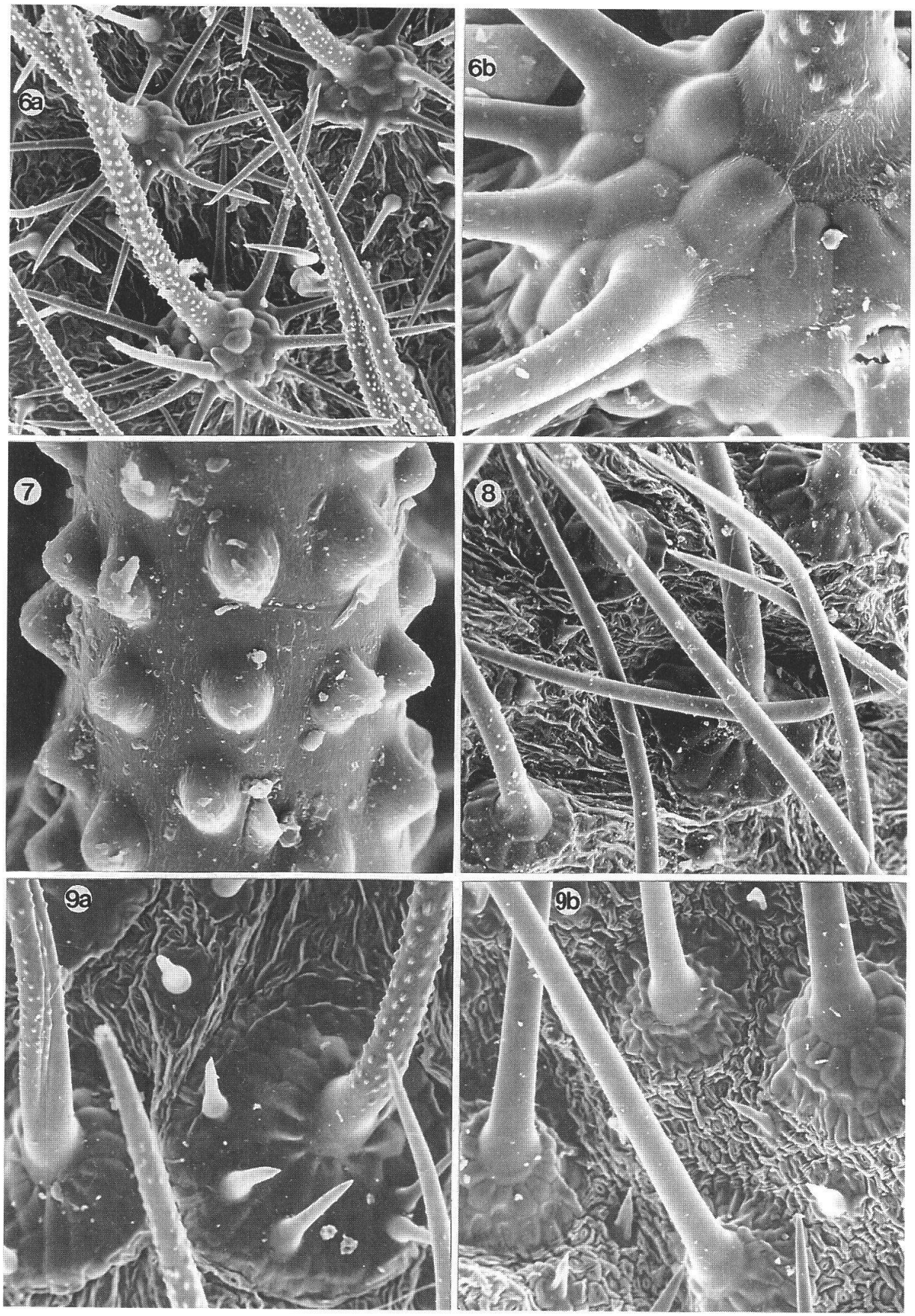
Les trichomes des taxons-pôles

Il existe des plantes présentant exclusivement l'un des types de trichomes. Des mesures faites sur deux spécimens extrêmes permettent de situer les pôles dans les diagrammes de la figure 10 (cercles noirs et trangles noirs):

Spécimen extrême de *Onosma taurica* (fig. 6–7)	Spécimen extrême de *Onosma arenaria* (fig. 8)
Poil dominant pas très long (environ 1 mm),	Poil dominant plus long (1,5 à >2 mm),
orné de nombreuses verrues coniques-hémisphériques de près de 10 d'épaisseur,	lisse,
jaillissant d'un socle proportionnellement large composé de 3–4 niveaux de cellules	jaillissant d'un socle proportionnallement étroit composé de 1–2 assises de cellules
et portant une couronne de 10–15 rayons longs de 0,2 mm environ.	sans couronne de rayons périphériques.

Fig. 6 à 9. Trichomes du complexe *Onosma* «helvetica» s.l. Face supérieure des feuilles, limbe, MEB.

6. *O. taurica*, Valais, Saillon, 480 m, leg. M. von Rochow, 16. VII. 1956. Feuille caulinaire moyenne. a: indument typique, 90 ×, b: socle à 4 niveaux de cellules, base des rayons (à gauche) et du poil dominant (en haut), 360 ×. 7. *O. taurica*, Valais, Derborence, leg. L. Gapany, 15.VI.1929. Feuille caulinaire moyenne, verrues d'un poil dominant, 900 ×. – 8. Indument typique de *O. arenaria*, Vaud, Ollon, leg. Leresche, 28.V.1878. Feuille caulinaire moyenne, 90 ×. – 9. Indument d'une plante intermédiaire *O. taurica-arenaria*, Vaud, Ollon, leg. E. Rambert, VI.1852. 90 ×. a: apex d'une feuille radicale (= fig. 10: losanges). b: apex de la dernière feuille caulinaire (= fig. 10: carrés).


6a
6b
7
8
9a
9b

Hétéromorphisme chez les intermédiaires

Les figures 9 et 10 (figurés blancs) analysent l'hétéromorphisme d'un intermédiaire taxonomique. On retrouve les trois mêmes facettes:

1. La ségrégation partielle: sur la même plante certains trichomes rappellent *O. taurica* (comme celui de droite de la figure 9a, avec son poil dominant fortement verruquex, son socle à 3 niveaux de cellules et ses 5 rayons périphériques de longueur réduite), d'autres sont du type *arenaria* (fig. 9b), d'autres encore sont intermédiaires. Puisqu'il existe de intermédiaires variés entre les trichomes typiques des deux taxons, il est vraisemblable que ces trichomes intermédiaires se forment sous l'influence combinée de génes des deux taxons; et par conséquent que les trichomes des deux taxons relèvent de mêmes loci, autrement dit sont homologues.

2. La corrélation des caractères: si l'on considère les trichomes de la plante globalement (les cinq figurés blancs de la fig. 10), chaque caractère présente au moins 3 degrés différents sinon une gradation continue et les 7 caractères sont en général corrélés (lorsqu'un caractère tend vers une espèce-pôle, les autres aussi, avec une certaine infidélité).

3. Les gradients topographiques sont plus nuancés et spectaculaires que chez les chênes: la population de trichomes dérive du pôle *taurica* vers le pôle *arenaria* lorsque l'on passe
- des feuilles radicales aux bractées (suivre losanges-cercles-carrés)
- de l'apex d'une feuille à sa base (suivre cercles-étoiles-triangles)
- de la nervure médiane au limbe, à la face inférieure des feuilles (non illustré).

L'examen rapide de quelques dizaines de spécimens d'herbier de la vallée du Rhône-permet d'affirmer que le cas décrit ici n'est pas exceptionnel.

Historique

Saluons en William Austin Cannon (1909, p. 12–13) un précurseur. Voici comment il décrit les poils tecteurs d'hybrides F_1 de *Papaver somniferum* × *orientale* (fig. 11): «The variance lies in the character of the peripheral cells. The distal ends of the peripheral cells, which in the seed parent are appressed, but which project with much regularity in the pollen parent, in the hybrid are extremely variable in their behaviour. In some instances they do not project at all, in others the projection is well marked, perhaps accentuated and frequently a middle condition was noted». Le seul doute qui subsiste dans ce texte est de savoir si l'hétérogénéité décrite concerne bien une même plante ou plutôt le lot total des hybrides dont l'auteur disposait . . .

Russel (1919, p. 37 et planche IV. 15–17) publie des microphotographies des induments tecteurs des feuilles-pièges de *Sarracenia,* montrant le contraste entre les longs poils de *S. purpurea*, les très courts de *S. flava* et l'hétérogénéité de longueur chez

Fig. 10. Biométrie des trichomes foliaires de trois spécimens d'*Onosma*. *O. taurica*: échantillon de la figure 7. *O. arenaria*: cf. figure 8. *O. taurica-arenaria*: spécimen de la figure 9, dont 5 échantillons ont été pris à différents endroits de la plante. 7 caractères sont mesurés en parallèle sur 10 trichomes pris au hasard. Chaque point représente un trichome, sauf les 3 gros figurés, qui en cumulent 10. L'épaisseur des verrues est mesurée sur la plus grosse verrue visible sur le profil du poil dominant. La fréquence des verrues est le nombre de verrues visibles sur un tronçon de poil dominant de longueur égale à son diamètre moyen et pris à mi-longueur.

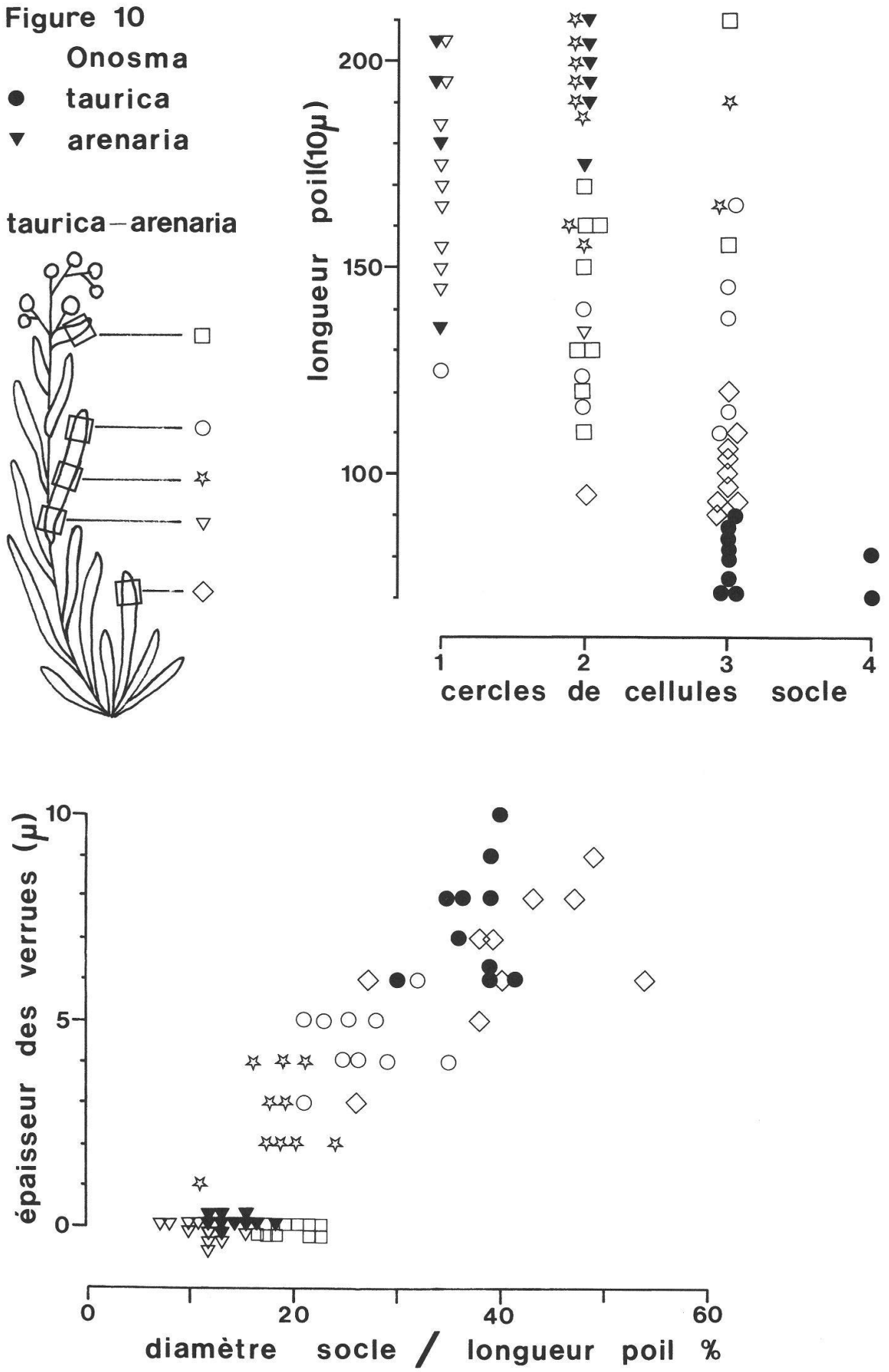
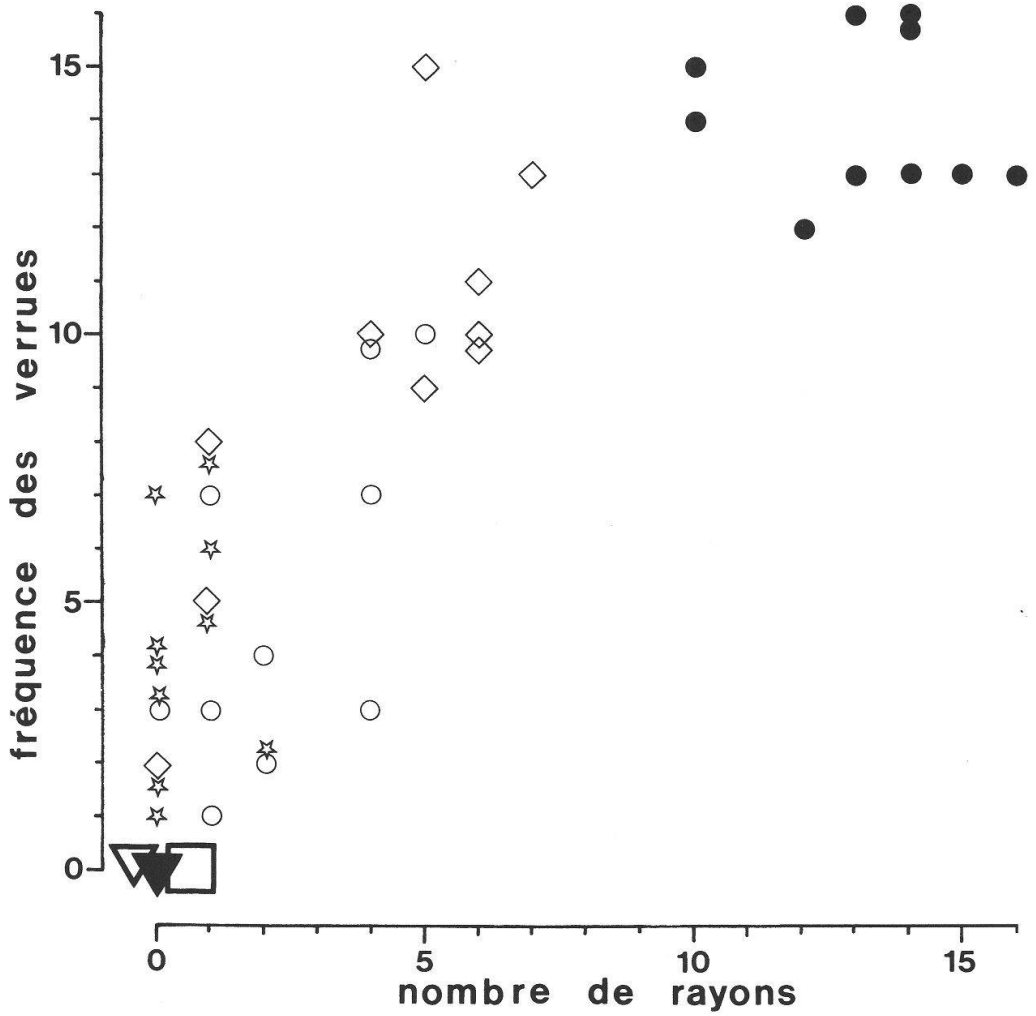
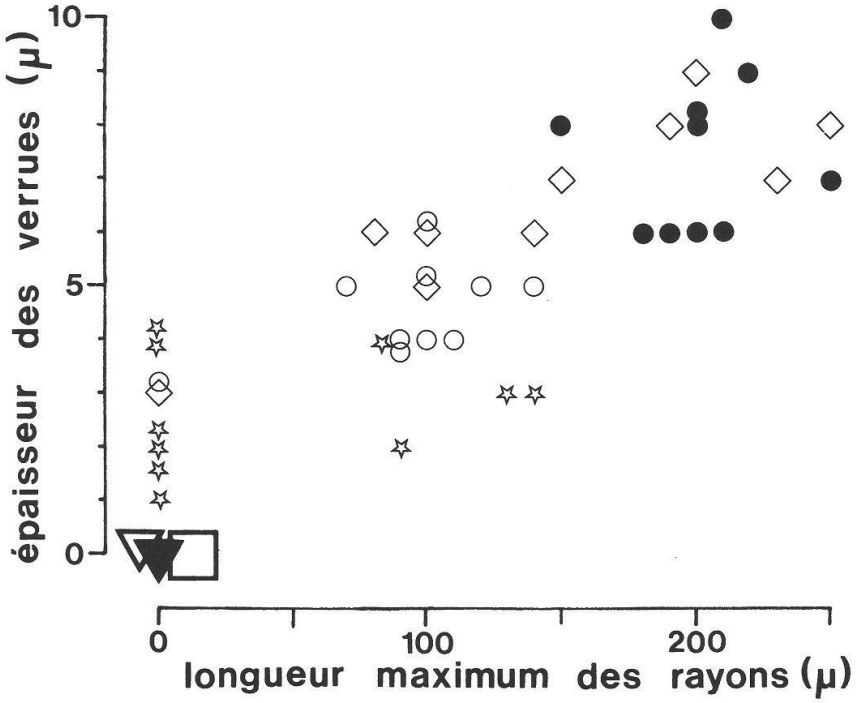


Figure 10
Onosma
taurica
arenaria
taurica–arenaria
longueur poil(10μ)
200
150
100
1
2
3
4
cercles de cellules socle
épaisseur des verrues (μ)
10
5
0
0
20
40
60
diamètre socle / longueur poil %


fréquence des verrues
0
5
10
15
0
5
10
15
nombre de rayons


épaisseur des verrues (µ)
0
5
10
0
100
200
longueur maximum des rayons (µ)

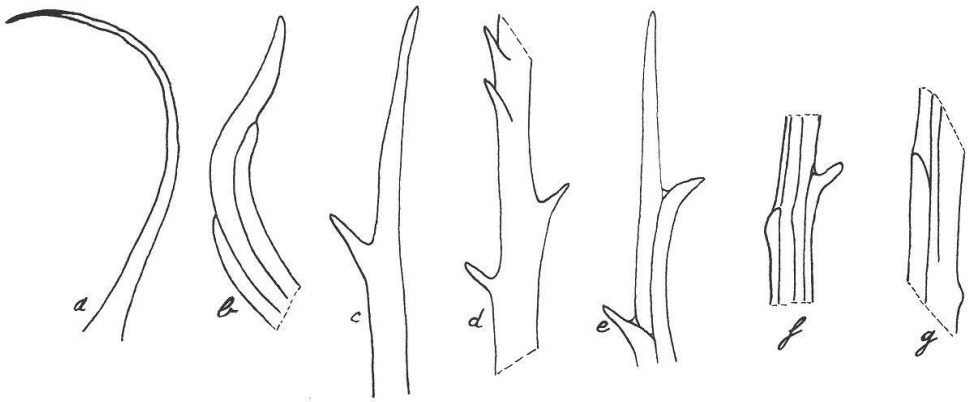


Fig. 11. La plus ancienne (?) observation d'un hétéromorphisme des poils tecteurs (d'après Cannon 1909, fig. 2)
Paperver somniferum: a: poil tecteur; b: détail des 3 dernières cellules apicales. *P. orientale*: c: divarication de l'apex des cellules à l'extrémité du poil; d: idem à mi-longueur du poil. *P. orientale* × *somniferum*: e: apex d'un poil; f et g: détail de poils montrant le «comportement» inconstant des cellules.

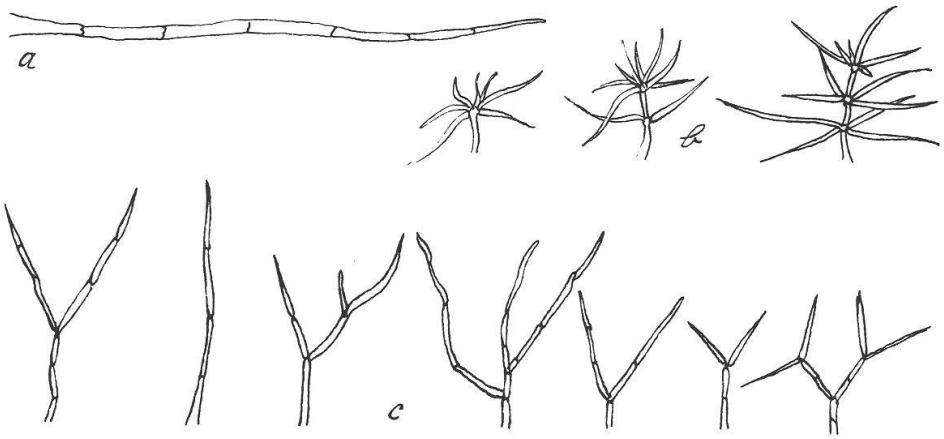


Fig. 12. *Heteroindumentum* (d'après Boros 1925, pl. I–II, fig. 2,5,17). Poils tecteurs foliaires de *Verbascum* (à grossissement homogène), revue des formes de poils possibles sur la même plante. a: *V. phoeniceum*, b: *V. lychnitis*, 3 poils. c: *V. phoenicum* × *lychnitis* (hybride présumé).

S. × *catesbaei*, leur hybride présumé: «One may see how the hybrid shows a variety of hair length inherited, and an intermediate degree of blending in the hairs».

Mais la paternité du concept revient probablement à Adam Boros (1925). Longtemps après avoir interprété mes observations, j'ai trouvé dans sa description des hybrides présumés de molènes un écho saisissant (fig. 12). Le titre du présent article lui rend hommage. «Die Drüsenhaare der *Simplicitrichomatosa* bleiben bei den mit den *Astrotrichomatosa* gebildeten Hybriden erhalten im Gegensatz zu den Deckhaaren, welche mit den verzweigten Haaren kombiniert werden. Diese Haare zeigen eine spärliche, unregelmäßige, unvollkommen dichotomische Verzweigung; die Äste oft mehrzellig. Das Indument wird durch verschiedenartige Haare gebildet (*heteroindumentum*). Manche nämlich der zwischen den beiden verschiedenen Haarformen denkbaren unzähligen Zwischenstufen findet man an demselben Individuum. Analoge Erscheinungen kommen auch bei Hybriden anderer Genera häufig vor. [. . .] Der Umstand, daß die Drüsenhaare bei den

Hybriden unverändert bleiben und nicht mit den Deckhaaren zusammenschmelzen, weist darauf hin, daß jene mit den letzteren nicht ganz homolog sind».

Puis l'hétéroindument semble être ignoré. Il est sous-estimé par la bonne synthèse de Uphof (1962, p. 201–202), qui ne le désigne pas nommément. Cependant les monographies des trichomes de *Cannabis* et autres célébrités fleurissent de même que les typologies systématiques des poils dans des Genres ou des Familles. Ces regards encyclopédiques ont deux intérêts:

– ils ouvrent les herbiers aux biologistes qui les ignorent. Quiconque pense savoir ce qu'est un poil devrait risquer une incursion dans le monde baroque des *Melastomataceae* (Wurdack 1986).

– ils font apparaître le fait que les inventions ornementales de la cuticule ne sont pas inépuisables et tournent autour des verrues et des stries longitudinales ou hélicoïdales (par exemple Lersten et al. 1977); et que par conséquent le complexe *Quercus petraea-pubescens* est un cas privilégié puisque les deux ornementations y apparaissent.

L'hétéromorphisme des poils refait surface à propos des chênes (Kissling 1977, p. 14–15). Il semble apparaître aussi chez des individus intermédiaires entre *Quercus cerris* et *Q. petraea* (fig. 13 et ibid. échantillon No. 14). A lire Hardin (1979, p. 584) entre les lignes – car son propos est autre: donner un atlas des espèce classiques – le phénomène serait fréquent chez les chênes nord-américains: «Trichomes of putative hybrids generally are a combination of the parental types». En particulier dans le complexe de *Q. undulata*, présumé essaim d'hybrides entre *Q. gambelii* (poils à 2–4 rayons) et *Q. turbinella* (8 rayons ou plus), les poils ont en moyenne un nombre de rayons intermédiaires (Tucker et al. 1961), mais la publication ne donne aucune idée de la dispersion.

Si l'hétéromorphisme de l'indument a été sous-estimé, on peut y voir deux causes:

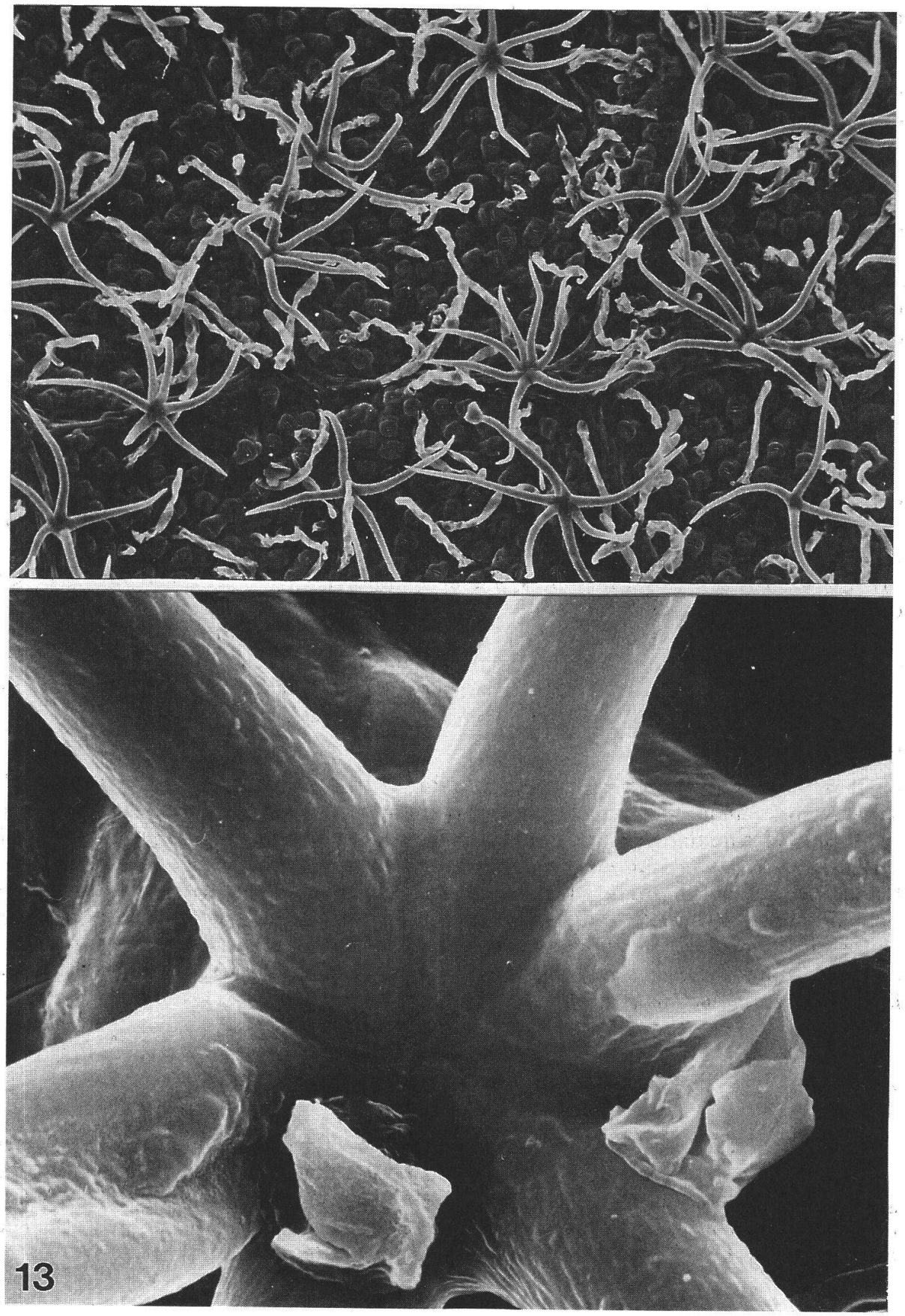
– un regard trop spécialisé (soit systématique soit physiologique);

– l'opinion courante que les caractères morphologiques, étant polygéniques, ne auraient montrer de ségrégation au sein d'un hybride, contrairement aux protéines directement déterminées par les gènes.

Il existe aussi des contre-exemples. Les hybrides F_1 entre *Parthenium argenteum* et *P. ligulatum* présentent un indument apparemment homogène de poils intermédiaires entre les caractères parentaux (Hashemi et al. 1988, fig. 4) de même que les groupes «II» et «III» du *P. argenteum*, présumés hybrides introgressifs du *P. incanum*, pour autant que le champ étroit des photos de Mehta et al. (1979) permette d'en juger. Chez des populations présumées hybrides d'*Arabis* américains, l'indument paraît homogène et intermédiaire entre les caractères parentaux (Rollins 1983, fig. 2 et 4). Donc si les hybrides – artificiels ou présumés – sont un site privilégié pour l'hétéromorphisme des poils, ils ne le réalisent certainement pas tous.

Conclusion

Somme toute l'*hétéroindument* est une population de trichomes homologues et hétéromorphes portés par un même individu et montrant une ségrégation partielle, une gradation et une corrélation des caractères différentiels de deux taxons-pôles. Il est le fait d'hybrides ou de taxons intermédiaires présumés hybrides. Mais tous les hybrides ne le présentent pas. Les cas décelés concernent des poils tecteurs.


13

Discussion et perspectives

Le problème biologique

Les caractères morphologiques différentiels de tels trichomes se réalisent á l'état pur chez des individus que l'on peut identifier à des taxons. Ils sont donc vraisemblablement héréditaires. Dès lors, comment peut-il se produire chez une plante issue d'un zygote une ségrégation de ces caractères dans des cellules homologues? L'*expression différentielle* des gènes (Church et Brown 1972; Knippers 1982, p. 299) n'entre pas en ligne de compte, puisqu'elle est liée à la différenciation tissulaire alors que nous avons ici des cellules homologues. La *variégation* (Grant 1975, p. 289; divers articles dans Monk et Surani 1990) touche les mutations d'un seul gène ou d'un caractère étroit (comme un pigment) alors que nous avons ségrégation de groupes de caractères morphologiques non redondants. Faudrait-il dès lors invoquer la *mémoire de la provenance parentale des chromosomes* chez les hybrides (Heslop-Harrison 1990), la *réduction somatique* de Huskins (1948, in Kasha 1974, p. 80) ou une modulation de l'expression des gènes par une hormone (à cause des gradients topographiques)? Autant de questions qui dépassent les possibilités du morphologiste. Il semble qu'il y ait ici un champ de recherche intéressant pour le physiologiste et le généticien.

Conséquence pour la microtaxonomie

Le taxonomiste qui sue en pleine région méditerranéenne, sous un chêne tomenteux comme celui de la figure 3, peut avoir deux attitudes:

– En trouvant quelques poils étoilés rappelant *Quercus petraea* cachés dans un tomentum de *Q. pubescens*, il se dit «Nul n'est parfait. C'est le centre de gravité de la majorité des caractères qui compte, et dans ce cas l'arbre est un *Q. pubescens*. Peut-être bien que c'est un hybride introgressif, mais il n'y a aucun moyen de le savoir et de toute façon il est rentré dans le sein de l'espèce». Il cueille cent rameaux de chênes très poilus dans des régions méridionales, montre que presque tous recèlent quelques poils étoilés, et l'opinion se répand que ces poils sont un caractère accompagnant habituel de *Q. pubescens*. Ce raisonnement appartient au paradigme de la *taxonomie des individus*, dont le «Operational Taxonomic Unit» est l'individu et qui admet tacitement que «a living taxon is a reproducing population or system of populations of genetically related individuals» (Benson 1962, p. 290). Cette manière de penser prévaut actuellement.

– Ou bien il adopte comme hypothèse heuristique le postulat de Hardin (1979, p. 584): «Any trichome type not part of the normal complement can serve as a fairly reliable clue to hybridization rather than to another cause of variation». Et il interprète cet arbre comme proche de *Q. pubescens* avec une composante *petraea*. Qu'il en voie mille semblables jusqu'en Calabre ne le persuadera pas qu'il ait rencontré *Q. pubescens*. Et même quand il trouvera un chêne tomenteux sans aucun poil étoilé court, il continuera de penser qu'il n'y a aucun arbre dont on puisse dire «C'est un *Q. pubescens*», car pour lui *le taxon est un groupe de caractères qui apparaissent corrélés* (dans des populations et

Fig. 13. Hétéroindument d'un chêne intermédiaire *Quercus cerris-petraea* Grande-Bretagne, Reading, leg. M. Gratier, 29.VII.1977. Face inférieure du limbe. En haut: mélange de poils à plus de 4 rayons rappelant *Q. cerris* (Kissling 1977, p. 19) et de poils à 4 rayons et parfois une ébauche de symétrie bilatérale rappelent *Q. petraea*, 150 ×. En bas: un poil intermédiaire (nombre de rayons intermédiaire, verrues de *Q. petraea* atténuées, socle rappelant *Q. cerris*), 2700 ×.

dans la systématique abstraite) *et qui correspondent à un groupe de gènes linkés sur des chromosomes*. Il ne veut plus dire qu'un individu «est» de telle espèce, lui «appartient» ou s'y «rattache», mais plutôt que l'individu *porte* l'espèce et la *réalise*, exclusivement ou en mélange avec d'autres bagages spécifiques. Pour ce taxonomiste les caractères ne sont plus en priorité des moyens d'identifier un individu mais constituent l'objet même de la taxonomie. Autrement dit il appelle des ses vœux une *taxonomie des caractères*, qui serait une extension du principe des «R-techniques» (Sneath et Sokal 1973, p. 256) à la prise de donnée, à l'échantillonnage et même aux concepts. Cette permutation intellectuelle ne serait-elle pas le moyen de pénétrer dans les nuages d'OTUs et de dépasser le tabou de la «variation intraspécifique»?

Le Musée botanique cantonal de Lausanne a mis ses collections à disposition. Monsieur le professeur Dubochet et ses collaborateurs ont accueilli gracieusement cette recherche au Centre de microscopie électronique de l'Université de Lausanne, et Corine Cottier y a développé les photographies. Daisy Calame a traduit l'abstract. Christiane Zimmer-Kissling a critiqué et préparé le manuscrit. Merci de tout cœur. Cette étude est dédiée aux chercheurs maudits, qui prennent les chemins de traverse au risque de s'y perdre.

Références

Benson L. 1962. Plant Taxonomy, Methods and Principles. The Ronald Press, New York, 494 pp.

Boros A. 1925. Über den systematischen Wert der Trichome der ungarischen *Verbascum*-Arten und Hybriden. Botanikai Közlemények 22: 1–10.

Cannon W. A. 1909. Studies in heredity as illustrated in the trichomes of species and hybrids of *Juglans, Oenothera, Papaver* and *Solanum*. Carneg. Inst. Washington Publ. 117: 1–67.

Church R. B. et Brown I. R. 1972. Tissue specificity of genetic transcription. p. 11–24 in: Ursprung H. (ed.) 1972. Nucleic acid hybridization in the study of cell differentiation. Springer, 76 pp.

Edmonds J. M. 1982. Epidermal hair morphology in *Solanum* L. section *Solanum*. Bot. J. Linn. Soc. 85: 153–167.

Ehleringer J. R. et Cook C. S. 1987. Leaf hairs in *Encelia* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 74: 1532–1540.

Evans L. S. et van't Hof J. 1975. Is polyploidy necessary for tissue differentiation in higher plants? Amer. J. Bot. 62: 1060–1064.

Goodspeed Th. H. 1954. The genus *Nicotiania*. Chronica Botanica 16, 536 pp.

Grant V. 1975. Genetics of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, New York, 514 pp.

Hardin J. W. 1979. Pattern of variation in foliar trichomes of Eastern north american *Quercus*. Amer. J. Bot. 66: 576–585.

Hashemi A, Estilai A, West J. E., Waines J. G. 1988. Artificial hybridization of rubber-bearing guayule with cold-tolerant *Parthenium ligulatum*. Amer. J. Bot. 75: 197–204.

Heslop-Harrison J. S., 1990. Gene expression and parental dominance in hybrid plants. p. 21–28 in: Monk M. et Surani A. (eds.) 1990. Genomic imprinting. Development, suppl. 1990.

Hess H. E., Landolt E. et Hirzel R. 1972. Flora der Schweiz, Vol. 3. Birkhäuser, Basel, 876 S.

Huskins C. L. 1948. Segregation and reduction in somatic tissues, I. Initial observations on *Allium cepa*. J. Hered. 39: 311–325.

Kasha K. J. 1974. Haploids from somatic cells. p. 67–87 in: Kasha K. J. (ed.) 1974. Haploids in higher plants. Advances and potential. University of Guelph, 421 pp.

Kissling P. 1977. Les poils des quatre espèces de chênes du Jura (*Quercus pubescens, Q. petraea, Q. robur* et *Q. cerris*). Bull. soc. bot. suisse 87: 1–18.

Kissling P. 1980. Un réseau de corrélations entre les chênes (*Quercus*) du Jura. Bull. soc. bot. suisse. 90: 1–28.

Knippers R. 1982. Molekulare Genetik. Thieme, Stuttgart, 444 S.

Lersten N. R. et Curtis J. D. 1977. Preliminary report of outer wall helices in trichomes of certain dicots. Canad. J. Bot 55: 128–132.

Mahlberg P. G. 1985. Trichome morphogenesis on leaves of *Cyphomandra betacea* Sendt. (Solanaceae). Israel J. Bot. 34: 253–264.
Mehta I, Dhillon S. P. et Hanson G. P. 1979. Trichome morphology as an indicator of high rubber-bearing guayule (*Parthenium argenteum*) plants in native populations. Amer. J. Bot. 66: 796–804.
Monk M. et Surani A. (eds.) 1990. Genomic imprinting. Development. suppl. 1990.
Nagl W. 1985. Replication. Progress in Botany 47: 155–163.
Rollins R. C. 1983. Interspecific hybridization and taxon uniformity in *Arabis* (Cruciferae). Amer. J. Bot. 70: 625–634.
Russel A. 1919. The macroscopic and microscopic structure of some hybrid Sarracenias compared with their parents. Contrib. Bot. Labor. Univ. Pennsylvania 5: 3–41.
Seithe A. 1979. Hair types as taxonomic characters in *Solanum*. p. 307–320 in: Hawkes J., Lester R., Skelding A. (eds.) 1979. The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London.
Sneath P. H. A. et Sokal R. R. 1973. Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco, 573 pp.
Tobler H. 1972. The problem of genetic identity of different cell types. p. 1–9. in: Ursprung H. (ed.) 1972. Nucleic acid hybridization in the study of cell differentiation. Springer, 76 pp.
Trapp E. J. 1988. Dispersal of heteromorphic seeds in *Amphicarpaea bracteata* (Fabaceae). Amer. J. Bot. 75: 1535–1539.
Tucker J. M., Cottam W. P. et Drobnick R. 1961. Studies in the *Quercus undulata* complex, 1 et 2. Amer. J. Bot. 48: 202–208 et 329–339.
Tucker S. C. 1988. Heteromorphic flower development in *Neptunia pubescens*, a mimosoid legume. Amer. J. Bot. 75: 205–224.
Uphof J. C. Th. 1962. Plant hairs, Encyclopedia of Plant Anatomy, Vol. IV/5, 1–206. Borntraeger, Berlin.
Werker E., Ravid U., Putievsky E. 1985. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the *Labiatae*. Israel J. Bot. 34: 31–45.
Wurdack J. J. 1986. Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. Smithsonian Contr. Bot. 63, 80 pp.