

# Un réseau de corrélations entre les chênes (Quercus) du Jura

Autor(en): **Kissling, Pascal**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **90 (1980)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **13.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-63707>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Un réseau de corrélations entre les chênes (*Quercus*) du Jura

par *Pascal Kissling*

Institut de Botanique systématique  
et de Géobotanique,  
Université de Lausanne

Manuscrit reçu le 12 mai 1979

## L'hypothèse

Le polymorphisme des chênes du Jura est-il dû principalement à l'hybridation introgressive entre *Quercus pubescens* Willd., *Q. petraea* Liebl., *Q. robur* L. et peut-être *Q. cerris* L. ?

Plusieurs faits légitiment cette hypothèse:

- d'innombrables formes intermédiaires laissent imaginer à la limite un continuum morphologique entre les trois premières espèces.
- les spécimens les mieux caractérisés de *Q. pubescens* Willd. et *Q. petraea* Liebl. conservent toujours quelques caractères d'une autre espèce (Kissling 1977).
- dès le siècle passé maintes formes intermédiaires ont été classées comme hybrides.
- en analysant la gradation morphologique entre *Q. petraea* Liebl. et *Q. robur* L., plusieurs auteurs ont conclu à l'hybridation introgressive: Cousens (1963, 1965), Carlisle et Brown (1965), Wigston (1975) et Rushton (1978, 1979) pour les Iles Britanniques, Cousens (1965) pour la Yougoslavie, et Olsson (1975) pour la Suède. Le pollen a une viabilité réduite chez les formes intermédiaires, ce qui confirme leur statut d'hybrides (Olsson 1975, Rushton 1978).
- plusieurs gradations entre des espèces de chênes américains ont été attribuées à l'introgression. Citons entre autres le travail exemplaire de Benson et al. (1967).

## Comment contrôler cette hypothèse?

Lorsqu'il y a introgression entre deux espèces, on peut observer les phénomènes suivants:

1. Après autofécondation, la progéniture d'un hybride est hétérogène, celle d'une forme parentale est homogène pour les caractères différentiels (Benson 1962).
2. Le pollen des hybrides a une viabilité réduite (Olsson 1975).
3. Les phénotypes hybrides forment un fuseau de recombinaisons (Anderson 1949).
4. Les hybrides ont des préférences écologiques déterminées et en général différentes de celles des espèces parentales (Anderson 1948).

Ce travail s'attache au *fuseau de recombinaisons*. Mais les concepts, lois et méthodes classiques de Anderson (1949) sont limitées à la gradation entre deux espèces; or nous supposons une introgression entre trois, peut-être quatre espèces. De tels complexes plurispécifiques ont été signalés (Tucker et al. 1961, Benson 1962) mais peu étudiés. Jensen et Eshbaugh (1976) ont traité des populations de chênes à plusieurs espèces parentales par une taxonomie numérique sophistiquée des individus: la méthode s'est avérée peu concluante. Il faut un nouveau modèle théorique.

Ainsi dans une première partie, nous étendrons le concept du fuseau de recombinaisons aux cas plurispécifiques, et dans une seconde partie, nous analyserons une population de chênes du Jura.

### **I. Le réseau de corrélations: extension du concept de fuseau de recombinaisons**

#### *I.1. Le fuseau de recombinaisons*

Selon Anderson (1949), l'introgression entre deux espèces produit un *fuseau de recombinaisons* dû au linkage des caractères polygéniques nuancé par le crossing-over. L'image du „fuseau“ (fig. 1) résume 6 propriétés de la génération F<sub>2</sub>:

1. Chaque caractère présente plusieurs réalisations intermédiaires entre les deux espèces.
2. Les hybrides forment un essaim de phénotypes intermédiaires et de recombinaisons.
3. „Hybrids intermediate in one character will tend to be intermediate in others. Hybrids which are most like either parent in any one character will tend to resemble that parent in all other characters“. Ce trait fondamental est malheureusement omis, en tant que tel, dans l'étude des chênes: la plupart des travaux récents tablent sur une taxonomie des individus et non sur une confrontation des caractères. Cousens (1965) conservait toutefois une trace de cette notion dans son „introgression path“. Or nous verrons que seule cette corrélation des caractères différentiels nous donne prise sur un complexe plurispécifique.

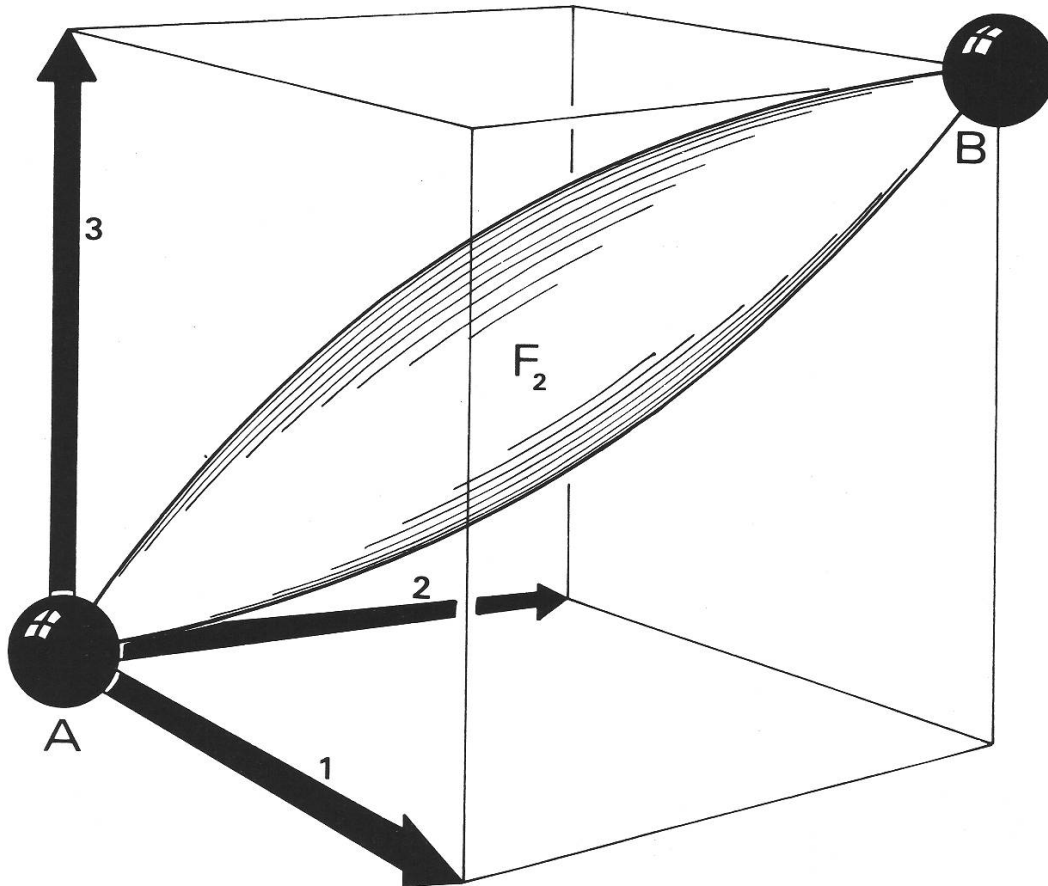


Figure 1:

Fuseau de recombinaisons (imité de Anderson 1949). Après croisement des 2 espèces A et B et autofécondation de  $F_1$ , les caractères différentiels (1, 2, 3) sont mesurés sur les hybrides  $F_2$ : ceux-ci s'avèrent cantonnés dans le fuseau ( $F_2$ ) qui suit la diagonale A-B.

4. Parallèlement tous les recombinants sont cantonnés au voisinage de la diagonale entre les deux espèces (fig. 1).
5. „Variation between individuals will lessen as parental character combinations are approached“.
6. Les corrélations observées entre les caractères dans une population de phénotypes intermédiaires permettent d'extrapoler les diagnoses différentielles des espèces parentales (méthode dite des „corrélations extrapolées“).

La succession des générations élargit le fuseau ou le fragmente, sans le dénaturer. Le fuseau de recombinaisons a été déduit des lois de l'hérédité et vérifié expérimentalement.

### I.2. Extension théorique à un complexe plurispécifique

– Considérons 4 espèces (WXYZ) qui se distinguent par 9 caractères (1–9) aux directions variées. Nous limitons cet exemple à 4 espèces pour concevoir clairement le phénomène à partir d'un *modèle géométrique* (fig. 2). Nous appelons *direction*



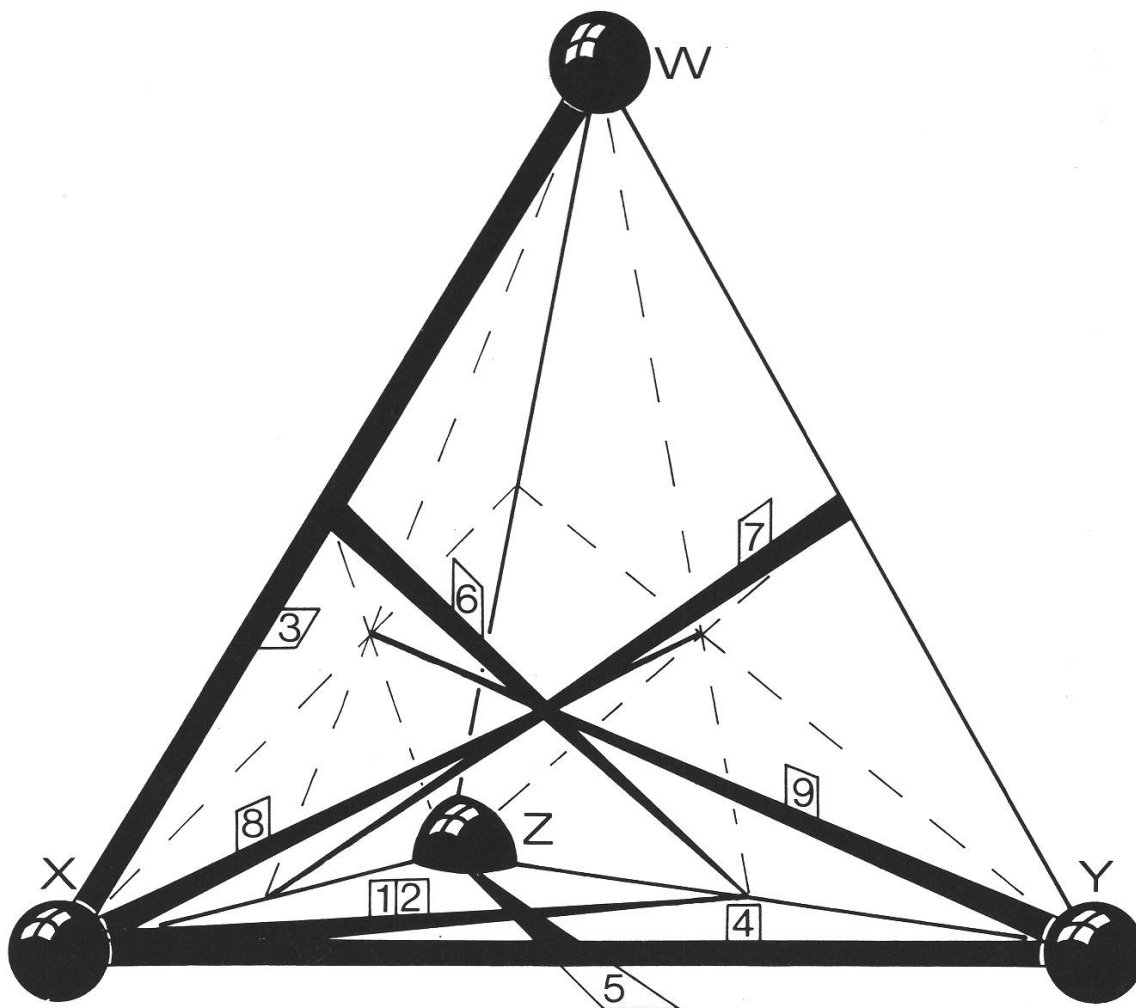


Figure 2:

Réseau tétraspécifique théorique. Les sommets du tétraèdre régulier sont les espèces. Les segments gras sont les caractères: par exemple, 8, qui différencie X du groupe WYX, est dirigé du sommet X au centre de gravité du triangle WYZ.

d'un caractère la paire de groupes d'espèces qu'il différencie: par exemple 4 différencie X de Y indépendamment des deux autres espèces, dont le génome ne détermine pas ce caractère.

Notre modèle admet a priori deux postulats simplificateurs: 1. les espèces sont équidistantes du point de vue taxonomique. 2. lorsqu'un caractère différencie un groupe WYZ de X, les 3 espèces W, Y et Z ont une influence égale sur ce caractère (ce qui justifie de le diriger sur le centre de gravité du triangle WYZ).

Les angles entre les caractères du modèle géométrique figurent au tableau 1.

– Considérons (tabl. 2) que chaque caractère est conditionné par deux paires de gènes isodynames à effet additif, la paire comportant deux allèles différents, sans dominance.

– Considérons que ces gènes sont liés sur 2 paires de chromosomes (tabl. 3), une paire portant ABCDEFGHI ou leurs allèles, l'autre JKLMNOPQR ou leurs allèles.

Tableau 1:

Angles entre les caractères du réseau théorique. Valeurs en  $^{\circ}$ , arrondies, obtenues par calcul vectoriel.

	1	2	3	4	5	6	7	8
2	0							
3	55	55						
4	30	30	60					
5	60	60	73	90				
6	35	35	90	45	66			
7	66	66	45	45	66	90		
8	20	20	41	41	62	54	54	
9	62	62	90	41	62	54	54	72

Tableau 2:

Génotypes déterminant les caractères différentiels. Par exemple 3 différencie X de W: il est conditionné dans l'espèce X par les gènes ccll et dans W par CCLL; C, c, L et l ont une action égale; nous admettons que pour ce caractère, les espèces Y et Z ont des locus inactifs  $\gamma\gamma\lambda\lambda$ .

Caractère	Les deux groupes d'espèces différenciés		Gènes impliqués		
			premier groupe	second groupe	espèces non concernées
1	X	– YZ	aa jj	AA JJ	$\alpha\alpha$ $\mu$
2	X	– YZ	bb kk	BB KK	$\beta\beta$ $\kappa\kappa$
3	X	– W	cc ll	CC LL	$\gamma\gamma$ $\lambda\lambda$
4	X	– Y	dd mm	DD MM	$\delta\delta$ $\mu\mu$
5	XY	– Z	ee nn	EE NN	$\epsilon\epsilon$ $\nu\nu$
6	XW	– YZ	ff oo	FF OO	–
7	XZ	– YW	gg pp	GG PP	–
8	X	– WYZ	hh qq	HH QQ	–
9	XWZ	– Y	ii rr	II RR	–

Tableau 3:

Génotypes des 4 espèces théoriques. Par exemple X a 4 chromosomes:  $x_1x_1$  et  $x_2x_2$ .

Espèce	1 <sup>e</sup> paire de chromosomes	2 <sup>e</sup> paire de chromosomes
X	$x_1 = abcdefghi$	$x_2 = jklmnopqr$
Y	$y_1 = AB\gamma DeFGHI$	$y_2 = JK\lambda MnOPQR$
Z	$z_1 = AB\gamma\delta EFgHi$	$z_2 = JK\lambda\mu NOpQr$
W	$w_1 = \alpha\beta C\delta efGHi$	$w_2 = \iota\kappa L\mu\nu oPQr$

– Considérons que ces espèces s’hybrident, tous les croisements ayant la même probabilité jusqu’en  $F_2$ : nous obtenons 12  $F_2$  différentes, selon la figure 3.

– Excluons enfin le crossing-over, pour montrer la seule influence de la multiplicité des espèces. Les 12  $F_2$  réunies groupent ainsi 1920 génotypes à probabilité égale (tabl. 4).

*Comment sont corrélés les caractères dans cet essaim  $F_2$ ?*

– Pour chaque caractère plusieurs degrés de réalisation correspondent à des groupes de génotypes, selon l’exemple du tableau 5.

– Si nous plaçons les 1920 génotypes dans une matrice dont les axes sont les échelles de réalisations de deux caractères (tabl. 6), la corrélation devient visible. Un coefficient de corrélation ( $r$  de Pearson, selon Sneath et Sokal 1973) peut être calculé sur la base de ces échelles conventionnelles (tabl. 7).

On est frappé d’emblée par la diversité des corrélations, qui est induite par le nombre des espèces et la direction des caractères: les corrélations s’avèrent inversement proportionnelles à l’angle qui sépare les caractères dans le modèle géométrique (tabl. 1).

Nous pouvons ainsi formuler les caractéristiques de l’association des caractères dans un complexe plurispécifique.

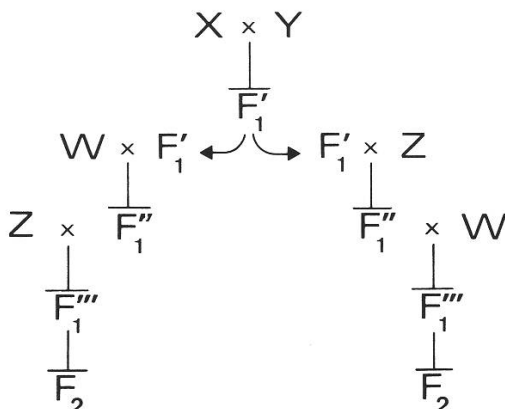


Figure 3:  
Un des ordres de croisements possibles: il produit deux  $F_2$  différentes. Avec la même probabilité, 10 autres  $F_2$  résultent des paires  $XxZ$ ,  $XxW$ ,  $YxZ$ ,  $YxW$  et  $ZxW$ .



Tableau 5:

Degrés de réalisation du caractère 3 et génotypes correspondants. Par exemple les 7 génotypes de la 4<sup>e</sup> ligne donnent la même réalisation, qui reçoit conventionnellement la valeur 1/2 parce que la moitié des gènes actifs sont des majuscules.  $\gamma\gamma\lambda\lambda$  laisse le caractère indéterminé.

Degré	Signification	Génotypes correspondants
0	tous gènes actifs minuscules	ccll $\gamma\gamma\lambda l$ $\gamma c\lambda l$ $\gamma cll$ $\gamma\gamma ll$ $c\gamma\lambda\lambda$ $cc\lambda\lambda$ $cc\lambda l$
1/4	1 majuscule sur 4 actifs	cclL Ccll
1/3	1 majuscule sur 3 actifs	$\gamma c l L$ $\gamma C ll$ $C c \lambda l$ $cc\lambda L$
1/2	1 majuscule sur 2 actifs	cCIL ccLL CCll $\gamma C \lambda l$ $\gamma c \lambda L$ $\gamma \gamma l L$ $c C \lambda \lambda$
2/3	2 majuscules sur 3 actifs	$\gamma c LL$ $\gamma C l L$ $CC \lambda l$ $c C \lambda L$
3/4	3 majuscules sur 4 actifs	cCLL CCLl
1	tous gènes actifs majuscules	CCLL $\gamma C LL$ $\gamma \gamma LL$ $\gamma \gamma \lambda L$ $CC \lambda L$ $CC \lambda \lambda$ $C \gamma \lambda \lambda$ $C \gamma \lambda L$

Tableau 7:

Coefficient de corrélation de Pearson (valeurs arrondies) entre les 9 caractères différentiels dans l'essai F<sub>2</sub>.

	1	2	3	4	5	6	7	8
2	1,00							
3	0,59	0,59						
4	0,87	0,87	0,59					
5	0,50	0,50	0,30	0,00				
6	0,81	0,81	0,00	0,72	0,40			
7	0,40	0,40	0,72	0,72	0,40	0,00		
8	0,90	0,90	0,75	0,75	0,43	0,58	0,58	
9	0,44	0,44	0,00	0,75	0,43	0,58	0,58	0,33

Tableau 6:

Exemples de corrélations entre deux caractères dans l'essai F<sub>2</sub>. Chaque axe correspond à l'échelle des réalisations d'un caractère. Les phénotypes indéterminés ont au moins l'un des 2 caractères indéterminé faute de gènes actifs.

6  $r = 0.$

1	66	44	108	44	66
3/4	44	84	80	84	44
1/2	108	80	216	80	108
1/4	44	84	80	84	44
0	66	44	108	44	66

0    1/4    1/2    3/4    1

3 394 indéterminés.  $r = 0,30.$

1	196	40	40	40	196
3/4	44				
2/3	40		40		
1/2	148			40	
1/3	40		40		
1/4	44				
0	262	124	148	44	

0    1/4    1/3    1/2    2/3    3/4    1

1 66 indéterminés.  $r = 0,40.$

1	66	88	256	168	262
3/4	44	40	40	44	
2/3		40		40	
1/2	108	40	148	40	
1/3		40	40		
1/4	44	44			
0	66	44	108	44	

0    1/4    1/2    3/4    1

4 328 indéterminés.  $r = 0,72.$

1		44	148	124	262
3/4				44	
2/3			40	40	
1/2		40	108	40	
1/3		40	40		
1/4		44			
0	262	124	148	44	

0    1/4    1/2    3/4    1

1 66 indéterminés.  $r = 0,90.$

1					830
3/4				168	
2/3				80	
1/2			256	80	
1/3			80		
1/4		88			
0	66	44	108	44	

0    1/4    1/2    3/4    1

1 66 indéterminés.  $r = 1.$

1					826
3/4				168	
2/3				80	
1/2			336		
1/3			80		
1/4		88			
0	262				

0    1/4    1/3    1/2    2/3    3/4    1

### I.3. Les 7 propriétés du réseau de corrélations

Nous avons déduit des lois de l'hérédité que l'introggression entre plusieurs espèces produit en F<sub>2</sub> un *réseau de corrélations* dont les caractéristiques sont énoncées ci-dessous.

Par analogie avec le *fuseau de recombinaisons* (Anderson 1949), nous pensons que ces propriétés ne sont pas altérées par la succession des générations: tout au plus les corrélations seront-elles affaiblies et l'essaim fragmenté.

1. Chaque caractère différentiel présente plusieurs degrés de réalisation (tabl. 5).
2. F<sub>2</sub> comme les générations ultérieures forme un essaim polymorphe (tabl. 4).
3. Le linkage se manifeste par des corrélations entre les caractères différentiels (tabl. 6 et 7).
4. Contrairement au fuseau bispécifique, le réseau de corrélations plurispécifique comprend des corrélations nulles. Certains caractères varient indépendamment l'un de l'autre à cause de leur direction: ce sont des caractères perpendiculaires dans le modèle géométrique proposé (fig. 2, par exemple 4 et 5 ou 6 et 7).
5. Les directions variées des caractères diversifient les degrés de corrélation: *plus l'angle est faible entre deux caractères du modèle géométrique, plus leur corrélation est forte* (comparer tabl. 1 et 7)!  
Dans le fuseau bispécifique, les corrélations prennent aussi des valeurs diverses, mais cette variation est due aux taux de polygénie, de linkage et de crossing-over (Anderson 1949). En fait, dans le réseau plurispécifique, le degré de chaque corrélation est déterminé par l'interférence de ces deux facteurs.
6. Les caractères à échelle numérique sont orientés. Il faut dès lors considérer les segments du modèle géométrique (fig. 2) comme des vecteurs dont le sens est celui dans lequel le caractère croît. La corrélation entre deux caractères aura le signe du produit scalaire de leurs vecteurs.
7. Les corrélations observées entre les caractères différentiels dans une population de phénotypes intermédiaires permettent de reconstituer le réseau de corrélations et d'en extrapoler les diagnoses différentielles des espèces parentales. Le test des „corrélations extrapolées“ sera évidemment plus difficile que dans le fuseau bispécifique, comme nous allons le voir dans un cas concret.

## II. Un cas: les chênes du Jura central

La démarche de *test du réseau de corrélations* est la suivante:

1. choix d'une population.
2. choix, codification et mesure des caractères différentiels.
3. calcul des corrélations entre les caractères.
4. analyse factorielle des caractères.

5. matrice de corrélations simplifiée entre groupes de caractères.
6. reconstitution d'un réseau compatible avec la matrice simplifiée, par hypothèses successives: 3 espèces, puis 4 espèces, etc.
7. optimisation du réseau reconstitué en tenant compte des degrés de corrélations.
8. extrapolation des diagnoses différentielles des espèces.

## II.1. *La population*

85 chênes ont été choisis au Mauremont (Jura suisse, Canton de Vaud, région de La Sarraz, entre 450 et 600 m d'altitude) dans un massif forestier hétérogène de 2,5 x 1 km où les chênes dominent presque partout et sont extrêmement variés.

Le choix des spécimens a visé trois objectifs:

1. trouver des rameaux fructifères: ce critère fut très restrictif malgré l'usage d'un échenilloir.
2. maximaliser la diversité et éviter d'accumuler des formes proches des espèces classiques. Ainsi la majorité des phénotypes sont nettement intermédiaires et chaque caractère présente une riche gradation de nuances.
3. éviter les facteurs de variation non spécifiques, tels que:
  - influence de l'état juvénile: les rameaux „juvéniles“ (plantules, jeunes rejets, gourmands et rameaux de juin) sont exclus a priori, car leurs feuilles ont dans toutes les espèces indigènes une base trop atténuée, des lobes mucronulés et peu marqués, une pilosité réduite, des proportions aberrantes et un pétiole plus court que les feuilles des branches adultes.
  - influence du rythme saisonnier: plusieurs caractères évoluent jusqu'en Juin pour la même feuille. Il faut donc comparer des feuilles prélevées dès la mi-Juin.
  - influence présumée de l'ensoleillement: les rameaux ont été prélevés en général à la périphérie des couronnes, donc à découvert.

Pour discerner ces variations non spécifiques, nous nous sommes fiés à plusieurs données éparses dans la littérature et à notre expérience personnelle, sans étude statistique préliminaire.

Les spécimens sont déposés au Musée botanique cantonal de Lausanne (LAU).

## II.2. *Les caractères différentiels*

Pour éviter des milliers de mesures vaines, il faut consacrer un temps de documentation au choix et à la codification des caractères:

- documentation bibliographique: Ascherson et Graebner (1908–1913), Schwarz (1937), Camus (1938–1939), Cousens (1963, 1965), Carlisle et Brown (1965), Staszkievicz (1970), Moggi et Paoli (1972), Becker (1972) et Wigston (1975) ont suggéré ou orienté le choix de plusieurs caractères.



- documentation pratique: une période de familiarisation et des mesures préliminaires ont permis d'écarter rapidement des caractères et des codifications à variation aléatoire ou peu significative.

Deux tendances sont à relever:

- les détails de la pilosité sont comptés parmi les meilleurs caractères diagnostiques (Kissling 1977).
- les proportions sont souvent préférées aux mesures absolues, en accord avec les observations subtiles de Anderson (1951). Les 20 caractères retenus sont évidemment imparfaits: la taxonomie et la discrimination des caractères évoluent continuellement de pair.

Les illustrations sont publiées séparément dans la clef de détermination, où elles sont plus utiles qu'ici.

Tout d'abord, 6 mesures sont effectuées séparément sur 10 feuilles prises sur toute la longueur du rameau (pour éviter la disparité entre feuilles apicales et basales, Staszkievicz 1970):

$L_p$	=	longueur du pétiole
$L$	=	longueur du limbe
$l$	=	largeur maximale du limbe
$L_1$	=	distance de la base du limbe au niveau de sa largeur maximale
$L_{lob}$	=	longueur du plus grand lobe
$L_{pd}$	=	longueur de l'éventuel pédoncule femelle axillé par la feuille.

1. *pilosité du rameau de l'année*: évaluation par comparaison avec une échelle graphique, de 0 à 10.
2. *longueur relative du pétiole*: moyenne des  $L_p/L$  %.
3. *pilosité de la face inférieure du pétiole*: comme 1.
4. *largeur relative du limbe*:  $l/L$  %.
5. *obovalité du limbe*:  $L_1/L$  %.
6. *nombre de lobes latéraux*: moyenne sur 10 feuilles.
7. *fréquence des côtés concaves*: un côté du limbe est concave à la base si la tangente aux deux lobes inférieurs traverse un lobe supérieur. % sur en général 40 côtés.
8. *fréquence des demi-bases auriculées*: % sur 40 demi-bases.
9. *fréquence des demi-bases cunéiformes* (marge du limbe rectiligne à la base sur plus de 5 mm et formant avec la nervure médiane un angle inférieur à  $60^\circ$ ): %.
10. *pilosité de la face inférieure de la nervure médiane*: évaluation comme 1, au quart basal, à l'aisselle d'une nervure latérale. Cette mesure est:
  - conservée si la pilosité est homogène entre les ramifications.
  - divisée par 3 si la pilosité se résume à des touffes de poils axillaires.

11. *fréquence des nervures intercalaires*: moyenne sur 10 feuilles du rapport (nombre de nervures intercalaires / nombre de sinus) %.
12. *division du limbe*:  $L_{lob}/L$  %.
13. *longueur des poils de rameaux*: évaluation moyenne en  $\mu\text{m}$ .
14. *excédent de rayons par poil*: parmi  $n$  poils ( $n$  au moins 40), compter les poils à 1 rayon ( $x_1$ ), à 2 rayons ( $x_2$ ), ....., à 8 rayons ( $x_8$ ), etc., de telle sorte que  $x_1 + x_2 + \dots + x_8 + \dots = n$ ; tout cela sous le limbe, entre les nervures. l'excédent de rayons par poil =  $1/n (x_5 + 2x_6 + 3x_7 + 4x_8 + \dots)$ .
15. *déficit de rayons par poil*:  $1/n (x_3 + 2x_2 + 3x_1)$ .
16. *réduction de la pilosité du limbe* = 0, si  $p \geq 50$ .  
=  $50 - p$ , si  $p < 50$ .  
 $p$  étant le nombre moyen de poils tecteurs par  $4 \text{ mm}^2$  sous le limbe.
17. *position des rayons*: moyenne sur 40 poils de l'angle ( $^\circ$ ) évalué entre la base des rayons et la face inférieure du limbe.
18. *longueur des rayons*: moyenne ( $\mu\text{m}$ ) sur 40 rayons pris au hasard sous le limbe.
19. *longueur relative du pédoncule*:  $L_{pd}/L_p$ .
20. *pilosité du pédoncule*: comme 1.

Quelques spécimens illustrent la diversité des phénotypes et des degrés de réalisation de chaque caractère (tabl. 8).

### II.3. Les corrélations observées.

Le coefficient de Pearson a été calculé entre les 20 caractères pris deux à deux (tabl. 9). Les nombreuses corrélations significatives mêlées à des corrélations nulles (valeur absolue inférieure à 179,6) suggèrent un réseau de corrélations tel que nous l'avons défini.

Mais peut-on reconstituer un réseau de  $n$  espèces parentales et de vecteurs-caractères tel que:

- la direction et le sens des *vecteurs-caractères* soient compatibles avec ces corrélations.
- les diagnoses différentielles des *espèces extrapolées* correspondent à des espèces réelles?

### II.4. L'analyse factorielle des caractères

L'analyse factorielle sert ici à établir des groupes de caractères dont les directions sont proches (fig. 4). Ces groupes simplifieront la reconstitution du réseau.

- Le *facteur 1* met en évidence les groupes de caractères 1–3–10–20 et 16–19.
- Le *facteur 2* sépare 19 de 16 et révèle les groupes 5–7–8–11–12–15 et 2–6.

Tableau 8:  
Extrait du tableau de mesures.

spécimen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	15,5	3	47,3	59,5	13,4	15	5	25	4	16	27,6	359	0,02	0,60	29,6	17	267	0,30	2
10	5	15,3	4	65,9	54,1	11,0	0	27	16	6	56	25,8	281	0,05	0,36	9,2	11	201	0,44	8
14	8	20,7	8	70,9	53,0	9,6	2	60	1	7	22	28,4	390	0,10	0,81	0	25	310	0,33	10
15	6	13,3	7	67,4	49,5	10,0	0	25	8	8	49	30,4	374	0	0,92	9,2	70	510	0,48	10
34	1	21,3	2	71,6	55,8	10,4	0	11	35	4	44	33,8	343	1,02	0,10	0	8	115	0,23	6
38	7	13,7	5	57,8	59,6	11,9	33	57	9	7	59	31,4	390	0	0,96	0	50	365	0,85	8
52	5	15,7	5	63,5	56,2	8,8	5	50	18	4	54	34,5	281	0	0,50	19,3	42	295	1,00	4
55	0	4,3	0	71,4	61,3	7,8	8	95	0	1	104	43,1	312	0	2,64	24,8	5	153	10,4	1
62	0	7,7	0	53,8	52,1	9,4	2	61	5	2	73	30,1	359	0	0,65	49,3	18	351	8,3	3
66	7	19,5	4	52,9	56,2	10,5	3	34	22	6	52	28,2	172	0,92	0,21	0	6	177	0,29	8
80	6	13,8	6	51,8	49,0	12,2	0	2	39	6	23	30,1	390	0,05	0,67	17,8	27	247	0,93	7

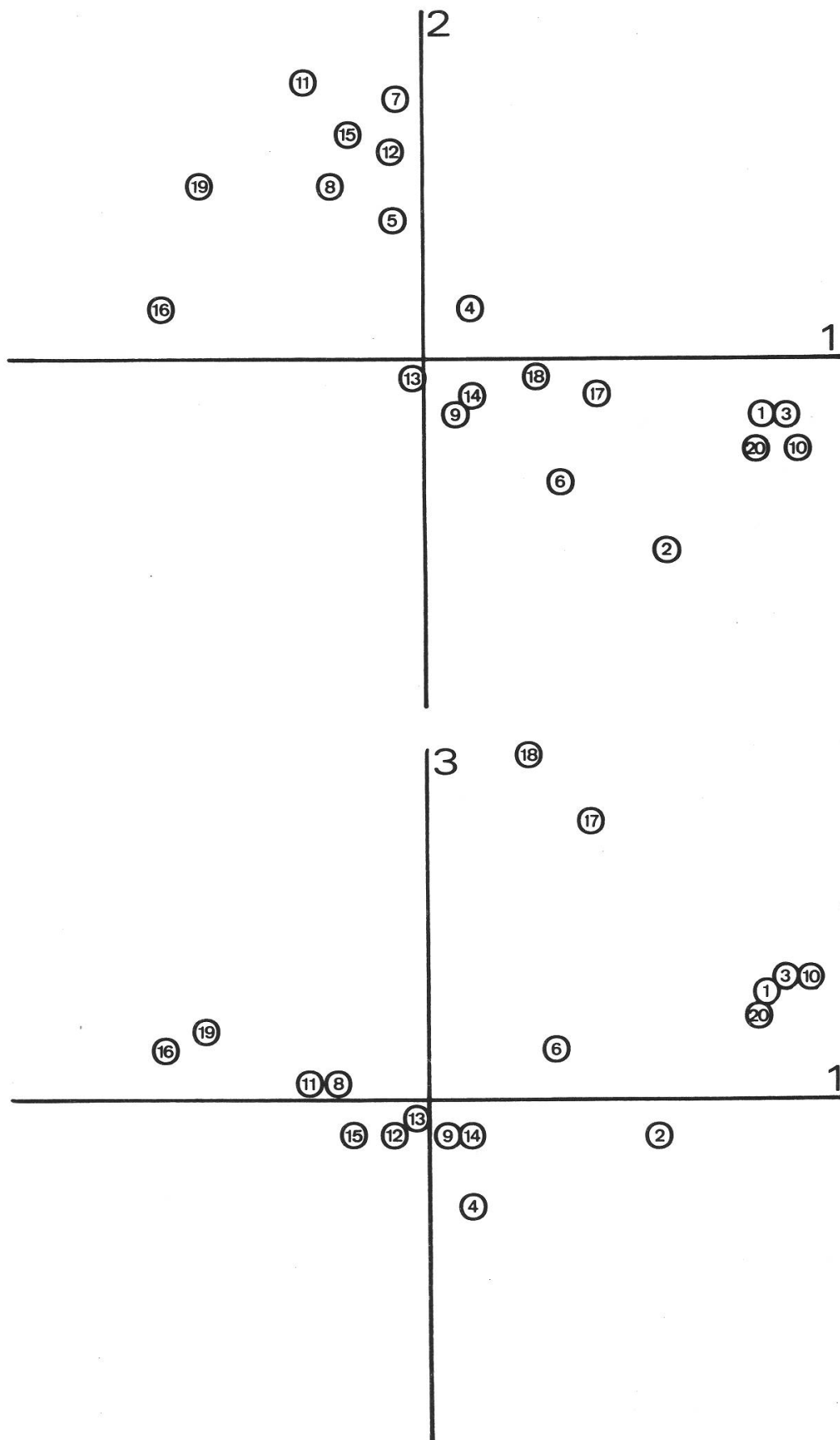
Tableau 9 :

Corrélations observées entre les 20 caractères (x 1000). Pour une population de 85 spécimens, on peut affirmer avec 10% de risque d'erreur que la corrélation est significative si la valeur absolue dépasse 179.6, avec 5% de risques d'erreur dès 213.3, avec 1% dès 278.0, et 1%<sup>00</sup> au-delà de 350.7.

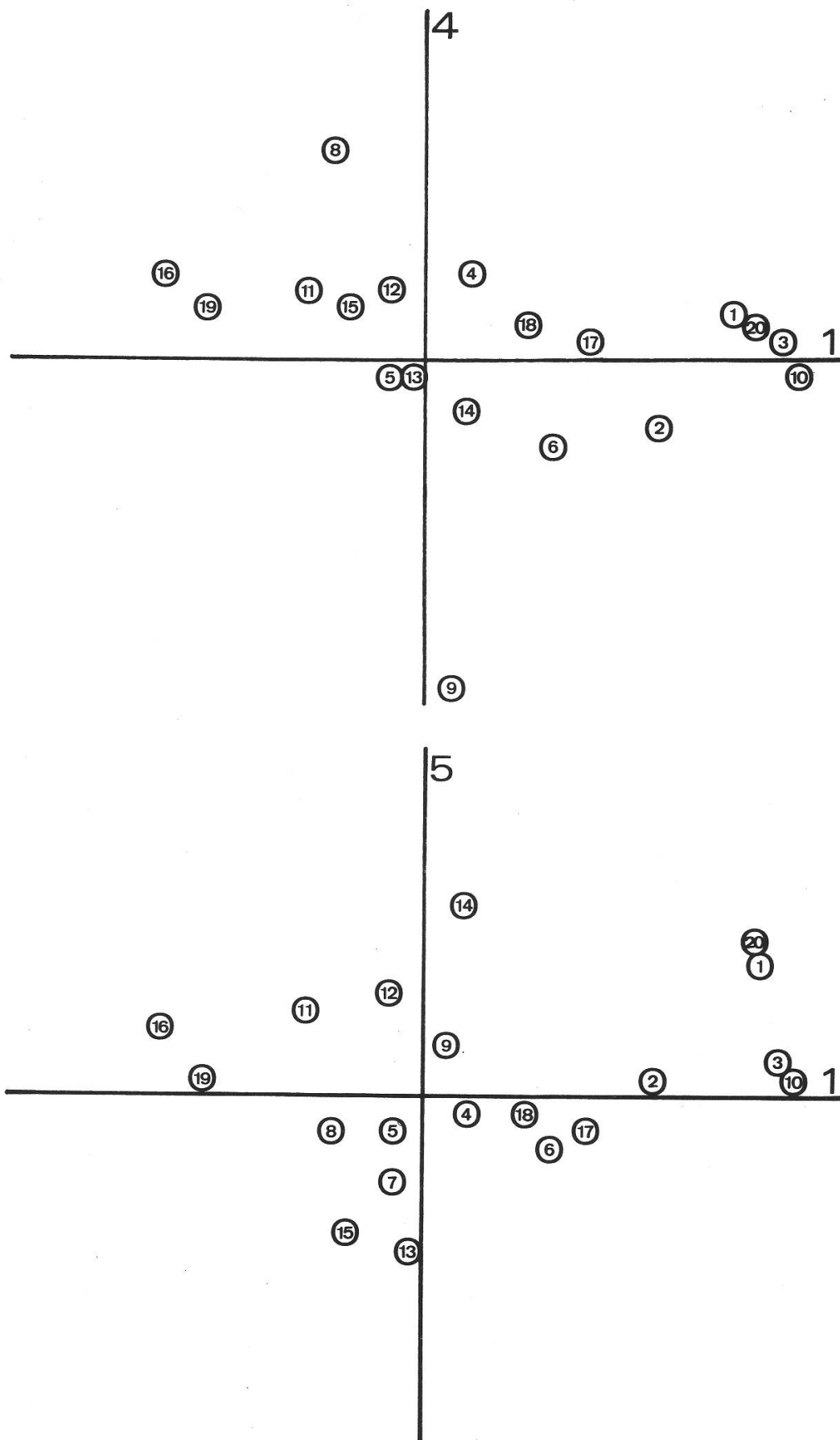
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
2	440																			
3	852	398																		
4	-66	60	-86																	
5	-157	-188	-179	-19																
6	125	265	210	-236	-65															
7	-196	-443	-218	101	398	-118														
8	-231	-473	-231	96	278	-287	461													
9	33	231	59	-194	-20	215	-246	-677												
10	740	496	873	-26	-173	380	-253	-255	79											
11	-195	-584	-275	14	241	-478	523	518	-235	-384										
12	-52	-342	-152	319	178	-343	383	320	-188	-221	581									
13	-196	17	61	64	-36	-103	37	-38	3	-13	-119	-186								
14	165	201	56	-18	19	23	-153	-135	234	94	-6	65	-294							
15	-352	-400	-325	152	206	-284	552	399	-222	-358	475	385	184	-368						
16	-312	-465	-434	12	6	-348	129	249	-215	-571	302	223	-43	-46	151					
17	444	186	537	-126	-92	208	-123	-25	-76	550	-144	-68	-25	-66	-62	-125				
18	374	73	469	-184	-89	140	-89	11	-143	481	-32	-51	-20	-58	-107	37	903			
19	-346	-659	-384	-131	70	-370	437	428	-225	-450	590	265	42	-110	359	412	-129	7		
20	865	488	827	-55	-229	252	-301	-273	16	779	-292	-92	-220	262	-419	-375	440	391	-452	

Figure 4:

Représentation graphique de l'analyse factorielle des caractères. Programme FACTOR de la collection SPSS, version 7.0-1.3.77, Centre de calcul de l'École Polytechnique Fédérale de Lausanne. Seuls les 5 premiers facteurs ont été retenus: ils sont représentés par les axes des



4 projections. Dans chaque projection, les caractères (points numérotés) ont pour coordonnées leurs charges sur 2 facteurs: par exemple on peut lire dans la projection 1/2 que le groupe de caractères 1-3-10-20 est conditionné beaucoup plus par le facteur 1 que par le facteur 2.



- Le *facteur 3* isole le groupe 17-18.
- Le *facteur 4* isole le caractère 9 et sépare 8 de 5-7-11-12-15.
- Le *facteur 5* conditionne surtout 14 et 13; il sépare 1-20 de 3-10, et un peu 15 et 12 de 5-7-11.
- Seul le caractère 4 n'est mis en évidence par aucun des cinq premiers facteurs de l'analyse: sa signification est donc négligeable, au moins dans la population considérée, et nous l'abandonnons désormais.

## II.5. La matrice de corrélations simplifiée

Les groupes de caractères révélés par l'analyse factorielle permettent de simplifier la matrice des corrélations observées, en négligeant les degrés de corrélation et le comportement individuel des caractères (tabl. 10).

## II.6. La reconstitution du réseau

On peut imaginer plusieurs réseaux compatibles avec les corrélations observées, construits sur un nombre d'espèces variable. Nous cherchons ici le plus simple, qui est en même temps le plus vraisemblable. Pour le reconstituer, nous partirons donc du modèle hypothétique le plus simple, puis nous le retoucherons progressivement pour le rendre compatible avec la *matrice de corrélations simplifiée*.

Tableau 10:

Matrice de corrélations simplifiée.

- 0 = toutes corrélations nulles entre les caractères des 2 groupes.
- + = toutes corrélations positives.
- (+) = majorité des corrélations positives.
- = toutes corrélations négatives.

	3	1			5				2	17			
	10	20	16	19	7	11	8	12	15	6	18	9	14
1-20	+												
16	-	-											
19	-	-	+										
5-7-11	-	-	(+)	+									
8	-	-	+	+	+								
12	(-)	0	+	+	+	+							
15	-	-	0	+	+	+	+						
2-6	+	+	-	-	(-)	-	-	-	-				
17-18	+	+	0	0	0	0	0	0	0	(+)			
9	0	0	-	-	(-)	-	-	-	-	+	0		
14	0	(+)	0	0	0	0	0	0	-	0	0	+	
13	0	-	0	0	0	0	-	+	0	0	0	0	-

Partons du *réseau hypothétique* suivant (fig. 5):

- 3 espèces;
- A est celle dont les caractères sont mis en évidence par le facteur 1, de l'analyse factorielle, B est celle que révèle le facteur 2, et C correspond au facteur 3;
- les 3 groupes de caractères concernés différencient chaque espèce des 2 autres.

La confrontation avec la matrice simplifiée entraîne immédiatement trois corrections (fig. 6):

- le groupe 17-18 est indépendant des groupes 5-7-11, 8, 12, 15; donc son vecteur doit leur être perpendiculaire: il ne peut être placé que sur l'axe A-C.
- mais 16 et 19 sont aussi indépendants de 17-18: ils seront donc rabattus sur l'axe perpendiculaire AC-B.
- enfin, le groupe 2-6, faiblement corrélé avec 17-18, ne doit pas lui être perpendiculaire: rabattons-le sur l'axe A-BC.

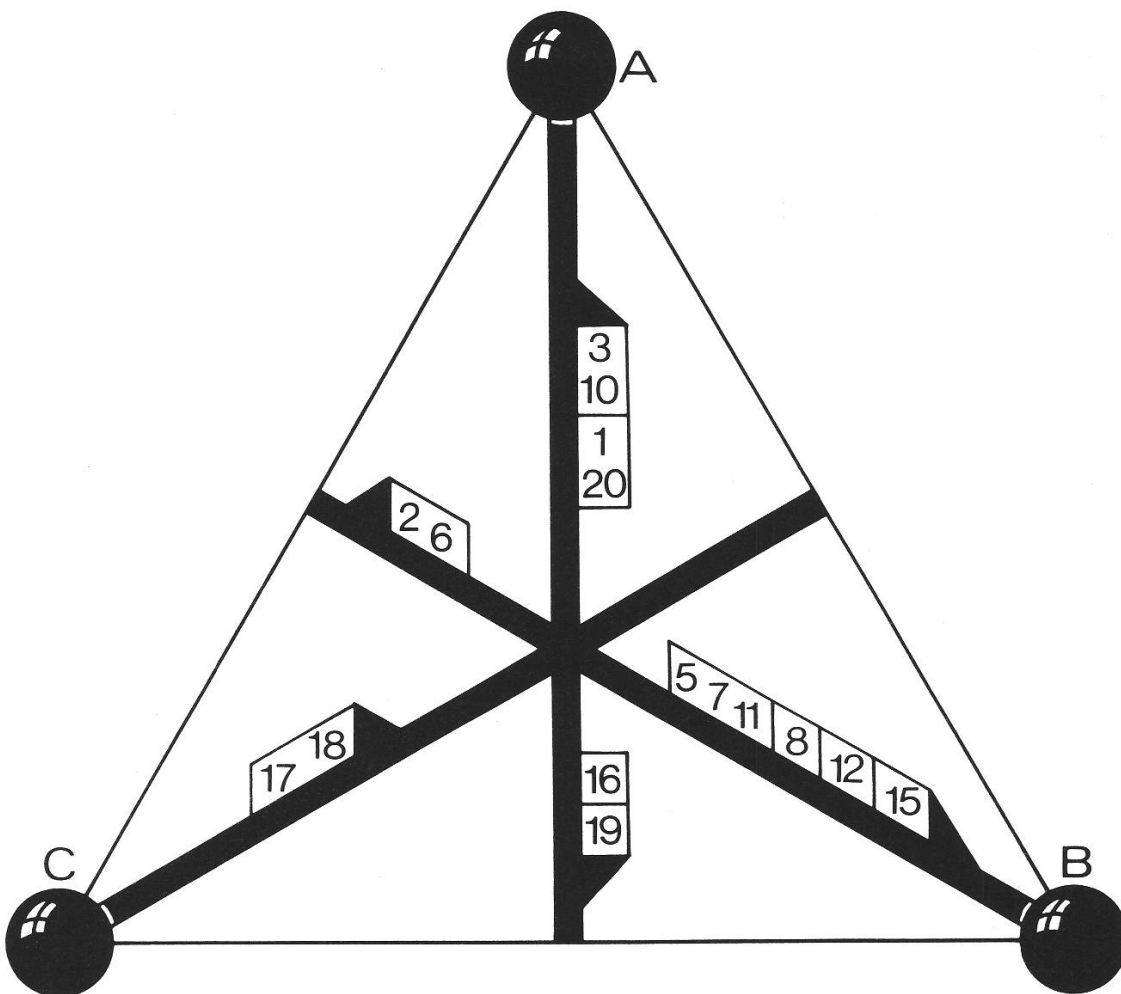


Figure 5:

Réseau hypothétique de départ. 3 espèces dont les caractères sont regroupés par les 3 premiers facteurs de l'analyse.



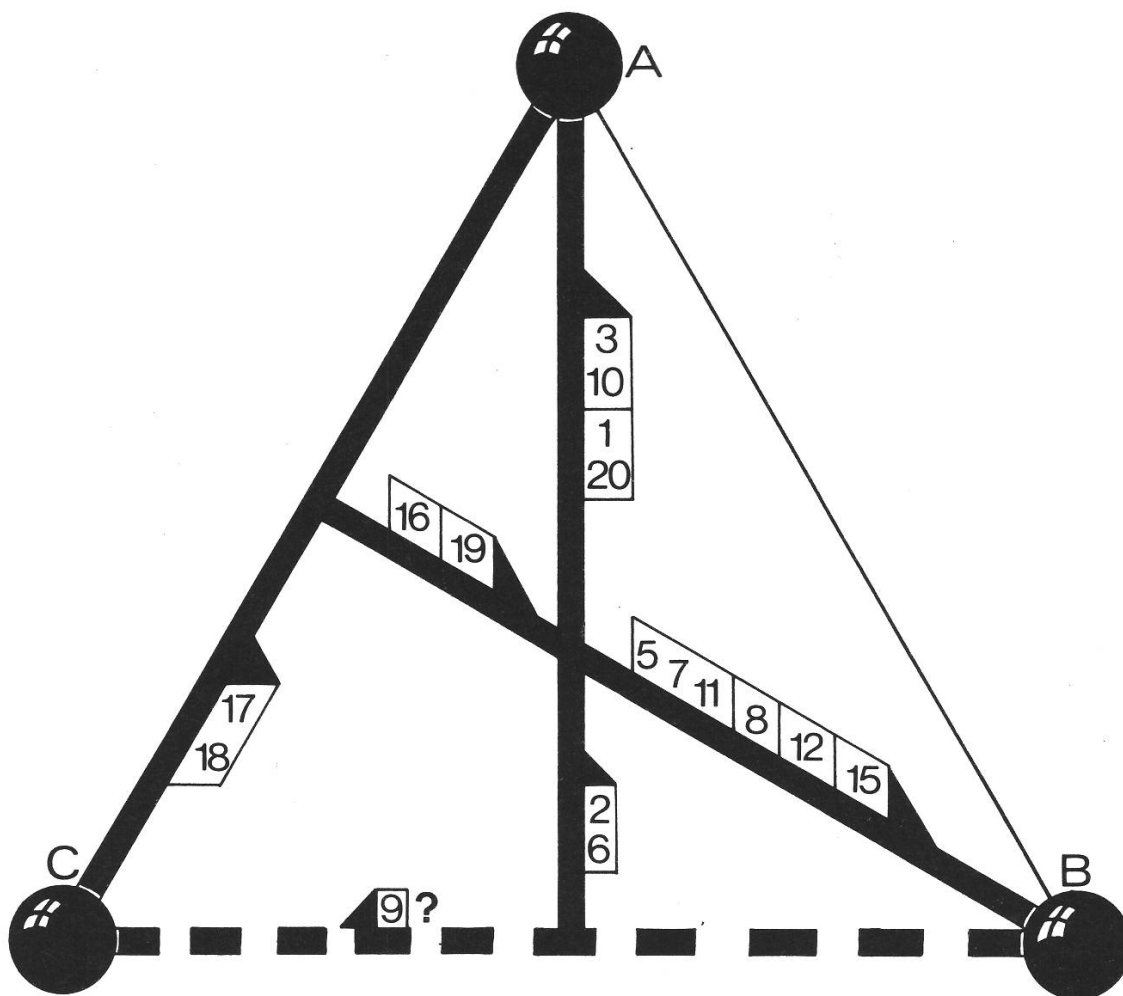


Figure 6:

Réseau de départ corrigé en fonction de la matrice simplifiée, sans tenir compte des caractères isolés par les facteurs 4 et 5 de l'analyse. Les flèches indiquent le sens des vecteurs-caractères.

Il s'agit ensuite d'intégrer les caractères isolés par les facteurs suivants de l'analyse:

- le caractère 9 (facteur 4): la direction la plus compatible avec ses corrélations est l'axe B–C (fig. 6), mais quelques corrélations restent contradictoires: une positive avec 2–6 qui est perpendiculaire, et une nulle avec 17–18 qui ne s'écarte que de  $60^\circ$ .
- 14 et 13 (facteur 5) sont indépendants de la plupart des autres caractères, à part 1–20 et 15: ils ne trouvent par conséquent aucune direction satisfaisante dans notre réseau.

Ces deux défauts mènent l'hypothèse des 3 espèces à l'impasse.

Ajoutons une espèce D, plaçons les caractères restants et apportons les corrections imposées par ces nouveaux caractères:

- le caractère 9 (facteur 4): son vecteur doit être aussi perpendiculaire que possible à 17–18, 3–10 et 1–20, dont il est indépendant. La direction optimale est B–CD (fig. 7).
- le caractère 14 (facteur 5): indépendant de la plupart des caractères du plan ABC, il convient à première vue comme différentiel de D par rapport à ABC. Corrélié positivement à 9, son vecteur sera ascendant vers D.

- première correction imposée par 14:15 est corrélé à 14 (il est d'ailleurs séparé de 5-7-11 par le même facteur 5 de l'analyse!). Il faut donc réduire son angle avec 14 sans trop augmenter ses angles avec les caractères du plan ABC, avec lesquels il est fortement corrélé: la direction B-ACD convient.
- seconde correction: le même raisonnement amène le groupe 1-20 sur l'axe AD-BC.
- enfin le caractère 13 (facteur 5): malgré une forte ressemblance, il ne peut pas être parallèle à 14 et de sens contraire, car il est indépendant de 9. Il faut lui donner un angle maximum avec 9 et minimum avec 14: c'est l'axe D-AB qui convient.
- l'intégration de 13 impose une correction: 12 trouve une direction plus adéquate dans l'axe AC-BD, car il est indépendant de 1-20, mal corrélé avec 3-10 et corrélé avec 13.

Le réseau ainsi reconstitué est en accord avec presque toutes les corrélations de la matrice simplifiée (tabl. 10).

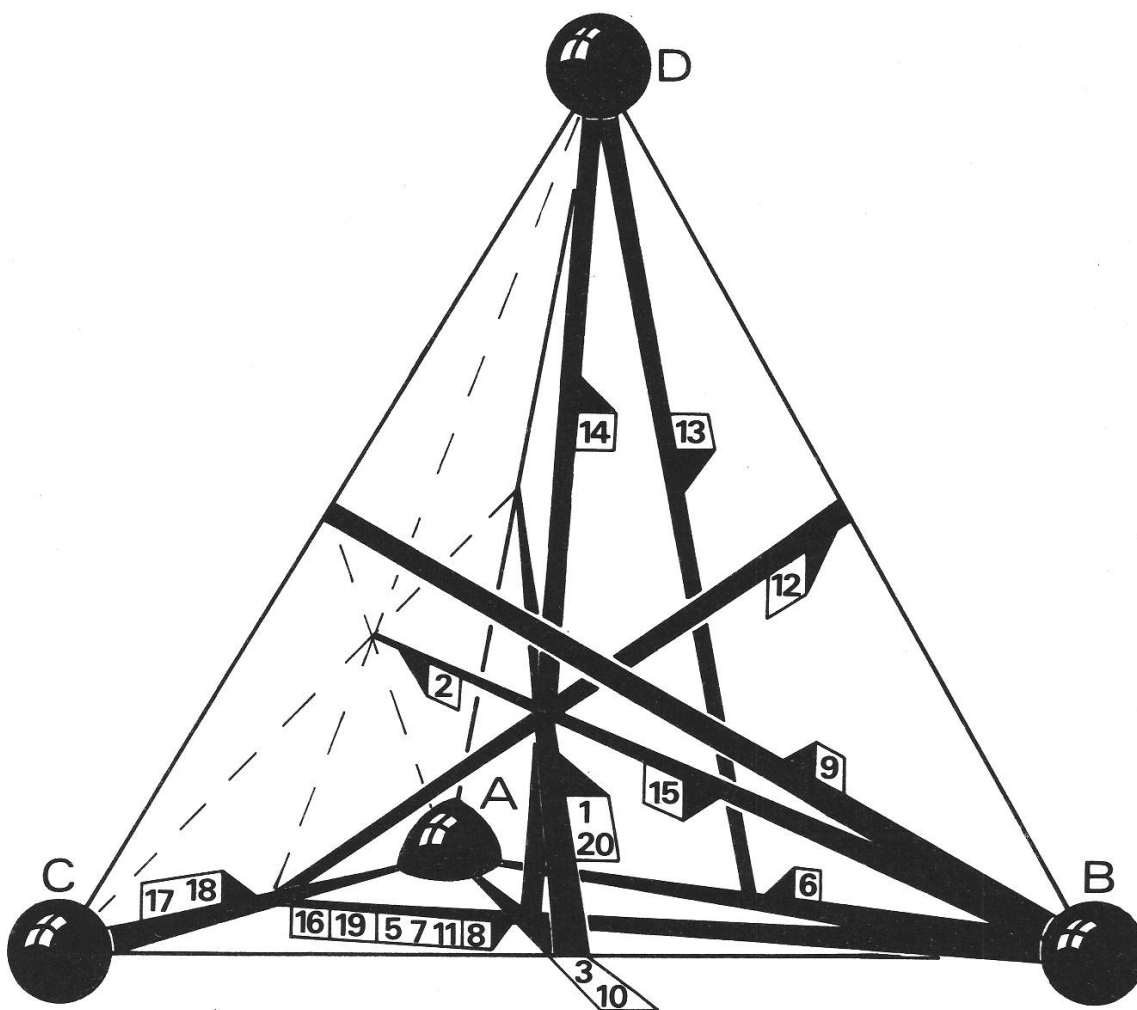


Figure 7:

Réseau de corrélations reconstitué à partir de la matrice simplifiée (tabl. 10), puis optimisé par rapport aux corrélations observées (tabl. 9).

## II.7. L'optimisation du réseau

Il s'agit enfin d'adapter plus finement le *réseau reconstitué* aux corrélations observées (tabl. 9): la direction de chaque caractère est corrigée en tenant compte de ses différents degrés de corrélation avec tous les autres.

Cette étape amène deux retouches (fig. 7):

- 2 est pour l'instant sur l'axe A-BC (fig. 6). Or il est plus fortement corrélé avec 16, 19, 5-7-11, 8, 12, 15 qu'avec 17-18: il faut donc augmenter son angle avec 17-18 et diminuer celui avec 16, 19, etc. Et puisqu'il est corrélé avec 14, il doit être un peu ascendant vers D: la meilleure direction est B-ACD, mais elle n'explique pas la faible corrélation avec 17 ni l'absence de corrélation avec 13.
- 6 est sur l'axe A-BC, qui forme un angle de  $80^\circ$  avec 9: or 6 est corrélé avec 9. D'autre part il est plus fortement corrélé avec 16, 19, 8, 11, 12, 15 qu'avec 17-18: il trouve donc une direction plus adéquate sur l'axe A-B.

Pour contrôler l'*optimisation du réseau* (fig. 7), nous calculons les angles entre les vecteurs-caractères (tabl. 11) puis nous les comparons aux corrélations observées (fig. 8). L'optimisation consiste à maximaliser la corrélation – négative – entre angles et corrélations observées.

On peut imaginer une optimisation automatique par itérations qui aboutiraient chacune au calcul du coefficient de corrélation correspondant à la figure 8.

## II.8. Les espèces parentales extrapolées

Le réseau reconstitué permet d'extrapoler les *diagnoses différentielles* de 4 espèces parentales:

- A a des rameaux tomenteux (caractère 1) de poils longs (13). Le pétiole est long et tomenteux (2 et 3). Le limbe a un contour elliptique (5) et convexe à la base (7). Les sinus sont plus nombreux que chez B (6), peu profonds (12), et pauvres de nervures intercalaires (11). La base du limbe n'est pas auriculée (8), ni déterminée comme cunéiforme (9). A la face inférieure, la nervure médiane est tomenteuse (10) et le limbe est pubescent (16) de longs poils (18) à quatre rayons (14, 15) dressés (17). Le pédoncule femelle est très court (19) et tomenteux (20).
- B a des rameaux glabres (1) et ne possède pas la faculté de raccourcir les poils des rameaux (13). Le pétiole est très court (2) et glabre (3). Le limbe a un contour obovale (5) et concave dans la moitié inférieure (7). Les sinus sont peu nombreux (6), profonds (12) et richement pourvus de nervures intercalaires (11). La base du limbe est auriculée (8, 9). A la face inférieure, la nervure médiane est glabre (10) comme le limbe (16). Lorsque cette espèce est hybridée avec les autres, et porte quelques poils tecteurs, elle tend à réduire leur nombre de rayons (15, 14) sans influencer ni leur position (17) ni leur longueur (18). Le pédoncule femelle est très long (19) et glabre (20).
- C a des rameaux glabres (1) et ne possède pas la faculté de déterminer la longueur des poils de rameaux (13). Le pétiole est long (2) et glabre (3). Le limbe a un

Tableau 11:

Angles (°) entre les caractères du réseau reconstitué et optimisé.

	1	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
2	54																		
3	35	62																	
5	66	20	60																
6	45	41	30	30															
7	66	20	60	0	30														
8	66	20	60	0	30	0													
9	66	20	80	34	55	34	34												
10	35	62	0	60	30	66	66	80											
11	66	20	60	0	30	0	0	34	60										
12	90	54	66	35	45	35	35	66	66	35									
13	66	62	90	81	90	81	81	81	90	81	66								
14	54	64	90	90	90	90	90	62	90	90	54	20							
15	54	0	62	20	41	20	20	20	62	20	54	62	64						
16	66	20	60	0	30	0	0	34	60	0	35	81	90	20					
17	45	90	30	90	60	90	90	73	30	90	90	73	90	90	90				
18	45	90	30	90	60	90	90	73	30	90	90	73	90	90	90	0			
19	66	20	60	0	30	0	0	34	60	0	35	81	90	20	0	90	90		
20	0	54	35	66	45	66	66	66	35	66	90	66	54	54	66	45	45	66	

contour elliptique (5) et convexe à la base (7). Les sinus, en nombre indéterminé (6), sont peu profonds (12) et pauvres de nervures intercalaires (11). La base du limbe est cunéiforme (9, 8). A la face inférieure, la nervure médiane est glabre (10) et le limbe est pubescent (16) de poils courts (18) à quatre rayons (14, 15) appliqués (17). Le pédoncule femelle est très court (19) et plutôt glabre (20).

D a des rameaux tomenteux (1) de poils courts (13). Le pétiole est long (2) et sa pilosité indéterminée (3). La forme générale du limbe n'est pas déterminée (5, 7). Les sinus sont profonds (12), mais leur nombre (6) et la fréquence des nervures intercalaires (11) sont indéterminés. La base du limbe est cunéiforme (9, 8). La pilosité est indéterminée à la face inférieure de la nervure médiane (10) et du limbe (16). Les poils du limbe ont plus de quatre rayons (14, 15), mais leur position (17) et leur longueur (18) sont indéterminées. Le pédoncule femelle est tomenteux (20) et de longueur indéterminée (19).

Nous avons maintenant tous les éléments pour conclure.

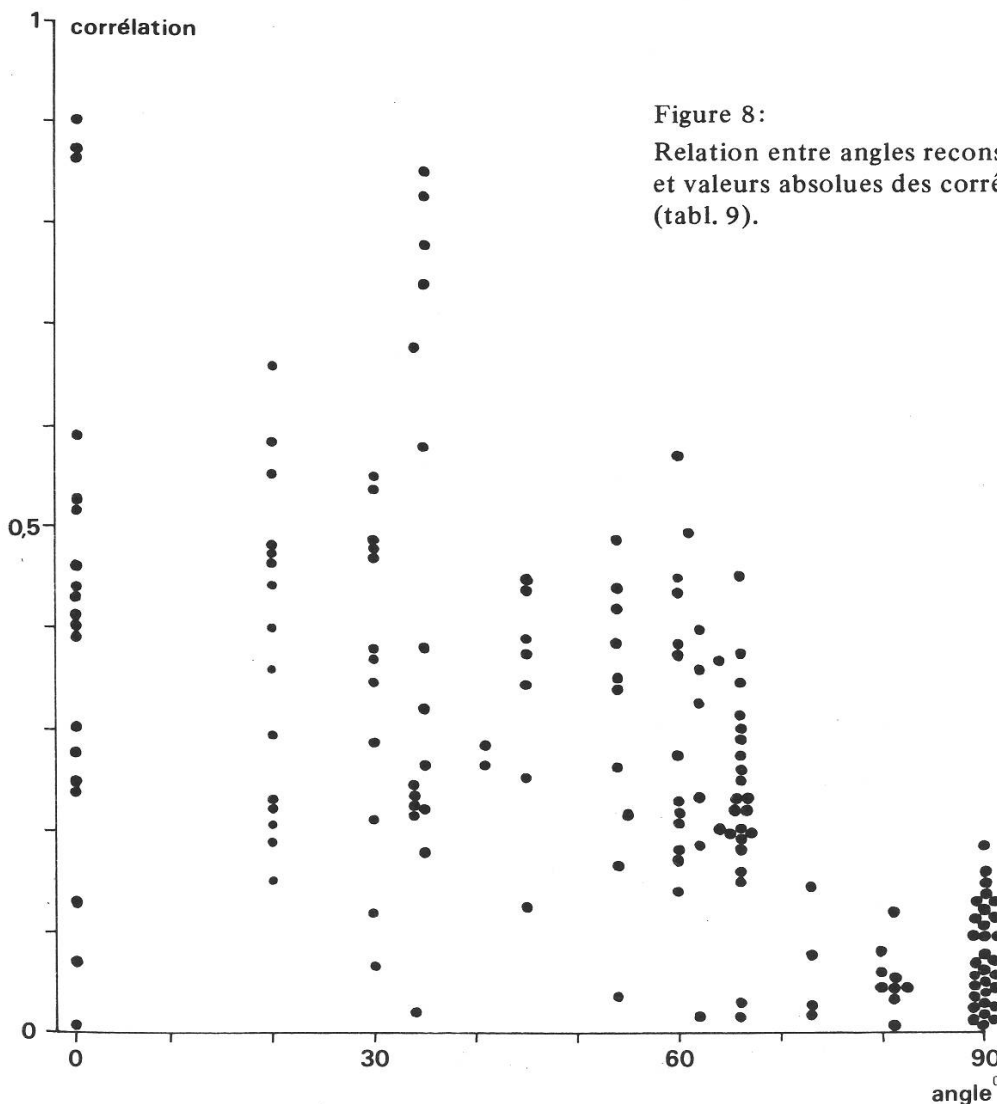


Figure 8:  
Relation entre angles reconstitués (tabl. 11)  
et valeurs absolues des corrélations observées  
(tabl. 9).

## Conclusions

Y a-t-il *réseau de corrélations* entre les chênes du Mauremont? Passons en revue les sept propriétés du réseau (voir I.3.):

1. Tous les caractères retenus dans le réseau reconstitué présentent plusieurs *degrés de réalisation* (tabl. 8).
2. Parallèlement, la population considérée forme bien un *essaim polymorphe*.
3. Les *corrélations significatives* entre caractères sont abondantes (tab. 9).
4. Entre les 19 caractères retenus (fig. 7), 64 *corrélations nulles* sont associées à des corrélations hautement significatives (tabl. 9): 52 correspondent à des angles supérieurs à  $60^{\circ}$ , dont 43 entre  $80^{\circ}$  et  $90^{\circ}$  (fig. 8). Réciproquement, les caractères séparés par plus de  $70^{\circ}$  ne sont jamais corrélés significativement (une exception sur 47 cas). Les corrélations nulles correspondent donc bien aux caractères perpendiculaires.

Mais cette propriété du réseau est imparfaitement réalisée, puisque 12 *corrélations nulles* sur 64 correspondent à des angles de  $0^{\circ}$  à  $60^{\circ}$  dans le réseau optimisé. Ces exceptions peuvent avoir deux causes entre lesquelles nous ne savons pas décider:

- le taux de linkage et de crossing-over.
  - l'insuffisance statistique de la population.
5. Une *corrélation négative* est visible (fig. 8) entre les valeurs absolues des corrélations observées et les angles dans le réseau reconstitué. C'est une propriété essentielle du réseau de corrélations.
  6. Le sens des vecteurs-caractères (fig. 7) est compatible avec les *signes* de toutes les corrélations significatives.
  7. La diagnose différentielle extrapolée pour l'espèce A correspond en tous points à *Quercus pubescens* Willd. tel qu'il est décrit dans les flores et monographies classiques de Ascherson et Graebner (1908–1913), Schwarz (1937) et Camus (1938–1939).
- Le portrait-robot de B correspond, aussi en tous points, à *Q. robur* L.
  - C correspond à *Q. petraea* Liebl., sauf pour le caractère 6: il est notoire que *Q. petraea* Liebl. a plus de sinus par feuille que *Q. robur* L. En réalité, 6 est un caractère différentiel de *Q. robur* L. par rapport à *Q. pubescens* Willd. et *Q. petraea* Liebl.
  - Dans la diagnose D, les caractères 1, 13, 2, 12, 9, 14, 15 et 20 correspondent à *Q. cerris* L.

Les autres caractères varient indépendamment de D dans notre population, alors qu'en réalité ils ont une valeur déterminée chez *Q. cerris* L. De manière générale, toutes les corrélations qui révèlent l'espèce D sont faibles: les trois premiers facteurs de l'analyse factorielle – les plus importants – ne nous obligeaient pas encore à admettre une quatrième espèce parentale (voir II.6.)! Comment l'expliquer?

- a. Cette 4e espèce est-elle de trop?  
Elle est nécessaire pour expliquer les corrélations entre les caractères isolés par les facteurs 4 et 5 de l'analyse.
- b. D correspond-elle à une autre espèce?  
Seul *Q. cerris* L. entre en ligne de compte au Nord des Alpes.
- c. Ne subsiste-t-il que des traces d'une introgression ancienne avec *Q. cerris* L.?  
L'essaim de génotypes serait ainsi dominé par les 3 autres espèces, et les caractères de *cerris* seraient trop rarement et trop faiblement réalisés pour que toutes leurs corrélations soient évidentes.

C'est l'explication que nous retenons. En effet, le caractère 14, excellent indice de *Q. cerris* L., n'est pas souvent différent de zéro et culmine à 1,02 chez le spécimen 34 (tabl. 8) dont les poils ont environ 4,92 rayons: or les poils de *Q. cerris* L. ont plus de 8 rayons (Camus 1938–1939, Kissling 1977)! La représentation de cette espèce reste donc infime dans la population considérée. Nous trouvons même étonnant que ses modestes apparitions soient si bien corrélées.

Rappelons que seul Thiébaud (1953, 1954) avait affirmé la présence d'hybrides de *Q. cerris* L. dans le Jura central suisse.

Les quatre espèces extrapolées correspondent donc à des espèces classiques.

Les 7 conditions réunies permettent d'affirmer que le complexe des chênes du Mauremont forme un réseau de corrélations entre trois espèces principales – *Q. pubescens* Willd., *robur* L. et *petraea* Liebl. – et une espèce faiblement introgressée, *Q. cerris* L. Il est intéressant de rappeler que ni *Q. pubescens* Willd. (Kissling 1977) ni *Q. cerris* L. ne sont connus actuellement dans la région.

## Perspectives

1. C'est par *déduction* des lois de l'hérédité que nous avons décrit le réseau de corrélations (I.3.). Ses propriétés devraient être vérifiées expérimentalement, comme l'ont été celles du fuseau de recombinaisons (Anderson 1949).
2. La *méthode de test*, développée ici dans un cas tétraspécifique, devrait être étendue aux complexes multispécifiques. Il faudrait alors:
  - étendre notre modèle géométrique (fig. 2) à  $n$  espèces, donc concevoir un polyèdre à  $(n-1)$  dimensions et  $n$  sommets tous équidistants, situés par des vecteurs.
  - abstraire les algorithmes généraux de la reconstitution et de l'optimisation (II.6. et 7.) et les automatiser, car au-delà de 4 espèces on ne peut plus reconstituer le réseau par tâtonnement sur un modèle géométrique: tout le processus doit être numérique.
 Il sera alors possible de percer à jour des populations comme celle de Jensen et Eshbaugh (1976).



3. Le réseau de corrélations n'est pas une preuve suffisante de l'hybridation introgressive entre les chênes du Jura. Il faudrait y ajouter des *tests génétiques* comme la viabilité du pollen et les tests de progéniture. Le croisement artificiel est peu prometteur (Rushton 1977).
4. La représentation de *Q. cerris* L. doit être étudiée dans d'autres populations. Nous avons trouvé dans le Jura suisse des stations xérothermiques où les deux caractères saillants (14 et 13) sont mieux représentés qu'au Mauremont.
5. Que les chênes du Jura central soient ou non des hybrides, ils sont du moins des formes intermédiaires entre les espèces classiques d'Europe centrale. Nous pouvons donc construire une *clef de détermination* qui les situe entre ces espèces.
6. Les trois espèces principales ont des *exigences écologiques* différentes. Puisque les formes intermédiaires s'avèrent liées à des génotypes, elles doivent aussi avoir une écologie définie par rapport à celle des espèces parentales (Anderson 1948). C'est l'un des objets de l'étude phytosociologique que nous avons menée parallèlement dans le Jura central suisse (en cours de rédaction).

## Résumé

Pour étendre l'idée du fuseau de recombinaisons (Anderson 1949) aux complexes plurispécifiques, un nouveau concept est défini: le *réseau de corrélations*.

Une population de chênes du Jura suisse forme un réseau de corrélations entre *Quercus pubescens* Willd., *Q. robur* L., *Q. petraea* Liebl. et *Q. cerris* L.

## Zusammenfassung

*Ein Korrelationsnetz zwischen den Eichenarten des Juras.*

Ausgehend von dem Konzept der auf nur zwei Arten bezogenen Rekombinations-spindel (Anderson 1949) wird das mehrere Arten umfassende *Korrelationsnetz* definiert.

Für einen ausgewählten Eichenbestand im Schweizer Jura wurde ein Korrelationsnetz für *Quercus pubescens* Willd., *Q. robur* L., *Q. petraea* Liebl. und *Q. cerris* L. aufgestellt.

## Summary

*A net of correlations between the oak species of the Jura mountains (Switzerland).*

In order to extend the idea of the recombination spindle (Anderson 1949) to pluri-specific complexes a new concept is defined: the *correlations net*.

An oak population from the Swiss Jura mountains forms a correlations net between *Quercus pubescens* Willd., *Q. robur* L., *Q. petraea* Liebl. and *Q. cerris* L.

Monsieur le Professeur H. Cléménçon, de l'Université de Lausanne, nous a aidé et vigoureusement stimulé dans l'approche mathématique de ce problème: qu'il soit vivement remercié.



## Bibliographie

- Anderson E. 1948. Hybridization of the Habitat. *Evolution* 2, 1–9.  
– 1949. Introgressive Hybridization. J. Wiley, New-York. 109 p.  
– 1951. Concordant versus discordant variation in relation to introgression. *Evolution* 5, 133–141.
- Ascherson P. et Graebner P. 1908–1913. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Engelmann, Leipzig.
- Becker M. 1972. Quelques observations morphologiques chez le Chêne sessile et chez le Chêne pédonculé. *Bull. Soc. Bot. France* 119, 231–236.
- Benson L. 1962. Plant Taxonomy, Methods and Principles. Ronald Press, New-York.
- Benson L., Phillips E.A., Wilder P.A. et al. 1967. Evolutionary sorting of characters in a hybrid swarm. I: Direction of slope. *Amer. J. Bot.* 54 (8), 1017–1026.
- Camus A. 1938–1939. Les Chênes. Lechevalier, Paris.
- Carlisle A. et Brown A.H.F. 1965. The assessment of the taxonomic status of mixed oak (*Quercus* ssp.) populations. *Watsonia* 6 (2), 120–127.
- Cousens J.E. 1963. Variation of some diagnostic characters of the sessile and pedunculate oaks and their hybrids in Scotland. *Watsonia* 5 (5), 273–286.  
– 1965. The status of the pedunculate and sessile oaks in Britain. *Watsonia* 6 (3), 161–176.
- Jensen R.J. et Eshbaugh W.H. 1976. Numerical taxonomic studies of hybridization in *Quercus*. II. Populations with wide areal distributions and high taxonomic diversity. *Systematic Botany* 1 (1), 11–19.
- 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 (1/2), 1–18.
- Moggi G. et Paoli P. 1972. Ricerche sulle querce caducifoglie italiane. 1. Sul valore di alcuni caratteri biometrici e morfologici. *Webbia* 26, 417–461.
- Olsson U. 1975. The structure of stellate trichomes and their taxonomic implication in some *Quercus* species (*Fagaceae*). *Bot. Notiser* 128, 412–424.
- Rushton B.S. 1977. Artificial hybridization between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Watsonia* 11, 229–236.  
– 1978. *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: a multivariate approach to the hybrid problem, 1. Data acquisition, analysis and interpretation. *Watsonia* 12, 81–101.  
– 1979. *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: a multivariate approach to the hybrid problem, 2. The geographical distribution of population types. *Watsonia* 12, 209–224.
- Schwarz O. 1937. Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. Feddes repert. spec. nov. reg. veg.
- Sneath H.A. et Sokal R.R. 1973. Numerical Taxonomy. Freeman and Co., San Francisco.
- Staszkiwicz J. 1970. Dab szypulkowy (*Quercus robur* L.) i dab bezszypulkowy (*Q. sessilis* Ehrh.). in: Jentys-Szaferowa J. Zmienność liści i owoców drzew i krzewów w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Monogr. Bot.* 32, 101–104.
- 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.
- 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.
- Wigston D.L. 1975. The distribution of *Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. and their hybrids in south-western England, 1. The assessment of the taxonomic status of populations from leaf characters. *Watsonia* 10, 345–369.

Pascal Kissling  
Institut de Botanique systématique et  
de Géobotanique, Université de Lausanne  
Avenue de Cour 14bis  
CH-1007 Lausanne