

LES CARACTERISTIQUES DE L'EXINE CHEZ QUELQUES ESPECES DE QUERCUS

M. R. VAN DER SPOEL-WALVIUS
(Hugo de Vries Laboratorium, Amsterdam)

(received August 1st, 1963)

SOMMAIRE

L'exine de pollen de quelques espèces du genre *Quercus* a été observé. Il s'agit de pollen de *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. coccifera* L., *Q. ilex* L.

Dans plusieurs cas la détermination plus exacte du pollen fossile de *Quercus* pourra contribuer beaucoup à comprendre l'histoire forestière. Le pollen de quelques espèces de *Quercus* a été décrit plus en détail pour la première fois par MONOSZON (1954, 1961, 1962) et par VAN CAMPO et ELHAI (1956) et plus récemment encore par PLANCHAIS (1962); les spécimens étudiés proviennent respectivement de la Russie et de la France. L'article de VAN CAMPO consacré au pollen de *Quercus* du domaine de la Méditerranée occidentale constitue la base pour une distinction exacte du pollen de *Quercus*. BEUG (1961, p. 643-645, Taf. XIV 27-31) propose une division de pollen de *Quercus* en deux types, le type de *Q. petraea-robur-pubescens* et l'autre le type de *Q. ilex-coccifera*; cette division globale a prouvé sa valeur pratique. ERDTMAN, BERGLUND and PRAGLOWSKI (1961, p. 32; Pl. 25, 26) et PRAGLOWSKI (1962, p. 54, 55; Pl. 18, 19, 51) décrivent *Q. petraea* (Matt.) Liebl. et *Q. robur* L.; dans ce travail les différences entre les deux espèces sont indiquées, mais ces caractéristiques ne font pas l'objet du présent traité. YAMAZAKI and TAKEOKA (1959) ont réparti les espèces japonais de *Quercus* en trois groupes pollen-morphologiques à l'aide des caractéristiques visibles au moyen du microscope électronique; deux de ces groupes sont d'un grand intérêt pour être comparés aux groupes distingués par BEUG et par le présent article.

A notre connaissance l'observation au microscope de contraste de phase des espèces du genre *Quercus* n'a pas été réalisée jusqu'ici¹⁾. Cependant le pollen de *Quercus* se prête très bien à être étudié au moyen de cette méthode et c'est pour cela, que nous proposons de décrire plus en détail la construction de l'exine chez les différentes espèces. De plus, un nombre de coupes (1 μ) faites selon la méthode de BRORSON-CHRISTENSEN (1949), a été réalisé et discuté ci-dessous.

¹⁾ J'aimerais souligner qu'un nombre de préparations ont été faites au Biologisch Archaeologisch Instituut de Groningue (directeur: Prof. Dr. H. T. Waterbolk); je tiens à remercier vivement le Dr. W. van Zeist de ses suggestions indispensables et de sa bienveillance en parcourant le texte du présent article.

Il me reste à exprimer mes sentiments de reconnaissance envers la maison JONK N.V. de Koog a. d. Zaan qui, en mettant à ma disposition le "karnauba-raffinat", m'a permis de réaliser les coupes.

Je discuterai ici des observations sur les grains de pollen des espèces suivantes: *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. robur* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. ilex* L., et *Q. coccifera* L. Pour ces espèces les caractéristiques de l'exine permettent une division en deux groupes, notamment un type A (*Q. petraea-robur-pubescens*) et un type B (*Q. ilex-coccifera*). Une détermination de pollen fossile de *Quercus* n'est pas possible quand on s'occupe seulement des caractéristiques décrites ici. La grande ressemblance des grains de pollen et, d'autre part, la restriction du nombre des caractéristiques étudiées ici, ne permettent qu'un complément des caractéristiques des deux types de BEUG. Pour une détermination plus exacte nous tenons à renvoyer aux articles de VAN CAMPO et ELHAI et de PLANCHAIS. La terminologie employée est celle proposée par IVERSEN et TROELS-SMITH (1950). Le matériel étudié (au microscope Reichert de contraste de phase) provient des Pays-Bas (*Q. petraea* 4 ex., *Q. robur* 5 ex.), de l'Europe centrale (*Q. petraea* 4 ex., *Q. robur* 1 ex., *Q. pubescens* 3 ex.), de la Suède (*Q. petraea* 1 ex.), de la France (*Q. petraea* 1 ex., *Q. ilex* 2 ex., *Q. coccifera* 4 ex., *Q. suber* 1 ex.), de l'Espagne (*Q. ilex* 1 ex., *Q. coccifera* 1 ex.) et de l'Italie (*Q. ilex* 2 ex., *Q. suber* 1 ex.). Un nombre d'échantillons est monté, après l'acétolyse de pollen, dans la gélatine glycinée, et un autre nombre est monté dans le "silicone oil." Pour toutes les coupes de l'exine on se sert de la gélatine glycinée.

LE TYPE A (le type de *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*).

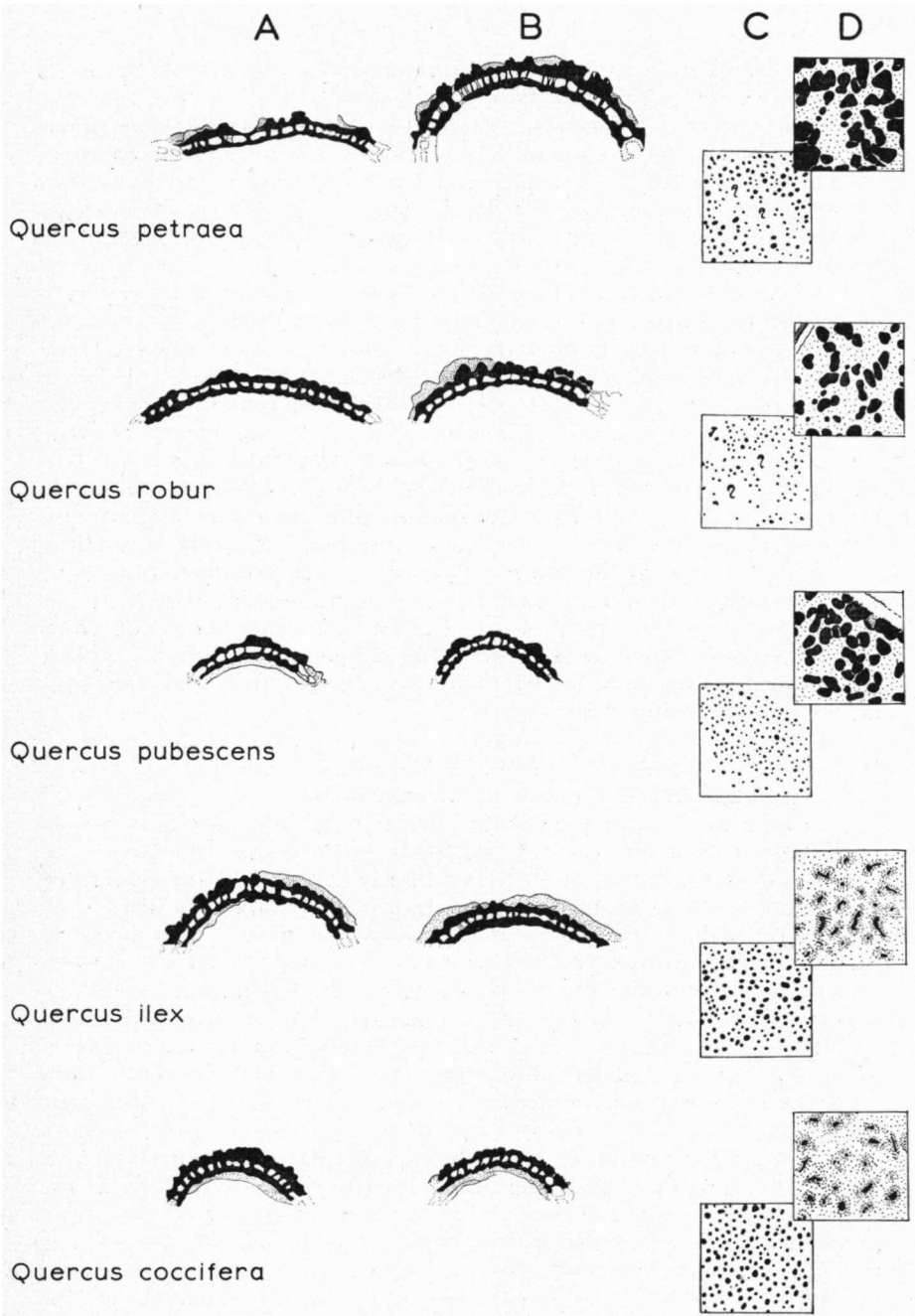
Les préparations étudiées sont les suivantes.

Q. petraea, 11 préparations de pollen monté dans la gélatine glycinée et 1 seule dans le "silicone oil"; 2 préparations de coupes d'exine.

Q. robur, 7 préparations de pollen monté dans la gélatine glycinée; 5 préparations de coupes d'exine.

Q. pubescens, 1 préparation de pollen monté dans la gélatine glycinée et 4 dans le "silicone oil"; 1 seule préparation de coupes d'exine.

En examinant au microscope de contraste de phase (oc. 10 ×, obj. 100 ×) les grains de pollen du type A, on peut observer sur la surface supérieure de l'exine des taches noires, distinctes, les scabrae (Pl. I, D; Pl. II, 1, 2); seulement quand on met au point peu élevé du microscope les taches plus petites de columellae sont visibles (Pl. I, C; Pl. II, 3, 4). Les taches de scabrae peuvent varier individuellement de façon assez sensible, mais elles sont toujours de plus grandes dimensions que les taches de columellae et elles sont toujours nettement distinctes. Quand il y a des scabrae larges et grosses, les columellae sont presque toujours très bien visibles; quand il y a des scabrae plus petites, les columellae sont plus minces et elles sont souvent difficiles à observer. Au premier cas où les scabrae sont larges et grosses et les columellae bien visibles, on n'a pas besoin de la technique du contraste de phase pour distinguer les scabrae autant que les columellae (Pl. II, 1). Cependant, au cas que les scabrae soient moins grosses, la technique du contraste de phase permet seulement de constater que l'exine est d'une même construction mais plus fine. Bien que le pollen de *Quercus*



Légende de la Planche I ($\times 2000$).

Coupes de l'exine et dessins schématiques des aspects successifs de l'exine.

Fig. A et B. Coupes de l'exine.

Fig. C. Dessin schématique de l'exine, montrant seulement les columellae.

Fig. D. Dessin schématique de l'exine (la même région du intercolpium que dessinée en C), montrant seulement les scabrae.

paraisse être assez varié et que chaque échantillon contienne toujours un nombre de grains qui sont moins larges, il ne se produit que rarement, qu'on confonde un grain du type A avec des spécimens du type B. Les grains moins larges du type A se divisent en deux groupes; c'est-à-dire, il y a la possibilité ou bien que leur exine soit d'une grosse construction (Pl. II, 7) ou bien que les scabrae et les columellae soient à peine visibles. Cependant il est impossible de confondre ces deux groupes de petits grains avec ceux du type B.

Les coupes d'exine (Pl. I, A, B) nous confirmeront que les observations susdites sont exactes. Ces coupes des grains du type A montrent aussi une grande variété de scabrae pas seulement en ce qui concerne la largeur mais aussi pour la hauteur. En outre, les taches de scabrae qui sont larges et distinctes se trouvent être composées pour le type A d'un nombre de "scabrae"; la surface de ce complexe de scabrae n'est presque jamais unie (Pl. I, *Q. petraea*, Fig. B en donne un bon exemple). Le complexe de scabrae est beaucoup plus haut que le tectum lui-même (c'est-à-dire beaucoup plus haut que la paroi du grain, bordant ce complexe); et pour cette raison on voit les scabrae sur la surface du grain comme des taches aux contours plus nets. Sous ce rapport il faut remarquer que probablement il n'y ait pas de régions vraiment psilates sur l'exine (cf. également ERDTMAN, BERGLUND and PRAGLOWSKI 1961). Les coupes des grains du type A montrent aussi les scabrae et les complexes de scabrae beaucoup plus larges que les columellae.

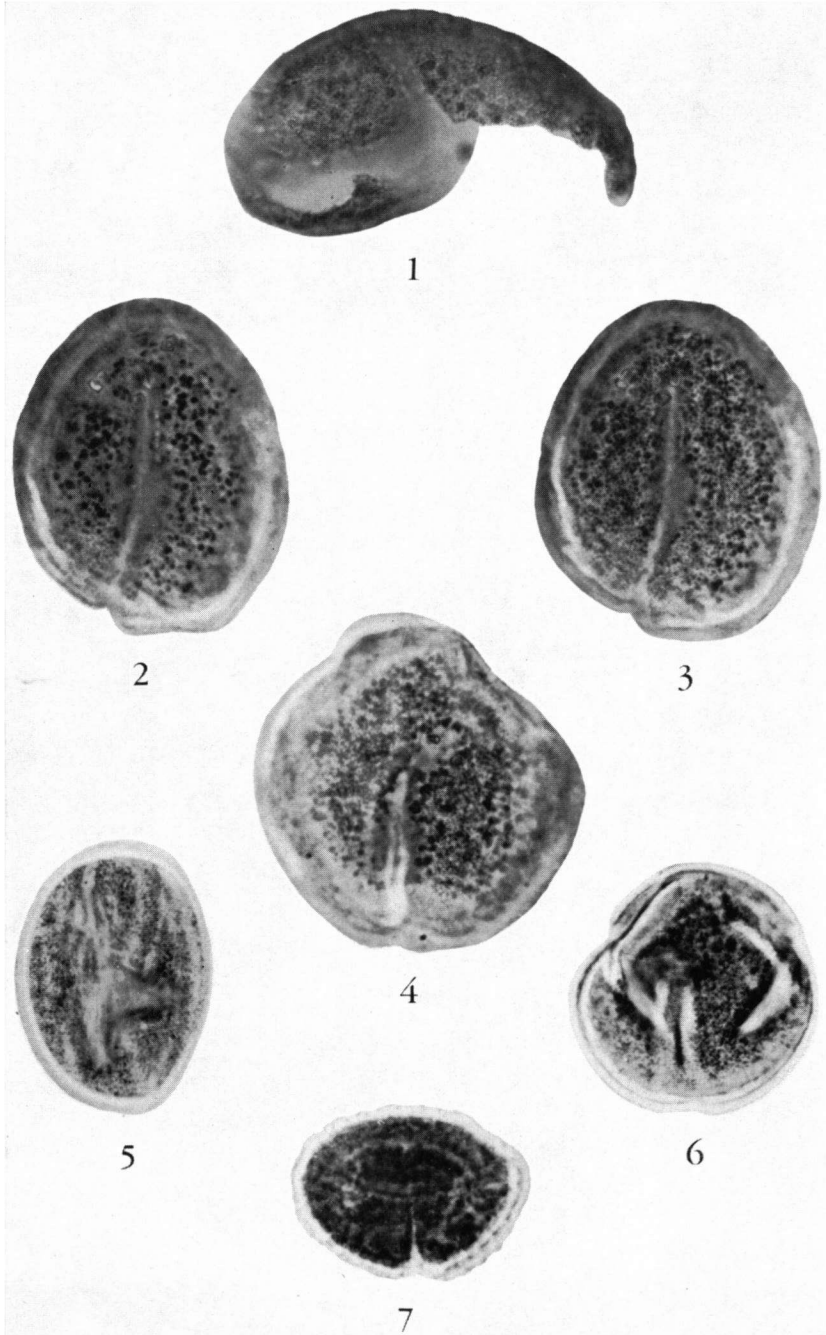
LE TYPE B (le type de *Q. ilex*, *Q. coccifera*).

Les préparations étudiées sont les suivantes.

Q. ilex, 5 préparations de pollen monté dans la gélatine glycinée et 6 dans le "silicone oil"; 3 préparations de coupes d'exine.

Q. coccifera, 1 préparation de pollen monté dans la gélatine glycinée et 5 dans le "silicone oil"; 3 préparations de coupes d'exine.

Les grains de ce type B ne montrent jamais de tels complexes de scabrae comme trouvés chez les grains du type A (cf. aussi VAN CAMPO et ELHAI, PLANCHAIS, BEUG, MONOSZON). En examinant la surface supérieure de l'exine du type B au microscope de contraste de phase (oc. 10 ×, obj. 100 ×), il est rare qu'on voie des taches distinctes de scabrae; cependant les columellae sont le plus souvent bien visibles au point d'observation moins élevé. Aux points plus élevés on peut distinguer des scabrae, il est vrai, mais elles sont vagues et leurs limites peu dessinées (Pl. I, C, D; Pl. II, 5, 6). Par exception de petites scabrae accentuées se présentent chez le type B. En ce cas l'exine est toujours d'une construction grosse et les columellae sont si larges que les petites scabrae accentuées sont seulement un peu plus larges que les columellae. Au contraire, les grains du type A au scabrae minces montrent toujours des columellae qui sont difficiles à distinguer. La grande différence entre ces grains du type B fournis de petites scabrae distinctes et les grains du type A d'une construction fine, se trouve alors dans les caractéristiques susdites (savoir: la relation entre les dimensions des scabrae et les dimensions des columellae). Il est



Légende de la Planche II ($\times 1000$; observations au microscope Zeiss).
Fig. 1, 2, 3, 4. *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. – 1, vue en surface; 2, 3, vue méridienne, aspects successifs de l'exine (contraste de phase); 4, vue polaire (contraste de phase).
Fig. 5, 6. *Quercus ilex* L. – 5, vue méridienne (contraste de phase); 6, vue polaire (contraste de phase).
Fig. 7. *Quercus robur* L. – un petit grain d'une construction grosse, vue polaire (contraste de phase).

possible qu'on ne puisse pas déterminer un grain rare fossile de *Q. ilex* ou de *Q. coccifera* au type auquel il appartient de par sa nature; cependant cette difficulté se présente seulement quand la construction de l'exine est très grosse. Parmi les échantillons examinés, il y en avait un (un échantillon de *Q. ilex*) qui contient un grand nombre de grains d'une construction grosse avec des columellae très distinctes. J'ai observé 217 grains dans cet échantillon et 16 de ceux-ci montraient aussi des scabrae distinctes. La construction de l'exine de 2 de ces 16 grains était d'une telle grosseur qu'on ne peut pas déterminer ces 2 grains parmi ceux du type B. Ensuite des coupes ont été faites de ce matériel extraordinaire, provenant du même arbre. Il faut signaler qu'il est très rare de trouver des grains tellement gros. Dans les autres échantillons examinés je ne les ai jamais trouvés.

Donc, chez la plupart des grains du type B on voit des taches vagues, les scabrae, qui font l'impression d'un tectum courbé faiblement. Les coupes de l'exine ont montré que cette impression-ci n'est pas exacte. Les coupes de pollen de *Q. coccifera* (Pl. I, A, B) et des grains normaux de *Q. ilex* (Pl. I, B) laissent voir des différences des coupes du type A. Le tectum est plus épais pour le type B et les scabrae sont moins hautes; en outre, le plus grand nombre de scabrae ne sont qu'un peu plus larges que les columellae. Même la coupe du grain anormal de *Q. ilex* (Pl. I, A) laisse voir les caractéristiques susdites, mais elles sont moins claires pour cette coupe.

En complétant, il faut décrire quelques caractéristiques qui sont les mêmes pour les deux types A et B. Elles sont les suivantes; les columellae diffèrent pour les deux types en épaisseur, les scabrae larges s'appuient sur les columellae plus épaisses. En outre, le sommet et la base des columellae sont souvent un peu plus épais que le centre. Les observations susdites correspondent à celles de PRAGLOWSKI (1962), qui travailla sur les Chênes du type A.

La division en deux groupes de *Quercus*, comme proposée ci-dessus, ne me semble pas être seulement fondée sur des caractéristiques pollenmorphologiques; c'est-à-dire, cette division correspond bien aux caractéristiques qui sont d'une importance pour la classification des espèces. Les opinions les plus récentes et principales pour la classification de *Quercus* sont présentées par CAMUS, SCHWARZ et HEGI²⁾.

D'après CAMUS (1936-1939), la sectio *Lepidobalanus* Endl. se compose de *Q. ilex*, *Q. petraea* (syn. *Q. sessilis* Ehrh.), *Q. pubescens* [(syn. *Q. lanuginosa* Thuill. (1799), non Lam. (1778) s. str. (quae est *Q. cerris* L.); CAMUS cite abusivement comme auteur Lam. (1778)], *Q. robur* et autres; *Q. coccifera*, *Q. suber* L., et *Q. cerris* L. sont mis dans la sectio *Cerris* Spach. Les sectios susdites sont placées dans le subgenus *Euquercus* Hickel et Camus (un sous-genre du genus *Quercus* L.).

SCHWARZ (1936-1939) fit une division du genus *Quercus* L. en trois

²⁾ Les noms des groupes taxonomiques sont reproduits ici comme employés par les auteurs cités à qui nous sommes référés, sans s'être adaptés à la nomenclature récente, bien qu'il soit sûr qu'il y a quelques noms illégitimes.

sous-genres, le subgenus *Lepidobalanus* (Endl.) Oerst., le subgenus *Cerris* (Spach) Oerst., et le subgenus *Sclerophyllo-dryis* Schwz. Dans le premier sous-genre il comprend entre autres *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. pubescens*; dans le second il place *Q. suber*, *Q. cerris*, etc., et le troisième comprend *Q. ilex* et *Q. coccifera*.

HEGI (1957) propose dans sa flore de l'Europe centrale une division du subgenus *Lepidobalanus* en plusieurs sections; la sectio *Robur* comprend *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. pubescens*; la sectio *Ilex* est représenté par *Q. ilex*, la sectio *Suber* par *Q. suber*, *Q. coccifera* et *Q. crenata* Lam., et la sectio *Cerris* par *Q. cerris*.

Tous les trois auteurs cités mettent *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. pubescens* dans le même groupe (la sectio *Lepidobalanus*, le sub-genus *Lepidobalanus* et la sectio *Robur* respectivement), et *Q. coccifera* dans un autre (la sectio *Cerris*, le subgenus *Sclerophyllo-dryis* et la sectio *Suber* respectivement). Quant à *Q. ilex* il y a des difficultés sur la classification. Les caractéristiques pollenmorphologiques de cette espèce ne correspondent nullement au système de CAMUS. Il s'agit alors de la question, si *Q. coccifera* et *Q. suber* font partie d'un seul groupe quant à la construction de leur exine, et *Q. ilex* d'un autre, ou que *Q. ilex* et *Q. coccifera* sont d'une plus grande affinité. Sous cet angle il faut connaître le pollen de *Q. suber* et de *Q. cerris*. BEUG comprend dans le type de *Q. robur-pubescens* aussi le pollen de *Q. suber*, de *Q. cerris* et de *Q. crenata* (syn. *Q. pseudosuber* Santi); cependant BEUG constate des différences entre ces trois espèces et le type. J'ai seulement observé deux préparations de *Q. suber*, un nombre trop peu considérable pour y baser des conclusions. Les caractéristiques de pollen de *Q. suber* me semblent se trouver entre les deux types A et B, distingués dans le présent article. Pour cette raison il me semble que la classification systématique proposée par HEGI n'est pas parallèle à la classification du pollen, car HEGI place *Q. suber* et *Q. coccifera* ensemble dans un seul groupe et il en sépare *Q. ilex*. Par conséquent, le système de SCHWARZ me semble le mieux pour classifier le pollen de *Quercus*.

La répartition en deux groupes de *Quercus* dont il a été question, ressemble, spécialement quant aux Chênes verts, à la répartition pollenmorphologique proposée par YAMAZAKI and TAKEOKA. Cette répartition est fondée sur des caractéristiques visibles seulement au microscope électronique, et pour cela, il est impossible d'indiquer ici la corrélation exacte entre les caractéristiques signalées par YAMAZAKI and TAKEOKA et ceux indiquées dans le présent article.

RESUME

Les caractéristiques de l'exine sont étudiées chez quelques espèces de *Quercus*, notamment *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*, *Q. ilex* et *Q. coccifera*.

La construction de l'exine permet une répartition en deux types, le type A (*Q. petraea-robur-pubescens*) et le type B (*Q. ilex-coccifera*). Les différences entre ces deux types sont formées principalement par la relation entre la hauteur des scabrae et l'épaisseur du tectum et aussi par la relation entre la largeur des scabrae et la largeur des columellae. Les scabrae sont moins hautes en comparaison du tectum chez le type B, et aussi les columellae sont plus larges en comparaison des scabrae.

Une classification du pollen du genre *Quercus* en types pollenmorphologiques correspond bien à la classification systématique comme proposée par SCHWARZ.

TABLEAU 1

Genus	Subgenus	Section	Species
<i>Quercus</i> L.	<i>Lepidobalanus</i> (Endl.) Oerst.	<i>Robur</i> Rchb. <i>Roburoides</i> Schwz. <i>Dascia</i> Ky.	<i>Q. robur</i> L. <i>Q. petraea</i> (Matt.) Liebl. <i>Q. pubescens</i> Willd.
	<i>Cerris</i> (Spach) Oerst.	<i>Eucerris</i> Oerst. <i>Suber</i> Rchb. em Schw.	<i>Q. cerris</i> L. <i>Q. suber</i> L.
	<i>Sclerophyllodrys</i> Schwz.	<i>Ilex</i> (Endl.) Oerst. <i>Coccifera</i> Spach	<i>Q. ilex</i> L. <i>Q. coccifera</i> L.
Schwarz			
<i>Quercus</i> L.	Type A		<i>Q. robur</i> L. <i>Q. petraea</i> (Matt.) Liebl. <i>Q. pubescens</i> Willd.
	??		<i>Q. suber</i> L.
	Type B		<i>Q. ilex</i> L. <i>Q. coccifera</i> L.
Types pollen- morphologiques			

Tableau de la classification des espèces de *Quercus* d'après SCHWARZ (ci-dessus) et d'après les caractéristiques pollenmorphologiques (ci-dessous).

SUMMARY

The characters of the exine of the following *Quercus* species are discussed; *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*, *Q. ilex* and *Q. coccifera*.

As regards the construction of the exine two types can be distinguished, a type A (*Q. petraea-robur-pubescens*) and a type B (*Q. ilex-coccifera*).

These two types differ in the relation between the height of the scabrae and the thickness of the tectum and also in the relation between the largeness of the scabrae and the largeness of the columellae. In type B the scabrae are lower in comparison with the tectum; and the columellae are larger in comparison with the smaller scabrae.

A division of the genus *Quercus* in pollenmorphological types appears to correspond most with the system proposed by SCHWARZ in his monograph of the European and Mediterranean *Quercus* species.

BIBLIOGRAPHIE

BEUG, H. J. 1961. Flora (oder Allgemeine Botanische Zeitung), 150, no. 4: 632-656, Taf. XIII-XV.
 BRORSON-CHRISTENSEN, B. 1949. Medd. Dansk Geol. Foren. 11: 441-448, Tav. 7-9, Fig. 1.
 CAMUS, A. 1936-1939. Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*, Tome I, II. Encyclopédie économique de Sylviculture, 6, 7. (Editions Lechevallier, Paris.)

- ERDTMAN, G., B. BERGLUND and J. PRAGLOWSKI. 1961. *Grana Palynologica* 2, no. 3: 3-92, Pl. 1-74.
- HEGI, G. 1957. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Band 3, Teil 1, 2. (rev. Aufl. ed. Rechinger, München.)
- IVERSEN, J. et J. TROELS-SMITH. 1950. *Danm. Geol. Unders.* 4 Raekke 3, no. 8: 1-52, Tav. 1-16.
- MONOSZON, M. KH. 1954. Description morphologique des grains du pollen des principales espèces de Chênes d'U.R.S.S. *Trav. Inst. Geogr. Akad. Nauk. S.S.S.R.* 61: 93-118, Pl. 1-6, Fig. 1-8, 1 tab. (en russe).
- . 1961. Variation des indices morphologiques du pollen de quelques espèces de Chênes. *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 140, no. 6: 1456-1459, fig. 1-2, tab. 1. (en russe).
- . 1962. Variations of the morphological characters of pollen from certain species of oak. *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. (Bot. Sci. Sect. Transl.)*, 140, no. 1/6: 165-168. *Illus.* (Translated from M. KH. MONOSZON, 1961).
- PLANCHAIS, N. 1962. *Pollen et Spores* 4, no. 1: 87-93, Pl. 1.
- PRAGLOWSKI, J. RADWAN. 1962. *Grana Palynologica* 3, no. 2: 45-65, Pl. 1-54, Fig. 1-10.
- SCHWARZ, O. 1936-1939. *Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes*. *Rep. Spec. Nov. Regni Veg.*, Sonderbeihft D, I (1/5); II (1/4). (herausg. F. Fedde, Berlin.)
- VAN CAMPO, M. et H. ELHAI. 1956. *Bull. Soc. Bot. France* 103, no. 5-6: 254-260, pl. 1-2, 2 fig.
- YAMAZAKI, T. and M. TAKEOKA. 1959. *J. Japanese Forest. Soc.* 41, no. 4: 125-130 Pl. 1-4, Tab. 1-2.