

# DÉVELOPPEMENT D'UNE CLÉ DE DÉTERMINATION DES CHÊNES INDIGÈNES au nord de l'Arc alpin suisse et en Valais

Avant-propos

Dès la fin des années 1970, la volonté de développer une clé de détermination des espèces de chêne a motivé quarante ans de recherches appliquées sur le chêne en Suisse. La présente contribution reprend et complète pas à pas la documentation accumulée au cours de ces recherches. Elles ont atteint en 2019-20 l'étape espérée dès les débuts, soit de mettre à disposition des forestiers praticiens, mais aussi à tout intéressé amateur ou professionnel, un outil de détermination alliant simplicité et rigueur.

Mais cette contribution, avec une reconnaissance dépassant les mots, salue avant tout les centaines de personnes impliquées de près ou de loin, consciemment ou inconsciemment, souvent passionnément, dans ces quarante ans de recherches appliquées !

Mars 2021

Denis Horisberger, ingénieur forestier EPFZ  
Chemin de La Faille 12, CH-1423 Villars-Burquin  
Courriel [denis.horisberger@bluewin.ch](mailto:denis.horisberger@bluewin.ch)



Résumé

La détermination des chênes est réputée difficile, voire déconcertante, en raison de leur extrême diversité naturelle. Un long processus de récoltes et d'analyses de données foliaires a été entrepris à travers toute la Suisse. La multiple répétition d'observations et de mesures portant sur des dizaines de milliers de feuilles de chêne a permis peu à peu de réduire à quatre le nombre de caractères déterminants parmi ceux proposés dans la littérature spécialisée : la mesure de la longueur relative du pétiole par rapport à la longueur du limbe, le comptage du nombre de nervures intercalaires au niveau des trois premières paires de sinus depuis la base de la feuille, l'observation de la pilosité du pétiole et de la nervure principale. Proposée sous forme d'un itinéraire de détermination normalisé et schématisé, la clé de détermination est complétée par un outil d'analyse de l'identité d'une population de chêne à partir d'un collectif d'au minimum vingt feuilles appartenant à autant d'arbres différents.

Note

Les documents relatifs à ce dossier, prévu en constante évolution pour intégrer l'amélioration des connaissances et des outils de travail, sont disponibles sur le site [www.proquercus.org](http://www.proquercus.org)

# **Développement d'une clé de détermination des chênes indigènes**

au nord de l'Arc alpin suisse et en Valais

## **Table des matières**

### **1. Introduction**

### **2. Principes et bases de travail**

- 21. Démarche d'intégration des connaissances
- 22. Terminologie
- 23. Equipement d'observation
- 24. Matériel d'herbier disponible

### **3. Sélection de caractères différentiels de détermination fiables**

- 31. Etapes de sélection
- 32. Caractères essentiels, très représentatifs d'une espèce ou d'un groupe d'espèces
  - 321. Préambule
  - 322. Longueur relative du pétiole
  - 323. Nombre de nervures intercalaires
  - 324. Pilosité du pétiole et de la nervure principale
- 33. Caractères complémentaires, utilisables sous condition
  - 331. Types de base auriculée
  - 332. Longueur absolue du pédoncule
- 34. Caractères complémentaires utilisables à l'aide d'un microscope de poche ou digital
  - 341. Préambule
  - 342. Types et nombre de poils à la face inférieure du limbe
  - 343. Etalonnage visuel de la pilosité de la face inférieure du limbe
- 35. Caractères de médiocre qualité ou malaisés à évaluer
  - 351. Préambule
  - 352. Profondeur des sinus
  - 353. Pilosité du rameau de l'année
  - 354. Déficit de rayons des poils
- 36. Caractères inutilisables, trop peu représentatifs d'une espèce ou d'un groupe d'espèces
  - 361. Forme des côtés du limbe
  - 362. Nombre de lobes latéraux

### **4. Itinéraire de détermination à l'aide de la clé proQuercus**

- 41. Préambule
- 42. Première étape : intégration des résultats de longueur relative du pétiole et du nombre de nervures intercalaires
- 43. Deuxième étape : intégration des données de pilosité avec celles de la morphologie pour détermination finale des espèces de chêne

### **5. Documents de détermination proQuercus**

- 51. Préambule
- 52. Dépliant « Détermination des chênes indigènes »

### **6. Description des populations de chênes**

- 61. Préambule
- 62. Etablissement de profils normalisés de population
  - 621. Principes de normalisation
  - 622. Formulaire d'établissement d'un profil de population de chênes
  - 623. Comportement du chêne pédonculé
  - 624. Comportement du complexe sessile / sessile x pubescent / pubescent

### **7. Conclusion**

### **Références**

# 1. Introduction

Dès les années 1970, l'informatisation des inventaires dendrométriques et le recours aux tables de production ont facilité la mise en évidence des menaces pesant en Suisse sur l'avenir des forêts riches en chênes, autant par manque de rajeunissement que par concurrence des autres essences (Sermet & Horisberger 1988, Brändli 2010). Parallèlement, de nombreux travaux scientifiques européens ont contribué au développement de clés de détermination des chênes, base incontournable pour gérer « la bonne espèce au bon endroit » afin d'éviter de coûteuses erreurs de gestion. Un botaniste de l'université de Lausanne, P. Kissling, a suscité l'intérêt des forestiers praticiens par sa clé de détermination des chênes méditerranéens (Kissling 1980b), prolongée par une thèse sur les chênaies du Jura central suisse (Kissling 1983). Alliant la description des groupements végétaux à celle de diagrammes représentatifs de populations de chêne, tous les ingrédients semblaient réunis pour offrir l'outil de travail qui manquait aux forestiers de terrain. Pourtant, en dépit de cette avancée, la complexité de l'outil ne répondait pas encore à un niveau de vulgarisation suffisant pour entrer dans le quotidien des praticiens.

Dans un autre registre de préoccupation, les recherches en matière de diversité génétique se sont chroniquement heurtées à l'absence d'entente générale sur la manière de distinguer les espèces de chêne dans l'ensemble interfertile des chênes méditerranéens. Basée sur des analyses multivariées, une approche pragmatique concentrée sur les chênes pédonculé (*Quercus robur* L.) et sessile (*Q. petraea* Liebl.) a proposé une identification rapide à l'aide des deux caractères les plus discriminants et les plus faciles à observer, soit la longueur du pétiole et le nombre de nervures intercalaires, avec une fonction qui permet d'obtenir plus de 95% d'identifications correctes (Kremer & al 2002). Sans y donner suite, les auteurs de cette publication ont suggéré une possible extension de la méthode vers l'inclusion des caractéristiques du chêne pubescent (*Q. pubescens* Willd.), une espèce dont la variabilité déroutait chroniquement les praticiens, chercheurs et spécialistes de tous horizons. D'autres travaux ont mis en évidence une nette correspondance entre les attributions morphologiques et génétiques des espèces appartenant au groupe des chênes blancs (Gugerli & al 2007, Viscosi & al 2009), mais sans développer une méthodologie de détermination véritablement adaptée aux besoins des praticiens.

Au cours d'une longue période de maturation nourrie de multiples expériences pratiques et d'une approche critique pour échapper aux « a priori » répandus dans les milieux botaniques et forestiers à propos de l'identification des espèces de chêne, l'effort d'amélioration des connaissances s'est concentré sur trois axes de travail, avec le soutien de larges milieux impliqués dans la gestion forestière au niveau suisse :

- multiplication d'herbiers consacrés au chêne,
- évolution de la clé de détermination des chênes de Kissling vers une clé simplifiée ancrée dans l'analyse morphologique du matériel d'herbier et adaptée aux besoins des praticiens,
- amélioration des connaissances sur l'adéquation stationnelle des espèces de chêne.

L'intégration des connaissances acquises sur ces trois axes a abouti à la mise à disposition des praticiens d'un outil de détermination normalisée des espèces de chêne. La clé de détermination proQuercus (Horisberger 2016), améliorée dans l'élaboration du présent dossier, permet de développer la description et l'analyse de populations de chêne pour mieux comprendre leur relation avec leur environnement naturel. Sur ces bases, le praticien peut exercer ses aptitudes d'observation afin d'identifier les espèces de chêne en un minimum de temps, puis les mettre en relation avec la station pour fonder une décision de gestion pertinente.

Une dynamique exceptionnelle caractérise ce dossier : la continuité d'un projet évoluant durant une quarantaine d'années. Continuité dans l'appui du Service des forêts et de la nature du canton de Vaud, dans l'aide de l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage ou encore d'un cercle d'intéressés professionnels, renforcé en 2001 par la création de l'association proQuercus. Mais surtout continuité dans la méthodologie appliquée, une condition sine qua non pour récupérer en tout temps les données accumulées et évoluer au fil des améliorations techniques. De plus, intégrées dans le système de gestion des bases de données de l'Observatoire de l'écosystème forestier du canton de Vaud\*, ces connaissances continuent de bénéficier en permanence des nouveaux acquis de l'aménagement forestier.

\* ([www.vd.ch/themes/environnement/forets/la-foret-vaudoise/observatoire-des-forets/](http://www.vd.ch/themes/environnement/forets/la-foret-vaudoise/observatoire-des-forets/)).

## 2. Principes et bases de travail

### 21. Démarche d'intégration des connaissances

La littérature spécialisée sur le thème de la détermination des chênes interfertiles médioeuropéens propose une pléthore de différentiels morphologiques susceptibles de les distinguer. Utiles à la recherche, ces différentiels restent pour la plupart inaccessibles au regard du forestier praticien, d'autant plus que les phénomènes d'hybridation et d'introgession complexifient l'interprétation des différences morphologiques. Certes, un consensus règne sur l'existence de pôles spécifiques signalant les trois espèces interfertiles du complexe de chênes présent en Suisse au nord de l'Arc alpin (pédonculé, sessile et pubescent), mais même les flores de références (Rameau & al 1999, Hess 2015, Lauber & al 2018) demeurent insuffisantes, voire incorrectes, pour qualifier et intégrer précisément les caractères morphologiques utiles à la détermination.

Postulant la réalité taxonomique du trio des espèces de chêne naturellement les plus répandues en Suisse, la construction d'une clé de détermination principalement destinées à l'usage des praticiens a été ancrée dans une méthodologie rigoureuse, non seulement destinée à poser des bornes morphologiques identifiant les espèces, mais également à préciser le lien existant entre espèce et milieu, faute de quoi le forestier aurait été dépourvu d'un outil de travail pertinent. De fait, la notion d'espèce rejoint dans cette étude un concept qui s'appuie sur l'écologie pour authentifier le bien-fondé de l'approche morphologique (Van Valen 1976, Aas 1998). En conséquence, au sens fondamental, l'espèce de chêne correspond à la définition suivante, inspirée par la littérature existante (Campbell et Reece 2007): « *Groupe d'individus reproducteurs définis par des caractéristiques structurales communes (forme, pilosité, etc.) et occupant une même niche écologique dans l'aire de dominance naturelle de l'espèce.* »

Au terme de la démarche, la clé de détermination proQuercus est devenue objet de référence à partir duquel le chercheur restera attentif à intégrer les dernières avancées de la recherche, qu'elle soit fondamentale ou appliquée.

### 22. Terminologie

Dans le but de normaliser la démarche de détermination et de faciliter la lecture des documents proQuercus, la clé recourt à la terminologie et aux abréviations suivantes :

*Type de chêne* : terme réservé au résultat de la détermination à l'aide d'une partie seulement des caractères discriminants retenus dans la clé.

*Espèce de chêne* : terme réservé au résultat de la détermination après intégration de tous les caractères retenus dans la clé.

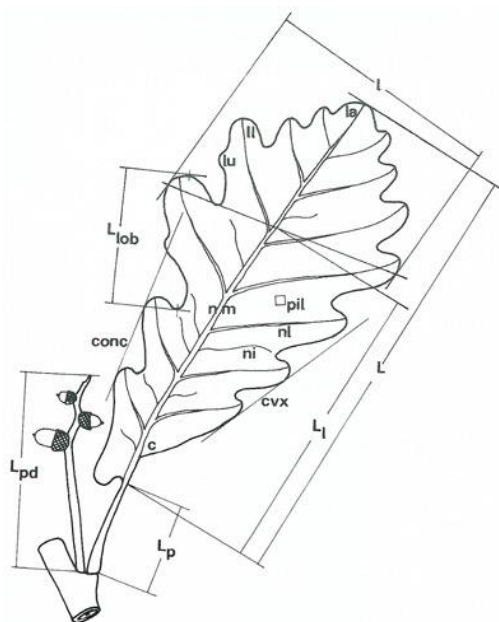
Ciblé sur les chênes médioeuropéens interfertiles communément répandus en Suisse au nord de la chaîne alpine et en Valais, cinq types ou espèces de chêne ont été distingués :

- pédonculé *Quercus robur* L (abrégé PED)
- sessile *Q. petraea* Liebl (SES)
- intermédiaire sessile x pubescent *Q. robur x petraea* (SESXPUB)\*
- pubescent *Q. pubescens* Willd. (PUB)
- indéterminé *Q. sp.* (IND)\*\*

\* Par convention, le type intermédiaire entre sessile et pubescent a été assimilé à une espèce pour faciliter la communication au niveau non académique.

\*\* Plutôt que de parler d'hybride lorsque les caractères discriminants ne concordent pas avec un type ou une espèce, la notion plus généraliste d'indéterminé (IND) a été choisie, avec l'avantage de pouvoir y inclure des variantes inclassables et d'éviter une utilisation sans preuve du terme « hybride ».

La nomenclature descriptive de la biométrie des feuilles de chêne a été reprise du travail de Kissling (1980b, fig. 1).



L <sub>pd</sub>	longueur du pédoncule
L <sub>p</sub>	longueur du pétiole
L	longueur du limbe
l	largeur du limbe
L <sub>l</sub>	éloignement moyen de la plus grande largeur du limbe
ll	lobe latéral
la	lobe apical
u	lobule
L <sub>lob</sub>	longueur du plus grand lobe
ni	nervure intercalaire
nm	nervure médiane (= nervure principale)
nl	nervure latérale (= nervure secondaire)
c	demi-base cunéiforme
conc	côté concave
cvx	côté convexe
pil	fenêtre de 2x2 mm où sont comptés les poils du limbe

**Fig. 1** Biométrie de la feuille de chêne (adapté de Kissling 1980b)

## 23. Equipement d'observation

La démarche proQuercus de détermination des chênes doit prioritairement répondre aux besoins journaliers des praticiens. L'objectif idéal consisterait donc à recourir uniquement à l'observation visuelle libérée de toute aide matérielle. Pourtant, l'expérience a rapidement démontré que même les spécialistes entraînés amélioreraient nettement la qualité de la détermination en recourant systématiquement à une loupe, notamment pour pallier à des conditions d'éclairage pas toujours favorables ou des problèmes de vue défaillante, conscients ou inconscients. Le grossissement optimal se situe vers 4 à 5X pour garder un champ de vision assez large (fig. 2), le maximum étant situé autour de 10X. Au-delà, la visualisation possible de microparticuliarités morphologiques risque d'induire des erreurs de détermination, surtout au niveau de l'observation de la pilosité.

Pour les observations plus pointues réservées aux spécialistes, principalement l'appréciation de la pilosité du limbe, l'usage d'un microscope s'impose. Sur le terrain, un microscope de poche de grossissement 40 à 60X (fig. 3) est suffisant. Pour des travaux photographiques, de mesure ou de contrôle plus rigoureux, un microscope digital 20 à 280X couplé à un ordinateur (fig. 4) ouvre un champ d'observation facile à parcourir, avec l'avantage d'un encombrement minimal qui rend le dispositif facile à déplacer.



**Fig. 2** Loupe de poche Eschenbach 4X



**Fig. 3** Microscope de poche Eschenbach 40X



**Fig. 4** Microscope digital Dino-Lite 20 à 280X

Expérience faite, le matériel d'observation doit se situer dans une gamme optique de qualité, mais en prenant soin de rester dans des niveaux de grossissement adaptés à l'observation du caractère étudié, sans mise en évidence de particularités anatomiques dérangeantes. Par exemple, la loupe 4X à 5X ne permet en principe pas de déceler la présence de poils unicellulaires parfois appliqués contre la surface du pétiole et/ou de la nervure principale d'une feuille de chêne, poils n'ayant aucun lien avec la pilosité longue à observer selon la clé (voir fig. 12).

## 24. Matériel d'herbier disponible

Dans le sillage des collectes de matériel d'herbier par Pascal Kissling pour ses travaux de recherches sur le chêne (Kissling 1977, 1980a, 1980b, 1983), un vaste programme de récolte de feuilles de chêne a été entrepris dès 1990 sous l'égide du service des forêts du canton de Vaud, suivi après quelques années d'interruption par les cantons du Valais (2014), Genève (2015), Schaffhouse (2018) et Neuchâtel, en collaboration avec les responsables forestiers des cantons concernés et l'association proQuercus. Cette activité se poursuit au gré des demandes des cantons et du développement de projets de recherches divers. L'ensemble du matériel récolté (plus de 25'000 feuilles de chêne à ce jour) fait l'objet d'analyses selon des méthodes unifiées puis, sur entente contractuelle, est déposé au Musée botanique cantonal de Lausanne qui se charge de sa gestion dans des conditions de conservation optimales. Au fur et à mesure de leur achèvement, tous ces dossiers cantonaux et projets ciblés feront l'objet de publications particulières accessibles sur le site [www.proQuercus.org](http://www.proQuercus.org).

L'herbier des chênes du canton de Vaud, construit pour l'essentiel entre 1990 et 1997, constitue le socle de référence qui a permis l'élaboration d'une nouvelle clé de détermination des chênes à partir des travaux de P. Kissling (1980b), notamment au travers d'un réseau d'échantillonnage systématique couvrant l'ensemble des milieux favorables à la présence du chêne dans les trois principales régions biographiques concernées (Jura, Plateau, Alpes). Dans le cadre méthodologique actuel, la reprise de toutes les données accumulées au fil des ans a fourni l'essentiel des éléments analytiques ayant permis non seulement de développer une clé de détermination des chênes indigènes, mais aussi de préciser les liens entre leur présence et le milieu naturel (voir les dossiers y relatifs sur le site de l'association proQuercus).

## 3. Sélection de caractères différentiels de détermination fiables

### 31. Etapes de sélection

La simplification de la clé de détermination de Kissling s'est déroulée de 1990 à 2018, au fur et à mesure que se multipliait le matériel d'herbier et que s'affinaient les observations. Plusieurs principes ont accompagné en permanence cette recherche prioritairement dirigée vers un objectif pratique :

- détermination maîtrisable par les praticiens, sans besoin d'outils d'observation particuliers, sinon de bons yeux aidés par une loupe de poche,
- limitation au strict nécessaire du nombre de caractères mesurés ou observés, tout en atteignant le plus haut degré possible de différenciation des espèces de chêne dans le minimum de temps,
- contrôle de la cohérence entre les caractères retenus par la clé simplifiée et des caractères plus spécialisés tout aussi pertinents mais maîtrisés à l'aide de techniques plus pointues,
- vérification de la cohérence de comportement de tous les caractères différentiels en fonction des paramètres stationnels afin de confirmer la pertinence de la clé de détermination dans les décisions de gestion.

La démarche de simplification de la clé a connu son principal aboutissement en 2012-2013 lors de la révision totale de l'herbier du canton de Vaud en collaboration avec l'association proQuercus. La documentation supplémentaire apportée de 2015 à 2020 par les herbiers cantonaux du Valais, de Genève, de Schaffhouse et de Neuchâtel a principalement permis de valider la pertinence de la clé de détermination proQuercus dans des contextes historiques et environnementaux différents, tout en apportant quelques améliorations de détail.

Chaque étape de simplification de la clé a résulté d'une intense pratique expérimentale appuyée par des analyses statistiques, avec réitération de la détermination de chaque feuille à deux ou trois reprises au fur et à mesure de l'évolution de la clé dans le but d'affiner la technique de détermination et les opérations de contrôle.

La démarche de sélection des caractères différentiels de détermination (fig. 5) a débuté avec un choix de 13 caractères parmi les 20 décrits dans le réseau de corrélations entre les chênes du Jura (Kissling 1980a), choix correspondant dans les grandes lignes à celui utilisé dans la clé de détermination des chênes médioeuropéens du même auteur (Kissling 1980b). Au terme du processus de sélection, la valeur différentielle des caractères a été classée en cinq groupes à valeurs de référence bien distinctes. Finalement, seuls 4 caractères ont émergé comme essentiels, très représentatifs de l'espèce ou d'un groupe d'espèces et **uniquement concentrés sur l'examen de la face inférieure des feuilles de chêne**. Ce choix découle des constats suivants :

- a) les feuilles sont abondantes tout au long de l'année et à portée de main, soit sur l'arbre, soit à terre,
- b) la face inférieure des feuilles correspond à la partie végétale la mieux protégée des agressions extérieures (météores, frottements, insolation),
- c) aucun indice n'a montré à ce jour une diminution de la qualité de cette détermination par rapport à des référentiels morphologiques beaucoup plus sophistiqués, au contraire...

Caractères différentiels	Clé P. Kissling 1980	Clé SFFN VD 1990	Clé SFFN VD 1999	Clé proQuercus de l'expert 2015	Clé proQuercus du praticien 2015	Valeur différentielle des caractères
Longueur du pétiole						Groupe 1 Caractères essentiels, très représentatifs de l'espèce ou d'un groupe d'espèces
Nombre de nervures intercalaires						
Pilosité du pétiole						
Pilosité de la nervure principale						
Type de bases auriculées						Groupe 2 Caractères complémentaires, utilisables sous conditions
Longueur du pédoncule						
Pilosité de la face inférieure du limbe						Groupe 3 Caractères complémentaires, utilisables à l'aide d'un microscope de poche ou digital
Types de rayons des poils						
Profondeur des sinus						Groupe 4 Caractères de médiocre qualité ou malaisés à utiliser
Pilosité du rameau de l'année						
Déficit de rayons des poils						
Forme des côtés du limbe						Groupe 5 Caractères inutilisables, trop peu représentatifs d'une espèce ou d'un groupe d'espèces
Nombre de lobes latéraux						

**Fig. 5** Etapes de sélection des caractères différentiels de détermination



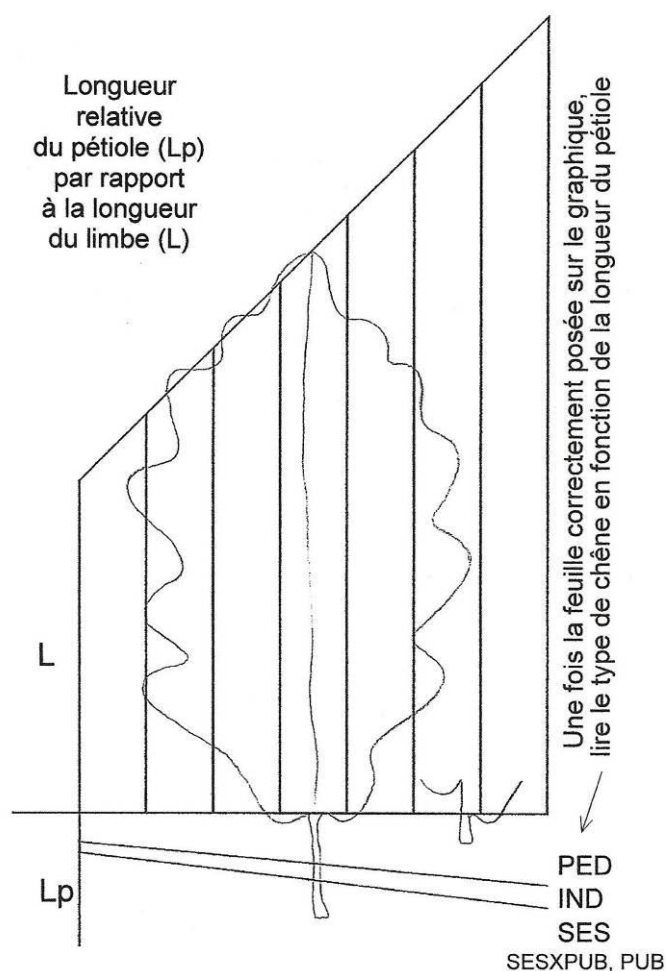
## 32. Caractères essentiels, très représentatifs d'une espèce ou d'un groupe d'espèces

### 321. Préambule

Ce premier groupe rassemble les caractères différentiels définitivement retenus pour construire la clé de détermination proQuercus à l'intention des praticiens. Ils font d'ailleurs partie de la plupart des stratégies de détermination décrites dans la littérature spécialisée.

### 322. Longueur relative du pétiole

La longueur du pétiole figure sans conteste en tête de liste des caractères essentiels pour maîtriser la détermination visuelle des espèces de chêne, une observation vérifiée depuis longtemps (Wigston 1975). La longueur absolue du pétiole variant en fonction de la longueur du limbe, sa qualification doit donc être traduite par une valeur relative. Pour les besoins de la pratique, cette valeur relative est aisément lue sur un graphique (fig. 6) dont les bornes séparent le chêne pédonculé (PED) du groupe des chênes sessile (SES), sessile x pubescent (SESXPUB) et pubescent (PUB), avec une étroite frange intermédiaire intitulée « indéterminé » (IND).



**Fig. 6** Abaque de mesure de la longueur relative du pétiole par rapport à la longueur du limbe dans la clé de détermination proQuercus

La présente étude a confirmé le placement judicieux des bornes extrêmes de détermination de ce critère par Kissling, soit  $< 4\%$  pour attribuer la feuille au type pédonculé, respectivement  $> 17\%$  au type rassemblant sessile, sessile x pubescent et pubescent. Suite à l'observation de la variabilité de ce critère au sein d'une même espèce, dont la détermination a été confirmée par l'ensemble des caractéristiques foliaires retenues, la possibilité de resserrer la frange intermédiaire dite « indéterminée » s'est imposée pour finalement fixer les bornes susmentionnées à  $< 9\%$  et  $> 12\%$ , sans perdre une valeur discriminante élevée, sauf pour le chêne pubescent qui manifeste une variabilité plus grande que les autres espèces.

Avec un peu d'expérience, la simplification de ce critère le rend maîtrisable visuellement sur le terrain sans recours à l'abaque, sinon en cas de doute.



### 323. Nombre de nervures intercalaires

La présence de nervures dites « intercalaires » aboutissant au fond des sinus des feuilles de chêne sur toute la longueur du limbe est traditionnellement attribuée au type pédonculé. La réalité est plus nuancée, d'autant plus que leur détection, voire leur identité même de nervure secondaire, pose problème lorsque l'on se rapproche du lobe apical.

Ce constat a été surmonté par une réduction originale du nombre de sinus à observer pour détecter la présence des nervures intercalaires. Ne sont comptées que les nervures intercalaires liées au trois premières paires de sinus depuis la base du limbe, soit 6 au maximum, pour autant qu'elles soient nettement formées (fig. 7). Dès lors, contrairement à la totalité des clé de détermination utilisant ce critère, ce n'est plus la valeur relative du nombre de nervures intercalaires par rapport au nombre total de sinus qui sert de critère discriminant, mais le nombre absolu de nervures intercalaires observé dans ces trois premières paires de sinus, une valeur variant entre 0 et 6, avec trois conditions à respecter pour qu'une nervure soit effectivement décomptée :

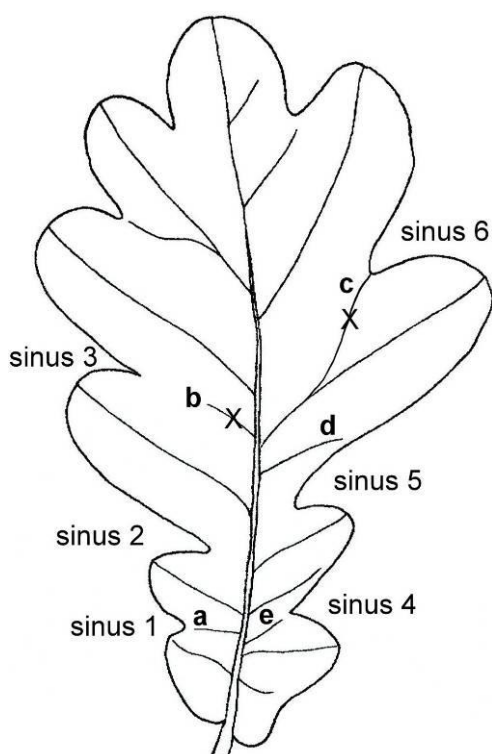
- la nervure intercalaire doit partir de la nervure principale et dépasser la moitié de la distance entre sa base et le fond du sinus (a) ; dans les cas contraires (b, resp. c), elle n'est pas comptée,
- la nervure intercalaire est aussi comptée lorsqu'elle dépasse le fond du sinus et se termine sur le côté d'un lobe (d),
- en cas de présence de 2 nervures intercalaires dans un sinus, une seule est comptée (e).

Comme pour le caractère précédent, la frange intermédiaire dite « indéterminée » a été resserrée par rapport à la clé de Kissling pour séparer le type pédonculé du groupe formé par le complexe sessile, sessile x pubescent et pubescent.

La facilité de visualisation et la rapidité du comptage des nervures secondaires au niveau des trois premières paires de sinus a rendu l'usage de ce critère compatible avec l'objectif de simplification de la clé, sans péjorer la qualité finale de détermination.

Sur la base de multiples séries de mesures, le nombre de nervures intercalaires dans les trois premières paires de sinus depuis la base du limbe a permis de fixer clairement les bornes suivantes :

- la présence de zéro à deux nervures intercalaires caractérise le groupe des chênes sessile, (SES), sessile x pubescent (SESXPUB) et pubescent (PUB),
- la présence de trois nervures intercalaires entraîne une attribution au type indéterminé IND),
- la présence de quatre à six nervures intercalaires caractérise le chêne pédonculé (PED).



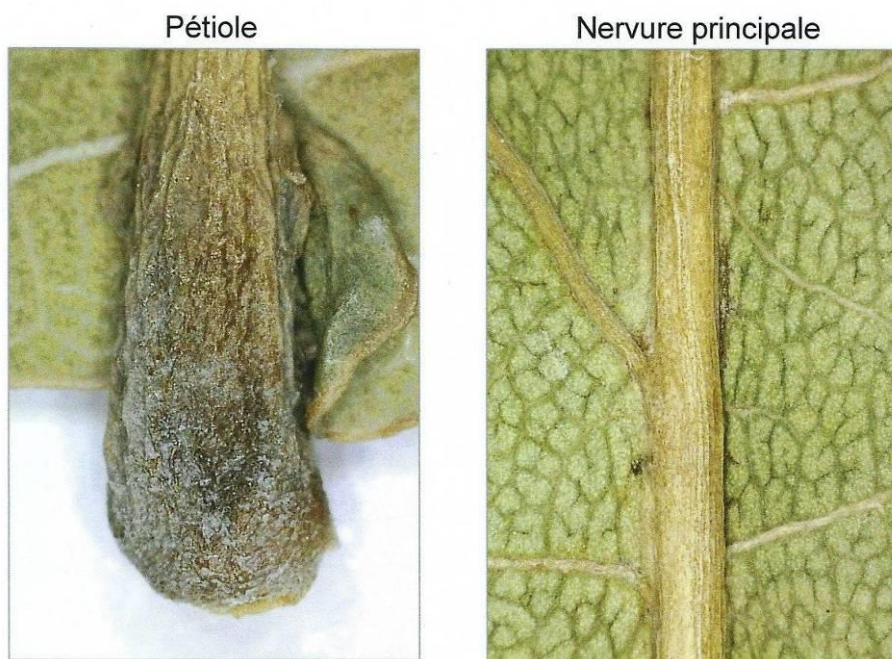
**Fig. 7** Principes de comptage des nervures intercalaires (voir texte)

## 324. Pilosité du pétiole et de la nervure principale

La pilosité joue un rôle essentiel dans la physiologie des différentes espèces de chêne car elle participe au réglage de la transpiration avec une configuration de poils propre à chacune des espèces (Camus 1938, Johnson 1975, Kissling 1977, 1980a, 1980b, Aas 1998).

En principe nulle dans le cas du chêne pédonculé (fig. 8), ou éventuellement limitée à quelques poils épars, la pilosité du pétiole et de la nervure principale est perceptible à l'œil nu dans le cas des espèces du complexe sessile / sessile x pubescent / pubescent, car elle se compose principalement de poils longs de 0.40 à 0.90 mm environ de type dit « en buisson » (fig. 9 à 11). L'attention soignée portée à l'observation de cette pilosité permet d'éviter que des micro-particularités soient confondues avec de la pilosité, par exemple une desquamation superficielle de l'épiderme. Un autre écueil réside dans la présence relativement fréquente de poils simples unicellulaires, longs de 0.10 à 0.60 mm environ, collés à l'épiderme du pétiole ou sur le dos de la nervure principale, parfois très denses (fig. 12). En principe pas visible à l'œil nu et difficilement détectée à la loupe 4 à 10X, ce type de pilosité n'est pas assimilable à de la pilosité longue (voir fig. 9 à 11) et ne doit donc pas être prise en compte dans la détermination.

### Chêne pédonculé



**Fig. 8** Chêne pédonculé - Exemples types de pilosité nulle du pétiole et de la nervure principale

## Chêne sessile



**Fig. 9** Chêne sessile - Exemples types de pilosité quasi nulle du pétiole, mais longue, plus ou moins dense, des bandeaux latéraux de la nervure principale



## Chêne sessile x pubescent



**Fig. 10** Chêne sessile x pubescent - Exemples types de pilosité longue principalement disposée sur les côtés du pétiole et de la nervure principale, le dos de cette dernière restant nettement visible

## Chêne pubescent



**Fig. 11** Chêne pubescent - Exemples types de pilosité longue couvrant le pétiole et le dos de la nervure principale à des densités variables. Dans les cas extrêmes, peu fréquents en Suisse, l'épiderme du pétiole et de la nervure principale n'est plus visible.



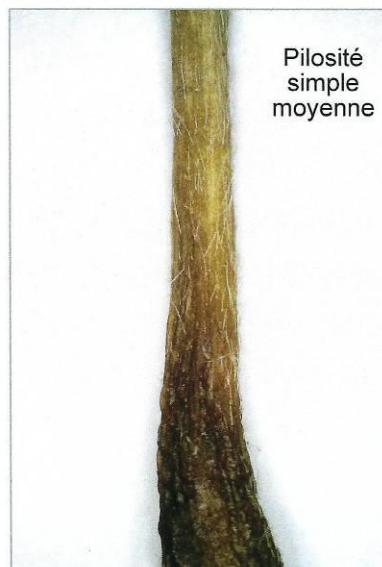
## Chênes sessile et sessile x pubescent

### Pilosité simple (unicellulaire)

#### Nervure principale



#### Pétiole


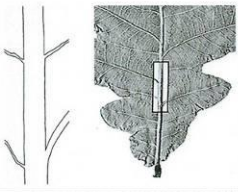
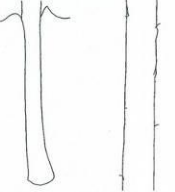
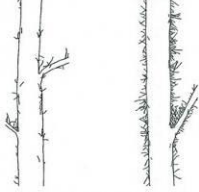

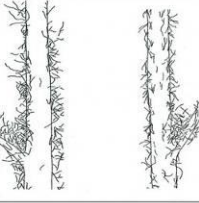

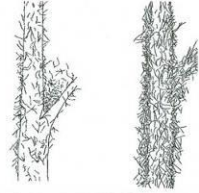


**Fig. 12** Exemples types de pilosité simple (poils unicellulaires) plaquée sur le pétiole et/ou le dos de la nervure principale à des densités variables. Pilosité difficilement détectée à la loupe 4X à 10X dont il ne faut pas tenir compte dans la détermination.



Scindé en deux critères de détermination indépendants, l'étalonnage de la pilosité du pétiole et de la nervure principale tel que proposé par Kissling s'est heurté à des difficultés d'appréciation dues à l'état inégal de conservation de la pilosité du pétiole, ou peut-être également par une grande variabilité naturelle, bien que Aas (1998) ait détecté une concordance presque totale entre la pilosité du pétiole et celle de la nervure principale. En tout état de cause, la pilosité du pétiole est moins protégée des agressions climatiques que celle de la nervure principale. Elle est parfois détériorée par une mauvaise manipulation. **Une feuille devrait donc toujours être manipulée par l'extrémité du limbe et non par le pétiole**, bien que ce dernier soit rarement totalement abrasé. L'état de la pilosité du pétiole peut donc induire des incertitudes de détermination entre le type sessile x pubescent et le type pubescent, d'autant plus que le matériel à disposition des praticiens est certainement d'une qualité de conservation inférieure à du matériel conditionné spécialement pour une étude académique. Au fil des observations, la présence de pilosité sur le pétiole a été admise dans la clé proQuercus comme indicatrice des types sessile x pubescent et pubescent, **la détermination finale reposant sur l'appréciation de la pilosité de la nervure principale** (fig. 13).

Expérience faite, chaque observateur développe sa propre stratégie pour apprécier la pilosité du pétiole et de la nervure principale en fonction de son acuité visuelle et le choix des conditions d'éclairage. Une appréciation soigneuse ne peut pourtant guère se passer de l'usage d'une loupe, même pour un observateur aguerri.

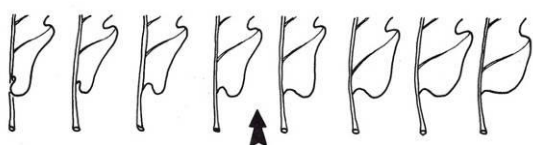
Types de chêne	3.1 Pétiole (deux tiers inférieurs)	3.2 Nervure principale (tiers inférieur) et aisselle des nervures secondaires
PED		
SES		
SESXPUB	 Densité de pilosité variable, peu fiable pour distinguer SESXPUB de PUB au niveau du pétiole	
PUB		

**Fig. 13** *Appréciation de la pilosité sur la face inférieure de la feuille (pétiole + nervure principale) dans la clé de détermination proQuercus*

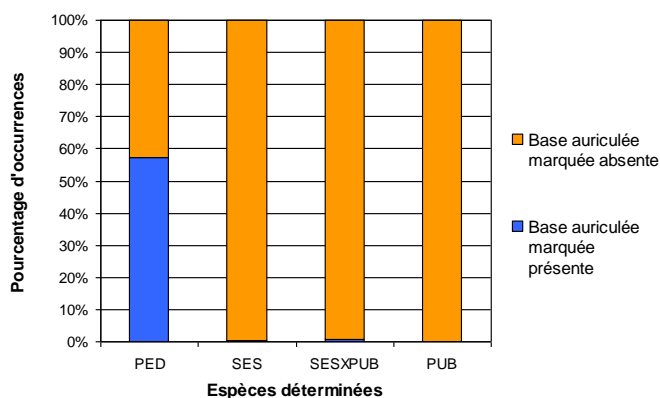
### 33. Caractères complémentaires, utilisables sous condition

#### 331. Types de base auriculée

Même si les formes extrêmes des bases auriculées des feuilles de chêne sont typiques du pédonculé ou du sessile, le grand nombre de formes intermédiaires reste difficile à positionner dans un étalonnage (fig. 14). Au surplus, l'idée ancrée dans la majorité des praticiens que les chênes pédonculés possèdent une base auriculée affirmée (image tout à gauche sur la fig. 14) est avérée dans moins de 60% des cas (fig. 15). Seule une base auriculée embrassant le pétiole, c'est-à-dire revenant complètement sur le pétiole du côté supérieur de la feuille (fig. 16), indique dans la quasi totalité des cas un chêne pédonculé. Ce caractère peut alors être retenu comme confirmation de détermination, mais **uniquement dans ce cas**.



**Fig. 14** Distinction entre demibases auriculées (à gauche de la flèche) et arrondies (à droite) (Kissling 1980b)



**Fig. 15** Pourcentages de présence de bases auriculées affirmées en fonction de l'espèce de chêne déterminée dans l'herbier du canton de Vaud



**Fig. 16** Base auriculée embrassant le pétiole

La forme des bases foliaires varie en fonction de multiples causes, depuis des phénomènes d'hybridation jusqu'à la position des feuilles dans la canopée, en passant par la manifestation de traits juvéniles. Dans ce dernier cas, la base des feuilles de jeunes tiges ou de jeunes gourmands tendent à manifester une forme en V complétée par un court pétiole, sans signification autre qu'un état juvénile peu différencié selon l'espèce de chêne (fig. 17). De ce fait, **pour assurer une détermination correcte, le matériel à déterminer ne doit en principe pas provenir de plantules ou d'arbrisseaux de moins de 3 m de hauteur, sauf s'il s'agit de buissons déjà âgés (cas fréquent des buissons de chêne pubescent)**.

La détermination par les praticiens s'opère fréquemment à partir d'un échantillonnage de feuilles ramassées au sol. Tous les types de bases sont donc représentés, sans possibilité de sélectionner facilement les feuilles juvéniles sur des critères spécifiques. En réalité, d'une part ces dernières sont très minoritaires, et d'autre part la détermination avec la clé proQuercus aboutit généralement dans ces cas à une identification indéterminée (IND) de sorte que les risques d'erreur sont très faibles.



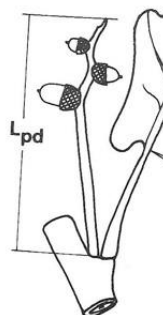
**Fig. 17** Exemples de bases foliaires manifestant des caractères juvéniles

Pédonculé      Sessile      Pubescent

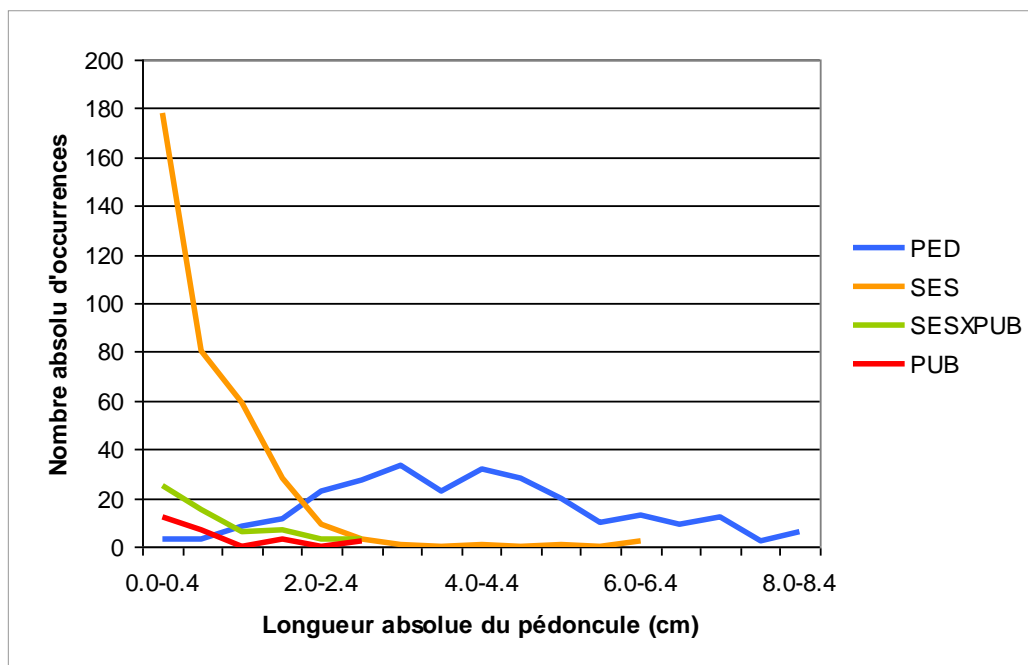
### 332. Longueur absolue du pédoncule

La longueur absolue du pédoncule (fig. 18) possède une très bonne qualité discriminante entre le chêne pédonculé et le groupe sessile, sessile x pubescent et pubescent (fig. 19), avec une valeur de bascule située autour de 2,0 cm. Les longs pédoncules caractérisent le chêne pédonculé.

La faible disponibilité de pédoncules sur le terrain confère à ce caractère uniquement un statut de critère complémentaire pour la détermination des chênes.



**Fig. 18** Longueur absolue du pédoncule (Kissling 1980b)



**Fig. 19** Distribution de la longueur absolue du pédoncule en fonction de l'espèce de chêne dans l'herbier du canton de Vaud (720 pédoncules analysés)

### 34. Caractères complémentaires utilisables à l'aide d'un microscope de poche ou digital

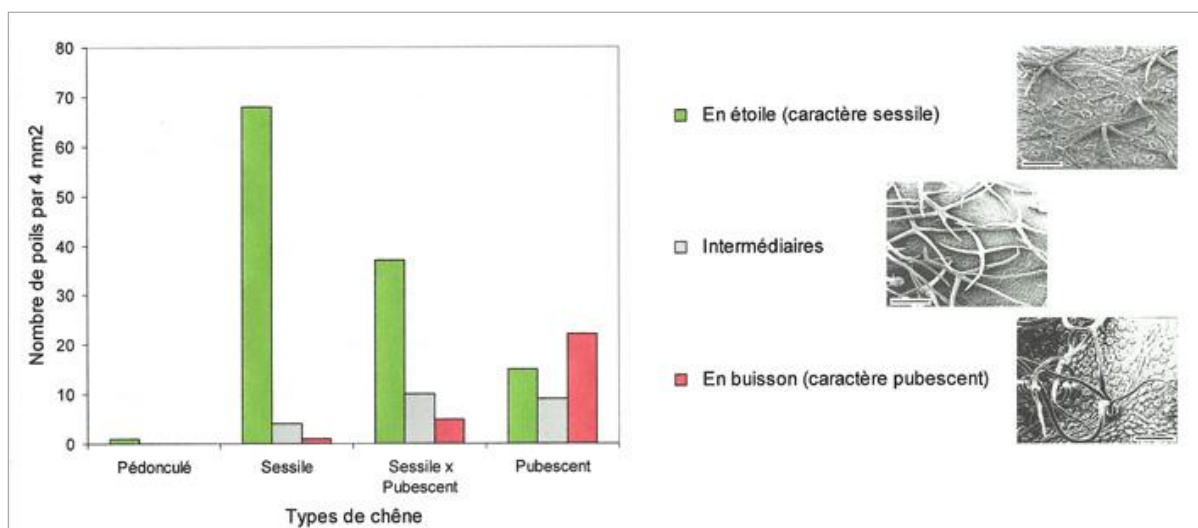
#### 341. Préambule

Sur la face inférieure du limbe, le système qui allie le fonctionnement des stomates et la protection du limbe offerte par un tapis de poils est très probablement physiologiquement plus significatif que le rôle de la pilosité observée sur le pétiole, la nervure principale et ses bandeaux latéraux telle qu'utilisée dans la clé de détermination proQuercus. Le contrôle de la cohérence entre ces deux expressions de la pilosité a donc été nécessaire pour consolider la validation de la clé, une démarche réservée aux spécialistes car elle recourt à l'utilisation d'un microscope pour observer minutieusement les détails de la pilosité de la face inférieure du limbe.

## 342. Types et nombre de poils à la face inférieure du limbe

Les poils de la face inférieure du limbe fournissent une série de bons caractères différentiels des espèces de chêne, tout en abondant en poils morphologiquement intermédiaires entre espèces parentales (Kissling 1977), avec principalement un allongement des rayons (« bras ») des poils en étoile et leur redressement progressif jusqu'à l'état de poil long en buisson (fig. 20 et 21).

La détection et le comptage sur photo de chaque type de poil demande un grand sens de l'observation et un certain entraînement, notamment pour déjouer les pièges posés par l'enchevêtrement des poils ou des effets optiques indésirables. La surface examinée peut varier d'une étude à l'autre. Toutefois, conformément au standard établi en la matière par plusieurs auteurs (Kissling 1980b, Aas 1998) le comptage est rapporté au nombre de poils par 4 mm<sup>2</sup> choisi dans le tiers inférieur du limbe, à l'écart de la pilosité des bandeaux latéraux de la nervure principale et des nervures secondaires.

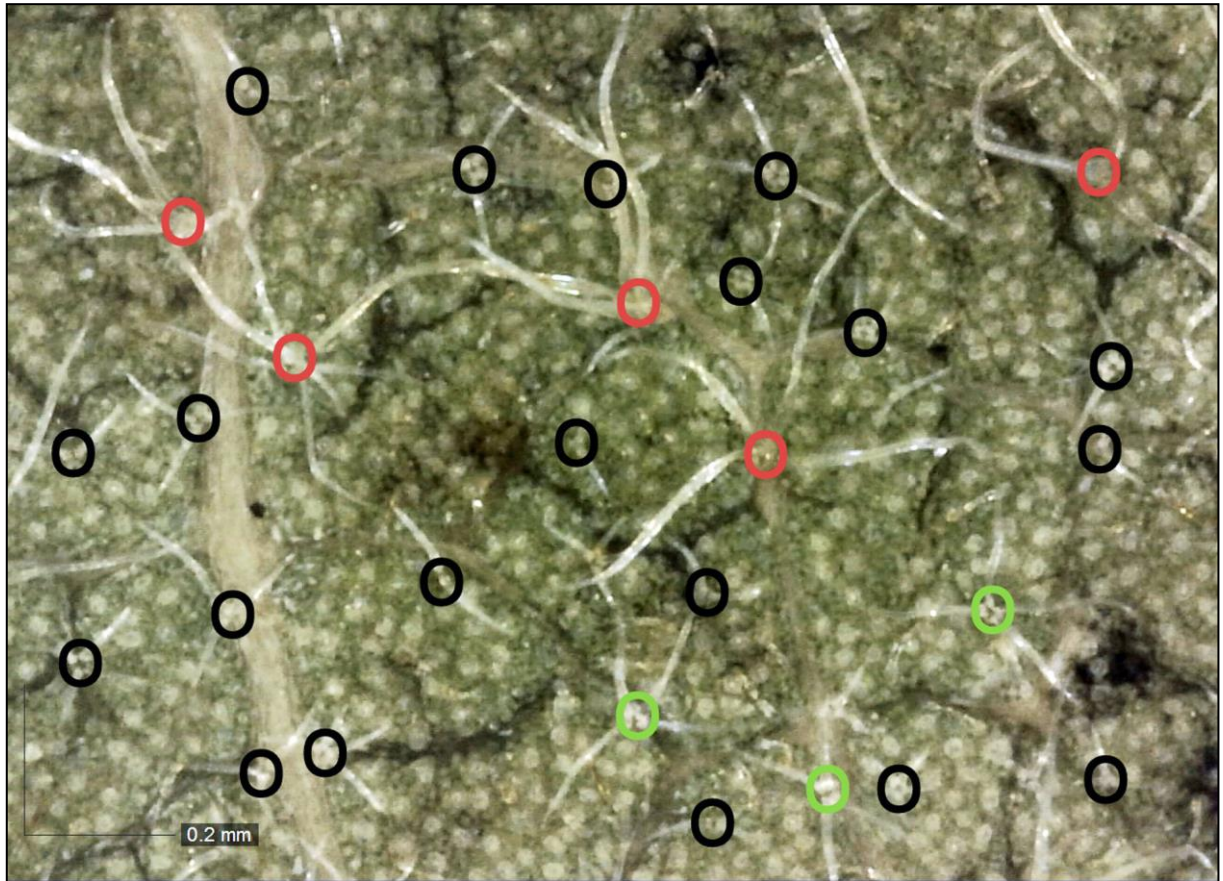


**Fig. 20** Nombre et caractères des poils détectés en moyenne par 4 mm<sup>2</sup> à la face inférieure des feuilles de chêne de l'herbier du canton du Valais (extraits de photos tirés de Aas 1998)

La pilosité de la face inférieure du limbe manifeste d'importantes variations de la densité pileuse globale calculée par unité de surface au sein d'une même espèce déterminée à l'aide de la clé proQuercus (fig. 13). Par contre, la proportion des différents types de poil révèle une bonne corrélation avec l'espèce pour autant qu'elle soit calculée sur une moyenne par population en raison de la variabilité naturelle de ce caractère. Selon différents auteurs (Metcalf & Chalk 1957, Johnson 1975, Hardin 1979a, 1979b), ce constat refléterait une tendance générale régissant le comportement des poils tecteurs dans le monde végétal : la densité des poils semble principalement relever d'une réaction à l'environnement local alors que la composition du complexe de poils est davantage significative de l'identité phylogénétique du végétal, une observation également valable pour la famille des chênes.

Dans le cadre d'un projet en cours portant sur l'examen de forêts de chênes en régions plus méridionales que la Suisse (France, Italie), l'analyse de quelques populations de chêne pubescent sans contact apparent avec des populations sessiles révèle une étonnante diversité de densité pileuse au sein d'une même région, avec parfois la seule présence de quelques poils en buisson à la face inférieure du limbe. Mais la tendance à la densification des poils en situation de crête, donc sur les sols les plus arides, semble confirmer une réactivité particulière du chêne pubescent aux paramètres environnementaux.





**Fig. 21** Exemple de comptage du nombre et des types de poils à la face inférieure du limbe d'une feuille de chêne déterminé pubescent, riche en poils très diversifiés. Photo digitale prise à l'aide d'un microscope Dino-Lite 20 à 280X.

Noir : poil en étoile (type sessile)  
 Vert : poil intermédiaire (type sessile x pubescent)  
 Rouge : poil en buisson (type pubescent)

Territoire communal de Leysin  
 Coordonnées : 2'565'200 / 1'130'600  
 Altitude : 1120 m  
 Situation : crête  
 Sous-association végétale : chênaie buissonnante mésophile montagnarde (Coronillo-Quercetum)

Pour le spécialiste désireux de maîtriser l'appréciation de la pilosité du limbe à la face inférieure des feuilles de chêne, la pratique du comptage des types de poils sur photo est incontournable. Il permet de se familiariser avec une réalité très diversifiée et forme son œil à l'appréciation de la pilosité à l'aide d'un microscope de poche, de facto moins performant, sensé toujours l'accompagner sur le terrain.

### 343. Etalonnage visuel de la pilosité de la face inférieure du limbe

Dans la littérature spécialisée, l'analyse de la pilosité de la face inférieure du limbe recourt à des comptages et mesures sophistiquées, très astreignants à mettre en œuvre comme expérimenté dans les premières années d'analyse des chênes du canton de Vaud sur la base des critères formalisés par Kissling (1980a, 1980b). Abandonnée durant un certain nombre d'années, l'étude de ce critère a repris sens dans la révision totale de l'herbier vaudois en 2015, puis la réalisation de l'herbier valaisan, avec pour aboutissement l'établissement d'un étalonnage visuel de la pilosité du limbe sur une échelle de 1 à 9 (fig. 22). Désormais s'ouvrirait la possibilité d'évaluer visuellement la pilosité du limbe sur un grand nombre de feuilles, sans coûts excessifs, avant de la comparer avec la pilosité du pétiole et de la nervure principale et ainsi confirmer leur parallélisme.

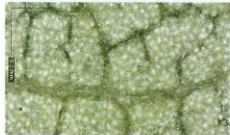








Niveau de pilosité	Type de chêne	Caractéristiques de la pilosité	Proportion moy. de poils en étoile, intermédiaires et en buisson	Référence visuelle utilisable sous microscope
1	PED	Aucune pilosité	0 / 0 / 0 %	
2	SES	Rares poils en étoile, rayons < 0.2 mm. Chêne attribué aux types sessile ou pédonculé en fonction des critères morphologiques (longueur rel. du pétiole, nombre de nervures intercalaires).	100 / 0 / 0 %	
3	SES	Faible densité de poils en étoile, rayons < 0.2 mm, éloignés les uns des autres, accompagnés parfois de quelques poils intermédiaires ou en buisson.	98 / 2 / 0 %	
4	SES	Densité moyenne de poils en étoile ne se touchant en principe pas, rayons < 0.2 mm.	98 / 2 / 0 %	
5	SES	Forte densité de poils en étoile dont beaucoup se touchent, rayons < 0.2 mm.	98 / 2 / 0 %	
6	SES	Densité moyenne de poils en étoile avec rayons < 0.2 mm, faible présence de poils en étoile avec rayons mesurant entre 0.2 à 0.4 mm.	85 / 13 / 2 %	
7	SESXPUB	Tous les types de poils en principe présents, avec dominance de poils en étoiles avec rayons < 0.2 mm et une minorité de poils en buisson avec rayons > 0.4 mm.	60 / 30 / 10 %	
8	PUB	Tous les types de poils généralement présents, avec une dominance de poils en buisson, surface du limbe bien visible entre les poils.	35 / 20 / 45 %	
9	PUB	Dominance de poils en buisson très enchevêtrés, comptage des poils difficile ou impossible, surface du limbe peu visible.	15 / 15 / 70 %	

Fig. 22 Etalonnage visuel de la pilosité à la face inférieure du limbe



## 35. Caractères de médiocre qualité ou malaisés à évaluer

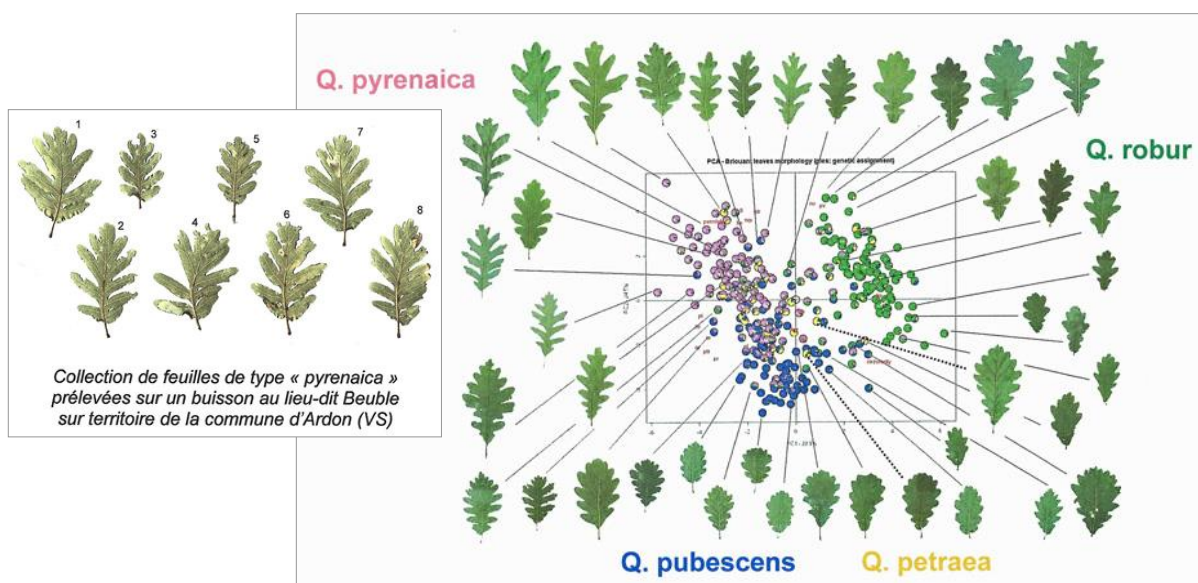
### 351. Préambule

Expérimenté durant les premières années d'analyse de l'herbier du canton de Vaud, le recours aux trois caractères suivants s'est heurté à des difficultés récurrentes de mesure ou d'appréciation, incompatibles avec les objectifs d'efficacité et de simplicité visés par la clé de détermination proQuercus. Ils n'ont donc pas été retenus comme caractères discriminants.

### 352. Profondeur des sinus

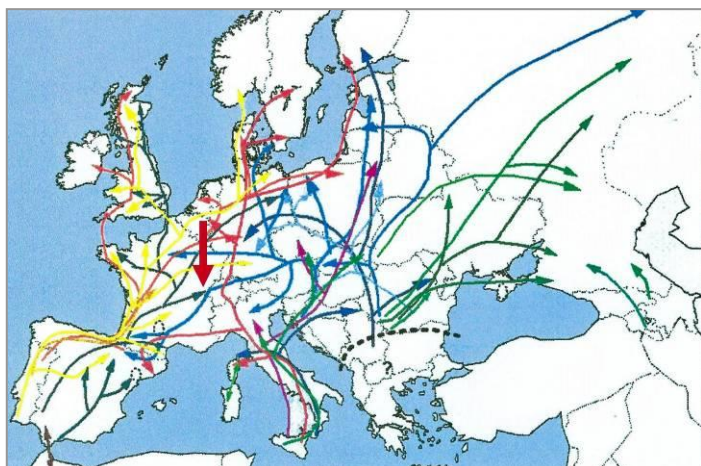
La profondeur relative des sinus est définie comme la relation entre la longueur du plus grand lobe et la longueur du limbe (fig. 1). Bien que relativement facile à mesurer, elle s'est avérée non seulement quasi impossible à apprécier visuellement sur le terrain, mais également très variable au sein d'une même espèce. Par ailleurs, sa valeur discriminante est sujette à caution. En effet, si de profonds sinus et un nombre élevé de nervures intercalaires caractérisent en principe le chêne pédonculé, il en est parfois de même chez le pubescent. Selon l'approche de Kissling (1980a, 1980b), ce constat relèverait de phénomènes d'hybridation ou d'introgession entre pédonculé et pubescent, une logique contestable du fait que ces deux espèces occupent des milieux très différents avec des exigences physiologiques différentes, sauf rares exceptions détectées par exemple en Valais (Horisberger 2020b).

Une explication pourrait résider dans l'hypothèse de l'existence de résidus d'introgession de gènes du quatrième chêne de la famille des chênes blancs européens (section *Lepidobalanus*), soit le chêne tauzin (*Quercus pyrenaica* Willd. = *Q. toza* Bosc), une espèce thermophile des sols secs et acides, confinée à la façade atlantique de la France, à l'Espagne, au Portugal et jusqu'au Rif marocain, mais absente de Suisse. Des feuilles de chênes présentant la forme typique de celles du chêne tauzin et riches en nervures intercalaires émaillent à plusieurs reprises les herbiers vaudois, valaisans (fig. 23) et neuchâtelois bien que sans présenter sa pilosité typique sur les deux faces de la feuille (fortement pubescente, poils étoilés, Rameau & al 1999). Par ailleurs, l'hybridation entre les chênes pédonculé, sessile, pubescent et tauzin est connue en France (Rameau 1990, Ducouso & Jarret 2001, Lepais 2008).



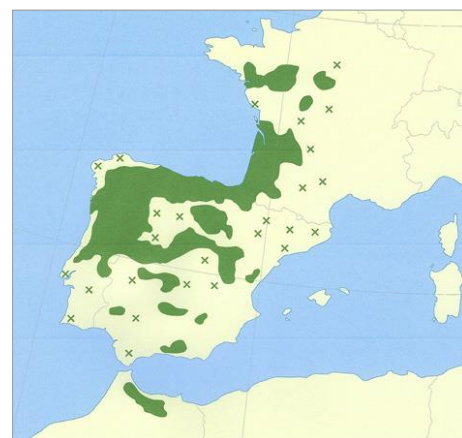
**Fig. 23** Assignation génétique des 4 espèces de chênes blancs medio-européens et visualisation de la morphologie foliaire (Lepais 2008)

A notre connaissance, l'observation de caractères morphologiques relatifs au chêne tauzin en Suisse ne figure dans aucune flore. Pourtant, cette hypothèse n'est pas exclue car une voie de migration postglaciaires des chênes relie le nord de la péninsule ibérique aux régions situées au nord de la chaîne alpine (Kremer & al 2002, Petit & al 2002, fig. 24), c'est-à-dire depuis le berceau du chêne tauzin (fig. 25).



**Fig. 24** Voies de recolonisation empruntées par les chênes blancs européens (tiré de Kremer & al 2002), avec l'itinéraire reliant le nord de la péninsule ibérique au nord de la chaîne alpine (flèche rouge épaisse)

**Fig. 25** Répartition géographique actuelle du chêne tauzin (*Quercus pyrenaica* Willd. = *Q. toza* Bosc) tiré de l'Inventaire National du patrimoine Naturel (INPN France)



### 353. Pilosité du rameau de l'année

Lors de l'analyse de l'herbier du canton de Vaud, l'état très inégal de la pilosité du rameau de l'année a régulièrement posé des problèmes d'évaluation. Kissling (1980b) prend soin de préciser que le rameau doit être « ni trop court, ni trop mince, et non abrasé ». Ce sont beaucoup de conditions à réunir alors que cette pilosité est plus exposée aux météores que celle de la face inférieure du limbe et que la disponibilité de rameaux sur le terrain se réduit la plupart du temps à quelques rares branchages emportés par le vent. En conséquence, ce critère n'a pas été retenu dans la clé de détermination proQuercus, même s'il figure souvent dans la liste des principaux caractères utiles à la détermination dans la littérature spécialisée (par ex. Aas 1998).

### 354. Déficit de rayons des poils

Ce critère est basé sur un calcul de la proportion des poils de la face inférieure du limbe classés en fonction du nombre de rayons (« bras ») par poil, un comptage extrêmement fastidieux effectué dans les premières années d'analyse de l'herbier du canton de Vaud. La dominance de poils tecteurs disposant de moins de 4 rayons dénoterait une hybridation entre chênes sessile et pédonculé (Kissling 1980b). Hors de portée du praticien, l'analyse de ce critère a tout au plus orienté le regard des chercheurs sur un des nombreux paramètres reflétant les processus d'hybridation, permettant ainsi d'aiguiser l'attention sur cette problématique omniprésente dans la détermination des chênes et de développer pragmatiquement un étalonnage visuel de la pilosité (fig. 22).

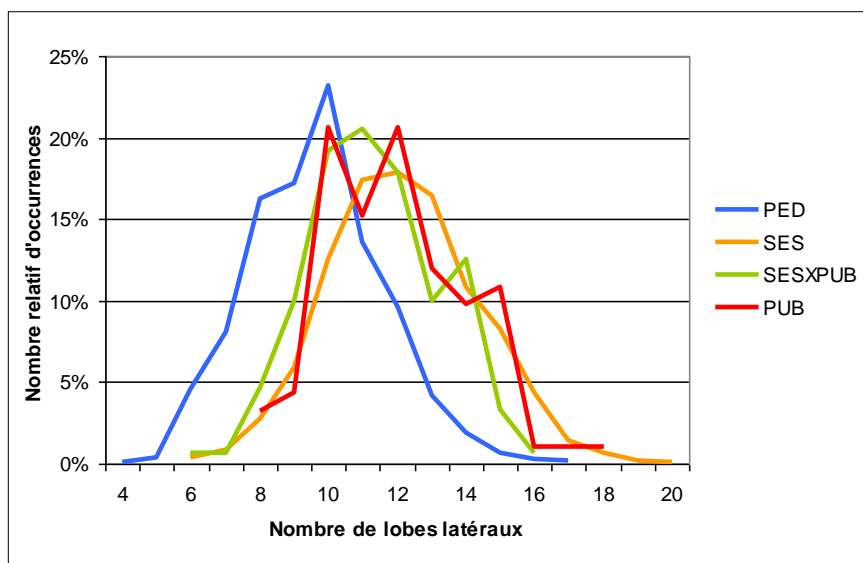
## 36. Caractères inutilisables, trop peu représentatifs d'une espèce ou d'un groupe d'espèces

### 361. Forme des côtés du limbe

Ce critère s'appuie sur le décompte des côtés de feuille dont la forme est concave, linéaire ou convexe (fig. 1). Mais l'extrême variabilité de forme, d'ailleurs parfois discordante d'un côté à l'autre de la feuille, n'apporte sur le terrain aucune référence visuelle significative de l'identité d'une espèce. Ce critère a très tôt été abandonné dans le développement de la clé de détermination.

### 362. Nombre de lobes latéraux

Analysé de manière approfondie sur la base de l'herbier des chênes du canton de Vaud, ce caractère a révélé un très large recouplement dans la répartition du nombre de lobes entre le type pédonculé d'une part et les autres types d'autre part (fig. 26). Ce constat justifie l'abandon de ce caractère comme discriminant dans la clé proQuercus. En effet, lors de détermination d'arbres adultes à la jumelle, le nombre élevé de lobes dans les types pédonculés à feuilles en forme de « poire » (fig. 27) a souvent conduit à tort vers la détermination d'un chêne sessile.



**Fig. 26** Répartition du nombre de lobes latéraux selon l'espèce de chêne dans l'herbier du canton de Vaud (2800 feuilles de chênes analysées)

**Fig. 27** Feuille en forme de poire, riche en lobes, relativement fréquente chez le chêne pédonculé



Dans le canton de Vaud, le nombre moyen de lobes latéraux irrigués par une nervure partant de la nervure principale s'inscrit à la limite supérieure des ordres de grandeur moyens mentionnés dans la littérature spécialisée (Gloesener & André 1996, Lebourgeois 2008), mais ils dénotent une remarquable homogénéité à l'échelon européen :

Chêne pédonculé	9.2 – 9.6
Chêne sessile	11.8 – 12.2
Chêne pubescent	11.6 – 12.0

## 4. Itinéraire de détermination à l'aide de la clé proQuercus

### 41. Préambule

La sélection définitive des caractères différentiels de détermination résulte d'une pratique d'observation rigoureuse du matériel d'herbier du canton de Vaud, une pratique constamment améliorée au fur et à mesure de la construction de l'herbier entre 1990 et 1997, puis lors d'une révision générale entreprise de 2012 à 2014.

L'entraînement du regard pour déterminer visuellement les feuilles de chêne représente l'un des enjeux de la clé de détermination, attendu que le praticien devrait en faire peu à peu un usage quasi instinctif, au moins pour distinguer les deux principales espèces gérées dans le quotidien, c'est-à-dire les chênes pédonculés et sessiles. Pourtant, il s'agit de rester vigilant et d'éviter de perdre tout sens critique, d'où la recommandation de pousser régulièrement l'observation soigneuse de tous les caractères retenus par la clé de détermination.

Progressivement s'est imposée la conviction que, pour les besoins de la gestion forestière, la clé de compréhension du comportement des chênes résidait non pas dans la détermination très pointue de l'arbre considéré individuellement, mais dans l'analyse de populations de chênes à l'aide de critères simplifiés qui rendent praticables l'analyse d'un très grand nombre de feuilles. L'ensemble de cette réflexion a forgé un itinéraire normalisé de détermination des espèces de chêne, suivi d'une analyse de population. Avec l'accumulation de données comparables, cette démarche continue d'enrichir les connaissances sur le chêne et anime une incessante dynamique de questionnements, démarche particulièrement utile pour affronter les défis posés par les changements climatiques en cours.

### 42. Première étape : intégration des résultats de longueur relative du pétiole et du nombre de nervures intercalaires

La diversité morphologique reste un écueil permanent dans la détermination des espèces de chêne uniquement à partir des feuilles, d'où la nécessité d'intégrer plusieurs caractères foliaires pour consolider le résultat. En l'occurrence, l'expérience accumulée sur un très grand nombre de déterminations (des dizaines de milliers...) a légitimé dans une première étape de détermination le recours à seulement deux caractères, soit la longueur relative du pétiole (chap. 322) et le nombre de nervures intercalaires (chap. 323), intégrés selon quelques principes normalisés (fig. 28).

La valeur discriminante moyenne de ces critères (fig. 29) varie d'un caractère à l'autre, un constat qui relève probablement autant de la variabilité morphologique intrinsèque du feuillage qu'à des effets d'hybridation ou d'introgression (Lefèvre & al 2015).

**Fig. 28** Principes d'intégration des caractères morphologiques Lp/L et ni mesurés ou comptés selon la clé de détermination proQuercus

① Longueur rel. du pétiole Lp/L	② Nb de nervures intercalaire ni	①+②⇒Dm Détermination morphologique Lp/L + ni
Type	Type	Type
PED	PED	PED
	IND	PED
	SES ou SESXPUB ou PUB	IND
SES ou SESXPUB ou PUB	SES ou SESXPUB ou PUB	SES ou SESXPUB ou PUB
	IND	SES ou SESXPUB ou PUB
	PED	IND
IND	SES ou SESXPUB ou PUB	SES ou SESXPUB ou PUB
	IND	IND
	PED	PED



Caractères discriminants		Type de chêne déterminé en fonction de la pilosité du pétiole et de la nervure principale	Taux de discrimination par herbier * Nombre insuffisant de feuilles disponibles					
			VD %	GE %	NE %	WSL %	VS %	SH %
① Lp/L	Longueur relative du pétiole par rapport à la longueur du limbe	Pédonculé	92	85	77	89	82	*
		Sessile	87	87	92	80	88	91
		Sessile x Pubescent	82	*	92	87	84	87
		Pubescent	74	*	90	79	80	81
② ni	Nombre de nervures intercalaires dans les trois premières paires de sinus depuis la base du limbe	Pédonculé	72	74	74	73	81	*
		Sessile	91	94	89	84	73	94
		Sessile x Pubescent	81	*	81	78	64	89
		Pubescent	81	*	80	76	56	89
①+② ⇒ Dm	Détermination morphologique intégrant Lp/L + ni	Pédonculé	85	87	80	85	85	*
		Sessile	93	94	94	89	81	95
		Sessile x Pubescent	86	*	90	85	75	94
		Pubescent	88	*	91	81	67	89
Nombre total de feuilles analysées			2800	930	2540	1380	3230	400

**Fig. 29** Taux de discrimination des caractères morphologiques déterminés à l'aide de la clé proQuercus en fonction de la pilosité du pétiole et de la nervure principale

D'une manière générale, le taux discriminant intégré relatif au chêne pubescent possède un bilan inférieur par rapport aux autres espèces (fig. 29). Ce constat est particulièrement marqué pour le matériel récolté dans le canton du Valais qui dispose d'un collectif important de chênes pubescents, omniprésents en Valais central. Son médiocre taux de discrimination intégrant les caractères de longueur relative du pétiole et du nombre de nervures intercalaires explique le renoncement à utiliser ces caractères discriminants pour identifier le chêne pubescent (voir chap. 43).

Globalement, en ce qui concerne les chênes pédonculé, sessile et sessile x pubescent, l'intégration des données morphologiques Lp/L + ni améliore le taux de discrimination par rapport à celui calculé individuellement pour chaque caractère discriminant (fig. 29). Mais chaque contexte environnemental dans lequel a été prélevé le matériel d'herbier laisse une empreinte particulière dépendant de l'influence des espèces dominantes et de la densité des rapports de proximité, un domaine encore peu exploré.

Dans un contexte de diversité génétique reconnu aussi élevé que celui du complexe des chênes blancs médioeuropéens, les taux de discrimination relatifs aux résultats intégrés de la détermination à l'aide de la clé proQuercus peuvent être considérés comme très satisfaisants puisque égalant ou dépassant généralement 85% pour les chênes pédonculé, sessile et sessile x pubescent, le pourcentage restant étant attribué aux indéterminés.

Avec la création de chaque nouvel herbier, le calcul du taux de discrimination des caractères morphologiques n'a cessé de renforcer la reconnaissance de la pertinence de la clé de détermination proQuercus, tout en apportant chaque fois une touche d'originalité enrichissant la compréhension du comportement des populations de chêne en fonction de leurs contextes historiques et environnementaux respectifs. De nouvelles trouvailles sont à prévoir...

### 43. Deuxième étape : intégration des données de pilosité avec celles de la morphologie pour détermination finale des espèces de chêne

A la détermination des types de chêne sur la base du résultat intégré de la longueur relative du pétiole et du nombre de nervures intercalaires vient s'ajouter l'appréciation de la pilosité (fig. 13) selon une procédure normalisée (fig. 30).

A noter que la détection d'une pilosité de type pubescent sur le pétiole et la nervure principale conduit toujours à la détermination du chêne pubescent. En conséquence, ce dernier choix exclut de facto l'attribution des feuilles de chêne pubescent à un type indéterminé (IND).

**Fig. 30** Principes d'intégration de l'appréciation de la pilosité au résultat de la détermination morphologique intégrant Lp/L et ni selon la clé de détermination proQuercus

①+②⇒Dm Détermination morphologique Lp/L + ni	③ Appréciation de la pilosité	Dm+③⇒Df Détermination finale
Type	Type	Espèce
PED	PED	PED
	SES ou SESXPUB ou PUB	IND
SES ou SESXPUB ou PUB	PED	IND
	SES	SES
	SESXPUB	SESXPUB
	PUB	PUB
IND	PED ou SES ou SESXPUB	IND
	PUB	PUB

La détection de poils sur le pétiole et sur le dos ou les côtés de la nervure principale des feuilles de type pédonculé conduit à une identité indéterminée (IND), sauf si les poils sont rares et épars (fig. 31), auquel cas leur présence n'est pas prise en considération. En effet, dans la quasi totalité des cas observés dans les herbiers cantonaux, le contexte stationnel confirme l'appartenance de ce type d'échantillon au chêne pédonculé, ce qui semble simplement manifester la capacité de cette espèce d'incorporer des gènes d'autres espèces sans modifier fondamentalement son adéquation à la station. Ce constat relativise le concept développé par Anderson (1936) comme quoi les hybrides ont des préférences écologiques déterminées et en général différentes de celles des espèces parentales.



Feuille de chêne pédonculé  
Territoire communal : Onnens (VD)  
Coordonnées : 543200\_187200  
Station : Frênaie alluviale basophile  
(*Ulmo-Fraxinetum*)



**Fig. 31** Exemple de pilosité épars, rare, difficilement détectable à la loupe, de la nervure principale d'une feuille de chêne attribuée au type pédonculé par la clé de détermination proQuercus

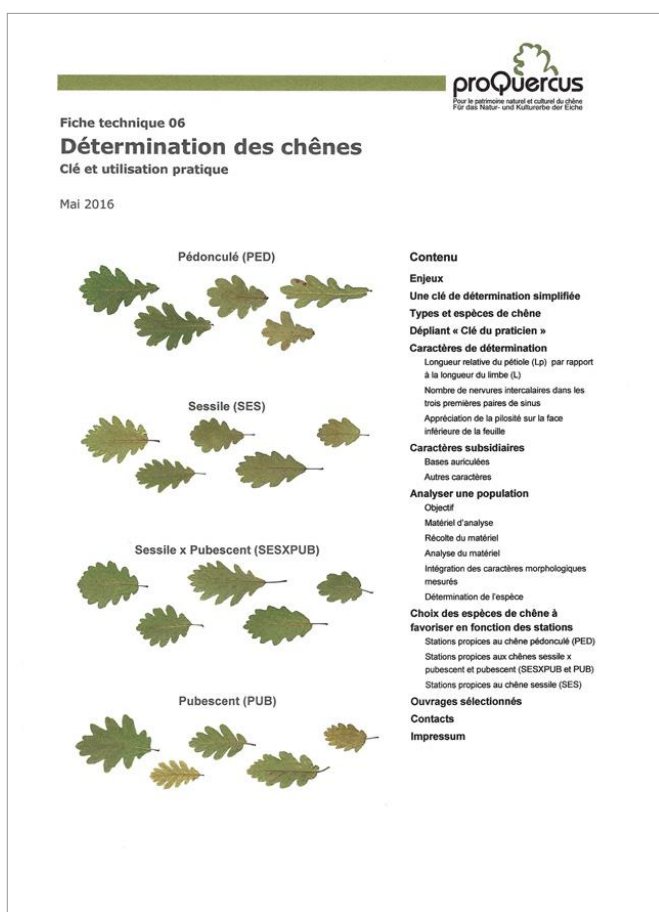


L'origine de ces natures hybrides du chêne pédonculé est controversée dans la littérature. En effet, elles semblent augmenter de fréquence d'ouest en est du continent européen, du climat atlantique au climat plus continental, avec la possibilité qu'il s'agisse soit d'hybridation récente, soit d'une variation spécifique issue de phénomènes d'introggression (Aas 1998). Le très faible taux de ces formes hybrides dans les herbiers cantonaux n'a pas permis de développer une analyse de ces singularités. Il n'est pas exclu que de nouveaux herbiers constitués dans le nord est de la Suisse apporte un nouvel éclairage sur le sujet.

## 5. Documents de détermination proQuercus

### 51. Préambule

Sous une forme essentiellement descriptive, toute la démarche de détermination et d'utilisation des chênes a été publiée en 2016 dans la fiche technique proQuercus 06 (Horisberger 2016, fig 32). Avec la multiplication des herbiers cantonaux entraînant de nouvelles observations et expériences pratiques, une mise à jour des documents de travail (chap. 52) s'est imposée.



**Fig. 32** Fiche technique 06 proQuercus « Détermination des chênes - Clé et utilisation pratique - 2016 » - Contenu

Une extension du document pour inclure la détermination de la quatrième espèce naturellement présente en Suisse, le chêne chevelu (*Quercus cerris* L., uniquement indigène au Tessin), serait envisageable sous réserve de lui dédier préalablement un herbier. A noter que les traces d'introggression du chêne chevelu au sein des autres espèces sont très discutables, au moins au nord de la chaîne alpine (Kissling 1980a), d'autant plus qu'en taxonomie fondamentale cette espèce appartient à une autre section du genre *Quercus* (Camus 1938).

## 52. Dépliant « Détermination des chênes indigènes »

L'édition 2020 du dépliant proQuercus, document uniquement destiné à identifier l'espèce de chêne et conçu pour être emporté sans encombrement sur le terrain, a été développé sous la dénomination « Détermination des chênes indigènes », avec un recto légèrement modifié par rapport aux documents proQuercus 2016 et un verso comportant un itinéraire de détermination mieux adapté à faire les premiers pas dans la pratique de l'identification des espèces de chêne grâce aux recommandations qui l'accompagnent (fig. 33 et 34). En effet, comprendre l'itinéraire menant à l'identification de l'espèce implique la lecture préalable de la fiche technique proQuercus 06, un pas rarement franchi hors de cours de formation... Ce dépliant devrait donc servir de document d'initiation pour le praticien forestier ou tout autre intéressé.



①

Longueur relative du pétiole (Lp) par rapport à la longueur du limbe (L)

Une fois la feuille correctement posée sur le graphique, lire le type de chêne en fonction de la longueur du pétiole

L

Lp

PED  
IND  
SES  
SESXPUB, PUB

proQuercus  
Pour le patrimoine naturel et culturel du chêne  
Für das Natur- und Kulturerbe der Eiche

### Détermination des chênes indigènes

au nord de l'Arc alpin suisse et en Valais

Clé et utilisation pratique :  
se référer  
au verso du dépliant

Abréviations des types de chêne :

PED	pédonculé
SES	sessile
SESXPUB	intermédiaire sessile x pubescent
PUB	pubescent
IND	indéterminé

Edition 2020

---

②

Nombre de nervures intercalaires dans les **trois premières paires de sinus** depuis la base du limbe

A compter sur la face inférieure de la feuille !  
Loupe recommandée !

0-2	SES, SESXPUB, PUB
3	IND
4-6	PED

- Pour être comptée, la **nervure intercalaire doit partir de la nervure principale et dépasser la moitié de la distance entre sa base et le fond du sinus (a)**. Dans les cas contraires (b, respectivement c), elle n'est pas comptée.
- La nervure intercalaire est **aussi comptée lorsqu'elle dépasse le fond du sinus (d)**.
- En cas de présence de 2 nervures intercalaires dans un sinus, **une seule est comptée (e)**.

③

Pilosité du pétiole et de la **nervure principale (décisive)** sur la **face inférieure** de la feuille  
Loupe recommandée !

Types de chêne	3.1	3.2
	Pétiole (deux tiers inférieurs)	Nervure principale (tiers inférieur) et aisselle des nervures secondaires
PED		
SES		
SESXPUB		
PUB		

Densité de pilosité variable, peu fiable pour distinguer SESXPUB de PUB au niveau du pétiole

Fig. 33 Recto de l'édition 2020 du dépliant « Détermination des chênes indigènes »

## Clé de détermination des chênes se référant au recto du dépliant

Par convention visant à normaliser la démarche de détermination, la clé recourt à la terminologie et aux abréviations suivantes :

- **Type de chêne** : terme réservé au résultat de la détermination à l'aide d'une partie seulement des caractères discriminants retenus dans la clé.

- **Espèce de chêne** : terme réservé au résultat de la détermination après intégration des quatre caractères discriminants retenus dans la clé.

Cinq types ou espèces de chêne ont été distingués :

- pédonculé (abrégé PED)
- sessile (SES)
- intermédiaire sessile x pubescent (SESXPUB)
- pubescent (PUB)
- indéterminé (IND)

- Plutôt que de parler d'hybride lorsque les caractères discriminants ne concordent pas avec ceux d'une espèce bien déterminée, la notion d'indéterminé (IND) a été choisie, avec l'avantage de pouvoir y inclure des variantes inclassables. La proportion de feuilles de chêne aux caractéristiques indéterminées peut varier entre 5 et 30% selon les populations.

- La clé proQuercus traduit l'existence d'un continuum morphologique entre les pôles SES et PUB, d'où la description d'un intermédiaire SESXPUB assimilé par convention à une espèce. Ce continuum varie en fonction de l'aridité du milieu dans ses caractéristiques foliaires ainsi que dans la proportion de chaque espèce au sein des populations de chêne abritant ce complexe d'espèces.

① Longueur relative du pétiole	② Nombre de nervures intercalaires	③ Appréciation de la pilosité	Espèce identifiée
Type PED	0 à 2	Totalement absente	IND
		Type SES ou SESXPUB	IND
		Type PUB	PUB
	3 à 6	Absente ou év. éparse et rare	PED
		Type SES ou SESXPUB	IND
		Type PUB	PUB
Type IND	0 à 2	Totalement absente	IND
		Type SES	SES
		Type SESXPUB	SESXPUB
	3	Totalement absente	IND
		Type SES ou SESXPUB	IND
		Type PUB	PUB
	4 à 6	Absente ou év. éparse et rare	PED
		Type SES ou SESXPUB	IND
		Type PUB	PUB
Type SES	0 à 3	Totalement absente	IND
		Type SES	SES
		Type SESXPUB	SESXPUB
	4 à 6	Type PUB	PUB
		Totalement absente	IND
		Type SES ou SESXPUB	IND
		Type PUB	PUB

### Important !

- Il convient d'éviter de choisir des feuilles

- de plantules,
- de jeunes chênes de moins de 2 à 3 mètres de haut,
- de branches gourmandes.

Insuffisamment matures, de telles feuilles manifestent des caractères juvéniles principalement caractérisés par des bases foliaires en V, un pétiole relativement court et une pilosité peu fiables. Dans la majorité des cas, elles conduisent à une identification de type indéterminé.

- Théoriquement, la détermination devrait porter sur des feuilles matures provenant de la couronne de chênes déjà bien formés et prélevées en période estivale (dès mi-juin) ou automnale. Leur prélèvement se heurte le plus souvent à l'impossibilité de les cueillir à hauteur d'homme, même avec un coupe-branches à rallonge ! En conséquence, il convient de se rabattre soit sur des **feuilles** ou des **rameaux arrachés par les intempéries**, soit d'attendre la **chute automnale des feuilles**.

- Il convient de veiller à sélectionner des feuilles présentant le meilleur état de conservation possible et de **prioriser le choix de feuilles vertes** ou, en période automnale de chute des feuilles, de **sélectionner à terre des feuilles jaunes à brun clair (y compris le pétiole) n'ayant pas macéré dans l'humidité**.

- La présence de bases foliaires auriculées est couramment évoquée pour distinguer le chêne pédonculé des autres espèces de chêne, un **fait avéré dans moins de 60 % des cas**. Seule une base auriculée embrassant le pétiole, c'est-à-dire revenant complètement sur le pétiole du côté supérieur de la feuille indique dans la quasi-totalité des cas un chêne pédonculé.



- La longueur absolue du pédoncule portant les glands possède une bonne qualité discriminante entre le chêne pédonculé et les autres espèces, avec une valeur de bascule située autour de 2 cm. Les longs pédoncules caractérisent le chêne pédonculé. Toutefois, la faible disponibilité de pédoncules sur le terrain rend ce critère secondaire par rapport aux autres.



- Pour établir un lien entre l'espèce de chêne dominante dans une population et la station, il est recommandé de **déterminer une vingtaine de feuilles appartenant à autant d'arbres différents** répartis à intervalles réguliers sur la surface concernée.

Pour une information complète sur les principes de détermination utilisés dans la clé proQuercus, se référer à la **fiche technique 06** disponible sur

[www.proquercus.org](http://www.proquercus.org)



Fig. 34 Verso du dépliant « Détermination des chênes – Clé et utilisation pratique - 2020 »

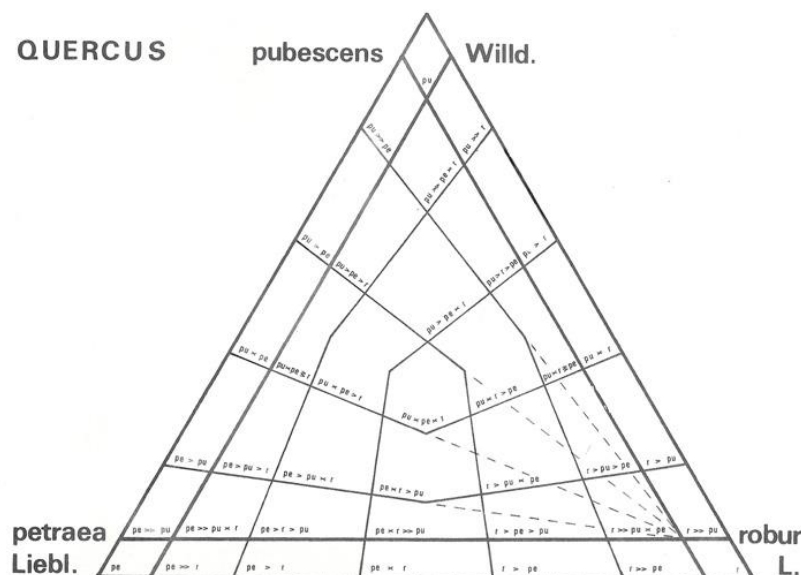
La clé de l'association proQuercus propose un itinéraire de détermination devenu dénominateur commun dans de nombreuses études effectuées sous l'égide de cette association ou avec sa collaboration, avec une maturation permettant d'ambitionner sa diffusion à large échelle, que ce soit dans les contributions scientifiques ou les cercles amateurs intéressés.



## 6. Description des populations de chênes

### 61. Préambule

Les problèmes d'identification liés à la variabilité morphologique étant surmontés, reste à comprendre à quels impératifs de répartition réagit chaque espèce de chêne à travers la mosaïque des milieux forestiers. Le premier intéressé se trouve être le forestier praticien confronté à la responsabilité de régénérer le chêne par plantation ou d'accompagner l'évolution d'un peuplement avec l'espèce de chêne la plus adaptée. Une erreur de jugement et le propriétaire se trouvera lourdement pénalisé par l'insuccès d'un coûteux effort de rajeunissement ou d'entretien. La mise à disposition d'un outil d'analyse simple et efficace des résultats de détermination s'est donc imposée en complément de l'usage de la clé proQuercus. L'objectif ultime de cette démarche vise à définir les limites de l'adéquation stationnelle des espèces de chêne pour fonder une stratégie de gestion proactive dans un contexte de changement climatique.



**Fig. 35** Le diagramme de classes du continuum de formes intermédiaires des caractères de détermination des chênes (Kissling 1980b)

Dans une étude centrée sur les forêts riches en chênes du Jura central suisse, Kissling a ouvert la voie pour caractériser le peuplement correspondant à chaque groupement phytosociologique (Kissling 1983). Cependant, l'usage d'une clé de détermination très pointue (Kissling 1980b) et l'approche descriptive fouillée des groupements végétaux dépassaient de loin les standards adaptés aux praticiens. Par ailleurs, la méthodologie acceptant l'hypothèse d'un continuum morphologique des chênes médioeuropéens dans le triangle *Quercus robur/petraea/pubescens* s'est avéré trop simplificateur, donnant l'illusion d'une équidistance formelle entre les trois pôles spécifiques (fig. 35).

Pourtant, une analyse très tonique de la controverse sur l'hybridation généralisée du pédonculé avec le sessile avait déjà soulevé de nombreux doutes sur sa réalité (Gardiner 1970). Selon une étude sur les chênes du nord-est de la France (Dupouey et Badeau 1993), *Q. pubescens* et *Q. robur* sont génétiquement très isolés l'un de l'autre, avec une très faible possibilité d'hybridation, au contraire de *Q. petraea* et *Q. pubescens*. Aas (1998) aboutit au même constat et qualifie même de pure spéculation l'identification d'hybrides *Q. pubescens x robur x petraea* sur des bases morphologiques. Des études plus récentes sur *Q. robur* et *petraea* mettent en évidence de multiples barrières reproductrices entre les deux espèces, encore très insuffisamment expliquées, barrières qui soulignent le rôle important des conditions écologiques dans l'évolution de ces obstacles (Abadie & al 2011). Au fil des observations accumulées dans l'étude des herbiers cantonaux des chênes, la présente recherche a suivi ces points de vue et admis que le rapport entre les trois espèces se joue principalement entre deux entités, soit celle incarnée par *Q. robur* d'un côté, et par le complexe *Q. petraea / petraea x pubescens / pubescens* de l'autre. Ce dernier est caractérisé par un continuum morphologique clairement attesté par l'analyse de la pilosité à la face inférieure du limbe (chap. 343), laquelle reflète une grande facilité d'hybridation interspécifique. Ce mécanisme relativise sans l'effacer la notion d'espèce au sens biologique du terme, d'où la notion de « complexe » introduite par l'agronome français Jean Pernès (1984).

## 62. Etablissement de profils normalisés de population

### 621. Principes de normalisation

Quelques principes simples ont présidé à la normalisation de la description des populations de chênes d'une manière adaptée aux besoins des praticiens:

- recours aux seuls paramètres foliaires de la clé de détermination proQuercus,
- recherche d'un juste milieu entre l'investissement en temps nécessaire et le niveau qualitatif du résultat,
- consignation normalisée des données, de la détermination et de l'établissement du profil de population sur un seul tableau aisément lisible.

### 622. Formulaire d'établissement d'un profil de population de chênes

Après analyse de populations très diverses et un bilan de leur hétérogénéité/homogénéité, le nombre de feuilles à analyser a été arrêté à 20 par population avec la condition qu'elles appartiennent à 20 arbres différents répartis à intervalles réguliers sur toute sa surface, qu'elle soit linéaire ou compacte, mais en respectant l'homogénéité du milieu. La détermination reprend les éléments de la clé proQuercus, avec une formulation de la méthode de détermination synthétisée au bas du formulaire (fig. 36).

Détermination des espèces de chêne à l'aide de la clé proQuercus (consulter [www.proquercus.org](http://www.proquercus.org))

Etablissement manuel d'un profil de population de chêne

Inscription et interprétation des observations      Localisation : Montcherand / Châtillon      Date 01.02.14

Feuille No	① Longueur rel. du pétiole Lp/L			② Nb nervures intercalaires ni			①+②⇒Dm Détermination morphologique Lp/L + ni			③ Appréciation de la pilosité				Dm+③⇒Df Détermination finale					
	Type			Type			Type			Type				Espèce					
	PED	IND	SES SES/PUB	PED	IND	SES SES/PUB	PED	IND	SES SES/PUB	PED	SES	SES X PUB	PUB	PED	SES	SES X PUB	PUB	IND	
1			X	X					X										X
2			X			X				X						X			
3			X			X											X		
4	X					X			X				X						X
5			X			X				X									X
6		X				X				X									X
7			X			X				X									X
8			X			X				X			X						X
9			X			X				X									X
10			X			X				X									X
11		X				X				X									X
12			X			X				X			X						X
13			X	X					X				X					X	X
14	X					X			X				X						X
15		X				X				X						X			X
16		X				X				X					X				X
17			X			X				X			X						X
18			X			X				X					X				X
19			X			X				X					X				X
20	X					X			X			X							X
Nombre total de présences par espèce :													0	8	6	2	4		

Coord. X 529600

Coord. Y 176500

Altitude 540m

Exposition S.O.

Pente 30%

Station Hêtraie à pulmonaire sèche

Remarques : -

Fig. 36 Formulaire d'établissement d'un profil de population de chêne par les praticiens

La lecture aisée de l'ensemble du formulaire offre un rapide bilan de détermination résumé par le profil de population (nombre de présence par espèce). Le praticien dispose ainsi d'une information qu'il pourra valoriser par analogie à d'autres situations, sans forcément identifier précisément la station en cause mais en usant de ses dons d'observation aiguisés par la pratique journalière. La documentation offerte par le site [www.proquercus.org](http://www.proquercus.org) complète au besoin l'expérience professionnelle du praticien.

## 623. Comportement du chêne pédonculé

Le développement des analyses génétiques portant sur le chêne ont régulièrement mis en évidence la position à part des chênes pédonculés par rapport au complexe sessile/pubescent (Dupouey et Badeau 1993, Aas (1998). Dans le contexte suisse, l'analyse de centaines de populations de chênes et l'observation de leur environnement ont forgé la conviction que, par rapport aux autres espèces, la présence du pédonculé en un lieu donné répond essentiellement à des facteurs stationnels (humidité élevée et permanentes au niveau du système racinaire), alors que la composition des populations du complexe sessile / sessile x pubescent / pubescent dépend à la fois de facteurs stationnels et d'une dynamique d'hybridation influençant la proportion des espèces au sein de ces populations.

A ce jour, aucune population connue ne peut être classée comme intermédiaire entre pédonculé et sessile, par exemple avec présence dominante de chênes à feuilles morphologiquement typiques du pédonculé mais flanquée d'une pilosité sessile, ou inversement. Ces cas existent pourtant dans les herbiers cantonaux sous forme d'individus isolés, voire de petits groupes, peut-être par hybridation de première ou deuxième génération, mais ils restent rares (fig. 37) et sans signification écologique attestée en Suisse. Dans la totalité des cas, ces hybrides décrits généralement dans la littérature sous la dénomination *Quercus robur subsp. puberula* (Lasch) Weim. (Weimarck 1947) sont liés aux milieux de prédilection de *Quercus robur* au sens de la clé de détermination proQuercus qui, pour éviter toute confusion, les attribue au statut d'indéterminé (IND). Dans les populations qu'il a étudiées en Europe centrale, Aas (1998) estime à environ 10% la part de chênes pédonculés flanqués de pilosité à des degrés divers et les considère comme une simple variété, suivant en cela l'opinion de Lasch (1857) et Schwarz (1936).



Type morphologique sessile  
Pilosité absente (type pédonculé)  
Spécimen exceptionnel  
Forêts communales, Lausanne  
Herbier VD

Type morphologique pédonculé  
Pilosité faible de type sessile  
Spécimen rare à peu fréquent  
Forêts communales, Suchy  
Herbier VD

Type morphologique pédonculé  
Pilosité dense de type pubescent  
Spécimen exceptionnel  
Jardin Merian, Bâle.  
Don de Beat Breitenstein.

**Fig. 37** Exemples de feuilles de chêne à pilosité incohérente avec le type morphologique



## 624. Comportement du complexe sessile / sessile x pubescent / pubescent

Dans ce complexe, les critères de pilosité sont largement reconnus comme déterminants pour différencier les chênes sessile et pubescent, avec la possibilité de calculer un indice d'hybridation à partir de la pilosité du rameau, du pétiole, de la nervure principale et des faces supérieure et inférieure des feuilles de chêne (Aas 1998), mais selon une méthode trop complexe pour s'adapter aux nécessités de la pratique de terrain.

Dans le cadre des principes adoptés par la clé de détermination proQuercus, la définition d'un intermédiaire sessile x pubescent a permis d'affiner la description du comportement du complexe sessile/pubescent (fig. 38). L'usage d'un indice moyen de pilosité par population est proposé, calculé selon deux méthodes différentes, en excluant les données relatives au pédonculé (feuilles glabres, espèce essentiellement liée en population à une bonne alimentation en eau) ainsi que les données des indéterminés au sens de la clé proQuercus (inclassables par définition):

1. Indice moyen de pilosité du limbe *pil lmb* (données marquées en jaune dans la figure 38) = pilosité évaluée sur le limbe (tiers inférieur) à l'aide de l'échelle visuelle graduée de 1 à 9 (fig. 22), puis calculée par moyenne arithmétique.

2. Indice moyen de pilosité du pétiole et de la nervure principale *pil pet + ner* (données marquées en vert dans la figure 38) = pilosité évaluée sur le pétiole (deux tiers inférieurs) et la nervure principale (tiers inférieur) selon la clé de détermination proQuercus, puis calculée par la formule :

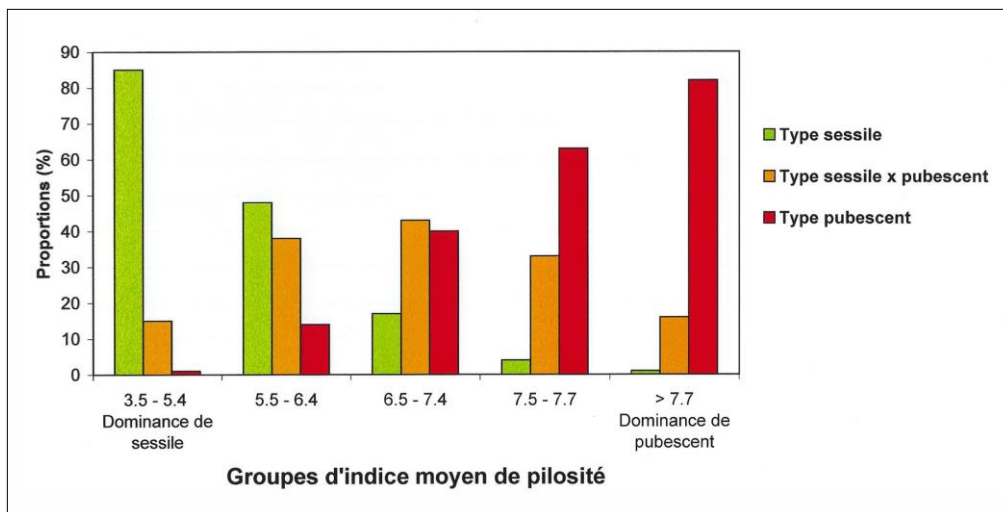
$$[n \text{ SES} \times 4,7 + n \text{ SESXPUB} \times 7,0 + n \text{ PUB} \times 8,1] / n \text{ TOT} (\text{SES} + \text{SESXPUB} + \text{PUB})$$

La formule permettant de calculer l'indice moyen *pil pet + ner* a été construite expérimentalement grâce aux analyses de populations des cantons de Vaud et du Valais. Basée sur l'échelle visuelle graduée de 1 à 9 construite pour apprécier la pilosité de la face inférieure du limbe (fig. 22), cette formule expérimentale fournit un indice de classement des populations les unes par rapport aux autres. La valeur 4,7 attribuée au sessile est la moyenne obtenue en plaine dans les populations dominées par le sessile, la valeur de 7,0 attribuée au sessile x pubescent reprend celle de l'échelle graduée, et la valeur de 8,1 attribuée au pubescent correspond à la moyenne obtenue dans les peuplements largement dominés par le pubescent, principalement en Valais.

Profil de population de chênes										Numéro unique: VS138		Date de récolte des feuilles: 18/07/2016									
Lieu: Charat / Vison										Coordonnées: 577170 108350											
Feuille No	1 Longueur rel. du pétiole Lp/L			2 Nb nervures intercalaires ni			1+2 ⇒ 3 Détermination morphologique Lp/L + ni			4 Appréciation de la pilosité				3+4 ⇒ 5 Détermination finale					Remarques: 3 feuilles de réserve		
	Type			Type			Type			Type				Espèce							
	PED	IND	SES SESXPUB PUB	PED	IND	SES SESXPUB PUB	PED	IND	SES SESXPUB PUB	PED	SES	SES X PUB	PUB	pil lmb	PED	SES	SES X PUB	PUB		IND	
1		1											1	8							
2		1		1									1	8							
3		1				1							1	3							
4		1				1							1	7							
5	1					1							1	8							
6		1			1								1	8							
7		1			1			1					1	7						1	
8		1				1							1	7						1	
9			1			1							1	7			1				
10	1				1			1					1	8						1	
11			1		1								1	7						1	
12		1				1							1	7			1				
13	1					1			1				1	9						1	
14		1			1			1					1	8						1	
15			1			1							1	8						1	
16			1			1							1	8						1	
17			1			1							1	8						1	
18			1			1							1	8						1	
19			1			1							1	7						1	
20			1			1							1	7						1	
Tot u	3	4	13	5	1	14	3	4	13				0	2	11	7	0	1	7	5	
Tot %	15	20	65	25	5	70	15	20	65	0	10	55	35				0	5	35	35	25
Moy pil lmb [SES+SESXPUB+PUB]										7,3	pil lmb TOTAL		148	0% 7% 47% 47%							
Moy pil esp [SES (n*4,7)+SESXPUB (n*7)+PUB (n*8,1)]										7,4	pil lmb PED+IND		39	% déterminé							

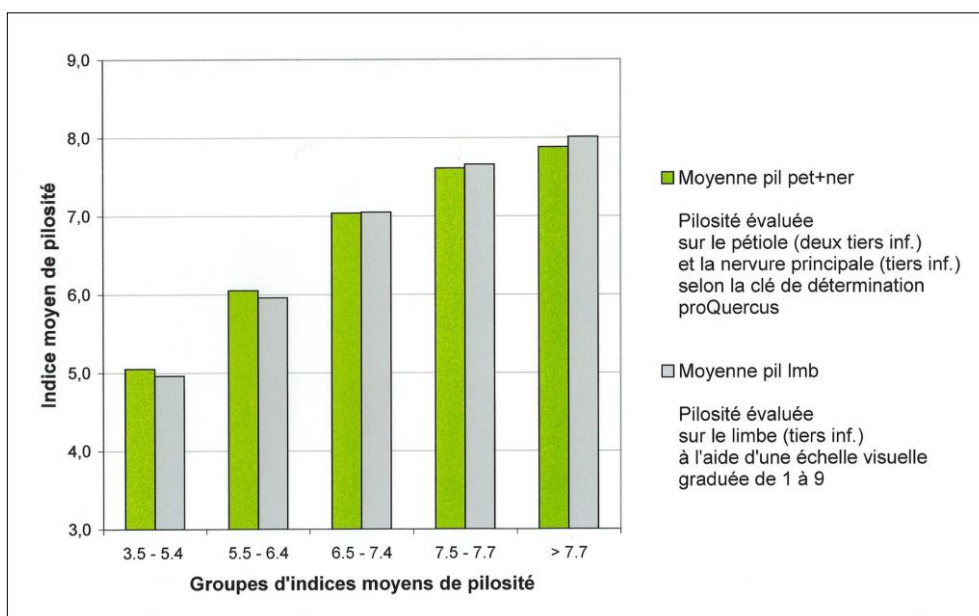
Fig. 38 Formulaire d'analyse approfondie d'une population de chênes

L'analyse des données de l'herbier des chênes du canton du Valais permet de créer des groupes d'indices moyens de pilosité qui donnent une image très cohérente du fonctionnement du complexe des chênes sessile, sessile x pubescent et pubescent (fig. 39) dans leur aire de répartition. La formation des groupes répond à une réalité stationnelle : la plage des valeurs de l'indice de pilosité se resserre dans l'aire de présence abondante du pubescent. Autrement dit, les stations dominées par le pubescent sont plus spécialisées que celle dominées par le sessile ou le sessile x pubescent. La réponse du sessile x pubescent à son environnement trouve son explication dans la dynamique adaptative des populations entre les pôles sessile et pubescent.



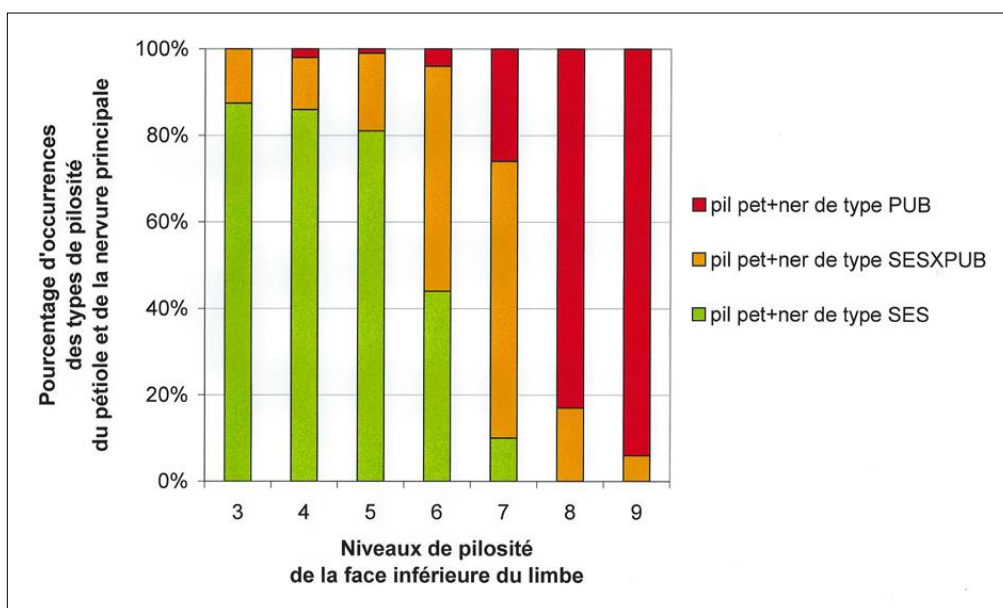
**Fig. 39** Proportion des types de chêne en fonction de l'indice de pilosité du pétiole et de la nervure principale calculé par population (herbier du canton du Valais, 148 populations analysées)

Les indices moyens de pilosité d'une population calculés selon les deux méthodes décrites ci-dessus fournissent des résultats presque totalement concordants par groupes d'indices (fig. 40). Preuve est ainsi faite de la concordance entre la pilosité du pétiole et de la nervure principale d'une part et la pilosité de la face inférieure du limbe d'autre part, pour autant qu'elle soit calculée à l'échelle d'une population de chêne.



**Fig. 40** Comparaison des résultats d'évaluation de la pilosité de la face inférieure des feuilles de chêne par deux méthodes différentes (herbier du canton du Valais)

Cette concordance globale, vérifiée par l'analyse de très nombreuses populations de chênes dans les cantons du Valais, de Vaud, de Genève, de Schaffhouse et de Neuchâtel, est d'autant plus étonnante qu'elle masque la manifestation d'une diversité morphologique, et certainement génétique, plus complexe qu'attendue (fig. 41). C'est donc bien au niveau d'un collectif de feuilles issu de nombreux arbres que l'indice de pilosité doit être calculé pour déterminer une identité significative de population, en l'occurrence un collectif de 20 feuilles appartenant à autant d'arbres différents, limite inférieure tenant compte de l'appréciation du coût/bénéfice de l'analyse.



**Fig. 41** Relation entre le niveau de pilosité de la face inférieure du limbe et les types de pilosité du pétiole et de la nervure principale (herbier du canton du Valais, 148 populations analysées)

Basés sur la méthode d'étude des hybrides d'Anderson (1936), divers indices ont été mis au point pour étudier la variabilité morphologique des populations de chêne à l'aide de critères de reconnaissance plus ou moins nombreux et sophistiqués, par ex. 25 chez Mandin (1984), 19 chez Grandjean & Sigaud (1987), 6 chez Aas (1998). L'indice de pilosité plus spécifique calculé à l'aide de la clé proQuercus, axé uniquement sur la proportion des chênes sessile, sessile x pubescent et pubescent au sein d'une population homogène, représente l'aboutissement d'une recherche appliquée destinée à offrir un outil d'analyse simple et normalisé des populations de chêne, sans recourir à des critères inaccessibles au quotidien des praticiens.

## 7. Conclusion

La mise au point d'une méthode de détermination des espèces de chêne indigènes au nord de l'Arc alpin suisse et en Valais a été enrichie d'une démarche originale d'analyse des populations de chêne. Forestiers, chercheurs et tous autres intéressés par le chêne disposent ainsi d'outils descriptifs documentés, normalisés et expérimentés à très large échelle. Cela ouvre la possibilité d'assister proactivement la gestion et la conservation des chênes au travers de multiples observations, expériences et recherches appliquées fondées sur le dénominateur commun que sont l'itinéraire de détermination proposé par proQuercus et l'analyse normalisée des populations de chêne.



## Références

- AAS G (1998) Morphologische und ökologische Variation mitteleuropäischer Quercus-Arten. Ein Beitrag zum Verständnis der Biodiversität. München : IHW-Verlag. 221 p.
- ABADIE P, ROUSSEL G, DENCAUSSE B, BONNET C, BERTOCCHI E, LOUVET JM, KREMER A, GARNIER-GÉRÉ P (2011) Strength, diversity and plasticity of postmating reproductive barriers between two hybridizing oak species (*Quercus robur* L and *Quercus petraea* (Matt) Liebl.) Journal of Evolutionary Biology vol. 25, Issue 1: 157-173.
- ANDERSON E (1936) Hybridization in American tradescantias. Ann. Miss. Bot. Gard. 23 : 511-525.
- BRÄNDLI UB (2010) Inventaire forestier national Suisse. Résultats du troisième inventaire 2004-2006. WSL Birmensdorf. 312 p.
- CAMPBELL N, REECE JANE (2007) Biologie, 7<sup>e</sup> édition : 514-532.
- CAMUS A (1938) Les Chênes. Monographie du genre Quercus. Tome I, 1936-38. Tome II, 1938-39. Ed. Lechevalier. Paris.
- DUCOUSSO A, JARRET P (2001) Diversité génétique des chênes et gestion forestière. Rev. For. Fr. LIII: 133-140.
- DUPOUEY JL, BADEAU V (1993) Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L, *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France: preliminary results. Ann Sci For 50, Suppl 1 : 35-50.
- GARDINER AS (1970) Pedunculate and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) : A Review of the Hybrid Controversy. International Journal of Forest Research, vol. 43, 2 : 151-160.
- GLOESENER Y, ANDRÉ P (1996) Contribution à la taxonomie des chênes indigènes en Fagnes occidentale de Chimay. Silva Belgica, 103, No 1 : 19-23.
- GRANDJEAN G, SIGAUD P (1987) Contribution à la taxonomie et à l'écologie des chênes du Berry. Ann. Sci. For. 44 : 35-66
- GUGERLY F, WALSER JC, DOUNAVI K, HOLDEREGGER R, FINKELDEY R. (2007) Coincidence of small-scale spatial discontinuities in leaf morphology and nuclear microsatellite variation of *Quercus petraea* and *Q. robur* in a mixed forest. Annals of Botany 99 (4): 713-722.
- HARDIN JW (1979a) Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. Amer. J. Bot. 66: 576-585.
- HARDIN JW (1979b) Atlas of foliar surface features in woody plants, I. Vestiture and trichome types of eastern North American *Quercus*. Bull Torr. Bot. Club 108: 338-346.
- HESS EH (2015) Bestimmungsschlüssel zur Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Springer Basel AG. 711 p.
- HORISBERGER D (2016) Détermination des chênes – Clé et utilisation pratique. Fiche technique 06. Ed. proQuercus. 10 p.
- HORISBERGER D (2020b) Les herbiers cantonaux des chênes indigènes en Suisse. Dossier thématique proQuercus ([www.proQuercus.org](http://www.proQuercus.org)). 37 p.
- JOHNSON HB (1975) Plant pubescence: An ecological perspective. Bot. Rev. 41: 233-258.
- KISSLING P (1977) Les poils des quatre espèces de chênes du Jura (*Quercus pubescens*, *Q. Petraea*, *Q. robur* et *Q. cerris*). Ber Schweiz Bot Ges 87 (1/2) : 1-18.

- KISSLING P (1980a) Un réseau de corrélations entre les chênes (*Quercus*) du Jura. Ber Schweiz Bot Ges 90 (1/2) : 1-28.
- KISSLING P (1980b) Clef de détermination des chênes médio-européens (*Quercus* L.). Ber Schweiz Bot Ges 90 (1/2) : 29-44.
- KISSLING P (1983) Les chênaies du Jura central suisse. Mitt EAFV 59, 3. 437 p.
- KREMER A (2002) Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. Ann. For. Sci. 59: 777-787.
- KREMER A, PETIT RJ, DUCOUSSO A (2002) Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculés. Rev. For. Fr. LIV - 2-2002 : 111-130.
- LASCH W (1857) Die Eichenformender märkischen Wälder, hauptsächlich der um Driesen. Bot. Zeitung 15: 409-420.
- LAUBER K, WAGNER G, GYGAX A (2018) Flora Helvetica. Haupt, 5e edition. 1686 p.
- LEBOURGEOIS F (2008) Critères de reconnaissance des chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* et *robur*). Agroparis Tech-Engref. 15 p.
- LEFÈVRE F, FADY B, JEAN F, DAVID H, PICHOT C, ODDOU-MURATORIO S (2015) Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. Innovations Agronomiques 47 : 63-79.
- LEPAIS O (2008) Dynamique d'hybridation dans le complexe d'espèces des chênes blancs européens. Thèse. Université Bordeaux 1. 273 p.
- MANDIN JP (1984) Note sur la distribution des Chênes caducifoliés dans le sud du Vivarais. Bull. mens. Société linnéenne de Lyon 53 (10) : 326-349.
- METCALFE CR, CHALK L (1957) Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press. 276 p.
- PERNÈS J (1984) Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 2. Agence de Coopération Culturelle et Technique. Paris. 212 p.
- PETIT RJ, BREWER S, BORDACS S, BURG K, CHEDDADI R, COART E, COTTRELL J, CSAIKL UM, VAN DAM B, DEANS JD, ESPINEL S, FINESCHI S, FINKELDEY R, GLAZ I, GOICOECHEA PG, JENSES JS, KÖNIG AO, LOWE AJ, MADSEN SF, MÁTYÁS G, MUNRO RC, POPESCU F, SLADE D, TABBENER H, DE VRIES SGM, ZIEGENHAGEN B, DE BAULIEU JL, KREMER A (2002) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. For. Ecol. Manage. 156 (1-3) : 49-74.
- RAMEAU JC (1990) Comportement dynamique du chêne pédonculé et du chêne sessile dans les successions forestières. Rev. For. Fr. 42 :155-164.
- RAMEAU JC, MANSION D, DUMÉ G (1999) Flore forestière française tome 1, Plaine et collines. Institut pour le développement forestier. 1794 p.
- SCHWARZ O (1936) Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. Atlas des Blattformen. 200 p.
- SERMET E, HORISBERGER D (1988) Distribution et habitat du Pic mar dans les cantons de Vaud et Neuchâtel. Nos Oiseaux 39 : 205-224.
- VAN VALEN (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25: 233-239.
- VISCOSI V, LEPAIS O, GERBER S, FORTINI P (2009) Leaf morphological analyses in four European oak species (*Quercus*) and their hybrids : a comparaison of traditional and geometric morphometric methods. Progress in morphological and molecular systematics: 564-574.

WEIMARCK H (1947) De nordiska ekarna. 1. *Quercus robur* subsp. *Pedunculata* och subsp. *Puberula*. Bot. Not. : 61-78.

WIGSTON DL (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.