

Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	31-XII-1974
49	SCIENCES DE LA TERRE - AARDWETENSCHAPPEN	7

NOTE PRELIMINAIRE
SUR LA MESURE DE SPORES DISPERSEES FOSSILES

PAR

Pierre PIERART (*)

RESUME

La variation de la taille des spores dispersées fossiles dépend de facteurs biologiques, de la sédimentation et de la diagenèse. Parmi les facteurs biologiques il y a lieu de prendre en considération la variance génétique des spores et des producteurs et celle des milieux spécial et général. La variance du milieu spécial est mesurée pour cinq espèces actuelles. La variance génétique et du milieu spécial est évaluée pour *Punctatisporites gretensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, et *Laevigatosporites vulgaris* IBRAHIM, A., 1933, en prélevant différents échantillons dans une même couche. Dans ces conditions d'échantillonnage, la variance du milieu général et celle de sédimentation se réduisent pratiquement à zéro. Pour des échantillons provenant de différents sédiments, on enregistre une variance supplémentaire due aux conditions variables de sédimentation et probablement du milieu en général. Finalement il est démontré que la diagenèse et la température influencent considérablement la taille des spores dispersées fossiles.

ABSTRACT

The variation in the size of dispersed fossil spores depends on biological influences, on sedimentation and on diagenesis. Among the biological fac-

(*) Université de l'Etat à Mons, 22, place du Parc, 7000 Mons.

tors are the genetic variance of spores and the plants which produce them, as well as special and general environmental variances. The special environmental variance is measured for five existing species. The genetic and special environmental variance are estimated for *Punctatisporites gre-tensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, and *Laevigatosporites vulgaris* IBRAHIM, A., 1933, by taking different samples from the same seam. In such sampling conditions the general environmental variance and the sedimentation conditions variance are practically nil. For samples from different sediments a supplementary variance occurs due to variable conditions of sedimentation and probably of the general environment. Finally, diagenesis and temperature play an important part in the reduction of size of dispersed fossil spores.

INTRODUCTION

La variation de la taille des spores produites par les plantes actuelles dépend de nombreux facteurs biologiques. Son étude relève de la biométrie, de la génétique et de l'écologie. La taille des spores dispersées fossiles contenues dans les sédiments est en outre influencée par les conditions de la sédimentation et de la diagenèse.

Le diamètre ou le plus grand axe des spores actuelles est déterminé par les facteurs génétiques et les conditions du milieu. Dans les spores actuelles, considérées comme des haplontes, la variance génétique (V_G) peut correspondre à 1, 2, 3... n classes. Deux classes de taille correspondent souvent à l'hétérosporée d'origine sexuelle ou à l'existence de spores fertiles et abortives. Cette variance génétique correspond exclusivement à une variance d'addition (V_A), la variance de dominance (V_D) étant exclue pour des organismes ou des cycles haploïdes ($V_G = V_A + V_D$ ou $V_D = 0$).

A cette variance génétique des spores s'ajoute la variance du milieu représentée par les phénotypes des plantes productrices diploïdes. Nous pouvons décomposer cette variance des phénotypes producteurs en variance génétique (V_{GP}) et en variance du milieu (V_E). La variance génétique des producteurs comprend la variance d'addition (V_{GAP}), la variance de dominance (V_{GDP}) et d'autres composantes, telles les interactions, qu'il est inutile d'envisager ici. La variance due au milieu extérieur (V_E) peut se diviser en variance spéciale du milieu ou variance intraindividuelle (V_{ES}), mesurable sur un individu producteur (variation due à la répétition dans le temps et dans l'espace) et en variance du milieu général (V_{EG}) résultant de l'influence des différents milieux sur l'expression du génotype ou des différents génotypes représentant la population. La variance biologique totale d'une population de spores produites par une espèce pourrait donc s'exprimer par la relations suivante :

$$V_T = V_G + V_E = V_A + V_{GAP} + V_{GDP} + V_{ES} + V_{EG}.$$

Il faut de plus remarquer que la distinction des variances génétiques d'addition et de dominance des producteurs est très théorique pour ce qui est de la taille des spores. Ces composantes se réduisent à la variance génétique des spores haplontes si l'on considère que sporophyte et gamétophyte sont indépendants.

Nous supposons pour simplifier qu'il n'y a pas de corrélation entre les différents facteurs envisagés notamment entre V_G et V_E .

Pour les *Sporae dispersae* un nouveau facteur de variation s'introduit, dû à la sédimentation, c'est-à-dire au tri opéré au cours du dépôt des spores en un endroit particulier. Nous désignerons cette composante de la variance générale par la variance de sédimentation (V_S). Enfin la diagenèse introduit une dernière cause de variation chez les spores fossiles, variation qui peut être simulée par des effets thermiques. Au cours du chauffage du matériel sporopollinique on enregistre, comme nous l'écrirons, des contractions qui s'intensifient avec la température et la durée d'exposition. Nous appellerons ce terme variance de diagenèse ou variance thermique (V_{Th}). La variance totale pour les spores fossiles dispersées sera donc représentée au moins par sept termes :

$$V_T = V_A + V_{GAP} + V_{GDP} + V_{ES} + V_{EG} + V_S + V_{Th}.$$

Pratiquement la mesure de la variance de la taille des spores produites par un individu producteur actuel nous informe sur la variance d'addition des spores et la variance du milieu spécial ($V_A + V_{ES}$). En dehors d'une hétérosporée génétique décelable par une courbe bimodale nous mesurons la variance du milieu spécial exclusivement (V_{ES}).

La mesure de la variance de la taille des spores produites par plusieurs individus de même génotype croissant en des biotopes différents nous permet de mesurer V_A , V_{ES} et V_{EG} . Une analyse de la variance permet d'évaluer la variance due au milieu général (V_{EG}).

La mesure de la variance d'une population de plusieurs génotypes producteurs vivant dans un même milieu permet après l'élimination de V_A et V_{ES} d'évaluer la variance génétique des producteurs ($V_{GP} = V_{GAP} + V_{GDP}$). Cette dernière doit normalement se réduire à zéro puisqu'elle se confond probablement avec V_A .

Le lecteur trouvera des détails complémentaires sur la variance des caractères biologiques dans les ouvrages de O. KEMPTHORNE (1957) et de D. S. FALCONER (1970).

Dans cette étude préliminaire nous nous limiterons à quatre types d'évaluations :

1. — la variance du milieu spécial mesurée sur un producteur actuel à un moment donné où l'on admet qu'il n'y a pas de variation génétique de l'haplonte, la courbe de distribution étant quasi normale;
2. — la variance génétique des producteurs et du milieu spécial ($V_{GAP} + V_{GDP} + V_{ES}$) mesurée sur des spores produites par une popu-

lation de plantes stabilisée par un même milieu. Nous choisirons dans ce but des populations prélevées dans une même couche où l'on peut admettre arbitrairement que $V_s = 0$, $V_{EG} = \sim 0$ et $V_{Th} = 0$.

Les cas des couches de charbon autochtone et allochtone semblent ne pas devoir être distingués en première approximation. Un critère de sédimentation non variable peut être donné par la quantité constante du dépôt sporopollinique (1);

3. — les variances génétique, du milieu et de sédimentation mesurées sur des populations issues de sédiments variés (schistes divers, schistes charbonneux, charbons...) où l'on peut admettre que V_{EG} et V_s sont différents de zéro et que V_G est identique ou non au cas précédent (cas d'une espèce génétiquement stable ou non);
4. — la modification de la taille des *Sporae dispersae* sous l'action de la température ou de la diagenèse.

Nous n'envisageons pas l'influence des techniques de préparation qui peuvent être éliminées par uniformisation du traitement d'extraction et de montage. Nous choisissons quelques exemples dans le matériel carbonifère et permien, ainsi que chez quelques plantes actuelles.

I. — LA VARIANCE DU MILIEU SPECIAL MESUREE SUR PRODUCTEURS ACTUELS

Nous étudions la variation des spores produites par un seul individu à un moment donné. Nous mesurons donc la variation intraindividuelle due à la répétition dans l'espace. Pour les mégaspores nous avons néanmoins dû recueillir quelques individus pour obtenir une population suffisante. Trois espèces de Ptéridophytes, dont une hétérosporée et une espèce de Gymnosperme, ont été choisies. La moyenne arithmétique (\bar{X}), la médiane (\tilde{X}), l'écart-type (S), l'erreur standard (S/\sqrt{n}), le coefficient de dissymétrie (C) sont donnés dans le tableau suivant sur la base de cinquante individus.

Le coefficient de dissymétrie est calculé d'après la formule :

$$C = \frac{(Q_3 - Q_2) - (Q_2 - Q_1)}{Q_3 - Q_1}$$

Q_1 , Q_2 et Q_3 représentent les trois quartiles que l'on obtient à partir de la courbe des fréquences cumulées.

(1) Dans le Massif du Borinage, où la sédimentation est plus importante que dans les Bassins du Nord et de la Campine, la quantité de sporopollenine est significativement beaucoup plus faible.

Tableau 1. — Caractéristiques biométriques d'échantillons de cinquante spores produites par un producteur (sauf pour les mégaspores). —
(Mesure du plus grand diamètre ou du plus grand axe)

Espèces	\bar{X} (moyenne)	\tilde{X} (médiane)	S Ecart-type	S/\sqrt{N} Erreur standard	S/\bar{X} Coefficient de variation	C Coefficient de dissymétrie
<i>Lycopodium clavatum</i> (Coll. I. R. S. N. B.)	43,17 μ	43,50 μ	3,57 μ	0,50 μ	0,08	+ 0,12
<i>Equisetum palustre</i> (Coll. I. R. S. N. B.)	41,07 μ	40,90 μ	3,20 μ	0,32 μ	0,07	+ 0,20
<i>Isoetes lacustris</i> (Microspores - Lac Pavin)	39,27 μ	39,90 μ	2,58 μ	0,36 μ	0,06	— 0,11
<i>Isoetes lacustris</i> (Mégaspores - Lac Pavin)	537,— μ	534,— μ	29,— μ	4,50 μ	0,05	+ 0,10
<i>Pinus silvestris</i> (Heverlee)	83,64 μ	85,— μ	7,40 μ	1,06 μ	0,08	— 0,12

Ce tableau indique que les coefficients de variation sont moyens puisqu'ils sont compris entre 5 % et 8 %. Les résultats obtenus par F. K. TIKHOMIROV et M. K. KOLOMIETZ (1971) pour quarante-trois espèces d'Angiospermes montrent que les coefficients de variation oscillent entre 1,5 % et 10,4 %. Le coefficient de variation des mégaspores est le plus bas bien que la population des mégaspores mesurées soit issue de plusieurs individus (\pm dix). Les courbes de distribution sont quasi normales avec des coefficients de dissymétrie voisins de zéro.

Remarquons aussi que la variation des spores d'*Equisetum palustre* LINNÉ, C., 1853, n'est pas plus élevée que dans d'autres espèces isosporées. On peut en déduire que la variance dans cette espèce, mesurée sur un individu, ne dépend que de la variance du milieu spécial et non d'une éventuelle variation due à une hétérosporie génotypique. Cette déduction est d'ailleurs confirmée par une distribution normale ne présentant pas un caractère bimodal. (Dans le genre *Equisetum* LINNÉ, C., 1853, certaines espèces peuvent produire 50 % de spores petites donnant un prothalle mâle et 50 % de spores légèrement plus grandes donnant un prothalle femelle.)

Il est intéressant de constater que ces coefficients de variation obtenus sur individus isolés sont à peine inférieurs à certains coefficients de variation obtenus à partir de populations de *Sporae dispersae* dégagées de certaines couches de charbon.

En conclusion la variance du milieu spécial se traduit par des coefficients de variation de 5 % à 8 %.

II. — LA VARIANCE GENETIQUE DES PRODUCTEURS ET DU MILIEU SPECIAL

Si l'on mesure différents échantillons de *Sporae dispersae* d'une même espèce prélevés à différents niveaux au sein d'une même couche les différences sont faibles et pratiquement non significatives. Il semble donc logique d'admettre que la population est stabilisée par un milieu lui-même stable, de sorte que l'on peut considérer $V_{EG} = 0$ et $V_s = 0$. Les coefficients de variation pour les populations de *Punctatisporites gretensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, dégagées de la couche 1 de La Luena oscillent entre 7 % et 10 %; pour la couche 2 ils oscillent entre 12 % et 13 %.

Le tableau suivant nous donne quelques valeurs statistiques concernant *P. gretensis* isolé des couches 1 et 2 de La Luena.

Les moyennes entre les couches 1 et 2 sont significativement différentes ($t = 9,6$). Cette différence biométrique correspond à une différence de la composition en mégaspores des couches de La Luena, comme nous l'avons écrit (1959).

Pour une couche on observe une faible variation de la moyenne et du coefficient de variation par rapport à celle enregistrée pour des sédiments de nature différente. Les plus grandes différences notées pour la

Tableau 2. — Caractéristiques biométriques des populations de *Sporae dispersae* de *Punctatisporites gretensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, dégagées des couches 1 et 2 de La Luena

Echantillons	Nombre d'individus	\bar{X} (moyenne)	S Ecart-type	S/\sqrt{N} Erreur standard	S/\bar{X} Coefficient de variation
Couche 1 :					
Niveau 10	50	85,92 μ	8,70 μ	1,23 μ	0,10
Niveau 6	11	87,68 μ	8,91 μ	2,69 μ	0,10
Niveau 5	50	83,82 μ	5,97 μ	0,84 μ	0,07
Niveau 4	38	84,59 μ	7,09 μ	1,15 μ	0,08
Niveau 3	50	80,73 μ	7,23 μ	1,02 μ	0,08
Niveau 2	50	80,49 μ	9,61 μ	1,35 μ	0,11
Niveau 1	50	78,06 μ	7,35 μ	1,03 μ	0,09
Couche 2 :					
Niveau 1	50	91,33 μ	12,34 μ	1,24 μ	0,13
Niveau 2	24	91,69 μ	11,43 μ	1,68 μ	0,12
Niveau 3	42	88,92 μ	10,98 μ	1,21 μ	0,12
Niveau 4	50	92,59 μ	12,03 μ	1,21 μ	0,13

Remarque. — Les populations inférieures à 50 sont issues d'associations relativement beaucoup plus pauvres en *P. gretensis*.

Tableau 3. — Caractéristiques biométriques des populations de *Sporae dispersae* de *Laevigatosporites vulgaris* IBRAHIM, A., 1933, dégagées de la couche 70 de Beringen

Echantillons	Nombre d'individus	\bar{X} (moyenne)	S (écart-type)	S/\sqrt{N} (erreur standard)	S/\bar{X} (coefficient de variation)	r (1) (coefficient de corrélation)
Couche 70 :						
Niveau 1/2	43	66,87 μ	8,91 μ	1,35 μ	0,13	0,51
Niveau 3/4	41	61,50 μ	8,26 μ	1,28 μ	0,13	0,38
Niveau 5/6	40	65,13 μ	6,60 μ	1,04 μ	0,10	0,55
Niveau 7/8	25	62,10 μ	7,13 μ	1,42 μ	0,11	0,63

(1) Coefficient de corrélation longueur/largeur.

couche 1, soit les niveaux 1 et 4 et 1 et 10, donnent respectivement des t de 4,21 et 4,91. Ces différences dans les moyennes et les coefficients de variation des couches 1 et 2 résultent soit d'une évolution, soit de conditions de sédimentation différentes, soit des deux facteurs réunis. En l'absence de données sur les conditions sédimentaires il est difficile de formuler une hypothèse sur l'origine de cette différence de taille.

Le tableau 3 nous donne les mêmes caractéristiques pour *Laevigatosporites vulgaris* IBRAHIM, A., 1933, dégagé de la couche 70 de Beringen (Campine).

Dans le cas de la couche 70 de Beringen, où les sédiments sont plus autochtones, on observe une aussi faible variation des moyennes et des coefficients de variation (de 0,10 à 0,13) pour *L. vulgaris*.

L'analyse de variance pour *Punctatisporites gretensis* donne un F de 3,7 ($F = 2,65$, valeur qui a une probabilité de 5 % d'être dépassée; $F = 3,88$, valeur qui a une probabilité de 1 % d'être dépassée) (tableau 4).

L'analyse de variance pour *L. vulgaris* donne un F de 3,95 pour quatre populations équivalentes par leur nombre (tableau 5).

La variation à l'intérieur des populations constitue l'essentiel de la variation générale.

Au sein d'une même couche d'un bassin paraliqwestphalien ou d'un bassin limnique permien, la variance entre les populations prélevées à différents niveaux est négligeable par rapport à la variance à l'intérieur des populations. Les populations de *Punctatisporites gretensis* et de *Laevigatosporites vulgaris* d'une même couche s'intègrent dans un ensemble aléatoire.

Il semble que la variance générale soit principalement due à la variance du milieu spécial (variation intraindividuelle), ainsi qu'à la variance génétique des producteurs (ces derniers constitueraient des populations stables au point de vue génétique pendant le dépôt de la couche de charbon).

Les variations dans le nombre de spores dispersées peuvent être appréciées d'après la richesse des préparations. L'abondance d'une espèce dépend de la présence de la plante, de sa production biologique ainsi que de la sédimentation et de la conservation. Ces variations du nombre de spores (tableaux 2, 4) influencent à peine la taille moyenne. On peut donc présumer que dans les couches de Beringen et de La Luena les variations des conditions de sédimentation et de conservation, si elles existent, et les variations des conditions du biotope n'affectent pas la taille moyenne des spores déposées.

En conclusion, la variance de la taille des spores dépendant du milieu général (V_{EG}) et des conditions de sédimentation (V_S) dans une couche de charbon, se réduit pratiquement à zéro.

La variance principalement résiduelle (intragroupe) serait due à la variance du milieu spécial (V_{ES}) et à la variance génétique des producteurs (V_{GAP} et V_{GDP}).

Tableau 4. — Diamètre maximum de *Punctisporites gretensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, pour quatre échantillons prélevés à quatre niveaux de la couche 1 de La Luena.

Populations - Couche 1 Luena	L 1, ₁	L 1, ₂	L 1, ₃	L 1, ₄
(50 individus par échantillon)				
Moyennes (en μ)	78,06	80,49	80,73	83,82
Analyse de variance				
	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur
Entre les populations (M) ...	675	3	225	$n S^2_M + S^2_R$
A l'intérieur des populations (R)	11 887	196	60,6	S^2_R
				$F = \frac{225}{60,6} = 3,7$
				$S^2_R = 60,6$ $S^2_M = 3,3$

$S^2_M =$ variance entre les moyennes des échantillons moins $\frac{1}{n}$ de S^2_R .

$S^2_R =$ variance à l'intérieur des populations.

Tableau 5. — Longueur de *Laevigatosporites vulgaris* IBRAHIM, A., 1933,
pour quatre populations prélevées à quatre niveaux de la couche 70 de Beringen.

Populations — Couche 70	B. 70 ₁₋₂	B. 70 ₃₋₄	B. 70 ₅₋₆	B. 70 ₇₋₈
n (individus de l'échantillon)	43	41	40	25
Moyennes (μ)	68,87	61,5	65,13	62,14
Analyse de variance				
	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur
Entre les populations (M)	750,5	3	250,1	$n S^2_M + S^2_R$
A l'intérieur des populations (R)	9 239,4	146	63,28	S^2_R
				$F = \frac{250,1}{63,28} = 3,95$

S^2_M et S^2_R = explications au tableau 4.

Tableau 6. — Diamètre maximum de *Punctatisporites gretensis* BALME, B. E. et HENNELLY, J. P. F., 1956, pour quatre populations : deux zaïroises et deux brésiliennes, prélevées dans des charbons et schistes.

Populations zaïroises (Z) et brésiliennes (B)	Z ₁	Z ₂	B ₁	B ₂	
Moyennes (en μ)	82,74	78,27	88,86	78,60	
Analyse de variance					
	Somme des carrés	Degré de liberté	Carré moyen	Valeur	F
Entre les populations (M)	13 256	3	4 418	$n S^2_M + S^2_R$	$F = \frac{4\,418}{99,41} = 44,44$
A l'intérieur des populations (R)	19 485	196	99,41	S^2_R	$S^2_R = 99,41$ $S^2_M = 86$

III. — LA VARIANCE GENETIQUE DES PRODUCTEURS, DU MILIEU ET DE LA SEDIMENTATION

Le tableau d'analyse de variance de quatre populations de *Punctatisporites gretensis* prélevés dans des sédiments zaïrois et brésiliens (Tableau 6) montre que le rapport F est beaucoup plus élevé ($F = 44,44$) que celui ($F = 3,7$) calculé pour quatre échantillons prélevés dans la couche I de La Luena. La variance entre les populations est presque aussi élevée que la variance à l'intérieur des populations. Le facteur géographique ne joue pas puisque nous montrons (1974) que la variation biométrique entre différentes populations zaïroises n'était pas plus grande que la variation des populations brésiliennes et africaines considérée globalement.

La variance entre les populations ($S^2_M = 86$) est presque aussi élevée que la variance à l'intérieur des populations ($S^2_R = 99,41$) (Tableau 6). Il est vraisemblable que les conditions de sédimentation et la variation des milieux d'origine, éventuellement liée à une évolution génétique, sont à la base de cette variance intergroupe élevée. On pourrait donc supposer que la variance intragroupe (résiduelle) serait due à la variance du milieu spécial (V_{ES}) et à la variance génétique des producteurs ($V_{GAP} + V_{GDP}$). D'autre part la variance intergroupe serait liée à la variance de sédimentation et à la variance du milieu général pouvant modifier la variance génétique des producteurs.

Nous aurions donc dans le cas d'une couche :

$$S^2_M + S^2_R = 3,3 + 60,6 = V_{GAP} + V_{GDP} + V_{ES};$$

dans le cas de quatre sédiments différents :

$$S^2_M + S^2_R = 86 + 99,41 = V_S + V_{EG} + V_{GAP} + V_{GDP} + V_{ES}.$$

La différence des deux variances ($185,41 - 63,90$), soit $121,51$, pourrait mesurer V_S et V_{EG} dans la mesure où V_{GAP} et V_{GDP} n'ont pas été modifiés par les conditions du milieu. Il semble toutefois qu'il faut tenir compte d'une modification de la variance génétique des producteurs qui avec l'influence de la variance introduite par la sédimentation aurait « gonflé » la variance résiduelle.

Nos observations sur *P. gretensis* ne sont pas conformes à celles de Y. SOMERS (1971) réalisées sur les espèces du genre *Lycospora* SCHOPF, J. M., WILSON, L. R. et BENTALL, R., 1944. Cet auteur signale qu'il n'y a pas de différences biométriques entre les formes issues des charbons et celles issues des schistes. Il est possible que les formes de *Lycospora*, très peu fluctuantes au point de vue biométrique, ne soient pas sensibles aux variations introduites par la sédimentation et le milieu biologique en général.

IV. — L'INFLUENCE DE LA DIAGENESE ET DE LA TEMPERATURE
SUR LA TAILLE DES SPORES

Si l'on chauffe des microspores ou des mégaspores actuelles, on observe des taux de contraction croissant avec la température. La vitesse de chauffe intervient probablement parce que le chauffage prolongé pendant plusieurs heures poursuit ses effets. D'autre part les taux de contraction, comme nous l'écrivons, diffèrent à partir d'environ 200° selon que le matériel est plus ou moins diagenisé.

Si l'on mesure des mégaspores appartenant à *Superbisporites superbus* (BARTLETT, H., 1928), POTONIE, R. et KREMP, G., 1955, du bassin polonais de Siersza, elles sont nettement plus grandes que celles de toutes les populations campinoises mesurées. Ces mégaspores du bassin polonais sont encore rouges et fluorescentes parce que peu diagenisées. Si l'on chauffe ce matériel il noircit, perd sa fluorescence et se contracte. Il faut chauffer pendant trente minutes entre 200 °C et 350 °C pour obtenir des mégaspores tout à fait comparables au matériel campinois et par l'aspect et par la taille. Les taux de contraction deviennent particulièrement significatifs à des températures de chauffe de 350 °C pendant trente minutes. Ces taux de contraction à 350 °C sont d'autant plus importants que le matériel est peu diagenisé.

Voici quelques taux de contraction obtenus à 350 °C (chauffage de trente minutes) :

<i>Lagenicula pseudoagnina</i> DIJKSTRA, S. J. et PIERART, P., 1957. (Carbonifère Inférieur, Bassin de Moscou, U. R. S. S.)	0,41.
<i>Triletes moscoviensis</i> PIERART, P., 1957. (Carbonifère Inférieur, Bassin de Moscou, U. R. S. S.)	0,27.
<i>Superbisporites superbus</i> (BARTLETT, H., 1928), POTONIE, R. et KREMP, G., 1955. (Westphalien ?, Bassin de la Siersza, Pologne)	0,23.
<i>Laevigatisporites glabratus</i> (ZERNDT, J., 1930), POTONIE, R. et KREMP, G., 1955, sensu DIJKSTRA, S. J. (Westphalien C supérieur, Bassin de la Campine, Belgique)	0,15
<i>Setosisporites praetextus</i> (ZERNDT, J., 1934), POTONIE, R. et KREMP, G., 1955. (Westphalien A, Bassin de la Campine, Belgique)	0,10

La diagenèse et la température introduisent donc un élément supplémentaire susceptible de modifier la variance des populations de *Sporae dispersae*. Dans l'état actuel de nos connaissances il n'est pas encore possible de prévoir l'importance du phénomène car les paliers de contractions en fonction du temps n'ont pas encore été déterminés.

Tableau 7. — Variation de la taille des différentes populations
de *Superbisporites superbus* (BARTLETT, H., 1928) POTONIE, R. et KREMP, G., 1955
prélevées dans différents bassins et chauffées à différentes températures (plus grand diamètre du corps de la mégaspore)

Bassin	Nombre d'individus (N)	\bar{X} (moyenne)	S (écart-type)	S/\sqrt{N} (erreur standard)	S/\bar{X} (coefficient de variation)
Campine :					
Limbourg-Meuse :					
1 Couche 40	12	1 712,50 μ	205 μ	61 μ	0,12
2 Couche 38 bis	16	1 610,90 μ	104 μ	27 μ	0,06
3 Couche 36	25	1 495,— μ	197 μ	40 μ	0,13
4 Couche 34, niv. 7	26	1 701,— μ	128 μ	25 μ	0,07
5 Couche 34, niv. 6	16	1 856,— μ	208 μ	53 μ	0,11
6 Couche 29	15	1 690,— μ	164 μ	43 μ	0,09
Zwartberg :					
7 Couche D, niv. 4	22	1 544,— μ	165 μ	36 μ	0,10
8 Couche D, niv. 2	11	1 827,— μ	109 μ	34 μ	0,06
Pologne :					
Siersza :					
9 Siersza	30	1 932,— μ	163 μ	30 μ	0,08
10 Siersza	10	1 825,— μ	86 μ	28 μ	0,04
10' Siersza, chauffé 200°, 30 min.	10	1 760,— μ (0,05)	73 μ	24 μ	0,04
11 Siersza	5	1 920,— μ	108 μ	54 μ	0,05
11' Siersza, chauffé 300°, 30 min.	5	1 575,— μ (0,18)	68 μ	34 μ	0,04
11'' Siersza, chauffé 350°, 30 min.	5	1 475,— μ (0,23)	108 μ	54 μ	0,07
11''' Siersza, chauffé 400°, 30 min.	5	960,— μ (0,50)	48 μ	24 μ	0,05

Remarque. — Pour les populations 10', 11', 11'' et 11''', les chiffres entre parenthèses représentent les taux de contraction du matériel chauffé.

CONCLUSIONS

La biométrie des *Sporae dispersae* fossiles est complexe étant donné les nombreuses variables. En utilisant les notions de génétique quantitative on peut en première approximation distinguer cinq composantes de la variance totale biologique. Parmi ces composantes, la variance du milieu spécial intervient de façon importante. La variance génétique des producteurs semble également déterminante, bien que difficile à séparer de la variance génétique des spores elles-mêmes. Cette hypothèse pourrait être facilement vérifiée sur les plantes actuelles. La variance est également sous la dépendance des conditions de sédimentation et des variations des milieux d'origine qui doivent influencer la taille des spores et probablement la composition génétique des populations de plantes. La variance intergroupe est en effet très faible pour des populations de spores provenant de différents niveaux d'une même couche. Elle est au contraire très importante pour des populations choisies dans des sédiments variés. Cette variation intergroupe semble donc principalement due à la variation des milieux biologiques et aux différentes circonstances de la sédimentation. Enfin la diagenèse que l'on peut simuler par des effets thermiques introduit une variable parfois importante si l'on compare des populations de *Sporae dispersae* ayant subi des diagenèses assez différentes.

En pratique les mesures biométriques en palynologie doivent mentionner l'importance de la population mesurée, sa localisation, la moyenne, l'écart-type et la nature lithologique du sédiment. Dans la mesure du possible il serait intéressant de disposer d'une série de populations d'origines différentes au point de vue géographique, stratigraphique et lithologique pour pouvoir caractériser la variabilité d'une espèce.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

FALCONER, D. S.

1970. *Introduction to quantitative Genetics*. (New York.)

KEMPTHORNE, O.

1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. (New York.)

KOLOMIETZ, M. K.

1971. Cf. TIKHOMIROV, F. K.

PIERART, P.

1959. *Contribution à l'étude des spores et pollens de la flore à Glossopteris*. (Acad. roy. Sc. Col., Mém. in-8°, nouv. série, t. VIII, fasc. 4.)

1974. *Etude morphologique et biométrique de deux espèces de spores du Gondwana*. (Troisième Conférence internationale de Palynologie de Novosibirsk, sous presse.)

SOMERS, Y.

1971. *Etude palynologique du Westphalien du Bassin de Campine et Révision du genre Lycospora*. (Thèse de Doctorat Sc. Bot. Univ. Liège.)

TIKHOMIROV, F. K. et KOLOMIETZ, M. K.

1971. *Opyt ispolzovaniia variatsionnoi statistiki pri obrabotke osnovnykh parametrov pyltzy dlia tzelei vidovoi diagnostiki* pp. 5-12 in *Problemy palinologii, vyp. 1, k III mejdounarodnoi palinologitcheskii konferentsii, Novosibirsk, 1971.* (Ak. naouk. S. S. S. R., Inst. botaniki, Inst. geol. naouk.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE,
DÉPARTEMENT DE PALÉONTOLOGIE,
SECTION DE MICROPALÉONTOLOGIE ET DE PALÉOBOTANIQUE.

UNIVERSITÉ DE L'ÉTAT À MONS,
SERVICE D'ÉCOLOGIE ET DE PALYNOLOGIE.

