

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	30 (1975)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Asplenium x contrei (A. adiantum-nigrum x A. septentrionale) hybr. nova et la vrai ascendance de l'Asplenium x souchei Litard.
<b>Autor:</b>	Callé, J. / Lovis, J.D. / Reichstein, T.
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-880247">https://doi.org/10.5169/seals-880247</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 13.01.2026

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

# **Asplenium x contrei (A. adiantum-nigrum x A. septentrionale) hybr. nova et la vraie ascendance de l'Asplenium x souchei Litard.<sup>1</sup>**

CALLÉ, J., J. D. LOVIS & T. REICHSTEIN

## Résumé

Callé, J., J. D. Lovis & T. Reichstein (1975). Asplenium x contrei (A. adiantum-nigrum x A. septentrionale) hybr. nova et la vraie ascendance de l'Asplenium x souchei Litard. *Candollea* 30: 189-201.

L'analyse de la méiose chez l'*Asplenium x souchei*, faite sur du matériel du locus *classicus* (probablement du pied original), confirme la supposition de nombreux spécialistes quant à son ascendance véritable: *A. billotii* x *A. septentrionale*. L'autre hybride qu'on avait confondu dès le début avec lui, *A. adiantum-nigrum* x *A. septentrionale*, est par conséquent décrit comme nouveau et nommé *A. x contrei*. Ces deux hybrides, ainsi qu'un troisième très semblable, l'*A. x costei* (*A. forisiense* x *A. septentrionale*), sont comparés au point de vue morphologique, et leur comportement méiotique – corroborant leurs ascendances respectives – est décrit.

## Abstract

Callé, J., J. D. Lovis & T. Reichstein (1975). Asplenium x contrei (A. adiantum-nigrum x A. septentrionale) hybr. nova and the true genealogy of Asplenium x souchei Litard. *Candollea* 30: 189-201. In French.

An analysis of meiosis in *Asplenium x souchei*, carried out on material from the locus *classicus* (most likely from the original plant), confirms the assumption of many specialists on its true genealogy: *A. billotii* x *A. septentrionale*. The other hybrid, with which it was confused from the start, *A. adiantum-nigrum* x *A. septentrionale*, is therefore described as new and named *A. x contrei*. These two hybrids plus a third, very similar one, *A. x costei* (*A. forisiense* x *A. septentrionale*), are compared from the point of view of their morphology; their meiotic behaviour (confirming their respective genealogies) is described.

## Données du problème

R. de Litardiére décrivit et figura en 1910, sous le nom d'*Asplenium x souchei*, un nouvel hybride qui avait été trouvé le 22 novembre 1909 par B. Souché en France dans le département des Deux-Sèvres. Il l'interpréta comme étant le résultat du croisement de l'*Asplenium adiantum-nigrum* L. x *A. septentrionale* (L.) Hoffm., mais sans certitude absolue, puisqu'à l'endroit où cette plante fut trouvée croissaient, en plus de l'*A. septentrionale*, non seulement l'*A. adiantum-nigrum* mais aussi l'*A. billotii* F. W. Schultz (à cette époque désigné sous le nom d'*A. lanceolatum* Hudson). Il était donc impossible d'exclure qu'il s'agissait de l'hybride *A. billotii* x *septentrionale*. Une juste interprétation est difficile en réalité, car si la participation de l'*A. septentrionale*, sur la foi de la forme des frondes (cf. fig. 4), est

<sup>1</sup> Nomenclature selon J. A. Crabbe, A. C. Jermy & J. D. Lovis dans "Flora Europaea" 1: 14-17. 1964.

manifeste, il est par contre presque impossible de désigner l'autre partenaire aussi longtemps qu'on n'aura pas pu comparer d'authentiques croisements des deux combinaisons possibles, car l'*A. adiantum-nigrum* et l'*A. billotii* ne présentent que des différences morphologiques relativement faibles et qui sont difficilement perceptibles lors de la formation d'hybrides. Selon les avis recueillis par correspondances ou oralement par l'un de nous (J. C.), beaucoup de spécialistes compétents tels que B. Souché, Christ (1910), H. Coste, F. de Tavel, M. Guétrot, P. le Brun, E. Walter, Vergnes (1939), Denizot (1915) et Callé (1952) ont exprimé l'opinion que la deuxième possibilité (participation de l'*A. billotii*) était la plus vraisemblable.

### Considérations sur la méthode analysant l'appariement des chromosomes à la méiose

Désirant faire des recherches expérimentales sur les deux croisements possibles, nous avons essayé de résoudre la question cytologiquement. Pour cela il fallait pouvoir disposer de matériel vivant, que nous avons pu nous procurer (voir ci-dessous). Cela étant, il devenait possible de différencier les deux hybrides sur la base des considérations suivantes. Presque tous les représentants du genre *Asplenium* possèdent un nombre de chromosomes dérivant du chiffre de base 36 (Manton, 1950, et beaucoup d'autres auteurs par la suite). Les espèces qui ne possèdent que deux séries de chromosomes homologues (identiques ou presque) dans leurs sporophytes, c'est-à-dire 72 chromosomes somatiques, sont appelées diploïdes. Les trois espèces en question, soient les *A. adiantum-nigrum*, *A. billotii* et *A. septentrionale* sont, il est vrai, toutes trois tétraploïdes, avec 144 chromosomes dans le sporophyte, 72 dans les spores, gamétophytes et gamètes (voir Manton, 1950). Les deux hybrides en question devraient donc avoir également 144 chromosomes dans le sporophyte: le simple dénombrement ne permettra aucune différenciation.

Il existe pourtant des différences plus subtiles décelables par l'analyse exacte du nombre de paires formées dans la méiose. Cette méthode a été employée avec grand succès pour des fougères, par Manton (1950) dans la détermination des parents d'hybrides et des prédecesseurs dans le cas des espèces allotétraploïdes.<sup>1</sup> Cette méthode a été critiquée à plusieurs reprises ces dernières années (voir de Wet & Harlem, 1972, qui donnent aussi des références à la littérature antérieure). Cependant, pour les fougères, elle a été confirmée d'une façon sûre par beaucoup d'auteurs (Manton, 1950; Walker, 1955, 1961; Wagner, 1954; Sleep, 1966, Shivas, 1969; Lovis, 1963; Vida, 1963; Lovis & al., 1972; Bouharmont 1972a, b, c, 1973; voir également Reichstein & al., 1973, pour des références complémentaires). Dans le cas des fougères elle n'a jamais échoué, mais il faut tenir compte du fait que tous les genres, voire toutes les espèces d'un même genre ne se comportent pas toujours exactement de la même façon. La plus importante particularité du genre *Asplenium* réside dans le fait qu'on a pu observer dans certains hybrides d'*A. ruta-muraria* (Vida, 1970; Bouharmont, 1972a, b, c; Reichstein & al., 1973) et *A. petrarchae* (Sleep, 1966; Lovis & Vida, 1969) la présence de trivalents ou multivalents à la méiose, lorsque plus de deux génomes homologues (identiques ou presque) étaient présents, ce qu'on n'a jamais observé chez les autres espèces d'*Asplenium*. Cette

<sup>1</sup> Sous le nom d'espèce allotétraploïde, nous désignons des plantes dont les prédecesseurs diploïdes forment par croisement un hybride qui ne présente que peu ou pas de paires à la méiose. Le terme autopolypliodie est utilisé dans un sens large, selon Lovis & Vida (1969: 63).

particularité représente une complication et augmente les difficultés expérimentales dans l'étude des hybrides où l'*A. ruta-muraria* ou l'*A. petrarchae* sont parties constituantes, mais n'empêche en aucune façon le succès dans l'emploi de cette méthode. Dans notre cas cette particularité est sans importance. Nous pouvons nous baser sur les données suivantes.

L'*Asplenium septentrionale* est une espèce autotétraploïde (Lovis, 1964; Vida, 1970; Bouharmont, 1972b), qui possède dans les sporophytes quatre séries de chromosomes (génomes) identiques ou presque, que nous désignons ici par SSSS. Les spores, gamétophytes et gamètes en contiennent la moitié, donc SS. Contrairement à d'anciennes suppositions (Shivas, 1956; Manton, 1961; Manton & Reichstein, 1962),<sup>1</sup> l'*Asplenium billotii* n'est pas allo- mais également autotétraploïde (Sleep, 1966; Girard & Lovis, 1968; Lovis & Vida, 1969) de sorte que nous pouvons désigner par BBBB les quatre séries de chromosomes (génomes) de son sporophyte. Les spores, les gamétophytes et les gamètes contiennent ainsi de nouveau deux génomes identiques (BB), l'hybride *A. billotii* × *A. septentrionale*, formé par fusion d'un gamète BB et d'un autre SS, devrait avoir la formule génomique BBSS. Etant donné que, dans la méiose, seuls des chromosomes homologues (identiques ou presque) peuvent s'unir en paires, un hybride de cette formule devrait former dans la méiose un très grand nombre de paires, au maximum 72. Un tel comportement s'observe en effet chez d'autres hybrides d'*Asplenium* dont les deux parents sont autotétraploïdes, tels que l'*A. × murbeckii* Dörfler = *A. ruta-muraria* × *A. septentrionale* (voir Lovis, 1963; Vida, 1970), l'*A. × clermontae* Syme = *A. ruta-muraria* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (voir Lovis & al., 1966 et publication en préparation); l'*A. × heufleri* Reichardt = *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* × *A. septentrionale* (Lovis & Reichstein, inéd.) ainsi que l'hybride *A. billotii* × *A. petrarchae* créé expérimentalement (Sleep, 1966).

Contrairement aux espèces ci-dessus, l'*A. adiantum-nigrum*, est une espèce allotétraploïde (Meyer, 1968,<sup>2</sup> Lovis et Vida, 1969). Elle s'est formée par redoublement des chromosomes à partir de l'hybride diploïde *A. cuneifolium* Viv. × *A. onopteris* L. (Shivas, 1956, 1969). L'*A. adiantum-nigrum* possède donc la formule génomique CCOO lorsque l'on désigne par C les génomes de l'*A. cuneifolium* et par O ceux de l'*A. onopteris*. Ses gamètes ont la formule CO. L'hybride *A. adiantum-nigrum* × *A. septentrionale* formé par fusion de CO avec SS aura la formule COSS. Dans la méiose, on s'attendra à ce que se forment, par autosyndèse de SS, 36 bivalents au maximum, et au moins 72 chromosomes isolés ou univalents (séries C et O). Un pareil comportement a été observé chez des hybrides tétraploïdes d'*Asplenium* d'une structure analogue comme par exemple l'*A. × aprutianum* = *A. lepidum* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (voir Lovis & al., 1966) ainsi que l'*A. × reuteri* = *A. hausknechtii* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (voir Reichstein & al., 1973). L'*A. × costei* = *A. forisiense* × *A. septentrionale* (voir ci-dessous) se comporte de la même façon.

<sup>1</sup> La supposition erronée provient du fait que Mlle Moly Shivas (maintenant Mme Trevor Walker) a utilisé une plante déterminée par erreur par A. H. C. Alston comme étant l'*A. billotii* (nommé à cette époque *A. lanceolatum* Hudson) tandis qu'en réalité c'était une nouvelle espèce: *A. balearicum* Shivas (1969).

<sup>2</sup> Il dit: "L'*Asplenium × brissaginense* ... ne montre aucun appariement de chromosomes." Il s'agit de l'hybride entre l'*A. adiantum-nigrum* et l'*A. forisiense*. Malheureusement Meyer ne donne aucune figure de la méiose.

### *Asplenium × souchei (A. billotii × A. septentrionale)*

En dehors de son lieu d'origine (*locus classicus*), cette plante n'a été semble-t-il retrouvée qu'une seule fois. Il existe il est vrai dans plusieurs herbiers des échantillons désignés du nom d'*A. × souchei* (la plupart provenant du département de l'Aveyron, France). Nous avons pu voir la plupart de ces échantillons et avons constaté qu'il s'agissait toujours d'*A. × costei* (voir ci-dessous). Quelques-uns sont mentionnés dans des traités et des flores locales. Parmi ces échantillons il s'en trouve un de l'abbé J. Soulié, trouvé dans les environs de Mur-de-Barrez (Aveyron), qu'il montra en automne 1918 à M. le Brun (Chassagne, 1956: 27). L'endroit de provenance se trouve maintenant submergé par la construction du barrage de Truyère.<sup>1</sup> M. le Brun envoya quelques frondes à M. E. Walter (alors pharmacien à Saverne, Alsace) et quelques-unes sont dans l'herbier J. C., Paris. Il s'agit là aussi de l'*A. × costei*.

Par contre L. Giraudias a récolté autrefois une plante désignée par erreur comme *Asplenium breynii* Retz. Selon notre opinion il s'agit très probablement de l'*A. × souchei*: Aveyron, Asprières, rochers schisteux, 24 juillet 1874 (herbier J. C.).

Pour les examens cytologiques nous avions besoin de matériel vivant, qui heureusement se trouve encore au lieu d'origine. Le "locus classicus" de l'*A. × souchei* "Tines de Chobert, vallon de Magnerolles, commune de Nanteuil (Deux-Sèvres)" est difficile à trouver. Il a été visité de façon renouvelée par différents botanistes qui se contentèrent heureusement chaque fois de la cueillette de frondes. Un de nous (J. C.) connaissait l'endroit; il s'y rendit la dernière fois en 1935 et retrouva deux touffes encore intactes de l'hybride, sur trois signalées le 2 février 1913 par L. de Vergnes (lettre adressée à M. de Litardière, maintenant en possession de J. C.). Avec un plan exact, H. Melzer et T. R. purent s'y rendre le 21 juillet 1968 et trouvèrent l'hybride en condition excellente. C'était une touffe énorme qui doit être très vieille (voir ci-dessous) et qui selon J. C. représente la plante originale de laquelle Litardière préleva son matériel. De même toutes les frondes qui furent distribuées comme "pteridophyta exsiccata" (Félix, 1911; Walter & Callé, 1946) ont la même provenance. Dans une lettre (maintenant en possession de J. C.) qu'il envoya le 4.2.1913 à L. de Vergnes, ingénieur à Paris, R. de Litardière donne sur la plante les renseignements supplémentaires suivants: "J'ai trouvé dans l'herbier du Dr Sauzé sous le nom d'"*A. breynii* Retz." une touffe appartenant indubitablement au *souchei*. Il avait été récolté dans la même localité le 4 nov. 1865."

H. Melzer et T. R. ont recueilli de cette plante, maintenant plus que centenaire, quelques jeunes frondes avec sporanges non mûrs qui furent fixées sur place ainsi qu'un fragment de rhizome avec racines. Ce dernier fut cultivé à Bâle sous le n° TR-2248 et multiplié par partage. Deux des plantules ainsi obtenues furent envoyées à Leeds pour examen cytologique. Quelques frondes mûres furent encore pressées sur place (fig. 6c, d). La plus grande partie de la souche resta sur place. Lovis s'est rendu en avril 1970 à cet endroit et trouva la plante en très bon état. Dans le voisinage de l'hybride croissaient l'*A. billotii* (TR-2250), l'*A. septentrionale* et, à 4.3 m de distance, également une grande plante d'*Adiantum-nigrum* (TR-2249).

---

<sup>1</sup> Nous sommes reconnaissants au regretté collègue et grand connaisseur de la flore française, P. le Brun, Toulouse, de ses indications (in litt. 21.12.1968).

L'étude cytologique (voir ci-dessous) donna des résultats très précis. L'*A. × souchei* se révéla être tétraploïde et donna dans la méiose chaque fois un grand nombre de bivalents. Nous voyons dans ce fait une preuve de la présence d'un croisement *A. billotii* × *A. septentrionale*. Une autre constatation est encore en rapport avec ce fait. Tandis que l'*A. × contrei* et l'*A. × costei* (voir ci-dessous), comme la plupart des *Asplenium* hybrides qui ne descendent pas de deux parents autotétraploïdes, possèdent à l'état mûr des sores de couleur orange à brun-rouge avec des sporanges soit presque vides, soit contenant presque exclusivement une masse amorphe foncée, les sores de l'*A. × souchei* se colorent en brun foncé durant la maturité et les sporanges contiennent, outre la substance amorphe, un nombre remarquable de spores bien formées (cf. fig. 7). On a constaté le même comportement chez d'autres hybrides qui dérivent de deux parents autotétraploïdes, tels les *A. × murbeckii*, *A. × clermontae*, *A. × heufleri*, *A. billotii* × *A. petrarchae*. De tels hybrides, à l'encontre d'autres de constitutions différentes, font preuve occasionnellement d'une certaine fertilité très minime, mais suffisante pour produire des descendants (Lovis & Reichstein, en préparation). Ceci pourrait être vrai pour l'*A. × souchei* bien que jusqu'à présent les essais d'ensemencement n'ont produit aucun résultat positif. La cause réside peut-être dans le fait que l'*A. × souchei* est difficile à cultiver à Bâle. Pour assurer une bonne croissance il demande une eau exempte de calcaire. Il serait utile de répéter ces expériences dans de meilleures conditions. Dans le cas d'un résultat positif il serait probablement possible de produire aussi des recroisements d'*A. × souchei* avec l'*A. obovatum*. L'étude de la méiose d'un tel hybride devrait montrer si l'*A. billotii* s'est formé par dédoublement des chromosomes de l'*A. obovatum* ou d'un autre prédécesseur.

L'hybride correspondant vraiment à la formule *A. adiantum-nigrum* × *A. septentrionale* et que Litardière avait pris par erreur pour son *A. × souchei* est décrit ci-dessous.

#### *Asplenium × contrei* (*A. adiantum-nigrum* × *A. septentrionale*)

Cet hybride a été trouvé très certainement déjà vers 1870 au pays de Galles (Wales), Grande-Bretagne, par le Rev. T. Butler (voir Lovis & Reichstein, 1968). Sur la base des connaissances actuelles sur les deux hybrides (voir la diagnose différentielle ci-dessous), les deux auteurs cités sont persuadés que l'exemplaire déposé au British Museum (il existe des frondes aussi à Kew et à Leeds) et qu'ils ont pu voir, est un représentant de l'*A. × contrei* et non de l'*A. × souchei*. D'autre part il a été constaté qu'à l'endroit où il a été découvert (Wales, lower crags of the Snowdonian mountains) on trouvait les *A. trichomanes*, *A. septentrionale* et *A. adiantum-nigrum* mais pas d'*A. billotii*. Ce dernier est rare au pays de Galles où il n'est connu que plus près de la mer.

La plante dénommée par Beauverd (1911) *Asplenium × paradoxum* et considérée par lui comme l'hybride *A. adiantum nigrum* × *septentrionale*, est déposée à Genève (G). Grâce à l'amabilité du directeur du Conservatoire botanique l'un de nous (T. R.) a pu l'examiner: il s'agit d'une forme ± monstrueuse de l'*A. adiantum-nigrum*.

L'*A. × contrei* fut tout récemment trouvé en France par E. Contré, instituteur à Paizay-le-Tort. L'échantillon est correctement désigné dans son herbier: "Asplenium adiantum-nigrum × A. septentrionale. Corrèze: St-Martin-la-Méanne, vieux mur,

une seule touffe, avec *A. adiantum-nigrum*, *A. septentrionale*, *A. foresiacum*, *A. trichomanes*, 9 août 1972, leg. et déterm. E. Contré". Dans une lettre il ajoute: "A. × costei (3 touffes) croît sur un autre mur à quelques centaines de mètres [du nouvel hybride] avec les mêmes espèces d'*Asplenium*." E. Contré nous a gracieusement remis 5 frondes de sa plante que nous reproduisons avec sa permission (fig. 5).

L'hybride descendant avec certitude des parents mentionnés a été cueilli pour autant qu'il nous soit connu pour la première fois en 1961 par H. Kunz et T. R. au col d'Aspin (Hautes-Pyrénées, France). La figure 3 en présente une photo à l'endroit d'origine. Trois exemplaires y croissaient entre les parents. Il ne se trouvait pas d'*Asplenium billotii* dans les environs. Pour cette raison l'ascendance (origine) se trouve déjà prouvée. Elle sera confirmée par les résultats de l'étude cytologique. Nous avons rapporté à Bâle deux plantes morphologiquement un peu différentes (nos TR-456 et -459) que nous avons multipliées par partage. La troisième plante fut laissée sur place où elle a été vue par A. et C. Nieschalk le 25.5.1964 (communication orale), mais les 13.9.1973 et 24.9.1973 ni J. C., ni H. et K. Rasbach et H. L. et T. R., passant à cet endroit, ne purent la retrouver.

#### *Asplenium × contrei* Callé, Lovis & Reichstein, hybr. nova<sup>1</sup>

Typus: ex specimine *Reichstein* TR-459 cultus (fig. 3, 4a-c); holotypus: BM; isotypi: G, K, P.

Planta hybrida inter parentes *Asplenium adiantum-nigrum* et *A. septentrionale* media, *A. × souchei* R. Litard. similis. Ab hac distinguitur: pinnarum paribus 2-3 raro 4, petiolo quam laminā 1.2-1.5 × longiore, pinnarum inferiorum petiolulo longiore (2-8 mm), pinnis inferioribus laminae dimidium fere aequantibus, pinnis superioribus atque pinnarum inferiorum pinnulis linear-lanceolatis, laminae segmentorum dentibus anguste lanceolatis acutis haud mucronatis, soris maturis griseoluteis vel fusco-rubro-auratis, sporis omnino abortivis. Chromosomata sporophyti  $2n = 144$ ; in meiosi paria 29-36 observantur.

Lieu d'origine: Roches siliceuses, schisteuses à environ 200 m à l'est du sommet du Col d'Aspin (alt. 1470 m), Hautes-Pyrénées, France, entre les parents, 3.8.1961, *H. Kunz & T. Reichstein*. Une partie du n° 459, après culture à Bâle, a été pressée le 9.10.1969 (holotype); des frondes isolées de cette plante servirent d'isotypes. Afin de montrer la marge de variation, nous avons envoyé des frondes pressées isolées de la deuxième plante (n° 456) aux mêmes herbiers.

Hybride qui prend une position moyenne entre les deux parents, *A. adiantum-nigrum* et *A. septentrionale*. Rhizome court et vertical recouvert d'écailles (env. 2.5-3 mm de longueur, dans la partie inférieure 0.4-0.6 mm de largeur) en forme de grille. S'il dispose de la place nécessaire, le rhizome commence tôt à se ramifier, de sorte que le développement des plantes, qui poussent rapidement, se fait en tous sens. Fronde au moment de la cueillette jusqu'à env. 7 cm de longueur et env. 2 cm de largeur (après culture, jusqu'à env. 20 cm de longueur et env. 5 cm de largeur), avec (2-)3(-4) paires de pennes disposées généralement en alternance mais occa-

<sup>1</sup>Dédié à E. Contré qui a retrouvé récemment cet hybride en France.

sionnellement en opposition et une longue penne terminale pinnatiséquée. Les pennes basales sont les plus grandes, pétiolulées (pétiolules de (3-)5-8(-10) mm de longueur) et à nouveau une deuxième fois pennées, les autres pinnatiséquées. Segments ultimes souvent terminés par quelques dents ± parallèles, dirigées vers la pointe. Pétiole lisse, généralement plus long que le limbe mais occasionnellement plus court, portant à la base une touffe d'écaillles. Pétiole de couleur brune en bas (parfois jusqu'à la moitié sur le dos, et jusqu'aux 3/4 à la face supérieure), vert plus haut, à face supérieure légèrement canaliculée. Sores se colorant en orange-brun rouge à la maturité, sporanges souvent vides ou presque, ou contenant une matière amorphe, brun foncé, granuleuse (spores avortées). Plante tétraploïde ( $2n = 144$ ) formant env. 29-36 paires dans la méiose.

#### *Asplenium × costei* (*A. forisiense* × *A. septentrionale*)

L'*A. × costei* est très difficile à différencier de l'*A. × souchei*, même maintenant, alors qu'ils sont tous deux bien connus sans équivoque possible. Nous donnons dans le tableau 1 les caractères principaux de chacun d'eux, même s'ils ne devaient pas suffire dans tous les cas à établir une identification absolument sûre. Les frondes des figures 4-6 doivent faciliter la reconnaissance mais démontrent aussi les difficultés. A ces dernières s'ajoute le fait qu'il existe encore un autre hybride, présentant de fortes ressemblances avec les deux indiqués ci-dessus. Il s'agit de l'*A. × costei* Litard. (1911) (*A. forisiense* × *A. septentrionale*); la figure 6 en montre trois frondes de provenances différentes. Cet hybride est plus répandu dans la nature et varie fortement. Il a été décrit de beaucoup d'endroits de France où les parents croissent ensemble. Mais l'*A. adiantum-nigrum* se trouve aussi dans la plupart de ces endroits, ce qui demande beaucoup de prudence dans le jugement. Nous avons depuis lors cultivé et multiplié par partage, à Bâle, l'*A. × costei* provenant des endroits suivants. France, Ardèche, roches siliceuses près de Empyramy, nord-est de Lamastre, alt. env. 400 m, à l'ouest de Valence, 4.10.1963, *Reichstein 1017*. France, Loire, roches siliceuses au Val Vizezy près de Montbrison, alt. env. 570 m, 21.5.1964, *A. & C. Nieschalk*, cultivé à Bâle sous les n°s *TR-1195* et *TR-1197*. Autre endroit de la même région, 7.6.1964, *A. & C. Nieschalk*, cultivé à Bâle sous le n° *TR-1210*). Autre endroit (au nord du ruisseau) de la même région, 17.6.1963, *A. & C. Nieschalk*, cultivé à Bâle sous le n° *TR-1519*). Espagne, Prov. Téruel, près "Les Pinturas Rupestres", roches de grès rouges à 1 km env. au sud d'Albarracin, alt. env. 1500 m, 8.6.1967, *A. & C. Nieschalk*, (cultivé à Bâle sous le n° *TR-2019*). Même région, alt. env. 1400 m, 6.8.1968, *A. & C. Nieschalk*, (cultivé à Bâle sous le n° *TR-2196*).

L'*A. × costei* est également tétraploïde et démontre, comme prévu, le même comportement que l'*A. × contrei* dans la méiose (voir ci-dessous).

Pour assurer que les différences morphologiques ne sont pas produites par le milieu naturel, nous avons utilisé dans les figures 4 et 6 des frondes de plantes cultivées en pots à Bâle pendant au moins une année dans des conditions identiques; la figure 5 donne pour comparaison 5 frondes d'*A. × contrei* cueillies dans la nature par E. Contré, provenant de sa touffe particulièrement belle. Elles sont exactement semblables aux frondes des plantes cultivées.

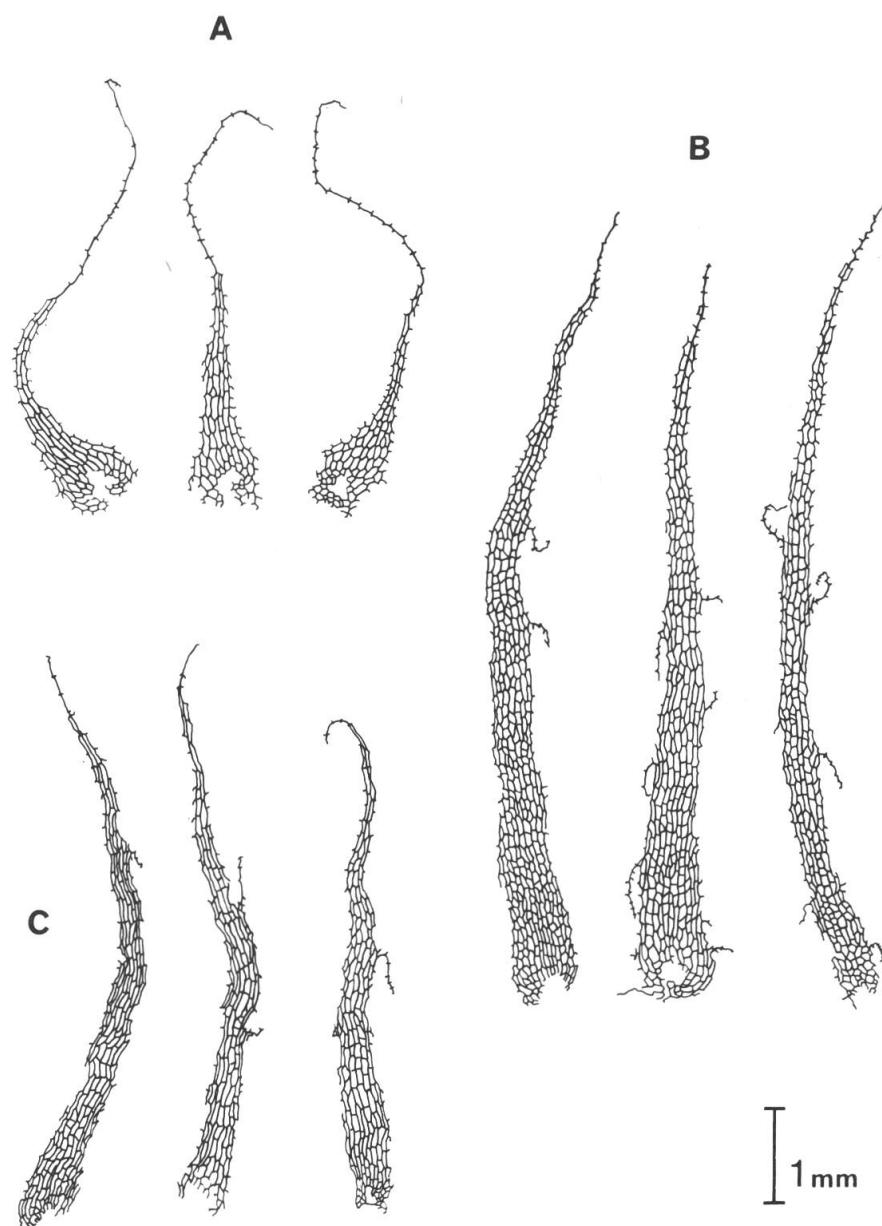


Fig. 1. — Ecailles du rhizome et de la base du pétiole, récoltées de plantes cultivées à Leeds à partir des spores, agrandissement env. 10 x: A, *Asplenium adiantum-nigrum*, AS-1108 (222), ex Guernsey, Channel Islands; B, *A. billotii*, ex Wasigenstein, Alsace, France (locus classicus); C, *A. forisiense*, dép. Lot, France. Dessins des projections réalisés par J. D. L.

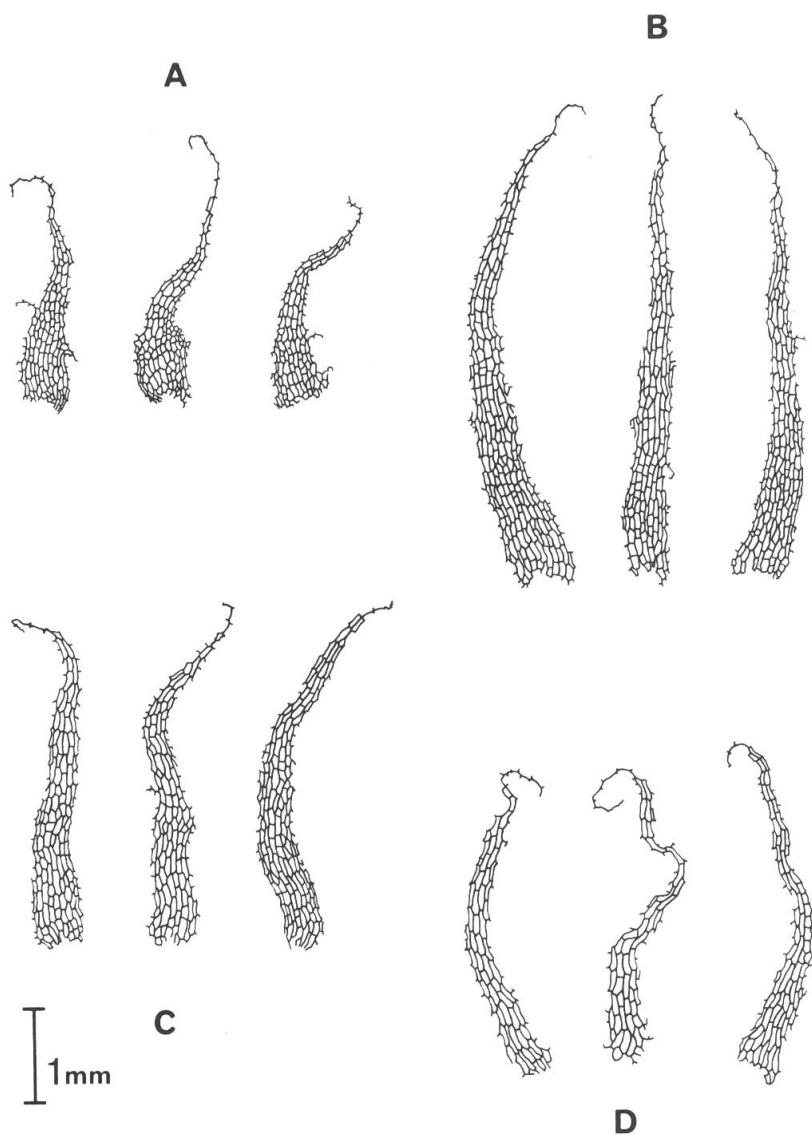


Fig. 2. — Ecailles du rhizome et de la base du pétiole, récoltées de plantes cultivées à Leeds, agrandissement env. 10 x: A, *Asplenium x contrei* (TR-459); B, *A. x souchei* (TR-2248); C, *A. x costei* (TR-1017); D, *A. septentrionale*, PJB-1160, ex Bad Wildungen, Hessen, Allemagne.  
Dessins des projections réalisés par J. D. L.

	<i>A. x contrei</i>	<i>A. x souchei</i>	<i>A. x costei</i>
Nombre de paires de pennes, généralement	(2-)3(-4)	3-4(-5)	(3-)4-5
Longueur relative pétiole : limbe	(0.8-)1.2-1.5(-2)	(0.5-)0.7-1.2(-2)	(0.5-)0.6-0.9(-1.2)
Longueur relative de la partie brune du pétiole, à la face supérieure, env.	1/6-1/2-(3/4)	1/8-1/5	1/20-1/5
Longueur du pétiole des pennes basales	(3-)5-8(-10) mm	(1-)2-3(-4) mm	(1-)2-3(-4) mm
Longueur relative pennes basales : limbe	presque 1/2	jusqu'à 1/3	jusqu'à 2/5
Position (direction) de la seconde paire de pennes	dirigée vers la pointe du limbe	formant un angle d'env. 45° avec le rachis	formant un angle d'env. 45-90° avec le rachis
Forme des segments ultérieurs	lancéolés, longuement rétréci-s à la base	ovales oblongs	élargis et largement dentés au sommet
Divisions basiscopiques de la seconde paire de pennes	0-1 lobe peu distinct, une seule dent étroite	0-1 lobe peu prononcé, normalement une dent assez large	1-3 lobes distincts, lobe basal souvent séparé totalement ou presque
Dents des segments du limbe	étroitement lancéolées et aiguës, non mucronées	aiguës, souvent rétrécies brusquement vers la pointe brièvement mucronée	rétrécies brusquement vers la pointe, distinctement mucronées
Ecailles du rhizome et de la base du pétiole, forme et longueur	triangulaires, longuement rétréci-s vers la pointe, 2.5-3 mm	lancéolées, 5-5.5 mm	lanceolées, 3.5-4 mm
Contenu des sporanges mûrs	sporanges souvent vides, ou contenant un amas amorphe, brun	nombreuses spores apparemment bonnes avec matière amorphe, foncée	matière amorphe, de couleur foncée
Nombre de chromosomes bivalents dans la méiose	env. 29-36	env. 60-70	env. 26-36

Tableau 1. — Caractères pouvant servir à différencier les trois *Asplenium* hybrides.

### Etude cytologique

Des sporanges non mûrs ont été fixés dans la solution alcool-acide acétique (3:1) en partie sur l'emplacement de la cueillette, en partie à Bâle ou à Leeds. Maintenu à 0°C le solvant a été changé après 48 heures environ. Les fixations préparées à Bâle ont été envoyées par poste aérienne à Leeds où elles ont toutes été maintenues à -15°C jusqu'au moment de l'étude. Coloration et préparation de cellules écrasées selon Manton (1950: 295-296). Les figures 9 et 11 en donnent des exemples.

L'*A. × souchei* se révéla être tétraploïde et donna toujours dans la méiose un grand nombre de bivalents. La figure 11D montre une cellule-mère de spores en diacinèse avec 69 paires et 6 chromosomes isolés et la figure 11E une autre en métaphase avec 66 paires et 12 univalents. Nous y voyons une preuve que la plante descend de deux parents autotétraploïdes. Il ne peut être alors question que de l'*A. billotii* et l'*A. septentrionale*.

L'*A. × contrei* se révéla également tétraploïde. Les figures 9B-E et 11B présentent des cellules-mères de sporanges des plantes TR-456 et TR-459 en méiose avec un nombre de paires variant de 29-36, les autres chromosomes (72-86) sont isolés. C'est l'image typique d'hybrides dont seul un des parents possède une nature autotétraploïde (exemples voir Lovis & al., 1966; Reichstein & al., 1973, pour d'autres références). Les 29-36 paires (pour un nombre théorique maximum de 36) se sont formées par autosyndèse des chromosomes de l'*A. septentrionale*, 72 parmi les 72-86 chromosomes isolés descendant des deux différents génomes de l'*A. adiantum-nigrum*.

L'*A. × costei* est tétraploïde comme les précédents. La figure 11A présente une cellule-mère de spores de la plante TR-1017 en diacinèse avec 33 paires, le reste sous forme de 78 univalents. La figure 11C montre une autre cellule de la même plante en métaphase avec 26 bivalents et 92 univalents. Ce résultat est tout à fait analogue à celui de l'*A. × contrei* et peut être interprété de la même façon. Les 33 paires, respectivement 26 paires, se sont donc formées par autosyndèse des chromosomes de l'*A. septentrionale*, la plus grande partie des univalents provient de deux génomes de l'*A. forisiense*. Cette dernière espèce est d'après Sleep (1966) une plante allotétraploïde provenant de l'*A. fontanum* (L.) Bernh. et de l'*A. obovatum* Viv.

Les résultats cytologiques sont donc en parfait accord avec les interprétations de la descendance des trois hybrides. Par contre, d'une façon sûre, seule la descendance de l'*A. × souchei* peut être indiquée; les méthodes cytologiques ne permettent pas de différencier l'*A. × costei* d'*A. × contrei*.

### Remerciements

Nous remercions J. E. Vidal, maître de recherche au Laboratoire de phanérogamie du Muséum, Paris, pour la traduction de la diagnose en latin, E. Contré, Paizay-le-Tort, pour le prêt des rares hybrides, A. et C. Nieschalk, Korbach, Allemagne pour le don de plantes précieuses, L. Jenny, Bâle, pour les photographies des figures 4-6, J. von Euw pour la préparation des photocopies et A. Lardon pour son aide efficace dans la préparation du manuscrit.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beauverd, G. (1911). Plantes nouvelles ou critiques de la flore du Bassin supérieur du Rhône. *Bull. Soc. Bot. Genève* 3: 297-339.
- Bouharmont, J. (1972a). Meiosis and fertility in apogamously produced diploid plants of *Asplenium trichomanes*. *Chromosomes Today* 3: 253-258.
- (1972b). Meiosis in apogamously produced diploid plants of *Asplenium septentrionale*. *Brit. Fern Gaz.* 10: 237-240.
  - (1972c). Origine de la polyploïdie chez *Asplenium ruta-muraria* L. *Bull. Jard. Bot. Etat* 42: 375-383.
- Callé, J. (1952). Synonymes des hybrides d'*Asplenium*. In: *Pteridophyta exsiccata. Etude critique des fougères d'Europe* 4: 23-24, pl. 21-27. Société pour l'échange des cryptogames vasculaires d'Europe, Paris.
- Chassagne, M. (1956). *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. Vol. 1. P. Lechevalier, Paris.
- Christ, H. (1910). *Geographie der Farne. Nachträge*. G. Fischer, Jena.
- Contré, E. (1975). Note sur une fougère hybride de l'ouest de la France. Histoire de l'*Asplenium × souchei* R. de Litardière. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest* (sous presse).
- Denizot, G. (1915). Quelques résultats de mes excursions ptéridologiques aux environs de Saint-Maixent (D.-S.). *Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres* 26: 52-54.
- Félix, A. (1911). *Specimina florae galliae duodena (Félix) leg. B. Souché 1909*.
- Girard, P. J. & J. D. Lovis (1968). The rediscovery of *Asplenophyllitis microdon*, with a report on its cytogenetics. *Brit. Fern Gaz.* 10: 1-8.
- Litardière, R. de (1910). Les fougères des Deux-Sèvres. *Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres* 21: 68-123.
- (1911). Notes ptéridologiques. *Bull. Acad. Int. Géogr. Bot.* 21: 150-154.
- Lovis, J. D. (1963). Meiosis in *Asplenium × murbeckii* from Borrowdale. *Brit. Fern Gaz.* 2: 110-113.
- (1964). Autopolyplody in *Asplenium*. *Nature* 203: 324-325.
  - P. J. Brownsey, A. Sleep & M. G. Shivas (Mrs. Trevor Walker) (1972). The origin of *Asplenium balearicum*. *Brit. Fern Gaz.* 10: 263-268.
  - & T. Reichstein (1968). *Asplenium adiantum-nigrum × septentrionale*: A hybrid new to Britain. *Brit. Fern Gaz.* 10: 37.
  - & G. Vida (1969). The resynthesis and cytogenetic investigation of *Asplenophyllitis microdon* and *Asplenium jacksonii*. *Brit. Fern Gaz.* 10: 53-67;
- Manton, I. (1950). *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. University Press, Cambridge.
- (1961). Evolution in the Pteridophyta. *Conf. Rep. Bot. Soc. Brit. Isles* 6: 105-120.
  - & T. Reichstein (1962). Diploides *Asplenium obovatum* Viv. *Bauhinia* 2: 79-91.
- Meyer, D. E. (1968). Über neue und seltene Asplenien Europas. 5. Mitteilung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 92-106.
- Reichstein, T., J. D. Lovis, W. Greuter & J. Zaffran (1973). Die Asplenien der Insel Kreta. *Ann. Mus. Goulandris* 1: 133-163.
- Shivas, M. G. (1956). *Some problems in cytology and taxonomy in the fern genera Polypodium and Asplenium*. Diss., Leeds.
- (Mrs. Trevor Walker) (1969). A cytotaxonomic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.* 10: 68-80.
- Sleep, A. (1966). *Some cytotaxonomic problems in the fern genera Asplenium and Polystichum*. Diss., Leeds.

- Vergnes, L. de (1939). Note sur les hybrides d'Asplenium qu'on peut rencontrer en France. In: *Pteridophyta exsiccata. Etude critique des fougères d'Europe* 2/2: xxiii-xxvi. Société pour l'échange des cryptogames vasculaires d'Europe, Paris.
- Vida, G. (1963). Zytogenetik der ungarischen Asplenium-Bastarde. *Bot. Közlem.* 50: 235.
- (1970). The nature of polyploidy in *Asplenium ruta-muraria* L. and *A. lepidum* Presl. *Caryologia* 23: 525-547.
- Wagner, W. H. (1954). Reticulate evolution in the Appalachian Aspleniums. *Evolution* 8: 103-118.
- Walter, E. & J. Callé (1946). In: *Pteridophyta exsiccata. Etude critique des fougères d'Europe* 3: 190. Société pour l'échange des cryptogames vasculaires d'Europe, Paris.
- Wet, J. M. J. de & J. R. Harlem (1972). Chromosome pairing and phylogenetic affinities. *Taxon* 21: 67-70.





Fig. 3. — *Asplenium x contrei* à l'emplacement d'origine, Col d'Aspin, Hautes-Pyrénées, France.  
Plante TR-459 (photogr. T. R., 3.8.1961).

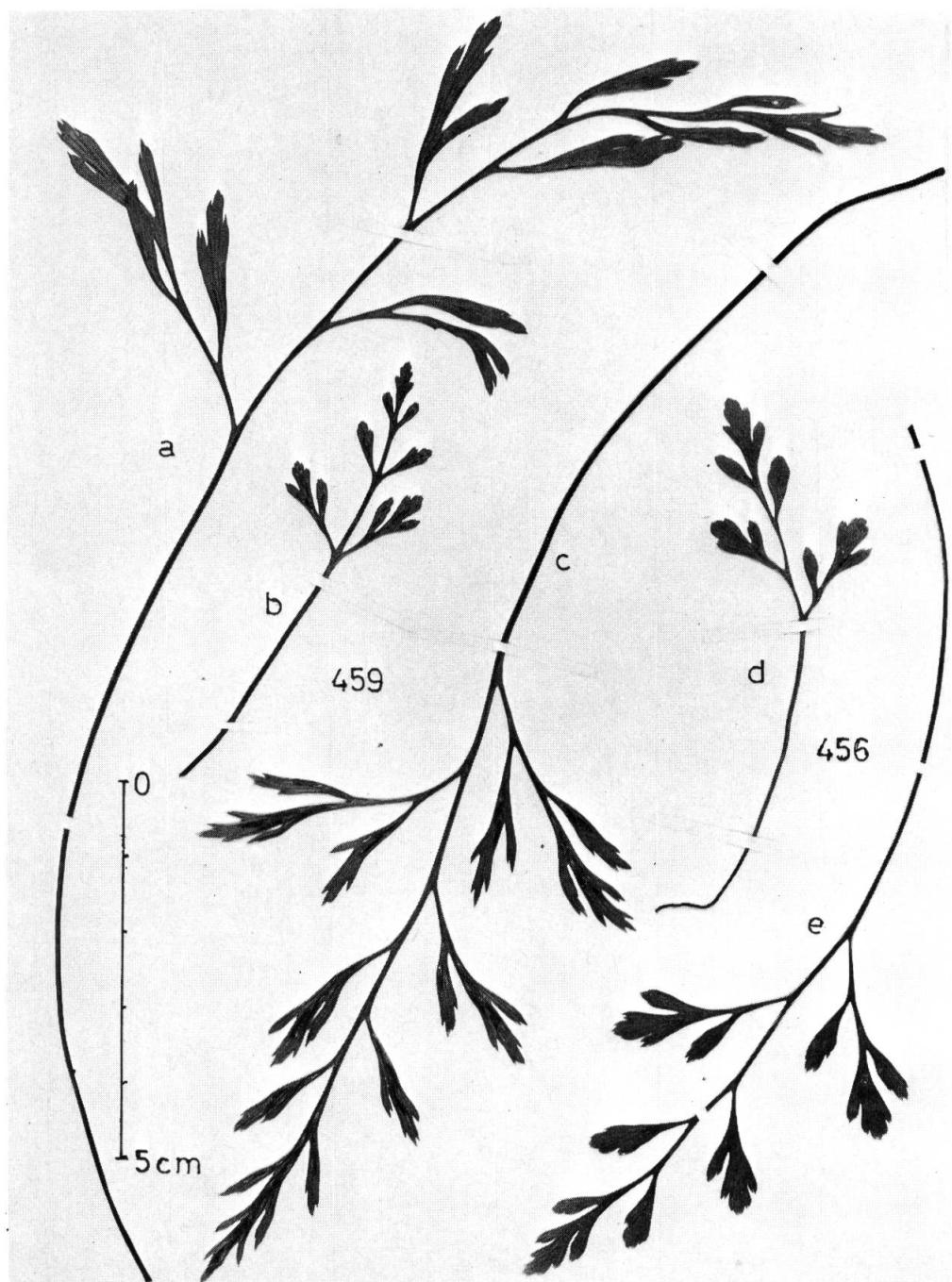


Fig. 4. — *Asplenium x contrei*: a-c, trois frondes de l'exemplaire-type (TR-459) cultivé: a, pressée le 19.12.1965; b, pressée le 9.11.1961; c, pressée le 25.3.1968; d-e, deux frondes de la plante cultivée TR-456 (produisant des pinnules un peu plus larges): d, pressée en août 1962, e, pressée le 25.3.1968.



Fig. 5. — *Asplenium × contrei*, cinq frondes récoltées dans la nature de l'herbier J. Callé: "*Asplenium adiantum-nigrum* × *A. septentrionale*. Corrèze: St-Martin-la-Méanne, vieux mur, une seule touffe, avec *A. adiantum-nigrum*, *A. septentrionale*, *A. foresiacum*, *A. trichomanes*, 9 août 1972, leg. et determ. E. Contré".

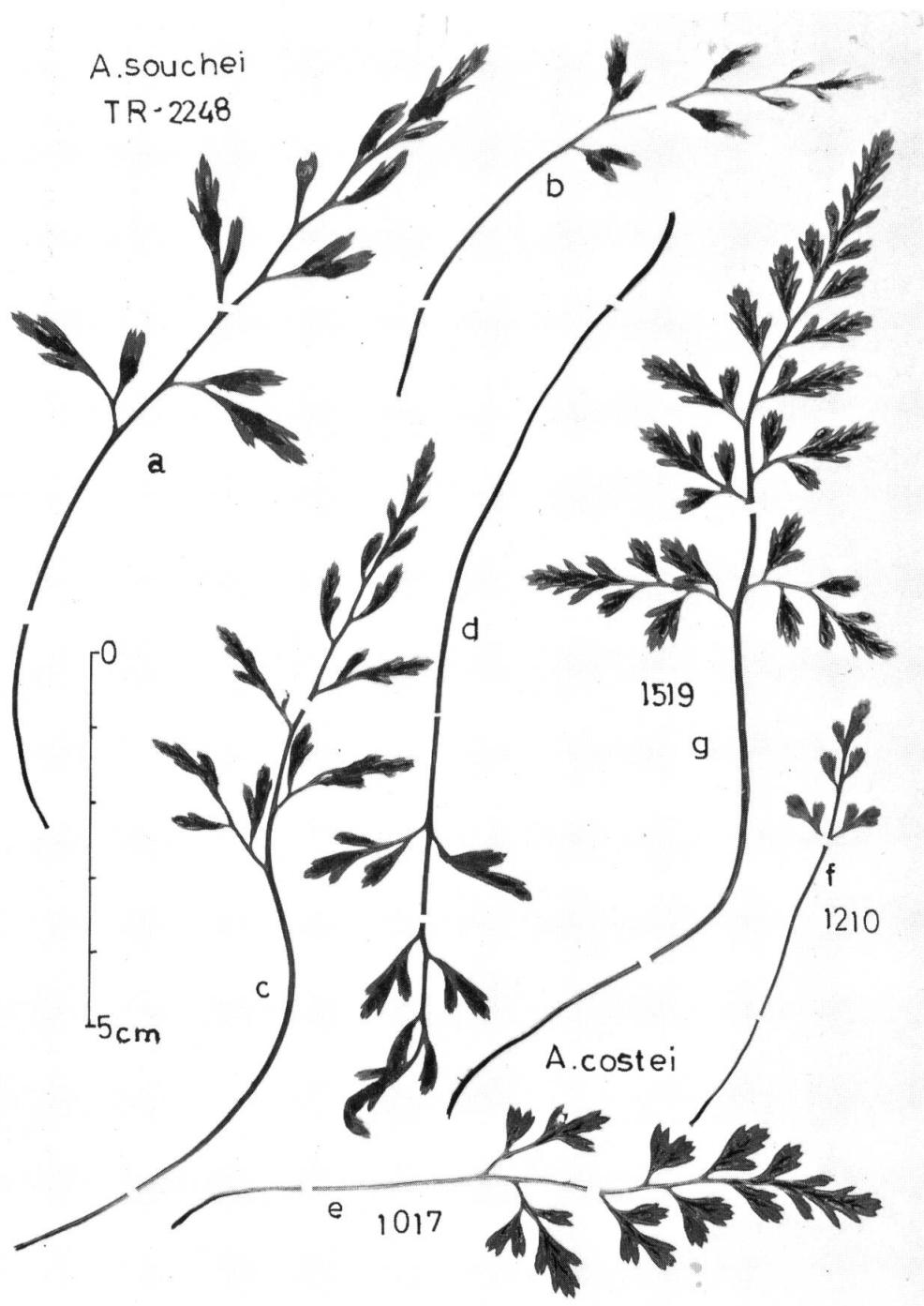


Fig. 6. — a-d, quatre frondes de *Asplenium x souchei* (plante TR-2248, de laquelle provient probablement le type comme tous les isotypes): a et b, pressées après culture, (a, le 24.9.1969; b, le 27.9.69); c et d, pressées aux lieux d'origine le 21.7.1968. e-g, *A. x costei*, frondes de plantes cultivées pressées: e, TR-1017, du 4.10.1964; f, TR-1210, du 7.6.1964; g, TR-1519, du 28.6.1967.

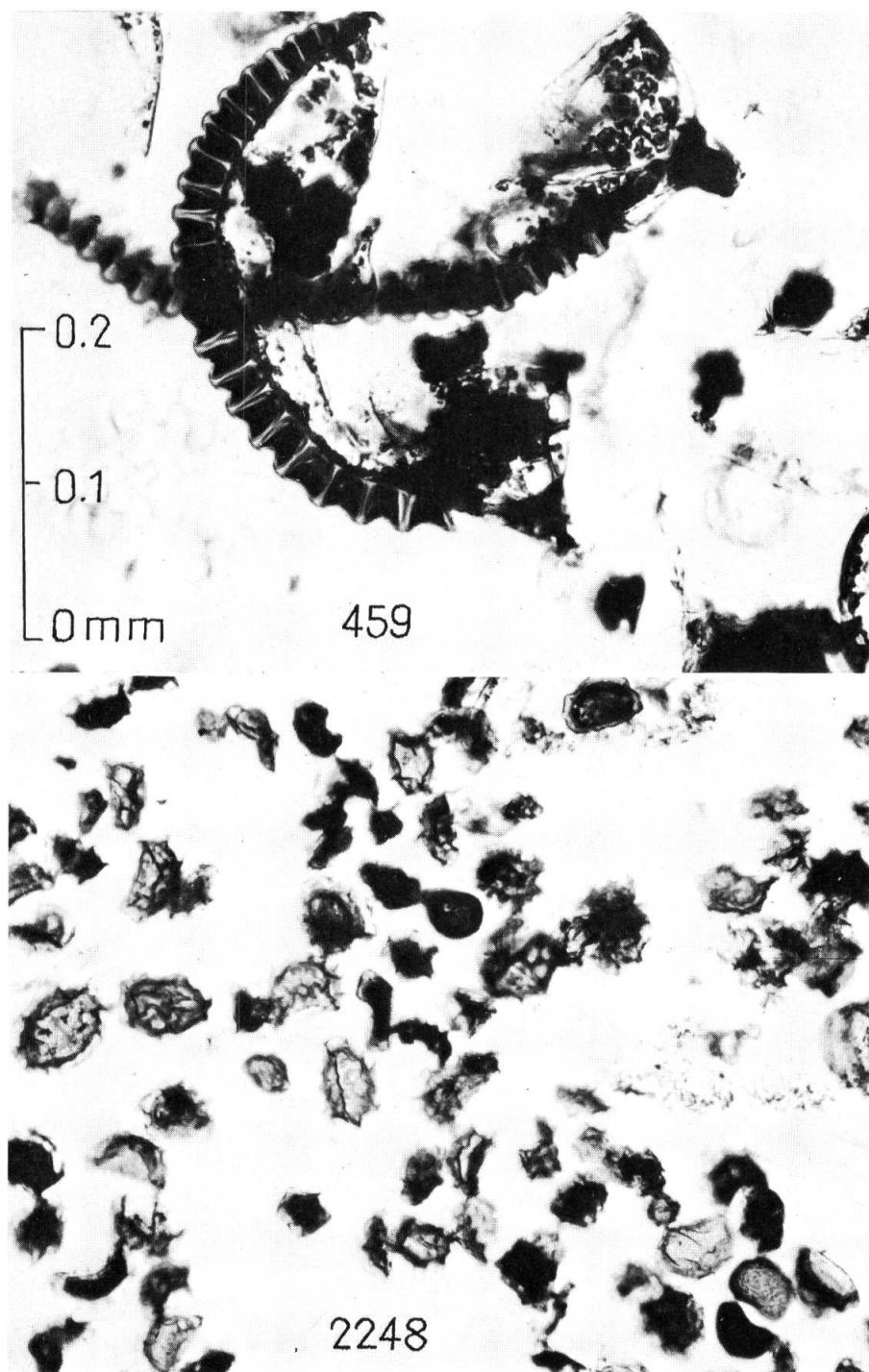


Fig. 7. — Contenu de sporanges mûres, agrandissement env. 200 x: a, *Asplenium x contrei* (TR-459): on ne voit que du matériel avorté; b, *A. x souchei* (TR-2248): avec le matériel avorté, on remarque nombre de spores bien développées.

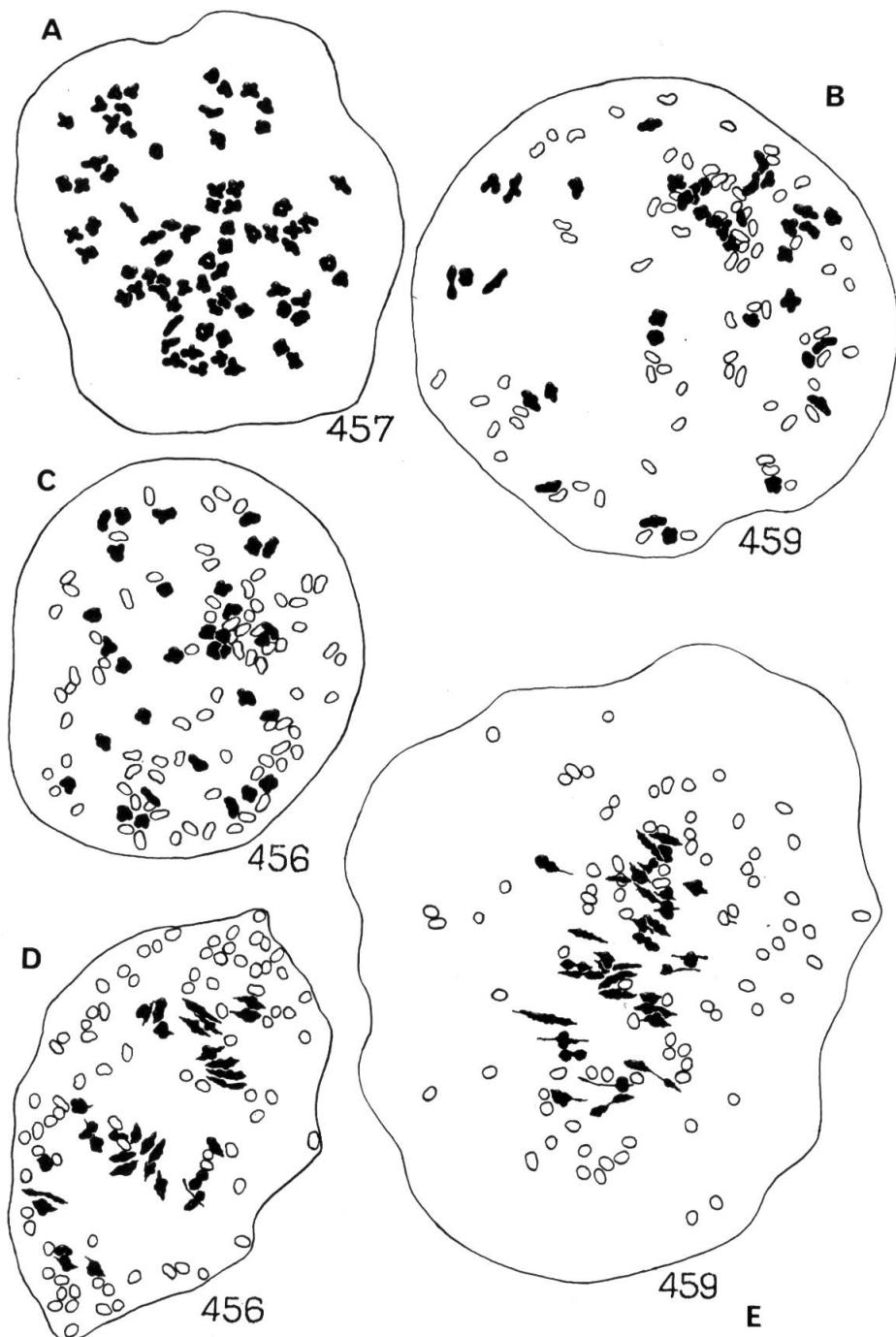


Fig. 8. — Diagrammes explicatifs relatifs à la figure 9, (bivalents en noir, univalents donnés par contour). A, *Asplenium septentrionale* (TR-457), diakinèse, avec 72 bivalents. B et E, *A. x contrei* (TR-459): B en diakinèse, avec 36 bivalents et 72 univalents; E en métaphase avec 31 bivalents et 82 univalents. C et D, *A. x contrei* (TR-456): C en diakinèse, avec 33 bivalents et 78 univalents; D en métaphase, avec 32 bivalents et 80 univalents.

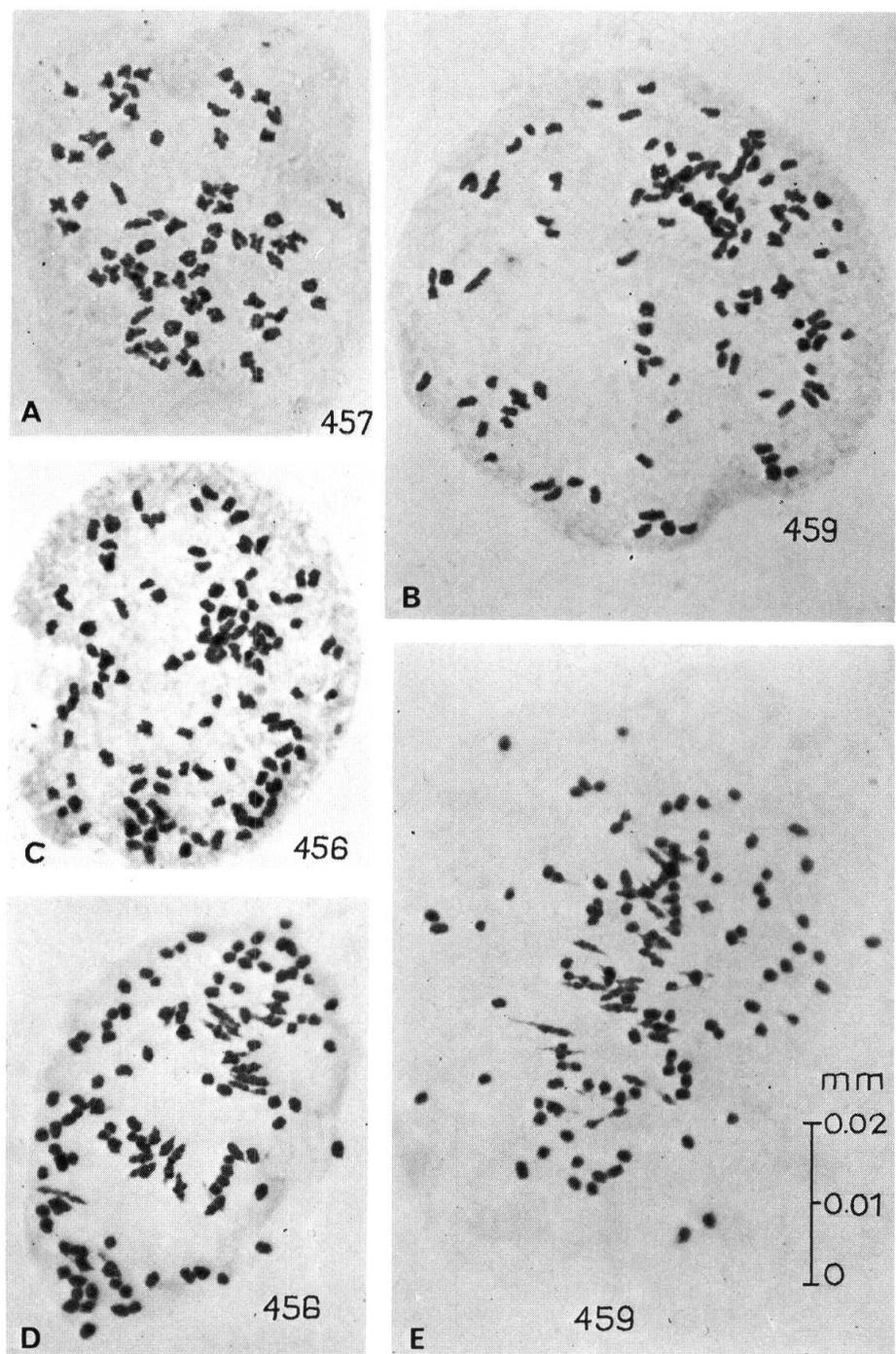


Fig. 9. — Cellules-mères de spores en méiose: préparation par écrasement, coloration par carmin acétique, agrandissement env. 1000 x (réalisation J. D. L.). Voir la légende de la figure 8.

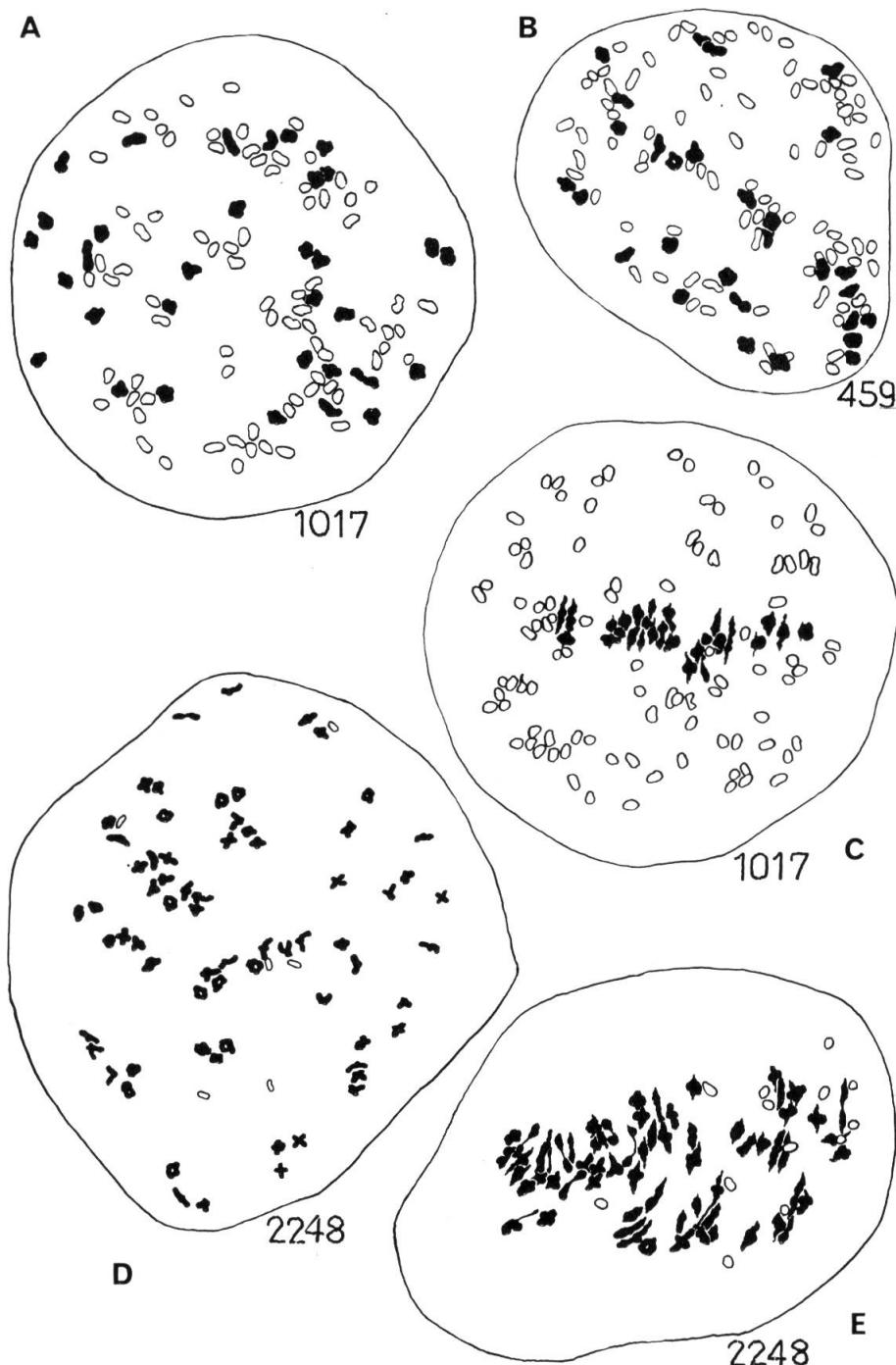


Fig. 10. — Diagrammes explicatifs relatifs à la figure 11 (bivalents en noir, univalents donnés par contour). A et C, *Asplenium × costei* (TR-1017): A en diakinèse, avec 33 bivalents et 78 univalents; C en métaphase, avec 26 bivalents et 92 univalents. B, *A. × contrei* (TR-459), en diakinèse avancée ou prométaphase, avec 29 bivalents et 86 univalents (de la même préparation que fig. 9B). D et E, *A. × souchei* (TR-2248): D en diakinèse, avec 69 bivalents et 6 univalents; E en métaphase avancée, avec 66 bivalents et 12 univalents.

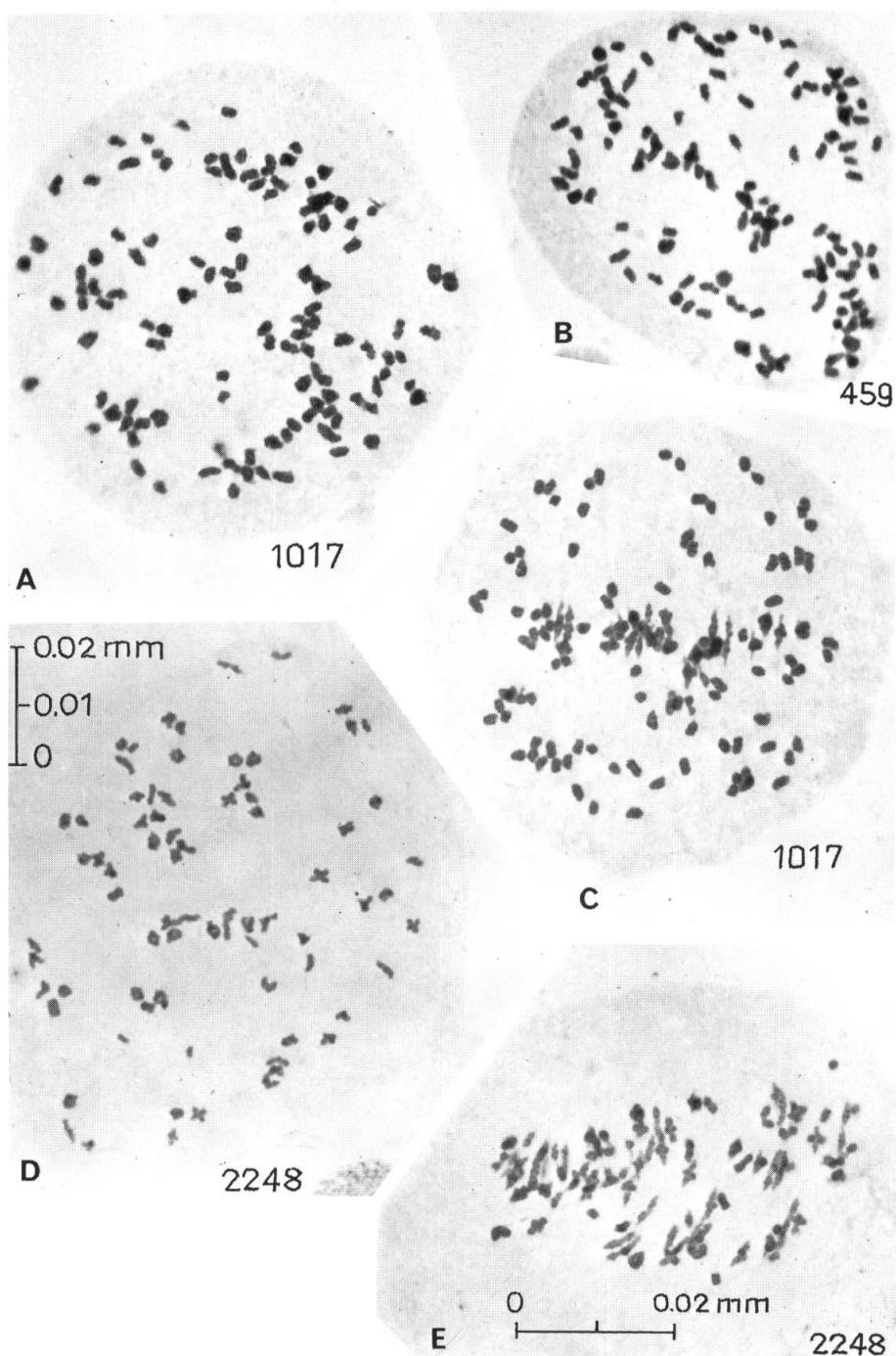


Fig. 11. — Cellules-mères de spores en méiose: préparation par écrasement, coloration par carmin acétique, agrandissement env. 750 x en D, env. 1000 x en A-C et E (réalisation J. D. L.). Voir la légende de la figure 10.

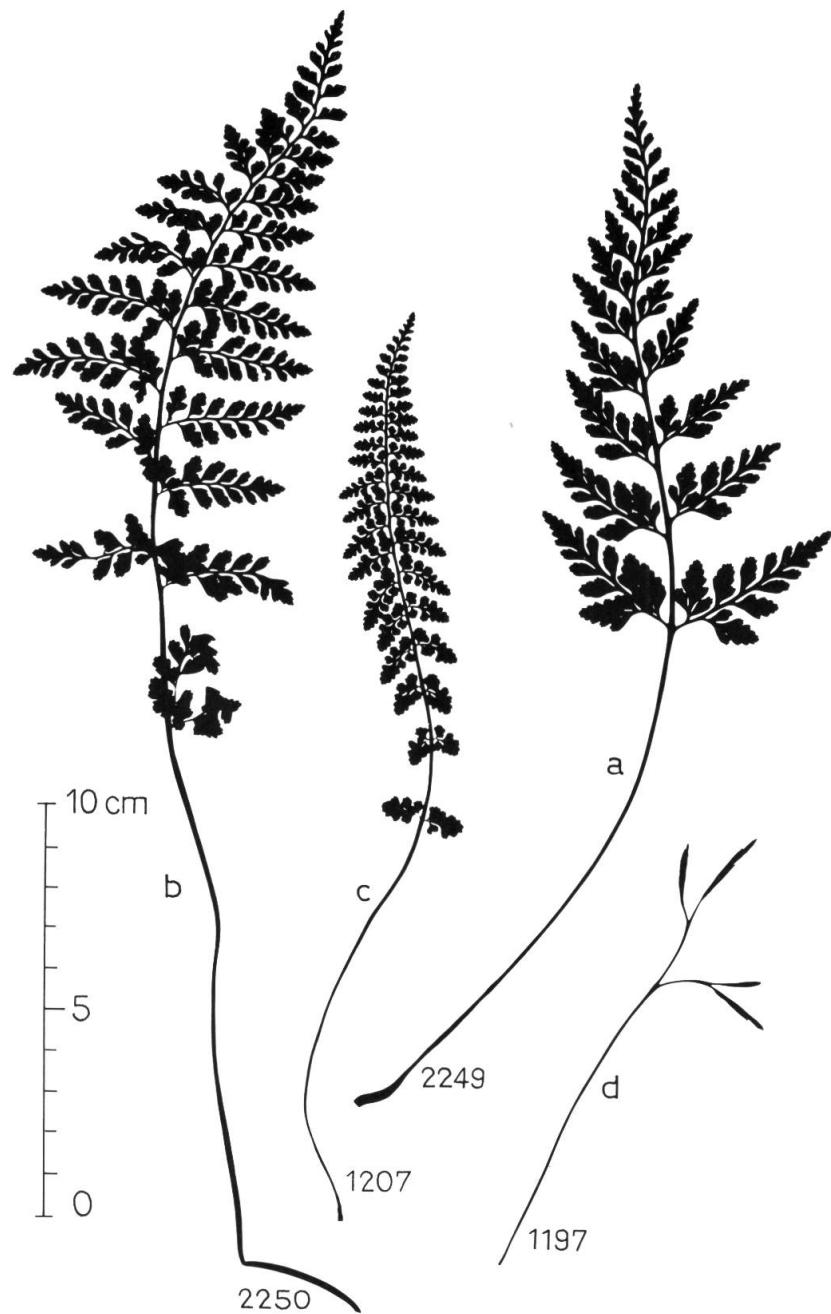


Fig. 12. — Silhouettes (photocopies) des quatre espèces de parents.  
a, *Asplenium adiantum-nigrum*, "Tines de Chobert", 21.7.1968, TR-2249; b, *A. billotii*, "Tines de Chobert", 21.7.1968, TR-2250; c, *A. forisiense*, Val Vizézy près de Montbrison, 7.6.1964, TR-1207; d, *A. septentrionale*, Val Vizézy près de Montbrison, 25.5.1964, TR-1197.