

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* (*Pteridophyta*) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France)

par Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery

Arnaud Bizot, 1 rue de la Faye, F-08160 Hannogne-Saint-Martin

Courriel : arnaud.bizot@wanadoo.fr

Jean-François Christians, 26 avenue du Mont-Blanc, F-69140 Rillieux-la-Pape

Courriel : jfchristians@yahoo.fr

Pascal Holveck, 63 rue Principale, F-67320 Rauwiller

Courriel : pascal.holveck@onf.fr

François Thiery, 20 quartier des Vosges, F-90200 Giromagny

Courriel : francois.thiery90@yahoo.fr

Résumé – La découverte, en une même localité, de deux hybrides rares en France (*A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii*) est signalée. Certaines caractéristiques morphologiques et génétiques de ces plantes sont présentées et les conditions environnementales ayant pu favoriser leur apparition sont discutées.

Abstract – The discovery of two rare hybrids in France and in the same locality (*A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* and *A. ×murbeckii*) is reported. Some morphological and genetic characteristics of these plants are presented and environmental conditions that have favored their appearance are discussed.

Mots-clés : *Asplenium ×alternifolium* subsp. *alternifolium* et subsp. *heufleri*, *A. ×murbeckii*, hybrides, Vosges, Haute-Saône, Lorraine, Franche-Comté.

Key words : *Asplenium ×alternifolium* subsp. *alternifolium*, and subsp. *heufleri*, *A. ×murbeckii*, hybrids, Vosges, Haute-Saône, Lorraine, Franche-Comté.

Les Aspléniacées constituent, au sein des Ptéridophytes eupolypodes II, une famille riche d'environ 720 espèces subcosmopolites. En France, on dénombre 27 taxons de rangs spécifique et subs spécifique, la plupart saxicoles et pourvus d'un génome tétraploïde pour 40% d'entre eux. Il en résulte une relative fréquence des

cas d'hybridation et, à ce jour, 34 hybrides ont été observés et décrits sur le territoire métropolitain.

Parmi ces hybrides, les *Asplenium ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* sont des taxons rares avec une présence exceptionnelle au nord d'une ligne allant de Brest à Grenoble. Ainsi, la découverte en

un même site de ces deux hybrides dans les Vosges méridionales mérite d'être signalée.

Certaines caractéristiques géologiques et écologiques locales, qui seront développées par la suite, ne sont pas étrangères à la formation de ces deux hybrides.

1– Caractéristiques morphologiques et génomiques des hybrides observés

1.1– *Asplenium ×alternifolium* Wulfen nsubsp. *heufleri* (Reichardt) Aizpuru, Catalan & Salvo

La désignation taxonomique au rang nothospécifique de cet hybride s'explique par l'identité particulière de l'un de ses deux parents : un représentant du complexe *Asplenium trichomanes* L. En effet, au sein de ce complexe, plusieurs sous-espèces sont connues. Les deux plus communes, tout du moins dans les régions siliceuses (cas du massif des Vosges), sont *A. trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D.E. Mey. et *A. trichomanes* L. subsp. *trichomanes*. Elles sont impliquées dans des cas d'hybridation naturelle avec *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. La première forme l'hybride appelé *Asplenium ×alternifolium* Wulfen nsubsp. *alternifolium* et la seconde l'hybride nommé *Asplenium ×alternifolium* Wulfen nsubsp. *heufleri* (Reichardt) Aizpuru, Catalan & Salvo.

Bien que les deux sous-espèces parentales du complexe *A. trichomanes* soient morphologiquement très proches (fig. 1-2 H.T.), les hybrides auxquels elles peuvent donner naissance avec *A. septentrionale* (fig. 5 H.T.) possèdent des caractéristiques morphologiques singulières et suffisamment distinctes pour les distinguer assez facilement sur le terrain (fig. 3-4 H.T.). Les frondes, cespitueuses, pétiolées et pennées, possèdent un rachis entièrement vert chez la nsubsp. *alternifolium*, alors qu'une mélanose du pétiole existe et se prolonge généralement jusqu'au niveau de la pre-

mière paire de pennes basales ou presque chez la nsubsp. *heufleri*. Chez ce dernier taxon, les pennes sont obovales, finement incisées à leur sommet ; elles ont une disposition opposée à subopposée sur le rachis. Les trois ou quatre paires de pennes proximales sont parfois, chez les individus les plus grands, profondément incisées à leur base, laissant apparaître, sous forme de pinnules également obovales, une division supplémentaire du limbe. Ces pennes proximales peuvent aussi être un peu plus longuement pétiolées que les pennes distales, donnant une morphologie frondale étroitement triangulaire à la plante.

Chez la nsubsp. *alternifolium* les pennes sont pour la plupart nettement lancéolées, avec une extrémité distale élargie et incisée, parfois redivisée en pinnules de même morphologie pour les pennes du tiers inférieur des frondes. Sur le rachis, les pennes ont également une disposition alterne ou subalterne, caractère qui explique d'ailleurs l'épithète *alternifolium*¹ utilisé dans sa taxonomie.

Sur le plan génétique, ces deux nsub. espèces diffèrent fortement. En effet, si les populations de leur parent *Asplenium septentrionale* sont toutes tétraploïdes (2n = 144 chromosomes) en Europe occidentale, celles de leur second

1. Initialement, *Asplenium alternifolium* nsubsp. *alternifolium*, découvert par Jacob Breyn à Langenschwalbach en 1664, a été décrit par celui-ci avec une terminologie non linnéenne – la première édition du *Species plantarum* de Linné date de 1753 – (« *Adiantum novum germanicum, rutae murariae facie* »), reprise sous le nom d'*Asplenium Breynii* par A.J. Retzius en 1774, avant d'être enfin correctement nommée, selon le système linnéen, *A. alternifolium* par F.X. Wulfen en 1781 (GUÉTROU, 1926) et enregistrée comme tel par J.A. Murray dans ce référentiel (MURRAY, 1784). Le caractère hybride de la plante fut seulement proposé en 1821 par J.-B. Bory de Saint-Vincent, puis confirmé plus tard par lui-même (BORY DE SAINT-VINCENT, 1837) grâce à la démonstration de possibles hybridations chez les pteridophytes par Martens (GUÉTROU, 1926)

parent (*A. trichomanes*) sont diploïdes pour la subsp. *trichomanes* (2n = 72) et tétraploïdes pour la subsp. *quadrivalens* (2n = 144). Ainsi, la nsubsp. *alternifolium* est triploïde et la nsubsp. *heufleri* tétraploïde. Il en résulte, pour ces deux plantes, un échec de la sporogénèse marquée par la fabrication de spores avortées (irrégulières, fripées et très sombres).

Au col des Croix, un seul pied d'*Asplenium ×alternifolium* subsp. *heufleri* a été repéré durant l'été 2012 par l'un d'entre nous (P. H.) et reporté sans réelle certitude à ce taxon en raison de sa très petite taille (2-3 cm) et de frondes en mauvais état. Une seconde visite estivale de la station (A. B.) a permis de retrouver la plante, de confirmer son identité taxonomique sur des critères morphologiques plus nets à cette période de l'année et par une analyse cytologique (FCM), réalisée par R. Viane de l'Université de Gand en Belgique. Au printemps et à l'automne 2013, cette plante était toujours présente sur le site.

Au sein du complexe hybride *A. ×alternifolium*, la nsubsp. *heufleri* est beaucoup plus rare que la nsubsp. *alternifolium*. Les cartes (fig. 6) qui montrent l'aire de répartition en France de ces deux taxons sont très éloquentes à ce sujet. Les foyers d'*A. ×alternifolium s.l.* sont principalement centrés sur les massifs montagneux cristallins et schisto-gréseux du territoire national (Massif Central, Pyrénées, Alpes, Vosges et Ardennes), en raison du caractère acidophile à dominante orophile de son parent *A. septentrionale*. La subsp. *trichomanes* de son autre parent étant également strictement acidophile, la nsubsp. *alternifolium* n'apparaît donc que sur les rochers et les murs (généra-

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery



Arnaud Bizot

Figure 1 : *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* (Chemin des Presles, St-Maurice-sur-Moselle, F-88 le 25/04/2011)



Arnaud Bizot

Figure 2 : *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* (Rochers calcaires au nord du village de St-Mihiel, F-88 le 15/07/2011)

Figure 3 : *Asplenium ×alternifolium* nsubsp. *alternifolium* (Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70 le 23/08/2006)



Arnaud Bizot

Figure 4 : *Asplenium ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* (Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70 le 31/07/2012). La petite taille des frondes (environ 4 cm) ne permet pas chez cette plante, à la mélanose caulinaire, de s'exprimer clairement jusqu'au dessus de la paire de pennes basales.



Arnaud Bizot



Arnaud Bizot

Figure 5 : *Asplenium septentrionale* (Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70 le 11/08/2012)

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery



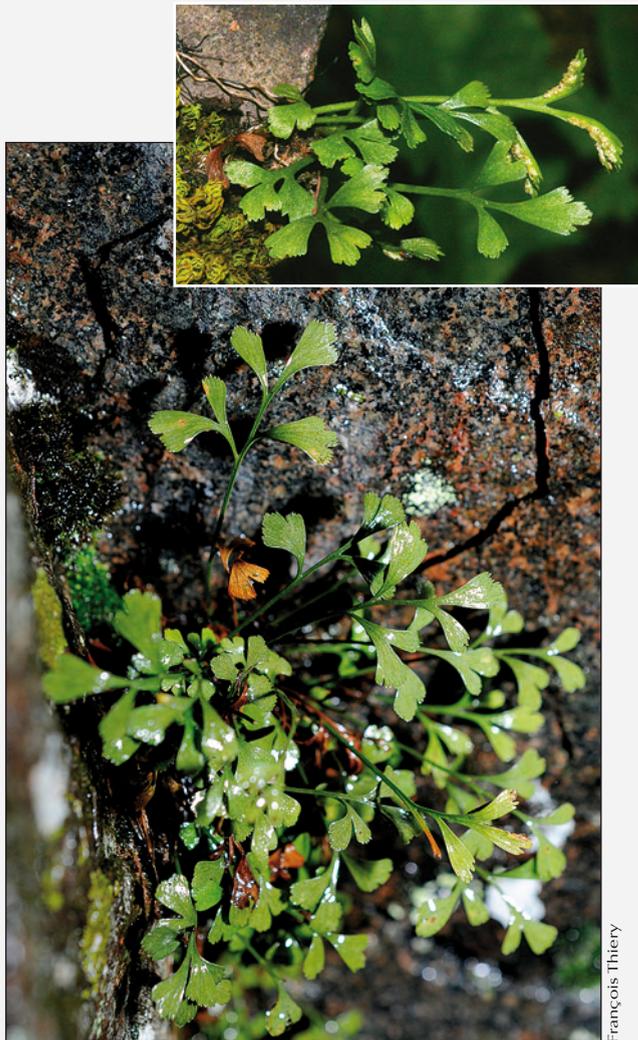
Arnaud Bizot

Fig. 7 : *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* (Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70, le 23/08/2006)



Arnaud Bizot

Fig. 8 : *Asplenium ×murbeckii* (le 04/11/2012; avec dans l'encadré une autre plante vue le 31/07/2012 qui n'a pas pu être rapportée avec certitude à ce taxon hybride. Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70)



Arnaud Bizot

François Thiery

Fig. 9 : quelques frondes de *Asplenium ×murbeckii* du Col des Croix (Haut-du-Them-Château-Lambert, F-70)



François Thiery

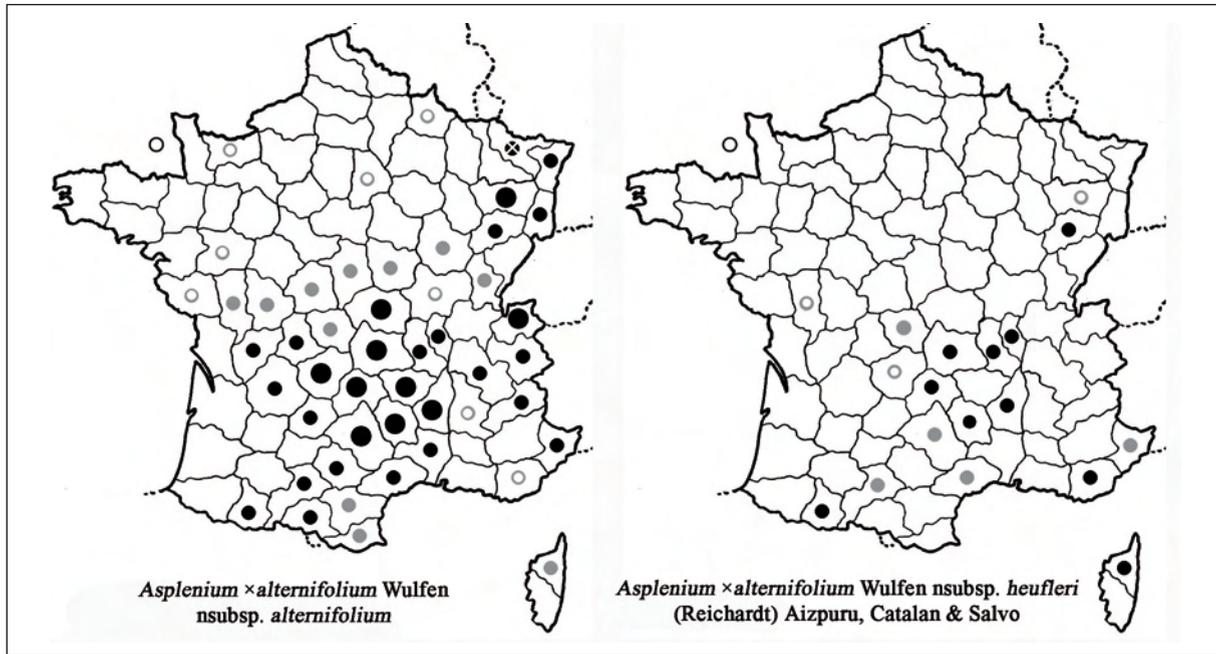


Figure 6 : cartes de répartition, en France, des hybrides du complexe *A. xalternifolium* Wulfen (d'après PRELLI, 2001, avec actualisation des données par M. Boudrie, R. Prelli, A. Bizot et coll.) Les points noirs indiquent une présence postérieure à 2000, tandis que les points gris signalent une présence antérieure à 2000, mais postérieure à 1979. Les cercles gris concernent les départements où les dernières observations sont antérieures à 1980. Les croix blanches sur les cercles noirs indiquent une disparition départementale postérieure à 2000. La taille des points et cercles informe sur la fréquence actuelle ou passée des plantes : les points de grande taille correspondent au cas où les plantes sont plus ou moins répandues dans une partie au moins du département, alors que les points et cercles de taille réduite correspondent à des plantes peu fréquentes ou très disséminées. *N.B.* : sur ces cartes, le département du Territoire de Belfort a été intégré au Haut-Rhin par souci de lisibilité. *Asplenium xalternifolium* nsubsp. *alternifolium* est présent dans ces deux départements.

lement non jointoyés) siliceux de ces régions. Sa présence dans les secteurs planitiaires et collinéens à substrat géologique siliceux est très rare et paraît plus exceptionnelle aujourd'hui, en raison peut-être du réchauffement climatique constaté depuis un siècle.

La subsp. *quadrivalens* qui constitue le second parent de la nsubsp. *heufleri*, n'est, quant à elle, pas strictement silicicole. Elle est ubiquiste et s'accommode tout aussi bien de substrats acides que de substrats alcalins dans tous les gradients altitudinaux. Néanmoins, par un effet de concurrence avec *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*, elle peut, localement, sur les rochers siliceux, s'avérer moins fréquente. Comme, par ailleurs, elle semble moins facilement s'hybrider avec *Asplenium septentrionale* (pour des raisons qui

peuvent être d'ordre génétique ou/et phénologique (COURTIN, 1997), cette nsubsp. est beaucoup plus rare. Sa présence en France, au nord de la Loire, semble n'avoir été relevée qu'une seule fois à Thiefosse dans les Vosges² (récolte d'É. Walter en 1944), ce qui fait tout l'intérêt de la découverte de cette plante en 2012 au Col des Croix sur la commune du Haut-du-Them-Château-Lambert (département de la Haute-Saône, tout près de la limite départementale avec les Vosges).

La station d'*A. xalternifolium* nsubsp. *heufleri* actuellement la plus proche de celle-ci est située à environ 92 km, dans le sud de la Forêt Noire

2. La mention « Schirmeck » (Bas-Rhin) par G.H. Parent (PARENT, 1997) est erronée et provient d'une mauvaise interprétation par l'auteur d'une station d'*Asplenium xalternifolium* nsubsp. *alternifolium* signalée à cet endroit par C. Jérôme (com. pers. de C. Jérôme à R. Prelli).

(Allemagne), sur la commune de Glottertal, près de Friburg-en-Brigau (RASBACH, 2006). D'autres stations sont connues depuis bien plus longtemps dans ce pays, plus au nord et aussi vers l'est (EBERLÉ, 1957, 1958, 1959; PHILIPPI, 1990; BUJNOCH 1993).

1.2– *Asplenium xmurbeckii* Dörfl.

Cet hybride, dont les premières récoltes ont été réalisées en Suède à Gestrikland en 1844 par C. Hartmann, mais également en France à Bagneaux-sur-Loing (Seine-et-Marne) en 1849 par E. Cosson (GUÉTROU, 1919), est très difficile à distinguer de son parent *Asplenium ruta-muraria* L. subsp. *ruta-muraria*. Son second parent est, comme pour *Asplenium xalternifolium*, *A. septentrionale*. Le nom de cette

plante a été dédié par I. Dörfler au professeur S. Mürbeck, qui a été le premier à reconnaître le caractère hybride de la plante.

Sur le plan morphologique, les frondes de cet hybride sont très similaires à celles d'un *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*. (fig. 7 H.T.), avec cependant des pennes et des pinnules subtilement plus étroitement allongées et moins losangiques (fig. 8 et 9 H.T.). L'indusie est généralement nettement intermédiaire entre celle de ses deux parents : elle possède en effet une marge érodée, très irrégulièrement et obscurément ciliée, alors que chez *Asplenium septentrionale* elle est seulement érodée et qu'elle est pourvue, plus ou moins régulièrement, de longs cils chez *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* (fig. 10 H.T.).

Sur le plan génétique, cet hybride est tétraploïde, car ses deux parents le sont également. Sa formule chromosomique est très proche de celle d'un hybride autotétraploïde (REICHSTEIN, 1981 et 1984, BOUDRIE, 1992) de type SepSepRuRu où « Sep » et « Ru » représentent l'haplotype d'individus parentaux diploïdes ancestraux : celui d'*A. caucasicum* (Fraser-Jenk. & Lovis) Viane [= *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. subsp. *caucasicum* Fraser-Jenk. & Lovis] et celui d'*Asplenium ruta-muraria* L. subsp. *dolomiticum* Lovis & Reichst.

Cependant, la formation chez *A. ×murbeckii* d'un certain nombre de chromosomes univalents et trivalents prouve que les haplotypes présents chez cet hybride ne sont pas totalement équivalents et correspondent donc à une formule chromosomique qui est plutôt de type SepSep'RuRu'. Il en résulte une sporogénèse qui, chez cet hybride,

peut donner un nombre plus ou moins important de bonnes spores, en fonction du degré de ressemblance des haplotypes parentaux homologues qu'il possède. La présence possible de ces bonnes spores ne facilite donc pas l'identification de cet hybride. C'est un problème qui a été rencontré dans la recherche de la taxonomie de l'unique plante rapportée ici à *A. ×murbeckii*³ et trouvée en 2012 au col des Croix par deux d'entre nous (F. T. et J.-F. C.).

En fait, il est apparu que, chez cette plante, après un suivi *in situ* sur 2 années consécutives (2012 et 2013), la sporogénèse se déroulait correctement dans ses phases initiales. Les spores formées en début d'été sont en effet homogènes et de forme normale. Cependant, au fur et à mesure que la maturation sporale se réalise, les spores prennent, au moins pour une partie d'entre elles, une couleur marron plus foncée qui s'associe à une légère déformation morphologique (sorte de petit froissement). C'est seulement à ce stade qu'une observation microscopique permet de révéler le caractère hybride de cette plante (fig. 11 H.T.).

La cytologie par cytométrie de flux (FCM) n'est, dans le cas de cet hybride, d'aucun secours pour confirmer sa taxonomie. En effet, les signaux produits par les génomes RuRuRu'Ru', SepSepSep'Sep' et RuRu'SepSep' sont trop proches les uns des autres pour être distingués. Seul l'examen des figures chromosomiques au moment de la prophase 1 de la méiose, pen-

3. Une seconde plante a été observée en 2012 (A. B.), mais sans jamais pouvoir la rapporter avec certitude à l'hybride *A. ×murbeckii* en raison de son aspect juvénile (frondes de 2 cm seulement avec de rares sporanges non mûrs lors de son observation initiale; fig. 8) et de sa disparition un peu plus tard (plante non revue en 2013).

dant la sporogénèse, peut, par la recherche de trivalents et univalents, constituer une technique cytologique exploitable.

Asplenium ×murbeckii n'a été observé en France que dans 13 départements, concernant presque essentiellement les massifs hercyniens nationaux : Pyrénées, Auvergne et Vosges. Les observations récentes sont rares et concernent six départements seulement (fig. 12). Pour le massif vosgien, la plante n'avait été, jusqu'à présent, signalée que dans le département du Haut-Rhin et en deux localités. La première, dans la vallée de la Thur, sur le Maerelberg près de Wesserling, est une observation d'É. Issler (datée du 8 août 1909), qui ne publia rien à ce sujet (GUÉTROT, 1936; fig. 13), mais fit don à Émile Mantz d'une de ses récoltes (fig. 14). Il y avait une seule touffe très vigoureuse constituée de 150 frondes (PARENT, 1997). Elle a d'ailleurs été distribuée dans les *Pteridophyta Exsiccata* de Wirtgen sous le numéro 555 (GUÉTROT, 1936). À propos de cet hybride, le docteur Guétrot précise qu'É. Issler, « paraît-il, la détruisit par inadvertance ». La seconde observation d'*A. ×murbeckii* a été réalisée par V. Rastetter à Steinbach (68) dans le Steinbachthal, au Wolfskopf (RASTETTER, 1966).

De l'autre côté du Rhin, cet hybride est présent dans la province du Bade-Wurtemberg, où un site a été récemment découvert (en 2007) près de Karlsruhe (com. pers. de G. Zenner à P. H.). Des données anciennes non revues existent dans l'Hegau sur les phonolites du Hohentwiel, dans la région du Lac de Constance, ainsi qu'à Utzmemmingen, au nord-est de la province. Ailleurs il est signalé dans les provinces de Thuringe (à Ebersdorf et Blankenberg), en Hesse

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A.* \times *alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A.* \times *murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery

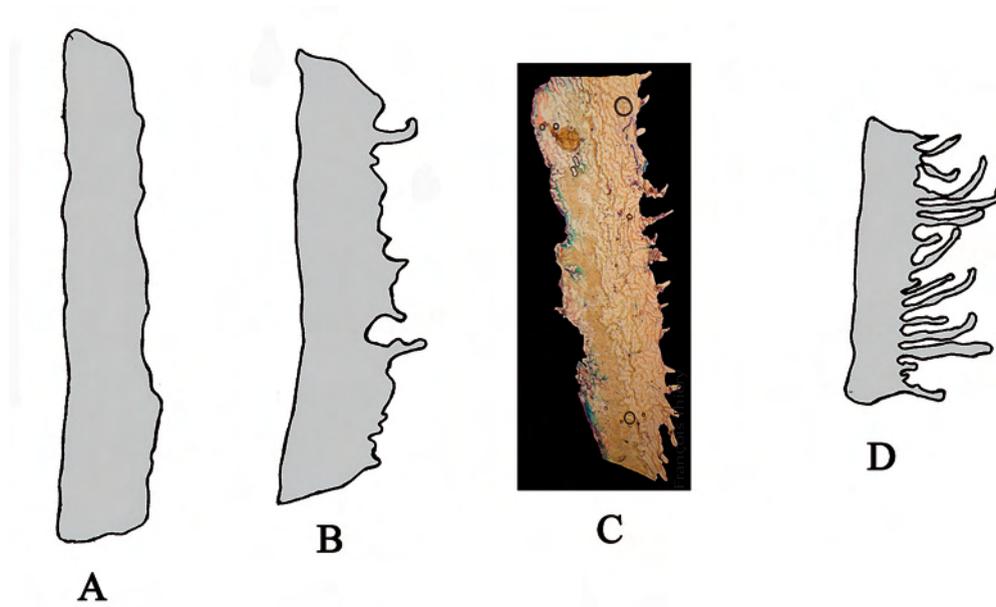
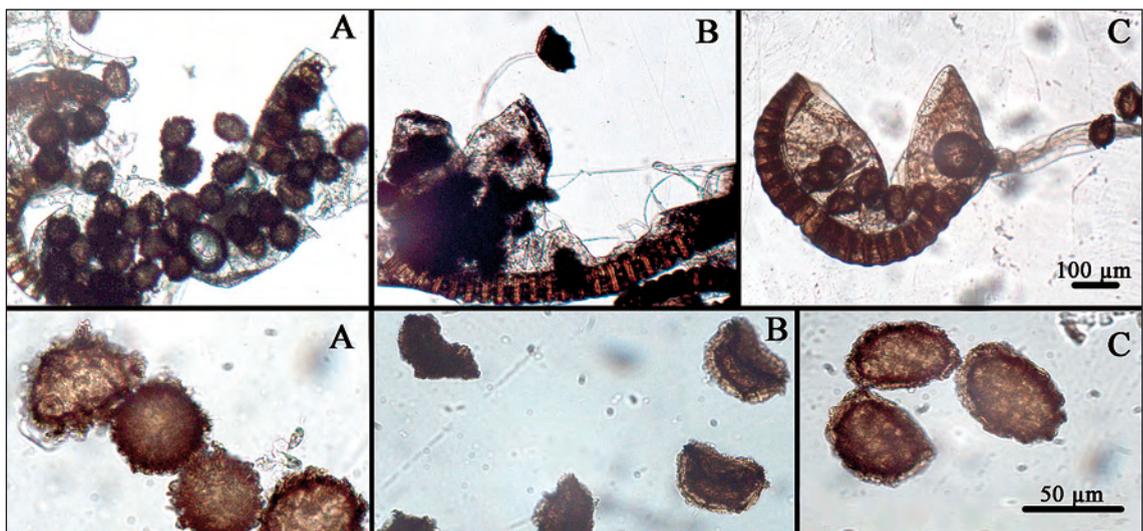
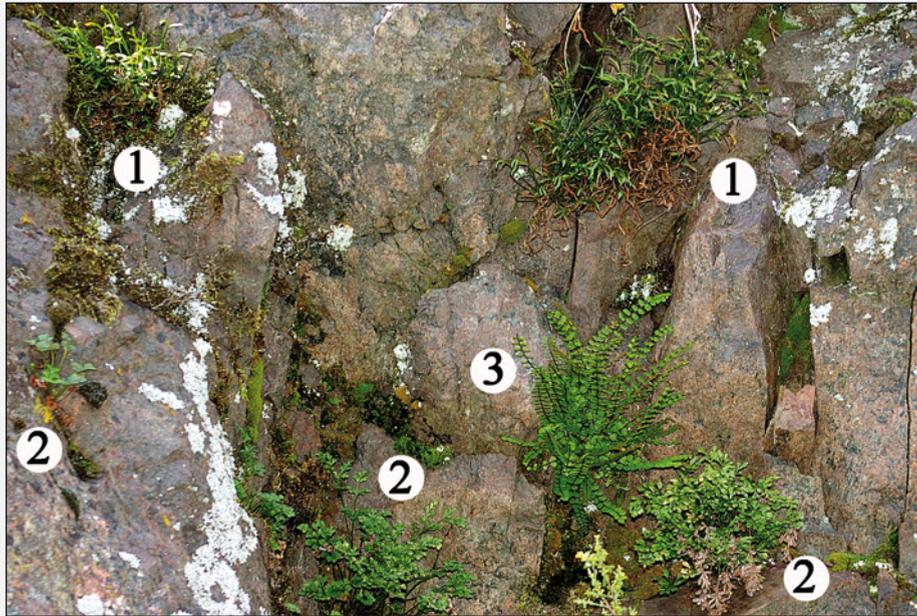


Fig. 10 : indusie d'*Asplenium murbeckii* et de ses parents (dessins de J.-C. Bertier d'après des plantes récoltées en Haute-Loire à St-Paul-en-Cornillon en 2010). A. *Asplenium septentrionale* ; B. *Asplenium murbeckii* ; C. *Asplenium murbeckii* (photo de l'indusie de la plante du col des Croix) ; D. *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*.

Fig. 11 : sporanges et spores d'*Asplenium murbeckii* et de ses parents. A. *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* ; B. *Asplenium murbeckii* ; C. *Asplenium septentrionale*



Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heuffleri* et *A. ×murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery



◀ Figure 15 : escarpements de « granite des ballons » avec *Asplenium septentrionale* (1), *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* (2) et *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* (3). Col des Croix, Haut-du-Them le 23/08/2006.

Arnaud Bizot

Fig. 16 : route départementale 16 à proximité du Col des Croix et menant au Ballon de Servance. Encadré en haut à gauche, *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* et *A. septentrionale* sur les escarpements de « granite des ballons ». Encadré à droite, *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*, *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* et *A. septentrionale* sur les murs du parapet de la route.



Arnaud Bizot



Arnaud Bizot



Arnaud Bizot



Arnaud Bizot



Figure 12 : carte de répartition, en France, d'*Asplenium x murbeckii*. (d'après PRELLI, 2001, avec actualisation des données par M. Boudrie, R. Prelli, A. Bizot et coll.). Les légendes sont identiques à celles des cartes de la figure 6.

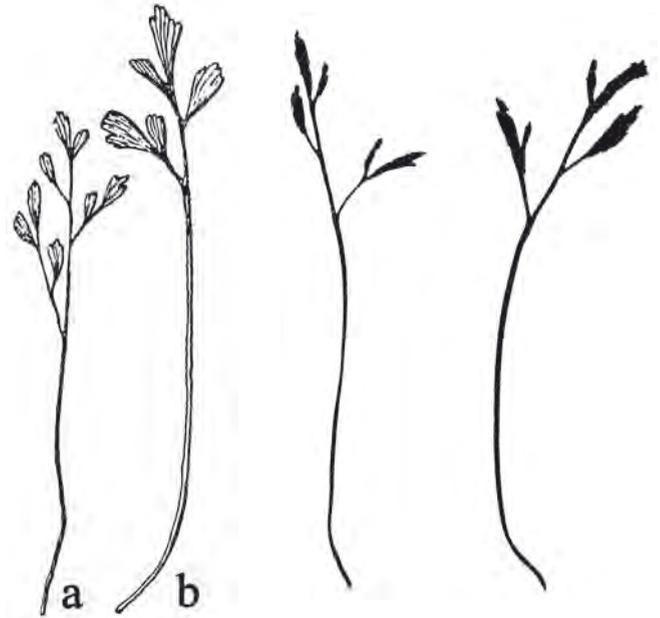


Figure 13 : à gauche, deux frondes de l'*A. x murbeckii* récoltées par É. Issler le 08/08/1909 au Maerelberg (Haut-Rhin) ; **a** : dessin de R. de Litardière et **b** : dessin du Dr. Guétrot d'après un exsiccata de l'herbier d'É. Walter (GUÉTROU, 1936). À droite, deux photosilhouettes d'*Asplenium x hungaricum* (REICHSTEIN, 1984).

(à Waldeck, à Bad Wildungen, à Giflitz, à Albungen), en Westphalie (Padberg) et en Saxe (Pirna, Plauen). Il a été observé aussi en Suisse dans quelques localités situées au sud du lac de Constance (MEYER, 1962 ; REICHSTEIN, 1984).

Au Luxembourg, il n'a été découvert qu'en 2001 par Y. Krippel et R. Viane (COLLING & KRIPPPEL, 2003).

Dans la plupart des cas, les stations correspondent à des plantes isolées ou limitées à quelques individus seulement, toujours en compagnie de leurs deux parents. Les spores en apparence bonnes que peut parfois produire l'*A. x murbeckii* ne semblent donc pas ou très peu fertiles. Néanmoins, des exceptions existent, comme le prouve l'observation, en 1960, par Nieschalk, (à Albungen, Hessen, Allemagne) d'une population d'une vingtaine d'individus de cet hybride (NIESCHALK A.

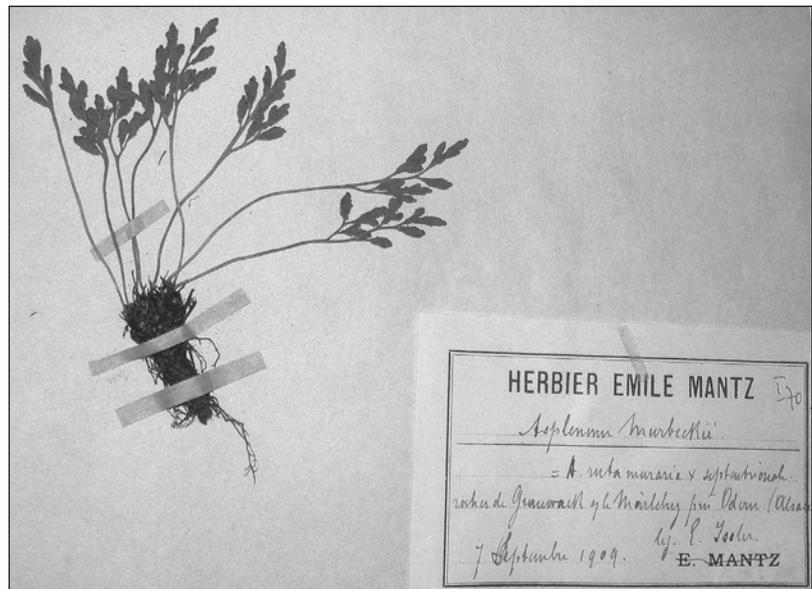


Figure 14 : planche d'herbier avec un exsiccata de l'*Asplenium x murbeckii* récolté par É. Issler au Maerelberg (Haut-Rhin), herbier STR.

& C., 1961). En culture, Lovis a même réussi des croisements en retour avec les deux parents de cet hybride. Les plantes ainsi créées ont montré une morphologie très proche de celle d'*A. x murbeckii*, avec, évidemment, des spores

totalement avortées, en raison des haplotypes qu'elles réunissaient : RuRuRuSep ou RuSepSepSep (REICHSTEIN, 1981, 1984). Une plante rapportée à l'un de ces hybrides en retour (= *A. x murbeckii* x *A. septentrionale*) a même été trouvée

en milieu naturel, sur des rochers de gabbro près d'Eger en Hongrie et, de ce fait, nommée *A. ×hungaricum* Fraser-Jenk. & Vida (REICHSTEIN, 1981). De tels hybrides en retour pourraient donc être présents dans toutes les stations où *A. ×murbeckii* existe, mais seules des études cytologiques fines, par comptage des chromosomes méiotiques univalents, bivalents et trivalents, peuvent permettre leur identification (REICHSTEIN, 1981).

2– Conditions stationnelles ayant favorisé l'apparition de ces hybrides

Comme déjà indiqué dans le paragraphe précédent, les parents des *A. ×septentrionale* n. subsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* n'ont pas exactement les mêmes exigences écologiques : *A. septentrionale* et *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* sont silicoles à tendance montagnarde. Le premier est nettement héliophile et affectionne les anfractuosités des rochers secs souvent en exposition sud et est. Le second s'accommode tout aussi bien des sites ensoleillés et secs que de ceux qui sont plus frais et humides en exposition nord ou sous un couvert forestier. *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* recherche pour sa part les substrats calcaires ou tout au moins neutrophiles. C'est la raison pour laquelle il est très fréquent, à toutes les altitudes, sur les escarpements rocheux calcaires et les murs maçonnés. En milieu naturel, il est plus volontiers héliophile.

De toutes les espèces parentales dont il est question ici, *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* est la plus ubiquiste, se développant aussi bien sur les escarpements rocheux cal-

caires et siliceux que sur les vieux murs en situation héliophile ou sciaphile. Son amplitude altitudinale est également très importante, allant de l'étage planitiaire à l'étage montagnard supérieur et même subalpin parfois.

Au col des Croix, l'altitude d'environ 700 mètres détermine un climat montagnard à tendance continentale qui, par conséquent, sied bien à tous ces taxons. Le substrat géologique y est par ailleurs constitué d'un granite dit « granite des ballons », légèrement porphyroïde et contenant des feldspaths roses et alcalins, mêlés à des plagioclases, de l'amphibole, de la biotite et du quartz. Ce dernier, impossible ou presque à repérer à l'œil nu (d'où le nom de « syénite des ballons » autrefois utilisé pour désigner ce granite) n'excède pas 20% du total de la roche (THÉOBALD & THIÉBAUD, 1973), ce qui permet le développement d'une végétation acidophile plutôt qu'acidophile. Les escarpements rocheux en orientation sud de la route associent ainsi *Silene rupestris*, *S. nutans*, *Teucrium scorodonia*, *Sedum rupestre*, *Campanula rotundifolia*, *Deschampsia cespitosa*, *Rumex acetosella*, *Cytisus scoparius*, *Poa nemoralis*, *Potentilla erecta*, *Epilobium collinum*, *Calluna vulgaris*, *Galeopsis segetum*, *Festuca nigrescens*, *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*... avec notamment *Thymus pulegioides*, *Origanum vulgare*, *Festuca heteropachys*, *F. lemanii*, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, *A. adiantum-nigrum* et *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*.

D'un point de vue phytosociologique, ce groupement peut se rapporter à une forme héliophile de l'*Asplenium septentrionale* – *adiantum-nigri* (alliance de l'*Asplenium septen-*

trionalis), lequel est présent sous sa forme typique dans les escarpements rocheux à orientation sud-est du site (ROBBE, 1993, BENSETTI *et al.*, 2004; ROYER *et al.*, 2006).

Dans cette végétation rupicole, la coexistence très étroite d'*Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* et d'*A. septentrionale* (fig. 15 H.T.) est donc un élément très favorable à la formation de l'*A. ×murbeckii*, mais aussi à celle d'autres hybrides, comme *A. ×alternifolium* n. subsp. *alternifolium* (cf. paragraphe 3). C'est d'ailleurs dans cette situation *interparentes* que se trouve la plante rapportée dans ce travail à *A. ×murbeckii*.

Sur le bord de route opposé aux escarpements rocheux, des parapets et des murs de soutènement constitués de blocs de « granite des ballons » ont été édifiés (fig. 16 H.T.). Généralement couverts d'un tablier maçonné avec parfois aussi un revêtement de ciment sur certaines faces, ils contribuent à accroître notablement le nombre d'individus d'*A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* sur le site. Ils servent aussi de support à *Asplenium septentrionale*, faisant que d'autres plants d'*A. ×murbeckii* pourraient apparaître sur ces murs. La plante juvénile qui aurait pu se rapporter à cet hybride et dont il a été question dans le paragraphe précédent avait été justement observée dans ces conditions stationnelles.

Ces murs de bord de route sont également très favorables à l'installation de plants d'*Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* et c'est dans un secteur de très forte promiscuité avec *Asplenium septentrionale* que l'hybride *Asplenium alternifolium* n. subsp. *heufleri* y a été tout naturellement découvert. À cet endroit,

la présence d'un rideau de chênes et noisetiers, en créant une situation semi-sciaphile n'est peut-être pas non plus totalement étrangère à l'apparition de cet hybride. En effet, il n'a pas été trouvé sur les secteurs héliophiles où des populations d'*Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* et *A. septentrionale* coexistent pourtant et il s'agit d'une situation écologique conforme à d'autres stations qu'il nous a été donné de voir en Haute-Loire, dans les Hautes-Pyrénées et en Corse.

3– Autres ptéridophytes présents sur le site et ses environs

3.1– Diversité des taxons présents

G.H. Parent, dans son *Atlas des Ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents* (PARENT, 1997), indique que le chiffre record du nombre de taxons pour un site est de l'ordre de 25. Au col des Croix, en incluant le petit village de Château-Lambert, situé à une centaine de mètres en contrebas, on dénombre pas moins de 27 taxons (23 si l'on ne compte pas les taxons hybrides). Cela fait de ce secteur certainement, l'un des plus riches en Ptéridophytes des Vosges méridionales avec la vallée du Rahin (BIZOT, 2001). On peut en effet y observer *Asplenium adiantum-nigrum*, *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* et subsp. *quadrivalens*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *alternifolium* et nsubsp. *heufleri*, *A. ×murbeckii*, *Athyrium filix-femina*, *Blechnum spicant*, *Oreopteris limbosperma*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *D. dilatata*, *D. affinis* subsp. *affinis*,

D. affinis subsp. *borreri*, *Equisetum sylvaticum*, *Phegopteris connectilis*, *Polypodium vulgare*, *Pteridium aquilinum* (bois et escarpements rocheux le long de la route entre le Col des Croix et le ballon de Servance), *Cystopteris fragilis* et *Polystichum aculeatum* (source en dessous de l'église de Château-Lambert), *Equisetum arvense* et *E. palustre* (prairies en contrebas de l'église de Château-Lambert) et *Gymnocarpium dryopteris* (rochers près de la Vierge des Neiges).

À ces observations réalisées par les auteurs de cet article, il est possible d'ajouter encore *Lycopodium clavatum*, *Dryopteris expansa* et *D. ×ambroseae*, d'après G. Filet (FILET, 2003).

3.2– Quelques cas intéressants au sein du genre *Asplenium*

• *Asplenium adiantum-nigrum* L.

Au col des Croix, cette espèce est disséminée sur les escarpements rocheux de « granite des ballons », mais aussi de syénodiorites quartzifères. De par ses exigences écologiques (taxon acidophile saxicole et terricole), elle n'est pas rare dans le département des Vosges. En revanche, elle est beaucoup moins fréquente dans le département de la Haute-Saône, où elle se rencontre, pour l'essentiel de ses stations, dans la retombée méridionale du massif hercynien vosgien, comme ici sur la commune du Haut-du-Them-Château-Lambert. *Asplenium adiantum-nigrum* est rare dans le reste du département, où il n'est noté que très ponctuellement (vallée de l'Ognon, plateaux de Haute-Saône et région de Lure).

• *Asplenium ×alternifolium* Wulfen nsubsp. *alternifolium*

Cet hybride entre *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* et *A. septentrionale*, se formant assez facilement, est souvent présent, mais de façon ponctuelle, dans les endroits où ces deux espèces cohabitent. Au col des Croix, sur environ 150 mètres d'escarpement rocheux le long de la route menant au Ballon de Servance, on ne dénombre pas moins d'une quinzaine de pieds, donnant à ce site un caractère assez remarquable.

• *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* L. var. *incisum* Moore

Cette rare variété d'*Asplenium trichomanes* se caractérise par ses grandes pennes (en comparaison avec les formes normales), cunéiformes, losangiques à incisions très profondes et irrégulières (fig. 17 H.T.). Cette variété est le plus souvent stérile, les frondes ne comportant généralement pas de sporanges.

La station du Col des Croix découverte le 17 juillet 2001 par S. Speisser, accompagné d'A. Bizot et de C. Jérôme (JÉROME & SPEISSER, 2001), se résume à une touffe. Les frondes étudiées se sont toutes avérées stériles. Le rachis brun-rougeâtre des frondes permet d'identifier cet individu à frondes incisées comme un *Asplenium trichomanes* L. subsp. *trichomanes*. Une étude cytologique (analyse FCM) réalisée par le professeur R. Viane de l'Université de Gand, a confirmé cette identité taxonomique.

Pour le massif vosgien, *Asplenium trichomanes* var. *incisum* a également été observé à :

- Belonchamp (70), deux touffes vues par C. Cardot en 1913 dans des affleurements porphyritiques ombragés (CARDOT, 1917-1918); station non revue;
- Vallon du Haspelthal entre Saverne (67) et Phalsbourg (57), une touffe observée par É. Walter en 1921 sur la paroi d'un gros rocher de grès rouge qui a péri durant l'été de l'année suivant l'observation (WALTER, 1938). Ce lieu-dit du « Haspelthal » correspondrait au lieu-dit Haspelbaechel, sur les cartes I.G.N. actuelles, situé sur la commune de Danne-et-Quatre-Vents (57);
- Saulxures-sur-Moselotte (88), vallon des Amiats, une touffe observée par É. Walter en 1943 sur un mur en granite; station non revue (WALTER & CALLÉ, 1952);
- Rupt-sur-Moselle (88), au lieu-dit Longchamp, sur un mur humide. Une touffe observée par R. Prelli en 1961 (com. pers. à A.B, JÉROME & SPEISSER, 2001); station non revue;
- Saint-Maurice-sur-Moselle (88), au lieu-dit Presles. Deux touffes observées par A. Libert en 2010 (LIBERT, 2010), qui sont encore présentes. Ces touffes se rapportent à la sous-espèce *trichomanes* (cytologie par analyse FCM réalisée par R. Viane).

• ***Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lusaticum* (D.E. Mey.) Lawalrée**

Cet hybride infraspécifique entre *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* et *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, assez difficile à repérer de par la forte ressemblance morphologique entre ses deux parents, a fait l'objet d'une observation sur un mur du parape de la route en juillet 2011 (P. H.). Ce pied n'a pas été analysé

cytologiquement; la détermination a été uniquement réalisée par analyse sporale.

En revanche, cet hybride infraspécifique est connu avec certitude des environs du col des Croix, où il a été observé à deux reprises par l'un d'entre-nous (A. B.) : un pied au Saut de la Truite dans la vallée du Rahin dans la commune de Plancherles-Mines (BIZOT, 2001) et un second, dans la vallée de l'Ognon à Belonchamp. Cette dernière plante (fig. 18) a fait l'objet d'une étude cytologique (FCM réalisée par R. Viane) ayant permis de confirmer sa triploidie donc son identité taxonomique. Il s'agit de la première observation confirmée par la cytologie de cet hybride dans le département de la Haute-Saône.

Un élément étrange est apparu chez cette plante lors de l'observation microscopique de ses spores. Deux frondes ont en effet révélé, en plus de la présence des habituelles spores avortées (cf. encadré de droite sur la fig. 18), un nombre assez important de spores apparemment bien formées, de taille normale, mais pourvues d'une périspore très largement ailée (cf. encadré de gauche sur la fig. 18). À cette époque, la production de ces spores est restée mystérieuse (BIZOT, 2012). Toutefois, aujourd'hui, et à la lueur des observations que nous avons pu réaliser chez l'*Asplenium ×murbeckii* du col des Croix, il apparaît possible que ces spores, malgré une coloration brune déjà visible, n'avaient probablement pas encore atteint leur maturité, si bien que les effets délétères sur la morphologie sporale ne s'étaient peut-être pas encore manifestés.

Conclusion

Les escarpements rocheux du col des Croix, par leur altitude, leur exposition et leur nature géologique, ont permis l'installation, avec une importante promiscuité, de cinq taxons différents d'*Asplenium* (*A. adiantum-nigrum*, *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* et *A.* subsp. *trichomanes*).

Parmi les Ptéridophytes, ce genre est l'un de ceux le plus fréquemment sujet à des croisements interspécifiques. Le site du col des Croix (commune du Haut-du-Them-Château-Lambert en Haute-Saône) apparaît donc comme un des lieux les plus propices, dans les Vosges méridionales, à la découverte d'hybrides d'*Asplenium*. Trois ont déjà été mis en évidence, dont deux sont très rares sur le territoire national : *Asplenium ×murbeckii* et *A. trichomanes* nsubsp. *heufferi*.

Une poursuite des recherches pourrait peut-être permettre d'en découvrir d'autres, comme *Asplenium ×contrei* (= *A. adiantum-nigrum* × *A. septentrionale*) ou encore *Asplenium ×dolosum* (*A. adiantum-nigrum* × *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*).

L'étude fine des conditions stationnelles de ce site pourrait aussi apporter des informations intéressantes, par comparaison avec d'autres lieux riches en hybrides d'*Asplenium*, sur l'écologie et la phénologie des gamétophytes de ces plantes, dont le développement et la maturation sexuelle préside à la formation des hybrides.

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heufleri* et *A. ×murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery



Arnaud Bizot



Arnaud Bizot

▲
Figure 17 : *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* var. *incisum*. Col des Croix, Haut-du-Them-Château-Lambert, le 25/04/2011. ▶



Arnaud Bizot

Observation de deux hybrides rares d'*Asplenium*, *A. ×alternifolium* nsubsp. *heuffleri* et *A. ×murbeckii* (Pteridophyta) au col des Croix (Vosges méridionales, Haute-Saône, France). Arnaud Bizot, Jean-François Christians, Pascal Holveck et François Thiery

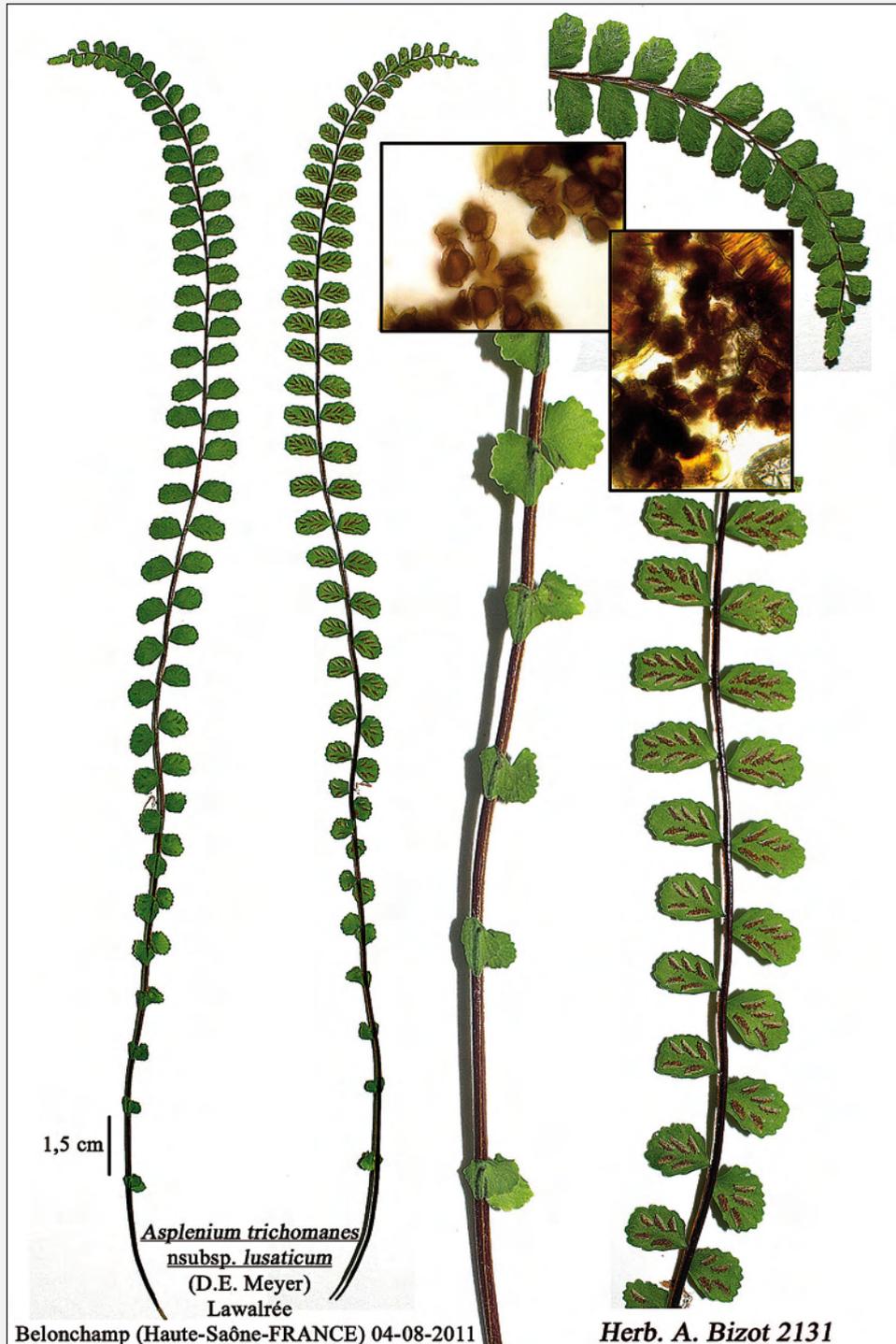


Figure 18 : exsiccata et microphotographies des spores d'un plant d'*Asplenium trichomanes* nsubsp. *lusaticum* observé au sud du Col des Croix, dans la commune de Belonchamp (F-70)

☞ Remerciements : nous tenons à remercier ici tous nos amis ptéridologues et membres du GEP (Group of European Pteridologists) qui ont contribué de diverses manières à ce travail : – **Ronnie Viane**, qui a réalisé les analyses cytologiques de l'*Asplenium × alternifolium* nsubsp. *heuffleri*, mais également d'autres *Asplenium* évoqués dans cet article : *Asplenium trichomanes* nsubsp. *lusaticum* et *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* var. *incisum*; – **Jean-Charles Bertier**, qui nous a beaucoup aidé, par ses propres observations en Haute-Loire et en Ardèche, à identifier l'*Asplenium × murbeckii* et qui nous a transmis quelques schémas personnels pour illustrer cet article; – **Michel Boudrie** et **Rémy Prelli**, pour leurs précieux conseils et les données cartographiques fournies; – **Günther Zenner**, pour nous avoir communiqué les données d'*Asplenium × murbeckii* en Allemagne.

Bibliographie

- BENSETTI F., HERARD-LOGEREAU K., VAN ES J. & BALMAIN C. (COORD.), 2004. *Cahiers d'Habitats Natura 2000*, tome 5 : *Habitats rocheux*. M.N.H.N. et La documentation française, 381 p.
- BIZOT A., 2001. Un site remarquable pour les ptéridophytes : les rochers du Saut de la Truite (vallée du Rahin, Haute-Saône). *Le Monde des Plantes*, **473** : 16-18.
- BIZOT A., 2012. Nouvelle station d'*Asplenium trichomanes* nsubsp. *staufferi* Lovis & Reichst. en Belgique et note complémentaire sur la présence d'*Asplenium trichomanes* nsubsp. *lusaticum* (D.E. Mey.) Lawalrée dans les Ardennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Ardennes*, **101** : 62-74.
- BORY DE SAINT-VINCENT J.B., 1837. Note sur l'hybridité chez les Fougères. *C.R. Acad. Sciences, Paris*, **V** : 125-128.
- BOUDRIE M., 1992. Une nouvelle station du rare hybride *Asplenium × murbeckii* Dörfler dans les Pyrénées Atlantiques. *Le Monde des Plantes*, **445** : 13-14.
- BUJNOCH J., 1993. Farnstanorte im Regierungsbezirk Trier. *Dendrocopos* **20**, *Nachtr.*, **9** : 226-233.
- CARDOT C., 1917-1918. Contribution à la flore de la Haute-Saône et du Territoire de Belfort : le genre *Asplenium* et ses diverses formes observées dans les Vosges méridionales. *Bull. Soc. Belfortaine d'Émulation*, **35** : 137-150.
- COURTIN O., 1997. Présence d'*Asplenium × alternifolium* Wulfen nothosubsp. *heuffleri* (Reichard) Aizpuru, Catalan et Salvo en Aveyron. *Le Monde des Plantes*, **459** : 26-27.
- COLLING G. & KRIPPEL Y., 2003. Notes floristiques. Observations faites au Luxembourg (2000-2001). *Bull. Soc. Nat. Luxembourg*, **103** : 3-23.
- EBERLE G., 1957. Deutscher strifenfarn und Heufflers streitfenfarn (*Asplenium germanicum* und *A. heuffleri*), zwei seilt langem bekannte Farnmischlinge in neuer Sicht. *Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde*, **93** : 6-30.
- EBERLE G., 1958. 100 Jahre *Asplenium heuffleri* Reichardt. *Hessische Floristische Briefe*, **76** : 1-4.
- EBERLE G., 1959. Streifenfarn in den Alpen und die Aufklärung der Entstehung ihrer bemerkenswertesten Mischlinge. *Jahrbuch des Vereins zum Alpenpflanzen und Tiere*, **24** : 25-35.
- FILET G., 2003. Recensement ptéridologique haut-saônois, réactualisation des prospections effectuées en 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001 & janvier 2003. *Bull. Soc. Hist. Nat. du pays de Montbéliard* (année 2003) : 197-202.
- GUÉTROT (docteur), 1919. Stations de l'*Asplenium murbeckii*. *Monde des Plantes*, **117** : 1-4.
- GUÉTROT (docteur), 1926. Histoire de l'*Asplenium (germanicum) Breynii*. *Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres*, année 1926 : 15-31.
- GUÉTROT (docteur), 1936. Histoire d'une fougère hybride de la France. *Asplenium (Cossonianum) Murbeckio (Septentrionale × Ruta muraria)*. *Bull. Soc. Nat. Archeo. Ain*, **50** : 210-233.
- JÉROME C. & SPEISSER S., 2001. Une fougère rare retrouvée dans le massif vosgien : *Asplenium trichomanes* L. variété *incisum* Moore. *Bull. Association Philomatique d'Alsace et de Lorraine*, **37** : 47-53.
- LIBERT A., 2010. *Asplenium trichomanes* L. var. *incisum* Moore dans le Massif Vosgien. *Lorraine Atlas, Suivi, Études et Recherches*, **6** : 43-46.
- MEYER D. E., 1962. Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XXIX). *Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **74** (9) : 450-461.
- MURRAY J.A., 1784. *Caroli a Linné equitis Systema Vegetabilium*. 14^e édition, J.C. Dietrich, Göttingen : I-XXXII + 1 004 p.
- NIESCHALK A. & C., 1961. *Asplenium-Bastarde* in Nordhessen. *Hessische Floristische Briefe*, **110** : 9-12.
- PARENT G.H., 1997. Atlas des Ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents. *Travaux scientifiques du Musée National d'Histoire Naturelle de Luxembourg*, **25** : 307 p.
- PHILIPPI G., 1990. *Pteridophyta in : Sebald O, Seybold S. & Philippi G. – Die Farn und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*. Ed. Ulmer, Stuttgart, **1** : 51-193.
- PRELLI R. (avec la coll. de M. BOUDRIE), 2001. *Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*. Éditions Belin, 432 p.
- RASBACH H., 2006. Neufunde von *Asplenium × heuffleri* Reichardt im Schwarzwald und ein Vergleich mit *Asplenium × alternifolium* Wulfen (*Pteridophyta*). *Carolinea*, **63** : 87-94.
- RASTETTER V., 1966. Beitrag zur Phanerogamen- und Gefäß – Kryptogamen – Flora des Haut-Rhin. *Mitt. Bad. Landesver. Natirkunde u. Naturschutz*, **9** (1) : 151-237.
- REICHSTEIN T., 1981. Hybrids in European *Aspleniaceae (Pteridophyta)*. *Botanica Helvetica*, **91** : 89-139.

REICHSTEIN T., 1984. *Aspleniaceae* [211-275] in Hegi G. – *Illustrierte Flora Von Mittel Europa*. Band 1. Teil 1. *Pteridophyta Spermatophyta* (2^e édition, 1984), 310 p.

ROBBE G., 1993. Les groupements végétaux du Morvan. *Soc. Hist. Nat. et amis du Muséum d'Autun*, 160 p.

ROYER J.-M., FELZINES J.-C., MISSET C. & THÉVENIN S., 2006. Synopsis

commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, n° spécial, **25**, 394 p.

THÉOBALD N. & THIÉBAUD J. (AVEC coll. de M. BERNATZKY), 1973. *Carte géologique 1/50 000, feuille XXXV-20 (Girromagny) + notice (23 p.)*. B.R.G.M.

WALTER É., 1938. *L'affolement des fougères*. *Pteridophyta exsiccata, étude critique des fougères d'Europe*, 1^{er} fascicule 1937, 11^e partie. Fascicule manuscrit multcopié.

WALTER É. & CALLÉ J., 1952. *Liste des plantes*. *Pteridophyta exsiccata, étude critique des fougères d'Europe*, 6^{ème} fascicule 1950. Fascicule manuscrit multcopié.

