

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 33 (1978)
Heft: 1

Artikel: Les espèces du groupe Polypodium vulgare du Massif armoricain
Autor: Badré, Frédéric / Prelli, Rémy
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880203>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 15.03.2025

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

Les espèces du groupe *Polypodium vulgare* du Massif armoricain

FRÉDÉRIC BADRÉ & RÉMY PRELLI¹

Résumé

BADRÉ, F. & R. PRELLI (1978). Les espèces du groupe *Polypodium vulgare* du Massif armoricain. *Candollea* 33: 89-106. En français, résumé anglais.

Les 3 cytotypes: diploïde, *P. australe* Fée, tétraploïde, *P. vulgare* L. et hexaploïde, *P. interjectum* Shivas et leurs hybrides existent dans le Massif armoricain. Seuls les deux caractères, présence de paraphyses et nombre de cellules indurées de l'anneau de déhiscence, sont utilisés pour la clé des espèces. L'écologie et la phénologie des 3 espèces sont précisées pour l'ouest de la France. Les auteurs ont établi 3 cartes de répartition.

Abstract

BADRÉ, F. & R. PRELLI (1978). The species of the complex *Polypodium vulgare* from the Armorican Massif. *Candollea* 33: 89-106. In French, English abstract.

The 3 cytotypes: diploid, *P. australe* Fée, tetraploid, *P. vulgare* L. and hexaploid, *P. interjectum* Shivas and their hybrids occur on "Massif armoricain". The only two characters, presence of paraphyses and number of indurated annulus cells are used in the key. Ecology and phenology of the three species are discussed for the western part of France. The authors present 3 distributional maps.

Introduction

Le Massif armoricain est une région naturelle définie par son sous-sol composé de terrains précambriens et primaires et aussi par son isolement des autres massifs primaires par les plaines secondaires et tertiaires du Bassin parisien et du Bassin aquitain. La dominance sur toute son étendue du climat atlantique lui confère enfin une forte originalité. Ses limites sont celles prises par DES ABBAYES & al. (1971). Il comprend la totalité des départements du Finistère, des Côtes-du-Nord, du Morbihan, de l'Ille-et-Vilaine, de la Loire-Atlantique et de la Mayenne. Sa limite orientale n'englobe qu'une partie des départements de la Vendée, des Deux-Sèvres, du Maine-et-Loire, de la Sarthe, de l'Orne, du Calvados et de la Manche. Le territoire comprend aussi les îles anglo-normandes (Jersey et Guernesey) qui sont une dépendance géologique du Massif armoricain et "l'île" primaire de la forêt de Perseigne (Sarthe) qui est séparée du territoire armoricain par l'étroit "détroit" d'Alençon.

¹Taxinomie, F. Badré, répartition, écologie et phénologie, R. Prelli, avec la collaboration de D. Thomas pour les photographies de spores.

Les espèces du groupe *P. vulgare*

MANTON (1947, 1950) a mis en évidence, en Europe, l'existence de 3 cytotypes dans le groupe *Polypodium vulgare*. SHIVAS (1961, 1962) a publié des études morphologiques, palynologiques et cytologiques de ces 3 cytotypes et en fit 3 espèces. Rappelons brièvement les résultats des travaux cytologiques et expérimentaux de ces auteurs.

- *Polypodium australe* Fée (*Polypodium serratum* (Willd.) Sauter non Aublet) est diploïde, $2n = 74$. C'est le taxon le plus méridional avec en Europe, une aire de répartition surtout méditerranéenne, mais avec une extension atlantique jusqu'aux Iles Britanniques. En France, cette espèce croît sur des substrats calcaires ou siliceux.
- *Polypodium vulgare* L. est allotétraploïde, $2n = 148$. Ce taxon n'est pas proche du *P. australe* car les génomes de la première espèce (AABB) ne sont pas homologues à ceux (CC) de la deuxième. L'un des parents présumé du tétraploïde serait le cytotype diploïde, *P. virginianum* L. de l'Amérique du Nord et de l'Asie orientale. L'espèce est commune et répandue dans toute l'Europe, mais plus rare aux basses altitudes dans la région méditerranéenne.
- *P. interjectum* Shivas (*P. vulgare* L. var. *prionodes* Rothm.) est hexaploïde, $2n = 222$ et résulte du croisement des cytotypes diploïde et tétraploïde suivi d'un doublement du nombre de chromosomes. Ce taxon possède un génome en commun avec les 2 cytotypes diploïde et tétraploïde du *P. virginianum* L. et aussi avec le *P. vulgare* L. L'espèce paraît répandue en Europe mais ne semble pas connue en Scandinavie et dans le NE de l'Europe. Comme le signalent JALAS & SUOMINEN (1972), sa répartition est certainement insuffisamment connue.

Caractères et clé des espèces

Les travaux de SHIVAS (loc. cit.) puis ceux de FERNANDES (1968) concernant le groupe *P. vulgare* du Portugal et des îles Açores et Madère ont mis en évidence d'assez nombreux caractères: la présence ou l'absence de paraphyses dans les sores, le nombre de cellules indurées de l'anneau de déhiscence des sporanges, les dimensions des spores, la forme du limbe, les dimensions du limbe et l'indice foliaire (rapport de la longueur sur la largeur), la longueur du pétiole et l'indice pétiolaire (rapport de la longueur du limbe de la feuille sur celle du pétiole), les pennes inférieures réfléchies ventralement ou non, la forme des sores, les époques de végétation et de maturation des spores, l'habitat. De leur côté ROTHMALER & SCHNEIDER (1962) ont accordé quelques significations aux écailles tandis que BENOIT (1966) a mis l'accent sur les cellules stomatiques.

Tous ces caractères n'ont pas la même valeur discriminante et ne sont pas toujours bien individualisés. Il n'est pas nécessaire de passer en revue les critiques

formulées à ce sujet, ce qui a été fait par ROBERTS (1970), BERTON (1974) et NARDI & TOMMEI (1976). Dans le présent travail nous n'avons retenu pour établir la clé de détermination que les deux caractères suivants: paraphyses et nombre de cellules indurées de l'anneau de déhiscence. En plus de ces 2 caractères principaux, nous en envisagerons 3 autres: la forme du limbe et celle des sores qui n'interviennent qu'à titre confirmatif, l'observation des spores pour la reconnaissance des hybrides.

Les paraphyses

Les sores de *P. australe* sont caractérisés par la présence parmi les sporanges, de paraphyses¹ ramifiées (fig. 1) et de longueur comparable à celles de sporanges. L'absence de ces organes chez les deux autres espèces leur donne une valeur discriminante absolue comme l'a signalé MARTENS (1949 et 1950). Il ne faut pas confondre ces paraphyses avec les poils épidermiques beaucoup plus courts et peu ramifiés (branches latérales courtes formées de 1 à 3 cellules) qui existent sur le limbe des trois espèces et qui peuvent être parmi les sporanges, ou près de la base des sores, très rarement attachés à la base d'un sporange (ROBERTS, 1970; BERTON, 1974).

L'abondance des paraphyses est variable. Dans une population des Côtes-du-Nord, nous en avons dénombré jusqu'à 24 par sore dans certaines feuilles alors que d'autres plantes n'en montraient qu'une ou deux par sore. Le plus grand nombre d'observation (46%) en révèle 5 à 10 par sore.

L'anneau de déhiscence des sporanges

Si un spécimen possède des sores dépourvus de paraphyses, il est possible de le rapporter soit à *P. interjectum* soit à *P. vulgare* suivant le nombre de cellules qui constituent l'anneau de déhiscence de ses sporanges.

Chez *P. interjectum* les sporanges (fig. 2) ont en moyenne moins de 10 cellules indurées alors que chez *P. vulgare* (fig. 3) cette moyenne est toujours supérieure à 10 (le calcul des moyennes doit se faire pour plusieurs sores sur chaque feuille). Nos observations sur ces deux espèces dans le Massif armoricain sont conformes aux valeurs données par SHIVAS (1961) et BERTON (1974): 6-10 cellules pour *P. interjectum*, 10-14 pour *P. vulgare*.

¹ La recherche de paraphyses dans les sores se fait au microscope, à un faible grossissement, sans lamelles. Elle se fait soit à partir de matériel frais ou de spécimens d'herbier (BERTON, 1974). Dans ce deuxième cas, la technique consiste à mouiller un sore puis de le prélever en coupant au ras de l'épiderme du limbe. Ensuite dissocier les sporanges sur une lame dans une goutte du milieu du montage (simplement de l'eau de Javel ou tout autre liquide hydratant). Sur le frais et surtout dans les jeunes sores, les paraphyses peuvent être vues à des grossissements de 30-40 x.

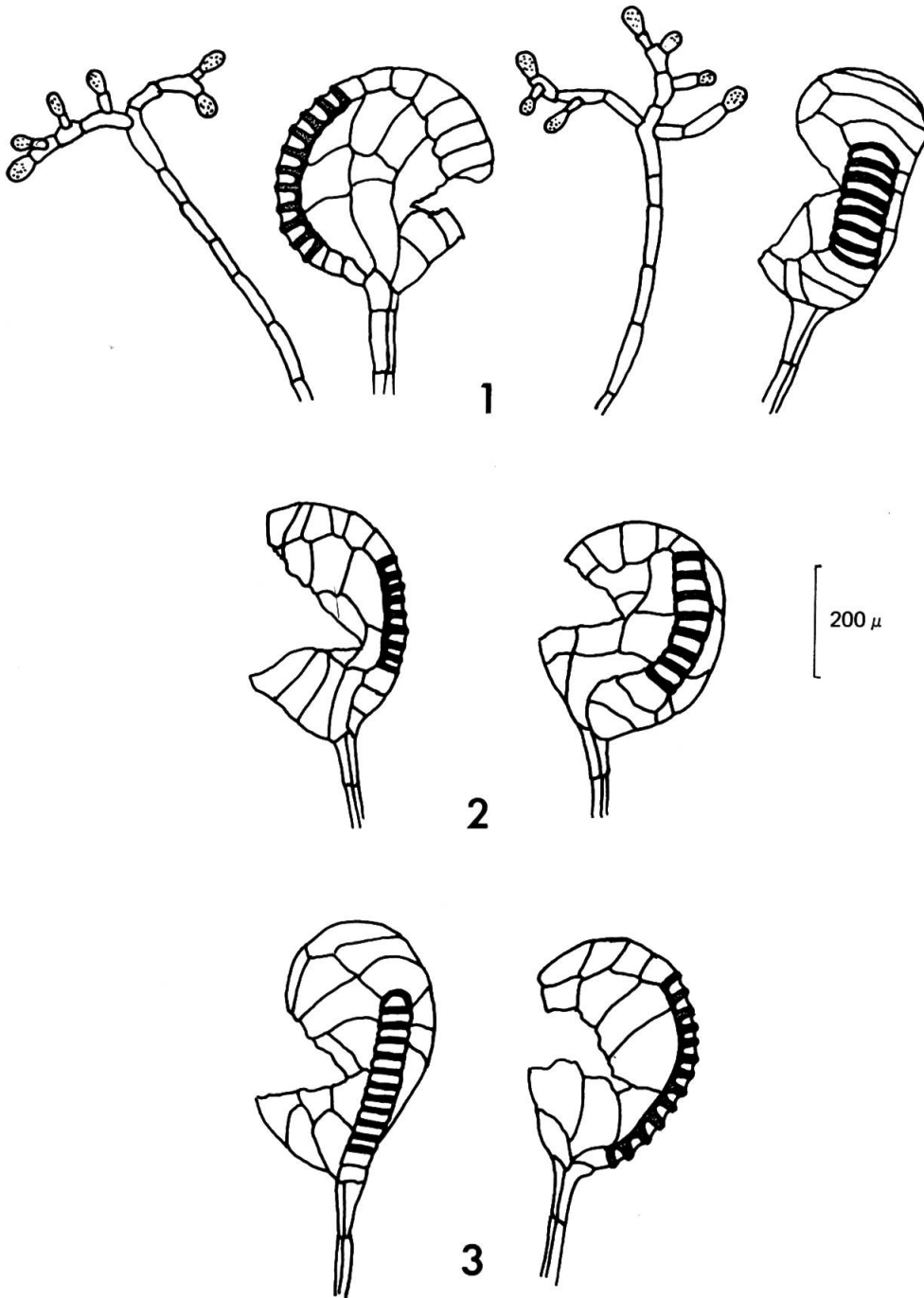


Fig. 1. — Paraphyses et sporanges de *Polypodium australe* Fée.

Fig. 2. — Sporanges de *Polypodium interjectum* Shivas.

Fig. 3. — Sporanges de *Polypodium vulgare* L.

Outre cette différence quantitative entre les anneaux de *P. interjectum* et de *P. vulgare*, nous avons retrouvé dans la plupart des échantillons armoricains étudiés, une différence d'aspect bien nette que BENOIT (1966) a signalée dans le pays de Galles: les cellules indurées sont bien différenciées avec des membranes fortement épaissies de couleur brun sombre chez *P. vulgare*, alors que chez *P. interjectum* ces cellules sont souvent jaune pâle ou même presque incolores, de sorte que les limites de l'anneau n'apparaissent pas toujours avec évidence.

La moyenne des cellules indurées de l'anneau de *P. australe* est assez variable. En effet, d'après SHIVAS (1961) les moyennes des nombres de cellules indurées se situent entre 4 et 7. Les observations de ROBERTS (1970) puis celles de BERTON (1974) sur les Polypodes de Corse ont donné des résultats différents que confirment nos comptages sur les populations armoricaines. Le nombre de cellules indurées de l'anneau de déhiscence de *P. australe* est beaucoup plus variable que ne le dit Shivas (tabl. 1).

Moyenne	Nombre d'observations (%)
< 7	22
7 à 10	64
> 10	14

Tabl. 1. — Moyennes (calculées par feuille) des nombres de cellules indurées chez *P. australe*.

Le limbe

Porté par un pétiole de longueur variable, généralement compris entre $\frac{1}{5}$ et $\frac{2}{5}$ de la longueur totale de la fronde, le limbe mesure le plus souvent de 5 à 30 cm, suivant les conditions stationnelles. Cette importante variation s'observe dans les trois types. En général, la forme du limbe est, par contre, assez caractéristique de l'espèce.

P. australe (fig. 4): le limbe est triangulaire; sa largeur maximum est près de la base. La feuille est large, le rapport l/L présentant la valeur la plus élevée des trois espèces (supérieur à $\frac{1}{2}$ dans 98% des cas), (tabl. 2). Le sommet montre une diminution assez brusque de la longueur des segments; la feuille se termine par un segment terminal bien développé.

Cette morphologie est la plus fréquemment réalisée, mais certaines populations s'écartent sensiblement de ce type. Ajoutons que si les segments sont parfois dentés, voire exceptionnellement pinnatifides, ils restent le plus souvent entiers. D'après SHIVAS (1961) les segments des 3 espèces peuvent avoir la marge dentée, voire pinnatifide. Cela est fréquent chez le *P. interjectum* (nous l'avons aussi observé dans le Massif armoricain). Cette variation morphologique concernant les marges des segments ne permet pas de distinguer les taxons. De telles formes ont souvent été confondues avec le *P. australe* surtout dans les pays comme la Grande-Bretagne ou le cytotype diploïde est rare. Cette confusion semble dater de la création par WILDENOW (1810) du var. *serratum*.

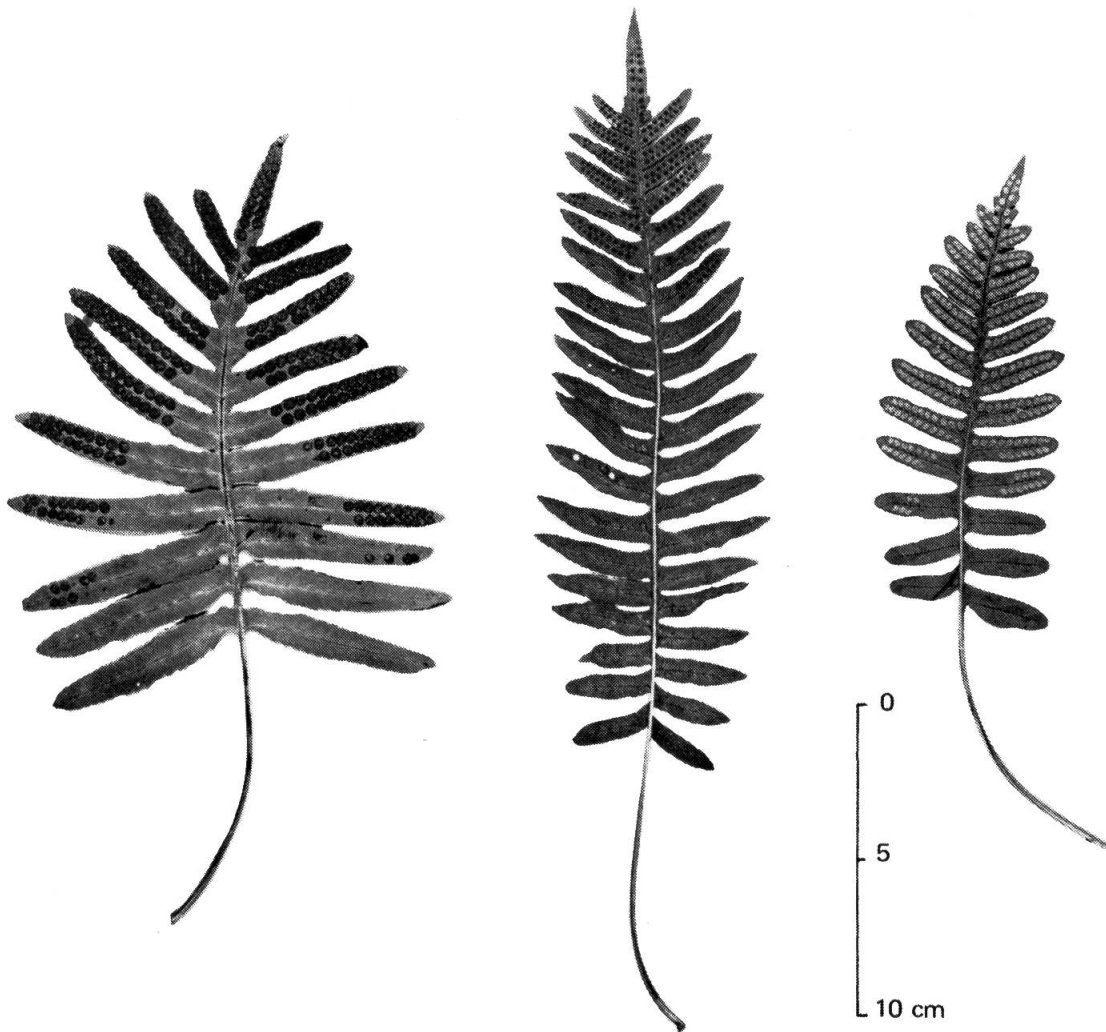


Fig. 4. — De gauche à droite: feuilles de *Polypodium australe* Fée, *P. vulgare* L. et *P. interjectum* Shivas (photographies: Monique Chalopin).

P. interjectum (fig. 4): le limbe ovale-triangulaire atteint sa largeur maximum entre le tiers et la moitié de sa longueur. La feuille est de largeur moyenne. Le rapport l/L est compris entre $1/3$ et $1/2$ dans 66% des cas (tabl. 2). Les segments diminuent très graduellement de longueur vers le sommet qui présente un segment terminal peu individualisé. Cette description correspond à la morphologie la plus répandue, mais des variations peuvent se présenter, en particulier sur la forme du sommet de la feuille qui rappelle parfois celui de *P. vulgare*.

P. vulgare (fig. 4): le limbe présente un contour général allongé, à bords plus ou moins parallèles. La feuille est étroite. Le rapport l/L est inférieur à $1/3$ dans 74% des cas (tabl. 2). Le sommet de la feuille se caractérise par une brusque diminution de la longueur des segments et la présence d'un long segment terminal bien individualisé.

Précisons là aussi que si cette description correspond à la majorité des populations, le caractère du sommet de la feuille est parfois moins accentué et rappelle beaucoup l'aspect mentionné pour *P. interjectum*.

Espèces	$l/L = < 1/3$	$l/L = 1/3-1/2$	$l/L = > 1/2$
<i>P. australe</i>	0	2	98
<i>P. interjectum</i>	14	66	20
<i>P. vulgare</i>	74	26	0

Tabl. 2. — Répartition (en %) du rapport largeur maximum/Longueur du limbe pour chacune des trois espèces.

Les sores

Chez *P. australe* et *P. interjectum* les sores ont généralement un contour assez nettement elliptique. Ce caractère est particulièrement marqué chez *P. interjectum*. Les sores sont de grandes dimensions, de 2-3(-3.5) mm, ce qui les rend jointifs, voire plus ou moins confluent à maturité. *P. vulgare*, par contre, possède en général des sores de forme circulaire, plus petits, de 1.5-2 mm de diamètre qui restent séparés à maturité.

Clé des espèces

- 1a. Présence de paraphyses parmi les sporanges *P. australe*
- 1b. Sores dépourvus de paraphyses 2
- 2a. Le nombre de cellules de l'anneau mécanique est en moyenne inférieur à 10. *P. interjectum*
- 2b. Le nombre de cellules de l'anneau mécanique est en moyenne supérieur à 10. *P. vulgare*

Ecologie

Les trois espèces de Polypodes ne croissent pas dans les mêmes biotopes. Leurs exigences écologiques dans l'ouest de la France sont les suivantes en soulignant bien que toute généralisation hors de nos limites serait prématurée.

P. australe se comporte dans le Massif armoricain comme une espèce thermophile. Son comportement écologique coïncide en cela avec sa répartition géographique. L'espèce se trouve en effet en des sites bien ensoleillés, sur des rochers

découverts, dans les secteurs de notre région où le climat est particulièrement clémente. A partir de ces stations naturelles *P. australe* colonise abondamment les vieux murs du voisinage. Toutefois, en Vendée, il peut se développer en conditions mésophiles (notons que dans le sud de la France cette espèce peut être considérée comme mésophile) et se trouve par exemple à Noirmoutier, à terre dans les sous-bois et même en épiphyte sur les chênes verts. Signalons enfin qu'il ne craint pas l'exposition aux embruns dans certaines stations tout à fait littorales.

P. interjectum est, au contraire, une espèce très tolérante vis-à-vis de la plupart des facteurs écologiques. Elle croît le plus souvent en stations découvertes telles que vieux murs, talus bordant les routes, ou rochers de natures géologiques variées. Elle existe aussi sur les talus forestiers ombragés des chênaies acidophiles de l'ordre phytosociologique des *Quercetalia robori-petraeae* Tüxen (où il accompagne alors souvent *P. vulgare*) et des bois à humus doux comme les chênaies-frênaies de pente de l'alliance du *Fraxino-Carpinion* Tüxen & Diem. L'espèce est également assez commune en épiphyte dans les grands massifs forestiers. Elle peut aussi croître sur des rochers littoraux soumis aux embruns lors des fortes tempêtes. En définitive, dans les conditions les plus variées.

P. vulgare quant à lui, se développe dans des conditions beaucoup plus uniformes. Recherchant l'ombre et la fraîcheur, c'est une espèce essentiellement forestière qui pousse sur les talus ou parmi les mousses recouvrant la base des troncs ou les rochers. Elle peut également s'établir sur le sol forestier lui-même lorsque celui-ci est en pente. Elle est exceptionnellement épiphyte. Modérément acidophile, *P. vulgare* est lié aux chênaies et chênaies-hêtraies de l'ordre des *Quercetalia robori-petraeae* Tüxen. Nous ne l'avons pas noté sur humus doux, et les rares individus rencontrés sur l'humus brut des pinèdes présentent une vitalité réduite.

Phénologie

Les trois Polypodes ne sont pas synchrones dans leur développement. L'époque de maturation des spores varie aussi d'une espèce à l'autre. Le calendrier suivant, établi d'après nos observations dans l'ouest de la France ne diffère pas de celui proposé par SHIVAS (1961).

P. australe présente dans la région méditerranéenne une période de végétation hivernale et un arrêt estival. La même biologie s'observe dans l'ouest de la France, avec développement des jeunes feuilles à la fin de l'été (août-septembre), maturation et libération des spores à la fin de l'hiver ou au début du printemps (mars-avril). Les feuilles sèchent ensuite et restent sèches pendant l'été.

Polypodium interjectum: les nouvelles feuilles paraissent dès le printemps. En mai, les premières développées portent déjà l'ébauche des sporanges. Puis, le développement des feuilles se poursuit, très échelonné au sein d'une même population. La sécheresse estivale ralentit quelque peu le phénomène, mais une nouvelle poussée importante a lieu à la fin de l'été (août-septembre). En conséquence, la libération des spores sera elle aussi très échelonnée dans le temps. Elle commence dès la fin de l'été (septembre-octobre) pour les premières feuilles parues au printemps, puis elle présente un deuxième et très important maximum à la fin de l'hiver

(février-mars) correspondant à l'arrivée à maturité des feuilles qui ont poussé à la fin de l'été.

Chez *P. vulgare*, les nouvelles feuilles se développent au printemps. Comme celles de *P. interjectum*, elles portent en mai de jeunes sporanges qui vont se développer et qui libéreront leurs spores à la fin de l'été (septembre-octobre). Les feuilles se dessècheront ensuite progressivement à la fin de l'hiver.

Répartition

Les stations pointées sur les cartes en annexe ont toutes été vues sur le terrain et les plantes identifiées par leurs auteurs, excepté celles des îles anglo-normandes. Il n'existe pas de cartographie détaillée au sujet des espèces du groupe *Polypodium vulgare*. La plupart des indications chorologiques publiées ont été reprises par DES ABBAYES & al. (1971). A celles-là, il faut ajouter d'autres indications données par DENIZOT (1915) et DUPONT (1974).

P. australe (fig. 5)

Sa répartition dans l'ouest de la France confirme son caractère thermophile souligné dans le paragraphe consacré à l'écologie des espèces. Le long du Val de Loire et plus au sud, la plante est largement distribuée — quoique de fortes inégalités apparaissent — tant dans la région maritime et les îles qu'à l'intérieur des terres. Au nord du Val de Loire, ses exigences climatiques cantonnent *P. australe* dans une bordure littorale souvent étroite. Il suit ainsi le tour de la Bretagne, avec une fréquence inégale, beaucoup plus importante sur le littoral méridional qu'en bordure de la Manche, et se retrouve, assez répandu, dans le Cotentin. Toutefois, nos recherches sont restées vaines dans l'extrême ouest du Finistère ainsi que dans les îles bretonnes. Enfin, quelques stations disjointes existent sur les calcaires primaires de l'est armoricain. Nous en connaissons deux: Fresnay-sur-Sarthe (Sarthe) et Saulges (Mayenne).

La plupart des stations pointées sur la carte sont nouvelles. Quelques autres étaient tombées dans l'oubli bien que des échantillons, parfois anciens, les représentent dans l'herbier du Muséum de Paris: Dinan (1917), Concarneau (1901), Le Faou (1897), Saint-Vaast-la-Hougue (1850).

Côtes-du-Nord: Dinan; Hillion, env. 6 km à l'est de St-Brieuc; Port-à-la-Duc, env. 7 km au sud du Cap Fréhel; St-Efflam, env. 4 km au nord-est de Plestin-les-Grèves. **Deux-Sèvres:** Argenton-Château; Thouars. **Finistère:** Chateaulin; Concarneau; La Roche, env. 4 km au nord-est de Landerneau; Le Faou, env. 30 km au sud-est de Brest; Loctudy, env. 6 km au sud-est de Pont-l'Abbé; Moëlan-sur-Mer, env. 8 km au sud-ouest de Quimperlé; St-Pol-de-Léon. **Ille-et-Vilaine:** Cancale; Redon. **Loire-Atlantique:** Ancenis; Casson, env. 20 km au nord de Nantes; Chateaubriant; Clisson, env. 20 km au sud-est de Nantes; Nantes; Piriac-sur-Mer, env. 10 km au nord-ouest de Guérande; Pornic; St-Philibert-de-Grand-Lieu, env. 20 km au sud-

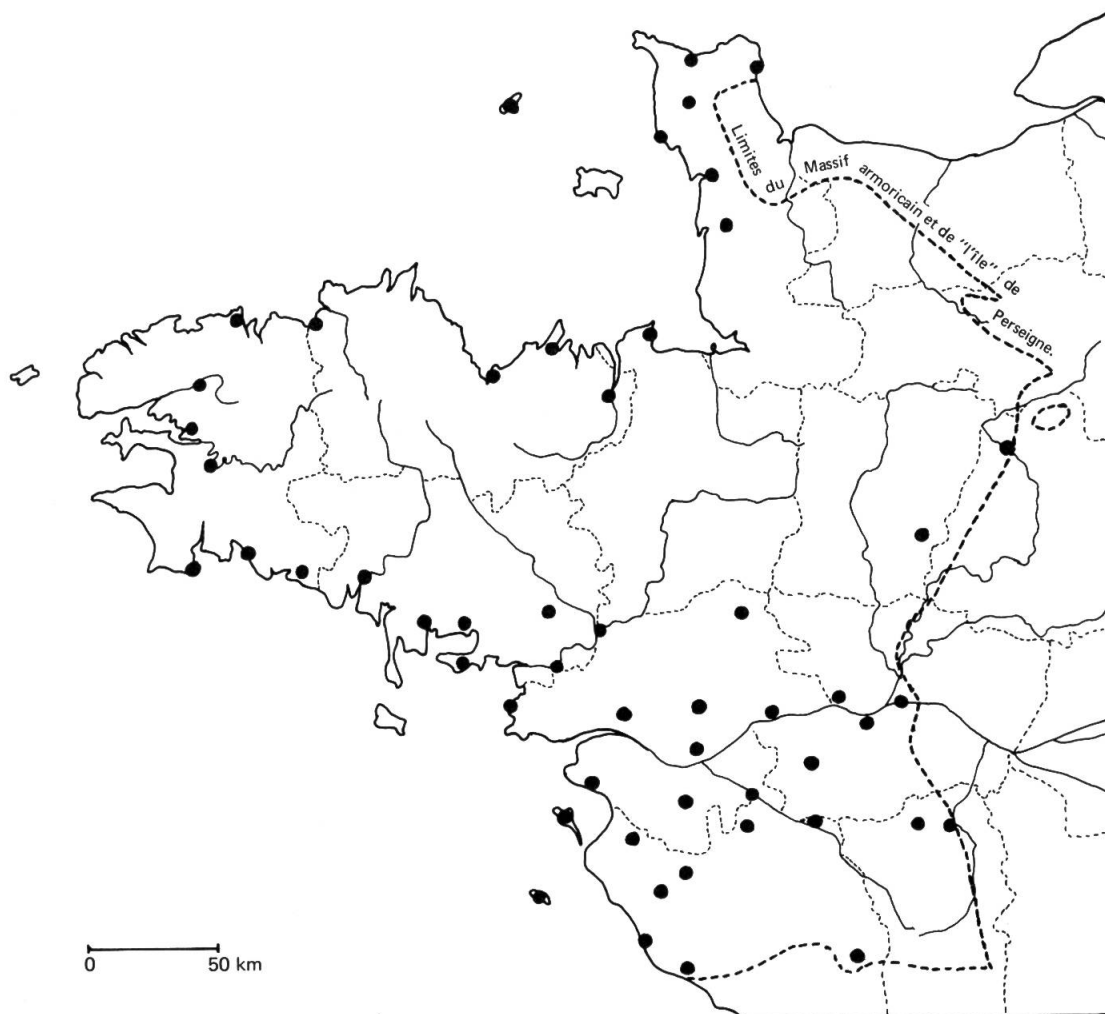


Fig. 5. – Carte de répartition de *Polypodium australe* Fée.

sud-ouest de Nantes; Savenay, env. 20 km à l'est-nord-est de St-Nazaire. **Maine-et-Loire:** Beaupréau, env. 20 km au nord-nord-ouest de Cholet; Champtocé-sur-Loire, env. 25 km à l'ouest-sud-ouest d'Angers; Chaufond-sur-Layon, env. 20 km au sud-ouest d'Angers; Les Ponts-de-Cé, 5 km au sud-sud-est d'Angers. **Manche:** Briquebec, env. 20 km au sud de Cherbourg; Carteret; Coutances; Lessay, env. 20 km au nord-nord-ouest de Coutances; Octeville, 2 km au sud-ouest de Cherbourg; St-Vaast-la-Hougue. **Mayenne:** Saulges, env. 30 km à l'est-sud-est de Laval. **Morbihan:** Auray; Hennebont; La Roche-Bernard; Rochefort-en-Terre; Sarzeau, env. 15 km au sud de Vannes; Vannes. **Sarthe:** Fresnay-sur-Sarthe, env. 15 km au sud-sud-ouest d'Alençon. **Vendée:** Apremont, env. 15 km à l'est-nord-est de St-Gilles-Croix-de-Vie; Bois-de-Céné, à 10 km au nord de Challans; partie nord de la forêt d'Olonne; Mervent, 7 km au nord-nord-est de Fontenay-le-Comte; Montaigu, env. 35 km au nord-nord-est de La Roche-sur-Yon; Mortagne-sur-Sèvre, à 10 km au sud-ouest de Cholet; Palluau, env. 20 km au nord-ouest de La Roche-sur-Yon;

Talmont-St-Hilaire, env. 10 km à l'est-sud-est des Sables d'Olonne; îles de Noirmoutier et d'Yeu. *Iles anglo-normandes*: Guernesey.

P. interjectum (fig. 6)

C'est, de loin, l'espèce la plus commune dans l'ouest de la France. Sa plasticité écologique lui a permis de se répandre sur l'ensemble du territoire étudié sans qu'aucune lacune importante n'apparaisse, que ce soit sur le littoral, dans les îles ou à l'intérieur des terres.

Calvados: Balleroy, env. 15 km au sud-ouest de Bayeux; Campeaux, env. 15 km au nord-nord-ouest de Vire; Pont-d'Ouilly, env. 15 km à l'ouest de Falaise. *Côtes-du-Nord*: Créhen, 3 km au nord-nord-est de Plancoët; Corlay, env. 30 km au sud-sud-est de Guingamp; Erquy; Guingamp; Jugon, env. 20 km à l'ouest-sud-ouest

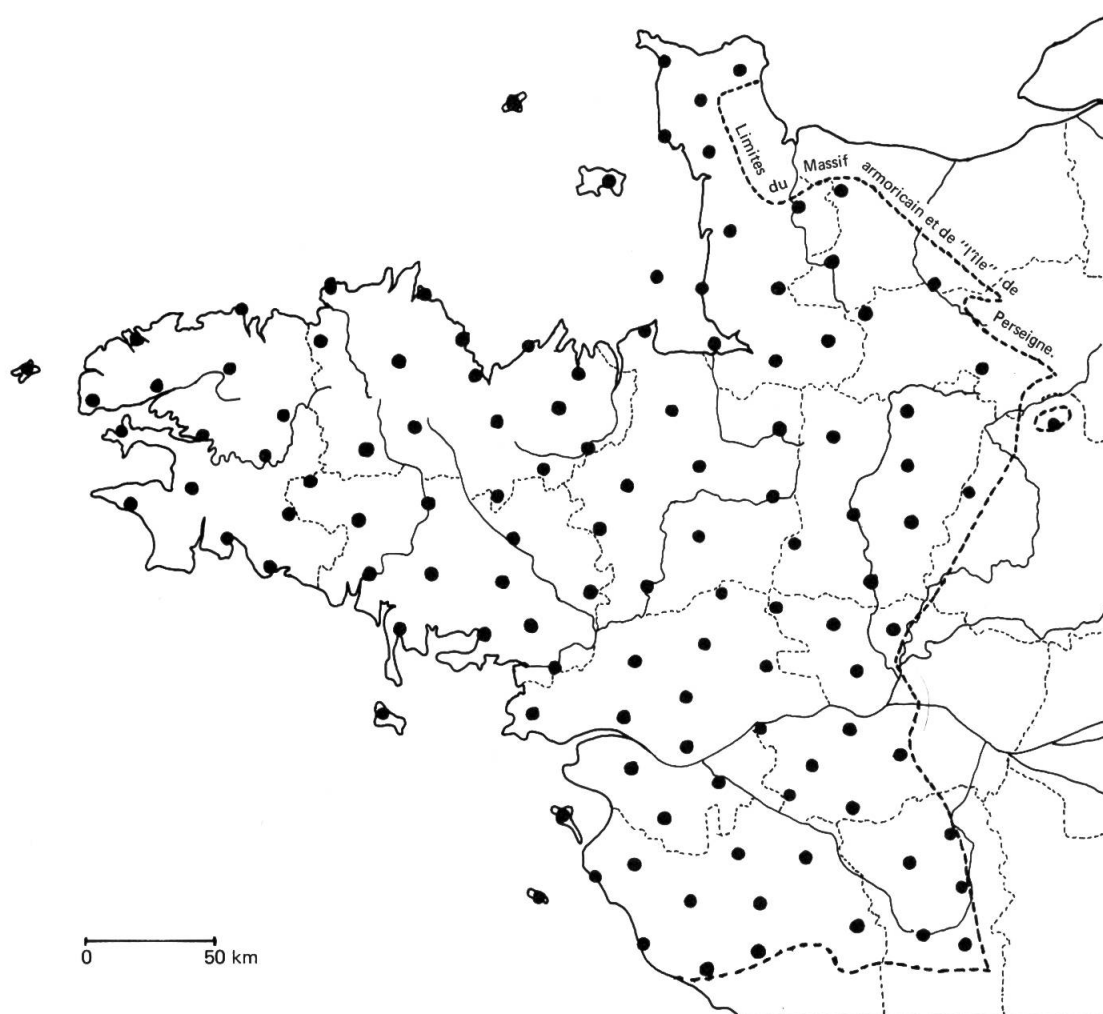


Fig. 6. — Carte de répartition de *Polypodium interjectum* Shivas.

de Dinan; Merdrignac, 25 km à l'est de Loudéac; Moncontour, env. 20 km au sud-est de St-Brieuc; Paimpol; Ploumanach, 4 km au nord-ouest de Perros-Guirec; Plufur, env. 15 km au sud-ouest de Lannion; Rostrenen; St-Brieuc; St-Etienne-Gué-de-l'Isle, env. 10 km au sud-est de Loudéac; St-Jouan-de-l'Isle, env. 25 km au sud-sud-ouest de Dinan; St-Quay-Portrieux, env. 20 km nord-nord-ouest de St-Brieuc. **Deux-Sèvres:** Beaulieu-sous-Parthenay, 8 km au sud de Parthenay; Bressuire; Ste-Radegonde, 3 km au nord-ouest de Thouars; St-Loup-Lamairé, env. 15 km au nord-nord-est de Parthenay; Secondigny, env. 15 km à l'ouest-sud-ouest de Parthenay. **Finistère:** Aber-Wrach; Audierne; Camaret; Chateauneuf-du-Faou, env. 30 km au nord-est de Quimper; Forêt-Fouesnant, env. 5 km au nord-ouest de Concarneau; Huelgoat; Kerhuon, env. 5 km à l'est de Brest; Lampaul-Guimiliau, 4 km au sud-est de Landivisiau; Le Conquet; Locronan, env. 10 km à l'est de Douarnenez; Pont-Aven, env. 15 km à l'ouest de Quimperlé; Roscoff; Rosnoën, 10 km au nord-ouest de Chateaulin; Scaër, env. 30 km à l'est de Quimper; île d'Ouessant. **Ille-et-Vilaine:** Combourg; Corps-Nuds, env. 15 km au sud-sud-est de Rennes; Fougères; Montfort-sur-Meu, env. 20 km à l'ouest-nord-ouest de Rennes; Plélan-le-Grand, env. 35 km à l'ouest-sud-ouest de Rennes; Port-de-Messac, env. 35 km au sud-sud-ouest de Rennes; St-Coulomb, entre St-Malo et Cancale; St-Sulpice-la-Forêt, env. 15 km au nord-est de Rennes; Vitré. **Loire-Atlantique:** forêt de Machecoul, env. 25 km au sud-ouest de Nantes; forêt de Princé, env. 25 km au sud-est de St-Nazaire; forêt de St-Mars, env. 20 km au sud-sud-est de Chateaubriant; Guérande; Héric, env. 20 km au nord-nord-ouest de Nantes; Orvault, env. 5 km au nord-ouest de Nantes; Plessé, env. 20 km au sud-est de Redon; Rougé, env. 10 km au nord-nord-ouest de Chateaubriant; St-Fiacre, env. 10 km au sud-est de Nantes; Savenay, env. 20 km à l'est-nord-est de St-Nazaire; Treffieux, env. 15 km au sud-ouest de Chateaubriant. **Maine-et-Loire:** Beaupréau, env. 20 km au nord-nord-ouest de Cholet; Champigné, env. 20 km au nord d'Angers; Champtoceaux, env. 25 km au nord-est de Nantes; Faveraye-Machelles, env. 25 km au sud-sud-est d'Angers; Montfaucon, env. 20 km à l'ouest-nord-ouest de Cholet; Pouancé, env. 15 km à l'est-nord-est de Chateaubriant; St-Clément-de-la-Place, env. 15 km au nord-ouest d'Angers; St-Laurent-de-la-Plaine, env. 25 km au sud-ouest d'Angers; Segré; Toutlemonde, 9 km à l'est de Cholet. **Manche:** Bricquebec, env. 20 km au sud de Cherbourg; Carteret; Coutances; Granville; La Haye-du-Puits, env. 30 km au nord-nord-ouest de Coutances; Mont-St-Michel; Mortain; St-Lô; Teurtheville-Bocage, env. 15 km à l'est-sud-est de Cherbourg; Vauville, env. 15 km à l'ouest de Cherbourg; Vezins, env. 15 km au sud-est d'Avranches; Villedieu-les-Poêles; Grande île de Chausey. **Mayenne:** Château-Gontier; Cuillé, env. 30 km à l'ouest-sud-ouest de Laval; Jublains, env. 10 km au sud-est de Mayenne; Lassey, env. 20 km au nord-est de Mayenne; Laval; St-Denis-de-Gâtines, env. 20 km à l'ouest-nord-ouest de Mayenne; Vaiges, env. 20 km à l'est-sud-est de Laval. **Morbihan:** forêt de Floranges, env. 25 km au nord-ouest de Vannes; Gourin, env. 50 km à l'ouest-nord-ouest de Pontivy; Hennebont; Josselin; Kernascleden, env. 30 km au nord-nord-est de Lorient; La Gacilly, env. 25 km au sud-est de Ploërmel; La Roche-Bernard, env. 40 km au sud-est de Vannes; Noyal, 8 km au sud-est de Vannes; Plouharnel, 3 km au nord-ouest de Carnac; Pontivy; Questembert, env. 25 km à l'est de Vannes; Trédion, env. 20 km au nord-est de Vannes; Le Palais à Belle-Ile-en-Mer. **Orne:** Carrouges, env. 25 km au nord-ouest d'Alençon; Tinchebray, env. 15 km à l'ouest de Flers. **Sarthe:** forêt de Perseigne; Rouessé-Vassé, env. 5 km au sud-ouest de Sillé-le-Guillaume. **Vendée:** Aizenay, env. 15 km au nord-ouest

de la Roche-sur-Yon; Avrillé, env. 20 km à l'est-sud-est des Sables d'Olonne; Challans; partie nord de la forêt d'Olonne; forêt du Déroit, env. 15 km à l'est-nord-est de La Roche-sur-Yon; La Châtaigneraie, env. 20 km au nord-nord-est de Fontenay-le-Comte; Les Brouzils, env. 25 km au nord-nord-est de La Roche-sur-Yon; Les Herbiers, env. 40 km au nord-est de La Roche-sur-Yon; Mareuil-sur-Lay, env. 20 km au sud-est de La Roche-sur-Yon; St-Jean-de-Monts; îles de Noirmoutier et d'Yeu. *Iles anglo-normandes*: Guemesey; Jersey.

P. vulgare (fig. 7)

Il est moins fréquent que *P. interjectum*. En fait sa répartition est liée à celle des forêts qu'il fréquente, de sorte que s'il est assez régulièrement distribué dans l'intérieur des terres et semble exclu de la frange littorale proprement dite, bien qu'il croisse dans des vallons boisés proches de la côte.

Calvados: forêt de Cerisy, env. 15 km au sud-ouest de Bayeux; Forêt-l'Evêque près de La Ferrière-Harang, env. 15 km au nord de Vire; forêt de St-Sever, env. 10 km à l'ouest de Vire; Pont-d'OUILLY, env. 15 km à l'ouest de Falaise; Thury-Harcourt, env. 25 km au sud-sud-ouest de Caen. *Côtes-du-Nord*: forêt de Coat-en-Hay, env. 15 km à l'ouest-sud-ouest de Guingamp; forêt de La Hardouinais, env. 35 km au sud-ouest de Dinan; forêt de Lorge, env. 20 km au sud-sud-ouest de St-Brieuc; forêt de Loudéac; forêt de Quénécan, env. 30 km à l'ouest de Loudéac; gorges de Toul-Goulic, env. 25 km au sud-sud-ouest de Guingamp; Hillion, env. 6 km à l'est de St-Brieuc; Lanrodec, env. 10 km au sud-est de Guingamp; Paimpol; Plédéliac, env. 10 km à l'est-sud-est de Lamballe; Pleumeur-Bodou, 5 km au nord-ouest de Lannion; Port-à-la-Duc, env. 7 km au sud du Cap Fréhel. *Deux-Sèvres*: Beaulieu-sous-Parthenay, 8 km au sud de Parthenay; bois de la Chapelle St-Martin, env. 15 km à l'est-sud-est de Bressuire; Chantemerle, env. 30 km au sud-sud-ouest de Bressuire; La Faye, env. 10 km au nord-ouest de Bressuire; Ste-Radegonde, 3 km au nord-ouest de Thouars. *Finistère*: Audierne; forêt de Carnoët, 5 km au sud de Quimperlé; forêt de Coatloc'h, env. 25 km à l'est de Quimper; forêt de Laz, env. 30 km au nord-est de Quimper; Huelgoat; Kerhuon, env. 5 km à l'est de Brest; Landevennec, env. 20 km au sud-est de Brest; Landivisiau; Le Conquet; Locronan, env. 10 km à l'est de Douarnenez; Penzé, 7 km à l'ouest-nord-ouest de Morlaix; Plomelin, 7 km au sud-sud-ouest de Quimper; Pont-Aven, env. 15 km à l'ouest de Quimperlé; Tariec, 3 km au sud-sud-est de Lannilis. *Ille-et-Vilaine*: Argentré-du-Plessis, env. 10 km au sud-sud-est de Vitré; forêt de Fougères; forêt de La Guerche, env. 25 km au sud de Vitré; forêt de Montauban à env. 30 km à l'ouest-nord-ouest de Rennes; forêt de Paimpont, env. 35 km à l'ouest-sud-ouest de Rennes; forêt de Rennes; forêt de Teillay, env. 35 km au sud-sud-est de Rennes; forêt de Villecartier, env. 15 km au nord-est de Combourg; Orgères, env. 10 km au sud de Rennes; Pleurtuit près de Dinard; St-Pierre-de-Plesguen, env. 10 km à l'est de Dinan; Sixt-sur-Aff, 15 km au nord de Redon. *Loire-Atlantique*: forêt du Gâvre, env. 35 km au nord-ouest de Nantes; forêt de La Roche-Bernard, env. 25 km au nord de St-Nazaire; forêt de Machecoul, env. 25 km au sud-ouest de Nantes; forêt de Princé, env. 25 km au sud-est de St-Nazaire; forêt de St-Mars, env. 20 km au sud-sud-est de Chateaubriant; Guérande; Malville, env. 25 km à l'est-nord-est de St-Nazaire; St-Fiacre, env. 10 km au sud-est de Nantes; Sucé, env.

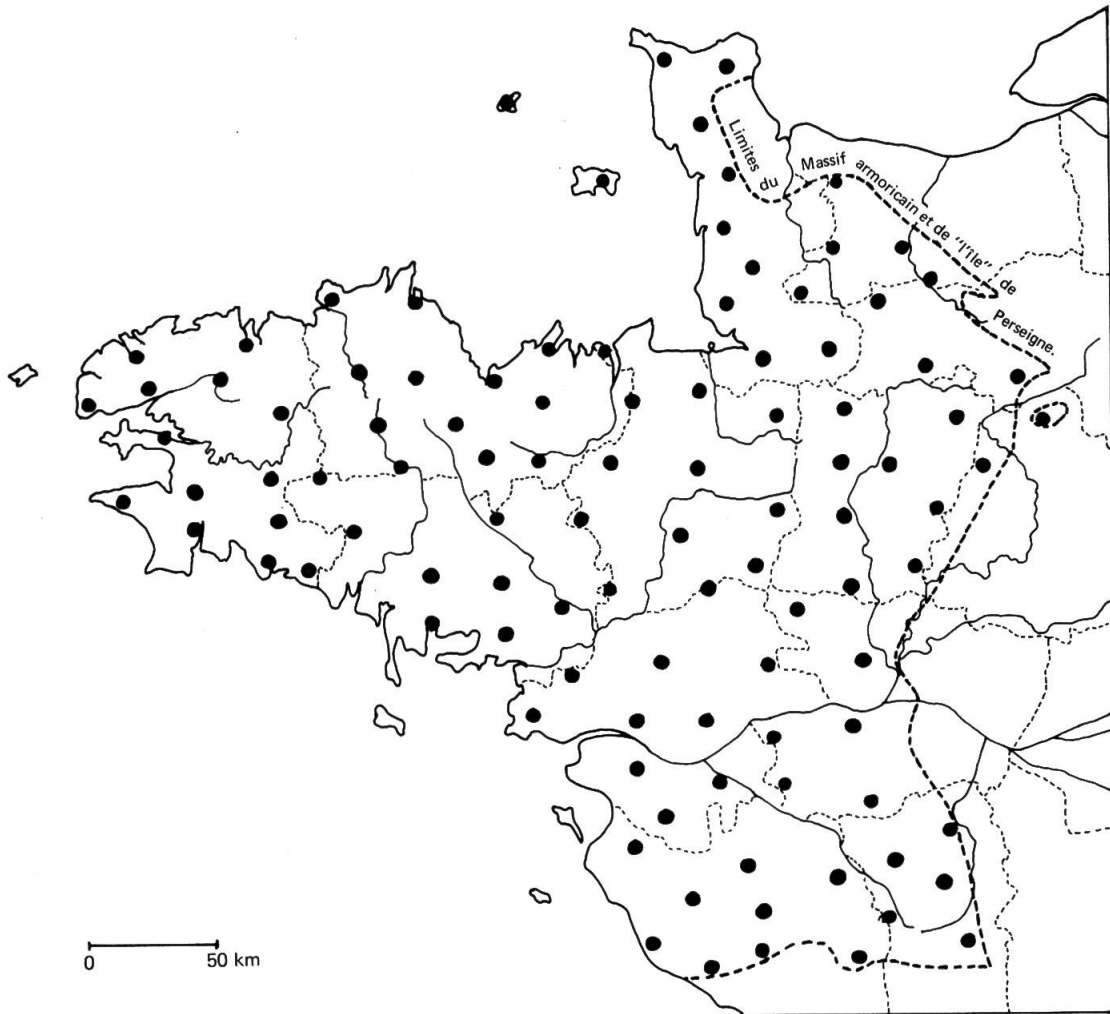
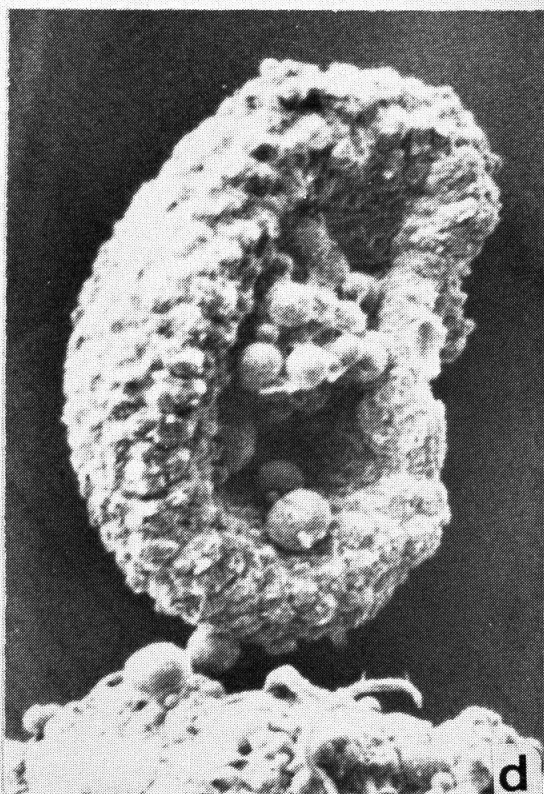
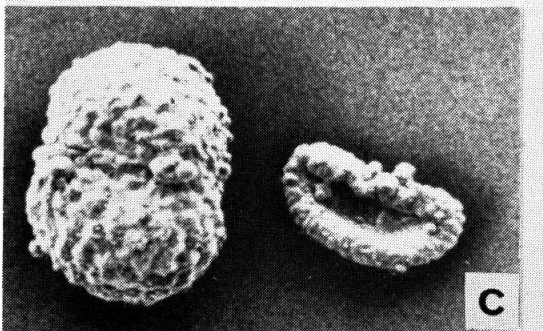
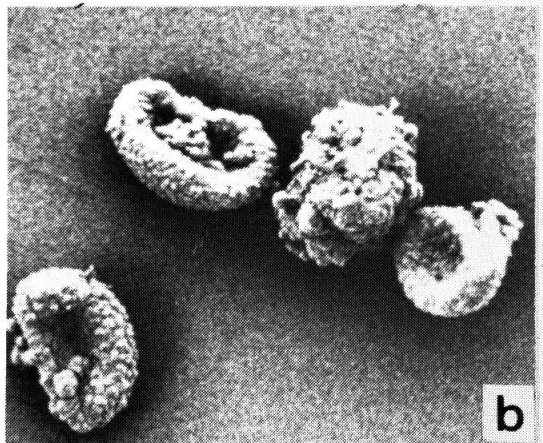
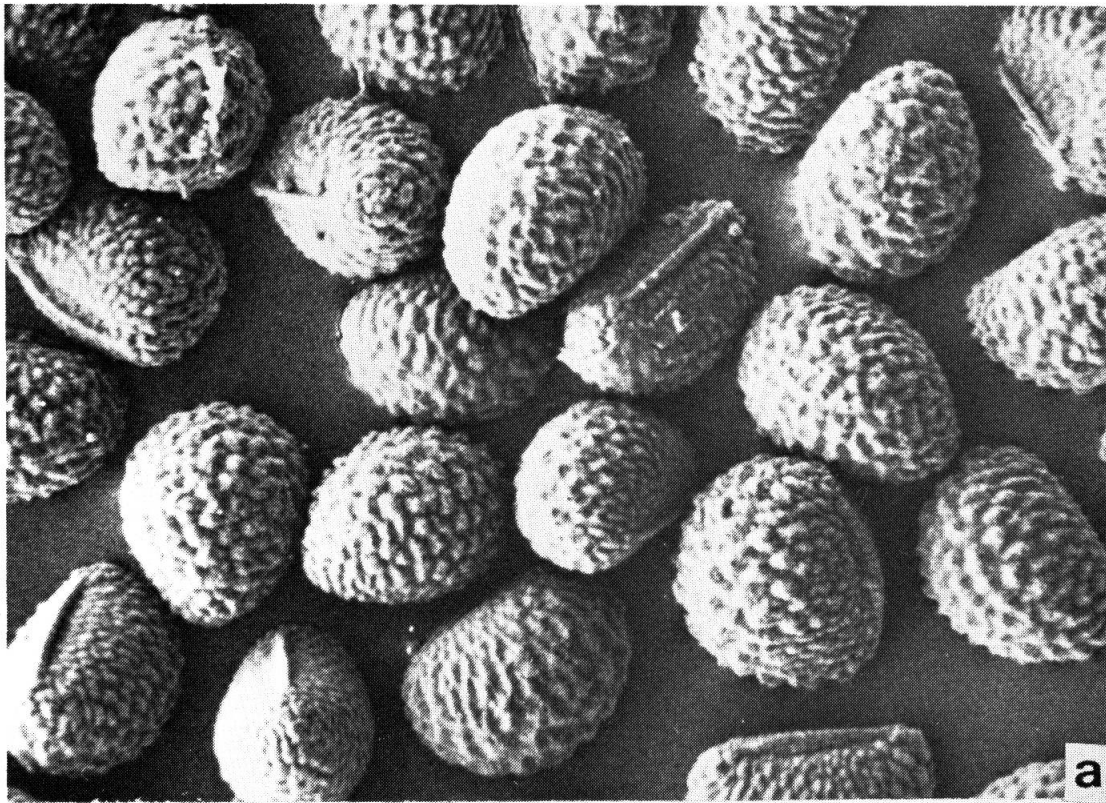


Fig. 7. – Carte de répartition de *Polypodium vulgare* L.

15 km au nord de Lantes. **Maine-et-Loire**: forêt de La Foucaudière, env. 30 km à l'est-nord-est de Nantes; forêt de Longuenée, env. 15 km au nord-ouest d'Angers; forêt d'Ombrée, env. 10 km à l'ouest-nord-ouest de Segré; forêt de Vezins, env. 15 km à l'est de Cholet; St-Laurent-de-la-Plaine, env. 25 km au sud-ouest d'Angers. **Manche**: bois de Barnavast, env. 15 km à l'est-sud-est de Cherbourg; Coutances; forêt de St-Sauveur-le-Vicomte, env. 30 km au sud de Cherbourg; forêt de Mortain; Gavray, env. 20 km au nord-est de Granville; La Haye-Pesnel, env. 15 km à l'est-sud-est de Granville; Ste-Croix-Hague, env. 10 km à l'ouest de Cherbourg; St-Patrice-de-Clajds, env. 15 km au sud-ouest de Carentan; Vezins, env. 15 km au

Fig. 8. – a, *Polypodium interjectum* Shivas, spores (x 350).
b-d, *P. x mantoniae* (Rothm.) Shivas, spores (b, c: x 350; d: x 1200). Clichés: microscope électronique à balayage, Laboratoire de biologie cellulaire, Rennes.



sud-est d'Avranches. *Mayenne*: forêt de Bellebranche, env. 10 km au nord-ouest de Sablé-sur-Sarthe; forêt de Bourgon, env. 10 km au sud-sud-est de Mayenne; forêt de Concise près de Laval; forêt de la Charnie, env. 35 km à l'est de Laval; forêt de Mayenne; forêt de Pail, env. 20 km à l'ouest-sud-ouest d'Alençon; forêt de Valles, 5 km au sud-ouest de Château-Gontier; Gorrion, env. 20 km au nord-ouest de Mayenne. *Morbihan*: Berric, env. 15 km à l'est-sud-est de Vannes; bois de Conveau près de Gourin, env. 50 km à l'ouest-nord-ouest de Pontivy; Bono, 5 km au sud-est d'Auray; forêt de Floranges, env. 25 km au nord-ouest de Vannes; forêt de Lanouée, env. 15 km au nord-ouest de Ploërmel; forêt de Pont-Calleck, env. 25 km au nord de Lorient; St-Gravé, env. 20 km au nord-ouest de Redon; Trédion, env. 20 km au nord-est de Vannes. *Orne*: forêt d'Andaine près de Bagnoles-de-l'Orne; forêt d'Ecouves, env. 10 km au nord d'Alençon; St-Pierre-d'Entremont, env. 10 km au nord-ouest de Flers. *Sarthe*: forêt de Perseigne; forêt de Sillé-le-Guillaume. *Vendée*: Aizenay, env. 15 km au nord-ouest de La Roche-sur-Yon; Avrillé, env. 20 km à l'est-sud-est des Sables d'Olonne; Châteauneuf, 7 km au nord de Challans; forêt de Galas, env. 20 km nord-nord-est de La Roche-sur-Yon; forêt de La Chaize-le-Vicomte, env. 15 km à l'est de La Roche-sur-Yon; forêt de Mervent, 5 km nord-nord-est de Fontenay-le-Comte; partie nord de la forêt d'Olonne; Mareuil-sur-Lay, env. 20 km au sud-est de La Roche-sur-Yon; Pauzauges. *Iles anglo-normandes*: Jersey; Guernesey.

Les spores et les hybrides

L'observation des spores au microscope photonique ou au microscope électronique à balayage (fig. 8) ne met pas en évidence de caractère distinctif réellement utilisable, mais permet comme nous le verrons ci-dessous de reconnaître les hybrides. Chez les 3 espèces européennes les spores sont plano-convexes, bilatérales, monolètes et verruqueuses. Elles sont très semblables à celles des autres *Polypodiaceae* (SORSA, 1964; ERDTMAN & SORSA, 1971; HANSEN, 1972; NARDI & TOMMEI, 1976). Les spores du *P. interjectum* sont les plus grandes (74-88 μm) en comparaison avec celles du *P. vulgare* (56-68 μm) et avec celles du *P. australe* (62-74 μm), mais les mesures obtenues ne sont pas satisfaisantes pour séparer les 3 espèces et ne peuvent être utilisées que comme caractères confirmatifs supplémentaires (SHIVAS, 1961): "The actual difference are, nevertheless, so small that they are unlikely to be of much taxonomic value except perhaps occasionally as confirmatory evidence for *P. interjectum* which has the largest spores with a mean spore length of 74-88".

Les 3 espèces de Polypode s'hybrident. Les hybrides ne sont pas rares et peuvent former des populations importantes. Il n'est pas toujours facile de préciser les deux parents dans chacune des combinaisons car ces hybrides sont par nature intermédiaires. Si seul un comptage des chromosomes peut révéler infailliblement les parents, la nature hybride d'un spécimen peut se reconnaître à un autre caractère. En effet, à cause d'irrégularités dans le déroulement de la méiose, dues à l'impossibilité d'un appariement convenable des lots chromosomiques, la sporogénèse est défectueuse chez les hybrides. De ce fait, la plupart des spores sont de

forme et de taille irrégulières (avec, en particulier, quelques spores de plus grande dimensions); leur couleur varie du jaune pâle à blanchâtre. Seules quelques rares spores sont d'apparence bonnes, réniformes, de couleur jaune vif et de taille normale. Au microscope électronique à balayage, les spores sont déprimées, présentant de larges concavités (fig. 8). Les 3 hybrides (Shivas & Walker, 1970) sont:

Polypodium x rothmaleri Shivas (*P. australe* x *P. interjectum*)
= *P. x shivasiae* Rothm. pro *P. australe* x *P. vulgare* subsp. *prionodes* Rothm.

Tétraploïde, dunes près de St-Hilaire de Riez (Vendée).

Polypodium x font-queri Rothm. (*P. australe* x *P. vulgare*)

Triploïde, vieux mur à Dinan (Côtes-du-Nord).

Polypodium x mantoniae (Rothm.) Shivas (*P. interjectum* x *P. vulgare*)
= *P. x mantoniae* Rothm. pro *P. vulgare* subsp. *prionodes* x *P. vulgare*

Pentaploïde, forêt de Mervent (Vendée); forêt de Carnoët (Finistère).

Nous remercions M^{lle} L. Farrell, The Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton et M. A. C. Jermy, British Museum (Natural History), d'avoir bien voulu nous communiquer les localités des îles anglo-normandes et M. E. Contré de nous avoir si aimablement guidé sur le terrain en Vendée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES¹

- BENOIT, P. M. (1966). Some recent work in Wales on the *Polypodium vulgare* aggregate. *Brit. Fern Gaz.* 9: 277-282.
- BERTON, A. (1974). Observations sur les formes du *Polypodium vulgare* L. *Bull. Soc. Bot. France* 121: 45-53. "Sess. Extr. Soc. Bot. Fr. Corse, mais 1968".
- DENIZOT, G. (1915). *Les Fougères de Maine-et-Loire*. G. Grassin, Angers.
- DES ABBAYES, H., G. CLAUSTRES, R. CORILLION & P. DUPONT (1971). *Flore et végétation du Massif armoricain. Ptéridophytes* 1: 1-34. Presses Universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc.
- DUPONT, P. (1974). Additions à la Flore de la Loire-Atlantique, de la Vendée et du Morbihan. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France* 72: 33-38.
- ERDTMAN, G. & P. SORSA (1971). *Pollen and spores morphology. Plant taxonomy. An introduction to palynology. Pteridophyta*: 149. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- FERNANDES, R. B. (1968). O género *Polypodium* L. em Portugal. I. *Bol. Soc. Brot.* 42: 35-158.
- HANSEN, V. L. (1972). Preliminary scanning electron microscopic investigations on some fern spores. *Bot. Tidsskr.* 67: 128-138.
- JALAS, J. & J. SUOMINEN (1972). *Atlas florae europaeae, Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae)* 1: 113-115. Akateeminen, Kirjakauppa, Helsinki.

¹Nous ne citons qu'un nombre volontairement restreint de références. Pour une bibliographie plus complète, consulter LLOYD & LANG (1964) et NARDI & TOMMEI (1976).

- LLOYD, R. M. & F. A. LANG (1964). The *Polypodium vulgare* complex in North America. *Brit. Fern Gaz.* 9: 168-177.
- MANTON, I. (1947). Polyploidy in *Polypodium vulgare*. *Nature* 159: 136.
- (1950). *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. University Press, Cambridge.
- NARDI, E. & A. TOMMEI (1976). Osservazioni biosistematiche sul genere *Polypodium* L. in Italia. *Webbia* 30: 219-256.
- MARTENS, P. (1949). Les paraphyses de *Polypodium vulgare* et la sous-espèce *serratum*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 228: 502-504.
- (1950). Les paraphyses de *Polypodium vulgare* et la sous-espèce *serratum*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 82: 225-262.
- ROBERTS, R. H. (1970). A revision of some of the taxonomic characters of *Polypodium australe* Fée. *Watsonia* 8: 121-134.
- ROTHMALER, W. & U. SCHNEIDER (1962). Die Gattung *Polypodium* in Europa. *Kulturpflanze* 3: 234-248.
- SHIVAS, M. G. (1961). Contributions to the cytology and taxonomy of species of *Polypodium* in Europe and America. I. Cytology; II. Taxonomy. *J. Linn. Soc. Bot.* 58: 13-25; 27-38.
- (1962). The *Polypodium vulgare* complex. *Brit. Fern Gaz.* 9: 65-70.
- SORSA, P. (1964). Studies on the spore morphology of Fennoscandian fern species. *Ann. Bot. Fenn.* 1: 179-201.