

Les populations à fleurs blanches de *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. en Corse

Max DEBUSSCHE* et John D. THOMPSON*

Résumé : La variabilité morphologique, florale et foliaire, est très marquée chez certaines espèces végétales, ce qui rend parfois difficile une distinction claire entre les taxons au sein d'un même genre. Ces situations ambiguës sont intéressantes à analyser dans une optique évolutive. Elles posent aussi un problème pratique de conservation lorsque l'un des taxons est une espèce protégée. Dans le genre *Cyclamen* L., trois taxons voisins, actuellement considérés comme des espèces, *C. balearicum* Willk., *C. creticum* Hildebr. et *C. repandum* Sibth. & Sm., forment le sous-genre *Psilanthum* Schwarz. Deux de ces trois espèces, *C. balearicum* et *C. repandum*, font partie de la flore française, la première en Languedoc-Roussillon, la seconde en Corse et dans une localité en Provence. *C. repandum* est commun et abondant en Corse. Dans certaines populations, des plantes à fleurs blanches s'y rencontrent à côté des plantes à fleurs roses, couleur habituelle chez cette espèce. Nos observations montrent que c'est dans la région de Saint-Florent, sur substrat calcaire, que la proportion de plantes à fleurs blanches est particulièrement élevée (jusqu'à 16 % dans une population). Certaines de ces fleurs blanches, par leur petite taille et leur style inclus dans la corolle, sont morphologiquement très proches de celles de l'espèce voisine, *C. balearicum*. Un très large éventail de taille et de couleur existe en mélange dans les fleurs de trois populations de cette région, limitées au massif calcaire. Certaines fleurs sont intermédiaires entre *C. balearicum* et *C. repandum* et ressemblent aux hybrides que nous avons obtenus en culture. Deux hypothèses sont avancées pour expliquer cette variabilité florale exceptionnelle. L'une évoque le maintien local et relictuel de *C. balearicum*, biogéographiquement explicable, et son introgression à la suite de l'hybridation avec *C. repandum*. L'autre envisage une convergence morphologique avec *C. balearicum*, résultant de pressions de sélection fortes et originales dans ce massif calcaire en Corse s'exerçant sur *C. repandum*, espèce au fort potentiel de variabilité.

Mots clés : *Cyclamen*, Primulacées, biologie florale, hybridation, évolution convergente, endémisme, insularité, Corse.

Abstract : Many species with widespread distributions show marked variation in a number of vegetative and reproductive traits. Such variation may often complicate the delimitation of related species but at the same time provides an interesting vantage point from which to examine divergence among related species. A problem nevertheless arises if one of the species is protected. In the genus *Cyclamen* L., the subgenus *Psilanthum*

* : M. D. et J. D. T., Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, C.N.R.S., 1919, route de Mende, F-34293 MONTPELLIER Cedex 5, France.

Schwarz contains three taxa currently considered as distinct species, *C. creticum* Hildebr., *C. balearicum* Willk. and *C. repandum* Sibth. & Sm. The latter two species occur in France, *C. balearicum* in several sites in the Languedoc-Roussillon region and *C. repandum* in Corsica and in one small isolated locality in Provence. In Corsica, *C. repandum* is widespread and abundant. In some populations, white-flowered individuals can be observed at a low frequency (< 2%) growing among the normally pink- to carmine-coloured flowers. In contrast, in populations on the limestone massif which occurs near Saint-Florent, the frequency of white-flowered plants is consistently high (up to 16%). Some of these white-flowered plants are not simple albino types, since they have flowers which closely resemble those of *C. balearicum* in their small size and style which does not protrude from the corolla. What is more, a whole range of intermediate floral forms, some of which resemble hybrids produced in cultivation, exist in these populations. Two hypotheses can be proposed to account for the extreme variation in floral biology observed in these populations. First, a relict population of *C. balearicum*, dating from the separation of Corsica from the Balearic islands, may have persisted at this site. Due to hybridation and introgression with *C. repandum*, the populations are now composed of a range of intermediate types. Second, due to high levels of inbreeding in these small isolated populations, a new taxon resembling *C. balearicum* may have evolved in these sites. Again gene flow from more normal *C. repandum* populations and subsequent introgression may have created the range of intermediate floral types observed.

Keywords : *Cyclamen*, Primulaceae, floral biology, hybridisation, convergent evolution, endemism, Mediterranean islands, Corsica.

***Cyclamen repandum* Sibth. et Sm. : affinités taxinomiques et aire de distribution**

Le genre *Cyclamen* L. comprend vingt espèces réparties en quatre sous-genres (GREY-WILSON, 1997). Le sous-genre *Psilanthum* Schwarz réunit trois taxons, actuellement considérés comme étant des espèces : *Cyclamen balearicum* Willk., *Cyclamen creticum* Hildebr. et *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. Ces trois taxons ont le même nombre chromosomique ($n = 20$), à l'exception d'individus dans certaines populations de *C. creticum* en Crète où $n = 22$ (GREILHUBER, 1989). Sur le plan morphologique, ces trois espèces sont très semblables et, sur la base des caractères morphologiques (ANDERBERG, 1993) et moléculaires (GIELLY et THOMPSON, non publié), forment un clade à part dans le genre *Cyclamen*. Toutes les trois fleurissent au printemps, s'hybrident facilement en culture et donnent des descendants féconds (THOMPSON, données non publiées).

L'ensemble du sous-genre *Psilanthum* s'étend dans le bassin méditerranéen, depuis l'île d'Ibiza aux Baléares, à l'ouest, avec *C. balearicum*, jusqu'à l'île de Rhodes, à proximité de la Turquie, à l'est, avec *C. repandum* subsp. *rhodense* (Meikle) Grey-Wilson (GREY-WILSON, 1997). Les trois espèces sont allopatriques. *C. balearicum* est endémique restreinte des îles Baléares et du Languedoc-Roussillon (DEBUSSCHE *et al.*, 1995, 1996, 1997). *C. creticum* est endémique restreinte de Crète et de Karpathos (GREY-WILSON, 1997). *C. repandum*, dans sa sous-espèce *repandum*, se trouve en Provence, Corse, Sardaigne, Sicile, péninsule italienne, sur la côte adriatique en Croatie, Bosnie et Monténégro, ainsi qu'en Kabylie (DEBUSSCHE et QUEZEL, 1997; DEBUSSCHE *et al.*, 2000). Dans sa sous-espèce *peloponnesiacum* Grey-Wilson, cette espèce se trouve dans

le Péloponnèse, et dans sa sous-espèce *rhodense*, cette espèce se trouve à Rhodes et à Kos (GREY-WILSON, 1997). Les populations de *C. repandum* signalées par BARBERO et QUEZEL (1972) et POLUNIN (1980) en Grèce centrale, ont encore un statut indéterminé.

Deux des trois espèces du sous-genre *Psilanthum* appartiennent à la flore française. *C. repandum* subsp. *repandum* est abondant en Corse ; il se trouve également en France continentale en une seule localité littorale en Provence (DEBUSSCHE *et al.*, 2000). *C. balearicum* existe en France dans cinq groupes de localités du Languedoc-Roussillon, des Corbières à l'ouest à la région d'Uzès à l'est (DEBUSSCHE *et al.*, 1995). Les aires de distribution des deux espèces sont séparées d'environ 200 km, de part et d'autre de la vallée du Rhône.

Traits floraux différentiels de *C. repandum* Sibth. & Sm.

Les deux espèces présentes en France sont différenciées par la couleur et la morphologie des fleurs, ainsi que par la forme des limbes foliaires et le dessin des taches qui s'y observent (HILDEBRAND, 1898 ; COSTE, 1906 ; TUTIN *et al.*, 1972 ; GREY-WILSON, 1997). Les traits floraux sont de caractérisation facile et laissent place à peu d'ambiguïté ; nous ne nous intéresserons qu'à eux dans cet article. *C. balearicum* a des fleurs blanches, presque imperceptiblement soulignées de rose pâle (de fines lignes roses longitudinales sur les pétales sont visibles sous binoculaire), de petite taille (10-18 mm), au style inclus dans la corolle. Ce dernier caractère permet une autofécondation spontanée en absence de pollinisateurs (AFFRE *et al.*, 1995 ; AFFRE et THOMPSON, 1998, 1999). Dans l'ensemble de son aire de distribution, *C. balearicum* a des fleurs de morphologie (AFFRE *et al.*, 1995) et de couleur peu variables. Cependant, à Minorque, il a été très rarement observé la présence d'un anneau rose pâle à la base de la corolle et des pétales légèrement rosés (DEBUSSCHE *et al.*, 1997). *C. repandum* subsp. *repandum* a des fleurs roses à carmin plus ou moins foncé, de taille moyenne (15-30 mm), au style largement saillant hors de la corolle. Ce dernier point est lié à une reproduction principalement allogame où il y a peu de possibilités d'autofécondation en l'absence de pollinisateurs (AFFRE et THOMPSON, 1997, 1999). Parfois, *C. repandum* subsp. *repandum* montre des fleurs entièrement blanches, de même taille et forme que les fleurs roses ; il s'agit d'une forme albinos qui ressemble beaucoup à la fleur de *C. creticum*. Les autres sous-espèces de *C. repandum* (*rhodense* et *peloponnesiacum*), qui se rencontrent dans l'est du bassin méditerranéen, ont souvent des fleurs bicolores combinant une base de corolle allant du rose au carmin avec une partie supérieure de corolle allant du blanc au rose ; leur morphologie est très proche de celle de la sous-espèce *repandum* (GREY-WILSON, 1997 ; DEBUSSCHE et THOMPSON, données non publiées).

Fréquence et morphologie des fleurs blanches

La présence d'individus de *C. repandum* à fleurs blanches en Corse a été soulignée par BRIQUET et LITARDIERE (1938), qui en citent cinq localités. Un recensement réalisé dans 35 populations de *C. repandum*, réparties sur

l'ensemble de la Corse (THOMPSON, données non publiées), montre que des fleurs blanches existent dans 13 d'entre elles, la plupart du temps avec des fréquences très faibles (< 2 %). Cependant, les observations que nous avons réalisées, en avril 1999 et en avril 2000, dans le massif calcaire situé près de Saint-Florent, montrent que cette fréquence peut être beaucoup plus élevée (voir aussi BRIQUET et LITARDIERE, 1938). C'est en particulier le cas dans des garrigues rocailleuses à *Quercus ilex* L. établies sur des vires et des versants pentus en exposition nord, où dominant *Cistus monspeliensis* L. et *Cistus incanus* L. dans les ligneux < 2 m de hauteur, et *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. dans les herbacées (Tableaux 1 et 2). La fréquence des fleurs blanches atteint 16 % dans une population et jusqu'à 31 %, localement sur un relevé de 60 m², au sein de cette population. De plus, en mélange avec les fleurs blanches et les fleurs roses se trouvent de nombreuses fleurs "intermédiaires", d'un rose très pâle, ou bicolores avec la pointe des pétales blanche ou rose très pâle ; la taille des fleurs est également variable (Figure 1).

L'examen des fleurs dans cette localité (DEBUSSCHE et THOMPSON, données non publiées) montre en particulier :

1 - que les fleurs blanches ont en moyenne une corolle plus petite que les fleurs roses,

2 - qu'entre un tiers et la moitié des fleurs blanches, suivant les populations, a un style inclus dans la corolle, alors que les autres ont un style saillant hors de la corolle,

3 - que les fleurs "intermédiaires" n'ont que très rarement un style inclus,

4 - que les fleurs roses ont très rarement un style inclus et de petites corolles.

Dans les autres populations de Corse où nous avons observé des fleurs blanches, en fréquence très faible, nous n'avons pas noté de fleurs blanches à style inclus. Cette diversité dans la couleur et la morphologie des fleurs (Figure 1) dans une même population du sous-genre *Psilanthum* n'a été observée, à notre connaissance, nulle part ailleurs. On peut ainsi voir, en mélange côte à côte, des plantes ayant des fleurs roses ou des fleurs albinos typiques de *C. repandum* subsp. *repandum*, des plantes ayant des fleurs très semblables à celles de *C. balearicum*, et des plantes dont les fleurs rappellent les fleurs de *C. repandum* subsp. *rhodense* et subsp. *peloponnesiacum*, ainsi que les fleurs qui ressemblent aux hybrides obtenus en culture entre *C. repandum* et *C. balearicum*.

Pourquoi une telle diversité ?

Deux hypothèses pourraient expliquer cette exceptionnelle diversité morphologique locale. L'une conduit à évoquer la survie d'une population relictuelle de *C. balearicum* en Corse dans un milieu favorable sur calcaire. L'histoire géologique en partie commune de la Corse et des îles Baléares, bien illustrée par les espèces endémiques propres à l'ensemble de ces îles, et souvent à la Sardaigne, permet d'étayer cette hypothèse (CARDONA et CONTANDRIOPOULOS, 1979). De plus, les habitats étudiés dans le massif calcaire près de Saint-Florent, très originaux en Corse, rappellent beaucoup plus les habitats où se rencontre *C. balearicum* (DEBUSSCHE *et al.*, 1996, 1997) que les habitats classiques de *C. repandum* subsp. *repandum* dans l'île (DEBUSSCHE *et al.*,



Figure 1 : Fleurs de 4 individus d'une même population de *Cyclamen repandum* près de Saint-Florent (Corse). Une fleur blanche de petite taille, à style inclus, ressemblant à celle de *C. balearicum*, et une fleur à style saillant, d'un rose soutenu, couleur communément observée chez *C. repandum*, encadrent 2 fleurs représentant 2 types de fleurs "intermédiaires".

(Photo J. D. THOMPSON).

2000). Ainsi, localement dans ce massif calcaire, il est possible que *C. balearicum* ait eu une meilleure adéquation écologique que *C. repandum* subsp. *repandum*, ce qui lui aurait permis de se maintenir ; ce maintien avec de petits effectifs est fortement favorisé par sa très forte capacité à s'autoféconder en absence de pollinisateurs, ce que *C. repandum* ne peut faire (AFFRE et THOMPSON, 1999). Enfin, il faut souligner que les fleurs "intermédiaires" pourraient être le résultat de l'hybridation des deux espèces et d'une introgression de *C. repandum* dans *C. balearicum*. Cependant, les individus qui ont des feuilles ressemblant aux feuilles de *C. balearicum* sont rares, et la plupart des plantes observées ont des feuilles plus proches, dans leur forme et leur coloris, des feuilles typiques de *C. repandum* que des feuilles typiques de *C. balearicum* (DEBUSSCHE et THOMPSON, données non publiées).

L'autre hypothèse conduit à évoquer la mise en place d'une différenciation, finissante ou à son début, au sein de *C. repandum*, taxon morphologiquement très variable. La situation marginale des populations étudiées à l'extrémité ouest de l'aire de distribution de *C. repandum*, leur habitat original, assez isolé de celui des autres populations en Corse et de petite superficie, alliés à leurs faibles effectifs, sont des facteurs favorables à l'expression d'un phénotype "extrême" qui, une fois exprimé, pourrait se maintenir grâce aux fortes pressions de sélection. Ces fortes pressions sélectives seraient semblables à celles qui ont permis la différenciation, puis l'établissement de *C. balearicum* en allopatrie. Il s'agirait donc ici d'une convergence morphologique avec *C. balearicum*.

Le statut taxinomique des plantes à fleurs blanches et à style inclus ne pourra être élucidé que par une analyse génétique en prenant comme référence des populations allopatriques de *C. repandum* et de *C. balearicum*. Les résultats de ces analyses permettront de mieux comprendre l'histoire évolutive du genre *Cyclamen* dans le cadre de la biogéographie de l'ouest du bassin méditerranéen. Ils auront aussi une importance pour définir le statut de protection requis par les populations étudiées et par l'ensemble du massif calcaire de Saint-Florent, particulièrement remarquable des points de vue botanique, écologique et biogéographique.

Remerciements

Nous remercions Geneviève DEBUSSCHE et Michel GRANDJANNY pour leur aide très efficace lors du recueil des données.

Bibliographie

- AFFRE, L., THOMPSON, J. D. et DEBUSSCHE, M., 1995 - The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Willk. (Primulaceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, **118** : 309-330.
- AFFRE, L. et THOMPSON, J. D., 1997 - Variation in the population genetic structure of two *Cyclamen* species on the island of Corsica. *Heredity*, **78** : 205-214.
- AFFRE, L. et THOMPSON, J. D., 1998 - Floral trait variation in four *Cyclamen* (Primulaceae) species. *Pl. Syst. Evol.*, **212** : 279-293.
- AFFRE, L. et THOMPSON, J. D., 1999 - Variation in self-fertility, inbreeding depression and levels of inbreeding in four *Cyclamen* species. *J. Evol. Biol.*, **12** : 113-122.
- ANDERBERG, A. A., 1993 - Phylogeny and subgeneric classification of *Cyclamen* L. (Primulaceae). *Kew Bull.*, **49** : 455-467.
- BARBERO, M. et QUEZEL, P., 1972 - Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecologia Mediterranea*, **2** : 3-86.
- BRIQUET, J. et LITARDIERE, R. de, 1938 - *Prodrome de la Flore de Corse*. Tome III. Lechevalier, Paris.
- CARDONA, M.A. et CONTANDRIOPOULOS, J., 1979 - Endemism and evolution in the islands of the Western Mediterranean. In : *Plants and islands*. D. Bramwell (ed.) : 133-169. London.
- COSTE, H., 1906 - *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Vol. 2. Paris.
- DEBUSSCHE, M., DEBUSSCHE, G. et AFFRE, L., 1995 - La distribution fragmentée de *Cyclamen balearicum* Willk. en France : analyse historique et conséquence des activités humaines. *Acta bot. Gallica*, **142** : 439-450.
- DEBUSSCHE, M., GRANDJANNY, M., DEBUSSCHE, G. et AFFRE, L., 1996 - Ecologie d'une espèce endémique et rare à distribution fragmentée : *Cyclamen balearicum* Willk. en France. *Acta bot. Gallica*, **143** : 65-84.
- DEBUSSCHE, M., GRANDJANNY, M., DEBUSSCHE, G., MUS, M., TORRES, N. et FRAGA ARGUIMBAU, P., 1997 - Ecologie d'une espèce endémique en milieu insulaire : *Cyclamen balearicum* Willk. aux îles Baléares. *Anales Jardín Bot. Madrid*, **55** : 31-48.
- DEBUSSCHE, M., DEBUSSCHE, G. et GRANDJANNY, M., 2000 - Distribution de *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. subsp. *repandum*, et écologie en Corse et France continentale. *Acta bot. Gallica*, **147** : 123-142.
- DEBUSSCHE, M. et QUEZEL, P., 1997 - *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. en Petite Kabylie (Algérie) : un témoin biogéographique méconnu au statut taxinomique incertain. *Acta bot. Gallica*, **144** : 23-33.

- GREILHUBER, J., 1989 - Karyotype structure and evolution in *Cyclamen* L. subgen. *Psilanthum* Schwz. (Primulaceae). *Flora*, **183** : 103-113.
- GREY WILSON, C., 1997 - *Cyclamen*. A guide for gardeners, horticulturists and botanists. B. T. Bastford Ltd, London.
- HILDEBRAND, F., 1898 - Die gattung *Cyclamen* L., eine systematische und biologische monographie. Gustav Fischer, Jena.
- POLUNIN, O., 1980 - *Flowers of Greece and the Balkans*. A field guide. Oxford University Press, New York.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. et RICHARDSON, I. B. K., 1972 - *Flora Europaea*. Vol. 3, Cambridge.

	1	2	3	4	5	6
Altitude (m)	35	65	130	90	20	10
Exposition	N	NE	NO	N	N	NO
Pente (%)	70	60	70	80	30	25
pH	7,7	7,7	7,8	7,6	7,8	7,7
Recouvrements (%)						
roche en place	12	0	3	0	2	5
blocs	44	10	2	15	5	10
pierrailles	2	25	8	5	13	26
terre nue	0	15	7	0	8	4
litière	32	38	50	35	32	52
mousses	10	12	30	45	40	3
plantes ligneuses hautes	0	12	20	35	85	90
plantes ligneuses basses	55	60	45	35	30	35
plantes herbacées *	20	45	45	40	10	2
Hauteur toit végétation (m)	1,8	2,8	3,5	4	10	11
Nombre de feuilles <i>C. repandum</i>	210	170	90	140	220	85
Nombre de fleurs <i>C. repandum</i>	20	33	36	32	64	9
Proportion des couleurs (%)						
fleur blanche	15	15	17	31	3	22
fleur rose	75	61	58	38	94	67
fleur "intermédiaire"	10	24	25	31	3	11

* : autres que *C. repandum*.

Tableau 1 : Caractéristiques de l'habitat et coloration des fleurs dans les 6 stations échantillonnées (relevés de 60 m²).

	1	2	3	4	5	6
<i>Quercus ilex</i>	+	Dlh	Dlh	Dlh	+	Dlh
<i>Arisarum vulgare</i>	+	+	+	+	Dh	+
<i>Brachypodium retusum</i>	Dh	+	Dh	Dh		+
<i>Allium subhirsutum</i>	+	+	+	+	+	
<i>Anemone hortensis</i>	+	+	+	+	+	
<i>Rhamnus alaternus</i>	+		+	+	+	+
<i>Smilax aspera</i>	+		+	+	+	+
<i>Cistus incanus</i>	+	+	Dlb	Dlb		
<i>Cistus monspeliensis</i>	Dlb	Dlb	+	+		
<i>Pistacia lentiscus</i>	+		+	+	Dlb	
<i>Asparagus acutifolius</i>	+				+	+
<i>Bellis sylvestris</i>	+	+	+	+		
<i>Carex distachya</i>			+	+	+	+
<i>Cyclamen hederifolium</i>	+			+	+	+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	+	+		
<i>Myrtus communis</i>		+	+		+	+
<i>Olea europaea</i>	+	+		+		+
<i>Rubia peregrina</i>			+	+	+	+
<i>Teucrium marum</i>	+	+	+	+		
<i>Fraxinus ornus</i>				+	Dlh	+
<i>Arbutus unedo</i>		+	+	+		
<i>Asphodelus aestivus</i>	+		+	+		
<i>Asplenium onopteris</i>				+	+	+
<i>Coronilla valentina</i> subsp. <i>glauca</i>			+		+	+
<i>Geranium purpureum</i>		+		+	+	
<i>Orchis papilionacea</i>		+	+	+		
<i>Phillyrea latifolia</i>	+			+		+
<i>Rosmarinus officinalis</i>		+	+	+		
<i>Ruscus aculeatus</i>				+	+	+
<i>Selaginella denticulata</i>	+	+		+		

Ont été notés 2 fois : *Hedera helix* (5, Dlb 6), *Tamus communis* (5, Dh 6), *Allium triquetrum* (5, 6), *Asplenium trichomanes* (4, 5), *Cerastium* sp. (2, 4), *Galium corradifolium* (3, 4), *Galium parisiense* (1, 4), *Geranium dissectum* (2, 4), *Lonicera implexa* (3, 5), *Phillyrea angustifolia* (2, 5), *Polypodium cambricum* (4, 6), *Pulicaria odora* (2, 3), *Hypochoeris robertia* (2, 4), *Sherardia arvensis* (2, 4), *Stachys glutinosa* (3, 4), *Viburnum tirus* (4, 5).
Quarante-six espèces ont été notées 1 fois.

Tableau 2 : Présence et dominance des espèces végétales dans les 6 stations échantillonnées (relevés de 60 m²).

Avec Dlh : dominante ligneuse > 2 m,

Dlb : dominante ligneuse < 2 m,

Dh : dominante herbacée.