Hybridation en Corse et description d'un nouvel hybride:*Anthyllis xgamisansii* Delage *et al.* nothotaxon nov. (Fabaceae) (= *A. barba-jovis* L. x *A. hermanniae* L. subsp. *corsica* Brullo & Giusso).

VERLAQUE Régine*[1], Alain DELAGE[2], Alex BAUMEL[3], Carole PIAZZA[2]& Frédéric MÉDAIL[4]

[1] Aix Marseille University, Avignon University, CNRS, IRD, IMBE. Campus Saint-Charles, 3 place Victor Hugo, Case 4, FR-13331 Marseille Cedex 3, France.
[2]Conservatoire botanique national de Corse / Office de l'environnement de la Corse, 14 avenue Jean Nicoli, 20250 Corte, France.
[3]Aix Marseille University, Avignon University, CNRS, IRD, IMBE. Station marine d'Endoume, chemin de la Batterie des Lions, FR-13007 Marseille, France.
[4] Aix Marseille University, Avignon University, CNRS, IRD, IMBE. Technopôle de l'Arbois-Méditerranée, BP 80, FR-13545 Aix-en-Provence cedex, France.

* Pour la correspondance : regine.verlaque@imbe.fr

RÉSUMÉ **:**Un nouveau nothotaxon du genre *Anthyllis* (Loteae-Fabaceae), *Anthyllis* ×*gamisansii* Delage et al. *(Fabaceae)* est décrit et illustré. Il résulte de l'hybridation naturelle entre *A. barba-jovis* L. et *A. hermanniae* L.subsp. *corsica* Brullo & Giusso. Cet hybride, localisé dans le Cap Corse (Corse, France), a été comparé à ses parents grâce à une étude combinant génétique,morphologie, caryologie, phénologie et analyse de la fertilité (graines et pollen). Les individus de cet hybride ont un aspect général d'*Anthyllis barba-jovis,* des traits parentaux intermédiaires et de nombreux caractères d'*A. hermanniae*subsp. *corsica.*Ce nouveau nothotaxon enrichit la liste déjà importante des hybrides de Corse. L'origine et le rôle de l'hybridation dans les phénomènes de spéciation insulaire sont discutés.

MOTS CLES : *Anthyllis*, Fabaceae, Biosystématique, Hybridation, Flore de Corse.

Hybridization in Corsicaand *Anthyllis* ×*gamisansii*(Fabaceae) a new nothotaxon.

ABSTRACT: A new nothotaxon for the genus *Anthyllis* L., *Anthyllis* ×*gamisansii* Delage et al. (Loteae-Fabaceae)is described and illustrated. It results from a natural hybridization between *Anthyllis barba-jovis* L. and *A. hermanniae* L.subsp. *corsica* Brullo & Giusso. This hybrid, located at Cap Corse (Corsica, France), is compared with its parents using a multidisciplinary approach (genetics,morphology, karyology, phenology and fertility). These plants have a general appearance of *Anthyllis barba-jovis,* some intermediate parental traits and numerous characters of *A.hermanniae* subsp. *corsica.*Thisnew nothotaxon adds to the long list of Corsican hybrids. The origin and the role of hybridization in insular speciation processes are discussed.

KEYWORDS : *Anthyllis,* Fabaceae,Biosystematic, Hybridization,Corsican flora.

INTRODUCTION

Par son histoire biogéographique très perturbée, son relief et sa richesse en habitats, la Corse constitue un pôle réputé d'endémisme végétal (Verlaque*et al.,* 1997; Jeanmonod*et al*., 2015). Aux multiples particularités floristiques de cette île s'ajoute la présence de nombreux hybrides. Or, on écarte toujours ces taxons des listes de protection et de plantes rares, car ils sont jugés sans valeur évolutive, en raison de leur stérilité supposée. Ils sont même parfois considérés comme des menaces pour l'identité génétique des espèces indigènes (Moragues & Mayol, 2013). A l'inverse, pour certains auteurs il s'agit d'un facteur de spéciation efficace (Borgen *et al.,* 2003 ; Abbott *et al*., 2010), notamment dans les îles méditerranéennes (Runemark*et al.*, 2018). En fait, la plupart des hybrides naturels ont été peu étudiés en détail, ainsi leurs caractères caryologiques et ceux des parents supposés sont presque toujours omis. Pourtant, l'agronomie et l'horticulture fournissent d'innombrables exemples d'applications très réussies de la «vigueur hybride» et de la polyploïdisation de ces taxons (Gorenflot & Raicu, 1980; Small, 1984). Si les flores récentes reconnaissent l'origine allopolyploïde de certaines espèces indigènes, plusieurs taxons indiqués comme «espèces ou sous-espèces» s'avèrent être en fait des hybrides fertiles, comme chezles *Argyranthemum*des Canaries (Borgen *et al*., 2003), le complexe *Senecio squalidus* L. de l'Etna (Abbott *et al*., 2010) ou certains rhododendronsde Chine (Zha*et al.,* 2010). Il paraît donc important d'étudier ces taxons d'origine hybride, car ils peuvent fournir des renseignements évolutifs intéressants sur les modalités de la spéciation au sein de territoires spatialement contraints, comme les îles de Méditerranée (Rossello, 2013).

Dans des populations d'*Anthyllis barba-jovis* L., des arbustes atypiques ont été découverts sur le littoral Nord-Est du Cap Corse, lors de prospections du Conservatoire botanique national de Corse (CBNC) (Piazza&Paradis, 2017). En 2015, on comptait 3 individus répartis dans 2 stations et, en 2018, 5 pieds dans 3 stations. Par leur aspect général et leur localisation, il pouvait s'agir soit de variations morphologiques et/ou caryologiques d'*A. barba-jovis*, soit d'hybrides.Or, en Corse le genre *Anthyllis*ne compte que3 espèces appartenant à3 sections différentes: *A. vulneraria* L. (sect. *Anthyllis* L.), *A. barba-jovis* (sect. *Oreanthyllis* Griseb.) et *A. hermanniae* L. subsp. *corsica* Brullo & Giusso (sect. *Aspalathoides* DC. : Benedí,2000).L'étude biosystématique de ces arbustes atypiques et de leurs parents supposés a été réalisée, afin d'établir l'origine de ces anomalies. La découverte d'un probable nouvel hybride en Corse conduit à discuter du phénomène d'hybridation en milieu insulaire méditerranéen.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE

L'étude génétique a porté sur des tiges feuillées récoltées par le CBNC le 7.7.2015,dans les stations de Meria (10 individus d'*A. barba-jovis* et 1pied atypique) et de la Tour de l'Osse Nord (10 individus d'*A. barba-jovis*, 10 d'*A. hermanniae*subsp. *corsica*et 2 pieds atypiques). Les extractionsd'ADN ont été faites grâce au kit «Macherey-Nagel NucleoSpin Plant II». Puis, deux marqueurs, obtenus par réaction de polymérisation en chaîne (PCR) et séquençage direct de type Sanger, ont été utilisés pour étudier l'ascendance des pieds atypiques : les espaceurs internes transcrits (ITS) de l'ADN ribosomal nucléaire et le gène plastidial de la maturase K (*matK*). Les PCRs ont été réalisées avec les amorces: ITSa [GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG], ITSb [TCCTCCTCCGCTTATTGATATGC],*mat*K4L [CCTTCGATACTGGGTGAAAGAT] et *mat*K1932R [CCAGACCGGCTTACTAATGGG]. Les réactions de PCR ont été faites dans un volume de 25 µL contenant 5 µL de tampon 5X, 1,5 mM de $MgCl_2$, 1,25 mM de chacun des nucléotides, 0,3 µM de chaque amorce et 0,2 unités de Taq

polymerase (GoTaq G2 Flexi DNA Polymerase, Promega) et 10 ng d'ADN. Les amplifications ont été effectuées dans un thermocycleur Eppendorf, et les cycles de PCR ont été les suivants: 5 min à 94°C, puis 30 cycles de 45 secondes à 94°C, 45 secondes à 50 ou 55°C (ITS ou *mat*K) et 1 min à 72°C. Après séquençage sur séquenceur ABI3730, les séquences ont été analysées manuellement, puis enregistrées dans Genbank avec leurs références d'accessions.

L'étude morphologique a portésur les 3 arbustes atypiques connus en 2015 et sur plusieurs individus d'*A. barba-jovis* et d'*A. hermanniae*du Cap Corse (récoltes Piazza, 8.9.2015 et Delage, 28.3.2015 : Meria et Tour de l'OsseNord). En complément, les herbiers de Marseille ont été examinés, notamment ceux de Corse deContandriopoulos(Cardona*et al.,* 1986)et Aboucaya (1989).En raison de la forte dissemblance des deux espèces méditerranéennes et de leur polymorphisme régional et saisonnier (Cardona*et al.,* 1986 ; Verlaque *et al.,*1991), les caractères morphologiques qualitatifs les plus fiables ont été privilégiés. Pour la fertilité pollinique, le colorant vital Alexander a été utilisé sur plus de 100 grains, afin de distinguer les grains normaux (à cytoplasme violet) des anormaux (cytoplasme vert clair)en microscopie optique.Les tests de germinationont été réaliséssur les récoltes,du 23.6.2015, de*A. barba-jovis*(Meria Nord) et des pieds atypiques (Tour de l'Osse Nord). Après sélection, 50 à 100 graines saines préalablementscarifiéesont été mises à germeren boîtes de Pétri. Pour la caryologie,une dizaine de plantulesont été prétraitées au froid (4°C durant 24 h), fixées, puis étudiées avec la méthode des écrasements au carmin acétique (Verlaque *et al.,* 2011).

CARACTÉRISTIQUES DES HYBRIDES DE CORSE

A partir des ouvrages de Gamisans& Jeanmonod (1993) et Jeanmonod &Gamisans(2007), les hybrides naturels signalés sur l'île ont été recensés.Puis, leurs caractéristiques (type biologique, abondance, milieux, répartition altitudinale et nombre chromosomique) ont été recherchées et analysées.

RÉSULTATS

GÉNÉTIQUE

Pour les deux gènes étudiés, les analyses montrent une nette différence entre les deux espèces, et l'absence de variation au sein de chacune d'elle, ce qui n'est pas étonnant compte tenu de l'échelle géographique réduite du travail.

Les séquences ITS étant à hérédité biparentale, un hybride F1 doit posséder les deux séquences parentales, et en séquençage direct l'additivité des séquences parentales se traduit par l'observation de pics polymorphes. Comme attendu, chez les individus atypiques, les séquences ITS montrent des pics polymorphes. Les 228 premières positions nucléotidiques sont bien lisibles, et révèlent 6 pics polymorphes sur les pieds atypiques (Tableau 1). A partir de la position 229 une insertion de 2 nucléotides chez *A. barba-jovi*s entraîne un décalage des positions parentales, rendant la lecture du chromatogramme impossible.

Par ailleurs, le *mat*K utilisé est un marqueur plastidial à hérédité monoparentale qui peut servir à identifier le parent maternel. Huit positions variables différencient les deux espèces parentales, et révèlent que lesindividus atypiques de Corse ont exactement la même séquence qu'*A. barba-jovi*s, qui correspond donc au parent maternel (Tableau 1).

Par contre, le marqueur ITS apporte un autre type d'information des plus intéressantes. Si la séquence d'*A. hermanniae*subsp. *corsica*se distingue nettement de celle d'*A. barba-jovis* (par 8 substitutions et un indel), elle diffère aussi par 4 substitutions de la séquence commune aux 3 échantillons d'*A. hermanniae s.l.*obtenue de Genbank (Degtjareva*et al*., 2012). Ces résultats génétiques confirment donc la validité et la singularité d'*A. hermanniae* subsp. *corsica* par rapport à d'autres taxons plus orientaux.Compte tenu des lieux de récolte de Degtjareva*et al*. (2012) et des aires allopatriques restreintes des 7 sous-espèces décrites par

Brullo & Giusso Del Galdo (2006), *a posteriori* on peut penser qu'il s'agit du subsp. *hermanniae*de Grèce et du subsp. *brutia* Brullo & Giusso de Calabre (Italie).

MORPHOLOGIE

Les arbustes atypiques de Corse présentent un aspect général d'*A. barba-jovis* (port, robustesse), mais en diffèrent par plusieurs caractères (Tableau 2, Fig. 1). Si certains traits sont intermédiaires entre les parents supposés (inflorescence, feuillage, pilosité), contre toute attente, la plupart des critères les apparentent d'avantage à *A. hermanniae*: couleur des fleurs (jaunes) et des feuilles (vertes), folioles (peu nombreuses, inégales, à mucron noir: Fig. 2B), calice (tubuleux à poils apprimés) et refloraison automnale. A l'inverse de la face inférieure des folioles toujours velue, la face supérieure distingue nettement les trois taxons : soyeuse argentée chez *A. barba-jovis,* glabrescente verte chez *A. hermanniae*subsp. *corsica* et pubescente verte sur les pieds atypiques (Fig. 3). Soulignons aussi l'existence chez ces deux derniers taxons d'un caractère singulier, révélé par Cardona*et al*. (1986) chez *A. hystrix* (Barc.) Cardona *et al.* (≡ *A. hermanniae* subsp. *hystrix*): des pétioles engainants et emboîtés persistant à la base des rameaux (Fig. 2C). Souvent ignoré, ce critère a été repris dans la flore ibérique pour la description des sections(Benedí, 2000) et dans l'étudedes *Anthyllis* hybrides d'Espagne (Ferrer-Gallego*et al.,* 2016). Ce caractère semble dominant, puisqu'il apparaît sur les hybrides issus du croisement d'*A. lagascana* Benedi (sect. *Aspalathoides*) avec d'autres espèces,de sections différentes, dépourvuesde pétioles persistants.

CARYOLOGIE

Les trois taxons ligneux étudiés (*A. barba-jovis, A. hermanniae*subsp. *corsica*et arbustes atypiques) sont diploïdes à 2n = 14, avec le même nombre de base X = 7. Ils se distinguent fortement d'*A. vulneraria s.l.*(peu fréquent en Corse) caractérisé par le nombre de base X = 6 et 2n = 12; ceci l'exclut donc de toutes possibilités d'hybridation avec les deux autres espèces.

Sur des boutons floraux de 17 stations d'*A. hermanniae*subsp. *corsica*, Cardona*et al*. (1986) soulignent la stabilité de ce taxon, doté d'une méiose régulière et d'un caryotype symétrique: chromosomes de 2,2 à 3 µm à centromères médians, excepté les deux plus grands submédians (Fig. 4A). Sur les plantules étudiées, *A. barba-jovis* présente un caryotype plus asymétrique par la taille et la forme des chromosomes : 4 paires courtes de 1,6 à 1,9 µm métacentriques et 3 paires plus grandes de 2,4 à 2,9 µm (1 submétacentrique sm, 1 métacentrique m et 1 subtélocentrique st très caractéristique : Fig. 4B). Si les deux classes de tailles s'observent dans toute l'aire (Aboucaya, 1989), par contre l'asymétrie des grandes paires s'accentue sur le continent (Pogliani, 1970-1971).

On retrouve chez les individus atypiques un caryotype assez asymétrique et les deux classes de tailles caractéristiques d'*A. barba-jovis* : 8 chromosomes de 1 à 1,5 µm (m-sm) et 6 plus grands de 2 à 2,6 µm. Cependant, l'appariement de ces 6 derniers s'avère impossible en raison de la présence de chromosomes solitaires (notamment 1 subtélocentrique st et 1 métacentrique m) aux côtés de deux paires submétacentriques (Fig. 4C). Ces observations caryologiques traduisent donc aussi l'originehybride probable de ces arbustes atypiques.

GERMINATION ET FERTILITÉ POLLINIQUE

Presque chaque fleur d'*A. barba-jovis* produit une gousse contenant une graine bien constituée, beige et dure, germant à près de 90%. Par contre, seulement 30% des fleurs des arbustes atypiques donnent une gousse d'aspect normal, cependant la moitié d'entre elles sont vides. De plus, 80% des graines d'apparence normale pourrissent (notamment les grosses brunes), et à peine 20% des graines germent, les beiges et dures. Des fleurs aux plantules, le taux global de germination atteint environ 3%.

L'emploi du colorant vital Alexander montre que les espèces parentales produisent un pollen homogène, coloré et bien formé (Fig. 5A, C). *Anthyllis barba-jovis* présente 95% de

grains normaux (25 à 27 µm de diamètre) à 3-4 apertures, et quelques anomalies (grains difformes ou vides, et micropollens). *Anthyllis hermanniae*subsp. *corsica*s'en distingue par une légère variabilité (liée peut-être à son écologie atypique) et un pollen un peu plus gros (27 à 31 µm), avec 90% de grains normaux à (3-)4(-5) apertures et 10% d'anormaux (vides ou collapsés 6-7% et macropollens 3-4%). A l'inverse, l'hétérogénéité pollinique règne chez les individus atypiques (Fig. 5B), où les anomalies atteignent 80% (petits grains collapsés ou vides de 15 à 20 µm), seuls 20% des grains étant bien colorés à 4(-5) apertures, incluant aussi des macropollens. Ceci traduit leur fertilité réduite et confirme leur probableorigine hybride.

DISTRIBUTION, ÉCOLOGIE ET PHÉNOLOGIE DES *ANTHYLLIS*

Anthyllis barba jovis et *A. hermanniae*se rencontrent très rarement en syntopie, en raison de leurs aires centre-méditerranéennesfortement morcelées et de leurs niches écologiques distinctes. L'héliophyte *A. barba jovis* croît sur les falaises et rochers du littoral. Cette espèce, protégée en France, présente en Corse une distribution bipolaire aux extrémités de l'île : 4 stations dans le Sud à Bonifacio et 2 sur la côte Est du Cap Corse. Dans cette dernière zone, elle participe à deux groupements de maquis thermophiles littoraux: *Pistacio lentisci-Anthyllidetum barbae-jovis* Paradis 1997et *Cisto cretici-Anthyllidetum barbae-jovis* Paradis 1997 (Paradis,1997). Ce taxon fleurit d'avril à mai et fructifie de fin juin à juillet. Les gousses monospermes, chacune incluse dans un calice persistant, restent sur la plante jusqu'en septembre. Les germinations des graines barochores s'observent près des individus-mères, ce qui explique la localisation des pieds atypiques.

Anthyllis hermanniae subsp. *corsica* semble endémique de Corse, puisqu'il est déclaré actuellementéteint en Italie où il vivait sur l'île Gorgona dans l'Archipel Toscan (Bartolucci*et al*., 2018). Il s'agit du seul orophyte du complexe, présent surtout de 800 à 2000 m dans les communautés de chamaephytes montagnards de la classe des *Caricicaryophyllae-Genistetea lobelii*Klein (Gamisans, 1977). Il atteint le littoral en plusieurs points, notamment dans le Cap Corse où il croît à une dizaine de mètres d'*A. barba-jovis*. Ce taxon fleurit de mai à juin et fructifie de juin à juillet (Fig. 1D), mais il peut refleurir en automne. Les 6 autres sous-espèces décrites chez *A. hermanniae* vivent dans des aires allopatriques restreintes,en général à basse (S Italie, Sicile, Malte) ou moyenne altitude (Grèce et Sardaigne : Brullo & Giusso del Galdo, 2006).

Taxonomie

Anthyllis* ×*gamisansiiDelage, Verlaque, Baumel, Piazza & Médail, **nothospec. nova**
Typus: FRANCE, Corse: N-E Cap Corse, commune de Cagnano, à 200 m au Nord de la Tour de l'Osse, 42°51'43" N - 9°28'55" E, 28.III.2015, *Delage s.n.* (holo-: MARS[MARS18776]!; iso-: *Delage 846* CBNC.

Differs from Anthyllis barba-jovis L. in having leaves 1-5 green foliolate, with a small black mucron, the terminal leaflet much longer than the laterals; petioles dilated sheathing, persistent at the base of branches; inflorescences of 3-8 flowered clusters, shortly pedunculate; calyx tubular pubescent with an appressed indumentum, corolla pale yellow.

Arbuste de 0,4 à 1,5 m à rameaux pubescents, bruns, à apex non spinescent. Feuilles à 1-5 folioles terminées par un mucron noir, à face supérieure pubescente verte, la terminale plus grande; pétioles engainants et emboîtés, persistant à la base des rameaux. Inflorescences en têtes courtement pédonculées, terminales et axillaires, de 3-8 fleurs; corolles d'un jaune pâle; calices tubuleux, pubescents à poils apprimés(Figs. 1A, 1B, 2A, 2C).

Etymologie. – L'épithète spécifique a été choisie en l'honneur de notre regretté ami et collègue Jacques Gamisans (1944-2015) récemment disparuen hommage à son immense apport à la connaissance de la végétation et de la flore de Corse (Médail & Bioret, 2015).

Distribution, écologie et phénologie. – Cet hybride est endémique du Cap Corse, au N-E de la Corse, où il vit au sein des populations littorales d'*A. barba-jovis*. Il est connu de cinq individus répartis en trois stations: un pied sur la commune de Meria, au Nord de la Marine de Meria(42°55'50"N - 9°27'56" E), trois individus sur la commune de Cagnano, au Nord de la Tour de l'Osse (42°51'45"N - 9°28'54" E), et un individu sur la commune de Pietracorbara, au Sud de la Tour de l'Osse (42°51'28"N - 9°28'55" E). Dans les trois stations, *Anthyllis* ×*gamisansii*se rencontre dans le matorral thermophile à *Pistacia lentiscus*L. et *Anthyllis barba-jovis* (*Pistacio lentisci-Anthyllidetum barbae-jovis* Paradis, 1997). Un peu plus précoce qu'*A. barba-jovis,A.* ×*gamisansii*fleurit de mi-mars à mai ;la floraison de ces deux taxonsest donc en grande partie synchrone. Cependant, l'hybride peut aussi refleurir en automne, comme les individus d'*A. hermanniae*subsp. *corsica*du même site.

CARACTÉRISTIQUES DES HYBRIDES NATURELS DE CORSE

La découverte d'un hybride ne constitue pas un cas isolé en Corse,qui en compte déjà 88. Ces hybrides sont tous très rares (sauf*Quercus* x *calvescens* Vuk.), dont un ou deux considérés disparus. Il s'agit de 76vivaces, contre 11 bisannuels et un seul taxon annuel (*Legousia*). Plus de 88% d'entre eux vivent à basses altitudes (<800 m) et dans des habitats variés (rochers, pelouses, ripisylves, friches, etc.), mais rarement en milieux fermés. Caryologiquement, 70% de ces hybrides sont polyploïdes (nombre de base $\geq$ 13 : Grant, 1963) ou d'origine polyploïde (Ptéridophytes, Orchidées, *Verbascum, Salix, Typha,* etc.), avec des parents de même nombre chromosomique (ou presque), ou de niveaux différents de ploïdie, 15% des hybrides résultent de parents di- et polyploïdes, et seulement 15% ont deux parents diploïdes. Près d'un tiers des hybrides de Corse ont pour parent un taxon à large amplitude altitudinale (au moins 4 étages de végétation).Enfin, soulignons que près d'un quart des hybrides impliquent un endémique, comme dans le cas de l'*Anthyllis*examiné ici.

DISCUSSION

L'ensemble des résultats prouvent l'origine hybride des arbustes atypiques d'*Anthyllis* du Cap Corse. Ils ont un aspect général d'*A. barba-jovis,* des caractères parentaux intermédiaires et plusieurs traits d'*A. hermanniae* subsp. *corsica.* Les séquences nucléotidiques d'un marqueur à hérédité biparentale et d'un marqueur à hérédité maternelle, la localisation des individus, le synchronisme partiel des floraisons printanières et l'entomogamie des parents indiquent que *A.* ×*gamisansii*provient de la fécondation d'ovules d'*A. barba-jovis* par du pollen d'*A. hermanniae*subsp. *corsica.*

Anthyllis ×*gamisansii* partage plusieurs traits généraux avec les autres hybrides corses : sa rareté, son type biologique vivace et sa présence à basse altitude où l'impact humain est maximal. La prépondérance des hybrides pérennes (86%) s'explique par une probabilité de surviemeilleure, alors que l'obligation de croître et fructifier régulièrement constitue un grave handicap pour les annuelles et bisannuelles(Verlaque*et al.,*2001), surtout chezles hybrides supposés stériles. Cependant, *A.* ×*gamisansii* se démarque des taux majoritaires, par ses deux parents diploïdes, dont un endémique. D'autre part, sa localisation confirme l'existence de processus biogéographiques singuliers dans le Cap Corse, déjà signalés sur la base d'aires disjointes de plusieurs taxons endémiques et/ou rares(Fridlender,1999), ou par une signature génétique particulière des populations du Cap Corse de l'endémique *Mercurialis corsica* Cosson (Miglioree*t al*., 2011). Cette zone abrite aussi des hybrides exceptionnels, tel

que*Thymelaea ×conradiae* Aboucaya & Médail (2n = 27; Médail&Aboucaya, 1993), issu du croisement d'un endémique corsediploïde très localisé, avec un taxon tétraploïde à vaste aire.

Anthyllis ×gamisansii diploïde de Corse pourrait se maintenir, puisqu'il produit un taux non négligeable de graines et 20% de plantules viables. Les fleurs non-fructifères observées s'expliquent par sa floraison plus précoce que celle des parents, son allogamie et l'absence d'agamospermie. De futurs rétrocroisementsentre cet hybride et ses parents (surtout *A. barba-jovis*) pourraient améliorer l'appariement des chromosomes. De telles restructurations du caryotype ont déjà été constatées, chez les hybrides d'*Argyranthemum* (Borgen *et al*., 2003) ou de*Carpobrotus* (Verlaque *et al.,* 2011)par exemple.Cependant, dans la plupart des cas,l'allopatrie deshybrides par rapport aux parents semble être un préalable indispensable à leur maintien et à leur descendance. Ceci ne s'applique pas à *A ×gamisansii* qui croît avec l'un de ses parents. Un autre processus majeur et assez probable peut être envisagé : l'addition des génomes parentaux et la création d'un néo- (ou apo) endémique polyploïde. En effet, la méiose fortement perturbée des hybrides, entre espèces diploïdes très distinctes, aboutit presque toujours à la formation de gamètes non-réduits (ex. macropollens) qui engendrent en quelques générations des amphiploïdes fertiles et stables, avec un processus de spéciation sympatrique. L'endémique de Minorque *Anthyllis hystrix* à 2n = 84 (robustes coussinets épineuxdu littoral) en fournit un excellent exemple, puisque les résultats phylogénétiques (Degtjareva*et al.,* 2012) confirment l'hypothèse proposée par Cardona*et al*. (1986) : le croisement d'un ancêtre d'*A. hermanniae* avec un taxon aujourd'hui disparu, suivi d'épisodes de polyploïdie. L'hybride du Cap Corse pourrait constituer un bon candidat pour ce mode de spéciation des plus efficaces (Jeanmonod, 1984).

Excepté *Anthyllis xmedia* Pau (Benedí, 2000), les dates de description des hybrides du genre (Ferrer-Gallego *et al*., 2016) laissent supposer qu'il s'agit d'un phénomène récent. Il pourrait être consécutif aux changements climatiques en cours qui peuvent modifier la répartition des taxons, l'amplitude de leur niche écologique, leur phénologie ou celle de leurs pollinisateurs, et donc la nature des interactions biologiques, notamment dans les systèmes insulaires spatialement contraints (Médail, 2017). Toutefois, un autre facteur doit être envisagé : les perturbations anthropiques qui favorisent très souvent la création d'hybrides et leurs descendances (Borgen *et al*, 2003 ; Lamont*et al.,* 2003 ; Zha*et al.,* 2010).

Par ailleurs, on trouve en Corse de nombreux taxons (endémiques ou non) ayant des niveaux de ploïdie supérieurs à ceux des espèces continentales affines (ex. *Colchicum, Viola, Bryonia, Santolina, Cymbalaria, Mercurialis, Solenopsis*) et des taxons endémiques d'origine amphiploïde (ex. *Asplenium balearicum* Shivas*, Dryopteris tyrrhena.*Fraser-Jenk. & Reichst*., Aristolochia tyrrhena*Nardi & Arrigoni ; Verlaque*et al.,* 1995). Ce phénomène est à mettre en relation avec le taux d'apoendémiques de Corse, 19%, le plus haut de Méditerranée,qui témoigne d'une spéciation très active sur l'île. Ces polyploïdes trouvent leur origine dans les chocs thermiques et/ou les mélanges de flores passés (en général liés aux glaciations), donc issus souvent d'anciens processus d'hybridation (Verlaque*et al.,* 1997). Les perturbations anthropiques et les changements climatiques actuels risquent d'avoir les mêmes effets. En Corse, les croisements ont été,et sont toujours, facilités par la forte amplitude altitudinale et écologique de certains taxons. Ce phénomène, qualifié de «syndrome insulaire» (Blondel, 1995), est lié à la plus faible richesse floristique (Médail&Verlaque, 1997; Jeanmonod*et al*., 2015). Ces grandes amplitudes concernent en Corse: 21,5% des endémiques (polyploïdes à 53%) et 7,4% des non-endémiques (polyploïdes pour les 2/3), contre: 1% d'endémiques et 15% de non-endémiques (presque tous polyploïdes) dans le S-E de la France (Médail&Verlaque, 1997). Présent sur l'île de 0 à 2300 m, *Anthyllis hermanniae* subsp. *corsica*illustre bien lestaxons endémiques insulairesà vaste niche altitudinale.

De manière générale, les hybrides s'avèrent très intéressants sur le plan évolutif car ils posent le délicat problème du concept d'espèce et des barrières interspécifiques d'isolement. La prédominance en Corse d'hybrides issus de parents polyploïdes (70%) s'explique par les divers effets potentiels de la polyploïdie: (1) une perte fréquente des barrières d'isolement, (2) des changements de types de reproduction, favorisant l'autogamie, voire l'agamospermie (ex. *Limonium, Hieracium, Taraxacum*) qui confère à certains hybrides une fertilité apparente, et (3) un appariement méiotique plus facile, d'où une baisse de fertilité modérée (Richards, 1997). Par contre, selon le degré d'homologie des caryotypes parentaux, l'hybridation entre diploïdes peut avoir des conséquences plus graves, d'où leur rareté (15% en Corse). Chez les diploïdes, les barrières d'isolement s'avèrent obligatoires entre taxons sympatriques, alors qu'elles ne sont pas toujours sélectionnées, ou conservées, chez les taxons allopatriques, en particulier dans les îles. En effet, la spéciation insulaire se caractérise avant tout par une très forte différenciation géographique, écologique et/ou phénologique (Ganders & Nagata, 1984; Abbott*et al*., 2010), notamment chez les endémiques diploïdes (Hardion *et al*., 2016).

Hybridation et polyploïdie sont donc deux processus de spéciation, intimement liés et très actifs en Corse, participant à une dynamique évolutive largement sous-estimée. Les individus d'*Anthyllis* ×*gamisansii* et les populations où les parents se trouvent en syntopie doivent donc être protégés. De plus, dans le contexte actuel de changements climatiques, toute évolution future devra être dûment étudiée, comme celle des nombreux autres hybrides de l'île.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre gratitude à Bruno Vila, Manuel Cartereauet Marc Verlaque pour leur aide dans la réalisation et la mise en page des photos, ainsi qu'à Laetitia Hugot (CBN Corse/ Office de l'environnement de la Corse) pour le soutien financier apporté par cet organisme à l'étude biosystématique.

BIBLIOGRAPHIE

Abbott R.J., Hegarty M.J.,Hiscock S.J. &Brennan A.C., 2010- Homoploid hybrid speciation in action. *Taxon* 59 : 1375-1386.

Aboucaya A., 1989- *La flore des îles d'Hyères: étude des rapports phytogéographiques et biosystématiques avec les Maures et la Corse*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme de l'Université Aix-Marseille.

Bartoluccia F.,Peruzzi, L., Galasso, G., Albano, A., Alessandrini, A., Ardenghi, N.M. , *et al.,* 2018- An updated checklist of the vascular flora native to Italy. *Pl. Biosyst.* 152: 179-303.

Benedí C., 2000 - *Anthyllis* L. *In*: Talavera S. *et al*. (ed.), *Flora Iberica*7: 829-863.

Blondel J., 1995 -*Biogéographie, approche écologique et évolutive*. Elsevier Masson.

Borgen L., Leitch I. & Santos-Guerra A., 2003 - Genome organization in diploid hybrid species of *Argyranthemum* (Asteraceae) in the Canary Islands. *Bot. J. Lin. Soc*. 141 : 491-501.

Brullo S. &GiussoDelGaldoG., 2006 - Taxonomic remarks on the *Anthyllis hermanniae* L. (Fabaceae, Faboideae) species complex of the Mediterranean Flora. *Novon*16: 304-314.

Cardona A., ContandriopoulosJ. &Sierra-RafolsE.,1986 - Etude biosystématique d'*Anthyllis hystrix* et *A. hermanniae*en Méditerranée orientale et centrale. *Orsis* 2: 5-25.

Degtjareva G., Valiejo-RomanC.,Samigullin T., Guara-Requena M. &SokoloffD.,2012 -Phylogenetics of *Anthyllis* (Leguminosae: Papilionoideae: Loteae). Partial incongruence between nuclear and plastid markers, a Long Branch problem and implications for morphological evolution. *Mol. Phylogen. Evol.* 62: 693-707.

Ferrer-Gallego P., RoselléR. &GuaraM., 2016 - A new hybrid in the genus *Anthyllis* (Loteae-Leguminosae) from the eastern Iberian Peninsula. *An. Jard. Bot. Madrid* 73: e040.

Fridlender A., 1999 -*Originalités biologiques des espèces rares. Quelques exemples choisis dans la flore Tyrrhénienne.* Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Gamisans J.,1977 - La végétation des montagnes corses. *Phytocoenologia* 4: 35-131.
GamisansJ.&JeanmonodD., 1993 - Catalogue des plantes vasculaires de la Corse. *In:*Jeanmonod D. &BurdetH.M. (ed.). *Compléments au Prodrome de la flore corse.*Conservatoire et Jardin botaniques de Genève.
Ganders F.R. &Nagata K.M., 1984 -The role of hybridization in the evolution of *Bidens* on the Hawaiian Islands. *In:* Grant W.F. (ed.), *Plant biosystematics:* 179-194. Academic Press.
Gorenflot R. &RaicuP., 1980 -*Cytogénétique et évolution*. Masson, Paris.
Grant V., 1963 -*The origin of adaptations.* Columbia University Press.
Hardion L., Dumas P-J., Abdel-Samad F., Kharrat M.D., SurinaB., AffreL.,Médail F., Bacchetta G.&BaumelA.,2016 - Geographical isolation caused the diversification of the Mediterranean thorny cushion-like *Astragalus* L. sect. *Tragacantha* DC. (Fabaceae). *Mol. Phylogen. Evol.* 97: 187-195.
Jeanmonod D., 1984 - La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
Jeanmonod D. &Gamisans J., 2007 -*Flora Corsica*. Edisud.
Jeanmonod D., Naciri Y., SchlüsselA. &Gamisans J., 2015 -Floristic analyses of the Corsican flora: biogeographical origin and endemism. *Candollea* 70: 21-41.
Lamont B., He T., Enright N., Krauss S. &Miller B., 2003 - Anthropogenic disturbance promotes hybridization between *Banksia* species by altering their biology. *J. Evol. Biol.* 16 : 551–557.
Médail F., 2017 - Intérêt des petites îles de Méditerranée dans la compréhension des processus écologiques et évolutifs ; leur place dans la conservation de la flore littorale.*Sci. Rep. Port-Cros natl. Park,* 31: 173-188.
MédailF. &Aboucaya A.,1993 -*Thymelaea* ×*conradiae* Aboucaya & Médail (= *T. hirsuta* (L.) Endl x *T. tartonraira* (L.) All. subsp*. tartonraira*), hybride nouveau découvert en Corse. *Candollea* 48: 576-582.
MédailF. &BioretF., 2015 - Hommage à Jacques Gamisans, un botaniste catalan en Corse (1944-2015). *Bull. Soc. bot. Centre-Ouest* 46: 279-281.
Médail F. &VerlaqueR., 1997 - Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.*80: 269-281.
Migliore, J., Baumel A., Juin M., Diadema K., Hugot L.,Verlaque R.&MédailF.,2011 - Genetic diversity and structure of a Mediterranean endemic plant in Corsica *(Mercurialis corsica,* Euphorbiaceae). *Populat. Ecol.* 53: 573-586.
Moragues E. &MayolJ., 2013 - *Managing threatened plants on islands: tasks & priorities. In:* Cardona Pons E., Estaún Clarisó I. &Fraga I Arguimbau P.(ed.). *Islands and plants: preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd bot. conf. in Menorca, proceedings and abstracts:* 105-121.Institut Menorquí d'Estudis.
Paradis G., 1997 - Observations sur l'espèce rare et protégée *Anthyllis barba-jovis* L. (Fabaceae) en Corse: description de ses stations et phytosociologie. *J. Bot. Soc. Bot. France* 4: 33-44.
Piazza C. &Paradis G., (2017). *Anthyllis barba-jovis*L. en Corse: état des lieux en 2015. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* 48: 127-142.
Pogliani M.,1970-1971 - Osservazioni cariologiche in *Anthyllis barba-jovis* L. *Ann. Bot. (Rome)* 30: 207-214.
Richards A.J., 1997 -*Plant breeding systems.* Ed. 2. Chapman & Hall.
Rossello J.,2013 - A perspective of plant microevolution in theWestern Mediterranean islands as assessed by molecular markers*. In:* Cardona Pons E., Estaún Clarisó I. &Fraga I Arguimbau P (ed.). *Islands and plants: preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd bot. conf. in Menorca, proceedings and abstracts:* 21-34.Institut Menorquí d'Estudis.
Runemark A., Trier C., Eroukhmanoff F., HermansenJ., Matschiner M., Ravinet M., ElgvinT.&SætreG-P.,2018 -Variation and constraints in hybrid genome formation**.** *Nat. Ecol. Evol.* 2: 549-556.
Small E., 1984 - Hybridization in the domesticated-weed-wild complex. *In:*Grant W.F. (ed.)*, Plant biosystematics* : 195-210.Academic Press.
Verlaque R.,Aboucaya A.,Cardona A., ContandriopoulosJ., 1991 -Quelques exemples de spéciation insulaire en Méditerranée occidentale. *Bot. Chron. (Patras)* 10: 137-154.
Verlaque R.,ContandriopoulosJ. &Aboucaya A.,1995 - Cytotaxonomie et conservation de la flore insulaire: les espèces endémiques ou rares de Corse. *Ecol. Medit.* 21 : 257-268.

Verlaque R.,MédailF., QuézelP. &BabinotJ.-F., 1997 - Endémisme végétal et paléogéographie dans le Bassin méditerranéen. *Geobios (Lyon)* 21 : 159-166.
Verlaque R.,Médail F. &Aboucaya A.,2001 -Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. 3, Sci. Vie.* 324: 1157-1165.
Verlaque R., Affre L., Diadema K., SuehsC. & Médail F.,2011 - Unexpected karyological and morphological changes in invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in Provence (S-E France) compared to native South African species. *C.R. Biol.* : 334 :311-319.
Zha H-G., Milne R., &SunH., 2010 -Asymmetric hybridization in *Rhododendron agastum*: a hybrid taxon comprising mainly F1s in Yunnan, China. *Ann. Bot.* 105: 89-100.

LEGENDES

Tableau 1 : Caractères moléculaires des trois*Anthyllis*arbustifs du Cap Corse et leurs références d'accessions dans Genbank: (a) 6 positions variables pour le marqueur ITS et (b) 8 positions variables pour le marqueur *mat*K.

Tableau 2 :Caractères morphologiques distinctifs des trois*Anthyllis* arbustifs du Cap Corse.

Figure 1 : Vues générales des *Anthyllis*arbustifs du Cap Corse;**A.**individusatypiquesà fleurs jaunes (au centre, *A.*×*gamisansii*) entourés de pieds d'*A. barba-jovis* plus petits et à fleurs blanches; Inflorescencesde : **B.** *Anthyllis*atypique(*A.*×*gamisansii)*;**C.***A. barba-jovis*;**D.***A. hermanniae*subsp. *corsica.*[Photos **:** Tour de l'Osse Nord **: A.**Piazza C.,16.4.2015 ; **B.**Delage A.,28.3.2015 ;**C.**Delage A., 12.4.2015,et**D.**Delage A., Poggio-Marinaccio, 1.7.2010].

Figure 2 : A. Holotype d'*Anthyllis*×*gamisansii*(MARS18776) ;**B.** Apex des folioles à mucron noir d'*A. hermanniae* subsp. *corsica*en haut (MARS11589, Osse Nord) et d'*A.*×*gamisansii* au milieu (MARS11591, Osse Nord), etfoliole sans mucron d'*A. barba-jovis* en bas (MARS11590, Meria Nord) ; **C.** Pétioles engainants et emboîtés, à la base des rameaux (flèches) chez *A.*×*gamisansii*(MARS11591, 8.9.2015)[PhotosVila B.].

Figure 3 : Epiderme de la face supérieure des foliolesdes trois*Anthyllis* (en microscopie électronique à balayage): **A.** *A. barba-jovis,*velu (MARS11590, Meria Nord) ; **B.***A.* x*gamisansii,*pubescent (MARS11591, Osse Nord) ;**C.***A. hermanniae*subsp. *corsica,*glabrescent (MARS11589, Osse Nord).

Figure 4 : Métaphases somatiques à 2n = 14 des trois*Anthyllis*: **A.** *A.hermanniae*subsp. *corsica*(d'après Cardona*et al.,* 1986); **B.** *A. barba-jovis* (les flèches montrent la paire subtélocentrique caractéristique 'st'); **C.** *A.* ×*gamisansii* (les flèches indiquent les chromosomes solitaires 'st et médian').

Figure 5 :Fertilité pollinique **(**coloration vitale Alexander) des trois*Anthyllis*: **A.** *A. barba-jovis* (pollen normal, plein et violet); **B.***A.*×*gamisansii* (nombreux grains vides, vert clair); **C.***A. hermanniae*subsp. *corsica*(pollen normal, plein et violet) [Photos CartereauM. et Vila B.]

Tableau 1. Caractères moléculaires des *Anthyllis* du Cap Corse et leurs références d'accessions dans Genbank : (a) 6 positions variables pour le marqueur ITS et (b) 8 pour le marqueur *mat*K.

(a) ITS

Taxon	49	68	80	85	92	201	GBK
Anthyllis barba-jovis	C	T	T	C	G	C	MG925041
Anthyllis atypique	C/T	C/T	T/G	C/T	G/A	C/T	MG925042
Anthyllis hermanniae	T	C	G	T	A	C	MG925043

(b) *mat*K

Taxon	49	55	78	235	368	376	486	534	GBK
Anthyllis barba-jovis	A	G	G	G	T	G	G	C	MG940894
Anthyllis atypique	A	G	G	G	T	G	G	C	MG940895
Anthyllis hermanniae	C	T	T	A	A	C	A	T	MG940896

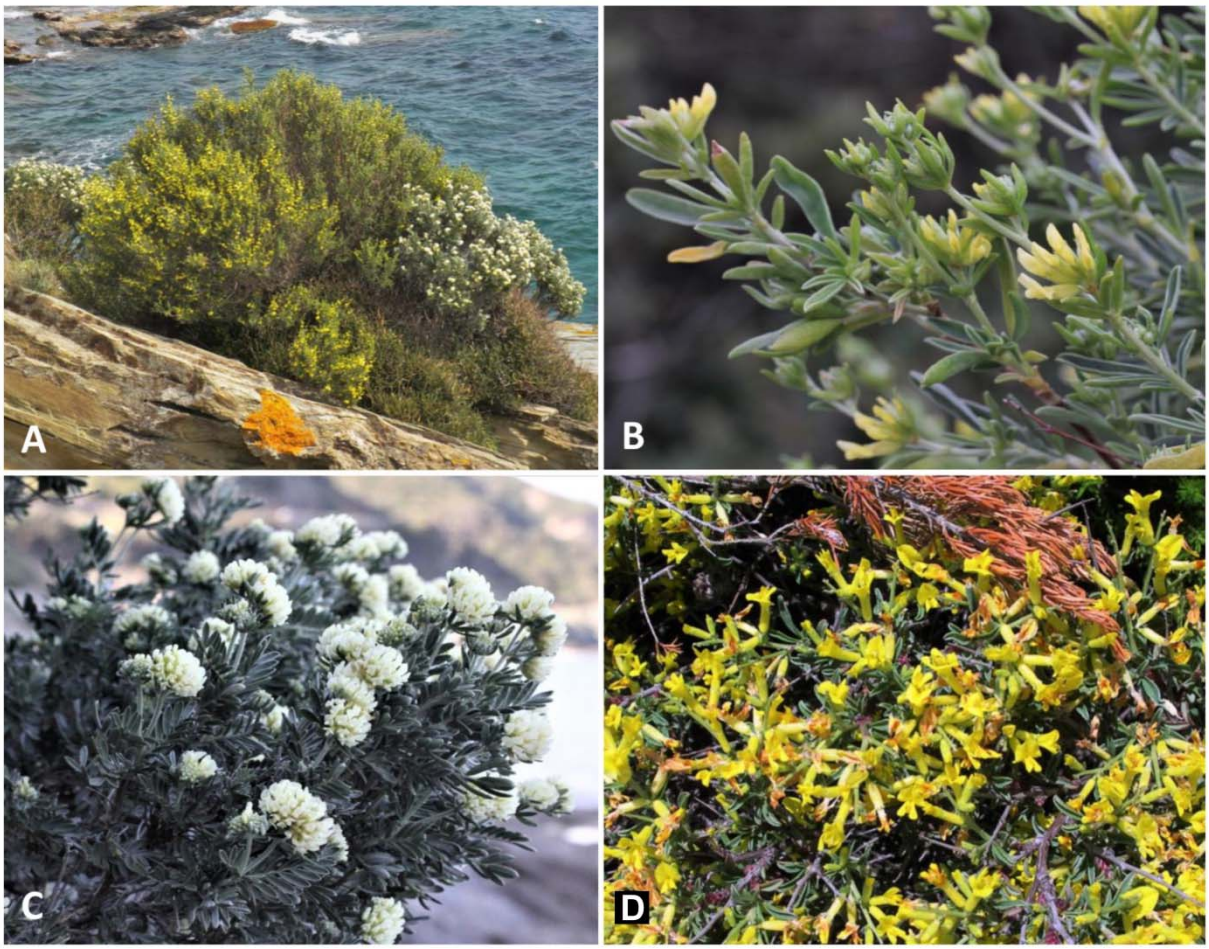


Figure 1 : Vues générales des *Anthyllis* arbustifs du Cap Corse;**A.**individus atypiques à fleurs jaunes (au centre,*A.*×*gamisansii*) entourés de pieds d'*A. barba-jovis* plus petits et à fleurs blanches ; Inflorescences de : **B.** *Anthyllis*atypique (*A.*×*gamisansii)*;**C.***A. barba-jovis*;**D.***A. hermanniae*subsp. *corsica.* [Photos **:** Tour de l'Osse Nord **: A.**Piazza C.,16.4.2015 ; **B.**Delage A., 28.3.2015 ; **C.**Delage A., 12.4.2015, et**D.**Delage A., Poggio-Marinaccio, 1.7.2010].



Figure 2 : A. Holotype d'*Anthyllis*×*gamisansii*(MARS18776) ;**B.** Apex des folioles à mucron noir d'*A. hermanniae* subsp. *corsica*en haut (MARS11589, Osse Nord) et d'*A.*×*gamisansii* au milieu (MARS11591, Osse Nord), etfoliole sans mucron d'*A. barba-jovis* en bas (MARS11590, Meria Nord) ; **C.** Pétioles engainants et emboîtés, à la base des rameaux (flèches) chez *A.*×*gamisansii* (MARS11591, 8.9.2015)[Photos Vila B.].

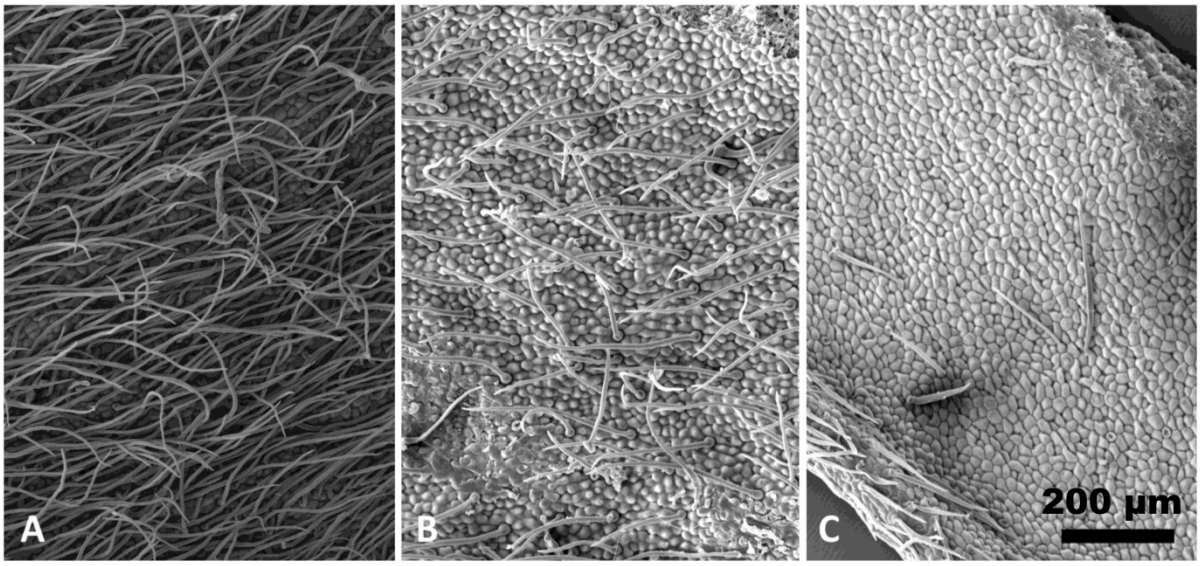


Figure 3 : Epiderme de la face supérieure des foliolesdes trois *Anthyllis* (en microscopie électronique à balayage): **A.** *A. barba-jovis,*velu (MARS11590, Meria Nord) ; **B.***A.* x*gamisansii,*pubescent (MARS11591, Osse Nord) ;**C.***A. hermanniae*subsp. *corsica,*glabrescent (MARS11589, Osse Nord).

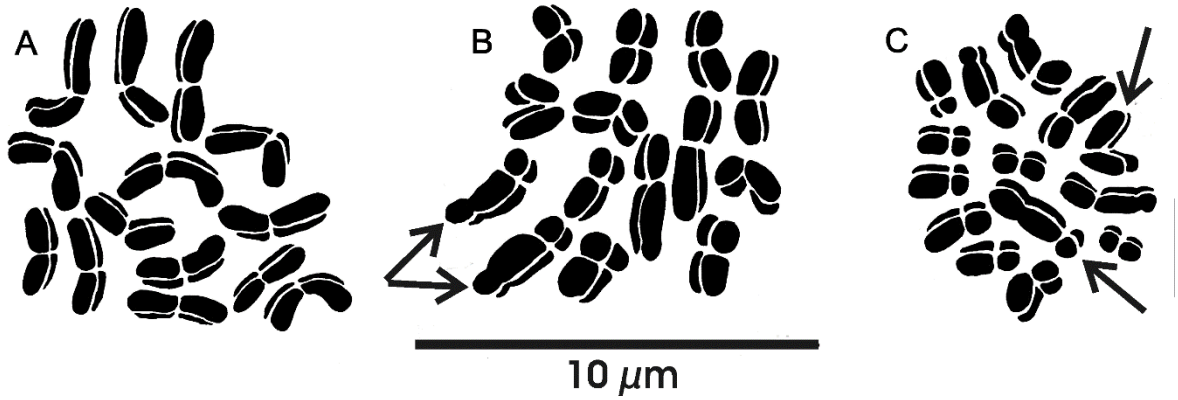


Figure 4 : Métaphases somatiques à 2n = 14 des trois *Anthyllis*: **A.** *A.hermanniae*subsp. *corsica*(d'après Cardona*et al.,* 1986); **B.** *A. barba-jovis* (les flèches montrent la paire subtélocentrique caractéristique 'st'); **C.** *A.* ×*gamisansii* (les flèches indiquent les chromosomes solitaires 'st et médian').

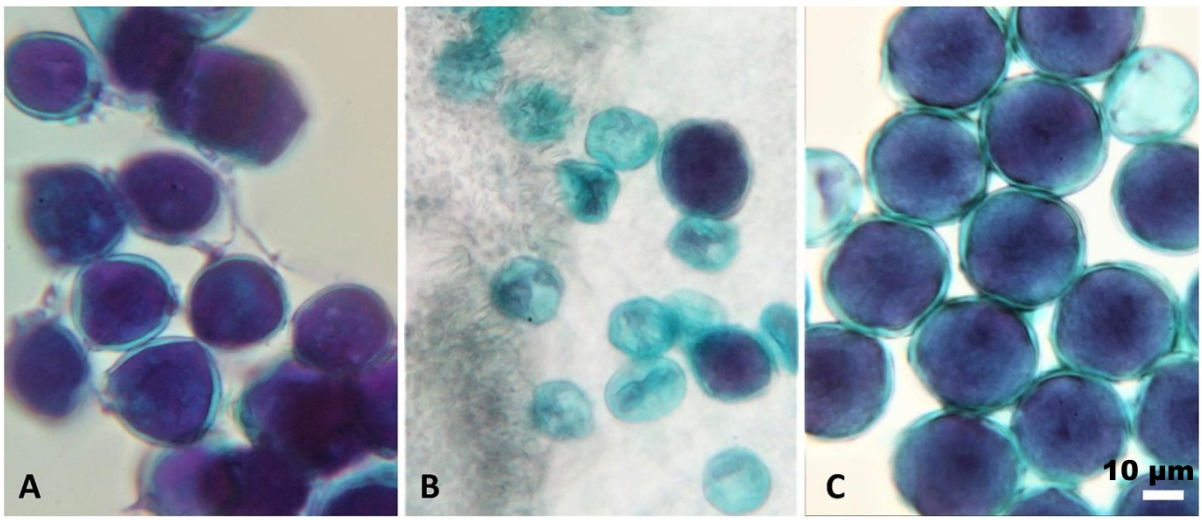


Figure 5 :Fertilité pollinique **(**coloration vitale Alexander) des trois *Anthyllis*: **A.** *A. barba-jovis* (pollen normal, plein et violet); **B.***A.*×*gamisansii* (nombreux grains vides, vert clair); **C.***A. hermanniae*subsp. *corsica*(pollen normal, plein et violet) [Photos CartereauM. et Vila B.]

Tableau 2 : Caractères distinctifs des trois taxons d'*Anthyllis* arbustifs du Cap Corse.

Caractères	*Anthyllis barba-jovis*	*Arbustes atypiques :hybrides supposés* = *A.barba-jovis x A. hermanniae* subsp. *corsica*	*Anthyllis hermanniae*subsp. *corsica*
Port, hauteur	Arbustif, 0,4 à 3 m	Arbustif, 0,4 à 1,5 m	Buissonnant, 0,1 à 0,5 (0,7) m
Rameaux à apex	Soyeux-argentés, droits, épais non spinescent	bruns, pubescents, droits, fins non spinescent	Bruns, tortueux, glabrescents, fins spinescent
Feuilles Folioles linéaires-oblongues Pétioles engainants	Persistantes, argentées (9)13-19, à apex obtus, subégales, les deux faces soyeuses-argentées Caducs	Semi-persistantes, vertes 1 à 5, à mucron noir, la médiane bien plus grande, face supérieure pubescente Persistants et emboîtés à la base des rameaux	Semi-persistantes, vertes 1 à 3 (5), à mucron noir, la médiane plus grande, face supérieure glabrescente Persistants et emboîtés à la base des rameaux
Inflorescence	En têtes terminales et axillaires, pédonculées, de 10-20 fleurs	En têtes terminales et axillaires, courtement pédonculées, de 3-8 fleurs	Fascicules axillaires subsessiles, (grappe interrompue), de 2-5 fleurs
Corolle	Crème à blanc	Jaune pâle	Jaune vif
Calice	Renflé, soyeux, hirsute à laineux	Tubuleux, soyeux à poils apprimés	Tubuleux, pubescent à poils apprimés
Floraison	Avril - Mai	Mars-Mai (refloraison automnale)	Mai – Juin (refloraison automnale)