

La cléistogamie de *Sternbergia colchiciflora* Waldst. & Kit. (Amaryllidaceae) en France

Max DEBUSSCHE *,
Perrine GAUTHIER * et Valentine VAUDEY *

Résumé - Le nombre de fleurs de *Sternbergia colchiciflora* observées à l'automne dans sa seule localité française est très variable d'une année à l'autre ; parfois, aucune fleur n'est observée. Le suivi individuel des plantes sur le terrain et la culture *ex situ* démontrent que même en l'absence de fleurs observées des plantes fructifient et produisent des graines. En fait, la floraison de *Sternbergia colchiciflora* se produit chaque année, mais elle peut se faire sous deux formes, d'une part des fleurs chasmogames, visibles, et d'autre part des fleurs cléistogames, invisibles car souterraines. La proportion des deux formes semble dépendre, pour les populations étudiées, de la hauteur des précipitations de septembre, des précipitations abondantes favorisant la chasmogamie au détriment de la cléistogamie.

Mots clés - cléistogamie, démographie, espèce protégée, culture *ex situ*, *Sternbergia colchiciflora*

Abstract - The number of flowers of *Sternbergia colchiciflora* observed in autumn in its sole French locality is very variable from one year to another ; some years no flower is observed. Individual survey of plants in the field and cultivation *ex situ* show that even when no flower is observed, some plants produce fruit and seeds. Indeed, *Sternbergia colchiciflora* really flowers every year, but with two types of flowers, either chasmogamous, aerial and visible, or cleistogamous, subterranean and invisible. The ratio of these two types seems to depend, for the populations studied, on the amount of rainfall in September, a high amount favouring chasmogamy to the detriment of cleistogamy.

Keywords - cleistogamy, demography, protected species, ex situ cultivation, *Sternbergia colchiciflora*

* M. D., P. G. et V. V. : Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175, CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5

Introduction

Sternbergia colchiciflora Waldst. & Kit. (Amaryllidacées) n'est actuellement connu en France que de la commune de Saint-Paul-et-Valmalle (Hérault) où BRAUN-BLANQUET et ses élèves en font la découverte en 1933 (BRAUN-BLANQUET 1934). L'espèce et sa localisation précise sont ensuite rapidement tombées dans l'oubli, à tel point qu'il semblait raisonnable de penser qu'elle était éteinte. Sa re-découverte se fait, presque par hasard, en 1989, probablement à l'endroit même où BRAUN-BLANQUET l'avait vue ; en 2004, un deuxième site est trouvé (DEBUSSCHE et al. 2005) et en 2005, Henri Michaud et James Molina en trouvent un troisième, toujours sur la même commune. *Sternbergia colchiciflora* bénéficie d'une protection nationale et est une des espèces prioritaires inscrites sur le Livre rouge de la flore menacée (Olivier et al. 1995).

La description des habitats de l'espèce et des principaux éléments de sa biologie, ainsi que l'évaluation de ses effectifs (DEBUSSCHE et al. 2005) débouchèrent sur la mise en place, à partir de septembre 2006, d'un suivi démographique annuel de tous les individus de chaque population et d'une expérimentation de coupe des ligneux les plus compétiteurs, réalisée par le Conservatoire des espaces naturels du Languedoc-Roussillon, dans le troisième site. Le suivi démographique individuel a pour objectif d'évaluer la viabilité de chacune des 3 populations et l'impact de la coupe des ligneux, et de préciser les stades cruciaux du cycle de vie pour le maintien de l'espèce ; il permet aussi d'identifier les individus reproducteurs. Enfin, les populations connues étant particulièrement menacées par les activités humaines, il a paru urgent, avec l'autorisation du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles, de multiplier l'espèce en culture *ex situ* à partir de graines prélevées dans deux populations dans le but de créer une nouvelle population dans un site mieux protégé des impacts humains. Le suivi démographique individuel des plantes et la mise en culture ont permis de confirmer et de préciser certaines originalités de la reproduction de *Sternbergia colchiciflora*.

Phénologie de la reproduction

Sternbergia colchiciflora produit au début de l'automne (dates extrêmes d'observation dans l'Hérault : 16 septembre – 3 octobre) de petites fleurs jaunes peu ouvertes, au ras du sol, avant que ses feuilles ne se développent dans le courant de l'hiver. La durée de vie des fleurs est brève (3 – 5 jours en culture). Les événements de pollinisation par des insectes ne sont observés qu'exceptionnellement (une seule observation depuis 1993). Les fruits (1-3 par plante en conditions naturelles) émergent du sol au début du printemps et déhiscents début mai, en général peu de temps avant le dessèchement des

feuilles. Les graines (1-15 par fruit en conditions naturelles) pourvues d'un volumineux élaïosome sont rapidement dispersées par les fourmis. Malgré la petitesse des fleurs, la floraison automnale de couleur jaune permet de détecter l'espèce, alors qu'au printemps ses feuilles sont très peu visibles dans la végétation. Il n'est donc pas surprenant que les 3 populations aient été trouvées en automne, au moment de la floraison.

Des fruits produits sans fleurs observées

Le 3 octobre 1933, BRAUN-BLANQUET compte une trentaine de plantes fleuries lors de la découverte de l'espèce. Le 19 septembre 2004, 10 fleurs sont observées dans la population 1 et 14 fleurs dans la population 2. Cependant, la production de fruits demeure inconnue. Le suivi démographique (3 - 4 visites entre la mi-septembre et la mi-octobre) permet de recenser dans l'ensemble des 3 populations un total de 13 fleurs (correspondant à 13 plantes florifères) en 2006, de seulement 4 fleurs en 2007 (correspondant à 4 plantes florifères) ; en 2008 et en 2009 aucune fleur n'est observée (Tableau 1). Chaque année, le nombre de plantes fructifiées est plus élevé que le nombre de plantes dont on avait observé la floraison l'automne précédent, et surtout, bien qu'il n'y ait eu aucune fleur recensée à l'automne 2008 et à l'automne 2009, de nombreuses plantes ont fructifié le printemps suivant (Tableau 1).

Population	2006 flor.	2007 fruct.	2007 flor.	2008 fruct.	2008 flor.	2009 fruct.	2009 flor.	2010 fruct.
1	5 (5)	7 (7)	0	25 (27)	0	21 (21)	0	11 (11)
2	7 (7)	8 (8)	4 (4)	13 (17)	0	5 (5)	0	1 (1)
3	1 (1)	5 (5)	0	6 (6)	0	9 (9)	0	4 (4)
Total	13 (13)	20 (20)	4 (4)	44 (50)	0	35 (35)	0	16 (16)

Tableau 1 - Nombre de plantes à floraison observée et nombre de plantes fructifiées (nombre de fleurs et de fruits observés entre parenthèses) recensées dans les 3 populations de *Sternbergia colchiciflora* à Saint-Paul-et-Valmalle (Hérault) de septembre 2006 à avril 2010.

Un phénomène identique en culture ex situ

La culture en pots des plantes issues des graines prélevées dans les populations 1 et 2 permet de suivre en continu la phénologie de l'espèce. Les pots sont gardés en serre froide en hiver, et placés en plein air le reste de

l'année, à Saint-Gély-du-Fesc (Hérault), sous un climat identique à celui de Saint-Paul-et-Valmalle. En culture, la terre est maintenue humide de la fin août au mois de mai suivant et est maintenue sèche le reste de l'année.

Aucune fleur et aucun fruit ne sont observés dans ces pots jusqu'au printemps 2010 quand 3 plantes sur 17 issues de la population 1 fructifient, avec un total de 5 fruits, et 1 plante sur 14 issues de la population 2 fructifie, avec 1 fruit (Tableau 2 et Photo 1). La floraison ayant donné ces fruits a donc été invisible, souterraine ; elle s'est produite à l'automne 2009, après 5 ans de végétation dans le cas des plantes issues de la population 1 et après 3 ans de végétation dans le cas de la plante issue de la population 2, mais, pour cette dernière plante, le fruit est très petit et ne contient qu'une seule petite graine. A l'apex d'un des fruits subsistent les restes des segments du périanthe, d'une longueur de 8 mm une fois réhydratés, soit environ le quart de la longueur observée pour une floraison aérienne, ce qui suggère un développement incomplet de la fleur. Il n'y a pas de traces de restes floraux à l'apex des autres fruits. Le plus gros fruit contient 19 graines de taille normale et 10 graines avortées beaucoup plus petites.

Âge des plantes à la floraison	Floraison aérienne	Fructification
5 ans (pop. 1)	0 (17)	3 (5)
3 ans (pop. 2)	0 (14)	1 (1)

Tableau 2 - Nombre de plantes à floraison aérienne (nombre total de plantes cultivées entre parenthèse) à l'automne 2009 et nombre de plantes fructifiées (nombre de fruits entre parenthèses) au printemps 2010.

A l'automne 2010, 6 fleurs sont observées en culture entre le 12 et le 27 septembre, soit sensiblement pendant la même période d'observation qu'en conditions naturelles. Quatre fleurs sont produites par 4 plantes issues de la population 2, et 2 fleurs sont produites par une même plante issue de la population 1. Chaque fleur met 1 à 2 jours pour émerger de terre et atteindre son complet développement ; elle reste ouverte (faiblement) de 3 à 5 jours ($m \pm SE : 4,3 \pm 0,3$ jours) ; elle se flétrit en 1 jour. Le passage de l'absence de floraison visible en 2009 à une floraison visible en 2010 ne peut être expliqué, faute de données précises concernant par exemple le détail du calendrier d'arrosage.

Un système de reproduction très autogame

Les résultats du suivi démographique individuel suggéraient fortement, surtout après les observations de 2008 et 2009, que *Sternbergia colchiciflora* pouvait développer une floraison souterraine à Saint-Paul-et-Valmalle, de

grande ampleur certaines années. La courte période de floraison (2 semaines environ) et la fugacité des fleurs, ainsi que l'appétit des gastéropodes en automne, ne pouvaient entretenir qu'un petit doute sur la réalité de cette floraison souterraine. Il fut définitivement levé par le suivi phénologique continu des plantes cultivées *ex situ*. *Sternbergia colchiciflora* produit donc dans sa localité française des fleurs aériennes, chasmogames, et des fleurs souterraines, cléistogames, en proportion variable suivant les années. La très grande rareté d'observation des événements de pollinisation et la forte proportion de fleurs cléistogames font que la reproduction de l'espèce est fortement, voire uniquement autogame, trait souvent associé à des espèces rares à petites populations, souvent endémiques restreintes (LAVERGNE *et al.*, 2004). Pour ce dernier point biogéographique ce n'est pas le cas de *Sternbergia colchiciflora* qui a une large aire de distribution, de l'Iran et la Turquie à l'est à l'Espagne à l'ouest et de la Hongrie au nord à l'Algérie au sud (DEBUSSCHE *et al.*, 2005). D'une manière générale, la proportion de fleurs cléistogames dans une population donnée est très probablement dépendante d'une combinaison, inter-annuellement variable, de facteurs climatiques qui agissent dans une période comprise entre l'induction du bouton floral et la phase de croissance de la fleur (CULLEY & KLOOSTER 2007).

Une floraison souterraine décrite de longue date mais restée méconnue

Les premières observations publiées de la floraison souterraine de *Sternbergia colchiciflora* semblent pouvoir être attribuées à TROITSKII (1925), reprises ensuite par WULFF (1929) puis GORSHKOVA (1935). En langue russe, ces informations sont restées ignorées de la très grande majorité des botanistes, et pour ceux qui ont pu y accéder elles ont pu paraître suspectes puisqu'aucune espèce d'Amarylidacée (et plus généralement une seule espèce de Liliiflorae - *Narhecium ossifragum* (L.) Hudson -) n'est encore actuellement répertoriée comme cléistogame, du moins dans les articles publiés en anglais sur le sujet (voir CULLEY & KLOOSTER, 2007). Ainsi, Flora Europaea (WEBB *in* TUTIN *et al.* 1980) ne mentionne pas l'originalité de la reproduction de l'espèce. MATHEW (1983) cite bien GORSHKOVA (1935), mais reste sceptique sur la réalité d'une floraison souterraine car il a lui-même vu en fleur à la fois de nombreuses populations naturelles et des plantes qu'il a cultivées ; il suggère que les observateurs n'étaient pas au bon moment sur le terrain et peut-être pas assez attentifs à ces fleurs très petites. Plus récemment, la floraison souterraine de *Sternbergia colchiciflora* est à nouveau décrite par ARTELARI et KAMARI (1991) qui ont cultivé pendant de nombreuses années des plantes de plusieurs populations, probablement de Grèce ; les floraisons ont presque toujours été souterraines et ont donné des fruits, résultat qu'ils rapprochent de celui de GORSHKOVA (1935). L'absence totale de floraison

visible dans certaines populations, parfois plusieurs années de suite, est bien signalée à plusieurs reprises en Espagne, mais une fructification ultérieure de ces populations n'est pas envisagée (MORALES et CASTILLO 2004), sans doute à nouveau parce que l'existence d'une floraison souterraine n'est pas connue ou paraît très improbable. LAGUNA *et al.* (2007) après avoir collecté en octobre des plantes non fleuries sur le terrain et les avoir mises en pot, constatent qu'elles produisent des fruits à la fin de l'hiver suivant ; ils émettent l'hypothèse qu'il y a bien eu une floraison souterraine mais ils ne peuvent écarter l'éventualité d'une floraison avant la récolte.

L'apport de la culture *ex situ*

L'engouement pour la culture des plantes rares confronte l'amateur aux difficultés d'obtenir une floraison et c'est bien sûr le cas pour *Sternbergia colchiciflora*, espèce pour laquelle « le mystère de la production de fruit sans floraison » est même un sujet abordé sur internet en 2007. Il apparaît que certaines personnes n'ont pas de difficultés pour faire fleurir cette espèce en culture, sans doute est-ce le cas de MATHEW (1983), alors que d'autres



Photo 1 - Fruits produits au printemps 2010 en culture *ex situ* après une floraison souterraine à l'automne 2009. (Photo Max DEBUSSCHE).

y arrivent difficilement, ou pas du tout. L'origine géographique des plantes cultivées et les conditions climatiques sèches, et chaudes, sont évoquées pour expliquer la floraison souterraine de l'espèce (WULFF 1929, ARTELARI et KAMARI 1991, J. T. LONSDALE 2010 *in litt.*, J. RUKSANS 2010 *in litt.*, J.-M. TISON 2010 *in litt.*). Cependant, il semble bien acquis que certaines populations sont beaucoup plus rétives à produire des fleurs visibles que d'autres, même lorsque les conditions de culture paraissent optimales, c'est à dire avec en été un substrat maintenu humide et des températures modérées ; certaines populations pourraient même ne produire que des fleurs souterraines (J.-M. TISON 2010 *in litt.*). Quoi qu'il en soit, ce sont les observations faites grâce à la culture *ex situ* conduite par quelques rares botanistes qui ont été décisives et ont permis, alliées aux observations de terrain, de conclure que la cléistogamie par floraison souterraine est fréquente chez *Sternbergia colchiciflora* (JAUZEIN & TISON, sous presse). Ce type de cléistogamie semble exister également chez d'autres géophytes hystéranthes, à floraison automnale et ovaire hypogée, comme certains *Colchicum* (J.-M. TISON *in litt.*).

Les précipitations facteur décisif pour l'expression de la floraison aérienne ?

L'humidité du substrat et/ou l'abondance des précipitations étant souvent évoquées pour expliquer l'expression de la floraison aérienne nous avons comparé la hauteur des précipitations et leur répartition avant et pendant la période de floraison (juillet à septembre), avec l'abondance de la floraison visible observée pendant 4 ans à Saint-Paul-et-Valmalle. Le gradient d'abondance de floraison décroît pendant cette période d'observation, la floraison visible étant nulle en 2008 et 2009 (Tableau 1). Si les précipitations jouent bien un rôle dans l'abondance de la floraison aérienne, on doit avoir de 2006 à 2009 un gradient de précipitations qui soit de même sens que celui de l'abondance de la floraison visible. Les données de précipitations proviennent de la station météorologique la plus proche (terrain d'expériences du CEFE - CNRS, Montpellier, à 17 km à l'est de Saint-Paul-et-Valmalle) (Tableau 3).

	Juillet	Août	septembre	
			1-15	16-30
2006	6,4	18,7	125	73,2
2007	1,7	7	0	146,4
2008	24,9	5	16,8	1,5
2009	3,9	18,7	0,8	7,1

Tableau 3 - Précipitations mesurées de juillet à septembre, de 2006 à 2009, à Montpellier (station du CEFE - CNRS). La fenêtre de floraison est la seconde moitié de septembre.

En juillet et en août les précipitations sont très faibles pour les 4 années d'observation. En 2008 et en 2009 les précipitations restent également très faibles pendant tout le mois de septembre. En 2007, les précipitations sont nulles dans la première quinzaine de septembre, mais très abondantes pendant la seconde quinzaine. En 2006, la première quinzaine de septembre est très arrosée et la seconde quinzaine est également arrosée, mais dans une moindre proportion. Ce sont les précipitations de septembre qui opposent, deux à deux, les 4 années d'observation pour le trimestre juillet-août-septembre, avec 2008 et 2009 (18,3 mm et 7,9 mm) d'une part, et 2006 et 2007 (198,2 mm et 146,4 mm) d'autre part. Aux 2 années sèches sans floraison aérienne s'opposent les 2 années humides où une floraison aérienne a été observée. En 2006, année où la floraison observée a été la plus abondante, les précipitations ont eu lieu dès la première quinzaine de septembre, juste avant la période de floraison, alors qu'en 2007, année où la floraison observée est restée modeste, les précipitations n'ont eu lieu que dans la seconde quinzaine de septembre, pendant la période de floraison.

Nous n'avons que 4 années d'observation, et ceci impose la prudence, toutefois nos résultats semblent assez tranchés pour suggérer que l'ampleur de la floraison aérienne est dépendante de l'abondance des précipitations de septembre et plus précisément de celles qui ont lieu dans la première quinzaine de ce mois, juste avant la période de floraison. La valeur prédictive des précipitations de la première quinzaine de septembre pour l'expression de la floraison visible pourra être testée par un comptage des fleurs dans les années qui viennent. La détermination tardive de la cléistogamie ou de la chasmogamie au cours du processus de développement floral conduit à suggérer que la cléistogamie de *Sternbergia colchiciflora* peut être rattachée au type « induit » (« induced ») de CULLEY et KLOOSTER, 2007. Dans ce cas, le bouton primordial conduit à une fleur chasmogame sauf si des conditions environnementales empêchent son ouverture, soit, dans le cas présent, empêchent le complet développement des pièces de l'enveloppe florale et leur émergence.

Conclusions

Des connaissances détaillées sur l'écologie et la biologie des espèces rares sont indispensables pour réussir à conserver ces espèces. Très souvent l'accès à ces connaissances est difficile, ne serait-ce que par la rareté des effectifs et des populations. Le suivi individuel du cycle de vie des plantes et leur culture *ex situ* permettent de préciser certaines caractéristiques spécifiques qui peuvent s'avérer décisives dans la compréhension de la démographie de l'espèce et dans la mise en œuvre des modalités de sa conservation. La réalité d'une production de graines, très probablement chaque année, même en l'absence de floraison visible permet de préciser la structure des modèles démographiques utilisés et d'envisager le maintien de l'espèce de manière

moins pessimiste. La prédominance manifeste de l'autogamie dans le système de reproduction de l'espèce permet de mieux analyser les causes et les implications d'une diversité génétique sans doute très faible pour installer une nouvelle population moins exposée aux risques d'extinction de nature anthropique que celles qui subsistent encore actuellement.

Remerciements

Nous remercions Joana CURSACH, Janis RUKSANS, James MOLINA et Henri MICHAUD pour leur aide bibliographique, Tatiana BALYUK pour la traduction de textes en russe, Janis RUKSANS, John T. LONSDALE et Jean-Marc TISON pour nous avoir fait part de leur expérience dans la culture *ex situ* de l'espèce, Alexis RONDEAU pour la gestion de la végétation de la population 3 à Saint-Paul-et-Valmalle, John THOMPSON et Virginie PONS pour leur aide sur le terrain, Pierre-Olivier CHEPTOU pour sa relecture du manuscrit, le Conservatoire des Espaces Naturels Languedoc-Roussillon ainsi que le Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles pour leur implication dans le programme de recherche. Nous remercions également les propriétaires des sites où se trouve *Sternbergia colchiciflora* pour nous avoir autorisé à expérimenter et aller en toute liberté sur leurs terrains.

Références citées

- ARTELARI, R. & KAMARI, G., 1991 - The genus *Sternbergia* (Amaryllidaceae) in Greece : taxonomy and karyology. II. *Botanika Chronica*, **10** : 239-251.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1934 - Genre nouveau et espèces nouvelles pour la flore de la France et leur signification phyto-historique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **80** et *Comm. SIGMA*, **25** : 823-829.
- CULLEY, M. T. & KLOOSTER, M. R., 2007 - The cleistogamous breeding system : A review of its frequency, evolution and ecology in Angiosperms. *The Botanical Review*, **73** : 1-30.
- DEBUSSCHE, M., MICHAUD, H., MOLINA, J. & DEBUSSCHE, G., 2005 - *Sternbergia colchiciflora* Waldst. & Kit. (Amaryllidaceae) en France. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, **36** : 47-60.
- GORSHKOVA, S. G., 1935 - *Flora USSR*, 4, p. 489, Leningrad and Moscow.
- JAUZEIN, P. & TISON, J.-M., sous presse - *Flore de France méditerranéenne continentale*. CBNM Porquerolles.
- LAGUNA LUMBRERAS, E., FERRER GALLEGU, P. P., NAVARRO PERIS, A., GOMEZ NAVARRO, J. & SANCHIS DUATO, E., 2007 - Censo de *Sternbergia colchiciflora* en el centro de la provincia de Valencia. *Toll Negre*, **9** : 14-19.

- LAVERGNE, S., THOMPSON, J. D., GARNIER, E. & DEBUSSCHE, M., 2004 - The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants : a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107 : 505-518.
- MATHEW, B., 1983 - A review of the genus *Sternbergia*. *The Plantsman*, **5** : 1-16.
- MORALES, R. & CASTILLO, J., 2004 - El género *Sternbergia* (Amaryllidaceae) en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid*, **61** (2) : 119-128.
- OLIVIER, L., GALLAND, J.-P., MAURIN, H., *et al.*, 1995 - *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I : espèces prioritaires*. MNHN Paris, CBNM Porquerolles, Ministère de l'Environnement.
- TROITSKII, N. A., 1925 - *Journal de Botanique de Russie*, X : 200.
- WEBB, D. A. *in* TUTIN, T. G. *et al.*, 1980 - *Flora Europaea*, 5, p. 76, Cambridge University Press.
- WULFF, E. W., 1929 - *Flora Taurica* 1 (2), p. 64, Leningrad.