

Le genre *Gagea* en Provence occidentale

JP Chabert (2020)

Mon intérêt pour le genre *Gagea* s'est cristallisé en 1984. Cette année-là, la Société botanique du Vaucluse publiait l'Etude n°3 de la série des Recherches sur la Flore de Provence occidentale. Ce petit fascicule, rédigé par Bernard Girerd, s'intitulait : Les *Gagea* en Provence.

Cette étude portait sur l'ensemble des espèces connues à l'époque en Provence et en Corse. J'ai choisi d'apporter quelques précisions concernant plus particulièrement le Vaucluse et les Bouches-du-Rhône, pour plusieurs raisons :

- les noms attribués aux différentes espèces ont beaucoup varié ces dernières décennies ;
- de nouvelles espèces ont été découvertes ;
- des études ont permis d'apporter des précisions sur certaines d'entre elles ;
- ces changements n'ont pas été suffisamment expliqués, ou pas expliqués du tout, et je constate aujourd'hui qu'il y a beaucoup de confusion dans l'esprit de certains botanistes.

Ayant suivi de près cette évolution pendant 35 ans, je crois être bien placé pour comprendre les difficultés des jeunes botanistes qui abordent ce genre : elles proviennent avant tout d'une mauvaise communication ; c'est ce que je voudrais corriger ici.

Les espèces actuellement reconnues dans la région sont :

- *Gagea pratensis* (syn. *G. stenopetala*) ;
- *Gagea villosa* (anciennement *G. arvensis*) ;
- *Gagea bohémica* (sous différentes formes, dont l'une est le *G. saxatilis* au sens des auteurs anciens, par exemple Molinier) ;
- *Gagea lacaitae* (autrefois appelé, sans doute à tort, *G. foliosa* par les auteurs français) ;
- *Gagea luberonensis* (ou *G. x luberonensis*), taxon d'origine hybride (*bohémica x lacaitae*) ;

- *Gagea apulica*, récemment décrit ;
- *Gagea lusitanica*, nouveau pour la France.

Je vais faire ici un petit résumé sur ces espèces et sur leurs populations dans la région concernée, populations que je suis régulièrement, pour certaines, depuis les années 1985-90.

Je parlerai le moins possible des bulbes pour ne pas inciter les botanistes à les déterrer, car c'est presque toujours inutile. Pour la détermination, l'attention se portera principalement :

- sur les feuilles basales ;
- sur la disposition des feuilles caulinaires ;
- sur la pilosité des plantes et plus particulièrement des pédicelles floraux ;
- sur la présence éventuelle de bulbilles axillaires.

Les feuilles basales sont celles qui sont issues directement du (ou des) bulbe(s). Elles sont à observer sur les sujets adultes (celles des juvéniles étant souvent plus étroites). Il ne faut les confondre ni avec les feuilles caulinaires inférieures, qui sont quelquefois insérées si bas qu'elles semblent sortir directement de terre, ni avec les nouvelles feuilles produites par des bulbilles souterraines.

Il y a une seule feuille basale chez *G. pratensis*, deux chez les autres espèces (qui sont des *didymobulbos* : présence de deux bulbes dans une tunique commune).

Chez *G. pratensis*, la feuille basale unique est bien évidente (la tige est nue au-dessus, jusqu'à l'involucre). Sa face supérieure est canaliculée ; sa face inférieure est anguleuse, presque carénée. Elle est en général encore verte (non desséchée) à la floraison.

Chez les autres espèces (les *didymobulbos*), les feuilles caulinaires inférieures sont parfois très rapprochées des basales, ce qui peut être une source de confusion, comme je l'ai déjà dit ; les vraies feuilles basales sont les deux feuilles inférieures, qui sont aussi les plus étroites. Ces deux feuilles basales peuvent être classées en 3 types principaux :

- premier type : feuilles basales filiformes (largeur : environ 1 mm, souvent un peu moins, rarement un peu plus), subcylindriques, sillonnées ou à peine aplaties en dessus ; ce type correspond à *G. bohémica* ;

- second type : feuilles basales étroitement linéaires : largeur de l'ordre de (1,5)-2-(2,5) mm, canaliculées (face supérieure plus ou moins fortement concave) ; ce type correspond à *G. luberonensis*, *G. apulica*, *G. villosa* et *G. lusitanica* ; chez les deux dernières espèces, leur largeur peut dépasser 2,5 mm ;

- troisième type : feuilles basales plates (rubannées), souvent nettement plus larges : (2)-3-(5) mm le plus souvent, à extrémité desséchée et vrillée à la floraison; ce type correspond à *G. lacaitae*. Mais on peut remarquer que lorsque les feuilles sont particulièrement étroites (2 mm), elles ont tendance à être très légèrement canaliculées.

Les feuilles caulinaires peuvent être disposées selon plusieurs schémas :

- premier type : présence de deux feuilles bien développées et \pm opposées formant un involucre juste au-dessous de l'inflorescence; aucune feuille caulinaire entre les feuilles basales et celles de l'involucre (donc tige nue). Ce type correspond à *G. pratensis* et à *G. villosa*. Chez *G. villosa*, les deux feuilles de l'involucre ne sont pas toujours nettement opposées, et il y a souvent des feuilles bractéales réduites surnuméraires dans l'inflorescence;

- second type : présence de feuilles caulinaires nettement alternes entre les feuilles basales et l'inflorescence. Ce type correspond à *G. bohémica*, aux variantes caulescentes de *G. lacaitae*, à *G. luberonensis*, et à *G. lusitanica*.

- troisième type : dans certaines populations, on rencontre des plantes à tige atrophiée (plantes acaules; plus exactement, c'est la partie aérienne de la tige qui est absente, la partie souterraine étant conservée); les feuilles caulinaires sont tout de même présentes, mais tassées contre les feuilles basales et surmontées par l'inflorescence qui semble sortir directement du sol. Ce type correspond à *G. apulica* et aux variantes acaules de *G. lacaitae*.

En ce qui concerne la pilosité des pédicelles floraux, on distinguera aussi trois types :

- premier type : pédicelles totalement glabres ou portant des poils longs espacés. Ce type correspond à *G. pratensis* et *G. lusitanica* (bien que, chez cette dernière espèce, la pilosité puisse être occasionnellement plus dense);

- second type : pédicelles portant une fine couche uniforme de poils très courts et très serrés, difficiles à individualiser sans loupe, donnant l'impression d'un feutrage continu. Ce type correspond à *G. villosa*;

- troisième type : pédicelles portant sur toute leur longueur des poils serrés, étalés et un peu ondulés (aspect laineux). Ce type regroupe *G. bohémica*, *G. lacaitae*, *G. luberonensis* et *G. apulica*.

On peut observer également les bulbilles, minuscules organes de reproduction végétative, qui se forment soit immédiatement au-dessus du bulbe (chez toutes les espèces citées, sauf *G. pratensis* et *G. villosa*, ce qui est d'intérêt mineur, puisqu'il est facile d'identifier ces deux espèces sans déterrer les bulbes), soit à l'aisselle des feuilles caulinaires. Ce second cas est plus intéressant : on

trouvera souvent ces bulbilles axillaires chez *G. lacaitae* (forme caulescente), plus rarement chez *G. luberonensis* et *G. lusitanica*.

Il faut remarquer que la reproduction végétative par bulbilles joue un rôle prépondérant chez beaucoup d'espèces; la reproduction par pollinisation est alors reléguée au second rang. Ceci allège la pression de sélection, et ouvre la voie à la dégénérescence de plusieurs organes, à commencer par les étamines. Quand elles sont bien formées, les anthères sont oblongues, jaunes en raison de la présence du pollen; mais le plus souvent on trouvera des anthères minuscules et sphériques, les deux types étant présents dans les mêmes fleurs; on trouvera aussi des anthères blanches (pollen avorté) ou vides. Ceci complique la mise en évidence des hybrides: un pollen avorté n'est pas une preuve d'hybridité. Un autre organe qui dégénère parfois est la tige, ce qui donne des plantes acaules; c'est toujours le cas pour *G. apulica*, souvent pour *G. lacaitae*. Enfin, dans certaines populations de ces deux espèces, on trouve des plantes qui ne fleurissent pas; il y a même des populations dans lesquelles aucune plante ne fleurit. On atteint alors le niveau terminal de la dégénérescence: un bulbe surmonté d'une masse de bulbilles et de quelques feuilles étalées au ras du sol. Mais dans certaines conditions exceptionnelles (printemps particulièrement bien arrosé, passage d'un sanglier qui retourne la terre et disperse les bulbilles) des floraisons sporadiques peuvent se produire. Cette reproduction végétative préférentielle favorise la formation de clones: ce que nous appelons une "population" peut provenir d'un individu unique, d'où une faible diversité génétique à l'intérieur d'une même population, mais de fortes différences entre des populations isolées. Au contraire, lorsque deux espèces différentes se rencontrent, des hybridations peuvent se produire, pouvant alors faire flamber la diversité génétique.

On peut se demander quel est le mécanisme de dispersion de ces espèces à reproduction végétative préférentielle. L'allusion aux sangliers constitue une partie de la réponse; mais je soupçonne les moutons de jouer un rôle prépondérant (par zoochorie) dans cette dispersion, car c'est dans les pelouses broutées par les troupeaux qu'on rencontre le plus fréquemment *G. lacaitae*, *G. lusitanica*, et parfois *G. bohemica*. Ceci expliquerait pourquoi ces espèces cohabitent parfois dans les mêmes stations, plus souvent que ne le laisserait prévoir une loi probabiliste non biaisée.

Dans le cas de *G. villosa*, le problème est différent. Dans notre région, cette espèce est nettement liée aux milieux cultivés (cultures traditionnelles), comme si elle avait besoin du passage de la charrue pour séparer et disperser les bulbes. Malheureusement, les façons culturales modernes qui abusent de produits chimiques lui sont défavorables, et sont la cause de son lent déclin.

Gagea pratensis

Cette espèce est facile à distinguer de toutes les autres : c'est une plante glabre ou presque, avec une feuille basale unique, bien développée et dressée, canaliculée, rétrécie au sommet en capuchon conique, toujours verte à la floraison ; la tige est anguleuse, nue entre la feuille basale et les deux feuilles involucrales inégales, à bords ciliés. L'inflorescence est assez peu fournie ; les fleurs s'ouvrent largement à la floraison, et les tépales sont souvent étroits.



Elle est bien répandue dans la plupart des massifs montagneux, généralement dans les parties élevées et sur les crêtes. On trouve de beaux peuplements, par exemple, dans le Luberon, le Ventoux, la montagne Sainte-Victoire, etc.

Les plantes du Ventoux sont un peu différentes ; dans certaines stations, elles ont des feuilles nettement plus larges que dans les stations plus méridionales (Luberon, etc.). Ceci a entraîné des confusions avec *Gagea lutea*, qui, à l'heure actuelle, n'a pas été repéré dans le Vaucluse. C'est une espèce du même groupe que *G. pratensis*, plus montagnarde, à feuille basale beaucoup plus développée, très fortement cucullée au sommet. Ses stations les plus proches sont dans les Baronnies et la montagne de Lure. Il n'est pas exclu qu'elle ait existé, ou existe encore, dans des lieux peu accessibles du Ventoux. On peut se demander si les *G. pratensis* à larges feuilles ne sont pas issus d'une introgression ancienne (le

véritable hybride étant connu dans les Baronnies). Les sujets les plus remarquables ont été observés au-dessus de la Frache.



Quant au *G. reverchonii*, petite plante du même groupe, qu'on trouve dans les Alpes-Maritimes (par exemple sur le plateau de Caussols), il n'est pas présent dans la dition.

Gagea villosa

Ce *Gagea* est, lui aussi, bien reconnaissable : ses deux feuilles basales sont bien développées, assez étroites mais plutôt épaisses, à face supérieure canaliculée, et à face inférieure convexe ; comme chez *G. pratensis*, la tige est nue entre les feuilles basales et les feuilles involucrales. Ces dernières sont souvent au nombre de deux et sub-opposées ; l'inflorescence est particulièrement fournie et feuillée (feuilles réduites ou bractées), avec des fleurs souvent nombreuses ; la pilosité particulière des pédicelles permet, à elle seule, une identification sûre.



On le rencontre en général dans d'anciennes cultures, de préférence abandonnées, dans des prés, sur des talus... Il est présent dans de nombreuses régions, mais avec une répartition sporadique.



En montagne (par exemple dans le Mercantour) on peut rencontrer une variante à feuilles un peu creuses; il peut s'agir d'un hybride avec *G. fragifera* (=

G. fistulosa), ou d'une plante introgressée; mais ceci ne concerne pas la Provence occidentale.

Gagea bohemica

C'est une petite plante grêle, à feuilles basales presque filiformes (largeur : souvent un peu moins d'un mm, rarement un peu plus) et généralement subcylindriques, à tige courte et fine mais normalement développée (pas de plantes acaules), portant (environ) deux feuilles caulinaires courtes et molles, sans bulbilles axillaires, planes. L'inflorescence comporte un petit nombre de fleurs (rarement plus de quatre, souvent une seule). Les pédicelles sont velus (poils plutôt courts, étalés). On peut deviner la présence de bulbilles autour du bulbe, car elles produisent des feuilles filiformes qu'on pourrait facilement confondre avec les vraies feuilles basales, bien qu'elles soient encore plus fines.



Cette espèce présente des variations régionales qui ont conduit les botanistes à décrire une sous-espèce *saxatilis*, une sous-espèce *corsica*, une variété *gallica*... L'habitude est de rattacher à *saxatilis* les populations méditerranéennes calcicoles (c'est ce qui se faisait traditionnellement en Provence), à *corsica* les populations silicicoles de Corse, à *bohemica s.s.* les populations silicicoles continentales. Mais en réalité les choses sont plus compliquées : c'est une espèce

généralement stérile, formant des clones à reproduction végétative (bulbilles), éclatée en série polyploïde. Mais les études moléculaires ne permettent pas de la scinder en sous-espèces (ou espèces) distinctes.

Les seules populations silicicoles de la dition se trouvent près de Rustrel. Elles ont des fleurs assez grandes (souvent près de 14 mm), d'un jaune un peu doré, à tépales elliptiques arrondis au sommet.



La population du Grand Luberon (Jas de Brémond) comprend des plantes basses à feuilles souvent plus courtes, mais ces différences semblent dues essentiellement au milieu (pelouses sommitales broutées, gelées d'hiver plus fortes en raison de l'altitude, tendant à nécroser l'extrémité des feuilles basales).

Celles de la Sainte-Baume (Plan des Vaches, sur calcaire) leur ressemblent assez, mais les fleurs sont souvent un peu plus petites.

Les populations du secteur de Vernègues/Alleins et celles de Lambesc/Rognes sont caractérisées par leurs fleurs particulièrement petites (souvent 10-12 mm) et des feuilles basales souvent très longues. Leur aspect de plantes juvéniles et leurs petites fleurs ne doivent pas nous tromper : la physionomie des populations n'a pas varié depuis 35 ans, j'en suis témoin ! Elles sont traditionnellement rattachées à la *subsp. saxatilis* par les botanistes locaux ; ceci n'est pas en contradiction avec la clé de Flora Europaea (*saxatilis* serait un peu plus grand que *bohemica s.s.*, mais avec des fleurs un peu plus petites) ; la distinction est cependant délicate. On trouve dans certaines stations des plantes à feuilles un

peu moins fines ; j'en reparlerai.



Les plantes de la région de Grasse (Causse par exemple, sur calcaire) sont naines et pauciflores. Est-ce dû à l'altitude ? A l'enneigement hivernal ?



Et pourquoi les populations (silicoles) de Corse (*subsp. corsica*) fleurissent-elles en avril, alors que celles de Rustrel, par exemple, fleurissent en février - début mars? Ceci pourrait nous inciter à admettre cette *subsp. corsica*, mais l'argument est-il suffisant?

Gagea lacaitae

C'est cette espèce qui a longtemps été appelée à tort *G. foliosa* par les botanistes français. Lorsqu'elle a une tige normalement développée (forme caulescente), c'est une plante beaucoup plus robuste que *G. bohémica*, à tige nettement plus épaisse et plus élevée; ses fleurs sont plus grandes (environ 14 mm) et plus nombreuses (jusqu'à 8 et plus - nombre très variable selon les stations); les feuilles basales sont le plus souvent planes, rubannées, larges de (2)-3-(4) mm, parfois plus dans certaines stations, particulièrement sur les sols nitrates; les feuilles caulinaires, alternes, sont nettement plus développées que celles de *bohémica* (plus longues et plus larges), et on peut souvent observer des bulbilles à leur aisselle. La pilosité est comparable à celle de *G. bohémica*.

Autre grande différence par rapport à *G. bohémica* : on trouve très souvent des formes de *G. lacaitae* à tige aérienne atrophiée ou complètement absente. On voit alors une (fausse) rosette de feuilles plus ou moins étalées sur le sol, avec au centre un amas de bulbilles verdâtres puis rougeâtres. Ces plantes acaules se rencontrent souvent en mélange avec des plantes caulescentes, en proportion

très variable (dominantes dans beaucoup de stations). Cette particularité se rencontre aussi chez d'autres espèces : les populations de *G. apulica* de la Côte Bleue sont toutes acaules ; en Corse, celles de *G. granatellii* le sont très souvent. Il faut noter que ces trois espèces sont très proches : le *G. granatellii* diffère surtout de *lacaitae* par ses feuilles d'un vert plus foncé et luisant, et par ses bulbilles d'un pourpre plus foncé.



G. lacaitae a une forte tendance à former des clones, c'est pourquoi cette espèce peut dérouter les botanistes. Dans les années 1985-90, je m'étais amusé à noter les variations de la largeur des feuilles basales et du nombre de fleurs selon les stations. Dans les Bouches-du-Rhône, ce sont les populations de Montmajour et de Lamanon qui avaient les feuilles les plus étroites (2 mm environ), tandis que celle de Saumane (selon B. Girerd) battait les records de largeur (mais dans un jardin). Sur ce point, les clés de la Flore de la France méditerranéenne continentale et de Flora Gallica sont inexactes : elles imposent aux feuilles basales de *lacaitae* une largeur supérieure ou égale à 3 mm ; mais on voit très souvent des feuilles de 2 mm ! La Flore du Vaucluse dit : 2 à 5 mm. Les Vauclusiens ont raison ! Dans Flora Iberica, on lit même : (1)1,2-4,5(6) mm. Ne nous étonnons pas de trouver des *lacaitae* à feuilles basales de 2 mm de largeur, ou même moins ! Mais, au-dessous de 2 mm, on est quand même autorisé à se poser des questions...



Dans certaines populations, l'inflorescence manifeste une tendance presque ombelliforme, avec de nombreuses bractées bien développées à sa base, donnant l'illusion d'un involucre.



Cette espèce de gagée est assez répandue dans les collines de Provence occidentale, même si sa floraison précoce (et, dans beaucoup de cas, peu abondante)

la fait passer inaperçue. Dans le Vaucluse ses stations sont assez dispersées (Luberon, monts de Vaucluse...); dans l'ouest des Bouches-du-Rhône, elle semble régresser depuis quelques décennies; mais les nombreuses populations du secteur de Sainte-Victoire sont toujours aussi dynamiques. J'ai noté une station sur la Côte Bleue, non loin de *G. apulica*.



Gagea x luberonensis

Mes fiches comparatives des années 1985-90 étaient destinées à cerner les variations naturelles des différentes espèces de gagées; mais la variabilité particulièrement déroutante observée dans l'ouest du Petit Luberon, d'une part à basse altitude entre Les Taillades et Vidauque (stations qui étaient bien connues des botanistes Vauclusiens, Bernard Girerd ou Georges Clauzade entre autres), d'autre part sur le plateau situé au-dessus de la bergerie du Colombier (station

qui m'avait été indiquée par des randonneurs), résistait à l'analyse. Cette variabilité semblait montrer la présence, en plus de *G. lacaitae* et de *G. bohémica* (présents, sous forme typique, dans d'autres secteurs du Luberon), de formes intermédiaires pouvant être interprétées soit comme des *G. lacaitae* à feuilles basales particulièrement étroites, soit comme des *G. bohémica* anormalement robustes, soit comme des hybrides. Une question sur laquelle je changeais d'avis à peu près tous les deux jours, à l'époque ! Voici comment j'analyse ces populations, avec 30 ans de recul et un suivi régulier.



1) Les hybrides probables : *G. bohémica* ayant des feuilles basales filiformes-canaliculées (largeur : moins d'1 mm en général, rarement un peu plus) et *lacaitae* des feuilles basales plus larges (souvent 2-3 mm ou plus), planes-rubanées, on s'attend à trouver des hybrides à feuilles basales assez étroitement linéaires (largeur : 1,5-2 mm environ), un peu canaliculées. Et on les trouve. On voit au premier coup d'œil qu'ils n'entrent pas dans les variations habituelles de *bohémica*, ni dans celles de *lacaitae*, et leur nature hybride présumée est la première idée qui s'impose.

2) Les *bohémica* atypiques : en supposant qu'il y ait eu des rétrocroisements entre ces "hybrides probables" et *G. bohémica*, on s'attend à trouver des plantes grêles, à feuilles basales fines, 1-1,5 mm environ, légèrement canaliculées. Et on en trouve aussi. On pourrait dire, à la manière de Souchon : c'est "presque *bohémica*" ; mais ce n'est pas tout à fait *bohémica* !

3) Les *lacaitae* atypiques : en supposant qu'il puisse y avoir des rétrocroisements entre les "hybrides probables" et *G. lacaitae*, on s'attend à trouver des plantes proches de *lacaitae* mais un peu plus petites, à feuilles basales légèrement plus étroites (de l'ordre de 2 mm), très peu canaliculées ou pas du tout. Et on les trouve aussi. C'est "presque *lacaitae*" ; malheureusement on manque

de critères précis pour les séparer des *lacaitae* à feuilles étroites, et lorsqu'on rencontre de telles plantes (ce qui n'est pas rare), on ne sait pas comment les classer...

Les populations de l'ouest du Petit Luberon étaient donc à l'époque très hétérogènes, et tous ces types étaient représentés. C'est cette hétérogénéité qui était suspecte.



Je me suis permis de soumettre le problème à Jean-Marc Tison, qui étudiait déjà les gagées, et je l'ai conduit sur la station la plus accessible où il a fait des prélèvements. Ensuite, les événements se sont enchaînés ainsi :

- première étape : J.-M. Tison a décrit un nouvel hybride : *Gagea x luberonensis*; une conséquence plutôt positive, selon moi;

- deuxième étape : quelques années plus tard, cet hybride est passé au rang d'espèce : *G. luberonensis*. Là je suis moins enthousiaste. On connaît bien l'argument selon lequel "certaines espèces reconnues sont d'origine hybride, donc pourquoi ne pas considérer tous les hybrides comme des espèces?". Il n'est pas interdit d'être réservé sur ce point !

- troisième étape (de loin la plus positive, à mon avis) : dans une étude de type "moléculaire" menée par plusieurs botanistes dont J.-M. Tison, portant sur un grand nombre d'espèces de gagées, il a été montré que des exemplaires de *G. luberonensis* "matchaient" avec *bohemica* (et non avec *lacaitae*) pour un

certain marqueur, alors qu'ils "matchaient" avec *lacaitae* (et non avec *bohemica*) pour un autre marqueur. Ceci est un argument fort en faveur de l'origine hybride (*bohemica x lacaitae*) des populations en question.



On pourra consulter cette étude ici :

Reticulate evolution of the critical Mediterranean Gagea.

Cet article est assez touffu; pour isoler ce qui concerne *G. luberonensis*, il faut concentrer son attention sur les dix populations codées LUB1, LUB2,..., LUB10, qui sont les "*luberonensis* présumés"; parmi ces dix populations, trois proviennent de l'ouest du Petit Luberon : LUB3 (Cheval-Blanc), LUB4 (Les Taillades) et LUB6 (Robion).

Ces populations (et beaucoup d'autres, parmi lesquelles des *lacaitae* et des *bohemica*) sont soumises à deux batteries de tests moléculaires : la première concerne l'"ITS Region" ; les parentés entre populations sont analysées informatiquement et traduites par une arborescence; la seconde concerne le "cpDNA" ; les parentés sont de nouveau analysées et traduites par une autre arborescence. Il faut donc repérer les populations qui nous intéressent dans les deux arborescences ; on va les trouver soit à proximité de *lacaitae* (on dira qu'elles "matchent" avec *lacaitae*), soit à proximité de *bohemica* (on dira qu'elles "matchent" avec *bohemica*). Si une population matche avec *lacaitae* pour l'"ITS Region" et avec *bohemica* pour le "cpDNA" (ou l'inverse), on conclut que c'est un hybride probable; si elle matche avec *lacaitae* dans les deux arborescences, on conclut que c'est un *lacaitae*; si elle matche avec *bohemica* dans les deux arborescences, on conclut que c'est un *bohemica*. Voici les résultats :

code	lieu d'origine	ITS Region	cpDNA	conclusion
LUB1	07-Berrias-et-Casteljau	lacaitae	bohemica	hybride probable
LUB2	30-Sommières	lacaitae	lacaitae	lacaitae
LUB3	84-Cheval-Blanc	?	bohemica	?
LUB4	84-Les Taillades	lacaitae	bohemica	hybride probable
LUB5	07-Berrias-et-Casteljau	bohemica	bohemica	bohemica
LUB6	84-Robion	lacaitae	bohemica	hybride probable
LUB7	30-Sommières	lacaitae	lacaitae	lacaitae
LUB8	Italie (Abruzzes)	bohemica	bohemica	bohemica
LUB9	Italie (Latium)	bohemica	bohemica	bohemica
LUB10	13-Auriol	bohemica	bohemica	bohemica

Les seuls hybrides probables mis en évidence par cette étude correspondent aux populations du Petit Luberon (Les Taillades, Robion, et peut-être Cheval-Blanc, mais dans ce dernier cas l'un des résultats est manquant), ainsi qu'à l'une des populations ardéchoises de Berrias-et-Casteljau (l'autre étant un *bohemica*).

Ceci prouve trois choses :

- il y a très vraisemblablement un foyer d'hybridation *bohemica x lacaitae* localisé dans l'ouest du Petit Luberon, et un autre en Ardèche (Berrias-et-Casteljau) ;

- il existe des populations de *lacaitae* (probablement une morphologie à feuilles particulièrement étroites) qu'on peut facilement confondre avec l'hybride *G. x luberonensis* : les deux populations de Sommières, dans le Gard, sont dans ce cas ;

- il existe aussi des populations de *bohemica* (probablement une morphologie à feuilles un peu moins fines que le type) qu'on peut facilement confondre avec *G. x luberonensis* : l'une des populations de Berrias-et-Casteljau, la population d'Auriol, et les deux populations d'Italie (Abruzzes et Latium) sont dans ce cas.

Il y a donc une forte proportion de "*luberonensis* présumés" qui n'étaient pas de vrais *luberonensis* ; cette erreur, comme la plupart des erreurs, peut être bénéfique, à condition d'en analyser les causes et d'en tirer les conséquences. La cause est évidente : la variabilité de *G. lacaitae*, ainsi que celle de *G. bohemica*, ont été sous-estimées. La clé de Flora Gallica donne une largeur des feuilles basales supérieure ou égale à 3 mm pour *lacaitae*, inférieure ou égale à 1 mm pour *G. bohemica*, ce qui ménage l'intervalle confortable de 1 à 3 mm pour une "espèce" intermédiaire ! Pas du tout, nous dit G. López González. Selon lui, les prétendus *luberonensis* signalés en Espagne sont à inclure dans la variabilité normale de *bohemica* ; on pourra lire son argumentation dans Flora Iberica en note sous *G. bohemica*. Pour la largeur des feuilles basales, il donne les fourchettes

suivantes : (1)1,2-4,5(6) mm pour *lacaitae* et (0,2)0,3-0,8(1,3) mm pour *bohemica*. Il n'y a plus de place pour une espèce intermédiaire! De plus, la présence de racines indurées (diamètre : 0,5 mm) enroulées autour du bulbe ne serait pas exceptionnelle chez *bohemica*. Vérité en deçà des Pyrénées, erreur au-delà...



La forme dominante dans l'ouest du Petit Luberon ressemble assez à *bohemica*, mais ses feuilles sont un peu plus larges (environ 1,5 mm), nettement canaliculées, et ses fleurs sont plus grandes (14 mm environ, comme chez *lacaitae*). La floraison est précoce (le plus souvent dès la fin du mois de février), et synchronique de celle de *bohemica* (la floraison des populations de *lacaitae* à feuilles larges atteignant son apogée à la mi-mars). La présence d'individus (moins nombreux) ressemblant à des *G. lacaitae* à feuilles particulièrement étroites (2 mm environ), en mélange avec les précédents, oriente clairement le diagnostic : ces populations sont probablement hybrides. Mais on peut se demander si elles n'ont pas amorcé un retour vers l'espèce parente *bohemica*, soit par rétrocroisement, soit par effet de dominance, soit par réarrangements génétiques. Pour voir le vrai *bohemica*, il faut soit traverser la Durance et explorer les collines des Costes (Vernègues), soit monter dans le grand Luberon près du jas de Brémond. L'impression qui ressort, c'est qu'il y a eu autrefois des peuplements authentiques de *bohemica* dans le Petit Luberon, qui ont ensuite absorbé des gènes de *lacaitae*.

Les hybrides probables se rencontrent non seulement dans les stations du Petit Luberon, mais aussi disséminés dans certaines populations de *G. bohemica*

de Vernègues, Alleins et Rognes, où ils sont rares, ainsi que dans une population très hétérogène et très localisée, située à Lamanon, et peut-être dans une autre population de la montagne d'Artigues (à étudier). La station du Pas du Renard, près de Buoux, est particulièrement intéressante : on y trouve un petit grumeau de ces hybrides probables, mais cette fois ils côtoient une belle population de *G. lacaitae* très typique, et c'est *bohemica* qui est absent. Ces populations dans lesquelles on trouve des hybrides probables sont d'ailleurs globalement très diverses, et les "hybrides probables" ne sont pas toujours semblables entre eux, ni semblables au *G. x luberonensis* du Petit Luberon. D'un point de vue statistique, les stations de l'ouest du Petit Luberon se distinguent nettement de toutes les autres, ne serait-ce que parce qu'on n'y trouve ni *lacaitae* typique, ni *bohemica* typique; mais tout porte à croire que des phénomènes d'hybridation sont en cours dans diverses stations de la région.



Le plus souvent, on trouve l'une des espèces parentes dans les environs immédiats de l'hybride présumé, mais rarement les deux ; l'autre est cependant presque toujours présente dans un cercle de quelques kilomètres à vol d'oiseau. On peut se demander si la pollinisation a pu se faire à cette distance ; la réponse

est probablement non ; mais on doit comprendre que les hybrides sont des clones qui, une fois formés, se maintiennent plus ou moins longtemps en se disséminant grâce à leurs bulbilles, ce qui fait qu'ils peuvent se retrouver loin de leurs parents.

Dans les stations du secteur de Vernègues/Alleins/Rognes, on peut remarquer, en plus des *bohemica* typiques (nombreux) et des hybrides présumés (rares), des plantes dont la largeur des feuilles basales dépasse légèrement 1 mm ; ce n'est pas suffisant pour prouver une introgression : nous restons dans la fourchette jugée normale par Flora Iberica. C'est cependant un peu plus, en moyenne, que dans les autres populations de la région. On peut se demander si cette particularité, jointe à la petitesse des fleurs, n'est pas la signature de la *subsp. saxatilis* (ensemble probablement hétérogène dans lequel on regroupe les variantes méridionales de *bohemica*) ; ceci expliquerait pourquoi elles correspondent mieux aux fourchettes de Flora Iberica qu'à celles de Flora Gallica. Une introgression n'est pas non plus exclue, mais ne peut pas justifier les petites fleurs.

Mon avis est que le nom de *Gagea luberonensis* devrait être réservé aux populations pour lesquelles, comme dans le Petit Luberon, un phénomène d'hybridation *lacaitae x bohemica* est sinon prouvé, du moins solidement argumenté. Tout le reste se résume par l'expression : "flux génique"... ou ressemblance fortuite ! En particulier, ce nom ne peut pas s'appliquer aux *bohemica* méridionaux (*G. bohemica subsp. saxatilis auct.*) présents par exemple en Italie ou en Espagne : jusqu'à nouvel ordre, les études moléculaires ne justifient pas le démantèlement de ce groupe.

Vous n'êtes pas à l'aise avec les "rétrocroisements", les "introgressions", les "flux géniques" ? C'est pourtant simple. Pensez à un exemple que vous connaissez bien : Vous. A quelle espèce appartenez-vous ? A l'espèce *Homo sapiens*, bien sûr. Mais vous savez sans doute que votre génome contient 2% de gènes de l'Homme de Néandertal (du moins si vous avez une ascendance européenne). Est-ce une raison suffisante pour vous classer dans les hybrides *sapiens x neanderthalensis* ? Non, car on réserve ce nom aux individus ayant à peu près autant de gènes de *neanderthalensis* que de *sapiens* ; mais ils ont été absorbés depuis longtemps par *sapiens*, qui était dominant en nombre.

Gagea apulica

C'est à Henri Michaud qu'on doit cette découverte remarquable : celle d'un *Gagea* nouveau pour la France, localisé sur la Côte Bleue vers La Couronne et Bonnieu. Cette plante, sans doute présente depuis la nuit des temps, n'avait pas été repérée jusque-là par les nombreux botanistes qui avaient exploré ce secteur,

sans doute à cause de sa floraison très aléatoire.



C'est une plante toujours acaule, visible surtout par ses feuilles : les deux basales étroites (2 mm environ), à face supérieure canaliculée, longues et sinueuses, étalées sur le sol; les caulinaires également appliquées sur le sol, plus larges et plus courtes.



Il faut de la chance (ou de l'obstination) pour observer les fleurs. Elles ressemblent à celles de *lacaitae* (même dimension) mais l'extrémité des tépales est souvent "pincée" (les marges ayant tendance à se replier vers le haut, au moins dans la moitié apicale, et ceci bien avant la fin de floraison). Un autre caractère qui permet de bien distinguer cette espèce de *lacaitae* (en plus des feuilles étroites, canaliculées, et des tépales pincés) est la longueur du style : celui-ci dépasse très longuement les étamines ; ce caractère ne s'observe chez aucune autre espèce de la région.



Le *Gagea* de La Couronne a d'abord été rapproché de *G. mauritanica*, espèce présente en Afrique, dans le sud de l'Espagne, et signalée dans les Pouilles ; dans un second temps les études conjointes de Peruzzi et Tison ont permis de montrer que la plante des Pouilles et de La Couronne diffère suffisamment de celle d'Afrique et d'Espagne (feuilles plus épaisses en particulier) pour justifier la description d'une nouvelle espèce : *Gagea apulica*.

Ajoutons que plusieurs nouvelles stations ont été découvertes à Fos-sur-mer (H. Michaud), dans la Crau (Linnéenne de Provence) et à Maussane, au sud des Alpilles (R. Bartheld).



Gagea lusitanica

C'est en avril 2010 que j'ai repéré pour la première fois, non loin de la montagne Sainte-Victoire, sur la colline de la Citadelle et vers l'observatoire de la Sinne, un *Gagea* qui m'a tout de suite intrigué par ses pédicelles presque glabres.

Je connaissais bien ce sentier où j'observais régulièrement *G. lacaitae*, presque chaque année, vers la mi-mars ; j'avais donc, cette année-là, trois semaines de retard, et *lacaitae* était en fin de floraison ; c'est une autre espèce qui était en train de prendre le relais. En m'éloignant un peu du sentier et en explorant la garrigue entre les cades, j'ai découvert des centaines de plantes en pleine floraison.

De retour à la maison, j'ai travaillé à la détermination, mais manifestement cette espèce ne figurait pas dans les flores de France. C'est dans la Flore d'Andalousie orientale, disponible en libre téléchargement sur internet, que j'ai trouvé une photo très approchante : celle de *Gagea elliptica*.



J'ai ensuite contacté J.-M. Tison pour lui soumettre le problème. Or il se trouve par hasard qu'il avait travaillé peu de temps auparavant sur les *Gagea* d'Espagne; il avait publié en 2009, dans *Lagasalia*, l'article suivant, qu'on pourra consulter sur internet (il suffit de cliquer sur le lien) :

An update of the genus Gagea Salisb. (Liliaceae) in the Iberian peninsula.

Parmi les espèces étudiées dans cet article, l'une est *G. lusitanica*, espèce présentée comme intermédiaire entre *elliptica* et *lacaitae*. En réalité, elle est plus proche d'*elliptica* par sa morphologie, mais la disposition des bulbilles des plantes juvéniles est celle de *lacaitae*; c'est bien ce qu'on observe dans la population de la Citadelle. Ce *Gagea lusitanica*, décrit du Portugal, a été identifié par J.-M. Tison en Andalousie.

Par rapport à *G. lacaitae*, cette espèce a des feuilles basales un peu plus étroites (2 à 2,5 mm, rarement 3 mm), un peu épaisses, la face supérieure étant canaliculée, l'inférieure convexe; les feuilles caulinaires sont nettement espacées, plutôt courtes, un peu raides, dressées, insérées le plus souvent au-dessus du sol, un peu élargies et ciliées à la base, et terminées en pointe conique persistant à la floraison. La présence de bulbilles axillaires n'est pas rare (mais moins fréquente que chez *lacaitae*).



Toute la plante est verte, pédicelles compris, ce qui la différencie nettement de *lacaitae*, qui a souvent des pédicelles rougeâtres ; mais c'est surtout ses pédicelles presque glabres ou à poils longs espacés qu'on remarque au premier coup d'œil. En réalité, ce caractère est assez variable : la pilosité des pédicelles est plus dense sur certaines plantes (ce qui est vrai aussi en Espagne, selon l'article de J.-M. Tison), mais les autres caractères sont bien les mêmes.

Quant aux fleurs, elles sont d'un jaune plus chaud (presque doré), et les tépales, elliptiques, s'ouvrent largement. L'inflorescence est sub-ombelliforme, avec un faux involucre composé de plusieurs bractées. Dans cette station, les plantes sont toutes caulescentes et très florifères. Après la floraison, on peut voir assez souvent des capsules apparemment bien formées (ce qui est très rare chez *lacaitae*). Le décalage de la floraison est très net : l'optimum de floraison de *lusitanica* se produit quand les derniers *lacaitae* sont en train de passer.



Le fait que *G. lacaitae* soit présent dans ce même secteur, et même infiltré dans la population de *lusitanica*, m'a incité à rechercher des hybrides. Je n'ai trouvé aucun hybride évident : les deux espèces me semblent relativement bien tranchées, sans intermédiaire (ou très peu).





On observera en priorité ces 3 caractères :

- la couleur des pédicelles : vert clair chez *lusitanica*, rougeâtres chez *lacaitae* ;
- leur pilosité : glabrescents (poils absents ou rares, longs, droits ou un peu ondulés, espacés, quelquefois un peu plus denses) chez *lusitanica*, laineux (poils plutôt courts mais toujours denses, nettement ondulés) chez *lacaitae* ;
- les feuilles basales : longues, étroites (environ 2 mm, parfois un peu plus), nettement canaliculées chez *lusitanica*, plus larges (2-3 mm ou plus), planes ou très faiblement canaliculées chez *lacaitae*.

Attention : aucun de ces caractères morphologiques n'est totalement discriminant ; il faut les prendre en compte dans leur ensemble.



Mon opinion est que *lusitanica* diffère fondamentalement de *lacitae* par sa biologie : le fait que les populations soient beaucoup plus florifères, les capsules souvent bien formées, les formes atrophiées complètement absentes, et les juvéniles proportionnellement peu nombreux, sont autant d'indices d'un cycle biologique original ; une étude caryologique serait utile pour approfondir ce sujet.

Après avoir fait des recherches dans les environs, j'ai trouvé une autre station (en plus de la station principale qui s'étend sur le secteur de la Citadelle jusqu'à la Sinne) à l'est du col du Sambuc, vers le haut du vallon des Masques, à peu près au point où le GR coupe la route.



Il faut remarquer que dans Flora Iberica *G. lusitanica* n'est pas distingué de *G. elliptica* (orthographié *ellyptica*), qui est lui-même inféodé à *G. foliosa* avec le rang de sous-espèce; ce "*foliosa*" n'étant pas du tout le "*foliosa*" des auteurs

français anciens (celui qu'on nomme aujourd'hui, à tort ou à raison, "*lacaitae*"), mais le vrai *foliosa*, plante glabre qu'on trouve par exemple dans les montagnes de Sardaigne ou de Sicile.

L'étude des *Gagea* et ses pièges

On peut se demander pourquoi les spécialistes ont autant de difficultés à se mettre d'accord sur les espèces du genre *Gagea*. Ceci vient du fait qu'une même espèce n'est pas rigoureusement identique d'un pays à l'autre, d'une région à l'autre. Entre deux espèces reconnues, on trouve assez souvent des formes qui peuvent sembler intermédiaires, dont on ne sait pas toujours si elles entrent dans la variabilité de l'une ou de l'autre, ou s'il s'agit d'hybrides. On admet aujourd'hui que l'évolution de ce genre est du type réticulé, ce qui signifie que les barrières génétiques entre les différentes espèces ont toujours été plus ou moins poreuses.

Beaucoup d'espèces sont éclatées en séries polyploïdes ; par exemple : *Gagea pratensis* ($2n = 24, 36, 48, 60, 72$), *Gagea bohémica* ($2n = 24, 36, 48, 60, 72$), *Gagea lacaitae* ($2n = 24, 36, 48$), *Gagea liotardii* ($2n = 48, 60, 84$), *Gagea lutea* ($2n = 48, 72$), *Gagea soleirolii* ($2n = 24, 36$) ; d'autres ont un niveau de ploïdie mieux fixé : *Gagea granatellii* ($2n = 36$), *Gagea foliosa s.s.* ($2n = 36$), *Gagea elliptica* ($2n = 24$), *Gagea villosa* ($2n = 48$), le nombre de base étant, dans tous les cas : $x = 12$. Ceci signifie qu'au cours de l'évolution des espèces diploïdes ($2n = 24$) sont devenues triploïdes ($2n = 36$), tétraploïdes ($2n = 48$), etc. Par quel mécanisme ?

Le plus souvent, les genres qui combinent ainsi la polyploïdie et l'hybridation sont apomictiques (stricts ou occasionnels). Un indice très important est l'existence de taxons triploïdes (ici : $2n = 3x = 36$). Ces taxons ne peuvent pas avoir de méioses régulières : une méiose a pour rôle de partager un lot de $2x$ chromosomes en deux lots homologues de x chromosomes, mais pas de partager un lot de $3x$ chromosomes en deux lots de $1,5 x$ chromosomes. La stabilité des taxons triploïdes implique une aptitude à se reproduire sans méiose.

L'apomixie est un phénomène très commun, mais aussi complexe. On pourra lire par exemple cet article : *L'apomixie chez les angiospermes*.

Parmi les modes d'apomixie, il en est un qui semble correspondre parfaitement à ce qu'on observe chez les *Gagea* : c'est la pseudogamie, qui a été l'objet d'études approfondies de la part des botanistes allemands (mais dans le cas des potentilles).

Chez les espèces pseudogames, les ovules ne sont pas réduits (ils n'ont pas subi de méiose) et ils n'ont, en principe, aucun besoin du complément de chromosomes que pourrait leur apporter un grain de pollen ; mais il ne faut pas en déduire que le pollen est inutile : il est au contraire indispensable, car c'est le tube pollinique qui déclenche le développement de l'ovule.

En règle générale, chez les espèces pseudogames, le pollen joue uniquement ce rôle de déclencheur, et ne transmet pas son patrimoine génétique ; la descendance est donc identique à la mère (reproduction clonale).

Mais il peut arriver, exceptionnellement, que le père transmette la totalité de son patrimoine génétique, donnant alors naissance à un individu ayant un niveau de ploïdie plus élevé, qui pourra éventuellement être à l'origine d'un nouveau clone.

Il y a encore une troisième possibilité : le pollen peut parfois transmettre une petite fraction de son patrimoine génétique, par des mécanismes subtils. Ceci a une conséquence surprenante : ces "clones" (ou "pseudo-clones") peuvent échanger du matériel génétique, sans modification du niveau de ploïdie !

Un pseudo-clone pourra donc absorber du matériel génétique provenant d'un autre pseudo-clone de la même espèce, mais aussi d'une espèce différente, car l'absorption de quelques gènes étrangers ne suffit pas à mettre sa viabilité en danger. C'est le paradoxe de la pseudogamie : elle combine la reproduction clonale et l'hybridation, ce qui, à priori, pourrait sembler contradictoire !

En pratique, les genres pseudogames sont parmi les plus difficiles à étudier : non seulement chaque "espèce" est éclatée en "pseudo-clones" légèrement différents les uns des autres, mais en plus deux espèces différentes peuvent échanger des gènes, donnant ainsi naissance à de nouveaux pseudo-clones "plus ou moins hybrides", tous différents les uns des autres... C'est ce qu'on observe, par exemple, entre *Gagea bohemica* et *Gagea lacaitae* : on peut voir une série de formes intermédiaires qui, génétiquement, sont probablement différentes les unes des autres, et qu'il serait hasardeux de regrouper en une entité unique qui ne pourrait être qu'hétérogène, et en aucun cas monophylétique. D'ailleurs ce terme : "monophylétique", renvoie à la notion de "phylum" (branche), donc à une évolution arborescente, alors que celle des *Gagea* est réticulée. On ne peut pas concevoir un "hybride" comme une entité génétiquement homogène née un jour précis en un lieu déterminé, et ayant ensuite acquis (ou non) son autonomie, mais plutôt comme un ensemble hétéroclite provenant d'échanges ponctuels de matériel génétique en deux ou plusieurs espèces, ces échanges étant toujours en cours.

Il serait intéressant d'étudier de manière fine la reproduction des *Gagea*, comme cela a été fait, par exemple, pour les *Potentilla*.

Dans d'autres genres (je pense aux *Genista*) on retrouve des séries polyploïdes, des populations triploïdes, et de curieux phénomènes d'hybridation inattendus. Ceci nous met, dans ce cas aussi, sur la piste de la pseudogamie...