

Approche inédite des *Ophrys* du complexe *Ophrys fuciflora* / *Ophrys scolopax*

Jean-Pierre Ring*

Ring J.-P., 2019.- Unpublished approach of the *Ophrys fuciflora* / *Ophrys scolopax* complex

L'Orchidophile 222 : 287-300

Il serait dommage que les *Ophrys* du complexe *Ophrys fuciflora* / *Ophrys scolopax* (section des *Fuciflorae*) restent le domaine réservé de quelques spécialistes. Aussi cet article s'adresse-t-il en première intention aux non spécialistes et aux néophytes voire aux botanistes généralistes souvent désarmés face à ce complexe si déroutant et pourtant un des plus beaux joyaux de l'orchidoflore française.

L'outil de discrimination original et entièrement inédit qui vous est présenté repose sur une structure jamais prise en compte pour l'étude des *Ophrys* et pourtant si riche en enseignements: la macule. Mais attention ! Il ne s'agit pas des complexes spectres maculaires susceptibles de constituer à leur tour un repoussoir rédhibitoire, mais d'un outil simple, accessible à tout un chacun, même si, pour la mise au point de l'outil de discrimination, l'étude comparée et approfondie d'un grand nombre de spectres maculaires a constitué le passage obligé.

Résumé.- Il a été possible en partant de l'étude de la macule des *Fuciflorae* d'isoler un certain nombre de caractéristiques maculaires à haut pouvoir discriminant. Leur utilisation combinée a permis d'élaborer un référentiel avec lequel on pourra confronter n'importe quelle population et ainsi approcher au plus près sa position taxonomique. Cet article ouvre par ailleurs des perspectives intéressantes quant à une approche phylogénétique inédite des *Fuciflorae* et à leur répartition biogéographique.

Abstract.- It was possible, on the basis of the *Fuciflorae* macula, to isolate a number of macular characteristics with a high discriminating power. Their combined use made it possible to elaborate a reference frame to compare any population and thus to approach its taxonomic position as closely as possible. This paper also opens up interesting outlooks on an unprecedented phylogenetic approach to *Fuciflorae* and their biogeographic distribution.

Mots-clés.- *Ophrys*, *Fuciflorae*, Complexe *Ophrys fuciflora/Ophrys scolopax*, macule, spectre maculaire, outil de discrimination, référentiel, *Ophrys fuciflora*, *Ophrys scolopax*, *Ophrys corbariensis*, *Ophrys quercophila*, *Ophrys aegirtica*, *Ophrys druentica*, *Ophrys elatior*, *Ophrys fuciflora* subsp. *demangei*, *Ophrys fuciflora* subsp. *montiliensis*, *Ophrys fuciflora* subsp. *souchei*, *Ophrys gresivaudanica*, *Ophrys montis-aviarii*, *Ophrys picta*, *Ophrys vetula*, *Ophrys santonica*, *Ophrys linearis*, phylogénie, biogéographie.

Key words.- *Ophrys*, *Fuciflorae*, *Ophrys fuciflora/Ophrys Scolopax* complex, macula, macular spectrum, discrimination tool, reference frame, *Ophrys fuciflora*, *Ophrys scolopax*, *Ophrys corbariensis*, *Ophrys quercophila*, *Ophrys aegirtica*, *Ophrys druentica*, *Ophrys elatior*, *Ophrys fuciflora* subsp. *demangei*, *Ophrys fuciflora* subsp. *montiliensis*, *Ophrys fuciflora* subsp. *souchei*, *Ophrys gresivaudanica*, *Ophrys montis-aviarii*, *Ophrys picta*, *Ophrys vetula*, *Ophrys santonica*, *Ophrys linearis*, phylogeny, biogeography.

Introduction

L'outil de discrimination entre taxons proposé dans cet article se veut avant tout pragmatique, simple d'utilisation, et donc accessible à tous, tout en présentant de hautes performances et une grande fiabilité. L'approche inédite au travers de la structure maculaire, jamais prise en compte dans les études antérieures, permet de faire abstraction dans un premier temps de l'immense somme de descriptions inaccessible au plus grand nombre, pour cerner au plus près la position taxonomique d'une population considérée. En aucun cas cette approche n'est applicable à un individu isolé. L'utilisation correcte de l'outil de discrimination implique comme unique exigence la maîtrise de l'analyse de quelques détails de la structure maculaire.

Structure fondamentale de la macule des *Fuciflorae*

Les macules des Euophrys sont toutes construites sur un même plan fondamental (Ring, 2002) ; (Ring, 2006.- web.1 articles 1-18)

Le modèle présenté (fig.1) a été élaboré à partir de la comparaison de la structure de la macule d'un grand nombre d'espèces d'Euophrys, et s'adapte plus particulièrement au complexe des *Fuciflorae*. (Ring, 2017.- web. 2 p.1)

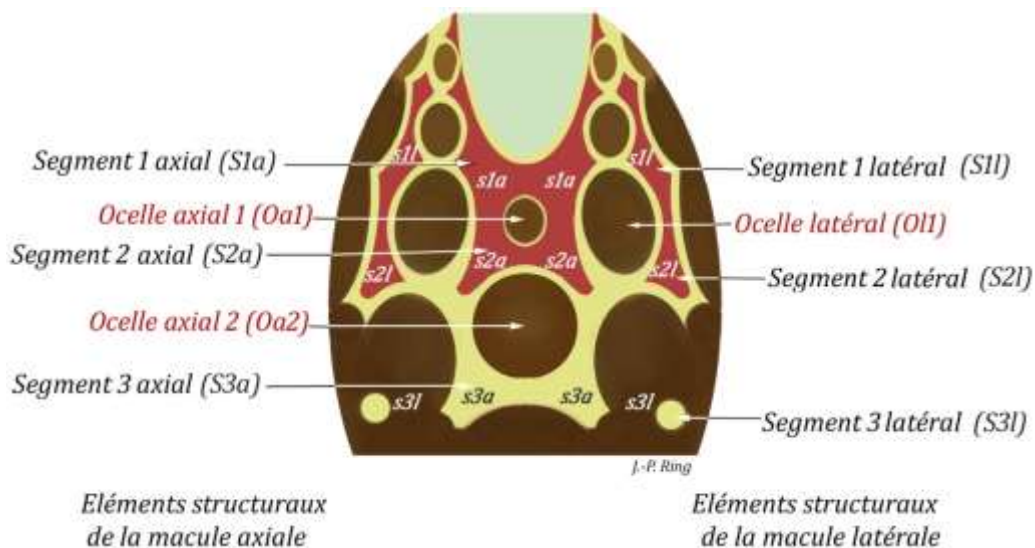


Fig. 1.- Modèle de structure maculaire dont il est possible de faire dériver la structure de la macule de n'importe quel taxon de la section des *Fuciflorae*.

s_{1a} , s_{2a} , s_{3a} : éléments collatéraux des segments S_{1a} , S_{2a} , S_{3a} de la macule axiale.

s_{1l} , s_{2l} , s_{3l} : éléments latéraux des segments S_{1l} , S_{2l} , S_{3l} de la macule latérale.

Elaboration de l'outil de discrimination maculaire

1. Eléments de la macule axiale pris en compte pour l'élaboration de l'outil de discrimination

La comparaison des spectres maculaires a révélé que les segments S_{1a} et S_{2a} , de la macule axiale ne présentaient aucun caractère discriminant, (Ring, 2017.- web. 2 p. 5) ces deux segments fortement liés présentent une structure en carré rarement altérée, exprimant ou non en son centre l'ocelle axial proximal $Oa1$ (fig.1).

Seul le segment S_3 axial est sujet à variation (Ring, 2017.- web. 2 p. 5-6). La figure 2 montre les principales variations de la structure de ce segment avec cinq combinaisons majeures possibles.

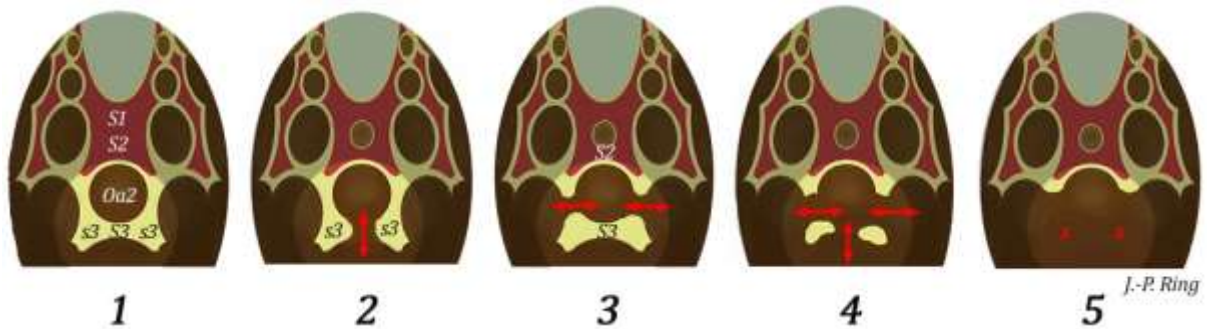


Fig. 2.- Variations autour du segment S_3 de la macule axiale en rapport avec la réalisation, ou non réalisation, de l'ocelle axial distal Oa2.

- Combinaison 1 : l'ocelle axial Oa2 est parfaitement réalisé.
- Combinaison 2 : l'ocelle Oa2 est imparfaitement réalisé par rupture du pont transverse entre les éléments s_3 axiaux collatéraux.
- Combinaison 3 : l'ocelle Oa2 est imparfaitement réalisé par disjonction entre les segments consécutifs S_2 axial et S_3 axial.
- Combinaison 4 : l'ocelle Oa2 n'est pas réalisé par conjonction des combinaisons 2 et 3.
- Combinaison 5 : l'ocelle Oa2 n'est pas réalisé par absence du segment 3.

La comparaison des spectres maculaires d'un maximum de taxons a révélé que la combinaison 1, c.à.d. l'expression parfaite de l'ocelle Oa2 présentait un haut pouvoir discriminant. Le taux d'expression de cette combinaison (pourcentage de macules d'une population donnée exprimant l'ocelle Oa2), est une caractéristique de chaque taxon et présente une fourchette de variation étroite qu'il est possible de déterminer statistiquement.

Nous retiendrons le taux d'expression de l'ocelle Oa2 comme premier caractère discriminant. Toute macule exprimant de façon parfaite cet ocellé (combinaison 1) sera marquée Oa2+. Toute macule n'exprimant pas de façon parfaite cet ocellé (combinaisons 2, 3, 4 et 5) sera marquée Oa2-

Quelques exemples de spécimens floraux choisis parmi quelques taxons sont présentés dans la figure 3.

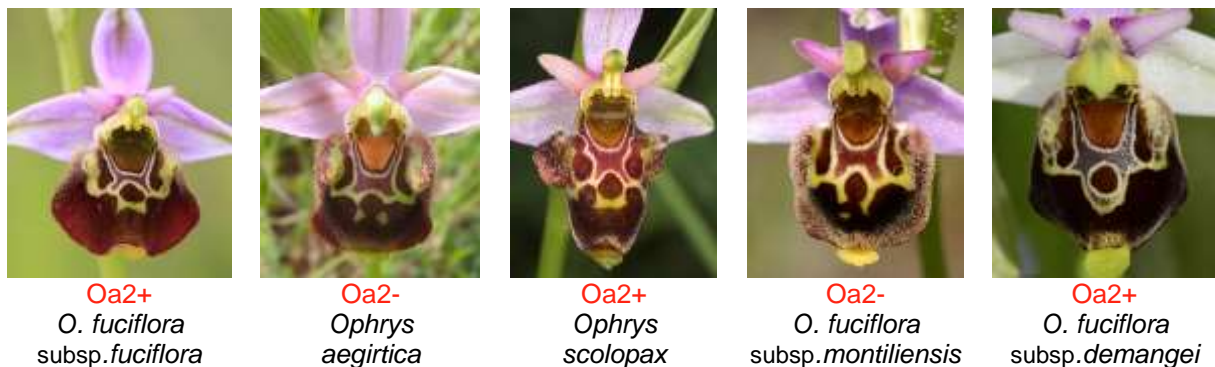


Fig. 3.- Reconnaissance de l'expression de l'ocelle axial distal Oa2 ou de son absence.

2. **Éléments de la macule latérale pris en compte pour l'élaboration de l'outil de discrimination**

Le but n'est pas ici de faire l'étude exhaustive de la structure de la macule latérale et de ses relations avec la macule axiale. Chacun peut en trouver le développement dans les sources documentaires en annexe (Ring, 2017.- web. 2 p. 3-6).

La suite de l'étude prend en compte le caractère discriminant le plus fort que j'aie pu isoler à partir de la comparaison d'un grand nombre de spectres maculaires (Ring, 2017.- web. 2 p. 3-6 et travaux

personnels inédits) : il s'agit de la disjonction qu'on peut observer entre les éléments s_{1l} et s_{2l} de la macule latérale (fig. 4).



Fig. 4.- Exemples de jonction et de disjonction entre les éléments s_{1l} et s_{2l} de la macule latérale.

La comparaison d'un grand nombre de spectres maculaires a révélé que le taux de disjonction pour un taxon donné variait dans une étroite fourchette déterminable statistiquement et qu'il était possible de discriminer les taxons sur la base de ce critère.

Nous retiendrons le caractère de disjonction entre les éléments s_{1l} et s_{2l} de la macule latérale comme deuxième critère de discrimination.

Toute macule conservant la jonction entre les éléments s_{1l} et s_{2l} latéraux sera marquée J+
Toute macule présentant une disjonction entre les mêmes éléments sera marquée J-

Le repérage de telles disjonctions mérite un peu plus d'attention, car les figures de disjonction présentent un aspect varié qu'il convient de savoir identifier parfaitement (fig. 5).

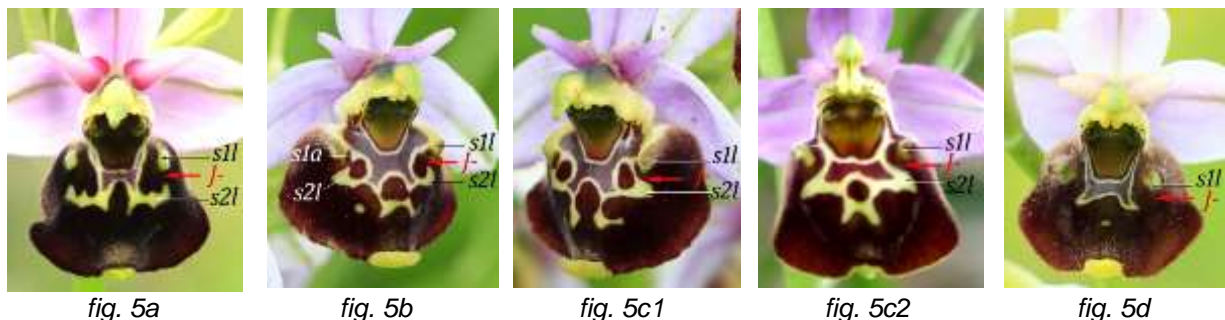


Fig. 5.- Principales images de disjonction entre les éléments s_{1l} et s_{2l} de la macule latérale.

fig. 5a.- Le segment s_{2l} parfaitement disjoint de s_{1l} reste dans le prolongement de s_{1l} . La disjonction (J-) est marquée par une simple coupure transversale de la macule latérale.

fig. 5b.- Le segment s_{2l} coupé de s_{1l} peut subir dans son développement une attraction par l'élément s_{1a} de la macule axiale. Un bras oblique s'établit ainsi entre s_{2l} et s_{1a} .

fig. 5c.- La jonction entre s_{2l} et s_{1a} peut devenir totale. Un pont oblique s'établit alors entre les deux segments avec formation d'un ocelle secondaire très caractéristique (*fig. 5c1*). Mais cet ocelle peut aussi ne pas apparaître (*fig. 5c2*) en fonction de l'espace entre le pont direct s_{2l}/s_{2a} et le pont oblique s_{2l}/s_{1a} .

fig. 5d.- Le segment s_{2l} peut être absent, entraînant *ipso facto* l'interruption brutale, et donc la discontinuité de la macule latérale, au-delà du segment s_{1l} latéral. Ce type de figure doit être comptabilisé avec les images de disjonction pour le calcul du taux de disjonction.

Le document de la figure 6 devrait permettre à chacun de s'exercer, pour une bonne appréciation de la disjonction s_{2l}/s_{1l} , ainsi que de la présence de l'ocelle axial Oa2.

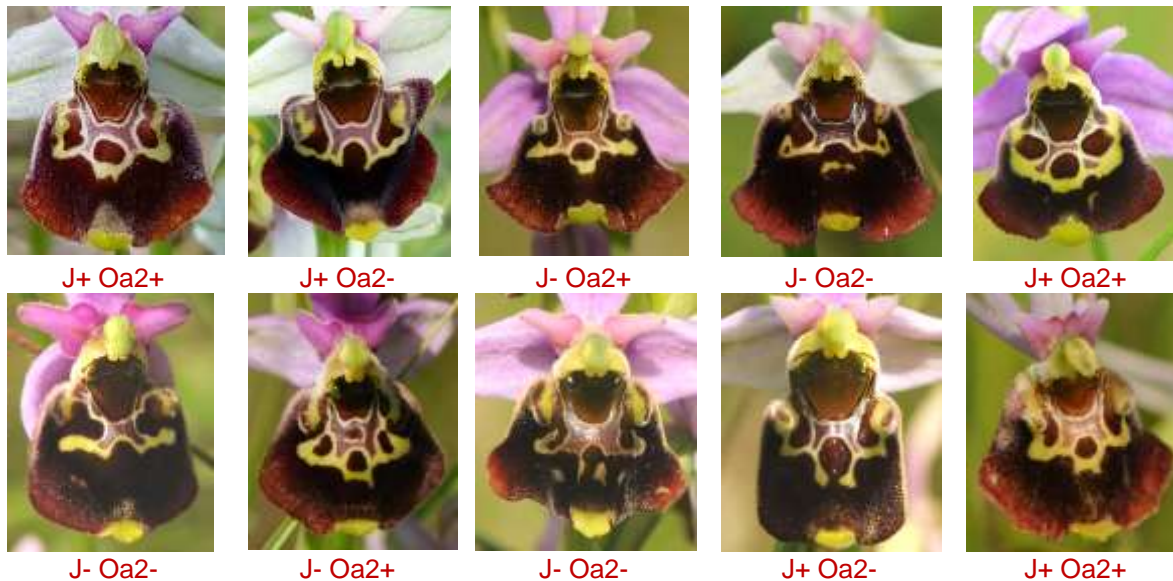


Fig. 6.- Caractéristiques des macules axiales et latérales prises en compte pour l'élaboration de l'outil de discrimination chez *Ophrys fuciflora* subsp. *fuciflora* (photos recadrées de Monique Guesné et Michel Rohmer).

J+ : Continuité s_2/s_1

Oa2+ : Expression parfaite de l'ocelle axial Oa2

J- : Disjonction s_2/s_1

Oa2- : Absence ou expression incomplète de l'ocelle Oa2

3. L'outil de discrimination maculaire: mode d'emploi

La prise en compte de deux caractéristiques maculaires facilement identifiables rend très maniable l'outil de discrimination, sans avoir à faire le moindre prélèvement de fleurs ou la réalisation de mesures.

Protocole d'échantillonnage et fiche de relevés

Il est conseillé de confectionner un paquet de fiches sur le modèle du tableau 1 et de prévoir une fiche par population ou par station.

Espèce présumée :		Auteur :		
Station :		Date :	Cordonnées GPS :	
Département :				
	Relevés	Total	Somme	%
J+				
J-				
Oa2+				
Oa2-				

Tableau 1.- Modèle de fiche de relevés pour identification des populations de *Fuciflorae*.

J+ = Jonction entre segments s_1 et s_2

Oa2+ = Réalisation de l'ocelle axial distal Oa2

J- = Disjonction entre s_1 et s_2

Oa2- = Non réalisation de l'ocelle axial distal Oa2.

Ce genre de fiche est utilisable directement sur le terrain. Pour chaque fleur **choisie aléatoirement** (une fleur par pied), on placera une barre sur la ligne J+ du tableau si la fleur présente la jonction entre s_1 et s_2 et une barre sur la ligne J- si la fleur présente une disjonction. **Pour la même fleur**, la présence d'un ocelle Oa2 parfaitement réalisé sera comptabilisée par une barre sur la ligne Oa2+ et l'absence de cet ocelle ou un ocelle imparfaitement réalisé, par une barre sur la ligne Oa2-.

Cette fiche peut aussi être remplie au retour chez soi, en ayant pris soin de photographier sous le bon angle la macule de chaque fleur, sans faire de discrimination entre les pieds. Si la méthode ne pose aucun problème en ce qui concerne l'identification de l'ocelle Oa2, par contre, il faudra veiller à ce que chaque cliché mette bien en évidence la zone de jonction ou de disjonction entre les éléments s_1 et s_2 de la macule latérale, ce qui est parfois délicat, avec les espèces scolopaxoïdes.

Espèce présumée : <i>Ophrys fuciflora</i> subsp. <i>fuciflora</i>		Auteur : Henri Mathé		
Station : Bollenberg		Date : 15/05/ 2018	Cordonnées GPS : xxxxxxxxxxxxxxxx (crypté)	
Département : Haut-Rhin (68)				
	Relevés	Total	Somme	%
J+		n = 34	N = 90	38 %
J-		n = 56		62 %
Oa2+		n = 33	N = 90	37 %
Oa2-		n = 57		63 %

Tableau 2.- Exemple de fiche de relevés remplie à partir d'un échantillonnage photographique de 90 fleurs exploitables, qui m'a été adressé en mai 2018 par H. Mathé, pour une station à *O. fuciflora* subsp. *fuciflora* sur le coteau du Bollenberg (68) en Alsace.

Taille utile des échantillons floraux

Les simulations que j'ai faites sur plusieurs populations, en augmentant progressivement la taille des échantillons par tranches de 5 fleurs, ont toutes montré qu'un échantillon de 30 fleurs pouvait être suffisant. Il convient cependant de ne pas descendre en dessous de cet effectif, mais au contraire d'ajouter une marge de sécurité en allant jusqu'à une cinquantaine de fleurs..

Position de la population analysée du Bollenberg dans un diagramme référentiel (fig. 7)

- Totaliser pour chaque ligne du tableau 2 le nombre n de barres correspondant au nombre de fleurs présentant les caractères J+, J-, Oa2+, Oa2- considérés.
- Faire la somme N des fleurs analysées pour chaque caractère (J+) + (J-) et (Oa2+) + (Oa2-).
- Calculer le taux d'expression pour chaque caractère J+, J-, Oa2+, Oa2-.

$$\% = (n : N) \times 100$$

Dans l'exemple présent le taux de disjonction s_1/s_2 sera de : $j- = (56/90) \times 100 = 62 \%$

Et le taux d'expression de l'ocelle Oa2 sera de : $Oa2+ = (33/90) \times 100 = 37 \%$

Porter sur le diagramme référentiel de la figure 7 le point correspondant aux coordonnées J- = 62 % (en abscisse) et Oa2+ = 37 % (en ordonnée). Nous qualifierons ce point de « point cible ».

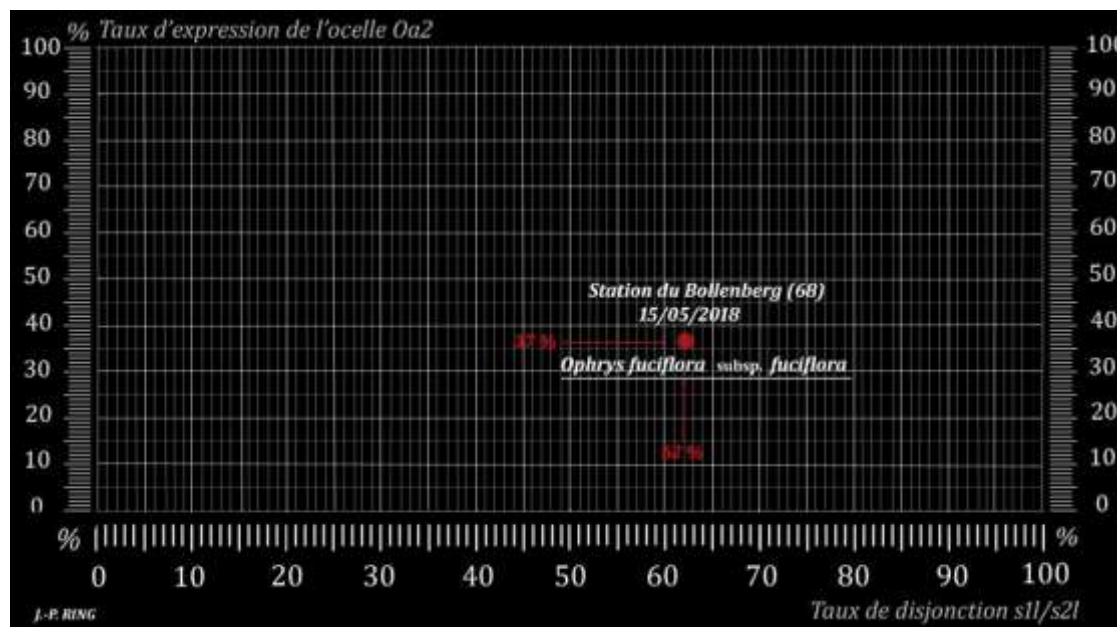


Fig. 7.- Position de la station d' *O. fuciflora* subsp. *fuciflora* du Bollenberg sur le diagramme de discrimination maculaire. (Point cible de la population d' *O. fuciflora* de la station du Bollenberg)

Afin de vérifier la représentativité pour l'espèce *O. fuciflora* s. *stricto* du point cible obtenu sur le diagramme j'ai renouvelé l'étude avec d'autres stations éloignées de la précédente, grâce aux données aimablement communiquées par des membres de la communauté orchidophile cités en annexe. (fig. 8)

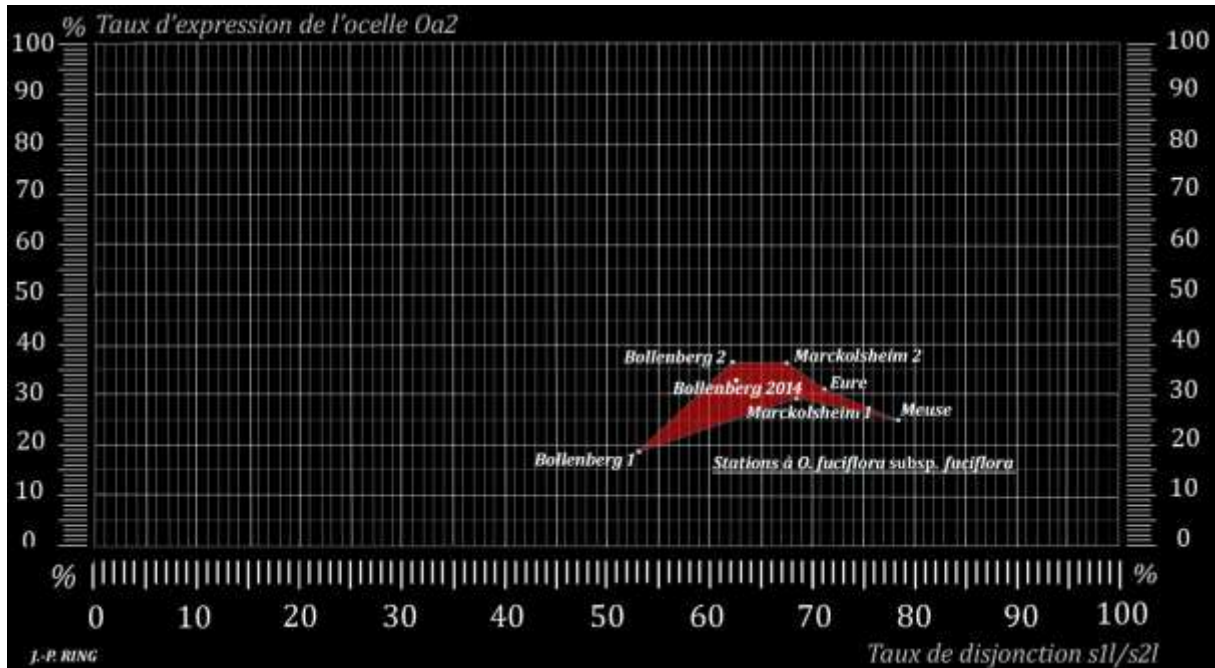


Fig. 8.- Position sur le diagramme de discrimination, des points-cibles des populations d'*O. fuciflora* subsp. *fuciflora* du quart nord-est de la France et de l'Eure. (Voir annexe)

Les points relatifs aux stations à *O. fuciflora* s. *stricto* forment un nuage qu'il est possible d'englober dans une enveloppe caractéristique de l'espèce du fait de la proximité des points sur le diagramme et de leur non-dispersion.

Extension de l'étude à d'autres populations de *Fuciflorae*

Afin de tester le pouvoir discriminant de la méthode, j'ai choisi une seconde espèce, en l'occurrence *O. fuciflora* subsp. *souchei* pour laquelle j'ai pu obtenir une volumineuse documentation photographique aimablement transmise par R. Martin et E. Vela (cf. annexe) et portant sur sept stations distinctes (fig. 9).

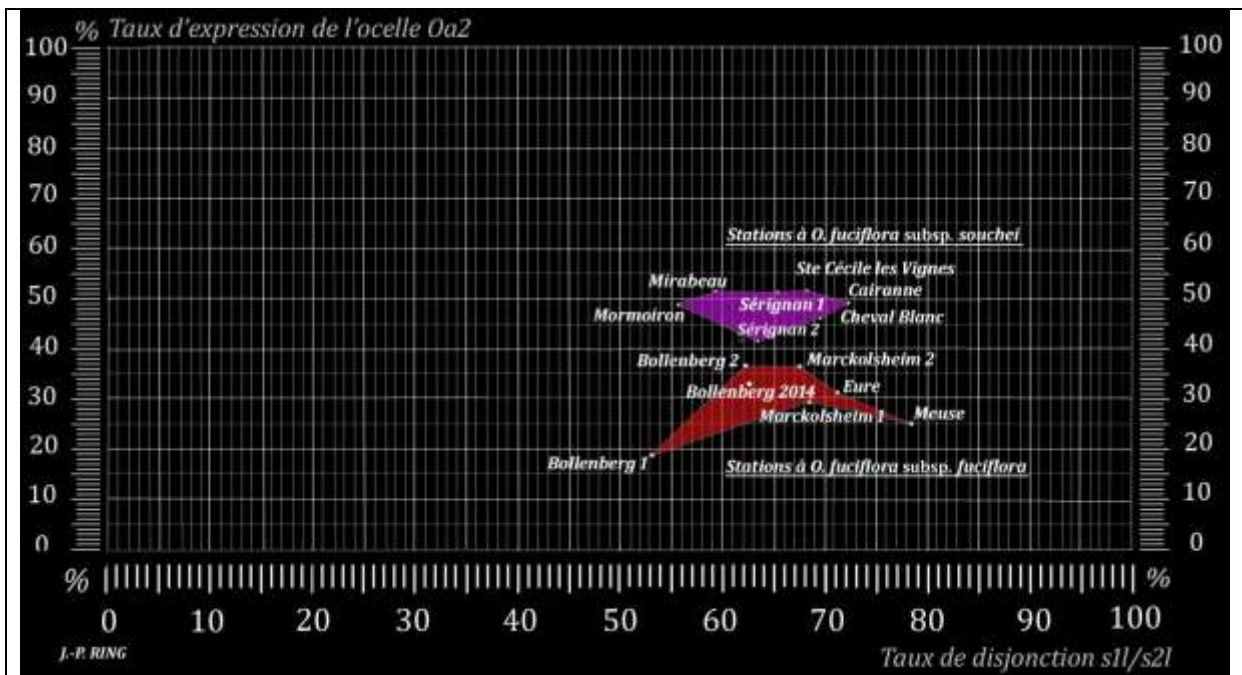


Fig. 9.- Position sur le diagramme de discrimination, des points-cibles des populations d'*O. fuciflora* subsp. *souchei*, en comparaison avec *O. fuciflora* subsp. *fuciflora*.

Comme pour l'espèce *O. fuciflora* s. *stricto* les points relatifs aux stations à *O. fuciflora* subsp. *souchei* montrent une dispersion équivalente. Tous tiennent dans une enveloppe caractéristique de l'espèce. Aucune des enveloppes des deux taxons ne présente de point de contact ou de zone de superposition avec l'enveloppe voisine preuve d'une parfaite discrimination entre les deux taxons. Fort de ce résultat prometteur, j'ai pu étendre l'étude à des populations dont j'avais des échantillonnages conséquents, comme *O. aegirtica*, *O. scolopax*, *O. santonica*,...et de fil en aiguille grâce à la précieuse collaboration de nombreux membres de la communauté orchidophile cités en annexe, j'ai pu dresser le diagramme de discrimination pour 16 taxons représentatifs des *Fuciflorae* (fig.10).

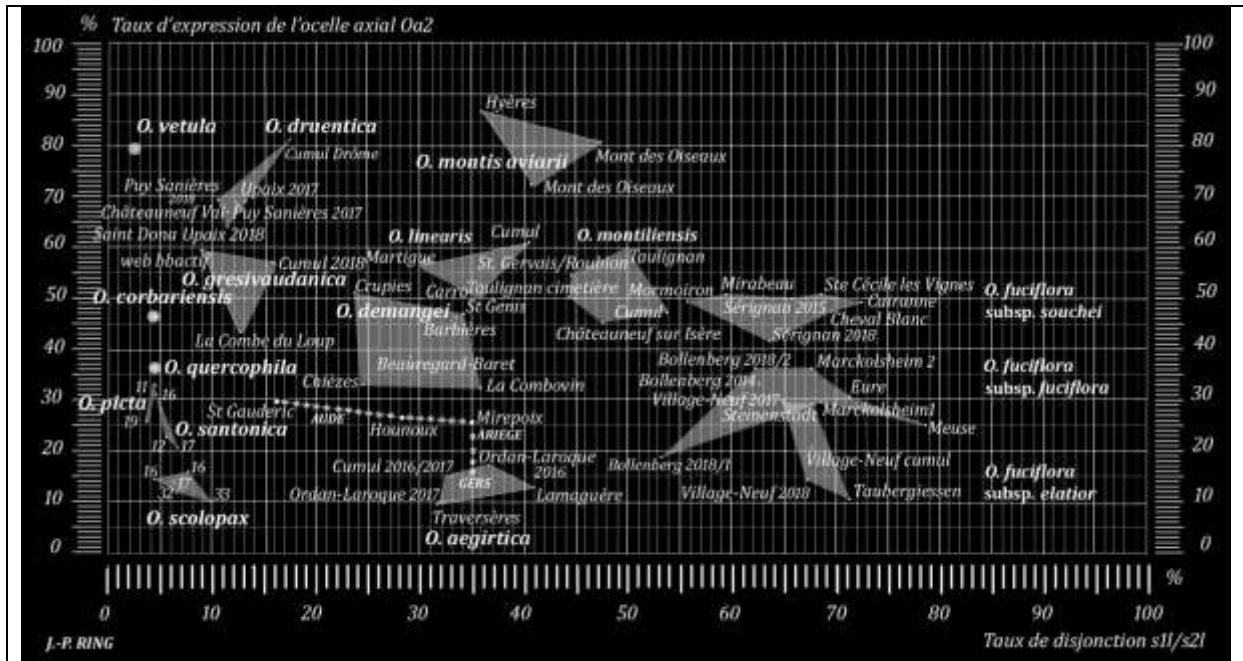


Fig. 10.- Diagramme de discrimination entre taxons de *Fuciflorae* basé sur la combinaison entre taux de disjonction s_1/s_2l et taux d'expression de l'ocelle axial Oa2. Les 66 points correspondent aux 66 échantillons pris en compte pour l'étude, relativement aux 16 taxons de *Fuciflorae* étudiés.

Analyse du diagramme référentiel et principales caractéristiques

Le diagramme de la figure 10 a été établi pour 16 taxons de *Fuciflorae* pour lesquels j'ai pu réunir un échantillonnage conséquent, généralement d'une centaine de fleurs voire plus. Les 16 taxons pris en compte pour cette étude sont discriminés visuellement sur le diagramme, car les enveloppes spécifiques des différents taxons sont parfaitement disjointes ; tout au plus des zones de contact peuvent-elles être observées entre l'un ou l'autre taxon, (cf. *O. fuciflora* subsp. *fuciflora* au contact d'*O. elatior*) sans pour autant présenter de larges recouvrements.

On remarquera tout particulièrement que les *Fuciflorae* du quart sud-est de la France, de distinction si délicate (*O. fuciflora* subsp. *fuciflora*, *O. fuciflora* subsp. *souchei*, *O. montis-aviarii*, *O. fuciflora* subsp. *montiliensis*, *O. fuciflora* subsp. *demangei*, *O. druentica*, *O. gresivaudanica*, *O. aegirtica*, *O. vetula*) sont parfaitement discriminés et qu'aucun télescopage n'est observable sur le diagramme entre les enveloppes de ces taxons.

Du diagramme de discrimination au référentiel maculaire de discrimination

Il est possible de clarifier la présentation du diagramme en gommant les stations utilisées pour sa réalisation pour ne conserver que les enveloppes (en gris) caractéristiques de chaque taxon (fig. 11).

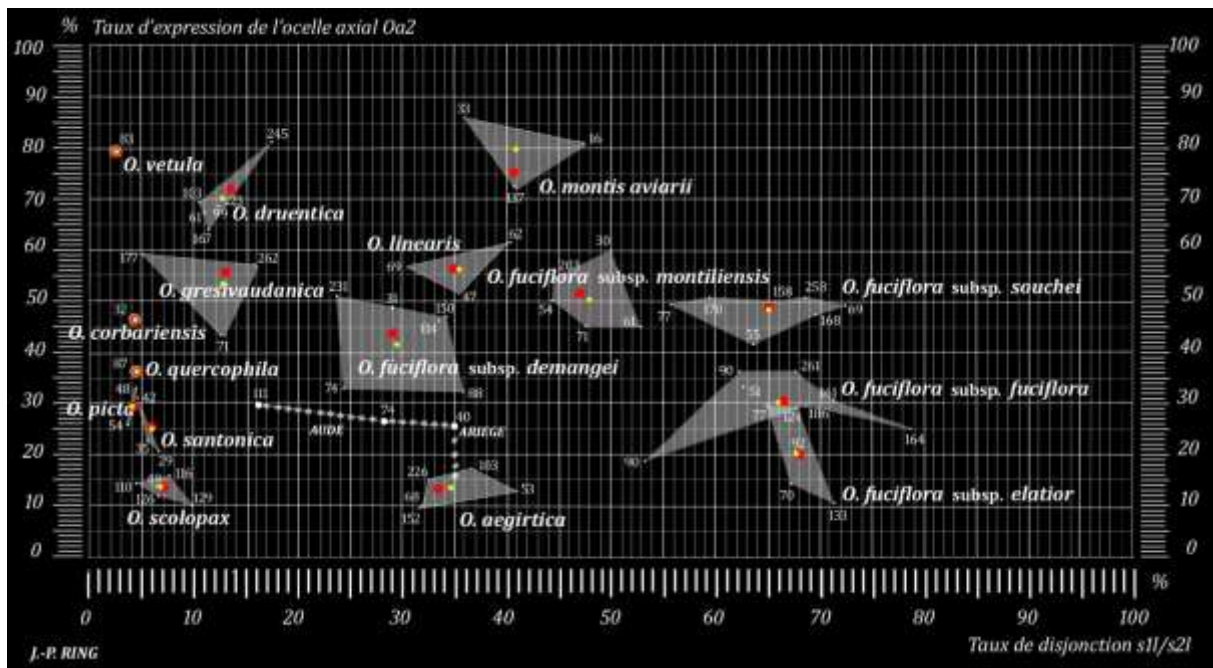


Fig. 11.- Référentiel de discrimination entre *Fuciflorae* établi pour les 16 taxons pris en compte dans cette étude.

A chaque point cible d'un taxon considéré est associé un chiffre. Il correspond à l'effectif de l'échantillon analysé. En effet tous les points n'ont pas même poids, celui-ci étant fonction de la taille de l'échantillon.

A l'intérieur de chaque enveloppe sont figurés deux points.

- Le point jaune correspond à la moyenne arithmétique des coordonnées de l'ensemble des points du taxon considéré.
- Le point rouge correspond à la moyenne arithmétique pondérée en fonction de l'effectif des échantillons.

Dans la plupart des cas moyenne arithmétique simple et moyenne arithmétique pondérée sont proches voire confondues sauf lorsque de gros écarts d'effectifs existent entre les différentes stations. C'est le cas pour *O. montis aviarii*. Il conviendra donc à l'avenir de modifier le protocole pour l'établissement du référentiel et de fixer une même valeur des effectifs pour tous les échantillons, ce qui n'était guère possible à ce stade de l'étude, très peu de personnes étant en possession de séries de 50 à 100 photos prises de face pour un taxon donné.

1. Le référentiel de discrimination : un outil évolutif

Dans son état actuel, le référentiel est encore très imparfait, car il conviendrait pour chaque taxon de multiplier les stations afin de cerner au mieux le contour de son enveloppe et son extension.

- Certains taxons comme *O. quercophila*, *O. corbariensis*, ne sont représentés que par une unique station et le point sur le référentiel n'a donc qu'une valeur limitée.

Pour d'autres taxons comme *O. vetula*, faute d'échantillonnages représentatifs, je n'ai pu utiliser que des données d'origine disparate, et ne présentant pas toujours toutes les garanties d'une bonne identification. Le point sur le diagramme n'a pour le moment qu'une valeur indicative. Au fil des ans et des floraisons à venir, le référentiel devra se nourrir de nouvelles données et s'affiner.

- Le protocole défini dans cet article peut être amené à évoluer à son tour. Les études en cours comme la prise en compte du rang de la fleur sur la hampe florale, pourraient permettre de réduire la surface de l'enveloppe de certains taxons. Le cas d'*O. fuciflora* subsp. *fuciflora* est symptomatique (fig. 10). L'échantillon «Bollenberg 2018/1» réalisé dans la partie basse de la station, en tout début de floraison sur la première fleur donne un point sur le diagramme distant de façon significative de celui de «Bollenberg 2018/2» réalisé en pleine floraison une semaine plus tard sur la partie haute de la même station. Des facteurs externes, extrinsèques, liés au milieu, ainsi que des facteurs internes ou

intrinsèques comme le rang de la fleur sur la hampe florale pourraient être à l'origine d'une certaine flexibilité de la structure maculaire. Des réaménagements du protocole vers une uniformisation des échantillonnages devront être réalisés.

2. Le référentiel maculaire de discrimination pourrait conforter ou remettre en question certaines diagnoses

Un cas concret m'a été soumis par G. Scappaticci et concerne une population fucifloroïde à floraison tardive, à Châteauneuf-sur-Isère, entre Pont-de-l'Isère et Beaumont-Monteux.

« Cette station est isolée par rapport aux autres stations d'*O. montiliensis* (et d'*O. gresivaudanica* d'ailleurs). La taille des plantes et des fleurs est plus uniforme; c'est pourquoi, après l'avoir d'abord assimilé à *O. montiliensis*, j'ai hésité longtemps à l'identifier formellement. J'y ai emmené Olivier Gerbaud, qui, après hésitation aussi, m'a incité à la ranger dans *O. gresivaudanica*. » Gil Scappaticci (com. pers.).

L'échantillonnage de 70 fleurs aimablement transmis par Gil donne une position sur le diagramme de discrimination (fig. 10) sans la moindre équivoque : l'Ophrys de la station du Châteauneuf-sur-Isère doit être rattaché à *O. fuciflora* subsp. *montiliensis* et non pas à *O. gresivaudanica*. Cet exemple concret montre la difficulté que rencontrent même les spécialistes les plus aguerris, à identifier une population, et la précision avec laquelle le référentiel de discrimination a permis de trancher.

Considérations taxonomiques et phylogénétiques sur les *Fuciflorae* à partir du référentiel de discrimination maculaire

Même s'il ne faut pas tirer de conclusions hâtives à partir de la position relative des taxons sur le diagramme référentiel, un certain nombre de faits remarquables peuvent être relevés.

1. Découpage vertical du diagramme en fonction du taux de disjonction s_2/s_1 (fig. 12)

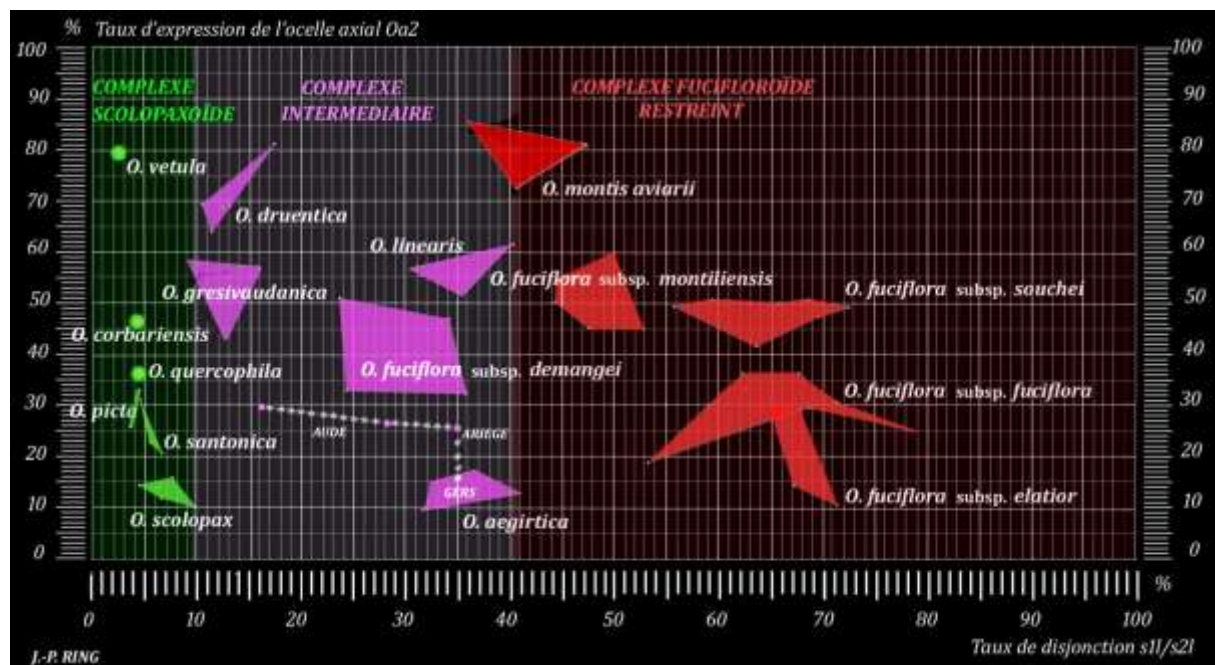


Fig. 12.- Découpage du référentiel de discrimination maculaire en fonction du taux de disjonction des éléments s_1/s_2 de la macule latérale.

- **Un bloc scolopaxoïde** à taux de disjonction s_2/s_1 extrêmement bas ($J < 10\%$) comprend *O. scolopax* et un certain nombre d'espèces à labelle généralement (mais pas toujours) enroulé et trilobé. Elles s'égrènent verticalement en fonction du taux de présence de l'ocelle axial Oa2. Plus particulièrement, *O. quercophila* appartient à ce complexe sur le critère maculaire.

- **Un bloc fucifloroïde** à l'autre bout de la répartition, ($40\% < J < 80\%$) est **restreint** aux espèces qui expriment le plus fortement la disjonction s_2/s_1 et regroupent les espèces aux caractéristiques fucifloroïdes les plus fortement marquées : *O. fuciflora* subsp. *fuciflora*, *O. fuciflora* subsp. *elator* qui sur le diagramme lui est très proche, *O. fuciflora* subsp. *souchei*, bien discriminé par rapport à *O. fuciflora* subsp. *fuciflora*. et surtout par rapport à *O. montis-aviarii*. Il est à remarquer qu'*O. fuciflora* subsp. *demangei* ainsi qu'*O. druentica* et *O. gresivaudanica* sont exclus de ce complexe que nous qualifierons de complexe fucifloroïde restreint, et sont à rattacher au bloc suivant.

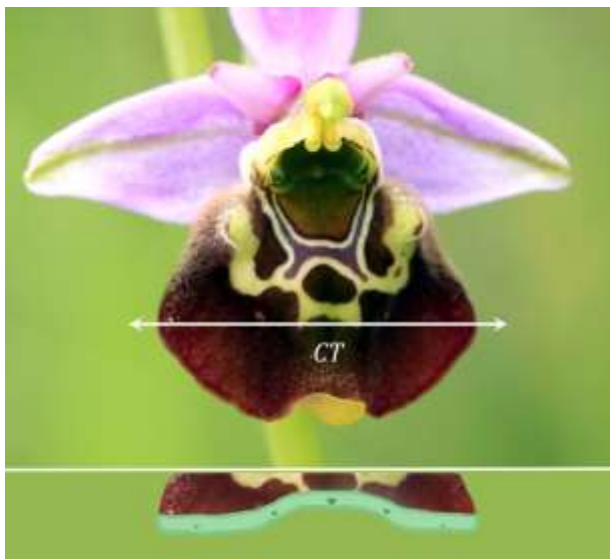
- **Un bloc intermédiaire** ($20\% < J < 45\%$) apparemment hétérogène, dans lequel *O. aegirtica* se trouve en position isolée alors qu'avec les méthodes d'analyse traditionnelles cette espèce était assimilée, partant du postulat de base labelle unilobé/labelle trilobé, aux espèces du bloc fucifloroïde restreint. Les cas d'*O. fuciflora* subsp. *demangei* et d'*O. druentica* ainsi que d'*O. gresivaudanica*, qui rentrent dans ce bloc, mériteraient d'être discutés.

2. Un postulat de base sinon erroné, du moins inadapté

La classification des *Fuciflorae* repose implicitement sur le **postulat de base : labelle unilobé/labelle trilobé**. De profondes contradictions apparaissent entre la classification traditionnelle qui en découle et le positionnement des taxons sur le diagramme référentiel établi d'après les caractéristiques maculaires.

Ainsi, *O. druentica* et *O. gresivaudanica*, rangés traditionnellement parmi les espèces du bloc fucifloroïde, s'en détachent nettement avec les critères maculaires pour se retrouver à l'autre bout de la répartition. Comment ne pas s'étonner de l'énorme imbroglio qui s'est construit autour des *Fuciflorae*. Quelques observations simples d'ordre géométrique sur le labelle suffiraient pourtant à montrer l'éloignement d'*O. druentica* et d'*O. gresivaudanica* par rapport aux espèces typiquement fucifloroïdes.

Une vue en coupe transversale (CT) du labelle à mi-distance entre les gibbosités et l'appendice (fig.13) montre le caractère très largement étalé du labelle chez les espèces du complexe fucifloroïde restreint et au contraire bombé en sa partie médiane pour les espèces des complexes intermédiaire et scolopaxoïde. Il suffirait de faire abstraction des marges étalées du labelle chez *O. druentica* pour voir apparaître un labelle typiquement scolopaxoïde. Un simple toucher du labelle pris dessus/dessous entre pouce et index suffit d'ailleurs pour s'apercevoir du caractère plus fortement bombé du labelle d'*O. druentica* ou d'*O. gresivaudanica*.



Ophrys fuciflora subsp. *fuciflora*



Ophrys druentica

Fig.13.- Caractéristiques de l'enroulement du labelle chez *O. druentica* en comparaison avec celui d'une espèce du complexe fucifloroïde restreint. (*O. fuciflora* subsp. *fuciflora*).

Approche biogéographique de la répartition des *Fuciflorae* à partir de leur macule

Une zonation en trois blocs s'étageant verticalement en fonction du taux d'expression de l'ocelle axial distal Oa2 s'avère très instructif (fig. 14).

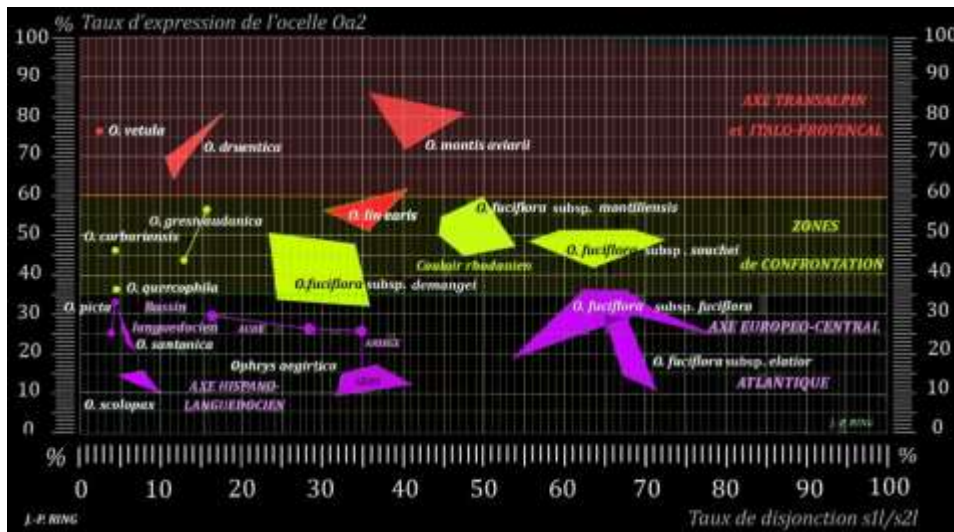


Fig. 14.- Zonation du diagramme référentiel, fondée sur le taux d'expression de l'ocelle axial distal Oa2.

1. Un bloc à fort taux d'expression de l'ocelle Oa2, culmine dans la partie haute du diagramme. Il est formé d'espèces « méditerranéennes 1 » de la frange littorale (*O. vetula*, *O. montis-aviarii*, *O. linearis*).

O. druentica qui appartient à ce bloc, est susceptible de se hisser en altitude jusqu'à 1100 m. dans les Hautes Alpes: station de Puy Sanières (*J. Guinberteau, com. pers.*).

« C'est un taxon avant tout centré sur l'étage supra-méditerranéen (cf. sa description dans les Alpes-de-Haute-Provence). Il est présent dans les Hautes-Alpes mais aussi en Drôme, nord-Vaucluse et depuis peu en Ardèche méridionale. Dans le Var et les Alpes-Maritimes, il ne se trouve pas à moins de 500-600 m d'altitude... » *O. Hirschy (com. pers.)*

J'ai pu corrélérer le taux élevé d'expression de l'ocelle Oa2 au sein de ce groupe, avec une fréquence anormalement élevée de la présence d'un quatrième segment distal. C'est une caractéristique extrêmement rare chez les espèces araniformes et la plupart des espèces fucifloroïdes. Ce quatrième segment potentialise le développement du segment 3 qui le précède et qui a donc une probabilité élevée d'exprimer dans son intégrité un ocelle Oa2 parfaitement réalisé (fig. 15).



Fig. 15.- Corrélation entre la présence d'un 4^{ème} segment et l'expression d'un ocelle Oa2 parfaitement réalisée chez *O. druentica*. (Photo. J.-P. Ring)

Il s'agit là d'un caractère maculaire qu'on rencontre chez certaines espèces transalpines du **Bassin méditerranéen occidental**

Une origine commune des espèces transalpines et des espèces provençales de la frange côtière n'est donc pas à exclure.

Un complément d'étude avec confrontation de nos taxons fuciflores du littoral provençal avec les espèces transalpines italiennes et croates constituerait le prolongement normal de cette étude et devra être envisagé avec la collaboration des spécialistes de ces taxons. Notons simplement à partir d'échantillons des taxons transalpins que j'ai pu réunir la très forte convergence avec nos espèces du littoral méditerranéen provençal (*O. montis-aviarii*, *O. linearis*, *O. vetula*) et *cisalpin* (*O. druentica*).

Taxons	Taux [Oa2]	Taxons	Taux [Oa2]	Taxons	Taux [Oa2]
<i>O. vetula</i>	79 %	<i>O. lorenae</i>	68 %	<i>O. fuciflora s. s.</i>	30 %
<i>O. linearis</i>	63 %	<i>O. linearis</i>	60 %	<i>O. elatior</i>	21 %
<i>O. montis aviarii</i>	72 %	<i>O. apennina</i>	67 %	<i>O. demangei</i>	42 %
<i>O. druentica</i>	71 %	<i>O. dinarica</i>	73 %	<i>O. scolopax</i>	13 %
Taxons du littoral méditerranéen provençal et cisalpin		<i>O. gracilis</i>	63 %	<i>O. picta</i>	29 %
		<i>O. apulica</i>	77 %	<i>O. quercophila</i>	37 %
		<i>O. serotina</i>	37 %	<i>O. souchei</i>	49 %
		<i>Ophrys des Abruzzes</i>	65 %	<i>O. montiliensis</i>	51 %
				<i>O demangei</i>	42 %
		Taxons italiens transalpins		Taxons rhodaniens, d'origine européen-centrale et hispano-languedocienne	

Tableau 3.- Affinité des taxons du littoral méditerranéen provençal et cisalpin avec les taxons italiens relativement au taux d'expression de l'ocelle Oa2.

2. Un bloc à faible taux d'expression de l'ocelle Oa2 occupe la partie basse du tableau.

- *O. fuciflora* subsp. *fuciflora* et *O. elatior* (Paulus 1996), ont une origine européenne-centrale.
- *O. scolopax* et *O. picta*, se situent sur un axe hispano-languedocien, *O. aegirtica* se situe sur cet axe, sans doute introgressé par *O. apifera*.
- *O. santonica*, présent à la fois en Charente-Maritime et dans le Bassin languedocien pourrait matérialiser l'axe méditerranéo-atlantique.
- *O. quercophila*, et *O. corbariensis*, sont plus typiquement liés au bassin languedocien avec possible extension géographique vers le couloir rhodanien, au moins pour *O. quercophila*. (P. Delforge 2017)

3. Un bloc intermédiaire entre les deux blocs précédents

O. fuciflora subsp. *souchei*, *O. fuciflora* subsp. *montiliensis*, *O. fuciflora* subsp. *demangei* et *O. gresivaudanica* appartiennent à ce bloc intermédiaire. Ces taxons pourraient, de par leur position géographique, matérialiser la zone de contact entre les deux complexes précédents, d'où la très grande complexité des situations rencontrées, résultat de cohabitations et d'introgressions multiples. *O. fuciflora* subsp. *demangei* en est l'exemple type.

Pour résumer, on peut affirmer qu'au-delà de son intérêt taxonomique et de sa performance dans l'approche de l'identification des espèces du complexe *fuciflora/scolopax*, l'outil de discrimination maculaire présente un double intérêt phylogénétique et biogéographique parfaitement matérialisés sur le diagramme de la figure 16 par un double gradient. C'est la conjonction des deux gradients par la confrontation des deux critères maculaires pris en compte : taux d'expression de l'ocelle axial Oa2 à

intérêt biogéographique et taux de disjonction entre éléments $s_2|$ et $s_1|$ à intérêt phylogénétique qui confère à l'outil de discrimination sa haute performance.

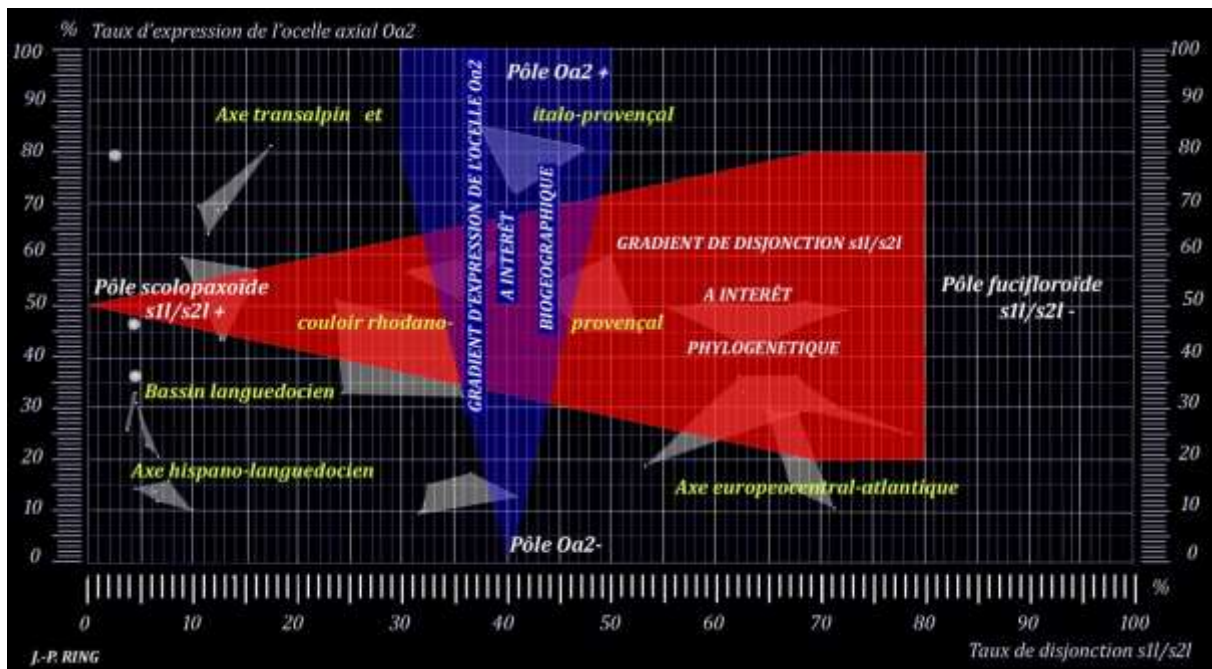


Fig. 16.- Double Intérêt biogéographique et phylogénétique du référentiel maculaire de discrimination.

L'indépendance des caractères maculaires pris en compte dans cette étude, soumis aux seuls facteurs génétiques, constitue une signature, d'identification et de certification de chaque taxon, gravée de façon indélébile dans la structure même de la macule. Cette libération de l'outil de discrimination de tous les autres critères constitue pour l'étude des *Fuciflorae* une nouvelle porte d'accès, largement ouverte à un large public de botanistes et d'orchidophiles.

Conclusion

L'outil de discrimination totalement inédit qui vous est proposé dans cet article, tout à la fois simple d'utilisation et d'une haute performance permet une approche des *Fuciflorae* par un biais qui contraste avec la méthode traditionnelle.

C'est intentionnellement que j'ai écarté de l'étude tous les autres critères non maculaires pour conserver à la méthode son originalité, mais il va de soi qu'une fois approchée au plus près avec l'outil de discrimination maculaire, l'identification d'une population devient beaucoup plus aisée et que l'étude devra se poursuivre en suivant une démarche intégratrice ciblée, indispensable à une diagnose pertinente.

Le référentiel de discrimination maculaire constitue donc un outil nouveau qui a sa place à côté des outils déjà existants. Il n'en est qu'au début de son élaboration et s'avère encore largement perfectible si la communauté orchidophile consent à se l'approprier en centralisant les données.

Remerciements

- Chaleureux remerciements à tous ceux qui ont contribué par leur engagement, leur ouverture d'esprit et leur dévouement à la réalisation de ce travail : membres du COB, auteurs d'échantillonnages photographiques, guides sur les stations. Que ceux que j'aurais pu oublier pardonnent mon étourderie.

Alborghetti Michel, Allard Michel, Baumann Stéphanie, Bennery Lorraine, Berthelot Philippe, Biron Liliane, Blanchard Jean-Christophe, Blais Pierre-Michel, Bonnechère Joffrey, Bréret Martine, Bridon Colette, Cérange Bernard, Charreau Jacques, Delforge Pierre, Dexpert Sébastien, Forbeau Claude, Drollinger Christian, Fouquet Paul, Gerbaud Olivier, Guérin Jean-Claude, Guesné Monique,

Guinberteau Jacques, Hirschy Olivier, Joseph Gérard, Judes Jean-Claude, Lamaurt Guy, Lamarque Marie-Joëlle, Letient Alain, Letient Maryse, Martin Roland, Mathé Jean-Michel, Mathé Henri, Nicole Michel, Noël Christian, Péraud Joseph, Potiron Jacques, Querré Jean-Claude, Renault Bernard, Reynaud Gérard, Ring Jean-Pierre, Rohmer Michel, Rolandez Serge, Scappaticci Gil, Vela Errol, Wilcox Yves.

- Remerciements à Maryse et Alain Letient pour les traductions en Anglais.

- Remerciements à Yves Henry pour son avis éclairé en matière de génétique moléculaire.

- Merci à Gil Scappaticci, Michel Rohmer, Olivier Hirschy... en tant que relecteurs et pour leurs critiques constructives.

Crédit photographique

Stéphanie Baumann, Liliane Biron, Jacques Charreau, Sébastien Dexpert, Monique Guesné, Jacques Guinberteau, Marie-Joëlle Lamarque, Jean-Michel Mathé, Jean-Pierre Ring.

Bibliographie et Webographie

Aubenas A. & Scappaticci G., 2012.- *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench subsp. *Montiliensis* Aubenas et Scappaticci subsp. Nova (Orchidaceae), Un nom nouveau pour l' « Ophrys tardif du Roubion » (plaine de Montélimar, Drôme) *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 81 : 177-184.

Bennery L. & Hirschy.O., 2013.- Que penser de l'Ophrys du Mont des Oiseaux présent dans le Var ? *L'Orchidophile* 197: 151-156.

Bennery L. & Hirschy.O., 2014.- Contribution à la connaissance des Orchidées de France : *Ophrys montis-aviarii* O. Hirschy et L. Bennery sp. nova, L'Ophrys du Mont des Oiseaux, une nouvelle espèce pour le Var. *L'Orchidophile* 203: 347-358.

Bournérias M. et al.- (Ouvrage collectif sous l'égide de la Société Française d'Orchidophilie), 1998.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 1^{ère} édition, Biotope, (Collection Parthénope) 415 p.

Bournérias M., Prat. D. & al.- (Ouvrage collectif de la Société Française d'Orchidophilie), 2005.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 2^{ème} édition, Biotope, Mèze, (Collection Parthénope) 504 p.

Claessens J. & Kleynen J., 2016.- *Orchidées d'Europe - Fleur et pollinisation*. Editions Biotope. 448 p.
Delforge P., 1996.- L'Ophrys du Gers, *Ophrys aegirtica*, Une espèce méconnue de la flore française. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9) : 191-217.

Delforge P. & Gévaudan A., 1998.- Nouvelles données sur la répartition d'*Ophrys aegirtica* (P. Delforge 1996) en France. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11) : 81-98.

Delforge P., Devillers P. & Devillers-Terschuren J., 2000.- *Ophrys linearis*, le nom correct au rang spécifique de l'*Ophrys* « *fuciflora* à longs pétales » du sud-est de la France. *Natural. belges* 81 (Orchid.13) : 145-156.

Delforge P., 2005.- *Guide des Orchidées d'Europe*. 3^{ème} édition Delachaux & Niestlé, Paris, 640 p.

Delforge P. & Viglione J., 2006.- L'Ophrys de la Durance, *Ophrys druentica* sp.nova. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19) : 113-140

Delforge P., 2017.- Remarques sur les caractères distinctifs et la répartition d'*Ophrys quercophila* M. Nicole et al. 2017. *Natural. Belges* 98 Hors-série (Orchid. 30) : 31-61.

Demange M., 2011.- Contribution à la connaissance du complexe d'*Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench en France et en Italie (1^{ère} partie). *L'Orchidophile* 188 : 5-17.

Demange M., 2011.- Contribution à la connaissance du complexe d'*Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench en France et en Italie (3^{ème} partie et fin). *L'Orchidophile* 191 : 289-299.

Dusak F. & Prat D., 2010.- *Atlas des Orchidées de France*. Biotope, Mèze (Collection Parthénope) ; Museum d'histoire naturelle, Paris, 400 p.

Jacquet P., 1995.- Une répartition des Orchidées indigènes de France. *L'Orchidophile* numéro hors-série. 3^{ème} édition 100 p.

Kranjcev R. & Delforge P., 2004.- L'Ophrys du Dinara, *Ophrys dinarica*, une espèce croate méconnue. *Natural. Belges* 87 (Orchid. 19): 113-140.

Martin R. & Véla E., 2012.- *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench subsp. *souchei* R. Martin et E. Vela subsp. Nova, un nom pour l'Ophrys « *fuciflora* tardif du Vaucluse » *L'Orchidophile* 192 : 29-38.

Orchidées Nature., 2016.- Web. 5.-

http://www.elisajeanluc.fr/orchidees_nature/ophrys/ophrys_fuciflora.htm

Paulus H. F., (1996).- Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* Teschner 1987 und *Ophrys elatior* Gumprecht ex H. F. Paulus spec.nov. (Orchidaceae). - *Ber.Arbeitskr.Heim.Orchid.* 13 : 4-13.

Ring J.-P., 2002.- Et si *Ophrys* rimait avec homéosis. *Bulletin 2002 SFO-PCV* 45-69.

Ring J.-P., 2007.- Macules et spectre maculaire. *Bulletin 2007 SFO-PCV* 25-58

Ring J.-P., 2010.- Le spectre maculaire, une autre approche de la taxonomie des *Ophrys*. *L'Orchidophile.*, 187: 245-258.

Ring J.-P., 2006.- web.1.- <http://www.orchidee-poitou-charentes.org/spip.php?rubrique113>

Ring J.-P., 2017.- web. 2.- http://www.orchidee-poitou-charentes.org/IMG/pdf/pdf_34_article_macule_et_spectre_maculaire_.pdf

Ring J.-P., 2017.- web. 3.- http://www.orchidee-poitou-charentes.org/IMG/pdf/pdf_35_article_maculepop_de_reference_.pdf

Ring J.-P., 2006.- web. 4.- <http://www.orchidee-poitou-charentes.org/spip.php?article1000>

Scappaticci G. & Gévaudan A., 1993. Un *Ophrys* tardif dans le département du Rhône. *L'Orchidophile* 108 : 158-162

Scappaticci G., 2008.- L'*Ophrys* tardif du Roubion, un taxon original, en plaine de Montélimar (Drôme). *L'Orchidophile* 175: 263-276.

Scappaticci G., 2015.- *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench subsp. *demangei* G. Scappaticci, subsp. nova, un nom pour l'*Ophrys* à petites fleurs de la mouvance d'*Ophrys fuciflora* en moyenne vallée du Rhône et Haute-Provence. *Bull. Soc. fra. Orc. Rhône-Alpes* 32 : 86-91.

Souche R., 2004.- Les Orchidées sauvages de France. *Les créations du Pélican, Paris et Montpellier.* 340 p.

* Ring Jean-Pierre
1333 Route des Bruères
86 550 Mignaloux-Beauvoir
Email : cjp.ring@free.fr

** <http://www.orchidee-poitou-charentes.org/spip.php?article3007>

*** Cette étude s'inscrit dans le cadre d'un COB (Contrat d'Objectif) passé en 2014 entre la Région Poitou-Charentes et la SFO-PCV moyennant subvention.

Un premier volet du COB a permis de clarifier la position taxonomique des *Ophrys* araniformes à floraison précoce de la façade atlantique avec création de deux nouveaux taxons : *O. suboccidentalis* (Ring, Querré & Wilcox et sa sous espèce *O. suboccidentalis* subsp. *oloniae* (Ring, Wilcox et Querré). *L'Orchidophile* n°214 p.301 à 321 et n°215 p.379 à 396.

Cet article concerne le deuxième volet visant à donner un statut taxonomique aux populations fucifloroïdes à floraison tardive des falaises fossiles de l'Estuaire de la Gironde. Il présente l'outil de discrimination dont nous nous sommes dotés pour résoudre l'épineux problème de la position taxonomique des énigmatiques populations fucifloroïdes de l'Estuaire.

ANNEXE

A	B1	B2	C	D	E1	E2	F
<i>O. fuciflora</i> subsp. <i>fuciflora</i>	53 %	19 %	90	09 05 2018	Bollenberg	68 Haut-Rhin	H. Mathé
	62 %	37 %	90	15 05 2018	Bollenberg	68 Haut-Rhin	H. Mathé
	63 %	33 %	51	12 05 2014	Bollenberg	68 Haut-Rhin	H. Mathé
	69 %	30 %	186	11 05 2018	Marckolsheim	68 Haut-Rhin	M. Rohmer
	68 %	36 %	261	24 05 2018	Marckolsheim	68 Haut-Rhin	M. Rohmer
	79 %	25 %	164	02 06 2018	Troussey	55 Meuse	M. Guesne
	71 %	30 %	161	01 06 2018	(cumul 5 stations)	27 Eure	J. Bonnefoy
<i>O. fuciflora</i> subsp. <i>elatior</i>	65 %	30 %	77	2017	Village-Neuf	68 Haut-Rhin	c. Drollinger
	67 %	14 %	70	26 06 2018	Village-Neuf	68 Haut-Rhin	J.-P. Ring
	67 %	21 %	92	03 07 2018	Village-Neuf	68 Haut-Rhin	C. Drollinger
	68 %	29 %	124	03 07 2018	Steinenstadt	Allemagne	H. Mathe
	71 %	10 %	133	03 07 2018	Taubergeriessen	Allemagne	M. Rohmer
<i>O. fuciflora</i>	70 %	48 %	168	2015	Cheval-Blanc	84 Vaucluse	R. Martin
	72 %	49 %	69	2015	Cairanne	84 Vaucluse	R. Martin
	59 %	51 %	170	2015	Mirabeau	84 Vaucluse	R. Martin

subsp. <i>souchei</i>	66 %	50 %	158	2015	Sérignan du Comtat (1)	84 Vaucluse	R. Martin
	64 %	42 %	55	05 06 2018	Sérignan du Comtat (2)	84 Vaucluse	M. Rohmer
	69 %	52 %	258	2015	Ste Cécile les Vignes	84 Vaucluse	R. Martin
	56 %	49 %	77	2015	Mormoiron	84 Vaucluse	R. Martin
<i>O. fuciflora</i> subsp. <i>demangei</i>	24 %	34 %	74	21 05 2018	Les Chièzes	26 Drôme	J.-P. Ring
	34 %	47 %	150	22 05 2018	Combe de St Genis	26 Drôme	J.-P. Ring
	23 %	51 %	231	27 05 2018	Crupies	26 Drôme	J.-P. Ring
	29 %	39 %	31	24 05 2018	Beauregard-Baret	26 Drôme	J.-P. Ring
	36 %	32 %	88	25 05 2018	Combovin	26 Drôme	J.-P. Ring
	33 %	47 %	114	25 05 2018	Barbières	26 Drôme	J.-P. Ring
<i>O. montis aviarii</i>	41 %	72 %	137	21 05 2013	Mont des Oiseaux	83 Var	Lorraine Bennery
	47 %	81 %	16	2017	Mont des Oiseaux	83 Var	P.-M Blais
	36 %	87 %	33	22 05 2018	Hyères	83 Var	O. Hirschy
<i>O. fuciflora</i> subsp. <i>montiliensis</i>	48 %	45 %	71	13 06 2018	Beaumont-Montreux	26 Drôme	Gil Scappaticci
	45 %	54 %	203	06 06 2018	St Gervais sur Roubion	26 Drôme	M. Rohmer
	54 %	47 %	61	2017	Cumul	26 Drôme	G. Scappaticci
	50 %	60 %	30	10 06 2018	Taulignan	26 Drôme	G. Scappaticci
	44 %	50 %	54	11 06 2018	Taulignan - Cimetière	26 Drôme	S. Rolandez
<i>O. linearis</i>	36 %	51 %	47	2013	Cumul 4 stations	13 Bouches du R.	R. Martin
	40 %	61 %	62	-	Cumul	13 Bouches du R.	M. Rohmer
	30 %	56 %	69	16 04 2014	Martigues	13 Bouches du R.	Lorraine Bennery
<i>O. vetula</i>	03 %	79 %	83	-	Cumul web	-	web
<i>O. druentica</i>	11 %	70 %	103	17 05 2018	Puy-Sanières	05 Hautes - Alpes	J.-P. Ring
	11 %	64 %	167	18 05 2018	Upaix	05 Hautes - Alpes	J.-P. Ring
	12 %	69 %	99	2017	Puy-Sanières	05 Hautes - Alpes	J. Guinberteau
	13 %	69 %	23	2017	Upaix	05 Hautes - Alpes	J. Guinberteau
	18 %	82 %	245	2015	Cumul 7 stations	26 Drôme	R. Martin
	11 %	67 %	61	11 05 2018	Châteauneuf Val St Donat	04 Alpes de H. Pr.	L. Bennery
<i>O. gresivaudanica</i>	13 %	44 %	71	03 06 2018	Combe du Loup	38 Isère	O. Gerbaud
	16 %	57 %	262	-	Cumul	38 Isère	S. Rolandez & al.
	9 %	59 %	177	-	Cumul web bbactif	-	ophrys.bbactif.com
<i>O. aegirtica</i>	37 %	17 %	103	11 06 2016	Ordan Laroque	32 Gers	M.-J. Lamarque
	32 %	12 %	68	10 06 2017	Ordan-Laroque	32 Gers	M.-J. Lamarque
	32 %	15 %	226	2016 / 2017	Cumul 3 stations	32 Gers	M.-J. Lamarque
	41 %	13 %	53	2016 / 2017	Haulies / Lamaquère	32 Gers	M.-J. Lamarque
	31 %	10 %	152	2008	Traversères	32 Gers	S. Baumann
	30 %	26 %	40	2016	Mirepoix	09 Ariège	M. Alborghetti
	16 %	30 %	111	Mi-juin 2018	Saint Gauderic	11 Aude	M. Alborghetti
	28 %	27 %	74	Mi-juin 2018	Hounoux	11 Aude	M. Alborghetti
<i>O. corbariensis</i>	04 %	47 %	32	2017	Col du Feuilla	11 Aude	J. Charreau
<i>O. quercophila</i>	04 %	37 %	87	18 06 2018	Cumul	34 Hérault	M. Nicole
<i>O. scolopax</i>	04 %	14 %	110	13 06 2017	Cumul	16 Charente	J.-M. Mathé
	08 %	15 %	116	12 05 2018	Cumul	16 Charente	J.-M. Mathé
	10 %	10 %	129	02 05 2018	Jugazan	33 Gironde	J.-C. Blanchard
	06 %	14 %	49	2015	Cressé	17 Charente-Mme	J. Péraud
	06 %	13 %	126	12 05 2008	Traverseres	32 Gers	S. Baumann
<i>O. santonica</i>	06 %	23 %	35	09 07 2008	St Rome de Berlières	12 Aveyron	J. Charreau
	05 %	31 %	42	2018	La Cabane	16 Charente	J.-M. Mathé
	07 %	21 %	29	2018	La Villedieu / St Loup	17 Charente Mme	J.-M. Mathé
<i>O. picta</i>	04 %	25 %	54	Mi-juin 2018	Mirepoix	09 Ariège	M. Alborghetti
	04 %	33 %	48	Mi-juin 2018	Saint Gauderic	11 Aude	M. Alborghetti

Tableau 4.- Liste des taxons et des populations pris en compte dans l'étude.

A : Espèce présumée.

B1 : Taux de disjonction s_1/s_2 . B2 : Taux d'expression de l'ocelle Oa2

C : Taille de l'échantillon (nombre de fleurs exploitables).

D : Date de l'échantillonnage.

E1 : Nom de la station. E2 : Département.

F : Nom de l'auteur.

TITRE DES ILLUSTRATIONS

Fig. 1.- Modèle de structure maculaire dont il est possible de faire dériver la structure de la macule de n'importe quel taxon de la section des *Fuciflorae*.

s_{1a} , s_{2a} , s_{3a} : éléments collatéraux des segments S_{1a} , S_{2a} , S_{3a} de la macule axiale.

s_{1l} , s_{2l} , s_{3l} : éléments latéraux des segments S_{1l} , S_{2l} , S_{3l} de la macule latérale.

Fig. 2.- Variations autour du segment S_3 de la macule axiale en rapport avec la réalisation, ou non réalisation, de l'ocelle axial distal Oa2.

- Combinaison 1 : l'ocelle axial Oa2 est parfaitement réalisé.

- Combinaison 2 : l'ocelle Oa2 est imparfaitement réalisé par rupture du pont transverse entre les éléments s_3 axiaux collatéraux.
- Combinaison 3 : l'ocelle Oa2 est imparfaitement réalisé par disjonction entre les segments consécutifs S2 axial et S3 axial.
- Combinaison 4 : l'ocelle Oa2 n'est pas réalisé par conjonction des combinaisons 2 et 3.
- Combinaison 5 : l'ocelle Oa2 n'est pas réalisé par absence du segment 3.

Fig. 3.- Reconnaissance de l'expression de l'ocelle axial distal Oa2 ou de son absence.

Fig. 4.- Exemples de jonction et de disjonction entre les éléments s_1/l et s_2/l de la macule latérale.

Fig. 5.- Principales images de disjonction entre les éléments s_1/l et s_2/l de la macule latérale.

fig. 5a.- Le segment s_2/l parfaitement disjoint de s_1/l reste dans le prolongement de s_1/l . La disjonction (J-) est marquée par une simple coupure transversale de la macule latérale.

fig. 5b.- Le segment s_2/l coupé de s_1/l peut subir dans son développement une attraction par l'élément s_1/a de la macule axiale. Un bras oblique s'établit ainsi entre s_2/l et s_1/a .

fig. 5c.- La jonction entre s_2/l et s_1/a peut devenir totale. Un pont oblique s'établit alors entre les deux segments avec formation d'un ocelle secondaire très caractéristique (*fig. 5c1*). Mais cet ocelle peut aussi ne pas apparaître (*fig. 5c2*) en fonction de l'espace entre le pont direct $s_2/l/s_2/a$ et le pont oblique $s_2/l/s_1/a$.

fig. 5d.- Le segment s_2/l peut être absent, entraînant ipso facto l'interruption brutale, et donc la discontinuité de la macule latérale, au-delà du segment s_1/l latéral. Ce type de figure doit être comptabilisé avec les images de disjonction pour le calcul du taux de disjonction.

Fig. 6.- Caractéristiques des macules axiales et latérales prises en compte pour l'élaboration de l'outil de discrimination chez *Ophrys fuciflora* subsp. *fuciflora* (photos recadrées de Monique Guesné et Michel Rohmer).

J+ : Continuité $s_2/l/s_1/l$

Oa2+ : Expression parfaite de l'ocelle axial Oa2

J- : Disjonction $s_2/l/s_1/l$

Oa2- : Absence ou expression incomplète de l'ocelle Oa2

Fig. 7.- Position de la station d'*O. fuciflora* subsp. *fuciflora* du Bollenberg sur le diagramme de discrimination maculaire.

Fig. 8.- Position sur le diagramme de discrimination, des points-cibles des populations d'*O. fuciflora* subsp. *fuciflora* du quart nord-est de la France et de l'Eure. (Voir annexe)

Fig. 9.- Position sur le diagramme de discrimination, des points-cibles des populations d'*O. fuciflora* subsp. *souchei*, en comparaison avec *O. fuciflora* subsp. *fuciflora*.

Fig. 10.- Diagramme de discrimination entre taxons de *Fuciflorae* basé sur la combinaison entre taux de disjonction $s_1/l/s_2/l$ et taux d'expression de l'ocelle axial Oa2. Les 66 points correspondent aux 66 échantillons pris en compte pour l'étude, relativement aux 16 taxons de *Fuciflorae* étudiés.

Fig. 11.- Référentiel de discrimination entre *Fuciflorae* établi pour les 16 taxons pris en compte dans cette étude.

Fig. 12.- Découpage du référentiel de discrimination maculaire en fonction du taux de disjonction des éléments $s_1/l/s_2/l$ de la macule latérale.

Fig. 13.- Caractéristiques de l'enroulement du labelle chez *O. druentica* en comparaison avec celui d'une espèce du complexe fucifloroïde restreint. (*O. fuciflora* subsp. *fuciflora*).

Fig. 14.- Zonation du diagramme référentiel, fondée sur le taux d'expression de l'ocelle axial distal Oa2.

Fig. 15.- Corrélation entre la présence d'un 4^{ème} segment et l'expression d'un ocelle Oa2 parfaitement réalisée chez *O. druentica*. (Photo. J.-P. Ring)

Fig. 16.- Double Intérêt biogéographique et phylogénétique du référentiel maculaire de discrimination.

TITRE DES TABLEAUX

Tableau 1.- Modèle de fiche de relevés pour identification des populations de *Fuciflorae*.

J+ = Jonction entre segments s_1/l et s_2/l

Oa2+ = Réalisation de l'ocelle axial distal Oa2

J- = Disjonction entre s_1/l et s_2/l

Oa2- = Non réalisation de l'ocelle axial distal Oa2.

Tableau 2.- Exemple de fiche de relevés remplie à partir d'un échantillonnage photographique de 90 fleurs exploitables, qui m'a été adressé en mai 2018 par H. Mathé, pour une station à *O. fuciflora* subsp. *fuciflora* sur le coteau du Bollenberg (68) en Alsace.

Tableau 3.- Affinité des taxons du littoral méditerranéen provençal et cisalpin avec les taxons italiens relativement au taux d'expression de l'ocelle Oa2.

Tableau 4.- Liste des taxons et des populations pris en compte dans l'étude.

A : Espèce présumée.

B1 : Taux de disjonction $s_1/l/s_2/l$. B2 : Taux d'expression de l'ocelle Oa2

C : Taille de l'échantillon (*nombre de fleurs exploitables*).

D : Date de l'échantillonnage.

E1 : Nom de la station. E2 : Département.

F : Nom de l'auteur.