

Etude des populations araniformes à floraison précoce de la façade atlantique.*

Commission COB (Contrat d'Objectifs) SFO - PCV
Coordonnateur : Jean-Pierre Ring**

Philippe Berthelot, Liliane Biron, Martine Bréret, Colette Bulot, Jacques Charreau, Sébastien Dexpert, Paul Fouquet, Jean-Claude Guérin, Alain Letient, Jean-Michel Mathé, Jacques Potiron, Jean-Claude Querré, Bernard Renaud, Jean-Pierre Ring & Yves Wilcox.

Cet article est l'émanation d'un travail collectif, synthèse de trois années de recherche intégrant les observations de terrain des plantes *in situ* et de leurs pollinisateurs, les données biométriques sur les appareils végétatifs et floraux ainsi que les données de la génétique moléculaire.

Il a été réalisé dans le cadre d'un Contrat d'Objectifs (COB) passé entre la SFO-PCV et le Conseil Régional de Poitou-Charentes. Sa présentation en parallèle avec l'intégralité de l'étude sur le site WEB*** de la SFO-PCV y fait référence en renvoyant aux 28 documents PDF que nous ne saurions trop recommander de consulter pour une bonne lecture de l'article.

Ring J.-P. et al., 2017.- Study of early flowering araniformis populations of the Atlantic coast.
L'Orchidophile xxx: xxx-xxx

Résumé.- La présence de populations araniformes à floraison précoce en Poitou-Charentes et en Vendée a de tout temps posé problème surtout en raison de leur phénologie hyper-précoce rendant difficile leur assimilation à *Ophrys aranifera*, espèce avec laquelle ces populations ont été longtemps confondues. L'étude comparative avec des populations de référence judicieusement choisies ainsi qu'une approche intégratrice entre données biométriques, biologiques, phylogénétiques et de la génétique moléculaire a permis un regroupement de toutes ces populations énigmatiques dans un cadre explicatif unitaire.

Mots clés.- Ophrys précoces ; phénologie ; façade atlantique ; arc méditerranéo-atlantique ; continuum ; complexe ; hybridation ; introgression ; Ophrys des Olonnes ; Ophrys de Saint-Loup ; *Ophrys suboccidentalis* ; *Ophrys suboccidentalis* subsp. *olonae*.

Abstract.- The presence of early flowering araniformis populations in Poitou-Charentes and Vendée has always been problematic mainly because of their hyper-early phenology making it difficult to assimilate them with *Ophrys aranifera*, a species with which these populations have long been confused. The comparative study with on the one hand judiciously chosen reference populations and on the other hand an integrative approach between biometric, biological, phylogenetic and molecular genetic data has allowed a grouping of all these enigmatic populations in a unitary expositive framework.

Keywords.- Early ophrys ; phenology ; Atlantic coastline ; mediterranean-atlantic arc ; continuum ; complex ; hybridation ; introgression ; Olonnes Ophrys ; Saint-Loup Ophrys ; *Ophrys suboccidentalis* ; *Ophrys suboccidentalis* subsp. *olonae*

INTRODUCTION (par J.-M. Mathé).

Au cours des dernières décennies, l'attention de plusieurs botanistes s'est portée sur certaines populations d'Ophrys d'identification délicate appartenant au groupe « *aranifera* », et rencontrées tout le long du littoral atlantique, entre Gironde et Sud-Bretagne.

Dans les années 1970, Pierre Champagne (comm. pers.) à Oléron, et Raymond Corbineau (comm. pers.) sur la côte du Morbihan, repèrent des populations d'Ophrys proches d'*Ophrys aranifera*, mais de floraison plus précoce et présentant des caractéristiques florales originales : labelle sombre, périanthe souvent vivement coloré, aux pétales plus larges que le type. A la même époque, les orchidophiles locaux de la SFO-PCV remarquent la présence d'Ophrys semblables le long du littoral de Charente-Maritime, des falaises de Mortagne-sur-Gironde à l'île de Ré, en passant par les coteaux de Haute-Saintonge. Diverses publications font état de ces populations. Par exemple, M. Bournerias

(1988) évoque à l'Île Madame la présence d'un *Ophrys sphegodes* « qui existe ici sous une forme (génétique ?) très particulière, ses fleurs rappelant celles de certains *Ophrys* italiens ».

Par défaut, ces populations sont cartographiées sous l'appellation d' « *Ophrys aranifera* » ou d' « *O. sphegodes* » dans les deux premières éditions de « Une répartition des Orchidées sauvages de France » de Pierre Jacquet (1983 et 1988), jusqu'à ce qu'en 1994, Pierre Delforge ne remette sur le devant de la scène *Ophrys passionis*, décrit de Catalogne en 1931 par Sennen. L'*Ophrys* de la Passion y est présenté comme une espèce de répartition supra-méditerranéenne présente dans le nord de l'Espagne, le sud et l'ouest de la France, « jusqu'au Morbihan ».

La SFO fait sienne cette interprétation et les populations précédemment évoquées sont répertoriées comme *O. passionis* dans le premier ouvrage régional de la SFO-PCV (Guérin et al. 1994), ainsi que dans la première version de l'OFBL (Bournérias, 1998).

Au printemps 2000, Olivier Marchand (Bull. SFO-PCV 2002) observe, sur un coteau proche de Segonzac (16), quelques *Ophrys* qu'il identifie en tant qu'*Ophrys arachnitiformis* par leur floraison précoce (avant les *O. araneola* de la même station) et leur périanthe rosé. Cette mention est intégrée à la seconde édition de l'OFBL (Bournérias & Prat, Biotope, 2005) et à l'Atlas des Orchidées de France de la SFO (Dusak & Prat, Biotope, 2010).



A partir du printemps 2002, Yves Wilcox s'intéresse à une importante population d'*Ophrys* très précoces qui colonisent une dune littorale au nord Des Sables d'Olonne. D'année en année, leur originalité se confirme, tant sur le plan phénologique qu'écologique et morphologique. La présence d'un pourcentage significatif d'individus à périanthe coloré (sépalés roses ou blancs, pétales rouges) à macule typiquement arachnitiforme, ainsi que la précocité extrême de la floraison sous cette latitude amènent à considérer cet *Ophrys* des Olonnes comme *Ophrys arachnitiformis*.

Fig. 1.- *Ophrys* « des Olonnes » Les Sables d'Olonne (85). 10 avril 2005 (Photo Y. Wilcox).

En conséquence, *Ophrys arachnitiformis* fait l'objet d'une fiche dans la deuxième édition des « Orchidées de Poitou-Charentes et de Vendée » (Guérin & al. 2007), avec deux localisations : Olonne-sur-Mer (85) et Segonzac (16).



Début mars 2008, Claudie et Jean-Claude Querré découvrent une nouvelle population d'*Ophrys* précoces sur une pelouse mésophile bien exposée surplombant la vallée de la Trézence, sur la commune de Saint-Loup, à une trentaine de km des côtes de Charente-Maritime. Cet *Ophrys* n'est pas sans rappeler l'*Ophrys* des Olonnes sur bien des points: Floraison en février/mars, grandes fleurs, périanthe souvent coloré en blanc ou rose, marge jaune du labelle, champ basal hétérochrome par rapport à la surface labellaire, cavité stigmatique surbaissée. Mais la macule plus proche de celle d'*Ophrys aranifera* donne à la population un aspect nettement plus araniforme.

Fig. 2.- *Ophrys* « de Saint-Loup » Saint-Loup (17) 19 mars 2016 (Photo S. Dexpert).

Dans le même temps, plusieurs observateurs (J. Dauge & J.-J. Guillaumin 2012), (S. Bonifait comm. pers.) signalent, en divers points du littoral charentais, la présence sporadique d'*Ophrys* araniformes atypiques qui évoquent par l'un ou l'autre de leurs caractères, *Ophrys occidentalis* (= *O. marzuola*). Il s'avère donc que des *Ophrys* de type « *aranifera* » et de floraison précoce se rencontrent assez

régulièrement tout le long de l'arc atlantique, depuis les rives de l'estuaire de la Gironde jusqu'à la pointe de la Bretagne. Il ne s'agit pas, sauf exception, d'individus isolés ou de petits groupes, mais de véritables populations prospérant dans des stations comptant parfois plus de 1000 individus !

Ces stations se situent dans la bande littorale, jusqu'à une trentaine de kilomètres dans l'intérieur des terres, mais le plus souvent à proximité immédiate des côtes, que ce soit sur les pelouses méso-xérophiles surmontant les falaises vives (ou mortes, comme dans la partie sud-est de l'Estuaire de la Gironde) ou sur les dunes grises couvrant les cordons sableux.

Les populations concernées connaissent un environnement original, du fait de leur proximité avec l'océan (stations soumises aux vents et aux embruns) et des conditions climatiques particulières : régime général atlantique avec des hivers peu rigoureux, une pluviométrie assez importante, une douceur du climat accentuée, sur les côtes charentaises et vendéennes, par une nette influence de type méditerranéen, caractérisée par un fort ensoleillement et une relative sécheresse estivale.



Ces stations se situent dans la bande littorale, jusqu'à une trentaine de kilomètres dans l'intérieur des terres, mais le plus souvent à proximité immédiate des côtes, que ce soit sur les pelouses méso-xérophiles surmontant les falaises vives (ou mortes, comme dans la partie sud-est de l'Estuaire de la Gironde) ou sur les dunes grises couvrant les cordons sableux. Les populations concernées connaissent un environnement original, du fait de leur proximité avec l'océan (stations soumises aux vents et aux embruns) et des conditions climatiques particulières : régime général atlantique avec des hivers peu rigoureux, une pluviométrie assez importante, une douceur du climat accentuée, sur les côtes charentaises et vendéennes, par une nette influence de type méditerranéen, caractérisée par un fort ensoleillement et une relative sécheresse estivale.

16 Charente 17 Charente-Mme 79 Deux-Sèvres 85 Vendée 86 Vienne. (Départements couverts par la SFO-PCV)

Fig. 3.- Situation des stations remarquables des Ophrys araniformes précoces sur l'arc atlantique.

Le phénomène, connu de longue date par les botanistes, permet à un long cortège de plantes méditerranéennes de remonter par le couloir de la Garonne jusqu'aux côtes sud de la Bretagne, la répartition du Chêne vert l'illustrant au mieux.

A partir de 2014, un contrat passé avec la Région Poitou-Charentes permet à la SFO-PCV de mener une étude scientifique rigoureuse de ces populations précoces. Des recherches systématiques le long du littoral Centre-Atlantique permettent alors de découvrir de nouvelles populations similaires à celles des Olonnes et/ou de Saint-Loup, notamment à Noirmoutier, sur indications de P. Berthelot. Enfin, des informations et documents photographiques transmis par G. Brateau permettent, au printemps 2016, d'inclure dans l'étude certaines populations du littoral breton, notamment de la presqu'île de Crozon.

APPROCHE INTEGRATRICE DE L'ETUDE DES POPULATIONS ARANIFORMES A FLORAISON PRECOCE (par Jean-Pierre Ring).

Un protocole expérimental solide a été établi dès l'automne 2013.

Ont été retenues comme populations énigmatiques soumises à l'étude, en toute priorité, celles de l'Ophrys des Olonnes et de l'Ophrys de Saint-Loup.

Se sont imposées comme populations de référence : *Ophrys aranifera* tout naturellement au vu de la confusion longtemps entretenue avec cette espèce, *Ophrys araneola* en raison de sa forte présence en Poitou-Charentes et de la suspicion d'une proximité avec l'Ophrys de Saint-Loup, *Ophrys passionis* (Sennen) du fait de son omniprésence tout le long de la façade atlantique et de signes d'introgression de l'Ophrys des Olonnes par cette espèce, enfin des espèces arachnitiformes du complexe *Ophrys exaltata* échantillonnées dans le Tarn-et-Garonne, le Gers et la Haute-Garonne, en raison de polémiques récurrentes sur la présence d'*Ophrys occidentalis* en Poitou-Charentes et du rattachement antérieur de l'Ophrys des Olonnes à *Ophrys arachnitiformis*.

Malgré les éclaircissements apportés sur ces populations arachnitiformes ces dernières années leur approche reste compliquée, d'une part en raison de l'utilisation d'une nomenclature confuse, ensuite

de par la difficulté à séparer les populations en recouvrement spatial et temporel, sujettes par ailleurs à d'innombrables introgressions.

Pour des raisons de simplification et de clarification pour le lecteur, nous appellerons dans cet article - *O. arachnitiformis* le type méditerranéen à périanthe coloré *O. exaltata* subsp. *arachnitiformis* (Gren. & Philippe) Del Prete, 1984 en synonymie avec *O. arachnitiformis* (Gren. & M. Philippe)

- *O. occidentalis* le type à périanthe vert *Ophrys exaltata* subsp. *marzuola* (Geniez, Melki & R. Soca, 2002) en synonymie avec *O. marzuola*, (= *Ophrys occidentalis* (Scappaticci) Scappaticci & M. Demange.)

Une liste de 13 critères a été retenue pour permettre un maximum de recoupements.

- D'une part, des critères simples comme l'angle gynostème/labelle, la hauteur des gibbosités, l'étude de la macule et du spectre maculaire.

- D'autre part, des critères combinés entre mesures afin de minimiser l'impact d'éventuels effets extrinsèques liés au milieu ou intrinsèques, d'ordre génétique.

- Enfin des critères relatifs à la couleur comme le caractère concolore ou hétérochrome entre champ basal et surface labellaire, la coloration des pseudo-yeux, du dos du labelle, du périanthe.....

D'entrée d'étude, des difficultés majeures sont apparues en raison de l'extrême variabilité rencontrée sur nos populations d'*Ophrys passionis*, qui, de populations de référence sont passées au statut de populations énigmatiques.

1. Résolution du problème de l'hétérogénéité des populations d'*Ophrys passionis*.

L'étude de pas moins de 20 populations a été nécessaire sur deux années consécutives pour clarifier la situation. Ci-dessous (Fig. 4) à titre d'exemple les valeurs de la plus grande largeur des pétales latéraux rapportées à leur longueur.

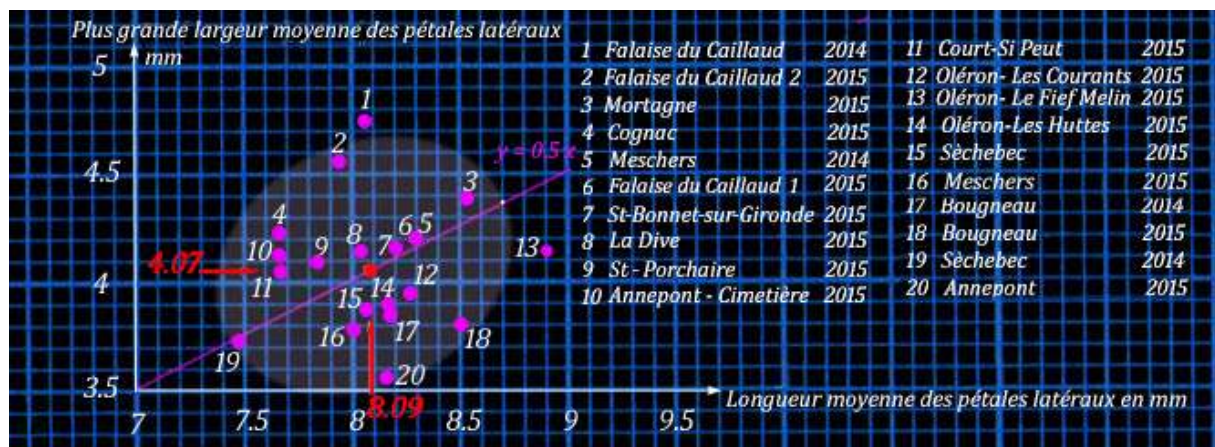


Fig. 4.- Rapport de la largeur sur la longueur des pétales latéraux chez *O. passionis*.

Malgré l'extrême disparité des mesures et des rapports calculés, on voit que toutes s'inscrivent dans une enveloppe ellipsoïdale avec une concentration autour d'un point central, barycentre de la répartition, et dont le rapport largeur moyenne/longueur moyenne est de $4.07\text{mm} : 8.09\text{mm} \approx 0.50$. C'est-à-dire que chez *Ophrys passionis*, la largeur des pétales fait en moyenne sensiblement la moitié de leur longueur, ce qui confirme la tendance générale chez cette espèce à avoir une grande largeur des pétales par rapport à leur longueur.

L'étude a montré par ailleurs que les points situés en marge de la répartition, loin du barycentre correspondaient à des populations introgressées, soit par *O. araneola*, parfois par *O. aranifera*.

L'extension de l'étude des pétales latéraux aux autres populations concernées aboutit au graphe de la figure 5.

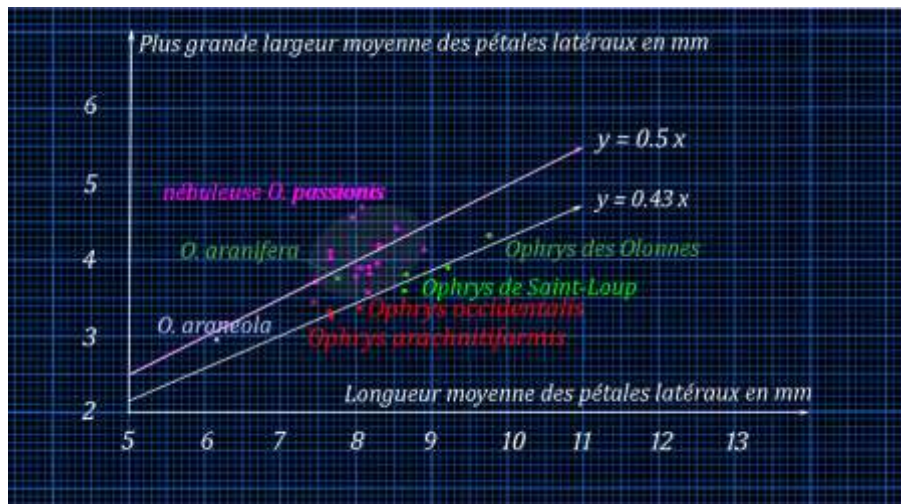


Fig. 5.- Rapport de la largeur sur la longueur des pétales latéraux chez les espèces de cette étude.

Des observations très intéressantes peuvent être tirées de ce graphe.

- L'*Ophrys passionis* constitue selon le critère des pétales latéraux une entité taxonomique parfaitement distincte des autres espèces. Seul l'*O. aranifera* vient s'immiscer dans le nuage de points de la nébuleuse *O. passionis*. Impossibilité donc de discriminer *O. aranifera* par rapport à *O. passionis* sur le critère des pétales latéraux.
- L'Ophrys des Olonnes, l'Ophrys de Saint-Loup et les populations du complexe *Ophrys exaltata* se positionnent toutes le long d'un axe d'équation $y = 0.43x$ et présentent donc toutes le même rapport 0.43, entre longueur et largeur moyennes des pétales, la longueur prenant le pas sur la largeur. Des perspectives très intéressantes se profilent ainsi.
- L'Ophrys des Olonnes et l'Ophrys de Saint-Loup ont en commun une grande longueur des pétales ainsi qu'un même rapport entre longueur et largeur. Un lien de parenté entre ces deux types de populations devient envisageable.
- Simple coïncidence ou présage ? Malgré les différences très nettes de taille des pétales, le partage d'un même rapport laisse entrevoir la possibilité d'un lien de parenté entre nos Ophrys précoces et les Ophrys du groupe *O. exaltata*. Trois années ont été nécessaires pour arriver au bout de l'énigme, émaillées de nombreux errements.

2. Progression par paliers dans la résolution de la problématique.

Premier palier : Recherche d'une solution dans le cadre local.

La première année (2014) a permis de débroussailler le terrain par un énorme travail de fond portant sur l'ensemble des critères choisis pour l'étude. Impossible de faire ici une présentation exhaustive de ce travail. Tout est consigné sur notre site web*** qui donne l'intégralité des tableaux de saisie des données, leur traitement et leur interprétation.

D'entrée d'étude, des conclusions aussi inattendues qu'insoupçonnées se sont imposées.

- **Les populations rangées primitivement sous *Ophrys arachnitiformis* doivent en être détachées.** Aucune des populations énigmatiques, à floraison précoce et en particulier l'Ophrys des Olonnes ne peut être assimilée à ce taxon. Il suffit pour s'en convaincre de faire appel à la mesure de l'angle gynostème/labelle.

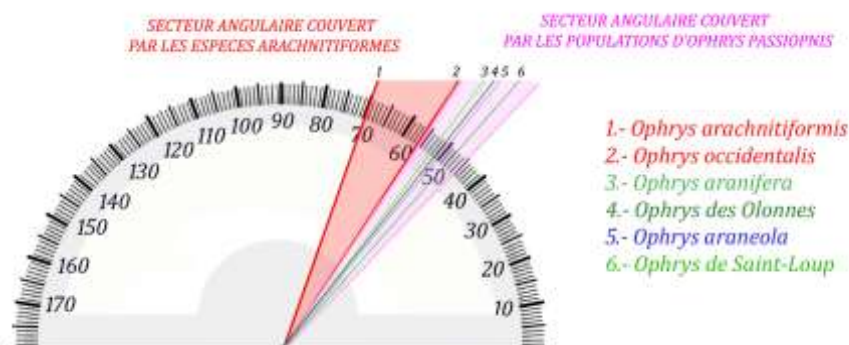


Fig. 6.- Comparaison de l'angle gynostème/labelle moyen entre populations précoces et de référence.

Aucune des populations à floraison précoce, ni l'Ophrys des Olonnes, ni l'Ophrys de Saint-Loup ne présentent un angle gynostème/labelle moyen suffisamment ouvert pour pouvoir être rangées sous *Ophrys arachnitiformis*.

De même il n'y a pas en Poitou-Charentes de population à floraison précoce pouvant être rattachée à *Ophrys occidentalis*. Notre étude porte exclusivement sur des populations, jamais sur des individus isolés. La possibilité de la présence de pieds isolés d'*O. occidentalis* sur le littoral charentais comme évoqué dans l'introduction sera discutée en fin d'article.

- L'Ophrys des Olonnes et l'Ophrys de Saint-Loup s'opposent fondamentalement sur le plan de la structure maculaire. Le pouvoir discriminant du spectre maculaire s'est montré hautement performant. Ci-dessous en comparaison le spectre maculaire pour les deux populations. (Je ne saurais trop conseiller aux non-initiés de cette structure de se reporter à notre site web. (cf. PDF 17)

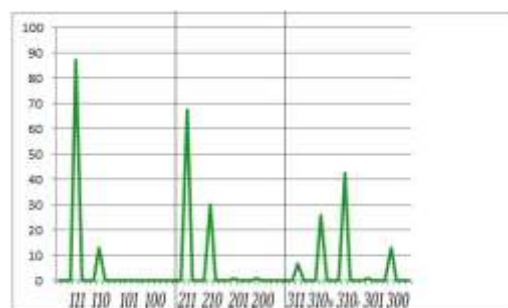
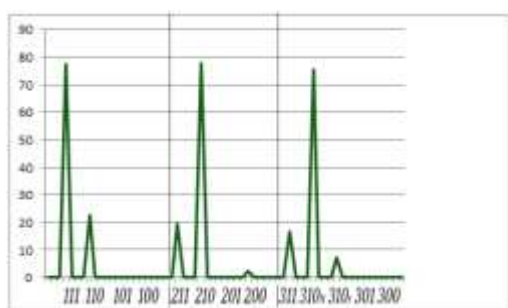


Fig. 7.- Spectre maculaire de l'Ophrys des Olonnes. Fig. 8.- Spectre maculaire de l'Ophrys de Saint-Loup.

Après traitement, il a été possible d'établir pour chacune des deux populations le type de macules les plus représentatives que j'ai triées par ordre décroissant de représentativité. Les variations sur le segment proximal (côté champ basal) sans pouvoir discriminant n'ont pas été prises en compte dans cette représentation et toutes les macules sont figurées (111), le pont transversal limitant le champ basal et la continuité entre la macule et le collier péri-gynostémien étant rarement altérés.

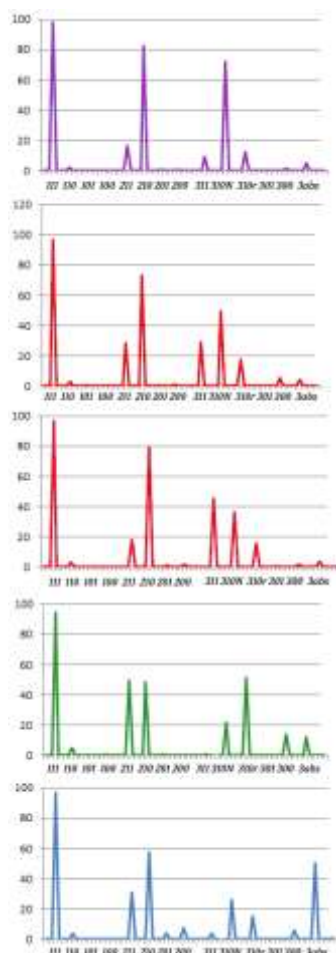
111 210 310N	111 211 310N	111 210 311	111 210 310r	111 211 311	111 200 310N	111 211 310r
58.8 %	14.8 %	12.7 %	5.4 %	3.2 %	1.6 %	1.3 %
Population de l'Ophrys des Olonnes.						
111 211 310r	111 211 310N	111 210 310r	111 211 300	111 210 310N	111 211 311	111 210 311
28.7 %	17.5 %	12.8 %	8.6 %	7.8 %	4.6 %	2.1 %
Population de Saint-Loup						
N.B. Les valeurs en % sont exprimées en termes de probabilité de combinaison entre le segment distal et le segment intermédiaire.						

Fig. 9.- Macules les plus représentatives des populations d'Olonne-sur-Mer et de Saint-Loup.

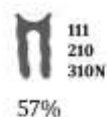
L'Ophrys des Olonnes se caractérise majoritairement par une macule en branches parallèles reliées par le seul pont proximal embrassant le champ basal (111) avec effacement du pont distal (310) tout comme du pont intermédiaire (210).

L'Ophrys de Saint-Loup se caractérise par une macule fondamentalement régressée voire atrophique à son pôle distal (310r). 54% des macules présentent une telle atrophie contre 6.5% seulement chez l'Ophrys des Olonnes. A l'inverse, le segment intermédiaire de la macule se trouve renforcé avec maintien du pont transverse (211) dans près de 60% des cas contre 20% seulement chez l'Ophrys des Olonnes.

De quelles espèces se rapprochent le plus les macules de nos Ophrys précoces ? Pour le savoir, comparons leur spectre avec celui des populations de référence.



- L'*Ophrys passionis* présente un spectre caractérisé par trois pics majeurs (111 210 310N) traduisant une macule en deux branches parallèles reliées par un pont transverse à la hauteur du champ basal.



- Le spectre d'*O. occidentalis* n'en est pas très éloigné et se caractérise par une raie 311 nettement plus haute et donc des macules en branches parallèles reliées par un pont transverse côté distal.



- Cette caractéristique est exacerbée chez *O. arachnitiformis* de la station de Saint-Caprais qui présente majoritairement une macule en branches parallèles fermées par un pont côté distal. (311)



- Chez l'*O. aranifera* il y a équiprobabilité entre 211 et 210 et donc la réalisation d'un pont transverse au niveau intermédiaire dans 50% des cas traduisant un type de macule qualifiée en H. Une montée en flèche de la raie 310r exprime un segment distal fortement régressé.



- La caractéristique majeure d'*O. araneola* est le fort pic 3 abs. C'est-à-dire que près de 50% des macules se trouvent réduites à une structure maculaire limitée à deux segments.



Fig. 10.- Spectre maculaire des populations de référence.

En traduction figurative hiérarchisée par degré de représentativité, on a le tableau suivant.

     							
111 210 310N	111 211 310N	111 210 311	111 210 310r	111 211 311	111 211 310r		
57.4%	12.4%	11.8%	11.4%	2.5%	2.4%		
Ophrys passionis Station du Caillaud (17)							
       							
111 210 310N	111 210 311	111 211 310N	111 210 310r	111 211 311	111 210 300	111 211 310r	111 201 310N
41.1 %	24.0 %	8.4 %	6.8 %	4.9 %	2.7 %	1.4 %	1.2 %
Ophrys occidentalis Station de Haulies (32)							
     							
111 210 311	111 210 310N	111 210 310r	111 211 311	111 211 310N	111 211 310r		
36.0 %	28.6 %	12.4 %	8.2 %	6.5 %	2.8 %		
Ophrys arachnitiformis = population arachnitiforme Saint-Caprais (82)							
     							
111 211 310r	111 210 310r	111 211 310N	111 210 310N	111 211 300	111 210 300		
25.4 %	24.8 %	10.7 %	10.4 %	6.8 %	6.6 %		
Ophrys aranifera Station du Beau-Peu (86)							
       							
111 210 3 abs	111 211 3 abs	111 210 310N	111 210 310r	111 211 310N	111 211 310r	111 200 3 abs	111 201 300
28.7 %	15.5 %	14.8 %	8.6 %	8.1 %	4.6 %	3.7 %	3.1 %
Ophrys araneola Station de Saint-Caprais (82)							

Fig. 11.- Macules les plus représentatives des populations de référence.

Comparons le spectre de l'Ophrys des Olonnes (Fig. 7) avec celui des populations de référence. Une parfaite concordance existe avec celui d'*O. passionis* et la figuration des types maculaires montre à quel point cette concordance est parfaite jusque dans les proportions respectives.

Sans nul doute, l'Ophrys des Olonnes est fortement introgressé par *Ophrys passionis* et il n'est pas nécessaire de rechercher dans *Ophrys arachnitiformis* l'origine de sa structure maculaire. Rappelons cependant que les spectres d'*O. passionis* et d'*O. arachnitiformis* sont très proches et que l'*O. arachnitiformis* se singularise par une propension à la fermeture de la macule au pôle distal par un pont transverse (311).

Si nous comparons à présent le spectre de l'Ophrys de Saint-Loup (Fig. 8) avec celui des populations de référence, on est frappé par la concordance avec le spectre d'*O. aranifera*. Tous deux se caractérisent avant tout par un segment distal, fortement régressé (310r) mais aussi par un segment intermédiaire renforcé avec réalisation du pont transverse (211) à ce niveau. On comprend la confusion si longtemps entretenue avec *O. aranifera*.

- La population de Saint-Loup montre une introgression nette par *Ophrys araneola*.

Cette assertion d'une introgression par *O. araneola* ne découle pas de l'étude d'un seul critère mais du recoupement entre plusieurs. Bien sûr, l'Ophrys de Saint-Loup présente une large marge jaune, d'un jaune verdâtre « fluo » en début d'anthèse. Mais ce critère n'est pas l'apanage d'*Ophrys araneola*, nombre de pieds d'*O. aranifera* présentent cette même caractéristique.

Il est reconnu que chez *O. araneola*, la longueur du sépale dorsal dépasse celle du labelle. Cette caractéristique a été confirmée par nos mesures (cf. PDF 10) et ne s'applique qu'à cette espèce pour les échantillons qui concernent notre étude.

La comparaison du rapport entre la longueur moyenne du sépale dorsal et celle du grand axe floral est édifiante.

Populations ou espèces	Longueur I moyenne du sépale dorsal	Longueur L moyenne du grand axe floral	Rapport I/L
<i>Ophrys aranifera</i> Station du Beau-Peu (86)	11.49 mm	13.54 mm	0.84
<i>Ophrys araneola</i> Station de Bouloc (82)	10.05 mm	10.02 mm	1.003
Ophrys de Saint-Loup (16)	13.38 mm	13.96 mm	0.95
Ophrys des Olonnes (85)	13.84 mm	14.94 mm	0.92
<i>Ophrys passionis</i> Station du Caillaud (17)	12.18 mm	13.58 mm	0.89

Fig. 12.- Rapport de la longueur (I) du sépale dorsal sur la longueur (L) du grand axe floral.

Le rapport I/L pour l'Ophrys de Saint-Loup est très proche de celui d'*O. araneola*, ce qui renforce la présomption d'une introgression de l'Ophrys de Saint-Loup par *O. araneola*. L'Ophrys des Olonnes qui présente un rapport approchant (I/L = 0.92) aurait-il une quelconque affinité avec *O. araneola* ?

A ce stade de l'étude, l'Ophrys de Saint-Loup et l'Ophrys des Olonnes paraissent cependant très éloignés et toute assimilation de l'un à l'autre paraît exclue malgré leur convergence sur certains critères. Les deux populations montrent, outre l'expression de caractères araniformes nettement affichés, une forte introgression, respectivement par *O. passionis* pour l'Ophrys des Olonnes, et par *O. araneola* pour l'Ophrys de Saint-Loup.

Les choses auraient pu rester en l'état si un élément nouveau n'était survenu au printemps 2015.

Deuxième palier : à la rencontre des populations précoces de l'île de Noirmoutier.

Au printemps 2015, un de nos nouveaux membres, Philippe Berthelot, me signale la présence de populations d'*Ophrys aranifera* à floraison précoce dans l'île de Noirmoutier. Il me fait parvenir à ma demande plusieurs échantillons floraux le 05/04/2015, mais leur exploitation statistique s'avère difficile en raison de l'état des fleurs en toute fin de floraison. Néanmoins, plusieurs points sont troublants et à plusieurs reprises sur des critères différents je marque dans la marge de l'étude : « proche Saint-Loup ». Le fait me paraissait suffisamment troublant pour que je demande à Philippe de me refaire un échantillonnage à la bonne période au printemps 2016.

Trois échantillons de belle facture me sont aimablement adressés par Philippe à partir du 13/03/2016 issus de trois stations : Les Sableaux, La Tresson et Les Quatre Vents.

L'étude de plusieurs paramètres que je ne peux tous développer ici (cf. PDF 18.2) montre une parfaite correspondance avec l'Ophrys de Saint-Loup d'une part et une possible transition vers l'Ophrys des Olonnes d'autre part. Je développerai celui des macules, particulièrement démonstratif.

- **Etude des macules et du spectre maculaire.** Cette fois encore, l'étude du spectre maculaire s'est révélée particulièrement discriminante. J'ai étudié ce paramètre pour les trois populations de Noirmoutier que nous pouvons comparer avec des populations témoins et nos populations énigmatiques.

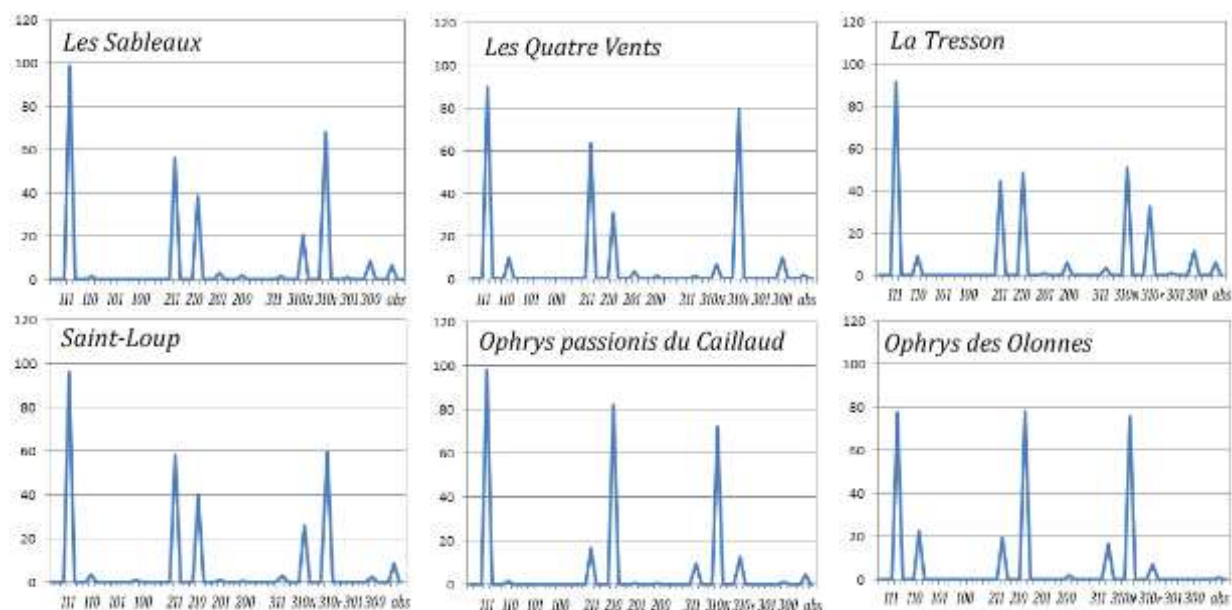


Fig. 13.- Spectre maculaire des populations de l'Île de Noirmoutier en comparaison avec nos Ophrys précoces.

On ne peut être que frappé par la parfaite correspondance entre le spectre de la population des Sableaux et celui de l'Ophrys de Saint-Loup. Les deux spectres sont quasi superposables. D'autres critères tout aussi concordants comme la taille des pièces forales, et les rapports calculés entre mesures, permettent de conclure que l'Ophrys des Sableaux et l'Ophrys de Saint-Loup appartiennent à une même entité taxonomique.

La population des Quatre-Vents à spectre tout à fait similaire, montre son appartenance à la même entité. Tout au plus, de légers signes d'introgression par *O. passionis* ont-ils pu être décelés au travers de l'étude des autres paramètres.

La population de La Tresson montre clairement :

- Une régression de la raie 211 (caractère araniforme) au profit de la raie 210, ce qui correspond à une tendance à la disparition du pont transverse au niveau du segment intermédiaire et au basculement vers une macule à branches parallèles, type *O. passionis* et Ophrys des Olonnes.
- Une augmentation en puissance de la raie 310N au détriment de la raie 310r (typiquement araniforme), se traduit par une redynamisation de l'extrémité distale de la macule et la réalisation d'une macule à deux branches parallèles de même puissance d'expression sur l'ensemble de sa longueur.

Les populations de l'Île de Noirmoutier s'avèrent donc d'un intérêt majeur.

- Elles donnent à l'aire de répartition de l'Ophrys de Saint-Loup une considérable extension qui s'étend à présent de l'Estuaire de la Gironde (com. pers. J.-C. Querré & J.-C. Blanchard) jusqu'en Vendée, dans l'Île de Noirmoutier.
- Elles permettent d'établir entre l'Ophrys des Olonnes et l'Ophrys de Saint-Loup une étroite relation. Il devient envisageable de faire dériver l'Ophrys des Olonnes d'un type proche de celui de Saint-Loup par introgression fortement marquée par *O. passionis*, condition parfaitement réalisable sur la frange littorale où *O. passionis* est omniprésent et parfaitement adapté aux contraintes de ce milieu.

Troisième palier: extension de l'étude des Ophrys précoces à l'arc méditerranéo-atlantique du complexe *Ophrys exaltata*.

Voilà de longues années que j'ai le privilège de par des attaches familiales de suivre de près les populations d'*Ophrys occidentalis* de la région de la Moyenne-Garonne. De tout temps, j'avais remarqué l'extrême variabilité de ces populations sans y attacher plus d'importance, mais me régaland à chaque fois face à tant de diversité. C'est par simple curiosité que j'ai entrepris au printemps 2016, d'appliquer le protocole expérimental établi pour nos populations précoces à ces populations du

groupe *Ophrys exaltata*, et très vite ma vision sur ces populations s'est trouvée métamorphosée ouvrant des perspectives toutes nouvelles.

- *Ophrys occidentalis* : un complexe dynamique à géométrie variable sous influences multiples.

Impossible de présenter ici l'intégralité de cette étude que chacun pourra consulter sur notre site web (cf.PDF 18.3). Très vite s'est imposée l'idée d'une introgression des populations d'*O. occidentalis* par des espèces du cadre local et ceci quelle que soit la population considérée. J'ai ainsi pu établir l'influence systématique de quatre espèces qui concourent à des degrés divers à l'expression phénotypique d'*Ophrys occidentalis*.

L'*Ophrys passionis* se manifeste fortement dans toutes les populations par les caractéristiques de la couleur du labelle et du champ basal parfaitement concolores et d'une intensité de coloration tirant sur le rouge-brun sombre, pouvant se communiquer à l'ensemble des pièces florales. Dans la majorité des cas, les épaulements qui se substituent aux gibbosités conduisent à des labelles très ressemblants. La macule en branches parallèles non reliées au pôle distal est une autre caractéristique héritée d'*Ophrys passionis* tout comme la survivance parfois des éléments latéraux de la macule primitive (photo 4). Enfin on peut observer la tendance sur certaines fleurs à un fort élargissement des pétales latéraux.



Saint Caprais (82) (1) Hillet (32) (2) Haulies (32) (3) Bouloc (82) (4)
Fig. 14.- Influence d'*O. passionis* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. Photos J.-P. Ring

L'*Ophrys araneola* est décelable au niveau des pétales latéraux souvent courts, de couleur très claire, vert jaunâtre fluo sur certains pieds. La forme du labelle, de petite taille, marginé de jaune ou pas, à gibbosités très réduites et macule fréquemment réduite à deux segments sont autant de caractéristiques héritées de cette espèce.



Haulies (32) Le Chartron-Cér.(82) Sainte Urcisse (82) Lebreil (46)
Fig. 15.- Influence d'*O. araneola* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. Photos J.-P. Ring

L'*Ophrys aranifera* avec son champ basal hétérochrome avec le labelle, sa macule régressée au niveau du segment distal, voire réduite à deux segments et la présence sur une frange de la population de gibbosités bien marquées laisse fréquemment des traces bien perceptibles.



Mondenard (82)



Saint Caprais (82)



Rouzet (82)



Guitard (82)

Fig. 16.- Influence d'*O. aranifera* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. Photos J.-P. Ring

L'*Ophrys arachnitiformis* auquel on peut attribuer l'angle gynostème/labelle très ouvert, une cavité stigmatique haute, pincée à sa base conduisant à une forme losangique, une forme caractéristique du labelle ovoïde allongé à gibbosités faiblement marquées et une macule en branches parallèles fermées ou non en bout par un pont. Le périanthe peut être blanc à rosé ou vert, les sépales étant traversés par une nervure médiane verte. Les caractères cités, bien visibles sur les photos ci-dessous sont ceux d'un *O. arachnitiformis* s.st. même si l'espèce est absente du secteur géographique sous forme de populations avérées. Il s'agirait de caractères hérités d'un *O. arachnitiformis* méditerranéen.



Hillet (32)



Chemin-Blanc (82)



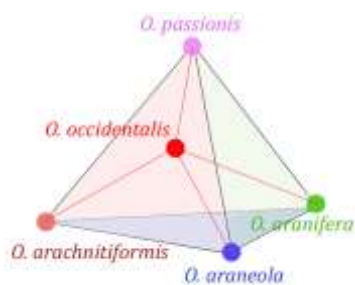
Haulies (32)



Le Chartron-Cér. (82)

Fig. 17.- Influence d'*O. arachnitiformis* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis* Photos J.-P. Ring.

Selon les populations, l'influence des quatre espèces s'avère plus ou moins équilibrée, chaque population présentant des caractéristiques propres selon le degré d'introgression par l'une ou l'autre espèce, ce que nous pouvons traduire par la représentation spatiale suivante, sans chercher à quantifier avec précision le degré d'introgression par chaque espèce influente.



O. occidentalis du Chartron (82)
Influence forte d'*O. passionis*

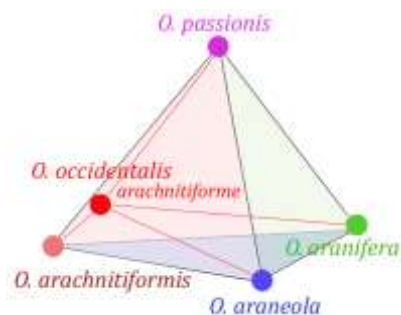


O. occidentalis de Tréjols (82)
Influence forte d'*O. araneola*



O. occidentalis de Mondenard (82)
Influence accrue d'*O. aranifera*

Fig. 18.- Les populations d'*Ophrys occidentalis* de la Moyenne-Garonne sont de par leur expression phénotypique inscriptibles dans un tétraèdre dont chaque sommet serait occupé par une des quatre espèces influentes.



L'étude menée sur les populations présumées d'*Ophrys arachnitiformis*, a révélé qu'il était difficile dans cette région de la Moyenne-Garonne de l'isoler d'*O. occidentalis* et qu'il s'agissait en fait de cas limites d'*O. occidentalis* à forte pénétration par un *Ophrys arachnitiformis* méditerranéen. Mieux vaudrait parler de populations arachnitiformes que d'*Ophrys arachnitiformis* s.st. même si au sein de ces populations peuvent être décrits par le jeu de la variation, des sujets répondant parfaitement à tous les critères d'identification d'*Ophrys arachnitiformis* s.st. (cf.Fig.17)

Fig. 19.- Tendance arachnitiforme de certaines populations d'*O. occidentalis*.

- Possible transition entre les populations d'*O. occidentalis* de la Moyenne-Garonne avec nos populations d'*Ophrys* précoces de la façade atlantique.

Une population aux caractères insolites perchée au sommet d'un coteau abrupt au lieu-dit « Guitard » à Rouzet (82) m'a interpellé. Sans l'étude biométrique, j'aurais pu passer à côté de cette perle, incapable de la différencier des autres populations d'*O. occidentalis*.

Dès le premier critère mesuré (je commence toujours par l'angle gynostème/labelle), c'est le choc car la valeur moyenne mesurée ne cadre pas avec celle obtenue sur les autres populations.

Le Chartron-Céramique	05/04/2016	267 fleurs	$\alpha = 60.6^\circ$
Tréjols	30/03/2016	185 fleurs	$\alpha = 61.6^\circ$
Bouloc- Saint-Caprais	05/04/2016	170 fleurs	$\alpha = 65.9^\circ$
Mondenard	31/03/2016	280 fleurs	$\alpha = 63.9^\circ$
Rouzet – Chemin blanc	05/04/ 2016	168 fleurs	$\alpha = 63.9^\circ$
Rouzet - Guitard	08/04/2016	101 fleurs	$\alpha = 55.7^\circ$
Haulies 1 (friche thermophile)	04/04/2016	100 fleurs	$\alpha = 67.2^\circ$
Haulies 2 (prairie maigre sur calcaire)	04/04/2016	187 fleurs	$\alpha = 65.2^\circ$

Fig. 20.- Mesure de l'angle gynostème/labelle moyen chez quelques populations d'*O. occidentalis*.



L'analyse portant sur les autres critères (cf.PDF 18.3) a confirmé la suspicion d'une forte introgression par *O. aranifera*, dont les effets sont accentués par une minimisation de l'influence d'*Ophrys arachnitiformis*. L'étude a montré qu'il s'agissait d'une population unitaire calquée sur le modèle précédemment établi pour *Ophrys occidentalis*, résultat d'une évolution réticulée, et non pas du mélange avec une population hybride entre *O. occidentalis* et *O. aranifera*.

Fig. 21.- Caractéristiques de la population de Guitard.

On peut donc admettre que lorsqu'on arrive aux confins de l'aire de répartition d'une espèce apparaissent des **formes dégradées** qui ne répondent plus à tous les critères d'identification, à l'instar de la population de Guitard qui présente un angle gynostème/labelle moyen refermé, une frange de la population à champ basal hétérochrome à sensiblement concolore, un spectre maculaire à tendance araniforme (segment distal en voie de régression) mais conservant ici de fortes traces d'*O. occidentalis* au niveau de son segment intermédiaire. (cf.PDF 18.3)

La population de Guitard n'est pas sans présenter des points de convergence avec nos populations araniformes à floraison précoce et il n'est pas insensé d'imaginer que nos *Ophrys* précoces plongeraient leurs racines dans le vaste complexe d'*Ophrys occidentalis* de l'arc méditerranéo-atlantique.

Dans cette hypothèse, nous devrions retrouver chez nos *Ophrys* précoces les traces de cette origine. Même lorsqu'une population a interrompu tout flux génique avec une autre espèce elle conserve en elle par le jeu des brassages inter et intra-chromosomiques le souvenir des échanges ancestraux. Dans cette hypothèse nous devrions retrouver chez nos populations précoces des témoins au moins cryptiques de cette origine ancestrale commune avec le complexe *O. occidentalis*.

Considérons séparément l'Ophrys des Olonnes de celui de Saint-Loup au vu de différences phénotypiques marquées.

L'Ophrys des Olonnes exprime très fortement les caractères d'*O. aranifera* et d'*O. passionis* sans qu'il soit possible de faire la part entre l'héritage ancestral potentiellement apporté par *O. occidentalis* dans sa progression vers la façade atlantique et les apports récents par hybridation. Il en va différemment avec *O. arachnitiformis*, absent de Vendée.

- La proportion non négligeable ($\approx 8\%$) de pieds à périanthe blanc à rosé pourrait être un caractère hérité d'*O. arachnitiformis* sans que l'influence de cette espèce soit facile à détecter par ailleurs sauf peut-être au niveau de la macule certes très proche de celle d'*O. passionis* mais aussi d'*O. arachnitiformis*, comme montré précédemment.

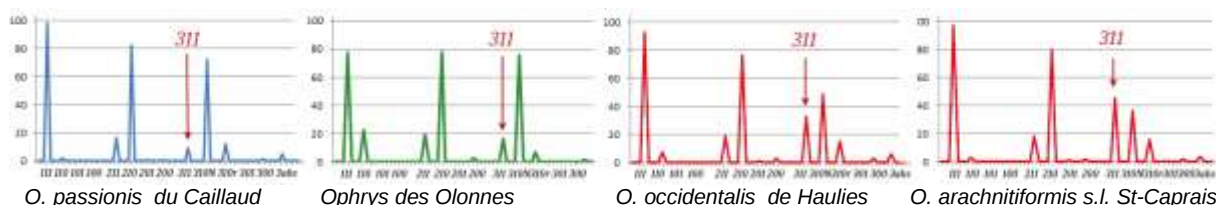


Fig. 22.- Comparaison du spectre maculaire de l'Ophrys des Olonnes avec ceux d'*O. passionis* et des populations arachnitiformes.

O. passionis se caractérise par une macule en branches parallèles (310) avec un taux de combinaisons (311) très bas, souvent inférieur à 10%.

O. occidentalis a un taux de macules fermées par un pont côté distal (311) de l'ordre de 30%. Ce taux peut monter à plus de 40% chez *O. arachnitiformis*.

Or l'Ophrys des Olonnes présente un taux de combinaisons 311 de $\approx 18\%$ intermédiaire et affiche donc une *tendance arachnitiforme*.

- L'influence d'*O. araneola* est plus difficile à détecter malgré la fréquente marge jaune du labelle.

L'Ophrys de Saint-Loup exprime très fortement les caractères d'*O. aranifera* et d'*O. araneola*. Mais ces deux espèces sont présentes dans des secteurs proches et probablement à l'origine d'hybridations récentes.



De possibles traces de l'influence d'*Ophrys passionis* sur l'Ophrys de Saint-Loup sont détectables sur des pieds isolés. La photo ci-contre de l'Ophrys de Saint-Loup n'est pas sans ressemblance avec l'Ophrys des Olonnes et de La Tresson dans l'Île de Noirmoutier

- Macule à branches parallèles typique d'*Ophrys passionis*.
- Gibbosités peu développées évasées en forme d'épaulements.
- Un champ basal sensiblement concolore avec le labelle.

L'étude statistique a révélé (cf. PDF 13) que 24 % de la population présentait un champ basal concolore avec le labelle, ce qui n'est que très rarement réalisé chez *O. aranifera*.

Fig. 23.- Possible introgression de l'Ophrys de Saint-Loup par *O. passionis*. Saint-Loup 29 mars 2015 (Photo S. Dexpert)

- Certaines caractéristiques biométriques de l'Ophrys de Saint-Loup étudiées antérieurement pourraient révéler les traces d'une influence d'*Ophrys arachnitiformis*. En reprenant le graphe de la figure 5 illustrant les rapports entre longueur et largeur des pétales latéraux pour l'ensemble des populations prises en compte dans cette étude force est de constater que l'Ophrys de Saint-Loup et l'Ophrys des Olonnes ont leur barycentre parfaitement aligné sur le même axe $y = 0.42x$ que les espèces arachnitiformes et présentent donc un même rapport moyen de 0.42.

Même si nous n'avons pas pu identifier de population du complexe *Ophrys exaltata* parmi les populations à floraison précoce de la façade atlantique, toutes partagent la même valeur du rapport entre largeur et longueur moyennes des pétales latéraux. On peut donc supposer que l'Ophrys de

Saint-Loup tout comme l'Ophrys des Olonnes ont gardé en mémoire l'influence d'une espèce arachnitiforme ancestrale du complexe *Ophrys exaltata*.

3. Essai de reconstitution de l'histoire évolutive de nos populations araniformes à floraison précoce.

Plus qu'une espèce au sens de la taxonomie binominale de Linné, l'*Ophrys occidentalis* constitue un vaste **complexe** décrivant un **arc méditerranéo-atlantique** qui s'étend jusque sur les côtes vendéennes et bretonnes. Au gré de son avancée, il s'est enrichi en combinaisons génétiques originales de par sa forte propension à entretenir un flux génique avec les espèces proches génétiquement, formant **un continuum** depuis son berceau méditerranéen jusque sur les côtes atlantiques. Ainsi, dans le bassin de la Moyenne-Garonne, au-delà du seuil de Naurouze, à la hauteur du Tarn-et-Garonne, du Gers et du Lot-et-Garonne, les populations d'*Ophrys occidentalis* prennent-elles des caractères très changeants, véritable mosaïque de phénotypes, expression des multiples influences de quatre espèces majeures : *Ophrys arachnitiformis*, et *Ophrys passionis*, composantes majeures, d'origine méditerranéenne, *Ophrys aranifera* et *Ophrys araneola* probablement en relais avec d'autres espèces, languedociennes voire franchement méditerranéennes (*O. virescens*, *O. incubacea*, parfois *O. provincialis* (G. Scappaticci 2002) voire d'espèces bertoloniiformes...). A l'approche de la façade atlantique, les composantes à tendance fortement méditerranéenne comme *O. arachnitiformis* s'effacent entraînant une **dérive vers des formes différenciées** d'*O. occidentalis* et probablement mieux adaptées au climat océanique atlantique.

On peut imaginer que de telles formes sont arrivées sur le littoral atlantique par vagues successives, chacune présentant ses caractéristiques propres, tout en continuant à entretenir un flux génique avec les espèces sympatriques, plus particulièrement avec *O. aranifera*, *O. araneola*, et *O. passionis* sur la frange littorale stricte.

Deux branches distinctes peuvent être décrites.

- L'une, **saintongeaise qui a mené à l'Ophrys de Saint-Loup**, ayant conservé dans son génome peu d'éléments du patrimoine ancestral d'*Ophrys occidentalis* s'exprimant encore dans le phénotype. La distinction entre la part héritée de la combinaison ancestrale et celle acquise par introgressions récentes n'est pas appréciable en ce qui concerne *O. aranifera* et *O. araneola*.
- L'autre, **pictave qui a mené à l'Ophrys des Olonnes**, ayant conservé dans son génome plus d'éléments de la combinaison ancestrale, arrivant à s'exprimer encore. Des traces héritées d'*O. arachnitiformis* sont encore repérables ainsi que d'*Ophrys araneola*. Il n'est pas possible là non plus de faire la distinction entre éléments acquis par introgression récente et patrimoine ancestral en ce qui concerne *O. aranifera* et *O. passionis*.

Les deux branches saintongeaise et pictave ont évolué en suivant une histoire différente.

- **La branche saintongeaise**, sans doute moins adaptée au climat océanique n'a réussi que modestement la conquête du milieu côtier, restant cantonnée dans l'arrière-pays à quelque 30 à 40 km du rivage ou sur les bords plus protégés de l'estuaire de la Gironde, tout comme ses composantes *O. aranifera* et *O. araneola*, inadaptées au milieu dunaire.
- **La branche pictave**, a réussi l'assaut du milieu littoral strict avec la complicité d'*O. passionis* fortement introgressif et particulièrement adapté au milieu dunaire, capable de résister au vent, aux embruns, aux fortes insulations et dont l'Ophrys des Olonnes a amplement hérité.

Cette évolution est sans doute en cours. Elle continue à se dérouler sous nos yeux au vu de la très forte variabilité au sein de la population des Olonnes et des hétérogénéités très marquées sur nombre de critères mesurés. Plus qu'un écotype, l'Ophrys des Olonnes est engagé dans un possible processus d'évolution réticulée (homogénéisation génétique résultant d'hybridations multiples).

3.1 Confrontation avec les analyses de la génétique moléculaire.

Grâce au partenariat avec le Conseil Régional de Poitou-Charentes qui a financé notre projet nous avons pu procéder en 2016 à des analyses de génétique moléculaire que nous avons confiées au Laboratoire ECOBIO de la Faculté de Rennes 1.

Les échantillons que nous leur avons transmis ont été analysés par Kaïna Privet stagiaire Master 1 "Modélisation en Ecologie", au laboratoire Ecobio (UMR CNRS 6553) de l'Université de Rennes 1, sous la direction de Abdelkader Aïnouche & Malika Aïnouche, et J.-C. Guérin. On trouvera sur notre site Web (cf. PDF 20.1) l'intégralité du compte-rendu de Kaïna.

Sans rentrer dans tous les détails:

« Les analyses moléculaires ont fait intervenir l'utilisation des séquences d'ADN des génomes nucléaire (à hérédité bi-parentale) et chloroplastiques (à hérédité maternelle). La région nucléaire ITS

des gènes ribosomiques, le gène nucléaire BGP (Codant une bêta galactosidase) et les espaceurs chloroplastiques intergéniques.

Les séquences nucléotidiques nucléaires ITS se sont révélées d'un intérêt certain.

Elles ont permis de confirmer l'appartenance de l'Ophrys des Olonnes, de l'Ophrys de Saint-Loup, l'Ophrys de Meschers et des trois populations des Sableaux, des Quatre Vents et de la Tresson de l'Île de Noirmoutier au grand groupe des *O. aranifera* (aussi appelé *O. sphegodes*), tel que défini par Devey et al. (2008).

Les analyses suggèrent une forte homogénéité moléculaire des populations précoces avec quelques variants détectés dans la population de Saint-Loup dans la région ITS. En fait nous ne disposons que d'un « ribotype » majeur (une séquence ITS retrouvée partout). Les deux changements nucléotidiques observés (un seul changement à la fois) sont insuffisants pour parler de spéciation.

Les séquences nucléotidiques nucléaires BGP. Ces séquences confirment les liens entre les populations de Saint-Loup, des Olonnes, de La Tresson et des Sableaux. On note de plus une variation nucléotidique pour un individu des Olonnes, partagée avec un individu des Quatre Vents. Ces résultats pourraient suggérer la présence de différents génotypes dans ces populations.

Les séquences psbA-trnH chloroplastiques. Ces séquences à hérédité maternelle indiquent la présence de deux groupes, dans lesquels se distribuent nos populations indéterminées : le premier groupe comprend les échantillons de Meschers, d'Oleron Fief melin, et le second groupe les échantillons des Quatre Vents, de La Tresson, des Sableaux, des Olonnes et de Saint-Loup. Ceci pourrait suggérer que ces deux groupes seraient issus de parents maternels différents.

L'ensemble de ces résultats appelle des analyses complémentaires impliquant (1) un échantillonnage plus large des populations et (2) l'utilisation de marqueurs moléculaires plus variables dans les populations, de façon à détecter d'éventuelles hybridations et introgressions entre génotypes différents.

Nous gardons à l'esprit que ces populations sont caractérisées par une faible divergence moléculaire qui contraste avec les variations morphologiques détectées par les analyses biométriques, qui sont les premières cibles des pressions sélectives liées aux pollinisateurs. » Malika Ainouche, Abdelkader Ainouche & Kaïna Privet.

Les conclusions de l'analyse moléculaire, même si elles ne peuvent apporter actuellement une démonstration irréfutable de l'origine de nos Ophrys précoces, montrent cependant une parfaite compatibilité avec nos conclusions sur l'étude biométrique florale et traduisent une très grande hétérogénéité de nos populations indéterminées en rapport avec les multiples introgressions subies au cours de leur histoire évolutive.

La confrontation des résultats des analyses avec les banques de données génétiques en sa possession sur les Orchidées européennes a permis à Yves Henry, spécialiste incontesté de la génétique des Orchidées d'être plus explicite quant à l'hétérogénéité de nos populations précoces.

« Nous disposons de différents échantillons correspondant au moins à 4 types d'ITS déjà connus. Il est intéressant de constater que plusieurs types de séquences peuvent être observés pour certaines références, ce qui suggère soit des introgressions chez certains Ophrys, soit des populations en cours de différenciation (pour ne pas dire spéciation) »

« Le fait que deux des séquences ITS des Ophrys des Olonnes soient différentes suggère que l'Ophrys des Olonnes pourrait être un taxon hétérogène. Il en va de même pour les deux Ophrys de Saint-Loup » (Y. Henry comm. pers.)

L'analyse plus poussée sur les séquences nucléotidiques nucléaires BGP a permis de montrer de même que « ...des introgressions ont eu lieu durant l'histoire évolutive de ces Orchidées très précoces de la façade atlantique. » « Ici encore, nous pouvons noter que les Ophrys des Olonnes et les Ophrys de Saint-Loup échantillonnés ne sont pas homogènes, confirmant ainsi l'observation effectuée avec les séquences ITS. Il est donc clair que ce taxon possède une origine plus complexe que celle suspectée. » (Y. Henry comm. pers.)

Les séquences psbA-trnH chloroplastiques incomplètes ainsi que l'absence de séquence ITS pour *O. arachnitiformis* appellent à des analyses complémentaires qui devraient être engagées en 2017 sous réserve d'obtention d'un financement.

On pourra ainsi espérer résoudre définitivement la problématique centrale quant à l'origine phylogénétique commune de nos Ophrys précoces avec le complexe *O. occidentalis*, et identifier les espèces introgressives, composantes de leur génome.

3.2 Essai de positionnement taxonomique de nos *Ophrys* à floraison précoce.

Deux positions pourraient être adoptées a priori.

- **Soit nous prenons le continuum *Ophrys occidentalis* dans l'intégralité de son extension** en le considérant comme un vaste complexe impossible à caractériser selon des critères précis tant il est variable, incluant les populations de Saint-Loup et des Olonnes. Celles-ci apparaissent alors comme *des formes* ou *des variétés* de l'espèce type *Ophrys occidentalis*.

- **Soit nous adoptons une position plus tranchée qui consiste à considérer *O. occidentalis* comme une espèce** au sens de la taxonomie binominale de Linné, définie par des critères d'identification stricts. Nos populations précoces ne peuvent alors plus être rangées sous l'espèce *O. occidentalis* ni sous aucun autre taxon connu, car ne répondant plus aux critères fondamentaux de l'espèce du fait d'un angle gynostème/labelle fermé, du caractère hétérochrome du champ basal, du caractère surbaissé de la cavité stigmatique... Nous n'avons d'autre solution que de leur créer une case spécifique.

Dans le souci de ne pas multiplier les espèces et considérant que toutes ces populations ont une origine phylogénétique commune, nous avons envisagé de les ranger sous la dénomination d'une *espèce collective*. Pour mieux traduire cette origine commune enracinée dans le complexe *Ophrys occidentalis* et pour bien marquer le *décrochement* par rapport à l'espèce type nous avons opté pour la dénomination **d'*Ophrys suboccidentalis***. (Voir article du présent numéro, pages xxx à xxx.)

3.3 La prise en compte des pollinisateurs pourrait conforter cette approche.

- Une étude approfondie sur la pollinisation de l'*Ophrys* des Olonnes a été réalisée par Yves Wilcox (cf. site web SFO-PCV PDF 21). Des observations récurrentes sur plusieurs années consécutives montrent que cet *Ophrys* est pollinisé par *Andrena thoracica*.



Fig. 24.- *Andrena thoracica* en pseudo-copulation sur l'*Ophrys* des Olonnes. Les Sables d'Olonne (85) 19 février 2016 (Photo Y. Wilcox).

- Des observations plus récentes sur l'*Ophrys* de Saint-Loup montrent pareillement l'activité d' *Andrena thoracica* sur la station. (J.-C. Querré comm. pers.)



Fig. 25.- *Andrena thoracica* capturée par une Thomise (*Misumena vatia*) sur l'*Ophrys* de Saint-Loup Station de Saint-Loup (17) 24 mars 2017 (Photo J. Charreau).

- Confrontons à présent les insectes pollinisateurs de nos *Ophrys* précoces avec ceux du complexe *Ophrys exaltata*. *Ophrys arachnitiformis* et *O. occidentalis* ont un pollinisateur commun *Colletes cunicularius*.



La transition des populations d'*O. occidentalis* de la Moyenne Garonne (pollinisées par *Colletes cunicularius*) vers nos populations précoces de la façade atlantique (pollinisées par des *Andrènes*) s'accompagne donc d'un changement de pollinisateur. Ce changement n'est pas justifié par l'absence de *Colletes cunicularius* sur la frange littorale, l'espèce y étant présente. (Y. Wilcox comm. pers.)

L'éviction de l'*Ophrys arachnitiformis* de la combinaison génétique chez nos populations d'*O. suboccidentalis* ou du moins la minimisation de son expression, comme démontré plus haut, outre le fait d'avoir entraîné des modifications structurales florales majeures (fermeture de l'angle gynostème/labelle, abaissement de la cavité stigmatique...) peut avoir eu comme autres conséquences de profonds changements dans le pouvoir attractif en générant des modifications dans la chaîne de synthèse des phéromones.

Fig. 26.- *Colletes cunicularius* sur *O. occidentalis*. Haulies (32) 24 mars 2015 (Photo J.-P. Ring).

Ce changement de pollinisateur est un argument fort pour détacher nos populations à floraison précoce de Saint-Loup et des Olonnes, d'*Ophrys occidentalis* pour les ranger sous l'espèce nouvellement nommée: *Ophrys suboccidentalis*.

- **Compte-tenu des caractéristiques spécifiques de la population des Olonnes**, de son isolement écologique, de sa parfaite adaptation au milieu dunaire (résistance aux facteurs édaphiques et climatiques) ainsi que de caractéristiques anatomiques et biométriques bien tranchées comme la macule, il est entièrement justifié de le distinguer de l'*Ophrys* de Saint-Loup. Bien qu'il soit engagé dans la voie de la spéciation, nous le rangerons sous *O. suboccidentalis* au rang de sous espèce : *Ophrys suboccidentalis subsp. olonae*. En effet, l'étude biométrique a révélé une très forte hétérogénéité au sein de cette population et donc un mécanisme de spéciation en cours. Il est difficile dans ces conditions de le porter au rang d'espèce. La dénomination d' « *olonae* » fait allusion à la cité antique d'*Olon* dont certains voudraient réhabiliter le nom dans le cadre d'un projet d'intercommunalité.

3.4 Quelques points non encore élucidés.

Exubérance des populations araniformes à floraison précoce. Une étude biométrique sur les organes végétatifs des plantes in situ a été menée en parallèle avec l'étude florale. Elle a été réalisée en 2015 par Laure Sirvent stagiaire Master 1 "Patrimoine Naturel et Biodiversité" au laboratoire Ecobio (UMR CNRS 6553) de l'Université de Rennes 1, sous la direction de Malika Aïnouche, en collaboration avec le collectif COB de la SFO-PCV. Laure a effectué conjointement les échantillonnages foliaires dans la perspective des analyses génétiques. Le rapport de stage que chacun peut consulter sur notre site web (cf. PDF 28) corrobore parfaitement nos conclusions et confirme la singularité des populations de Saint-Loup et des Sables-d'Olonne plus particulièrement l'exubérance de l'appareil végétatif. L'explication la plus plausible réside dans un phénomène d'hétérosis, conséquence des hybridations récentes avec les espèces sympatriques et plus largement dans le cadre du processus d'évolution réticulée ci-dessus évoqué. (In « Évolution réticulée et spéciation allopolyploïde chez les plantes : les enseignements des *Spartines* » M. Aïnouche 2012)

Quid de la présence de l'espèce *Ophrys occidentalis* sur le littoral atlantique ?

C'est un problème délicat car il ne concerne que des pieds isolés alors que notre étude a porté exclusivement sur des populations.

- Ces pieds ne sont jamais associés aux populations d'*Ophrys* des Olonnes ou d'*Ophrys* de Saint-Loup, auquel cas l'explication serait simple. S'agissant de formes issues du complexe *O. occidentalis*, il y aurait probabilité de voir réapparaître des morphes ancestraux par le jeu des recombinaisons au cours du brassage génétique.

- Ces pieds prétendent d'*O. occidentalis* sont toujours associés de façon isolée aux populations d'*O. passionis*. Or notre étude a largement démontré la forte convergence entre *O. passionis* et *O. occidentalis* sur bien des caractères, si bien que tout sujet présentant par le jeu de la variation un angle gynostème/labelle tant soit peu ouvert et une cavité stigmatique rehaussée, bascule ipso-facto sur *O. occidentalis*. L'étude a révélé par ailleurs que dans toute population d'*O. passionis*, il y avait systématiquement environ 4% des individus à « pseudo-yeux verts ». La conjonction des trois caractères est un phénomène évidemment rare mais qui peut expliquer le caractère sporadique de l'apparition de pieds isolés assimilables à *O. occidentalis* au sein des populations d'*O. passionis*.

Un calcul statistique sur les 20 populations d'*O. passionis* qu'il m'a été donné d'étudier (soit 1879 pieds) m'a donné une probabilité d'apparition de 0.05% ce qui correspond à 1 pied d'un prétendu « *Ophrys occidentalis* » sur quelque 2000 pieds d'*Ophrys passionis*.
Au vu des très rares mentions d'*O. occidentalis* en rapport avec les grosses et denses populations d'*O. passionis*, ces chiffres me paraissent conformes à une certaine réalité.

CONCLUSION

Ophrys occidentalis forme un vaste continuum s'étendant depuis le milieu méditerranéen jusque sur la façade atlantique. Il subit tout au long des introgressions multiples générant une multitude de formes. A l'approche de la façade atlantique, la minimisation de l'influence des espèces les plus méditerranéennes sans doute mal adaptées au climat océanique entraîne de profondes modifications phénotypiques, physiologiques, biologiques avec en particulier un changement de pollinisateur (des *Andrènes* venant se substituer à *Colletes cunicularius*). Il en résulte une évolution du type *O. occidentalis* et apparition de formes mieux adaptées à l'instar de l'*Ophrys* des Olonnes et de l'*Ophrys* de Saint-Loup qui doivent être détachés du complexe *O. occidentalis*. Un taxon nouveau *Ophrys suboccidentalis* leur a donc été dédié.

Ophrys des Olonnes correspond à une forme qui a réussi la conquête du milieu dunaire grâce à l'introgression par *O. passionis* parfaitement adapté à ce type de milieu. L'isolement écologique ainsi créé, venant s'ajouter à de profondes modifications biologiques et physiologiques font que cette population est engagée dans un processus de spéciation non encore abouti au vu de la très grande variabilité qu'on rencontre en son sein. Nous maintiendrons donc son rattachement à l'espèce *Ophrys suboccidentalis* tout en le portant au rang de sous-espèce sous la dénomination d'*Ophrys suboccidentalis* subsp. *olonae* le nom sub-spécifique faisant allusion à la cité antique d'*Olon* que certains voudraient voir revivre au travers d'un projet d'intercommunalité.

Remerciements.

- Aux membres actifs du collectif COB qui ont permis par leur implication et leur engagement la réalisation de ce volumineux travail : Philippe Berthelot, Liliane et Henri Biron, Colette Bulot, Jacques Charreau, Sébastien Dexpert, Paul Fouquet, Jacques Potiron, Jean-Claude Guérin, Maryse et Alain Letient, Jean-Michel Mathé, Claudie et Jean-Claude Querré, Bernard Renaud, Jean-Pierre Ring, Yves Wilcox.
- A toutes les personnes qui se sont impliquées dans la récolte et l'envoi d'échantillons. Philippe Berthelot, Liliane et Henri Biron, Colette Bulot, Jacques Charreau, Paul Fouquet, Jean-Michel Mathé, Claudie et Jean-Claude Querré, Jean-Pierre Ring, Fanny Sainthillier, Viviane Morin, Yves Wilcox, Christian You.
- Au Laboratoire Ecobio de la Faculté de Rennes 1: Malika Aïnouche, (Professeur, Chef de Groupe de Recherche) Abdelkader Aïnouche (Maître de Conférence), Laure Sirvent (stagiaire master 1), Kaïna Privet (stagiaire master 2).
- A Jean-Claude Guérin Maître de stage, Président SFO-PCV
- Au Conseil Régional de Poitou-Charentes qui a financé les travaux et plus particulièrement les analyses génétiques auxquelles nous n'aurions pas eu accès sans cela.
- A Yves Henry, pour son investissement personnel sur le projet et son aide éclairée en matière de génétique moléculaire.
- A Jean-Pierre Ring, coordonnateur et rédacteur du présent article, acteur principal des études biométriques et statistiques florales.
- A Jean-Christophe Blanchard pour ses communications personnelles sur les *Ophrys* précoces du Blayais et de l'Entre-deux-Mers.
- A Michel Alborghetti pour ses communications personnelles sur les *Ophrys* précoces de l'Ariège et de l'Aude.
- Aux auteurs des documents photos : Philippe Berthelot, Gérard Brateau, Jacques Charreau, Sébastien Dexpert Jean-Michel Mathé, Viviane Morin, Jean-Claude Querré, Jean-Pierre Ring, Yves Wilcox.
- A Maryse et Alain Letient, Neil Wilding, pour leur contribution à la traduction en anglais.
- A Danièle et Paul Fouquet, J.-M. Mathé, Yves Henry, pour la relecture du manuscrit.

Bibliographie et sources documentaires.

- Bournérias M.- (Ouvrage collectif sous l'égide de la Société Française d'Orchidophilie), 1998.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 1^{ère} édition, Biotope, (Collection Parthénopé) 415 p.
- Bournérias M. Prat. D. et al.- (Collectif de la Société Française d'Orchidophilie), 2005.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 2^{ème} édition, Biotope, Mèze, (Collection Parthénopé) 504 p.
- Claessens J. & Kleynen J.- 2016.- *Orchidées d'Europe - Fleur et pollinisation*. Editions Biotope.
- Dauge & Guillaumin, 2012.- L'Orchis Arverne (bulletin de la SFO Auvergne) n°14, décembre 2012.
- Delforge P.- 2005.- *Guide des Orchidées d'Europe*. Delachaux & Niestlé, 640 p.
- Devillers P. & Devillers-Terschuren J.- 24/11/206.- Essai de synthèse de la distribution des *Ophrys* du groupe d'*Ophrys exaltata* dans le sud de la France et les régions limitrophes. *Les Naturalistes Belges. Numéro spécial de la section Orchidées d'Europe volume 87 (Orchid.19) hors-série 2006 p. 228 à 251*
- Dusak F. & Prat D. 2010.- *Atlas des Orchidées de France*. Biotope, Mèze (Collection Parthénopé) ; Museum d'histoire naturelle, Paris, 400 p.
- Guerin J.-C.- Mathé J.-M., & Merlet A., 1995.- *Orchidées de Poitou-Charentes et Vendée*. Editions Méloé 1994
- Guerin J.-C.- Mathé J.-M., & Merlet A., 2007.- *Les Orchidées de Poitou-Charentes et Vendée*. Editions Biotope, Collection Parthénopé, 288 p.
- Jacquet P.- Une répartition des Orchidées indigènes de France. *L'Orchidophile* numéro hors-série.
- Marchand O.- 2002.- Le mystérieux *Ophrys* de Segonzac *Bulletin 2002 SFO-PCV* p. 70 à 72.
- Ring J.-P.- 2002.- Et si *Ophrys* rimait avec homéosis *Bulletin 2002 SFO-PCV* p. 45 à 69.
- Ring J.-P.- 2007.- Macules et spectre maculaire *Bulletin 2007 SFO-PCV* p. 25 à 58
- Ring J.-P.- 2010.- Le spectre maculaire, une autre approche de la taxonomie des *Ophrys*. *L'Orchidophile* 187 : 245-258
- Scappaticci G.- 2002 *Ophrys arachnitiformis* Grenier & Philippe subsp. *occidentalis* Scappaticci subsp. nov. Une réponse complémentaire à un problème taxonomique récurrent. *L'Orchidophile* 152 : 127-137
- Vereecken N. et Genoud D.- OSMIA n°1 - Janvier 2007 20-22 La pollinisation de l'*Ophrys arachnitiformis* par les mâles de *Colletes cunicularius* (L.) dans les Pyrénées-Atlantiques (France)

Sites web consultés

- http://www.florealpes.com/fiche_ophryssplendida.php
- http://www.elisajeanluc.fr/orchidees_nature/ophrys/ophrys_occidentalis.htm
- https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/626616
- <http://sfo-rhone-alpes.fr/index.php/fiches-especes/ophrys-mw-especes/ophrys-occidentalis>
- http://www.gmpao.org/fichiers/x_ophrys_arachnitiformis.htm
- http://orchideesdefrance.com/crbst_32.html
- <http://perso.numericable.fr/durbphil/Ophrys/Ophrysoccidentalis.htm>
- <http://www.orchidees-papillons-82.fr/ophrys-occidentalis-aude-29-03-2011-g.html>
- http://nicolas.helitas.pagesperso-orange.fr/autres_ophrys.htm

*Cet article est le premier volet d'une vaste étude réalisée dans le cadre d'un COB (Contrat d'Objectif avec la Région Poitou-Charentes, moyennant subvention) portant sur les *Ophrys* de la façade atlantique et qui comprend:

- d'une part les populations araniformes à floraison précoce, objet du présent article.
- d'autre part des populations fucifloroïdes à floraison tardive de l'Estuaire de la Gironde dont l'étude actuellement en cours fera l'objet d'une publication ultérieure.

****Jean-Pierre Ring**

1333 Route des Bruères
86 550 Mignaloux-Beauvoir
cjp.ring@free.fr

*** Pour accéder directement à l'étude sur les *Ophrys* précoces sur notre site web, taper
<http://www.orchidee-poitou-charentes.org/rubrique172.html>
ou sur Google : **cob sfo pcv** et suivre le lien **Contrats d'Objectifs 2014/15/16**

Légende des Illustrations.

- Figure 1.- Ophrys « des Olonnes » Les Sables d'Olonne (85). 10 avril 2005 (Photo Y. [Wilcox](#)).
- Figure 2.- Ophrys « de Saint-Loup » Saint-Loup (17) 19 mars 2016 (Photo S. [Dexpert](#)).
- Figure 3.- Situation des stations remarquables des Ophrys araniformes précoces sur l'arc atlantique.
- Figure 4.- Rapport de la largeur sur la longueur des pétales latéraux chez *O. passionis*.
- Figure 5.- Rapport de la largeur sur la longueur des pétales latéraux chez les espèces de cette étude.
- Figure 6.- Comparaison de l'angle gynostème/labelle moyen entre populations précoces et de référence.
- Figure 7.- Spectre maculaire de l'Ophrys des Olonnes.
- Figure 8.- Spectre maculaire de l'Ophrys de Saint-Loup.
- Figure 9.- Macules les plus représentatives des populations d'Olonne-sur-Mer et de Saint-Loup.
- Figure 10.- Spectre maculaire des populations de référence.
- Figure 11.- Macules les plus représentatives des populations de référence.
- Figure 12.- Rapport de la longueur (l) du sépale dorsal sur la longueur (L) du grand axe floral.
- Figure 13.- Spectre maculaire des populations de l'Île de Noirmoutier en comparaison avec nos Ophrys précoces.
- Figure 14.- Influence d'*O. passionis* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. (Photos J.-P. [Ring](#))
- Figure 15.- Influence d'*O. araneola* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. (Photos J.-P. [Ring](#))
- Figure 16.- Influence d'*O. aranifera* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. (Photos J.-P. [Ring](#))
- Figure 17.- Influence d'*O. arachnitiformis* dans l'expression phénotypique d'*O. occidentalis*. (Photos J.-P. [Ring](#))
- Figure 18.- Les populations d'*Ophrys occidentalis* de la Moyenne-Garonne sont de par leur expression phénotypique inscriptibles dans un tétraèdre dont chaque sommet serait occupé par une des quatre espèces influentes.
- Figure 19.- Tendance arachnitiforme de certaines populations d'*O. occidentalis*.
- Figure 20.- Mesure de l'angle gynostème/labelle moyen chez quelques populations d'*O. occidentalis*.
- Figure 21.- Caractéristiques de la population de Guitard.
- Figure 22.- Comparaison du spectre maculaire de l'Ophrys des Olonnes avec ceux d'*O. passionis* et des populations arachnitiformes.
- Figure 23.- Possible introgression de l'Ophrys de Saint-Loup par *O. passionis*. Saint-Loup 29 mars 2015 (Photo S. [Dexpert](#))
- Figure 24.- *Andrena thoracica* en pseudo-copulation sur l'Ophrys des Olonnes. Les Sables d'Olonne (85) 19 février 2016 (Photo Y. [Wilcox](#)).
- Figure 25.- *Andrena thoracica* capturée par une Thomise (*Misumena vatia*). Station de Saint-Loup (17) 24 mars 2017 (Photo J. [Charreau](#)).
- Figure 26.- *Colletes cunicularius* sur *O. occidentalis*. Haulies (32) 24 mars 2015 (Photo J.-P. [Ring](#)).