

Pour un continuum araniforme méditerranéo-atlantique à floraison précoce

Jean-Pierre RING

RING J.-P. For a Mediterranean-Atlantic araniform continuum
Bulletin annuel 2020 SFO PCV (p. xx – xx)

Depuis une vingtaine d'années est mise en exergue l'existence de populations araniformes à floraison précoce. Certaines de ces populations ont fait l'objet d'une description : *Oph. aranifera* subsp. *massiliensis* (J. VIGLIONE & E. VELA) E. VELA, 1999, primitivement décrit de la région des Calanques de Marseille, *Oph. suboccidentalis* (RING, QUERRE & WILCOX, 2017), et sa sous espèce *Oph. suboccidentalis* subsp. *oloniae* (RING & WILCOX, 2017), sur la façade atlantique. Le qualificatif « araniforme » est utilisé ici dans son acception la plus large et englobe aussi bien *Oph. aranifera* (HUDS., 1778), *Oph. araneola* (REICHENBACH, 1831), (syn *Oph. litigiosa*) *Oph. passionis* (SENNEN 1926), (syn. *Oph. caloptera*), tout comme les *Ophrys* du groupe *exaltata*, en particulier *Oph. exaltata* subsp. *marzuola* (P. GENIEZ, F. MELKI, & R. SOCA, 2002) (syn. *Oph. occidentalis*). (GRENIER & PHILIPPE 1984), taxons aujourd'hui encore parfois confondus par les moins initiés, de façon tout à fait compréhensible, sans la moindre condescendance.

Résumé - On peut observer le long d'un arc méditerranéo-atlantique une succession de populations araniformes à floraison précoce. Celles-ci sont en équilibre avec le cortège orchidologique local et entretiennent à chaque niveau avec les espèces d'*Ophrys* compatibles un flux génique, donnant naissance à une succession de formes, qu'il est possible d'englober dans un *complexe araniforme*, formant un *continuum* à extension méditerranéo-atlantique.

Mots clés - *Ophrys aranifera*, floraison précoce, complexe araniforme, *continuum* araniforme, arc méditerranéo-atlantique, flux génique, *Oph. exaltata* subsp. *marzuola*, *Oph. exaltata* subsp. *arachnitiformis*, *Oph. occidentalis*, *Oph. araneola*, *Oph. passionis*, *Oph. caloptera*, *Oph. massiliensis*, *Oph. suboccidentalis*, *Oph. suboccidentalis* subsp. *Oloniae*.

Abstract - A succession of early-flowering araniform populations can be observed along a Mediterranean-Atlantic arc. These are in balance with the local orchidological procession and maintain at each level with compatible *Ophrys* species a gene flow. It consequently gives rise to a series of forms, which can be included in an *araniform complex*, forming a *continuum* with a Mediterranean-Atlantic extension.

Keywords - *Ophrys aranifera*, early flowering, araniform complex, araniform *continuum*, Mediterranean-Atlantic arc, gene flow, *Oph. exaltata* subsp. *marzuola*, *Oph. exaltata* subsp. *arachnitiformis*, *Oph. occidentalis*, *Oph. araneola*, *Oph. passionis*, *Oph. Caloptera*, *Oph. massiliensis*, *Oph. suboccidentalis*, *Oph. suboccidentalis* subsp. *oloniae*.

Introduction

Pour un développement dépassionné de cet article nous nous bornerons, au moins dans un premier temps, à parler de populations et de leur localisation géographique sans faire référence à leur position taxinomique qui a parfois pu faire polémique. C'est ainsi que nous évoquerons l'*Ophrys* de Marseille, l'*Ophrys* de Saint-Loup, l'*Ophrys* des Olonnes, l'*Ophrys*

de Mirepoix (populations de l'Ariège et de l'Aude), les populations précoces de la Moyenne-Garonne : du Lot et Garonne (Pays des Serres), du Tarn et Garonne et du Lot (Quercy Blanc), les populations girondines du Médoc, de l'Entre-Deux-Mers, du Fronsadais, et du Castillonnais, celles de l'île de Noirmoutier, des côtes bretonnes (Sud-Bretagne et Pays Nantais), en remontant jusqu'à la Pointe de Crozon...

A. Le complexe araniforme méditerranéo-atlantique: une succession de formes à géométrie variable

Aucune des études menées à ce jour, avant celles réalisées depuis 2013 par la SFO PCV, sur les *Ophrys* à floraison précoce, n'a été poussée à son terme jusque sur la façade atlantique, si bien qu'il en a résulté l'absence de toute vision globale sur ces taxons, ignorant tout de la spécificité de l'orchidoflore depuis la Moyenne-Garonne jusque sur la façade atlantique.

1. Origine hybridogène des populations à floraison précoce

L'étude menée sur les populations araniformes à floraison précoce, depuis l'Ariège, jusqu'à la pointe de Crozon, via la Moyenne-Garonne et la Gironde (RING & al. 2017a) a montré une origine hybridogène, avec introgression systématique, à des degrés divers de l'*Oph. aranifera* par trois taxons que sont *Oph. araneola*, *Oph. passionis*, (*Oph. caloptera*), et un *Oph. exaltata* : *Oph. exaltata* subsp. *marzuola*, pouvant être relayé par *Oph. exaltata* subsp. *arachnitiformis*,

Nous avons adopté, (Ring & al. 2017a) pour une meilleure appréhension des divers degrés d'introgression, une figuration en tétraèdre dont les quatre sommets sont occupés par les quatre espèces composantes, la forme résultante issue des diverses introgressions prenant position à l'intérieur du tétraèdre en fonction de l'influence de chacune des espèces introgressives (Planche 1 fig. 1A). Cette étude a montré que le degré d'introgression de chacune des espèces influentes variait d'une population à l'autre. Une certaine unité existe donc autour de ces populations qu'il est possible d'englober dans un même **complexe araniforme**, à géométrie variable.

2. Disposition en relai des populations araniformes le long d'un arc méditerranéo-atlantique

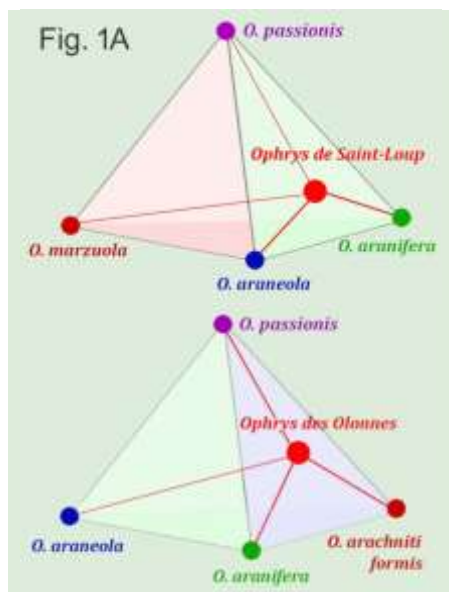
La Planche 1 (fig.1B) signale les départements dans lesquels a été fait mention de la présence de populations araniformes à floraison précoce. Leur positionnement sur la carte montre clairement une disposition en relai selon un arc méditerranéo-atlantique. Le département du Lot (46) n'est concerné que par le Quercy Blanc (données personnelles) en limite sud du département, et celui de l'Aveyron (12), par une unique station d'*Oph. massiliensis* (SOCA R. & al. 2019).

3. Caractéristiques remarquables de chacune des formes en relai

Le tableau 1 donne en comparaison les principales caractéristiques florales des populations araniformes précoces, ainsi que des populations de référence suspectées introgressives.

Il ressort de l'analyse de ce tableau :

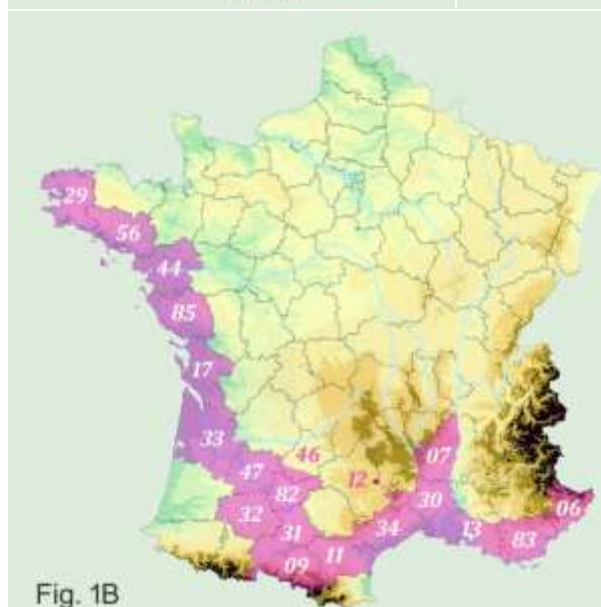
3.1 Une différence de taille du labelle très significative entre les formes précoces décrites, et la description primitive de l'*Ophrys* de Marseille au niveau des Calanques. L'*Ophrys* de Marseille a été décrit primitivement comme une plante à petites fleurs, de taille comparable à celle d'un *Oph. araneola* alors que la totalité des formes en relai, depuis la pointe de Crozon, via la Vendée, la Charente-Maritime, la Gironde, la Moyenne-Garonne, jusque dans l'Ariège possèdent des fleurs de grande à très grande taille, systématiquement supérieure ou au moins égale à celle d'un *Oph. aranifera*.



A Saint-Loup on observe une forte introgression de l'*O. aranifera* par *O. araneola*. L'influence d'*O. passionis* est très modérée et celle d'*O. marzuola*, hypothétique. Le point rouge dans le tétraèdre figure l'Ophrys de Saint-Loup. Il traduit de par sa position le degré d'influence des différents taxons introgressifs.

Chez l'Ophrys des Olonnes l'introgression d'*O. aranifera* par *O. passionis* est forte et une probable influence d'un *O. exaltata* (*O. exaltata* subsp. *arachniti formis*) est avérée. L'influence d'*O. araneola* est peu perceptible, et improbable.

NB. Pour une meilleure comparaison des deux figurations on a opéré une rotation du tétraèdre d'un angle de $2\pi/3$ autour de son axe vertical.



- 06 Alpes-Maritimes
- 07 Ardèche
- 09 Ariège
- 11 Aude
- 12 Aveyron
- 13 Bouches-du-Rhône
- 17 Charente-Maritime
- 29 Finistère
- 30 Gard
- 31 Haute-Garonne
- 32 Gers
- 33 Gironde
- 34 Hérault
- 44 Loire Atlantique
- 46 Lot
- 47 Lot et Garonne
- 56 Morbihan
- 82 Tarn et Garonne
- 83 Var
- 85 Vendée



3.2 La présence d'une large marge jaune, souvent ondulante, bordant le labelle chez toutes les formes s'étendant de la Vendée à l'Ariège. Seules les populations de la Moyenne-Garonne montrent une moins grande constance quant à la présence d'une telle marge pour des raisons évoquées ultérieurement.

3.3 Des sépales d'un vert franc chez *Oph. aranifera*. Ceux-ci sont d'un vert très pâle, à blanchâtre, chez toutes les formes à floraison précoce, y compris chez l'*Ophrys* de Marseille. Ils peuvent-être blanc pur (8% des pieds de l'*Ophrys* des Olonnes), ou lavés de rose ou de brun en cas d'introgression par *Oph. passionis*.

3.4 Des pétales latéraux d'un jaune clair, crénelés sur les bords. Leur pigmentation brune à rosâtre parfois, traduit alors une introgression par *Oph. passionis* ou un *Oph. exaltata*.

3.5 Un angle gynostème/labelle fermé, proche de 50°, quelle que soit la population considérée, caractéristique qui reflète le lien de parenté entre toutes ces formes précoces et *Oph. aranifera*. Seules les populations de la moyenne-Garonne montrent un angle plus ouvert (55° à 70°) en rapport avec leur proximité avec *Oph. marzuola*.

3.6 Une cavité stigmatique surbaissée, étirée transversalement. C'est le caractère corollaire du précédent, la fermeture de l'angle gynostème/labelle entraînant son écrasement.

3.7 Des gibbosités souvent marquées témoignent de la proximité avec *Oph. aranifera*. Elles sont moins marquées, voire réduites à des épaulements lorsqu'une introgression par *Oph. passionis* ou un *Oph. arachnitiformis* est avérée.

3.8 Un champ basal hétérochrome par rapport à la surface labellaire quelle que soit la population considérée, à l'exclusion des populations d'*Oph. marzuola*. C'est encore un héritage d'*Oph. aranifera*, car les autres populations, de référence, ont un champ basal concolore avec le labelle.

3.9 Une pilosité développée sur les flancs externes des gibbosités et se prolongeant intérieurement à la marge colorée, lorsqu'elle existe.

3.10 Un mucron triangulaire, jaune, très réduit, voire absent, plus ou moins enfoncé dans une échancrure du labelle.

On constate une certaine convergence entre les différentes formes à floraison précoce et qu'il suffit de gommer certaines différences majeures comme la taille des fleurs, la marge jaune du labelle ou la forme si caractéristique du labelle des populations aquitaniennes et atlantiques, pour arriver à englober sous *Ophrys massiliensis* la majorité des populations et en particulier *Oph. suboccidentalis*. C'est le tour de passe-passe allègrement opéré par P. Delforge (Delforge P. 2019), s'appuyant en cela sur un argument biogéographique, celui de la répartition du Chêne vert qui coïncide avec l'extension du *continuum araniforme* précoce. (Planche1 fig.1C).

R. Soca & al. (2019) suivent une démarche similaire pour annexer les populations araniformes à floraison précoce de l'Ariège (09) et de l'Aude (11) aux populations méditerranéennes d'*Oph. massiliensis*, de façon péremptoire, sans étude chiffrée à l'appui.

TITRE DE LA PLANCHE 1

Fig.1A.- Modélisation de l'introgression des populations araniformes à floraison précoce par diverses espèces sympatriques, compatibles.

Fig. 1B.- Arc méditerranéo-atlantique d'extension des populations araniformes précoces.

Fig. 1C.- Arc méditerranéo-atlantique d'extension du Chêne-vert. (D'après INPN modifié)

Fig. 1D.- Découpage de l'arc méditerranéo-atlantique en segments selon le degré d'introgression par les espèces d'*Ophrys* sympatriques, compatibles.

1. Segment vendéo-breton, 2. Segment vendéo-girondin, 3. Segment aquitano-ariégeois, 4. Segment provenço-languedocien.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i
1	13 à 15	Verts à blancs	Variable	45° à 50°	basse	Bord jaune inconstant	hétérochrome	développées	Pilosité forte
2	15	Verts ou blancs	Variable	50°	basse	Bord jaune inconstant	hétérochrome	modestes à dével.	Pilosité forte
3	14-5	Verdâtres clairs	Jaunes	50°	basse	Jaune franc, large	hétérochrome	Modestes à dével.	Frange jaune glabre
4	14 à 15	Verdâtres clairs	Jaunes	50°	basse	Jaune franc, large	hétérochrome	modestes	Frange jaune glabre
5	12 à 14	Verdâtres clairs	Variable	50° à 60°	basse	Jaune, +/- large	hétérochrome	modestes	+/- Frange jaune glabre
6	14-5	Verdâtres clairs	Jau. à vari.	50°	basse	Jaune franc, large	hétérochrome	Modestes à dével.	Frange jaune glabre
7	?	Verdâtres clairs	Jau. à vari.	50°	basse	Bord jaune inconstant	hétérochrome	instantanées	Développée
8	?	Vert clair	verdâtres	50°	basse	Bord jaune inconstant	hétérochrome	développées	Développée
9	8 à 12	Vert clair	Jau. à vari.	50°	basse	Bord jaune inconstant	hétérochrome	développées	Développée
10	13-5	Vert franc	Verts	50°	basse		hétérochrome	développées	Développée
11	10	Vert clair	Jaunes	45° à 50°	basse	Jaune +/- large	+/- concolore	très réduites	Faible
12	13 à 14	Vert +/- teinté	+/- bruns	50°	basse	rougeâtre	concolore	très réduites	Moyenne, violacée
13	13-5	Vert clair	+/- bruns	60°	haute	Jaune, inconstante	concolore	variables	Moyenne, rase
14	13 à 14	Vert clair	+/- bruns	60° à 70°	haute	Jaune, inconstante	concolore	réduites	+/- développée
NB Certains caractères remarquables ont été mis en gras									
Populations araniformes à floraison précoce et taxons de référence potentiellement introgressifs						Caractéristiques florales			
1. Bretagne sud et Pays Nantais						a Taille moyenne du grand axe floral en mm			
2. Olonne et Noirmoutier						b Caractères de coloration des sépales			
3. St-Loup et façade atlantique						c Caractères de coloration des pétales			
4. Gironde (Entre-Deux-Mers)						d Angle gynostème / labelle			
5. Moyenne Garonne (Astarac, Pays des Serres et Quercy Blanc)						e Cavité stigmatique			
6. Mirepoix populations de l'Ariège et de l'Aude						f Bordure du labelle			
7. Populations de l'Hérault et du Roussillon						g Coloration du champ basal par rapport au labelle			
8. Populations de l'Ardèche						h Caractéristiques des gibbosités			
9. Populations de Marseille, des calanques et du littoral méditerranéen						i Pilosité marginale			
10. <i>Ophrys aranifera</i>									
11. <i>Ophrys aranifera</i>									
12. <i>Ophrys passionis</i> (<i>O. calioptera</i>)									
13. <i>Ophrys exaltata</i> subsp. <i>marzuola</i> (<i>O. occidentalis</i>)									
14. <i>Ophrys exaltata</i> subsp. <i>arachniformis</i>									

TABLEAU 1 Principales caractéristiques florales des populations araniformes à floraison précoce et de quelques populations de référence potentiellement introgressives.

B. L'arc méditerranéo-atlantique : un enchaînement de segments à caractères spécifiques (Planche 1 fig.1D)

Les études menées par la SFO PCV, sur plusieurs années ont démontré (RING et al. 2017a et 2017 b) qu'il était possible de faire des regroupements entre populations sur des critères anatomiques, biométriques, et biologiques (pollinisateurs).

Apparaît alors un découpage de l'arc méditerranéo-atlantique en 4 segments majeurs.

1. Un segment Vendéo-Breton. Il s'étend de la Vendée à la Pointe de Crozon en suivant la frange côtière de la Loire-Atlantique et se traduit principalement par une forte introgression de l'*Oph. aranifera* par *Oph. passionis*. Les photos de la planche 3 (fig. 3C phot. 1a à 1e) illustrent les principales caractéristiques de cette introgression.

2. Un segment vendéo-girondin. Il s'étend de la Vendée à la Gironde, en passant par la Charente-Maritime (stations de Saint-Loup). Il se caractérise avant tout par une forte introgression de l'*Oph. aranifera* par *Oph. araneola* et à un moindre degré par *Oph. passionis* (planche 3, fig. 3C, phot. 2a à 2e), introgression plus marquée dans le Bordelais, dans l'Entre-Deux-Mers, et le Fronsadais (étude non publiée sur un échantillonnage de 134 fleurs, aimablement communiqué par J.-C. BLANCHARD).

3. Un segment aquitano-ariégeois. C'est un tronçon complexe, car perturbé par de multiples influences, et dominé par *Oph. marzuola* et un *Oph. arachnitiformis* à périanthe vert (pas toujours faciles à discriminer) omniprésents dans le secteur.

4. Un segment provenço-languedocien. Il comprend l'**Ophrys de Marseille** avec ses extensions discutées dans différents articles: vers l'Ardèche (Violet G. 2019), vers l'Hérault (Soca R. & al. 2019), vers les Alpes Mmes, enjambant les massifs des Maures et de l'Estérel, géologiquement incompatibles (*Roches magmatiques*).

Est-il possible de trouver une logique et des fondements objectifs à cette succession de segments selon une disposition en arc ?

C. L'arc méditerranéo-atlantique : conjonction de facteurs multiples (Planche 2)

L'arc d'extension du Chêne vert traduit mal toute la diversité des milieux rencontrés, autant sur le plan géologique, pédologique, climatique et biogéographique

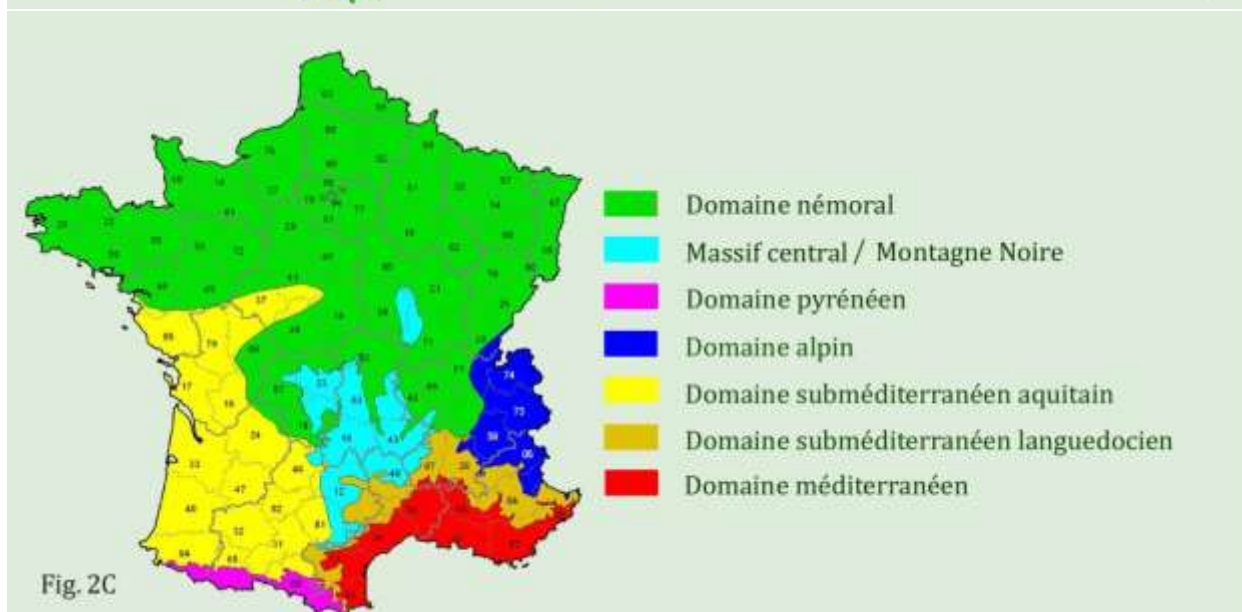
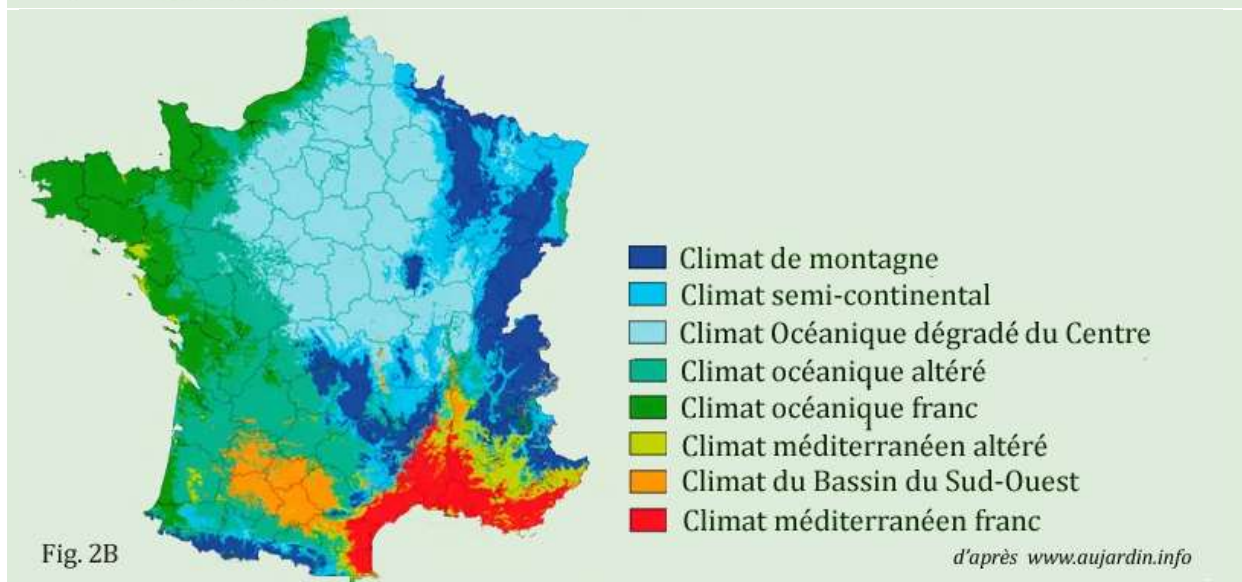
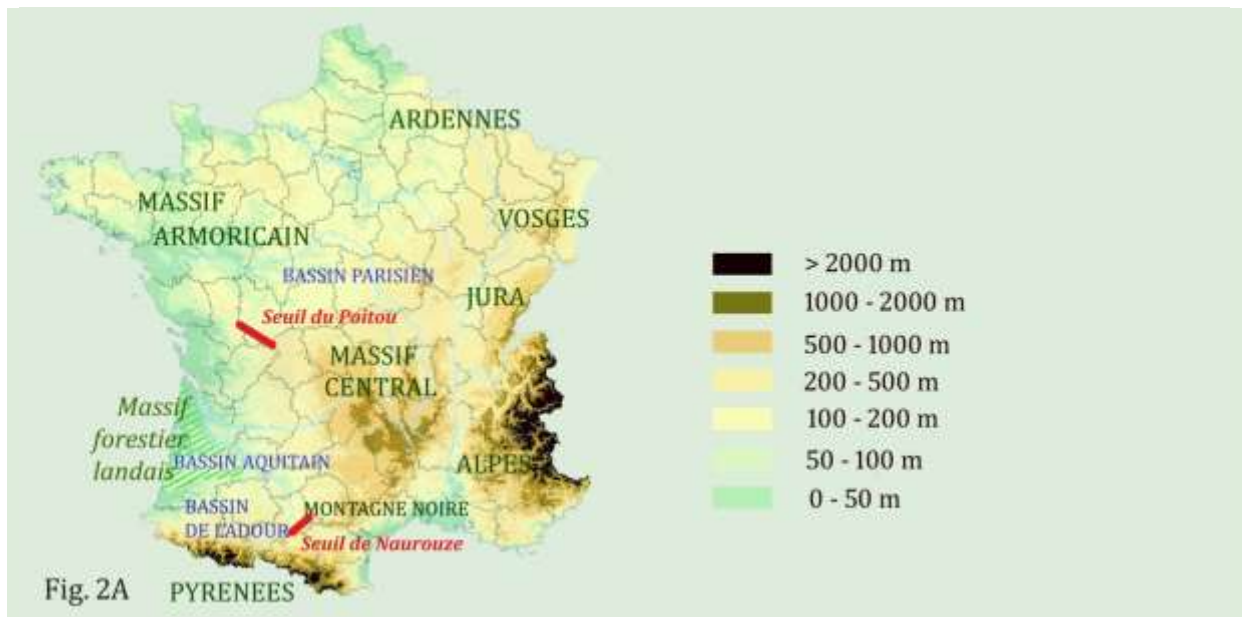
1. L'arc méditerranéo-atlantique, une réalité physique et géologique (fig. 2A)

La carte de géographie physique (Planche 2 fig. 2A) montre clairement que le domaine méditerranéen communique par un étroit couloir, entre Pyrénées et Montagne Noire, avec le Bassin Aquitain par-delà le seuil de Naurouze ou seuil du Lauragais (ligne de partage des eaux), pour remonter par le Gers, (Astarac et Pays d'Auch), tout en contournant l'immense massif forestier landais couvert par les sables éoliens du Pléistocène supérieur, très acides et donc impropres au développement des *Ophrys*, pour ensuite s'étaler largement en Gironde et remonter le long de la façade atlantique, avec comme rempart à l'est, les contours du Massif-Central et du Massif Armoricain faits de roches magmatiques et métamorphiques du socle hercynien.

2. L'Arc méditerranéo-Atlantique et ses composantes climatiques (fig. 2B)

Climat océanique et climat méditerranéen s'affrontent le long du couloir aquitano-languedocien de part et d'autre du Seuil de Naurouze qui constitue une barrière climatique. Des influences pyrénéennes et de la Montagne-Noire sont pareillement perceptibles. La carte 2B des climats illustre au mieux ces multiples influences qui se traduisent par un « climat du Bassin du Sud-Ouest » (fig. 2B) bien caractérisé.

La façade atlantique est sous régime climatique océanique franc avec quelques îlots de climat méditerranéen dégradé en Gironde, Oléron, Ré, Vendée, et Loire Atlantique.



3. L'arc méditerranéo-Atlantique, et ses composantes biogéographiques (fig. 2C)

La carte 2C de la planche 2 donne les grands domaines biogéographiques en France et montre une plus grande diversité dans la moitié sud du territoire, précisément dans le secteur couvert par l'arc méditerranéo-atlantique d'extension des *Ophrys* à floraison précoce.

Une certaine cohérence apparaît entre la répartition des *Ophrys* araniformes précoces (Planche 1 fig. 1D) et le découpage en zones physiques, climatiques et biogéographiques.

D. Confrontation de la carte de répartition des populations araniformes précoces avec les différentes données de géographie physique, climatiques, et biogéographiques

La prise en compte simultanée de toutes les données, par superposition des cartes de la Planche 2 permet de séparer 4 grands secteurs. (Planche 3 fig. 3A)

1. Un secteur méditerranéen sous climat méditerranéen franc et qui se superpose avec le domaine biogéographique méditerranéen. Son extension correspond à celle de l'*Ophrys* de Marseille avec ses présumées extensions héraultaise et ardéchoise. (SOCA & al. 2019)

2. Un secteur aquitano-ariégeois, caractérisé par le climat du Bassin du Sud-Ouest et qui se superpose au domaine biogéographique subméditerranéen aquitain. Son extension correspond au segment aquitano-ariégeois des formes à floraison précoce, sous forte pression exercée par *Oph. marzuola* et un *Ophrys arachnitiformis* à périanthe vert.

3. Un secteur vendéo-girondin, caractérisé par un climat océanique franc, en recouvrement partiel au plan biogéographique avec le domaine subméditerranéen aquitain. C'est précisément le secteur couvert par l'*Ophrys* de Saint-Loup, dans lequel celui-ci s'exprime de la façon la plus pure, sous forte pression d'*Ophrys araneola*.

4. Un secteur vendéo-breton, séparé du précédent biogéographiquement. Il comprend l'*Ophrys* des Olonnes et l'ensemble des populations araniformes de Sud-Bretagne et du Pays Nantais, tous fortement introgressés par *Ophrys passionis*.

Comparer la carte (planche 3 fig. 3A) de découpage en secteurs basés sur la confrontation des critères climatiques, biogéographiques et de géographie physique, avec la carte (planche 1 fig.1D) de découpage en segments basés sur la nature des taxons introgressifs dans les populations à floraison précoce. La concordance est parfaite et pourrait corroborer l'idée d'une plus grande complexité de l'arc méditerranéo-atlantique que celle suggérée par P. DELFORGE.

E. Discussion

L'approche intégratrice réalisée par la SFO PCV pour caractériser les populations araniformes précoces, contraste singulièrement avec celle, plus « classique » utilisée par les auteurs du taxon *Ophrys massiliensis* (J. VIGLIONE & E. VELA) qui appréhendent ce nouveau taxon comme une entité figée, avec ses caractéristiques intrinsèques, isolée du contexte orchidologique régional, avec comme seules spécificités : la phénologie et le caractère araniforme.

1. De la complexité de l'arc méditerranéo-atlantique

La figure 3C de la planche 3 illustre au mieux la démarche de la SFO PCV qui part de l'étude de la variabilité des populations sous influence d'espèces sympatriques génétiquement compatibles. Il en découle une approche dynamique de la caractérisation des populations.

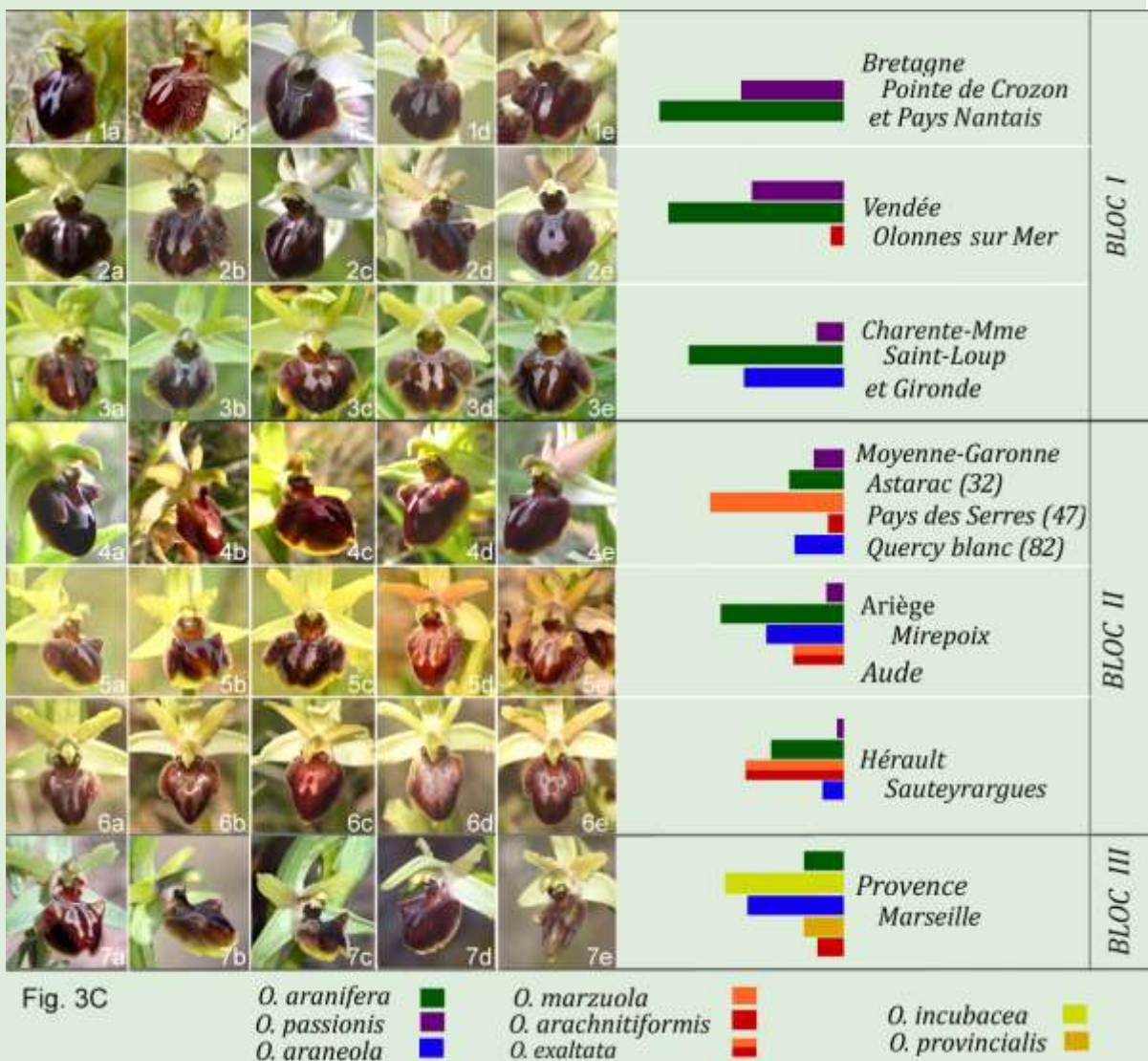
TITRE DE LA PLANCHE 2. Etude comparée des cartes : de géographie physique (Fig. 2A), climatique (Fig. 2B) et de biogéographie (Fig. 2C)



Fig. 3A Partage de l'arc méditerranéo-atlantique basé sur les critères de géographie physique, climatiques et biogéographiques.



Fig. 3B Répartition des taxons araniformes à floraison précoce telle que suggérée par l'étude réalisée par la SFO PCV (2013 à 2017)



Au lieu d'une figuration en tétraèdre pas toujours la plus appropriée pour cette étude, on a représenté côte à côte par des barres de longueur proportionnelle, le taux d'expression phénotypique de chacun des taxons introgressifs. Cette figuration, véritable **spectre des espèces introgressives** est suffisamment explicite pour la comparaison entre taxons ou populations, même si l'appréciation des taux d'introgression est difficile à établir, plus indicative que formelle, mais toujours objective, basée sur des observations concrètes. Il apparaît à la simple vue de ce tableau une répartition de l'ensemble des populations araniformes à floraison précoce en trois grands blocs.

1.1 Un bloc atlantique (Bloc I)

Le caractère araniforme est très fortement marqué et les caractères d'*Oph. aranifera* parfaitement discernables, d'où la confusion entretenue autour de ces populations, longtemps assimilées à *Oph. aranifera*. Deux secteurs sont identifiables. (Planche 3 fig. 3A) Un secteur vendéo-breton qui englobe les populations des côtes bretonnes et du Pays Nantais. Les fleurs de grande taille montrent une introgression systématique par *Oph. passionis* (Planche 3, fig. 3C phot. 1a à 1e). Ce critère permet d'intégrer l'*Ophrys* des Olonnes aux populations du Pays Nantais et des côtes sud-bretonnes, même si l'*Ophrys* des Olonnes présente des caractéristiques singulières. L'introgression des populations des Olonnes par *O. exaltata* subsp. *arachnitiformis* peut par ailleurs être discutée, voire remise en cause, même si 8% des pieds présentent un périanthe blanc ou rose. Il existe le long de la façade atlantique, des populations d'*O. passionis* à grosses fleurs et à périanthe blanc ou lavé de rose et qui ont pu transmettre ces caractères à l'*Ophrys* des Olonnes, tout comme il existe des populations d'*Oph. aranifera* à périanthe blanc. D'autre-part la macule, utilisée comme argument de discrimination, est extrêmement proche entre *Oph. passionis* et *Oph. arachnitiformis* et il suffit de quelques macules différemment jugées, car la distinction est parfois délicate entre macules à 2 segments et macules à 3 segments pour qu'on bascule du type *arachnitiformis* sur celui de *passionis*. Cette interprétation mettrait un terme à l'énigmatique introgression de l'*Ophrys* des Olonnes par un hypothétique *Ophrys arachnitiformis*

Un secteur vendéo-girondin englobe les populations araniformes précoces de Charente-Maritime (*Ophrys* de Saint-Loup) et de la Gironde. Il s'agit de pieds robustes et élevés, aux fleurs de grande taille regroupées au niveau sommital de l'inflorescence. Le labelle est systématiquement orné d'une large frange jaune, ondulante. Les pétales d'un jaune clair sont généralement crénelés sur les bords. Cette étude a révélé, outre la grande taille des fleurs, la constance de la forme très caractéristique du labelle, largement étalé, peu bombé, muni d'échancrures latérales, lui donnant un aspect trilobé. (Planche 3, fig. 3C phot. 3a à 3e)

TITRE DE LA PLANCHE 3.

Fig. 3A Carte de synthèse basée sur les données de géographie physique, climatiques et biogéographiques, en comparaison avec celle de la répartition des taxons araniformes à floraison précoce, telle que suggérée par la SFO PCV. (Fig. 3B).

Fig. 3C Répartition en 3 blocs des populations araniformes précoces. 1a à 1c, Pointe de Crozon (phot. G. BRATEAU). 1d, 1e, St Nazaire (phot. J.-Y. TENIERE). 2a à 2e, *Ophrys* des Olonnes. Les Sables d'Olonne (phot. Y. WILCOX). 3a à 3e, *Ophrys suboccidentalis*. (phot. J.-C. BLANCHARD). 4a, à 4c, Nébuleuse *Oph. marzuola* (Lauzerte). 4d, 4e Hybrides *Oph. marzuola* x *Oph. aranifera* (Lebreil) (phot. J.-P. RING). 5a, à 5e, Ariège (Mirepoix) (phot. M. ALBORGHETTI). 6a à 6e, Hérault (Sauteyrargues) (phot. J. CHARREAU). 7a à 7e *Oph. massiliensis* (Calanques de Marseilles) (phot. P.-M. BLAIS).

1.2 Un bloc aquitano-languedocien (Bloc II)

Il est sous influence prégnante d'*Oph. marzuola* et d'un *Oph. arachnitiformis* à périanthe vert. Le secteur de la Moyenne-Garonne est d'une extrême complexité, et des variations sont perceptibles d'une population à l'autre, (Planche 3 phot. 4a à 4c) en fonction du degré d'introgression de l'*Ophrys marzuola* par *Oph. araneola*, *Oph. aranifera*, *Oph. passionis*, ou parfois un *Oph. arachnitiformis* (RING & al.2017b), donnant naissance à une nébuleuse de formes qu'il convient de regrouper sous l'unique taxon *Oph. marzuola* (*Oph. occidentalis*) Certaines populations du Quercy Blanc, à cheval sur le Tarn & Garonne et le Lot, entre Bouloc, au nord de Lauzerte (82), et Lebreil (46), à phénologie légèrement décalée (de 8 à 15 jours) sont des populations hybrides, d'hybridation récente, entre *Oph. marzuola* et *Oph. aranifera* (étude personnelle). Elles doivent être considérées à part.

Les secteurs ariégeois et audois subissent une influence méditerranéenne plus marquée, perceptible au niveau de certaines caractéristiques maculaires (étude personnelle réalisée en 2017 à partir d'un échantillonnage de 70 fleurs de l' « *Ophrys* de Mirepoix », aimablement communiqué par M. ALBORGHETTI). L'influence d'*Oph. exaltata* y est nettement perceptible (PLANCHE 3 phot.. 5d, 5e) et permet de discriminer l'*Ophrys* de Mirepoix par rapport à l'*Ophrys* de Saint-Loup, malgré des critères de convergence fortement marqués au niveau du labelle, (étalé, peu bombé, à échancrures latérales et marge jaune fréquentes, pétales jaunes, crénelés sur les bords...) (PLANCHE 3 phot. 5a à 5c)

Le secteur héraultais montre, dans sa partie occidentale une concordance avec le secteur précédent, ariégeois et audois. Une étude sur un échantillonnage photographique de 30 fleurs réalisé à Sauteyrargues par J. CHARREAU montre une forte similitude avec les populations ariégeoises et audoises, mais avec une pression plus forte exercée par un *Oph. arachnitiformis* à périanthe vert (Phot. 6a à 6e). Il convient donc de regrouper les secteurs ariégeois, audois et pour partie héraultais, sous une même entité occitane, dans le prolongement de la nébuleuse de la moyenne-Garonne, même si des populations d'*Oph. massiliensis* ont pu être formellement identifiées dans l'est du département. (FALVARD A., 2017)

1.3 Un bloc provençal (Bloc III). Il exclut les populations ariégeoises et audoises. Il est entièrement sous pression de taxons spécifiquement provençaux. Une grande complexité apparaît au niveau de l'*Oph. massiliensis*,interpénétré par de multiples influences essentiellement méditerranéennes. Les documents photographiques du *Bloc III* montrent des spécimens floraux illustrant de telles introgressions. Phot.7a : influence d'*Oph. provincialis*, à macule largement cernée de blanc. Phot. 7b, 7c : influence d'*O. araneola*. Phot. 7e : influence d'*Oph. arachnitiformis*. Dans tous les cas les gibbosités sont particulièrement élevées (7a à 7e), de forme très caractéristique, arrondies et pro-versées, comme si le labelle vous tendait les bras ce qui les rapproche beaucoup de celles d'*Oph. incubacea*. La pression par *Oph. aranifera* est perceptible au niveau de la macule à segment 3 fréquemment régressé.

2. Une assimilation abusive de l'*Ophrys suboccidentalis* à *Oph. massiliensis*

La seule comparaison des *Blocs I et III* suffit à montrer qu'*Oph. massiliensis* est un taxon typiquement méditerranéen, et que *Oph. suboccidentalis* appartient à une entité atlantique parfaitement caractérisée et ce n'est pas la prise en compte d'un unique critère, la taille du labelle (DELFORGE P. 2019) qui suffit à balayer un travail de terrain, basé sur des critères objectifs multiples, soumis à évaluation. (RING & al. 2017)

3. Une annexion abusive des populations occitanes à *Oph. massiliensis*

Il en va de même de l'annexion des populations précoces, ariégeoise, et audoises, (*Ophrys* de Mirepoix) à *Oph. massiliensis* (SOCA et al. 2019). Le spectre des taxons introgressifs

(planche 3 fig.3C) montre leur appartenance à un *Bloc II aquitano-languedocien*. La situation de l'Hérault est complexe. La présence d'*Oph. massiliensis* en bordure orientale, aux confins du Gard est parfaitement avérée, (FALVARD A., 2017) mais le reste du département est sous la pression du complexe *Oph. exaltata*. N'étant pas spécialiste de ce secteur, j'admets volontiers qu'une zone de transition, (ZT) (Planche 3 fig. 3B) existe dans la région de Montpellier. Ce dernier exemple révèle toute la complexité, sur le terrain, lorsqu'on passe d'un secteur à un autre.

4. Des zones de transition ou zones charnières généralement complexes

4.1 Le secteur vendéen : transition entre *Oph. suboccidentalis* et les populations bretonnes d'*Oph. suboccidentalis* subsp. *olonae*

Une étude très fouillée sur les populations de l'île de Noirmoutier, grâce aux échantillons rassemblés par P. BERTHELOT en 2016, ont permis de visualiser la transition entre *O. suboccidentalis* et sa sous-espèce *olonae* (RING & al. 2017a). La station des Sableaux présente une population identifiable à *Oph. suboccidentalis*, alors que celle de La Tresson présente toutes les caractéristiques de l'*Ophrys* des Olonnes. Une 3^{ème} station, des Quatre-Vents montre une position intermédiaire faisant transition entre l'*Ophrys* de Saint-Loup et l'*Ophrys* des Olonnes. On peut donc considérer l'île de Noirmoutiers comme une zone charnière entre le secteur vendéo-girondin à *Oph. suboccidentalis* et le secteur vendéo-breton à *Oph. suboccidentalis* subsp. *olonae*

4.2 Le département de l'Hérault : zone charnière entre la répartition d'*Oph. massiliensis* et le complexe languedocien d'*Oph. exaltata*

Comme discuté précédemment la présence d'*Oph. massiliensis* dans l'est du département de l'Hérault est incontestable. L'espèce y a été formellement identifiée dans plusieurs stations à l'est et au nord-est de Montpellier aux alentours de Saint-Mathieu-de-Trévières, Sauteyrargues, Valflaunès, Clapiers... (FALVARD A., 2017).

Le même secteur a été prospecté par notre ami J. CHARREAU de la SFO PCV en 2019 en particulier dans les environs de Sauteyrargues. Un échantillonnage photographique de 26 clichés a révélé qu'il ne pouvait s'agir d'*Oph. massiliensis* et que tous les spécimens devaient être attribués au complexe *Oph. exaltata*.

5. Que penser des populations à floraison précoce de l'Isère?

L'isolement des populations de Venon et de Vif (38) (LAMAURT G.2018) par rapport à l'arc méditerranéo-atlantique surprend. Des cas de convergence de forme entre populations, ne manquent pas, à l'instar des populations hybrides du Quercy Blanc, convergentes avec *Oph. suboccidentalis*. (Planche 3 fig. 4d et 4 e). Il pourrait s'agir de populations hybrides entre *Oph. aranifera* et *Oph. araneola* et donc potentiellement convergentes avec *O. suboccidentalis* dont le spectre d'introgession (planche 3 fig. 3a à 3e) montre qu'il s'agit précisément des deux taxons introgressifs.

Conclusion

Assimiler les *Ophrys* araniformes à floraison précoce de la façade atlantique à l'unique taxon (*Oph. massiliensis*), comme le préconise P. DELFORGE, est extrêmement réducteur et occulte toute la complexité et la diversité des formes en relai, qu'il vaut mieux considérer comme appartenant à un **continuum araniforme** dans lequel un certain nombre de taxons ont pu être décrits (figure 3B de la Planche III). Nous avons là, sous nos yeux, un bel exemple d'une spéciation en cours, faite de formes en relai, dont les extrêmes, éloignés géographiquement, et biogéographiquement, sous des contraintes climatiques très nuancées, finissent par s'isoler génétiquement. L'histoire et la trajectoire évolutives ne sont

pas écrites d'avance et se déterminent en fonction des conditions extrinsèques (essentiellement climatiques et biotiques, en rapport avec les pollinisateurs) et intrinsèques, épigénétiques (liées à la flexibilité et la malléabilité du génome). L'influence du dérèglement climatique, aujourd'hui admis par le plus grand nombre, pourrait infléchir et venir influencer cette évolution et déjà à l'échelle de quelques décennies on peut voir des lignes bouger quant à la répartition de certains taxons méditerranéens que nous voyons remonter et s'installer le long de la façade atlantique, interférant au passage avec les flux géniques déjà en cours.

REMERCIEMENTS

Membres du COB : BERTHELOT Philippe, BIRON Liliane, BRERET Martine, BRIDON Colette, CHARREAU Jacques, DEXPERT Sébastien, FOUQUET Paul, GUERIN Jean-Claude, LETIENT Alain, MATHE Jean-Michel, POTIRON Jacques, QUERRE Jean-Claude, RENAULT Bernard, RING Jean-Pierre, WILCOX Yves. Envoi d'échantillonnages : P.-M. BLAIS, M. ALBORGHETTI, J.-C. BLANCHARD. Traductions en anglais : M. LETIEN. Relecture : J.-M. MATHE, P. FOUQUET. Que ceux que j'aurais pu oublier pardonnent mon étourderie.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGLADE J.-P., 2010.- Situation d'*Ophrys aranifera* HUDSON en Languedoc-Roussillon et en Aveyron. *SFO – Languedoc* 8 : 11-13.
- DELFORGE P., 2019.- Remarques sur l'identité d'*Ophrys suboccidentalis* et, en conséquence, sur la répartition d'*Ophrys massiliensis* J. Eur. Orch. 51(3-4): 339-362
- FALVARD A., 2017.- Compte Rendu de visite dans l'Hérault 25/26 février 2017, observation des orchidées précoces. *Note SFOA 2017-01*
- LAMAURT G., 2018.- Les *Ophrys* précoces de Venon et de Vif . *L'Orchidophile* 2016 : 49-56
- NICOLE M. et ANGLADE J. P. 2007. Ecologie d'*Ophrys massiliensis* dans l'Hérault. *Bulletin de la SFO-Languedoc* 4 : 16-17.
- RING J.-P. & al., 2017a. - Etude des populations araniformes à floraison précoce de la façade atlantique *L'Orchidophile* 214 : 301-321.
- RING J.-P. & al., 2017b. - *Ophrys suboccidentalis* Ring, Querré & Wilcox sp. nova et *Ophrys suboccidentalis* subsp. *oloniae* Ring et Wilcox : deux nouveaux taxons pour l'arc atlantique *L'Orchidophile* 215 : 379-396
- SOCA R. & al., 2019.- L'aire de répartition d'*Ophrys massiliensis* s'étend vers l'ouest de l'Occitanie (France). *L'Orchidophile* 223 : 339-348
- VELA E. 2007. Révision taxonomique de l'*ophrys* de Marseille (Orchidaceae), *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione et Véla) comb. Nova : un essai de systématique intégratrice. *Candollea* 62 : 109-122.
- VIGLIONE J. & VELA E. - 1999. Un taxon précoce à petite fleurs du groupe d'*Ophrys massiliensis* sp. nov. *L'Orchidophile* 135:12
- VIOLET G. 2019.- Extension de la population languedocienne d'*Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* en Ardèche méridionale. cdnfiles1.biolovision.net

* Jean-Pierre RING

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