

INTRODUCTION.

L'utilisation de l'outil spectral maculaire s'est révélée déterminante pour la détermination de la position taxonomique des espèces araniformes à floraison précoce de la façade atlantique.

Malgré la complexité des macules des fucifloridae il est tout à fait légitime d'engager une étude similaire sur les énigmatiques populations fucifloroïdes à floraison tardive de l'Estuaire de la Gironde et ce malgré leur extrême complexité parfois, un vrai défi !

La macule des fucifloridae est construite sur le même plan d'organisation que celui des espèces araniformes.

Pour le lecteur peu familiarisé avec cette structure je ne saurais trop recommander de consulter au préalable l'article du PDF 17.

Les études antérieures sur les espèces araniformes ont toutes montré que la macule des eu-Ophrys résultait de la répétition, un nombre défini de fois, d'un même motif de base, selon une géométrie immuable mise en place au cours du développement embryonnaire.

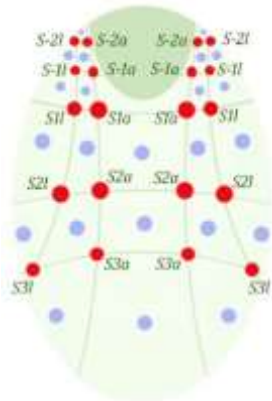


fig. 1a

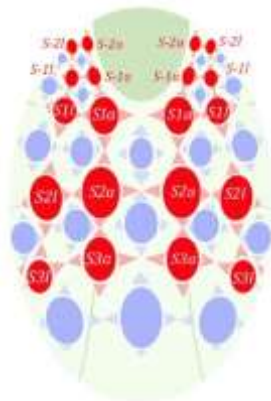


fig. 1b

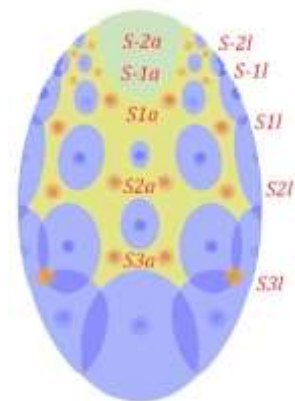


Fig. 1c

Fig. 1.- Mise en place des ébauches embryonnaires du plan d'organisation de la macule.

- En rouge, (fig.1a) les champs maculaires embryonnaires. Ils exercent entre eux une action agoniste et s'attirent mutuellement au cours du développement (fig.1b) pour finir par confluer en une structure qui préfigure la future macule. (fig.1c)

- En bleu les champs extra-maculaires. Ils exercent pareillement entre eux une action agoniste pour finir par confluer en une structure qui préfigure tous les espaces externes à la macule ou englobés par elle à l'instar des ocelles.

Champs maculaires et extra-maculaires exercent réciproquement une action antagoniste. De cette confrontation à pressions isodynamiques naissent les aspects caractéristiques de la macule. (fig. 2)

D'une part les ocelles, axiaux et latéraux.

D'autre-part les concavités marginales de la macule.



fig. 2a



fig. 2b



fig. 2c

Fig. 2.- Réalisation de la macule chez *Ophrys scolopax*

La limite de confrontation entre structures maculaires et extra-maculaires est sur le plan histologique et cytologique une zone d'inhibition exercée par les champs extra-maculaires sur les champs maculaires. Les cellules y conservent des caractères indifférenciés : taille basse et non pigmentation qui reste donc jaunâtre comme dans les ébauches maculaires primitives. Les zones de la macule suffisamment éloignées des champs extra-maculaires échappent à cette inhibition et se différencient avec élévation des cellules et développement de la pigmentation spécifique. Il en résulte la subsistance au niveau de la zone de contact, d'un liseré clair indifférencié qui limite la macule (fig. 2b et 2c).

La structure de la macule telle que venant d'être mise en place ne se réalise pas toujours dans toute sa perfection et des altérations de cette structure peuvent apparaître au cours du développement.

- Certaines de ces altérations sont purement accidentelles et ne seront pas prises en compte.
- D'autres au contraire montrent une fréquence d'apparition tout à fait caractéristique de l'espèce. Leur expression donne une image de l'espèce que j'ai traduite sous la forme du spectre maculaire.

Elaboration du spectre maculaire.

Une des caractéristiques fondamentales de la macule des fucifloridae est son extension latérale par développement des champs maculaires latéraux nettement plus développés que chez les espèces araniformes. Cette caractéristique sera encore plus visible chez les espèces fucifloroïdes du fait du large étalement du labelle.

Le spectre maculaire des fucifloridae se doit de prendre en compte non seulement les éléments de la macule axiale, comme pour les espèces araniformes, mais aussi les éléments de structure de la macule latérale et nous utiliserons la nomenclature de la figure suivante pour désigner les structures axiales et latérales de la macule.

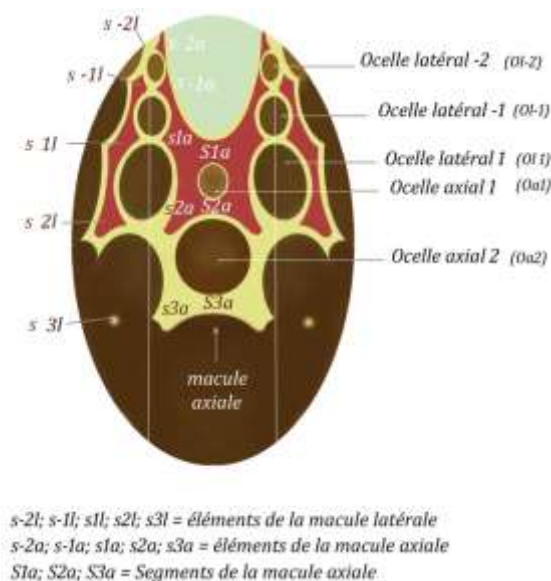


Fig. 3.- Modèle « parfait » sans altérations, de la structure maculaire chez *Ophrys scolopax*.

Eléments de la macule axiale pris en compte pour l'élaboration du spectre maculaire.

Nous appliquerons le même système de codage que celui utilisé pour les macules des *Ophrys* araniformes (cf. PDF 17).

Toute continuité de structure entre éléments consécutifs ou symétriques sera marquée par le chiffre 1
Toute discontinuité sera marquée par le chiffre 0.

Nous pouvons donc codifier la structure maculaire axiale par une succession de codes à 3 chiffres.

- Le premier désigne le rang du segment considéré ; 1, 2, ou 3, exceptionnellement 4. Les éléments s-1a et s-2a du collier périgynostémien ne sont pas pris en compte dans cette étude.
- Le deuxième, la continuité (1) ou la discontinuité (0) avec le segment antécédent.

- Le troisième la réalisation (1) ou la non réalisation (0) du pont entre éléments symétriques de la macule axiale.

Rang du segment	Segment 1 axial	Segment 2 axial	Segment 3 axial
Combinaisons	111	211	311
	110	210	310
	101	201	301
	100	200	300

Fig. 4.- Codification des éléments de la macule axiale pris en compte dans l'élaboration du spectre maculaire.

A titre indicatif et pour mieux se familiariser avec le système de codage utilisé, quelques exemples de codage pour la macule axiale chez l'espèce *Ophrys scolopax*.

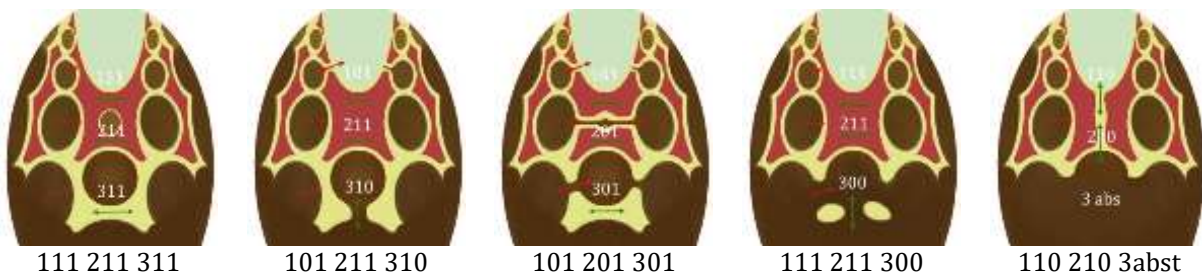


Fig. 5.- Exemples de codification de la structure de la macule axiale.

La réalisation de l'ocelle axial (Oa1) (fig.3) sera marquée Oa1⁺, son absence étant marquée Oa1⁻. La réalisation de l'ocelle axial (Oa2) est conditionnée par la réalisation de la combinaison 311 déjà prise en compte dans le spectre et ne sera donc pas réitérée.

Eléments de la macule latérale pris en compte pour l'élaboration du spectre maculaire.

Chez *Ophrys scolopax* comme chez les autres fucifloridées la caractéristique la plus frappante et la plus spectaculaire de la macule est la réalisation des ocelles latéraux.

Leur présence est conditionnée par la réalisation simultanée de la continuité entre segments latéraux consécutifs et des ponts transverses entre éléments axiaux et éléments latéraux de la macule.

Trois ocelles latéraux peuvent ainsi être réalisés : (fig.3)

- L'un (Ol-2) lié aux segments du collier péri-gynostémien ne sera pas pris en compte dans le spectre à cause de la complexité de cette zone très réduite, perturbée par les gibbosités et surtout difficile à analyser lorsque le spectre doit être établi à partir de documents photographiques.
- Un deuxième (Ol-1) est situé entre s-1l et s1l.
- Le troisième Ol1, le plus volumineux, est l'homologue latéral de l'ocelle axial Oa1

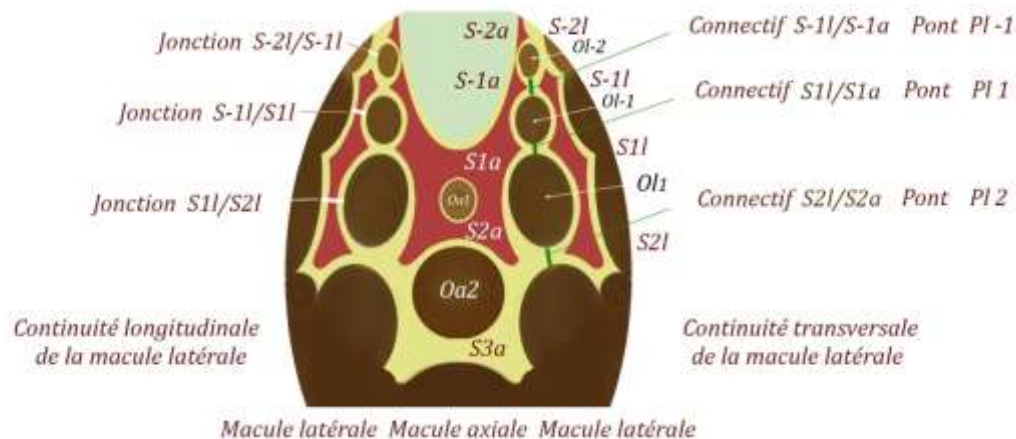


Fig. 6.- La réalisation des ocelles latéraux est conditionnée par la continuité longitudinale et transversale de la macule latérale.

Chez *Ophrys scolopax* cette « structure parfaite » de la macule latérale est comme pour la macule axiale, rarement réalisée :

- Soit par non réalisation des ponts transversaux PI-1, PI1 et PI2 (fig.6)
- Soit par apparition d'une disjonction entre éléments consécutifs de la macule latérale, entre s-2l et s-1l, entre s-1l et s1l, enfin entre s1l et s2l.

Le même codage à 3 chiffres que celui utilisé pour la macule axiale sera utilisé pour exprimer les caractéristiques de continuité et de discontinuité au niveau de la macule latérale. Le code à 3 chiffres exprime:

- Pour le 1^{er} chiffre, le rang du segment considéré 1, 2, 3 à hauteur équivalente des segments axiaux. Tout segment absent sera marqué 1 abs. 2 abs. ou 3 abs. selon son rang.
- Le 2^{ème} chiffre marque la continuité (1) ou la discontinuité (0) du segment latéral de rang (n) avec le segment de rang antécédent (n-1)
- Le 3^{ème} chiffre marque la liaison par un pont (1) ou l'absence de liaison (0) entre un segment latéral donné et son homologue de même rang de la macule axiale.

A titre d'exemple ci-dessous quelques modèles de codification de la macule latérale chez *Ophrys scolopax*. (Les deux segments S-1a et S-2a du collier péri-gynostémien ne sont pas pris en compte pour l'établissement du spectre maculaire)

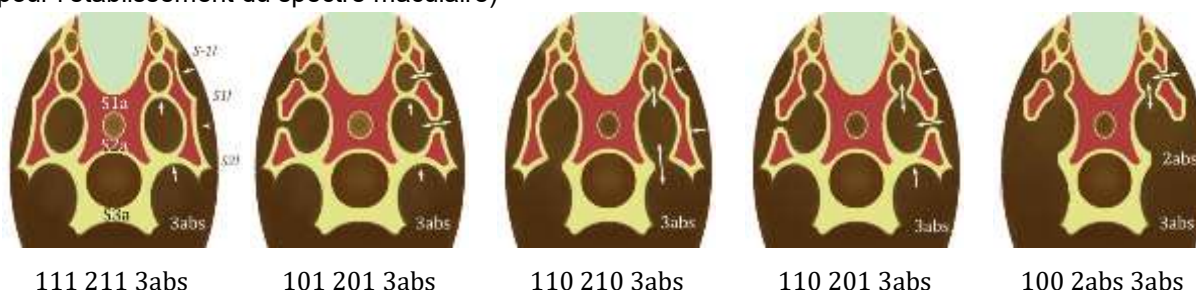


Fig. 7.- Exemples de codification de la structure de la macule latérale et de ses relations avec la macule axiale.

La combinaison du codage de la macule axiale avec celui de la macule latérale donne l'expression globale de la structure de la macule telle que traduite à titre d'exemple dans le tableau ci-dessous pour l'espèce *Ophrys scolopax*.

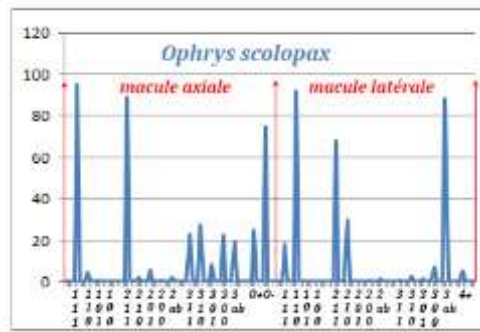
Tableau de saisie des données pour *Ophrys scolopax*.

L'échantillon étudié a été réalisé en Charente à partir de 3 populations dont les effectifs ont été cumulés.

Echantillon de 137 fleurs. Prélèvement du 28 05 2016 sur les stations de Rouillac-Génac-Marsac. en Charente (16)													
Macule axiale													
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs
94.8	4.3	0.7	0	89.0	2.1	5.8	0.7	2.1	22.9	27.4	8.1	22.2	19.2
Macule latérale													
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs
7.9	92.0	0	0	67.9	29.7	0	0.7	1.5	0.78	2.3	1.5	7.0	88.1

N.B. Les valeurs en gras expriment pour chaque combinaison le % par rapport à la population globale.
Fig. 8 Tableau de saisie des données pour le spectre maculaire d'*Ophrys scolopax*.

La traduction graphique des données aboutit au spectre maculaire, caractéristique de l'espèce.



Chaque pic correspond à une combinaison dont le code à 3 chiffres doit être lu dans le sens vertical. Ainsi le premier grand pic de gauche du spectre correspond à la combinaison 111 c.à.d. un premier segment S1a de la macule axiale lié aux éléments s-1a du collier péri-gynostémien et présentant le pont transverse reliant les éléments s1a symétriques. Le 2^{ème} grand pic correspond à la combinaison 211.....

Fig. 9.- Spectre maculaire de l'Ophrys scolopax.

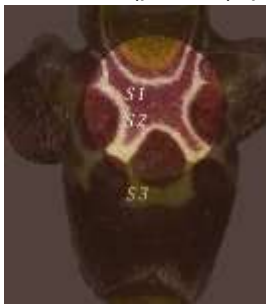
La partie gauche du document correspond au spectre de la macule axiale.

La partie droite correspond à celui de la macule latérale et de ses relations avec la macule axiale.

Caractéristiques de la macule axiale.

Près de 95 % des fleurs possèdent un 1^{er} segment complet (pic 111) parfaitement lié au collier péri-gynostémien avec réalisation du pont transverse.

De même pas loin de 90 % des fleurs possèdent un 2^{ème} segment lié au 1^{er} avec réalisation du pont transverse (pic 211) qui n'est rompu que dans 2% des cas (210 + 200)



La très forte liaison longitudinale et transversale des segments S1 et S2 de la macule axiale se traduit par leur quasi fusion, si caractéristique de la majorité des fleurs (fig. 10), entraînant la disparition dans plus de 75% des cas de l'ocelle proximal Oa1 marquée (O⁻) sur le spectre. Parfois son existence est encore perceptible par la présence d'une légère dépression.

Fig.10.- Caractéristiques des segments S1 et S2 de la macule axiale chez *Ophrys scolopax*

A la grande stabilité de structure de la macule axiale au niveau des segments 1 et 2 s'oppose une forte hétérogénéité de structure au niveau du segment 3. Les 5 pics (en rouge) visibles sur le spectre de la figure 11 correspondent à 5 combinaisons (311, 310, 301, 300, 3abs) dont les caractéristiques sont illustrées en-dessous.

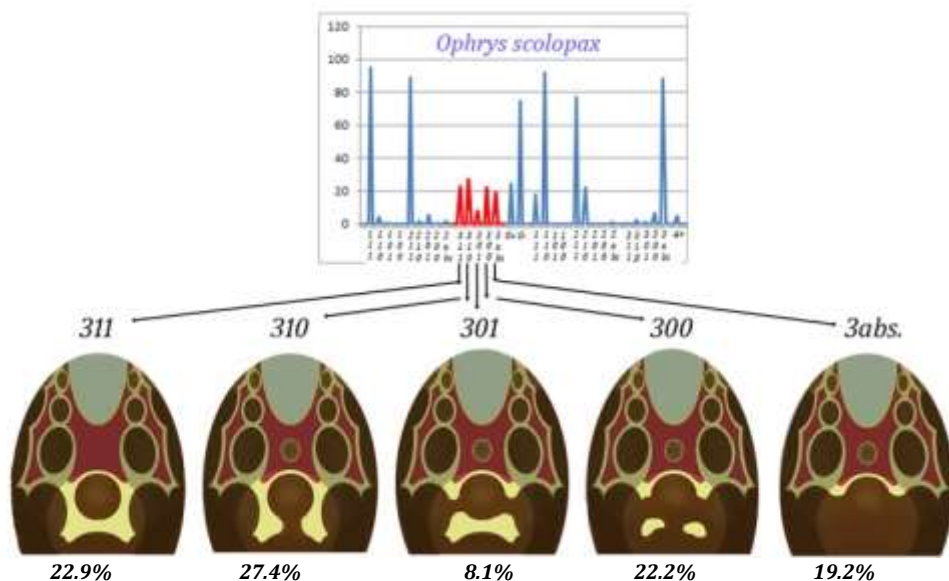


Fig.11.- Caractéristiques du segment 3 axial de la macule chez *Ophrys scolopax*.

Contrairement aux segments 1 et 2 fortement liés, le 3^{ème} segment de la macule axiale présente une liaison faible avec le segment 2 qui le précède. Cette liaison n'est effective que dans 50 % des cas. (311+310)

De même le pont transverse entre éléments symétriques du segment 3 est peu solide car rompu dans près de 50% des cas (310+300)

Il en résulte que l'ocelle axial distal Oa2 n'est réalisé que dans près de 23% des cas (combinaison 311).

L'ocelle axial proximal Oa1 n'est réalisé selon le spectre (pic O+) que dans 24% des cas.

La réalisation des deux ocelles axiaux Oa1 et Oa2 est donc équitable et fortement minoritaire.

Caractéristiques de la macule latérale et de ses relations avec la macule axiale.

Les caractéristiques de la macule latérale vont dépendre :

- d'une part des liaisons entre segments consécutifs S-1I et S1I, entre S1I et S2I et entre S2I et S3I, le segment S3I étant majoritairement absent (88%) (fig.6)

- d'autre part des ponts P1-1, P1I et P2I entre segments latéraux et segments axiaux de même niveau.

La réalisation de toutes ces liaisons mène à la réalisation par demi-labelle de 3 ocelles latéraux dont l'un (OI-2) à la hauteur du collier péri-gynostémien ne sera pas pris en compte dans le spectre pour les raisons précédemment évoquées.

Il apparaît clairement sur le spectre maculaire que la continuité entre segments latéraux est parfaitement assurée, d'une part entre S-1I et S1I ($111+110 \approx 100\%$), d'autre part entre S1I et S2I ($211+210 = 97.6\%$)

La présence des ocelles latéraux va donc dépendre presque exclusivement de la réalisation des ponts transverses P1I et P2I entre macule axiale et macule latérale.

Quatre combinaisons sur le spectre concernant la réalisation des ponts latéraux P1I et P2I ou leur absence.

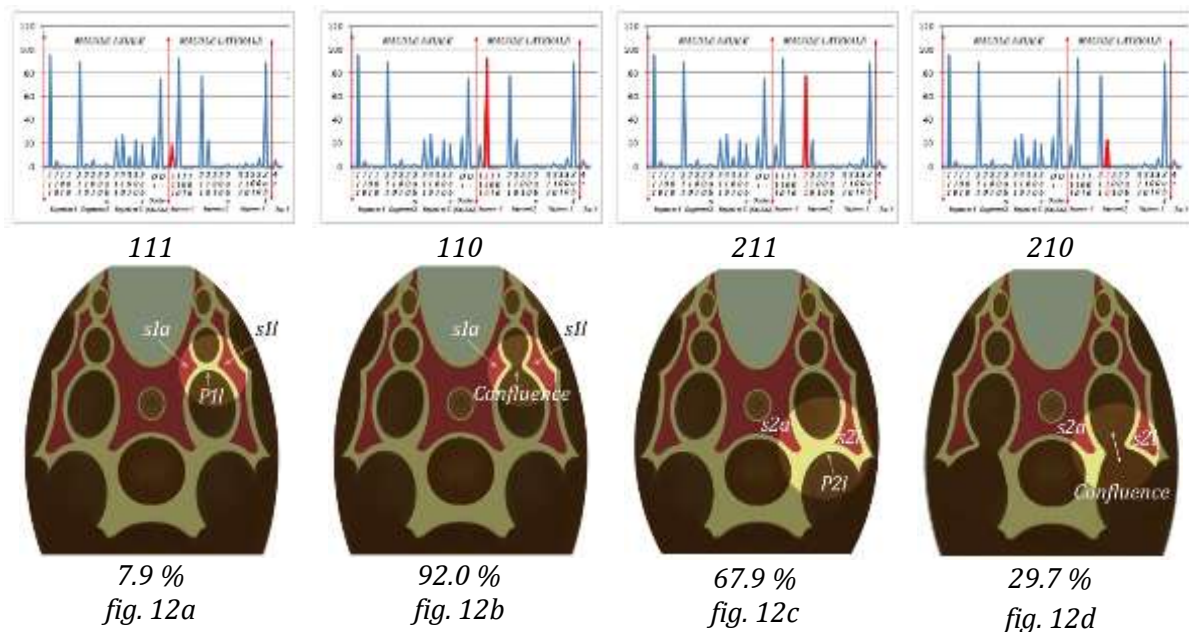


Fig. 12.- Probabilité de réalisation des ponts et des ocelles latéraux.

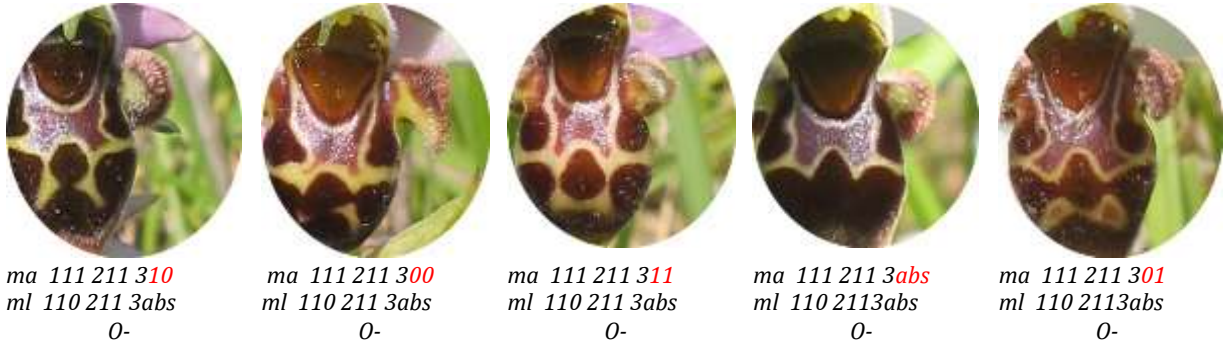
Le pont [P1I] n'est réalisé que dans 7.9 % des cas (fig. 12a). Il en résulte dans 92 % des cas, (fig.12b) la confluence des ocelles latéraux O1I et O2I en un ocelle unique d'aspect piriforme.

Le pont [P2I] est au contraire majoritairement maintenu, dans 67.9% des cas (fig. 12c). Sa rupture (210) entraîne l'ouverture de l'ocelle O2I sur l'espace péri-maculaire. (fig.12d)

Au vu de toutes les caractéristiques du spectre maculaire aussi bien axiales que latérales on voit clairement en prenant en compte les pics majeurs du spectre maculaire que le type le plus représentatif de l'*Ophrys scolopax* correspond à la formule spectrale :

Macule axiale	111 211 3 x y z ... O-
Macule latérale	110 211 3abs

Ce type se décline sur 5 modes majeurs selon les caractéristiques **x y z...** du segment 3 axial (cf. fig. 13), ce qui nous conduit à 5 types de macules les plus représentatives de l'espèce classés en fonction de leur représentativité.



ma = macule axiale ml = macule latérale

Fig. 13.- Types maculaires parmi les plus représentatifs de l'espèce *Ophrys scolopax*.

Compte-tenu du nombre élevé de caractères maculaires identifiés pour l'établissement du spectre, il faut s'attendre à voir apparaître dans les populations une multitude d'autres combinaisons mineures à côté des combinaisons majeures ci-dessus figurées.

La figure 14 en donne quelques-unes représentatives des pics mineurs du spectre maculaire. Elles concernent principalement :

- L'expression de l'ocelle O1a de la macule axiale (*pic O+ du spectre*)
- L'expression de l'ocelle latéral O1l par maintien du pont P1l (*pic 111*)
- L'ouverture de l'ocelle latéral O2l sur l'espace péri-maculaire par ouverture du pont P2l (*pic 210 du spectre*)

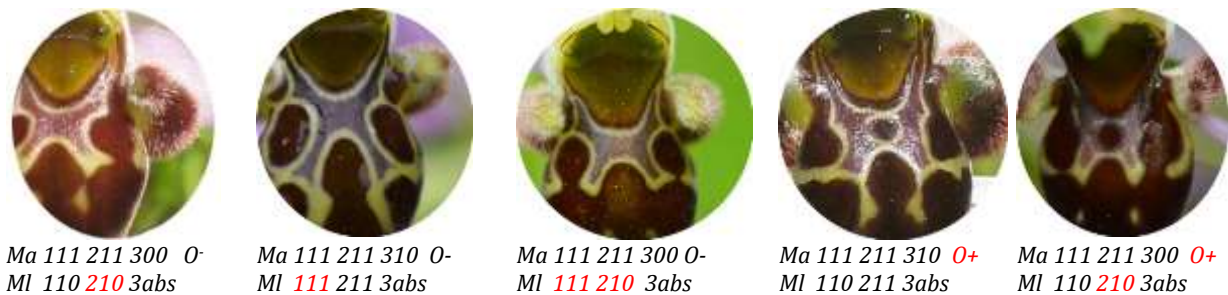


Fig.14 Macules de l'*Ophrys scolopax* à caractères minoritairement représentatifs.

Toutes les autres anomalies à taux d'expression très bas (< à 5 %) sont sans valeur statistique.

L'étude de la macule chez *Ophrys scolopax* telle qu'elle vient d'être explicitée va permettre d'aborder celle de l'*Ophrys* énigmatique de l'Estuaire de la Gironde en toute clarté et de la confronter avec celle de populations témoins.

Etude de la macule et du spectre maculaire chez l'*Ophrys fucifloroïde* énigmatique de l'Estuaire de la Gironde.

L'étude a été menée sur deux stations, celles de Moque-Souris et de Font-Garnier. Les faibles effectifs sur la station de Moque-Souris sur les années récentes nous ont incités à réitérer l'étude sur plusieurs années et à réaliser in fine un spectre sur les valeurs cumulées.

Saisie des données.

Les chiffres en gras indiquent les pourcentages pour chaque combinaison par rapport à l'effectif global de la population.

Ophrys de l'Estuaire Station de Font Garnier Charente Maritime (17)															
Echantillon de 160 fleurs. Prélèvement du 09 06 2016															
Macule axiale															
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs	[1a/2a] 1	[1a/2a]0
98.3	1.6	0	0	93.3	3.3	1.6	1.6	0	17.2	29.3	12	25.8	15.5	33.3	66.6
Macule latérale															
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs	4 +	
1.9	94.2	0	3.8	31.2	9.4	46.4	12.7	0.9	0	1.6	3.3	26.6	66.6	0.9	

Ophrys de l'Estuaire Stations de Moque-Souris en Charente-Maritime (17)															
Valeurs cumulées 2013/14/16															
Macule axiale															
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs	[1a/2a] 1	[1a/2a]0
92.8	7.1	0	0	99.2	0.7	0	0	0	17.2	30.7	15.4	18.7	4.6	35	64.8
Macule latérale															
111	110	101	100	211	210	201	200	2abs	311	310	301	300	3abs	4 +	
7.7	91.2	0	1	30.5	8.8	42.4	18.1	1.3	1.6	5.6	2.9	11.6	79.9	1.3	

Fig.15.- Tableaux de saisie des données pour l'Ophrys de l'Estuaire.

Figuration des spectres maculaires.

A titre de comparaison on a reproduit à côté de l'Ophrys de l'Estuaire le spectre précédemment établi pour *Ophrys scolopax*.(fig. 16.1)

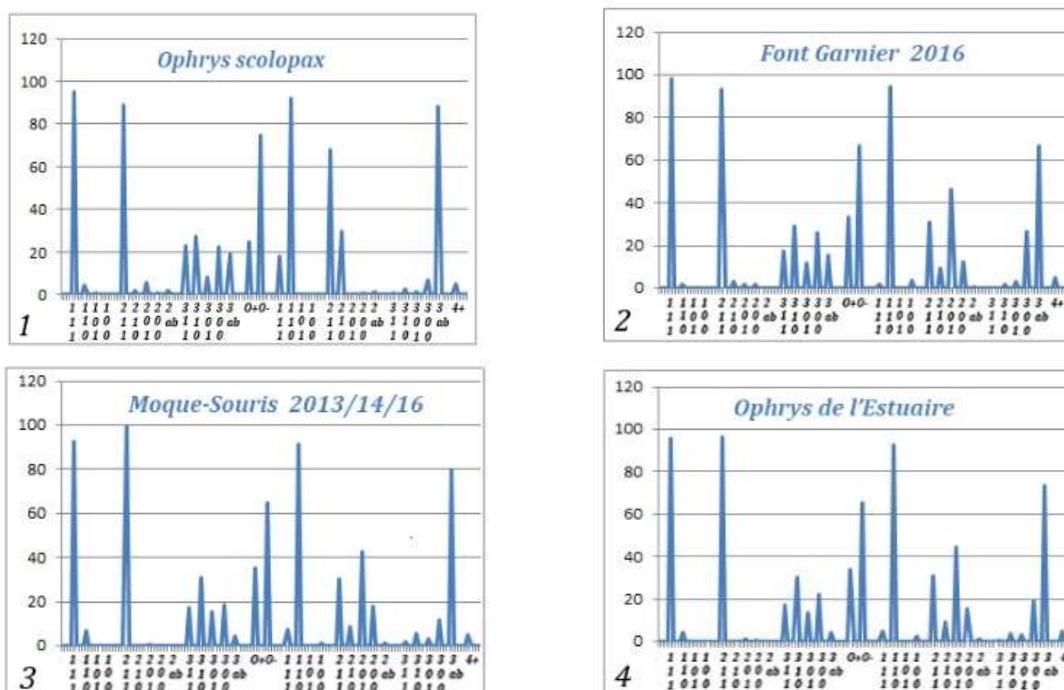


Fig. 16.- Spectres maculaires de l'Ophrys de l'Estuaire en comparaison avec celui de l'Ophrys scolopax.

On remarquera que le spectre établi à partir des valeurs cumulées sur trois années (2013/14/16) pour la station de Moque-Souris (fig. 16.3) présente des motifs spectraux parfaitement concordants avec ceux de la station de Font-Garnier (fig.16.2) et donc que sur le critère de leur macule il n'y a pas lieu de faire de discrimination entre les deux populations. Un spectre unique pour l'Ophrys de l'Estuaire,

établi à partir des spectres séparés de Moque-Souris et de Font-Garnier peut donc être proposé. (fig. 16.4)

Pour ce qui est de la comparaison avec *Ophrys scolopax* sans rentrer dans les détails, une différence fondamentale apparaît avec l'*Ophrys* de l'Estuaire. Elle porte sur la macule latérale et plus particulièrement sur la continuité longitudinale entre les éléments consécutifs s1l et s2l.

- Chez l'*Ophrys scolopax* cette liaison est très forte ($211+210 = 99.3\%$) et donc quasi absolue.
- Chez l'*Ophrys* de l'Estuaire cette liaison est fortement affaiblie ($211 + 210 = 39.9\%$) et une disjonction apparaît majoritairement entre les segments latéraux consécutifs s1l et s2l dans près de 60% des cas ($201+200 = 59.5\%$)

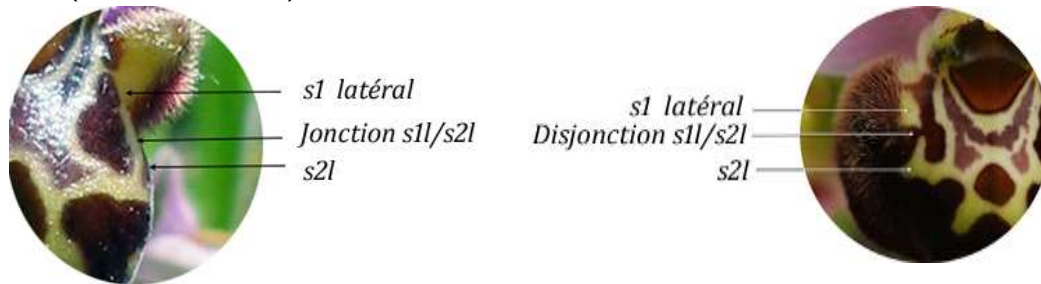


Fig. 17.- Jonction s1l/s2l quasi absolue chez *Ophrys scolopax* à gauche.

Disjonction entre s1l et s2l majoritaire à 60 % chez l'*Ophrys* de l'Estuaire à droite.

Il pourrait s'agir là d'un caractère pouvant présenter un pouvoir discriminant, non seulement vis-à-vis de l'*Ophrys scolopax* mais peut-être aussi des populations prises en référence.

CONCLUSION

Le plan fondamental de la macule des fucifloridae montre des caractéristiques remarquables qu'il est possible de dégager à partir de leur spectre maculaire qui pourrait s'avérer particulièrement discriminant, laissant entrevoir la possibilité de distinguer l'*Ophrys* de l'Estuaire par rapport aux fucifloridées proches. Une comparaison avec des populations témoins est donc engagée en particulier avec *O. aegirtica* et *O. fuciflora* subsp. *Fuciflora*, des avis contradictoires ayant été émis par rapport à ces deux espèces pour trouver une position taxonomique pertinente.