

Ophrys scolopax du sud de la France. Attribution du binôme *Ophrys scolopax* Cavanilles 1793

Pierre Devillers¹ & Jean Devillers-Terschuren²

Résumé

Au cours de la plus grande partie du 20^e siècle, les *Ophrys* à labelle enroulé latéralement (« scolopaxoïde ») du nord-ouest du bassin méditerranéen, France et péninsule Ibérique, ont été unis dans une seule espèce, *Ophrys scolopax*. Dans les années 1990, il a été montré qu'au moins deux espèces, décrites à la fin du 18^e siècle, étaient répandues dans l'ensemble de la péninsule Ibérique, l'une à fleurs plus grandes, incluant le type d'*O. scolopax* Cavanilles, l'autre à fleurs plus petites, incluant celui d'*O. picta* Link. La question de l'appartenance de toutes les plantes françaises ou d'une grande partie de celles-ci à *O. scolopax* s.s. plutôt qu'à une ou d'autres espèces aux fleurs encore plus grandes est restée ouverte. La comparaison du type de Cavanilles, récolté dans la région de Valence en avril 1791, avec des plantes fleurissant en avril dans les plaines et basses collines des Pyrénées-Orientales et du Var démontre l'identité des populations mésoméditerranéennes françaises avec la plante ibérique à grandes fleurs. Un second groupe de plantes rattachées à *Ophrys scolopax* fleurit en mai et début juin dans l'ensemble du territoire écologique des forêts aquitaniennes et semble y être circonscrit. Une comparaison du dessin maculaire des plantes mésoméditerranéennes et aquitaniennes selon la méthode novatrice proposée par Ring (2019) indique qu'elles sont très proches mais peut-être pas identiques.

Mots clefs : Orchidaceae, *Ophrys*, *O. scolopax*, *O. picta*, Cavanilles, nomenclature, biogéographie, phénologie, France, Espagne, Portugal, Pyrénées-Orientales, Var, étage mésoméditerranéen, étage supra-méditerranéen, territoire écologique des chênaies aquitaniennes

Summary

For most of the 20th century, *Ophrys* with a laterally in-rolled, "scolopaxoid", labellum occurring in the north-western Mediterranean basin, in France and the Iberian Peninsula, were united in a single species, *Ophrys scolopax*. In the 1990s it was shown that at least two species, described at the end of the 18th century, were widespread in the Iberian Peninsula, one with larger flowers, to which the type of *O. scolopax* Cavanilles belongs, the other with smaller flowers, to which that of *O. picta* Link belongs. The question of whether all French plants, or a large part of them, belong to *O. scolopax* s.s. rather than to one or more other species with even larger flowers remained open. The comparison of Cavanilles' type, collected in April 1791 in the region of Valencia, with plants flowering in April in the plains and low hills of Pyrénées-Orientales and Var, demonstrates the identity of the French meso-Mediterranean populations with the large flowered Iberian plant. A second group of plants referred to *O. scolopax* flowers in May and early June throughout the ecological territory of Aquitanian oak forests and seems to be restricted to it. A comparison of the macular pattern of meso-Mediterranean and Aquitanian plants by application of the novel method proposed by Ring (2019) indicates that they are very close but perhaps not identical.

Key words: Orchidaceae, *Ophrys*, *O. scolopax*, *O. picta*, Cavanilles, nomenclature, biogeography, phenology, France, Spain, Portugal, Pyrénées-Orientales, Var, meso-Mediterranean level, supra-Mediterranean level, Aquitanian oak forest realm

Introduction

Au cours de la plus grande partie du 20^e siècle, les *Ophrys* à labelle enroulé latéralement (« scolopaxoïde ») du nord-ouest du bassin méditerranéen, France et péninsule Ibérique, ont été considérés comme appartenant à une seule espèce, *Ophrys scolopax* (e.g. Camus & Camus, 1928 ; Godfery, 1928 ; Nelson, 1962 ; Soó, 1970, 1973 ; Landwehr, 1977 ; Sundermann, 1980 ; Baumann & Künkele, 1982a, 1982b, 1986, 1988 ; Buttler, 1986). Toutefois, de nombreux auteurs ont noté que la taille du labelle présentait un large spectre de variation dans la péninsule Ibérique et au nord jusqu'aux Corbières (Nieschalk & Nieschalk, 1973 ; Baumann, 1975 ; Arnold, 1981 ; Baumann & Künkele, 1982b ; Tyteca & Tyteca, 1986 ; Delforge, 1989, 1994 ; Claessens, 1992). Si la plupart d'entre eux ont décrit cette variation comme un continuum (e.g. Arnold, 1981 ; Claessens, 1992 ; Delforge, 1994), d'autres l'ont l'attribué à la coexistence de populations à grandes fleurs et à petites fleurs (e.g. Nieschalk & Nieschalk, 1973 ; Tyteca & Tyteca, 1986 ; obs. pers., 1986, 1988). Dans notre monographie de 1994 (Devillers & Devillers-Terschuren, 1994) nous avons concrétisé cette dernière approche et formellement brisé l'unicité d'*Ophrys scolopax* en ressuscitant *Ophrys picta* Link 1799, basé sur des plantes de la Serra da Arrabida, au Portugal, qui sont sans aucun doute des plantes à petites fleurs (e.g. Reichenbach fil., 1851), et en préservant *Ophrys scolopax* Cavanilles 1793 pour les plantes à grandes fleurs, qui nous paraissaient inclure la majorité des plantes françaises.

Nous avons indiqué un doute quant à la validité de cette deuxième attribution (Devillers & Devillers-Terschuren, 1994 : 350, 377), doute engendré par une difficulté à décider si le type d'*Ophrys scolopax*, provenant de la province de Valence, que nous n'avions pas vu, était plus proche des plantes françaises auxquelles nous souhaitons affecter *O. scolopax* ou des *O. picta* que nous avons vus en Andalousie et au Portugal. La seule information dont nous disposions au sujet du type, outre la description originale, était l'article de Helmut Baumann (Baumann, 1975), qui

¹ Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Patrimoine Scientifique, sphgodes@hotmail.com

² j.terschuren@gmail.com.

n'avait pas vu le type, mais avait visité le *locus typicus* en 1974 et y avait vu des plantes à fleurs “moyennes”. Ses photos ressemblaient assez bien aux *scolopax* du Languedoc, ce qui avait orienté notre choix. Par contre, il notait que les plantes de la localité type étaient plus petites en moyenne que les plantes françaises et il documentait cette observation par des histogrammes de longueurs de labelle portant sur un échantillon important. Malheureusement, ces histogrammes combinaient d'une part toutes les plantes espagnoles qu'il avait mesurées (pas seulement au *locus typicus*), incluant certainement des *O. picta*, d'autre part toutes les plantes françaises, dont un certain nombre n'appartenaient probablement pas à *O. scolopax*. Il était donc difficile de trancher et nous avons indiqué (ibid. : 377) que notre proposition était provisoire et qu'une comparaison entre le type, ou la population de la localité type, et les populations françaises restait nécessaire. Nous n'y sommes jamais revenus, sauf pour indiquer que la situation était devenue encore plus compliquée parce que de nouvelles espèces scolopaxoïdes avaient été ou seraient décrites dans le bassin méditerranéen occidental (Devillers & Devillers-Terschuren, 2004). Daniel Tyteca a récemment attiré notre attention sur cet oubli. Cette note vise à y remédier.

Matériel et méthodes

Les mesures de taille des fleurs utilisées dans les comparaisons ont été faites à partir de spécimens séchés ou de photographies calibrées de spécimens séchés, avec une précision de 0,5 mm. La longueur du labelle est mesurée sur la surface supérieure du labelle entre l'avant de la cavité stigmatique, au niveau de l'attache des côtés de la cavité, et la base de l'appendice, selon la méthode indiquée dans notre précédente analyse de plantes à labelle scolopaxoïde (Devillers & Devillers-Terschuren, 2004). Nous avons précédemment indiqué (ibid.) les limitations de la méthode et les sources d'imprécision. Elle suffit néanmoins à fixer des ordres de grandeur dans le contexte qui nous intéresse ici.

Le type d'Antonio José Cavanilles

OPHRYS SCOLOPAX. Tab. 161.

177. OPHRYS bulbis ovatis; caule tereti; foliis lanceolatis: cuculli rostro prolongato. Bulbi duo ovati, aliquando oblongi, albicantes, duriusculi, solidi: supra quos radiculae filiformes, teretes, diaphanae, saepius horizontales. Caulis teres, foliosus, pedalis et amplius. Folia lanceolata, vaginantia, lineata, pagina superiore viridia, inferiore nonnihil argentea, quod tribuendum est protuberantibus globulis, aut vesiculis, oculos fugientibus. Flores alterni versus caulis superiora, et subsessiles ad bracteam acutam cucullatam.

[47]

Calix dilute violaceus, ex tribus foliolis ovato-acutis.

Corollae petala tria, quorum duo superiora, minima, acuta, dilute violacea; tertium magnum dependens, trilobum; lobo medio maiori, limboque utrimque ita revoluta ut tubum ventricosum efformet, extremitate antice in caudae formam prominente: lobi duo laterales antice eriguntur limbo reflexo.

In floribus centro fovea exstat, absque asperitatibus, cucullata, cucullo in rostrum producto quemadmodum in *Scolopace* videtur.

Antherae duae, oblongae, sessiles, sub cucullo locatae, terminatae inferne totidem globulis diaphanis, supra foveam pendulis.

Germen ac reliqua ut in praecedenti.

Habitat floretque cum praecedenti. Vulgo *Abelles*; id est apes.

Explicite tabulae, quae plantam sistit magnitudine naturali, et flores diverso modo positos.

a Flos auctus. b Antherae.



Fig. 1. Description originale d'*Ophrys scolopax* Cavanilles. Icones Vol II (1793). Pp.46-47 à gauche ; planche 161 à droite.

Le grand botaniste espagnol, Antonio José Cavanilles, né à Valence en 1745, est actif au Jardin royal des Plantes médicinales à Paris de 1779 à 1789, puis prend les commandes du *Real Jardín Botánico* à Madrid. Les très nombreux spécimens qu'il a récoltés se trouvent dans les herbiers de Paris et surtout de Madrid, où ses types sont rassemblés dans une collection particulière (*Herbario de tipos de Cavanilles*). En 1791 et 1792, il mène une longue expédition dans la province de Valence, et découvre de nombreuses plantes qu'il décrit dans le Volume II (Cavanilles, 1793) et suivants des *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt aut in hortis hospitantur*, déposant évidemment les spécimens dans l'herbier du jardin botanique de Madrid (Aikin & Johnston, 1815).



Fig. 2. Feuille d'herbier portant le type d'*Ophrys scolopax* Cavanilles. Real Jardín Botánico. Typi Cavanillesianum Numéro d'herbier: 476036-1-1. <http://herbario.rjb.csic.es/ej1.php>

La description d'*Ophrys scolopax* est l'une des deux descriptions d'orchidées qui figurent dans le Volume II des *Icones* (Cavanilles, 1793 : 46-47 ; Tab.161) (Fig. 1), et une feuille d'herbier qui y correspond (Madrid 476036-1-1) se trouve dans la "Collection des Types de Cavanilles", disponible en ligne (Fig. 2). La feuille porte trois spécimens et la mention, vraisemblablement d'origine, *Ophrys scolopax* Icon. vol. 2. T. 61. Habitat in Albayda. Aprili. La référence à la planche 61 des *Icones* indique clairement que la feuille porte le type. L'année de récolte n'est pas indiquée mais est certainement 1792 comme l'indique le contexte ci-dessus. Aprili 1792 figure d'ailleurs sur une étiquette de même facture accompagnant le type d'*Ophrys lutea*, également récolté à Albaida. Parmi les trois plantes portées par la feuille Madrid 476036-1-1, Bellot et Ron ont désigné, en 1972, la plante de droite comme lectotype (Fig. 2). Toutefois, Ayuso et al. (1999) ont remarqué que ni cette plante ni celle du centre n'appartiennent au complexe d'*Ophrys fuciflora*-*Ophrys scolopax*, mais plutôt à celui d'*Ophrys sphegodes*. La désignation du lectotype est donc invalide, puisque non conforme au protologue. Ils ont, correctement, choisi la plante de gauche.

Populations ibériques

Dans la publication de 1994, nous avons suggéré diverses alternatives à l'hypothèse de deux espèces choisie. En fonction des observations de Baumann (1975), nous avons évoqué la possibilité qu'à côté des plantes "à fleurs moyennes" observées au *locus typicus*, qui correspondaient à *Ophrys scolopax*, il pourrait exister une autre espèce à plus grandes fleurs, qui inclurait notamment les plantes françaises. Quelques plantes observées dans la Serranía de Ronda en 1994 nous avaient par ailleurs paru différer des plantes vues au Portugal et nous avaient fait penser à une possible présence d'*O. sphegifera*, nord africain, dans le sud de l'Espagne. Ayuso et al. (1999) se sont attelés à l'examen de ces alternatives. Ils ont examiné les plantes fleurissant du *locus typicus* et plusieurs autres populations de la péninsule. Ils ont montré de manière tout à fait convaincante la présence de deux espèces, l'une correspondant à *O. scolopax* Cavanilles, l'autre à *O. picta* Link. Ils ont exclu la présence en Espagne d'*O. sphegifera*.

Populations françaises



Fig. 3. *Ophrys scolopax*, Rivesaltes (Pyrénées-Orientales), 12 avril 2006. Photos: J. Devillers-Terschuren

De 1981 à 2007 nous avons examiné de nombreuses populations d'*Ophrys* à labelle scolopaxoïde dans les régions Provence-Alpes-Côte d'Azur (Alpes-Maritimes, Var, Bouches-du-Rhône, Hautes-Alpes), Languedoc-Roussillon (Gard, Hérault, Aude, Pyrénées-Orientales, Fig.3), Midi-Pyrénées (Aveyron, Tarn, Ariège, Lot, Gers), Rhône-Alpes (Isère, Drôme), Auvergne (Cantal), Poitou-Charentes (Charente, Charente-Maritime, Deux-Sèvres). Dans les années 1990, nous étions conscients de l'existence d'au moins deux espèces à labelle toujours scolopaxoïde, ce qui est reflété dans notre analyse de 1994. Après la publication de celle-ci, plusieurs espèces à labelle scolopaxoïde ou souvent scolopaxoïde ont été décrites (e.g. Scapatucci, 2016). Au cours de prospections ciblées dans les années 2000, nous avons été vite convaincus de la rareté d'*O. scolopax* s.s. dans le sud-est de la France, à l'est du Rhône, et de l'importance dans ces régions d'*O. vetula*, qui avait longtemps été mal compris (Souche, 2004 ; Devillers & Devillers-Terschuren, 2005), et probablement d'autres taxa. A l'ouest du Rhône, nous avons trouvé en assez grande abondance des plantes qui correspondaient à la définition d'*O. scolopax*, telle que nous l'avions proposée en 1994,

mais aussi de populations qui n'y correspondaient pas. Certaines d'entre elles appartenait à des espèces décrites depuis, comme *O. quercophila* (Nicole & Soca, 2017a, 2017b, 2018 ; Delforge, 2017 ; Hermosilla et al., 2019).

Parmi les populations que nous avons examinées dans les années 2000, celle du Camp de Rivesaltes (Pyrénées-Orientales), située dans la plaine côtière du Roussillon, retient l'attention. En compagnie d'André Flausch, nous y avons compté 500 hampes fleuries le 12 avril 2006. La station est homogène, toutes les plantes possédant les caractères diagnostiques que nous avons sélectionnés en 1994 pour *Ophrys scolopax* (Fig. 3). C'est cette station qui a été choisie en mars 2007 par Vereecken et al. (2007) pour une étude de la pollinisation d'*O. scolopax*. Elle se prête particulièrement bien à une comparaison avec la population de la localité type. En effet, Albaida et Rivesaltes sont toutes deux situées dans l'étage mésoméditerranéen (Noirfalise, 1987 : unités M4, M5). La latitude de Rivesaltes est de 42°48' N, celle d'Albaida de 38°50' N. Les altitudes sont de 35 m et 370 m asl, respectivement. L'application de la loi bioclimatique de Hopkins (1920) suggère une floraison de 16 jours plus tardive à Rivesaltes en fonction de la latitude, de 11 jours plus précoce en fonction de l'altitude. La divergence résultante de 5 jours est non significative et très inférieure aux différences interannuelles, ainsi qu'à l'étalement de la floraison, illustré par notre observation à Rivesaltes de plantes en pleine floraison le 12 avril et celle de Nicolas Vereecken de plantes en début de floraison les 11 et 15 mars. On peut donc prévoir des périodes de floraison similaires sur les deux sites. Les changements climatiques rapides qui interviennent depuis le milieu du 20^e siècle affectent la loi de Hopkins. Toutefois, comme ils s'exercent sur la composante latitudinale de la loi, mais aussi sur sa composante altitudinale (Vitasse et al., 2018), l'équilibre entre les deux stations ne devrait pas être modifié. Une évolution s'est certainement produite, pour l'une comme pour l'autre, entre 1791 et 2006. Baumann (1975) a visité Albaida le 24 avril 1974, 30 ans avant nos observations du 12 avril à Rivesaltes. Menzel et al. (2006) suggèrent pour la fin du 20^e siècle un glissement de la période moyenne de floraison de 2.5 jours par décennie, soit de 7 à 8 jours pour 30 ans. Pour ce paramètre aussi on n'observe donc pas de différence significative entre les deux stations.

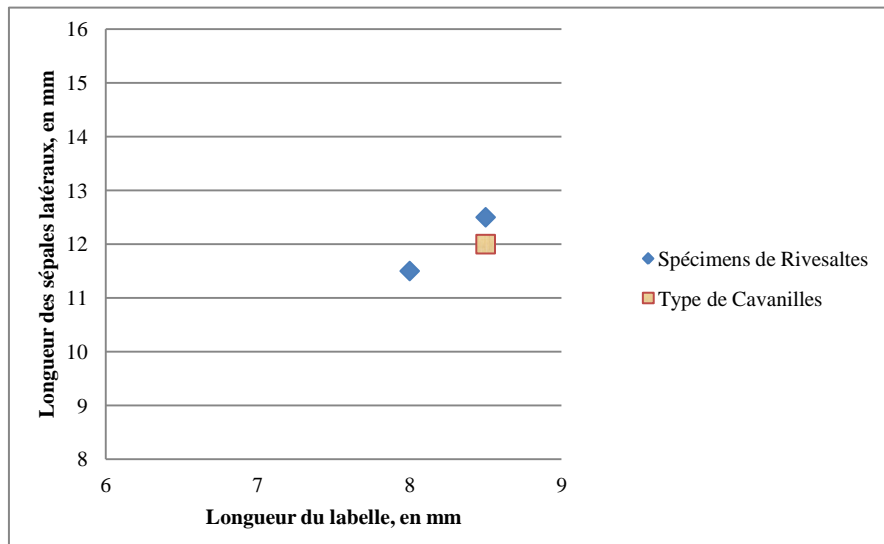


Fig. 4. Mesures des spécimens récoltés à Rivesaltes le 12 avril 2016 comparées à celles du type de Cavanilles, récolté en avril 1792.

La comparaison entre Rivesaltes en mars-avril et le *locus typicus* en avril est donc tout-à-fait pertinente. Malheureusement, si nous avons photographié plus de 50 plantes, nous n'avons prélevé que deux fleurs. Néanmoins les mesures de ces deux spécimens diffèrent tellement peu de celles du type (Fig. 4), qu'elles rendent improbable toute hypothèse d'appartenance à des taxons différents.

Pour étendre quelque peu la portée de la comparaison, nous y avons incorporé des spécimens préservés dans l'Herbier Jany Renz (Bâle, Swiss Orchid Foundation), dont l'état de conservation est excellent, et dont le mode de préparation, fleurs entières très rapidement séchées, est semblable à celui de nos spécimens. Ils sont récoltés dans le même étage mésoméditerranéen que ceux de Rivesaltes, mais à l'est du Rhône, dans le Var, en avril ou tout au début de mai. Pour toutes les plantes retenues, les caractères d'*Ophrys scolopax* peuvent être vérifiés sur les spécimens.

Le Tableau 1 résume l'origine et les dimensions des fleurs récoltées en France qui ont été retenues pour la comparaison. Les spécimens de l'Herbier Jany Renz proviennent de stations dans lesquelles *Ophrys scolopax* était le seul *Ophrys* scolopaxoïde récolté, à l'exception du spécimen Renz 1592b. Celui-ci a les caractères d'*O. scolopax* mais deux autres plantes portées par la même feuille, elles aussi étiquetées *O. scolopax*, n'appartiennent pas à cette espèce. L'une d'elles (1592a) a été récoltée dans la même station et à la même date que le spécimen d'*O. scolopax*. Elle a les caractères d'*O. vetula*. La date de récolte de huit plantes est identique à celle des plantes de Rivesaltes. Les dates des quatre autres sont plus tardives d'une vingtaine de jours. Si l'on tient compte à la fois de la tendance actuelle à l'avancement du printemps et des variations très importantes entre années et groupes d'années au cours du 20^e siècle (Defila & Clot, 2005 ; Menzel et al., 2006 ; Rutishauser et al., 2007), les dates de 1930, 1936 et 2006 sont compatibles avec une même période de floraison. Beaucoup de printemps des années 1920-1940 n'étaient pas plus tardifs, et certains plus avancés, que ceux des années 2000 ; par contre, plusieurs printemps, au début des années 30, ont accusé des retards allant jusqu'à 15 ou 20 jours par rapport à ces années 2000 (Rutishauser et al., 2007).

Localité	Date	Spécimen	Labelle	Sépale latéral
Rivesaltes (Pyrénées Orientales), 35 m asl	12 avril 2006	J&PD-T 06-1-11-1	8	11.5
Rivesaltes, 35 m asl	12 avril 2006	J&PD-T 06-1-11-2	8.5	12.5
Hyères (Var), Costebelle, 90 m asl	12 avril 1936	Renz 929a	8.5	12
Hyères, Costebelle, 90 m asl	12 avril 1936	Renz 929b	7.5	10
Hyères, Costebelle, 90 m asl	12 avril 1936	Renz 929c	8.5	11
Hyères, Mont des Oiseaux, 80 m asl	12 avril 1936	Renz 931a	10	13
Hyères, Mont des Oiseaux, 80 m asl	12 avril 1936	Renz 931b	8.5	13
Hyères, Mont des Oiseaux, 80 m asl	12 avril 1936	Renz 931c	7	11.5
Hyères, Mont des Oiseaux, 80 m asl	12 avril 1936	Renz 931d	7.5	12
Hyères, Mont des Oiseaux, 80 m asl	12 avril 1936	Renz 931e	9	10
Bandol (Var), (probablement ca 50 m asl)	30 avril 1930	Renz 1591a	7.5	10
Bandol, (probablement ca 50 m asl)	30 avril 1930	Renz 1591b	8	12
Bandol, (probablement ca 50 m asl)	30 avril 1930	Renz 1591c	7.5	10
Hyères, Mont des Oiseaux, 150 m asl	02 mai 1930	Renz 1592b	7.5	10.5

Tableau 1. Provenance et dimensions, en mm, des fleurs récoltées en France représentées dans les Figures 4 et 5.

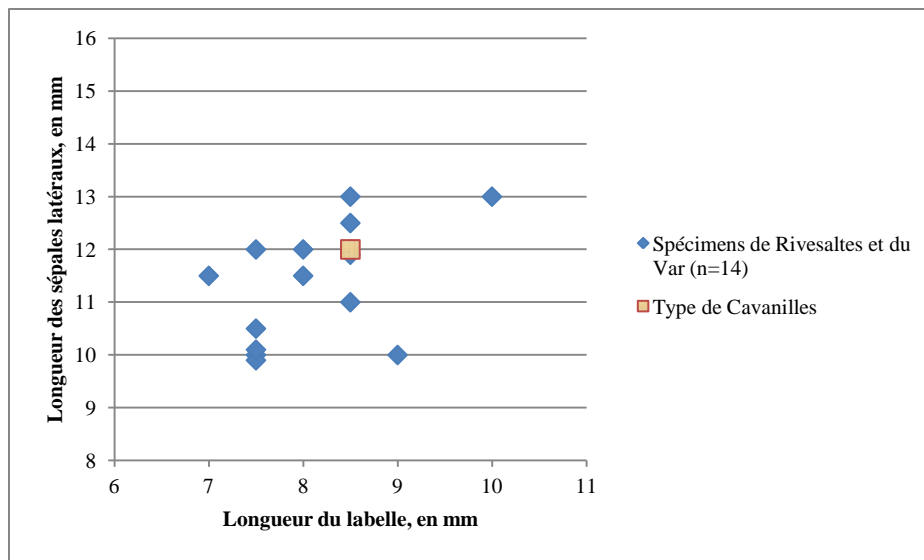


Fig.5. Mesures de 14 spécimens récoltés en France dans l'étage mésoméditerranéen, en avril et au début de mai, comparées à celles du type de Cavanilles, récolté en avril 1792.

Pour ce plus large échantillon, la Figure 5 montre que le type de Cavanilles s'inscrit bien dans le spectre de variation des plantes françaises auxquelles nous l'avons comparé. Le diagramme suggère en outre que la vision de plantes françaises ayant des fleurs plus grandes que celles des populations espagnoles topotypiques, très répandue depuis Baumann (1975), ne s'applique en tout cas pas aux plantes françaises de l'étage mésoméditerranéen.

Reste la question de savoir si le binôme *Ophrys scolopax* s'applique bien à d'autres populations françaises à labeur toujours fortement enroulé que celle de la zone mésoméditerranéenne. Nous avons basé notre définition de 1994 d'*O. scolopax* sur des colonies homogènes, certaines d'entre elles de plusieurs centaines d'individus, que nous avons rencontrées en 1984, 1986, 1993 et 1994 dans les départements du Gers, du Tarn, du Lot, de l'Ariège, du Cantal, de la Charente, de la Charente-Maritime et des Deux-Sèvres, ainsi que dans les hautes terres de l'Aude, en pleine floraison entre la mi-mai et le début de juin. Ces populations appartiennent à un ensemble écologique extrêmement cohérent. Les stations des régions Midi-Pyrénées et Poitou-Charentes, ainsi que de l'extrême sud-ouest du Cantal, se trouvent toutes dans le territoire écologique des chênaies aquitaniennes (Noirfalise, 1987, unité E3), un territoire qui appartient à l'ensemble des végétations de l'Europe tempérée et au domaine des chênaies mixtes thermophiles (unité E). A l'intérieur de ce domaine le territoire des chênaies aquitaniennes est caractérisé par une forte pénétration de la chênaie supra-méditerranéenne à *Quercus pubescens* et *Buxus sempervirens* avec un cortège d'espèces supra-méditerranéennes et subméditerranéennes des *Quercetalia pubescentis*. Cette grande unité de végétation, qui se développe notamment sur les molasses calcaires de la Gascogne et de la Guyenne, les calcaires crayeux de la plaine et des collines des Charentes et du Périgord et sur les Causses occidentaux du Quercy, n'a pas d'équivalent ailleurs en France ou en Europe. Il n'est donc pas étonnant qu'un ou plusieurs *Ophrys* y soient endémiques. Les stations des Corbières se trouvent, par contre, dans l'aire des végétations méditerranéennes, étage supra-méditerranéen, territoire écologique des chênaies à *Quercus pubescens* (Noirfalise, 1987, unité S5). Les deux territoires partagent évidemment un grand nombre d'espèces, puisque c'est à partir du second que se font les irradiations méditerranéennes dans le premier.

Nous ne disposons pas d'un nombre suffisant de spécimens appartenant aux populations des chênaies aquitaniennes pour les comparer aux populations mésoméditerranéennes. Un unique spécimen, récolté à Oléron (Charente-Maritime) le 21 mai 1993, s'inscrit, avec un labeur de 8.5 mm et un sépale de 11 mm, dans le nuage de la Fig. 5, mais ce n'est évidemment pas significatif. Nous avons donc tenté une comparaison basée sur nos échantillons photographiques, beaucoup plus importants, et avons recouru à l'excellente analyse du dessin maculaire réalisée par Jean-Pierre Ring (Ring, 2019). L'outil d'identification novateur qu'il a proposé ne repose pas sur la présence de caractères diagnostiques mais sur la fréquence d'expression d'un très petit nombre de caractères non diagnostiques, binaires et facilement évaluables sur des photographies. Il est extrêmement puissant et d'utilisation facile, mais nécessite, par sa nature même de comparaison de fréquences, de très grands échantillons.

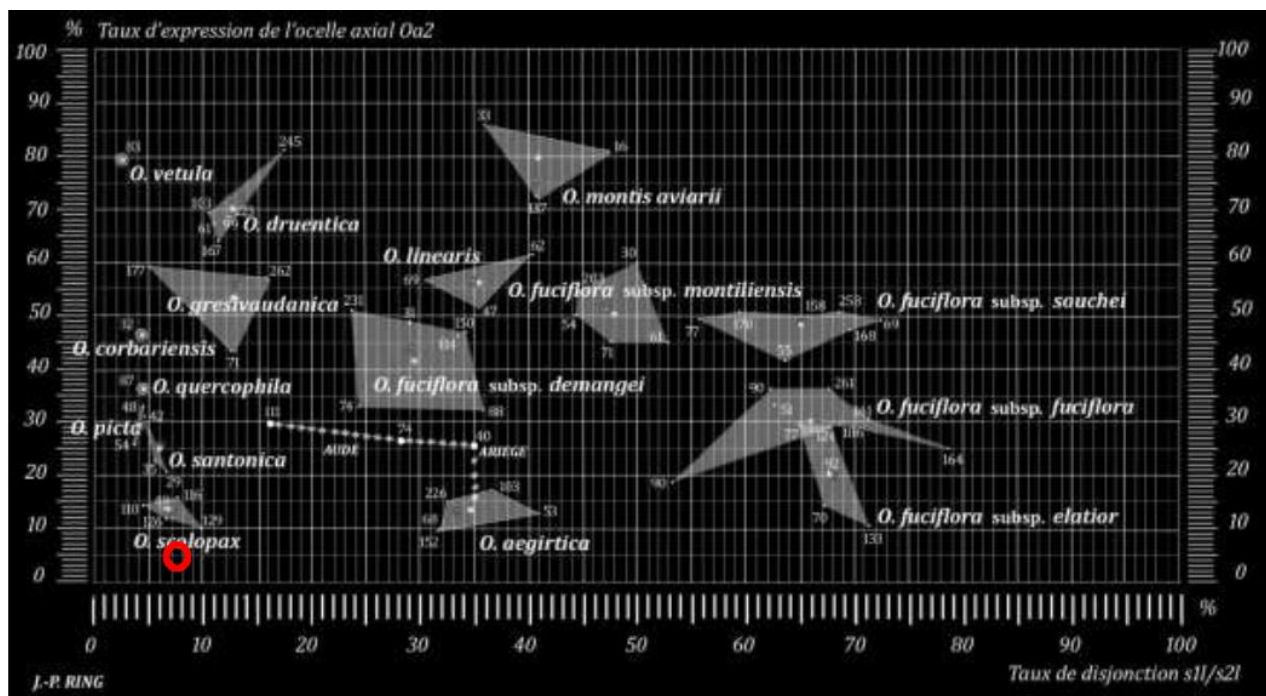


Fig. 6. Diagramme Taux d'expression de l'ocelle/Taux de disjonction de Ring (2019, Fig.11). Le cercle rouge marque la station de Rivesaltes.

Ring (2019) propose deux caractéristiques discriminantes, fréquence relative de l'expression parfaite de l'ocelle axial Oa2 (Oa2+) par rapport à son absence ou expression complète (Oa2-), d'une part, et la continuité entre les segments latéraux de la macule s_2l et s_1l (J+) par rapport à leur disjonction (J-) d'autre part. Il présente des polygones inclusifs enveloppant les signatures des stations de 16 espèces dans l'espace Taux de disjonction s_1l/s_2l - Taux d'expression de l'ocelle Oa2 (Ring, 2019, Fig. 10, 11) et montre que ces polygones ne présentent pas de recouvrement. Le polygone correspondant à *Ophrys scolopax* est basé sur cinq stations, ou groupes de stations, de Charente, de Charente-Maritime, du Gers et de la Gironde, quatre des échantillons formés de plus de 100 fleurs, le cinquième de 49 fleurs, et est donc représentatif des plantes aquitaniennes. Il occupe la position de taux les plus faibles pour les deux variables.

Nos échantillons par station de plantes aquitaniennes sont beaucoup trop faibles pour permettre l'utilisation de la méthode. L'échantillon cumulé se situe néanmoins à l'intérieur du polygone de Ring. Pour la station de Rivesaltes, nous disposons d'un échantillon photographique de 40 fleurs, appartenant à des plantes différentes. Ce nombre est sans doute encore trop faible pour une application tout à fait fiable de la méthode. Il donne toutefois une assez bonne indication. Le taux d'expression de l'ocelle axial Oa2 est de 5% et le taux de disjonction s_1l/s_2l est de 7.5%. Ces taux sont très proches du polygone distinctif d'*Ophrys scolopax*, tel que présenté dans le diagramme des Figures 10 et 11 de Ring (2019) et très éloignés de ceux des 15 autres espèces du diagramme (Fig. 6). Ils se situent dans la partie médiane du polygone de Ring pour le taux de disjonction mais nettement en dessous de celui-ci pour le taux d'expression de l'ocelle. La divergence peut provenir de la taille trop faible de notre échantillon, mais pourrait aussi trahir une indépendance des populations aquitaniennes et mésoméditerranéennes, les premières fleurissant d'ailleurs plus tard que les secondes, même si l'on tient compte des différences d'altitude.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à Daniel Tyteca de nous avoir inspiré cette analyse. David Du Puy, Swiss Orchid Foundation, nous a très aimablement accueillis et guidés dans l'Herbier Jany Renz et nous a fourni des photos à haute résolution des spécimens collectés en Provence par Jany Renz. D'utiles commentaires sur le manuscrit ont été exprimés par Alain Quintart, Brigitte Maeck, Maurice Maeck et un lecteur anonyme. Leur contribution est très appréciée.

Bibliographie

- Aikin, J. & Johnston, W. 1815. General biography; or, lives, critical and historical, of the most eminent persons of all ages, countries, conditions, and professions, arranged according to alphabetical order. Vol. 10. Londres, John Stockdale; Longman, Hurst, Rees, Orme, & Brown; Lackington, Allen & Co.; John & Arthur Arch; Edward Jeffery; William Lowe.
- Arnold, J. E. 1981. Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (Orchidaceae) en Cataluña. *Collectanea Botanica* 12: 5-61.
- Ayuso, J.B., Urarte, J.A.A. & Sáez, J.A.A. 1999. El grupo *Ophrys scolopax* (Orchidaceae) en la Península Ibérica. *Estudios Del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14: 65-74.
- Baumann, H. 1975. Zur Problematik der *Ophrys scolopax* Cav. sl in ihrem westmediterranen Teilareal. *Die Orchidee* 26: 222-230.
- Baumann, H. & Künkele, S. 1982a. Die wildwachsenden Orchideen Europas. Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung.
- Baumann, H. & Künkele, S. 1982b. Beiträge zur Taxonomie von *Ophrys oestriifera* M.- Bieb. und *Ophrys scolopax* Cav. *Mitt. Bl. Arbeitstr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 14: 204-240.
- Baumann, H. & Künkele, S. 1986. Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch.-Württ.* 18: 305-388.
- Baumann, H. & Künkele, S., 1988. Die Orchideen Europas. Stuttgart, Franckh (Kosmos Naturführer).
- Buttler, K.P. 1986. Orchideen. Munich, Mosaik.
- Camus, E.G. & Camus, A. 1928. Iconographie des orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Paris, Lechevalier.
- Cavanilles, A.J. 1793. Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt aut in hortis hospitantur. Vol. 2. Madrid, Regia typographia.
- Claessens, J. 1992. Enige opmerkingen over de orchideeën van Andalusië (Spanje). *Eurorchis* 4: 37-51.
- Defila, C. & Clot, B. 2005. Phytophenological trends in the Swiss Alps, 1951-2002. *Meteorologische Zeitschrift*, 14: 191-196.
- Delforge, P. 1989. Les orchidées de la Serranía de Cuenca (Nouvelle-Castille, Espagne). Observations et esquisse d'une cartographie. *Les Naturalistes belges* 70, no. spécial "Orchidées": 99-128.
- Delforge, P. 1994. Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Lausanne, Delachaux & Niestlé.
- Delforge P. 2017. Remarques sur les caractères distinctifs et la répartition d'*Ophrys quercophila* M. Nicole *et al.* 2017. *Les Naturalistes belges* 98 (Orchid. 30) : 31-61.
- Devillers, P. & Devillers-Terschuren, J. 1994. Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Les Naturalistes belges* 75 (Orchid. 7 suppl.): 273-400.

- Devillers, P. & Devillers-Terschuren, J. 2004. Scolopaxoid *Ophrys* of the Adriatic. Diversity and biogeographical context. *Les Naturalistes belges* 85 (Orchid.17): 188-234.
- Devillers, P. & Devillers-Terschuren, J. 2005. *Ophrys* du pourtour méditerranéen occidental. Communication à la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges, 17 décembre 2005. Pp 2-4 in Delforge, P. Mast de Maeght, J. & Walravens, E. 2007. Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2005-2006. *Les Naturalistes belges* 88 (Orchid. 20): 1-16.
- Godfery, M. J., 1928. Classification of the genus *Ophrys*. *London Journal of Botany* 66 : 33-36.
- Hermosilla Fernández, C.E., Pérez Cañestro, J. & Soca, R. 2019. *Ophrys querciphila* Nicole, Hervy & Soca en la península Ibérica. *Flora Montiberica* 75: 67-72.
- Hopkins, A.D. 1920. The bioclimatic law. *Journal of the Washington Academy of Science* 10 : 34-40.
- Landwehr, J. 1977. Wilde orchideeën van Europa. Vol. 2. s-Graveland, Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O.G., Briede, A. & Chmielewski, F.M., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12(10): 1969-1976.
- Nelson, E. 1962. Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*. Chernex, Montreux, E. Nelson.
- Nicole, M. & Soca, R. 2017a. *Ophrys querciphila* Nicole, Hervy† & Soca sp. nova, *Ophrys* tardif du Languedoc. *L'Orchidophile* 48 (212): 89-99.
- Nicole, M. & Soca, R. 2017b. *Ophrys querciphila* Nicole, Hervy† & Soca nom. nov. Du bon usage du code international de nomenclature. *L'Orchidophile* 48 (213): 146.
- Nicole, M. & Soca, R. 2018. L'ami des chênes, un *ophrys* tardif du Languedoc. *Bulletin de la Société Française d'Orchidophilie du Languedoc* 15 : 24-30.
- Nieschalk, A. & Nieschalk, Ch. 1973. Beiträge zur Orchideenflora Spaniens. *Die Orchidee* 24: 163-168, 211-216.
- Noirfalise, A. 1987. Carte de la végétation naturelle des états membres des Communautés européennes et du Conseil de l'Europe 1 :3 000 000. 2^e édition. Luxembourg, Communautés européennes.
- Reichenbach fil., H. G. 1851. *Icones florae germanicae et helveticae*. *Flora germanica excursoria*. Vol. 13, 14. Orchidaceae in *Flora germanica recensitae additis orchideis Europae reliquae, reliqui Rossicii Imperii, Algerii, ergo tentamen orchidographiae europaeae*. Leipzig, Hofmeister.
- Ring, J.P. 2019. Approche inédite des *Ophrys* du complexe *fuciflora/scolopax*. *L'Orchidophile* 222 : 287-300.
- Rutishauser, T., Luterbacher, J., Jeanneret, F., Pfister, C. & Wanner, H., 2007. A phenology-based reconstruction of interannual changes in past spring seasons. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 112, G04016, doi: 10.1029/2006JG000382.
- Scapatucci, G. 2016. Acquis récents dans la connaissance du complexe *Ophrys fuciflora / Ophrys scolopax* (Orchidaceae) en région Rhône-Alpes et dans le Sud-Est de la France. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon* 85: 111-127.
- Schlechter, R. 1928. Monographie der Gattungen und Arten. In Keller, G. & Schlechter, R. *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*. Vol. 1. Dahlem bei Berlin, Repertorium.
- Soó, R. v., 1970. Species and subspecies of the genus *Ophrys*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 16: 373-392.
- Soó, R. v., 1973. Supplement to species and subspecies of the genus *Ophrys*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 18: 379-384.
- Souche, R. 2004. *Les orchidées sauvages de France grandeur nature*. Paris, Les Créations du Pélican/VILO.
- Sundermann, H. 1980. *Europäische und mediterrane Orchideen*: 279. Hildesheim, Schmersow, Brücke-Verlag Kurt.
- Tyteca, D. & Tyteca, B. 1986. *Orchidées du Portugal* - 11. Esquisse systématique, chorologique et cartologique. *Naturalistes Belges* 67, no. spécial "Orchidées": 163-192.
- Vereecken, N.J., Risch, S. & Cortis, P. 2007. A contribution to the pollination biology of *Ophrys scolopax* Cavanilles (Orchidaceae) in southern France. *Les Naturalistes belges* 88 (Orchid. 20): 17-26.
- Vitasse, Y., Signarbieux, C. & Fu, Y.H. 2018. More uniform spring phenology across elevations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (5) 1004-1008; DOI: 10.1073/pnas.1717342115