Systématique, phylogénie et isolement reproducteur des sous-genres *Orchis* et *Masculae* (Orchidaceae, Orchidinae, *Orchis*)

Daniel TYTECA¹, Manon CEINOS¹, Rein BRYS², Jean-Louis GATHOYE³ et Hans JACQUEMYN⁴

² Research Institute for Nature and Forest, B-1070 Brussels, Belgique

Abstract – Systematics, phylogeny and reproductive isolation of subgenera *Orchis* and *Masculae* (Orchidaceae, Orchidinae, *Orchis*). Several arguments show that the subgenera *Orchis* and *Masculae* are clearly segregated. In this paper recent evidence from several researches is briefly reviewed, including a discussion of arguments recently proposed by Bateman (2012). Recent evidence includes reproductive isolation as reflected in pre-zygotic and post-zygotic barriers, molecular phylogenetics, seed micromorphology, and the absence of naturally or artificially produced hybrids between the two subgenera. The paper also develops results from additional research in morphometrics. Multivariate statistical analyses show that there are more similarities between subgenus *Masculae* and genus *Anacamptis* (represented by the *A. morio* group) than between each of them and subgenus *Orchis*. Additional discussion is devoted to a comparison of the couple of (sub-) genera *Orchis* / *Androrchis* to two other analogous couples, i.e., *Anacamptis* / *Serapias* and *Dactylorhiza* / *Gymnadenia*, in the perspective of genetic compatibility, pollination biology, ecology and phenology. We conclude that, for simple coherence reasons, *Orchis* and *Androrchis* deserve to be viewed as distinct genera, as several researchers already did.

Résumé – Plusieurs arguments montrent que les sous-genres *Orchis* et *Masculae* sont nettement séparés. Dans cet article, tout en discutant notamment les arguments récemment proposés par Bateman (2012), nous passons d'abord en revue des études récentes dont les résultats vont dans ce sens. Ceux-ci incluent l'isolement reproducteur, tel qu'exprimé par des barrières prézygotiques et postzygotiques, la phylogénie moléculaire, la micromorphologie des graines, ainsi que l'inexistence d'hybrides produits naturellement ou artificiellement entre les deux sous-genres. L'article présente également les résultats de recherches complémentaires sur la morphométrie. Des analyses statistiques multivariées montrent qu'il existe davantage de similarité entre le sous-genre *Masculae* et le genre *Anacamptis* (ce dernier représenté par le groupe d'A. morio) qu'entre chacun d'eux et le sous-genre *Orchis*. Pour compléter la discussion, nous comparons la paire de (sous-) genres *Orchis / Androrchis* à deux autres paires analogues, *Anacamptis / Serapias* et *Dactylorhiza / Gymnadenia*, sur les plans de la compatibilité génétique, la biologie de la pollinisation, l'écologie et la phénologie, et concluons que pour des raisons de simple cohérence, *Orchis* et *Androrchis* méritent d'être vus comme genres distincts, comme l'ont déjà fait plusieurs chercheurs.

Mots clés: Androrchis, Orchis, Biologie reproductive, Morphométrie, Systématique

INTRODUCTION – RAPPEL HISTORIQUE

On savait depuis longtemps que le genre *Orchis*, au sens de la systématique traditionnelle (voir p.ex. Vermeulen, 1972), est

hétérogène. D'une part les nombres chromosomiques ne sont pas uniformes, certaines sections possédant 2n = 42, et d'autres, 2n = 40 comme nombre principalement observé; d'autre part, les espèces à l'intérieur d'une section peuvent

¹ Biodiversity Research Centre, Université catholique de Louvain, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

³ Département de l'Etude du Milieu naturel et agricole, Service Public de Wallonie, B-5030 Gembloux, Belgique

⁴ Laboratory of Plant Ecology, Katholieke Universiteit Leuven, B-3001 Leuven, Belgique

s'hybrider entre elles, mais pas avec les espèces des autres sections. On pouvait ainsi distinguer les sections *Platycheilae* (groupe d'*O. morio*), *Dipterocheilae* (groupe d'*O. mascula*), *Orchis* (groupe d'*O. militaris*) et *Galericulatae* (groupe d'*O. ustulata*) (Klein, 2004).

La phylogénie moléculaire a confirmé que le genre Orchis sensu latissimo est bien polyphylétique, et que trois groupes peuvent être dégagés, ceux d'O. morio, d'O. ustulata, et un groupe reprenant les espèces proches d'O. mascula et d'O. militaris. Pour obtenir des entités monophylétiques, les chercheurs ont rassemblé le premier groupe dans le genre élargi Anacamptis, le deuxième groupe dans le genre élargi Neotinea, tandis que le troisième groupe incluait le reliquat, dont il gardait le nom, Orchis, puisqu'O. militaris est le type du genre (Pridgeon et al., 1997; Bateman et al., 1997). Bien qu'il y eût des différences morphologiques flagrantes entre les deux sections du nouveau genre Orchis s.str. (celles d'O. mascula et d'O. militaris), et qu'aucun hybride incontestable n'eût jamais été observé entre représentants de ces deux sections, d'un point de vue purement phylogénétique, il n'était pas possible de scinder Orchis davantage, le groupe d'O. militaris s'avérant paraphylétique (Bateman et al., 2003; Bateman, 2009).

Nonobstant ce dernier fait, Kretzschmar et al. (2007) proposèrent de décomposer le genre Orchis en deux sous-genres, à savoir Orchis, reprenant les espèces du groupe d'O. militaris, et Masculae H.Kretzschmar, Eccarius et H.Dietr., comprenant les espèces du groupe caractéristiques d'0. mascula. Les morphologiques les plus évidentes, permettant de distinguer ces deux groupes, sont résumées au Tableau 1. Au niveau floral, ces différences apparaissent clairement à la Figure 1. Poursuivant plus loin la réflexion, Tyteca & Klein (2008, 2009) proposèrent de séparer les deux groupes en deux genres distincts, respectivement Orchis au sens le plus strict et Androrchis. Cette proposition a reçu un accueil mitigé, d'aucuns l'acceptant sans réserve tant les arguments sont flagrants (Gamarra et al., 2012; Foelsche & Jakely, 2009; voir aussi le site « Orquídeas Ibéricas »¹), mais la majorité la rejetant, sur des bases que nous allons discuter plus loin (voir notamment Scopece et al., 2010; Bateman, 2012). Enfin, notons que Delforge (2009), qui rejette aussi la distinction entre *Orchis* et *Androrchis*, propose par contre de séparer le genre *Anacamptis* sensu Bateman et coll. en cinq genres (*Anacamptis* s.str., *Herorchis*, *Anteriorchis*, *Vermeulenia* et le nouveau genre *Paludorchis*). Le Tableau 2 résume l'évolution récente de la systématique au sein du genre *Orchis* s.l.

Les contributions les plus récentes à ce dossier concernent à nouveau des aspects moléculaires. Les résultats obtenus par Jacquemyn et al. (2011), Tyteca et al. (2012) et Inda et al. (2012), partant de jeux de données indépendants, et utilisant méthodes distinctes, arrivent à mettre en évidence un groupe d'Orchis militaris monophylétique (voir les figures publiées dans ces articles). Tyteca et al. (2012) ajoutent des éléments morphométriques et biologiques (préet post-zygotiques), auxquels s'adjoignent ceux développés par Gamarra et al. (2012) sur le plan de la micro-morphologie des graines, pour appuyer l'option de deux genres distincts, Orchis et Androrchis.

Dans cet article, nous proposons de reprendre et compléter ces arguments, notamment à la lumière de ceux récemment développés par Bateman (2012) qui réfute notre argumentation. Nous montrons aussi que la distinction entre *Orchis* et *Androrchis* est parfaitement cohérente avec celle qui prévaut au sein d'autres paires de genres de la même sous-tribu des Orchidinae.

Les matériels et méthodes utilisés ont été décrits dans Tyteca *et al.* (2012).

DISCUSSION PRELIMINAIRE SUR LES ELEMENTS A PRENDRE EN COMPTE

Toute classification, au sens moderne du terme, est censée refléter les relations phylogénétiques entre entités taxonomiques. Parmi celles-ci, celles sur lesquelles nous portons notre attention dans cet article sont les espèces, genres, voire sous-genres. Nous pouvons ici nous référer aux arguments que proposent à ce sujet Bateman (2012) ainsi que Devillers & Devillers-Terschuren (p.ex. 2013).

Bateman (2012) soutient que la discussion à propos des genres est maintenant close et que la classification au niveau des genres, telle qu'établie dans le projet *Genera Orchidacearum* (Pridgeon *et al.*, 1999, *et seq.*), est déjà optimale, la discussion ne restant

¹ http://www.orquideasibericas.info

Tableau 1. – Comparaison morphologique entre les sous-genres *Masculae* et *Orchis* (d'après Tyteca & Klein, 2008 et Tyteca *et al.*, 2012).

| Caractère | Masculae | Orchis |
|--------------------|--|---|
| Feuilles | Maculées ou non maculées | Généralement non maculées (exceptionnellement maculées : <i>O. italica</i>) |
| Bractées | Bien développées, longues, quasi foliacées | Extrêmement réduites à quasi nulles, hyalines |
| Inflorescence | Plutôt lâche | Souvent dense |
| Sépales et pétales | Sépales latéraux dressés vers le haut ou étalés latéralement | Sépales et pétales réunis, formant un casque |
| Eperon | Orienté vers le haut, rarement horizontal ou descendant ; souvent long | Incurvé vers le bas, plus court que l'ovaire ou absent |
| Forme du labelle | Trilobé, avec un lobe médian entier ou légèrement bilobé; bords souvent denticulés | Trilobé, avec un lobe médian clairement bilobé, souvent profondément, souvent pourvu d'un petit appendice médian (silhouette « anthropomorphique »); bords toujours entiers |

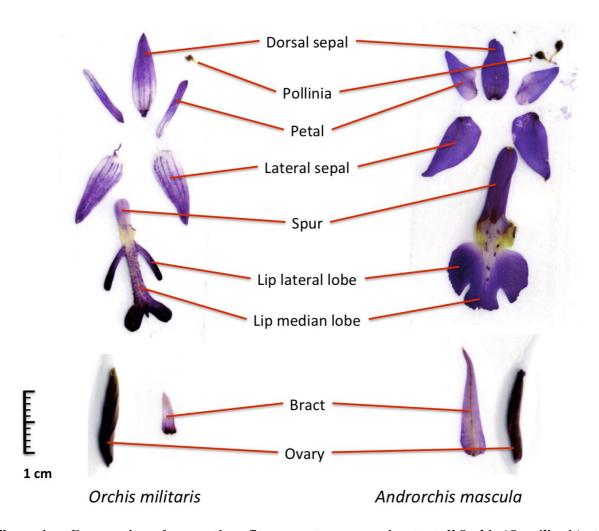


Figure 1. – Comparaison de caractères floraux entre un représentant d'*Orchis (O. militaris)* et un représentant d'*Androrchis (A. mascula)*.

Tableau 2. – Vue d'ensemble des classifications du genre Orchis et genres proches (inspiré de Scopece et al., 2010). Noter que toutes les espèces du genre ne sont pas listées.

| Verm | Vermeulen, 1972 | Bateman <i>et al.</i> , 1997; | al., 1997 ; 2003 | Tyteca et | Tyteca et Klein, 2008 | Tyteca e | Tyteca et Klein, 2009 | Delfor | Delforge, 2009 |
|-------------|-----------------|-------------------------------|------------------|--------------|-----------------------|---------------|-----------------------|---------------|----------------|
| Genres | Espèces induses | Genres | Esp.incluses | Genres | Esp. incluses | Genres | Esp. Incluses | Genres | Esp. incluses |
| Aceras | anthropophorum | Orchiss. str. | anthropophora | Orchiss. ss. | anthropophora | Orchiss. str. | anthropophora | Orchiss. str. | anthropophora |
| Orchis s.1. | simia | | simia | | simia | | simia | | simia |
| | militaris | | militaris | | militaris | | militaris | | militaris |
| | italica | | italica | | italica | | italica | | italica |
| | purpurea | | purpurea | | purpurea | | purpurea | | purpuræ |
| | galilea | | galilæ | | galilea | | galilea | | galilea |
| | punctulata | | punctulata | | punctulata | | punctulata | | punctulata |
| | pauciflora | | pauciflora | Androrchis | pauciflora | Androrchis | pauciflora | | pauciflora |
| | mascula | | mascula | | mascula | | mascula | | mascula |
| | canariensis | | canariensis | | canariensis | | canariensis | | canariensis |
| | pallens | | ballens | | pallens | | ballens | | ballens |
| | anatolica | | anatolica | | anatolica | | anatolica | | anatolica |
| | provincialis | | provincialis | | provincialis | | provincialis | | provincialis |
| | spitzelii | | spitzelii | | spitzelii | | spitzelii | | spitzelii |
| | quadripunctata | | quadripunctata | | quadripunctata | | quadripunctata | | quadripunctata |
| | coriophora | Anacamptiss. 1. | coriophora | Herorchis | coriophora | Anacamptis | coriophora | Anteriorchis | coriophora |
| | sancta | | sancta | | sancta | | sancta | | sancta |
| | laxiflora | | laxiflora | | laxiflora | | laxiflora | Paludorchis | laxiflora |
| | palustris | | palustris | | palustris | | palustris | | palustris |
| | morio | | morio | | morio | | morio | Herorchis | morio |
| | boryi | | boryi | | boryi | | boryi | | boryi |
| | Iongicornu | | Iongicornu | | Iongicornu | | longicornu | | Iongicornu |
| | papilionacea | | papilionacea | | papilionacea | | papilionacea | Vermeulenia | papilionacea |
| | collina | | collina | | collina | | collina | | collina |
| Anacamptis | pyramidalis | | pyramidalis | Anacamptis | pyramidalis | | pyramidalis | Anacamptis | pyramidalis |
| Neotinea | maculata | <i>Neotinea</i> s.1. | maculata | Neotinea | maculata | Neotinea | maculata | Neotinea | maculata |
| Orchiss.1. | /actea | | lactea | Odontorchis | lactea . | | lactea | | lactea |
| | tridentata | | tridentata | | tridentata | | tridentata | | tridentata |
| | ustulata | | ustulata | | ustulata | | ustulata | | ustulata |

ouverte qu'au niveau spécifique. Nous croyons au contraire que la systématique reste une discipline de recherche dynamique, et que sans cesse de nouveaux arguments et de nouvelles découvertes sont susceptibles de remettre en question des conceptions bien établies, même au niveau générique. Nous croyons aussi, et avons déjà soutenu (p.ex., Tyteca & Klein, 2008), que, bien que la phylogénie moléculaire ait apporté une contribution considérable, presque sans précédent, à la compréhension des relations entre les êtres vivants et de leur évolution, elle ne doit pas être seule à être prise en compte dans les travaux systématiques. Contrairement à ce que dit Bateman (2012), nous ne privilégions pas la morphométrie par rapport à la phylogénie moléculaire, puisque nous partons iustement des éléments d'information apportés par celle-ci, pour concentrer notre attention sur les taxons qui restent « proches » et dont la position systématique nous paraît rester peu claire ou insatisfaisante (en l'occurrence, les espèces du genre Orchis s.str.). Il est évident que nous ne remettrons jamais en cause la séparation très entre les « nouveaux » Anacamptis et Orchis sensu Bateman et coll., bien que nous eussions exploité des éléments de convergence morphologique entre les groupes d'A. morio et d'O. mascula, à l'occasion d'une comparaison purement morphométrique (Tyteca et al., 2012). Bien évidemment, nous n'allons jamais proposer sur cette seule base un regroupement de ces deux groupes en un genre Orchis archaïque.

C'est bien la prise en compte simultanée arguments phylogénétiques morphologiques que nous privilégions, et nous pouvons en cela rejoindre la position de Bateman (2012) qui indique que les propriétés « intrinsèques » (ADN, morphologie) sont à préférer par rapport aux éléments « extrinsèques », qui sont influencés par l'environnement et les relations avec les autres êtres vivants présents dans le milieu. Mais lorsque nous pouvons « contrôler » influences environnementales, et que les populations des taxons que nous étudions, soumises à des stimulations environnementales semblables voire identiques (en l'occurrence, pollinisateurs ou les champignons mycorhiziens), répondent de façon cohérente, ces influences sont certainement à prendre en considération dans l'élaboration conceptions systématiques. Et de plus, la capacité (ou l'incapacité) à former des hybrides viables n'est certainement pas une propriété extrinsèque, dès lors qu'elle s'observe dans toutes les situations de populations naturelles connues, voire même dans les expériences menées en laboratoire.

Nous préconisons donc une analyse multicritères dans la compréhension des relations qui régissent les êtres vivants, une analyse qui tienne compte de la biologie et des réalités de terrain, et nous rallions donc volontiers à « the importance of considering the bigger picture » (Bateman, 2012).

PHYLOGENIE

Un des obstacles de taille à la séparation d'*Orchis* s.str. (sensu Bateman et coll.) en deux sous-genres, voire genres, concerne la paraphylie du sous-genre *Orchis*, observée dans de nombreux phylogrammes. Comme mentionné plus haut, celle-ci n'est pas unanime et les travaux les plus récents indiquent bien la possibilité d'obtenir un tel groupe monophylétique. Ceci soulève alors le problème de la stabilité et la robustesse des phylogrammes, comme discuté par Bateman (2012).

Se pose notamment la question du contexte dans lequel est menée l'analyse : la topologie de l'arbre phylogénétique d'un groupe donné (dans notre cas, les taxons du genre Orchis s.str. sensu Bateman et coll.) est sensible aux autres groupes échantillonnés et pris en compte dans l'analyse. D'après Bateman (2012), l'adoption d'un seul groupe externe (outgroup), comme c'est le cas dans l'étude de Tyteca et al. (2012), réduit la fiabilité de l'embranchement (« Only one outgroup species is needed to root the trees, but a larger number of outgroups is needed to test the monophyly of the ingroup » - Bateman, 2012). On peut discuter de la validité d'un tel argument, puisque le but de notre analyse n'était pas de tester la position phylogénétique du genre Orchis s.str., pris dans son ensemble, dans la sous-tribu des Orchidineae, mais bien de tester le caractère monophylétique du sousgenre Orchis, celui-ci étant dès lors l'ingroup, les outgroups étant constitués échantillons du sous-genre Masculae ainsi que de l'outgroup initial (Traunsteinera globosa).

Cependant, même au cas où l'argument de Bateman (2012) est fondé, les résultats obtenus par Inda *et al.* (2012) traduisent bien la

monophylie du sous-genre *Orchis*, dans un contexte où de nombreux autres genres font partie de l'analyse. D'après Mark Chase (comm. pers.), plus personne ne conteste l'originalité de ce groupe, qui forme un ensemble bien distinct du sous-genre *Masculae*, au vu des autres évidences accumulées. Cependant, le rang de sous-genre lui paraît plus approprié et ne remet pas en cause la monophylie du genre *Orchis* s.str. dans son ensemble.

Une constante observée dans les phylogrammes publiés est la singularité des deux espèces *Orchis italica* et *O. anthropophora*. Dans la majorité des arbres publiés avant 2011, ce sont eux qui entraînent la paraphylie du sous-genre *Orchis*. Dans les arbres de Jacquemyn *et al.* (2011), Inda *et al.* (2012) et Tyteca *et al.* (2012), ils rejoignent le clade du sous-genre *Orchis* et ils constituent parfois, ensemble, un sous-clade distinct de

l'ensemble des autres taxons du sous-genre. En regard de cette imprécision dans les résultats, les autres arguments dont il sera question ciaprès font clairement pencher la balance vers l'adoption d'un sous-genre homogène, pas que n'ont pas hésité à franchir Kretzschmar *et al.* (2007) dans leur décision d'ériger la section des *Masculae* en sous-genre.

MORPHOMETRIE

Divers résultats d'analyses morphométriques ont été présentés par Tyteca *et al.* (2012). Nous en fournissons quelquesuns supplémentaires ci-après, en les commentant brièvement.

La Figure 2 montre une analyse en composantes principales, centrée sur les deux sous-genres *Orchis* et *Masculae* et en considérant l'ensemble des échantillons que nous avons mesurés pour ces deux sous-genres

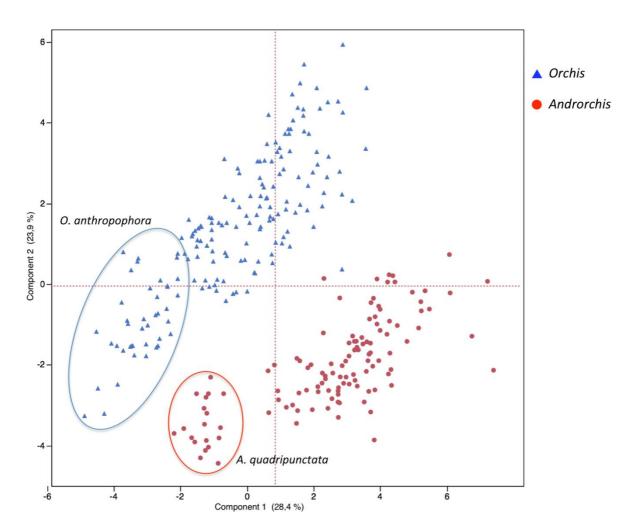


Figure 2. – Analyse en composantes principales menée sur l'ensemble des échantillons mesurés pour les deux sous-genres *Orchis* et *Masculae*.

(pour les détails des caractères mesurés et les méthodes utilisées, nous renvoyons le lecteur à Tyteca et al., 2012). Cette analyse complète celle publiée dans notre article de 2012 et met clairement en évidence deux nuages de points correspondant aux deux sous-genres. Deux ensembles de points se détachent dans chacun des sous-genres, correspondant aux taxons mesurés qui présentent des caractéristiques morphologiques extrêmes: Orchis anthropophora pratiquement dépourvu d'éperon, et O. (Androrchis) quadripunctata caractérisé par des fleurs très petites. Malgré ces différences, les deux taxons sont bien proches de leurs sous-genres respectifs.

Pour deux des caractères identifiés parmi les plus discriminants, la longueur de l'éperon et la longueur du lobe médian du labelle (Tyteca *et al.*, 2012), la Figure 3 montre, si

besoin en était, à quel point les échantillons du sous-genre *Masculae* (*Androrchis*) sont plus proches des représentants du groupe d'*Anacamptis morio* que de ceux du sous-genre *Orchis*. Cette figure et d'autres résultats publiés par Tyteca *et al.* (2012) traduisent la grande proximité morphologique entre les *Masculae* et les *Anacamptis*.

Celle-ci est quelque peu tempérée par un dernier résultat, à la Figure 4, qui montre une analyse canonique discriminante, basée sur la pré-attribution des échantillons mesurés aux quinze taxons analysés dans les (sous-) genres Orchis, Masculae et Anacamptis. Les quinze nuages depoints seregroupent bien en trois ensembles nettement distincts, correspondant aux trois (sous-) genres. La singularité des deux espèces Orchis italica 0. anthropophora clairement transparaît et

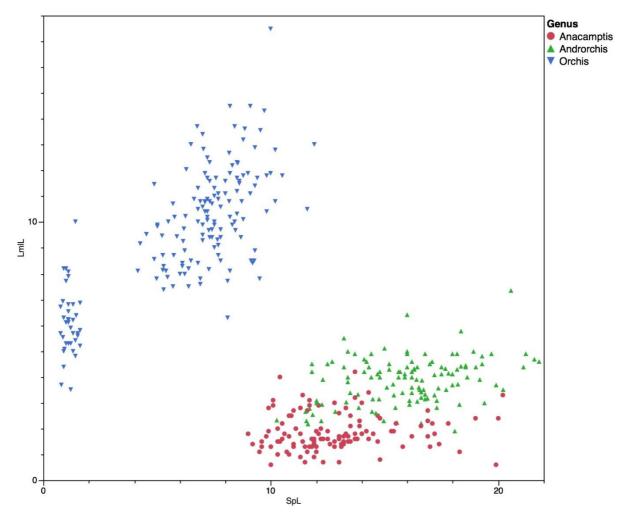


Figure 3. – Graphique bidimensionnel comparant les sous-genres *Orchis* et *Masculae* (*Androrchis*) aux représentants du genre *Anacamptis*, sur base de la longueur de l'éperon (SpL) et du lobe médian du labelle (LmlL).

corrobore les résultats obtenus par l'analyse moléculaire (voir plus haut).

convient Il de souligner que l'échantillonnage des espèces est encore incomplet, principalement pour le genre Anacamptis, qui n'est représenté que par des taxons du groupe d'A. morio. A cet égard, nous sommes bien d'accord avec les commentaires de Bateman (2012), qui souligne que, d'un point de vue morphométrique, « enfonçons des portes ouvertes », et que la prise en compte d'autres espèces du genre, représentant les autres groupes (A. coriophora, A. papilionacea, A. laxiflora, A. pyramidalis) se serait traduite par des résultats considérablement différents. Il convient ici de souligner que notre analyse n'était pas du tout centrée sur le genre Anacamptis et que nous avons pris en compte les espèces pour lesquelles nous disposions d'échantillons, celles-ci pouvant servir d' « outgroups » dans cette étude morphométrique centrée sur les sous-genres *Orchis* et *Masculae*.

MICRO-MORPHOLOGIE DES GRAINES

Bateman (2012) démonte les arguments proposés par Gamarra *et al.* (2012), que ces auteurs utilisent pour appuyer la distinction entre *Orchis* et *Androrchis* au niveau générique sur base de la micro-morphologie des graines, sous prétexte (1) qu'il y a convergence morphologique entre les *Orchis* anthropomorphiques d'une part et *Anacamptis papilionacea* et *A. collina* d'autre part, (2) que les trois sections proposées par ces auteurs au sein d'*Androrchis* présentent des graines identiques, et (3) que l'hétérogénéité micro-

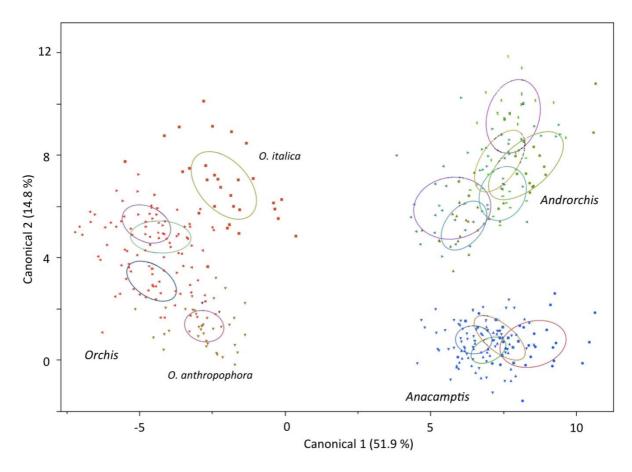


Figure 4. – Analyse canonique discriminante basée sur l'attribution des échantillons mesurés aux quinze espèces analysées dans les (sous-) genres *Orchis*, *Masculae* (*Androrchis*) et *Anacamptis*. Les ellipses incorporent 50 % des individus attribués à chaque espèce. Les espèces échantillonnées sont *Orchis italica*, *O. simia*, *O. militaris*, *O. purpurea*, *O. anthropophora* (sousgenre *Orchis*), *O. mascula*, *O. pauciflora*, *O. provincialis*, *O. langei*, *O. olbiensis*, *O. quadripunctata* (sous-genre *Masculae*), *Anacamptis morio*, *A. picta*, *A. champagneuxii* et *A. longicornu*.

morphologique au sein d'Anacamptis (maintenu comme genre unique) est au moins aussi grande qu'au sein d'Orchis s.str. qu'ils acceptent de diviser en deux genres.

Nous ne pensons pas que cet argument tienne, puisque nous savons très bien qu'il peut y avoir aussi des convergences et divergences au niveau macro-morphologique, comme nous l'avons observé dans nos analyses morphométriques, en prenant l'exemple de la convergence (relative) entre Androrchis et le groupe d'Anacamptis morio, n'empêchant pas que ces deux groupes appartiennent à des genres génétiquement et phylogénétiquement arguments très éloignés. Les morphologiques, tout comme les arguments macro-morphologiques, viennent en appui d'une discussion plus globale, multi-critères, incluant d'autres arguments, et ne doivent certainement pas être considérés isolément, indépendamment de cette discussion globale.

ISOLEMENT PRE- ET POST-ZYGOTIQUE

Dans notre article de 2012 (Tyteca et al., 2012), nous mettions en avant des profils de pollinisateurs significativement différents entre Orchis et Androrchis, ce que Bateman (2012) conteste - non sans une certaine raison - en avançant que la préférence marquée pour les Coléoptères chez Orchis est principalement le fait d'une espèce, O. anthropophora, les autres espèces anthropomorphes ne se distinguant pas significativement d'Androrchis à cet égard. La corrélation supposée exister entre la forme particulière de l'éperon (majoritairement long et ascendant chez Androrchis, court et descendant chez Orchis) et le proboscis des insectes pollinisateurs devrait encore faire l'objet de recherches, en vue d'évaluer ce caractère au rang des facteurs d'isolement prézygotique.

Par contre, Bateman (2012) ne dit plus grand' chose à propos de l'observation relative aux hybrides, fortement mise en exergue dans l'étude de Scopece *et al.* (2010), selon laquelle les hybrides sont fréquents entre espèces du genre *Orchis* ainsi qu'entre espèces du genre *Androrchis*, mais ne sont jamais observés entre les deux genres. La mortalité réduite des embryons provenant de croisements artificiels entre représentants des deux genres n'aboutit quand même jamais à la constitution de plantes adultes viables. Cette constatation vaut aussi

bien dans la nature qu'en conditions artificielles (Kretzschmar *et al.*, 2007). Il y a là, croyons-nous, un argument solide en faveur de la ségrégation entre deux genres distincts, comme nous allons encore le discuter plus loin.

DISCUSSION QU'EST-CE QU'UN GENRE ? QU'EST-CE QU'UN « SOUS-GENRE » ?

Bien qu'il soit à la base de la classification linnéenne, le concept de genre est « une notion abstraite et assez intuitive, qui était présente dans le vocabulaire courant bien avant d'être adoptée dans la terminologie scientifique des naturalistes » (Wikipedia). « En systématique, le genre est un rang [...] taxonomique qui regroupe un ensemble d'espèces ayant en commun plusieurs caractères similaires » (Wikipedia). Pour avoir une définition plus rigoureuse d'un concept aussi fondamental, nous pouvons nous référer à Stuessy (2009), qui propose trois critères permettant de définir un genre : (1) l'écart phénétique entre genres, qui doit être plus grand qu'entre espèces d'un même genre; (2) la nature holophylétique (en l'occurrence, monophylétique) des genres; (3) d'autres éléments d'information qui peuvent aider à améliorer la « comparaison entre taxa dans le but de la délimitation générique » (traduction libre).

En revanche, il est beaucoup plus ardu de définir ce qu'est un « sous-genre ». Un rapide examen sur le web nous fournit au mieux des définitions vagues. Voici deux perles relevées (pour ne pas trahir l'idée exprimée, nous avons préféré laisser la langue originale):

- An occasionally used taxonomic category ranking between a genus and a species (*American Heritage*® *Dictionary of the English Language*, 4th Edition, 2006).
- A subordinate genus; a section or subdivision of a genus higher than a species. Since there is no fixed definition of a genus, there can be none of a subgenus; and thousands of groups in zoology formerly regarded as subgenera, or disregarded entirely, are now named and held to be genera ... In botany a subgenus is a section of a genus so strongly marked as to have plausible claims to be itself an independent genus (*Century Dictionary and Cyclopedia*, 1911).

Autrement dit, alors que le concept de sous-espèce possède des définitions assez rigoureuses, ce n'est absolument pas le cas pour le niveau de sous-genre. A notre connaissance, le Code International de Nomenclature Botanique ne propose pas de définition du sous-genre. Vouloir parler de sous-genres en lieu et place de genres, ou élever une section au rang de sous-genre, relève dès lors, à notre avis, d'un sophisme.

Des éléments d'information rassemblés et résumés dans cet article, il nous paraît assez clair que les groupes d'espèces rassemblées dans les « sous-genres » Masculae et Orchis répondent bien aux critères de Stuessy (2009) rappelés plus haut. D'une part, on observe bien l'écart phénétique, comme le montrent les caractères résumés au Tableau 1 et les analyses morphométriques réalisées. D'autre part, il fait maintenant peu de doute que chacun des deux groupes est bien monophylétique comme on l'a montré. Enfin, les éléments d'isolement, principalement post-zygotiques, rappelés plus haut, constituent des arguments solides d'améliorer permettant la délimitation générique.

Dans notre article de 2012 (Tyteca *et al.*, 2012), nous disions qu'à notre avis, l'avantage principal de reconnaître *Orchis* et *Androrchis* comme genres distincts vient du traitement homogène et cohérent des groupes d'espèces parmi les Orchidinae. Ce que Bateman (2012) conteste en disant (traduction libre) qu'

« ironiquement, c'est parce que je souscris au même but primordial d'atteindre une classification consistante au niveau du genre que je persiste à m'opposer à la ségrégation d'Androrchis du genre Orchis s.s. ». Pour terminer cet article, nous voudrions expliciter ces arguments de consistance et de cohérence qui permettent de conclure que le niveau générique est nettement préférable, en comparant la situation de la paire de genres Orchis — Androrchis à d'autres paires de genres au sein des Orchidinae. Cette comparaison est proposée au Tableau 3.

Nous ne souhaitons pas revenir ici sur la discussion, encore vive, sur la séparation des genres *Gymnadenia* et *Nigritella*, ou celle entre *Dactylorhiza* et *Coeloglossum*, voire entre *Himantoglossum*, *Barlia* et *Comperia*, qui trouvent des partisans aussi bien que des opposants, préférant nous en tenir aux deux situations de référence du Tableau 3.

Aucun orchidologue sensé ne penserait à réunir les genres *Anacamptis* et *Serapias* en un seul, alors qu'ils forment des hybrides fréquemment observés dans la nature, et ceci en dépit du fait qu'ils recourent à des stratégies d'attraction des insectes assez différentes, mais l'une n'excluant pas l'autre (un insecte leurré par l'absence de nectar peut très bien rechercher un refuge pour passer la nuit, ou se laisser berner par un leurre sexuel – puisqu'il est établi que *Serapias lingua* attire les insectes

Tableau 3. – Quelques caractéristiques permettant de comparer trois paires de genres au sein des Orchidineae.

| | Orchis vs. Androrchis | Anacamptis vs. Serapias | Dactylorhiza vs. Gymnadenia |
|---|---|--|---|
| Hybrides naturels | Non connus ou extrêmement douteux | Nombreux connus | Nombreux connus |
| Modes d'attraction des pollinisateurs | Leurre nourricier | Leurre nourricier (quelques nectarifères) vs. Refuge nocturne (un cas de leurre sexuel) | Leurre nourricier vs. Nectarifère (quelques cas d'apomixie) |
| Communauté d'habitats | Très fréquente | Moyennement fréquente (dépend des groupes) | Peu fréquente (± hygrophile vs. mésophile) |
| Phénologie | Identique | Précoces vs. Un peu plus tardifs | ± identique |

par un processus semblable à celui qui caractérise les *Ophrys* – Vereecken *et al.*, 2012). Cette discrimination dans les modes d'attraction des insectes va d'ailleurs de pair avec les différences morphologiques considérables, qui de toute évidence empêchent qu'on réunisse *Anacamptis* et *Serapias* en un genre unique.

Les aspects d'isolement écologique et prézygotique prévalent semblablement entre les genres *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*, puisque le premier comprend des espèces principalement hygrophiles et se caractérise par un mode d'attraction par leurre nourricier, alors que les espèces du second genre offrent du nectar et fréquentent des habitats plus secs. L'isolement écologique n'est toutefois pas absolu et ici encore, les hybrides entre espèces des deux genres sont relativement fréquents. Ici encore, l'hypothèse de la réunion des deux genres en un seul n'est pas à l'ordre du jour.

Dans une optique de cohérence, on peine alors à comprendre pourquoi Orchis et Androrchis devraient être maintenus réunis en un seul genre. Alors qu'on observe fréquemment les représentants des deux groupes dans les mêmes habitats, fleurissant aux mêmes périodes, et adoptant la même stratégie d'attraction des insectes, par leurre nourricier, les hybrides entre espèces des deux groupes n'ont jamais été observés. Ce dernier aspect est d'ailleurs rappelé par Kretzschmar et al. (2007), les « hybrides » parfois mentionnés dans la littérature ne résistant pas à l'analyse. Un exemple de telle mention est celle d'un croisement entre Androrchis spitzelii et Orchis purpurea (Archambault, 1985). La photo montrant cette plante représente en fait, manifestement, un lusus d'espèce d'Orchis, en l'occurrence O. purpurea.

CONCLUSION

Au vu de l'évidence accumulée, et particulièrement des quelques exemples que l'on vient d'évoquer, nous pensons que la séparation entre *Orchis* et *Androrchis* souffre d'un « syndrome du nom nouveau » : alors que les noms existaient depuis longtemps pour « justifier » que des genres présentant des caractéristiques communes soient maintenus séparés (*Dactylorhiza* et *Gymnadenia*, voire *Gymnadenia* et *Nigritella*, ou *Himantoglossum* et *Barlia* ...), ou expliquer que certains autres genres autrefois considérés comme distincts

aient eu « la vie dure » (*Aceras*, ...), l'acceptation du nouveau nom *Androrchis* sera plus difficile, malgré que certains, mentionnés plus haut, n'aient pas hésité à franchir le pas, très rapidement, tant l'évidence était criante.

Après tout, peut-on se dire, peu importe le nom et le rang taxonomique; ce qui compte, c'est que nous appréhendions la réalité de groupes distincts, et surtout, que nous reconnaissions les espèces comme entités distinctes: les critères sont ici, souvent (mais pas toujours!), beaucoup plus clairs et explicites, et c'est là le principal challenge auquel Bateman (2012) nous invite: « to concentrate our research efforts on addressing a far more challenging and open-ended topic – the optimal circumscription of species ».

Références

- Archambault D. 1985. Un nouvel hybride naturel: *Orchis* x *elsarocchia*. *L'Orchidophile*, 16: 900-901.
- Bateman R.M. 2009. Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation. *J. Eur. Orch.*, 41: 243-318.
- Bateman R.M. 2012. Circumscribing genera in the European orchid flora: a subjective critique of recent contributions. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.*, 29: 94-126.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Yi-Bo L., Pridgeon A.M., Chase M.W. 2003. Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Bot. J. Linn. Soc.*, 142: 1-40.
- Bateman R.M., Pridgeon A.M., Chase M.W. 1997. Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and taxonomic revision to achieve monophyly of *Orchis sensu stricto*. *Lindleyana*, 12: 113-141.
- Delforge P. 2009. *Orchis* et monophylie. *Natural. belges*, 90 (Orchid. 22): 15-35.
- Devillers P., Devillers-Terschuren J. 2013. Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges*, 94 (Orchid. 26): 61-74.
- Foelsche W., Jakely D. 2009. Androrchis x koenighoferae, die Hybride zwischen Androrchis ovalis and Androrchis

- pauciflora in Istrien. J. Eur. Orch., 41: 319-358.
- Gamarra R., Ortúñez E., Galán Cela P., Guadaño V. 2012. *Anacamptis* versus *Orchis* (Orchidaceae): seed micromorphology and its taxonomic significance. *Plant Syst. Evol.*, 298: 597-607.
- Inda L.A., Pimentel M., Chase M.W. 2012. Phylogenetics of tribe Orchideae (Orchidaceae: Orchidoideae) based on combined DNA matrices: inferences regarding timing of diversification and evolution of pollination syndromes. *Ann. Bot.*, 110: 71-90.
- Jacquemyn H., Merckx V., Brys R., Tyteca D., Cammue B.P.A., Honnay O., Lievens B., 2011. Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus Orchis (Orchidaceae). *New Phytol.*, 192: 518-528.
- Klein E. 2004. Das intersektionale und intergenerische Hybridisierungsgeschehen in der Gattung *Orchis* (*Orchidaceae Orchidinae*) und seine Relevanz für die systematische Gliederung dieser Gattung. *J. Eur. Orch.*, 36: 637-659.
- Kretzschmar H., Eccarius W., Dietrich H., 2007. The Orchid Genera *Anacamptis*, *Orchis*, *Neotinea*. Phylogeny, Taxonomy, Morphology, Biology, Distribution, Ecology and Hybridisation. EchinoMedia, Bürgel, Germany.
- Pridgeon A.M., Bateman R.M., Cox A.V., Hapeman J.R., Chase M.W. 1997. Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric

- relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. Lindleyana, 12: 89-109.
- Pridgeon A.M., Cribb P.L., Chase M.W., Rasmussen F.N., eds., 1999. Genera Orchidacearum. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Scopece G., Cozzolino S., Bateman R.M. 2010. Just what is a genus? Comparing levels of postzygotic isolation to test alternative taxonomic hypotheses in Orchidaceae subtribe Orchidinae. *Taxon*, 59: 1754-1764.
- Stuessy T.F. 2009. Plant Taxonomy The systematic evaluation of comparative data. 2nd ed. Columbia Univ. Press, New York, Chichester, West Sussex.
- Tyteca D., Ceinos M., Gathoye J.L., Brys R., Jacquemyn H. 2012. A reappraisal of genera *Orchis* s.ss. and *Androrchis* (Orchidaceae, Orchidinae). Submitted.
- Tyteca D., Klein E. 2008. Genes, morphology and biology—the systematics of Orchidinae revisited. *J. Eur. Orch.*, 40: 501-544.
- Tyteca D., Klein E. 2009. Genes, morphology and biology—The systematics of Orchidinae revisited: a reappraisal. *J. Eur. Orch.*, 41:473-480.
- Vereecken N.J., Wilson C.A., Hötling S., Schulz S., Banketov S.A., Mardulyn, P. 2012. Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope's rule of specialization revisited. *Proc. R. Soc. B*, 279: 4786-4794.
- Vermeulen P. 1972. Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung Orchis s. str. Jahresberichte des Naturwissenschlaftlichen Vereins in Wuppertal, 25: 22–36.



Figure 5. – Androrchis mascula (à gauche) et Orchis militaris. Laval-du-Tarn (Dépt. Lozère), 29 mai 2010 (photo D. Tyteca).

CAHIERS DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°8 - 2014























Actes du 16^e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie

Quel avenir pour les orchidées dans leur milieu?



1^{er} et 2 mars 2014 Blois, La Halle aux Grains

Avec le soutien de la Société botanique de France

Colloque organisé par la Commission Scientifique de la SFO : Pascal Descourvière, Philippe Feldmann, Alain Gévaudan, Daniel Prat, Marc-Andre Selosse, Bertrand Schatz, Daniel Tyteca

Coordination des Actes: Daniel Prat

Affiche du Colloque : Sabrina Jallet

Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 8, Actes du 16^e Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie : Quel avenir pour les orchidées dans leur milieu? ISSN 0750-0386 © SFO, Paris, 2014 Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828 ISBN 978-2-905734-18-1 Actes du 16^e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, SFO, Paris, 2014, 168 p.

> Société Française d'Orchidophilie 17 Quai de la Seine, 75019 Paris

Publications de la Société Française d'Orchidophilie

L'Orchidophile

200 fascicules publiés depuis 1970

4 fascicules par an

Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie

N° 1 (1993): Synopsis des orchidées européennes, par Pierre Quentin

N° 2 (1995) : Synopsis des orchidées européennes, deuxième édition, par Pierre Quentin

N° 3 (1996): Actes du 13ème colloque de la SFO, Grenoble, 29 juin – 2 juillet 1995

N° 4 (1999) : Compte-rendu des premières journées rencontres orchidophiles Rhône-Alpes, Lyon, 30 mai-1er juin 1998

N° 5 (1999): Les hybrides des genres Nigritella et/ou Pseudorchis, par O. Gerbaud et W. Schmid (coédition SFO-AHO)

 N° 6 (2000) : Actes du 14 e colloque de la SFO, Paris, 20-21 novembre 1999

N° 7 (2010) : Actes du 15^e colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, Montpellier, 30 mai - 1er juin 2010

N° 8 (2014) : Actes du 16^e colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, Quel avenir pour les orchidées dans leur milieu ? Blois, 1-2 mars 2014

Cartographies

18 cartographies départementales publiées en fascicules supplémentaires à l'Orchidophile Plus de 15 autres cartographies départementales ou régionales publiées ou co-publiées

Ouvrages

Divers ouvrages sur les orchidées tempérées et tropicales, de France, d'Europe et du monde, dont :

Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg. 2005. (M. Bournérias et D. Prat, coordinateurs)

Atlas des orchidées de France. 2010. (F. Dusak et D. Prat, coordinateurs) Sabots de Vénus, orchidées fascinantes. 2013. (Collectif SFO, supplément à l'Orchidophile)

La Société Française d'Orchidophilie, fondée en 1969, a pour objectifs majeurs :

- d'étudier la répartition et l'écologie des Orchidées en France et dans d'autres pays ;
- · de protéger les espèces sauvages les plus menacées ;
- de favoriser la culture des espèces horticoles ;
- d'encourager les études sur la biologie des orchidées.

Ces objectifs sont atteints grâce:

- à des réunions et colloques ;
- à des voyages d'étude ;
- au réseau de cartographes ;
- aux activités régionales menées dans les associations locales affiliées ;
- aux publications (bulletin, cartographies, ouvrages).

The "Société Française d'Orchidophilie" (French Orchid Society), formed in 1969, aims the main following activities:

- studying orchid distribution and ecology in France and everywhere else;
- protecting most endangered wild species;
- promoting cultivation of horticultural species;
- encouraging studies on orchid biology.

These goals are reached through:

- meetings and symposiums;
- field trips;
- network of cartographers;
- local activities of regional affiliated associations;
- publications (bulletin, cartographies, books).