

A propos d'espèces, le genre *Ophrys*

« C'est surprenant quand même l'entêtement des orchidophiles à vouloir nommer espèces la simple variabilité ». Neimerion

Quelques lignes extraites d'un texte d'Hervé Le Guyader paru en 2002 : « Qu'est-ce qu'une espèce ? Vaste question qui agite les biologistes depuis qu'existe la volonté de réaliser une classification des organismes vivants. Pourtant, malgré la réflexion approfondie de centaines de systématiciens, malgré des apports conceptuels (comme la génétique des populations) ou expérimentaux (comme l'accès au génome), la question demeure toujours posée. Cette question est-elle importante ? Après tout, la notion intuitive que tout non-biologiste professionnel a en tête marche dans 99% des cas. Ainsi, des études menées sur le vocabulaire de tribus proches de la nature montrent que, au moins pour les vertébrés, il y a quasi-concordance entre leurs traditions et le travail du naturaliste. Par exemple, en Nouvelle Guinée, là où les Guinéens nomment 110 oiseaux, les ornithologues dénombrent 120 espèces différentes. Mais ce sont peut-être les cas pour lesquels "ça ne marche pas" qui sont les plus instructifs. D'ailleurs, Charles Darwin (1809-1882) ne s'y est pas trompé. L'un des paradoxes les plus étonnants n'est-il pas l'absence de définition claire de l'espèce, dans un livre qui s'appelle "L'Origine des espèces" ! Trois ans avant la parution de cet ouvrage-clé, Darwin écrivait : "*Je viens juste de comparer entre elles des définitions de l'espèce [...], il est vraiment comique de voir à quel point peuvent être diverses les idées qu'ont en tête les naturalistes lorsqu'ils parlent de l'espèce; chez certains, la ressemblance est tout, et la descendance de parents communs compte pour peu de choses; chez d'autres, la ressemblance ne compte pratiquement pour rien, et la création est l'idée dominante; pour d'autres encore, la descendance est la notion-clé; chez certains, la stérilité est un test infallible, tandis que chez d'autres, cela ne vaut pas un sou. Tout cela vient, je suppose, de ce que l'on essaie de définir l'indéfinissable" ».*

Il faut donc avoir présent à l'esprit le fait qu'il est impossible de donner une définition simple, claire et complète de l'espèce, en effet **l'espèce n'est qu'un concept** flou, une pure abstraction (c'est à dire une représentation mentale). Ce concept n'est pourtant pas si difficile d'accès, dès lors que l'on admet que, comme tout concept, **l'espèce n'a aucune réalité**. L'espèce n'est pas une entité naturelle, la nature n'a pas fait d'espèces, ce sont les humains qui dans leur délire classificateur sans limites (empire / domaine, règne, sous-règne, rameau, infra-règne, super-embranchement, **embranchement** / division / phylum, sous-embranchement / sous-division, infra-embranchement, micro-embranchement, super-classe, **classe**, sous-classe, infra-classe, super-ordre, **ordre**, sous-ordre, infra-ordre, micro-ordre, super-famille, **famille**, **sous-famille**, **tribu**, sous-tribu, **genre**, sous-genre, section, sous-section, espèce, sous-espèce, variété / race, sous-variété, forme / type, sous-forme)) ont défini le rang "espèce" de façon parfaitement arbitraire. Sachant cela, chacun positionne « l'espèce » à son gré, entre sous-genre et variété. Il faut également comprendre que l'axiome linnéen genre-espèce bientôt tricentenaire, très insuffisant, doit être abandonné, puisque tous les organismes ne sont pas des espèces. Par contre, ces organismes appartiennent à un genre, une

famille, ou encore à un taxon d'ordre supérieur, sans pour autant être des espèces. Enfin, il est temps d'intégrer, de prendre en compte, la variabilité génétique, variabilité qui permet par exemple d'observer des *Ophrys insectifera* avec un labelle bordé de jaune sur ses quatre lobes et possédant des antennes vert-jaune, ce qui les amène inévitablement à beaucoup ressembler à *aymoninii*.

La tendance inflationniste

Pillon et Chase (2007) montrent comment s'est effectué l'accroissement du nombre d'espèces décrites en Europe, avec de 1750 à 1900 moins d'une nouvelle espèce d'*Ophrys* décrite par période de deux ans, de 1900 à 1975 une ou deux nouvelles espèces par an, mais entre 1975 et 2000 pratiquement 5 nouvelles espèces d'*Ophrys* sont décrites chaque année. Ce n'est encore que bien peu puisque j'ai noté dans ce genre, entre 2006 et 2014, une moyenne située entre 7 et 8 nouvelles espèces (et plus de 4 nouvelles sous-espèces) par an. Ces faits confirment une identification très inflationniste de nouveaux taxons depuis une quarantaine d'années, et ce malgré une très longue histoire de description d'espèces en Europe. Rassurez-vous, il ne s'agit pratiquement plus, actuellement, de la découverte de nouveaux taxons, mais bien souvent, au mieux, de simples changements de rang, avec au pire le passage de *Dactylorhiza incarnata* Linné 1755 à *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó 1962, une magnifique "reprise à son compte" d'un travail antérieur de deux siècles.

Ces considérations avaient amené Pillon et Chase (2007) à montrer qu'en Europe il existe en moyenne plus de 3 noms pour chaque taxon, ce qu'illustre parfaitement l'*Ophrys* de l'Aveyron. L'excellent botaniste J.J.Wood le décrit et propose le rang de sous-espèce : *Ophrys sphegodes* subsp. *aveyronensis* J.J.Wood 1983, puis Delforge le propulse au rang d'espèce : *Ophrys aveyronensis* (J.J.Wood) Delforge 1984, suivi de près par *Ophrys aveyronensis* (J.J.Wood) H.Baumann & Künkele 1986, enfin la version espagnole d'*Ophrys aveyronensis* mal reconnu par Kreuz l'amène à créer une nouvelle espèce : *Ophrys vitorica* Kreutz 2007. Ce dernier exemple illustre également le fait que la même orchidée peut changer de nom lorsqu'elle passe la frontière, ou la mer Adriatique, ou encore la mer Egée. Souhaitons qu'un proche avenir nous permette de préciser définitivement le rang du taxon *aveyronensis*.

La bataille autour de *pseudoscolopax / vetula* ne date pas d'hier, puisqu'elle a 170 ans, mais elle semble avoir été rendue plus complexe, un siècle après les descriptions initiales, chacun y allant de bon cœur en reprenant à son compte les descriptions antérieures, à un rang différent bien évidemment : *Ophrys vetula* Risso 1844, *Ophrys insectifera* var. *pseudoscolopax* Moggridge 1869, *Ophrys insectifera* subsp. *arachnites* (Scop.) Moggr. 1869, *Ophrys insectifera* subvar. *linearis* Moggr. 1869, *Ophrys arachnites* var. *linearis* (Moggr.) E.G.Camus 1893, et cent ans plus tard *Ophrys pseudoscolopax* (Moggr.) Paulus et Gack 1999, *Ophrys linearis* (Moggr.) P.Delforge, Devillers & Devillers-Tersch. 2000, *Ophrys scolopax* subsp. *vetula* (Risso) Kreutz 2004, *Ophrys holoserica* subsp. *linearis* (Moggr.) Kreutz 2004.

La nomenclature accepte *Ophrys tenthredinifera* var. *ficalhoana* J.A.Guimaraes 1887, *Ophrys tenthredinifera* f. *ficalhoana* J.A.Guimaraes 1887 et *Ophrys tenthredinifera* subsp. *ficalhoana* (J.A.Guimaraes) M.R.Lowe & D.Tyteca 2000. Cependant, le nombre de chromosomes d'*Ophrys tenthredinifera*, $2n = 38$ ($n=19$) résulte de la fragmentation d'un chromosome chez

un ancêtre possédant $n=18$ ($2n = 36$). Aussi, puisque nous savons qu'*Ophrys ficalhoana* possède lui $2n=36$ chromosomes (Amich *et al.*, 2007) comme la plupart des *Ophrys*, nous pouvons penser qu'*O. tenthredinifera* est plus récent que *ficalhoana*, alors que la nomenclature affiche le contraire, *ficalhoana* étant noté comme une forme, une variété ou une sous-espèce de *tenthredinifera*. Il est donc clair que la nomenclature n'est pas en mesure de préciser le rang. Pire, la volonté délibérée, affichée par certains orchidophiles, de marquer de leur empreinte cette nomenclature (*i.e.* laisser leur nom à la postérité) entraîne une nomenclature complexe, à un point tel que de réelles incongruités apparaissent comme les inénarrables *Ophrys vernixia* subsp. *ciliata* (Biv.) Del Prete 1984 et *Ophrys sphegodes* subsp. *aranifera* (Huds.) O.Schwarz 1949 !!!!! Dans la même veine, citons *Ophrys virescens* Philippe ex. Grenier 1859, *Ophrys aranifera* subsp. *araneola* var. *virescens* (Grenier) E.G. Camus 1893 et *Ophrys araneola* subsp. *virescens* (Gren.) Kreutz 2004. Mais *araneola* n'est ni une variété, ni une sous-espèce d'*aranifera* (cf. leurs ADN chloroplastiques différents), et *virescens* est noté soit comme une variété d'*araneola*, soit comme une sous-espèce, décidément la nomenclature est loin d'être une science exacte.

Quelques bases de cette tendance inflationniste

Quelles voies ont été suivies pour permettre une telle multiplication du nombre d'espèces ? Par exemple, de simples mutants sont portés au rang d'espèce. Hedren et Nordström (2009) analysent, chez *Dactylorhiza incarnata*, les formes jaune (*ochroleuca*) et violette (*cruenta*). Ils montrent que l'absence d'anthocyanes des « *ochroleuca* » résulte d'un allèle récessif, mais ces « *ochroleuca* » possèdent encore une anthoxanthine (pigment jaune) masquée par les anthocyanes (plus foncés) chez les autres *incarnata*. Ces auteurs incorporent les « *ochrantha* » dans cet ensemble *ochroleuca*. Ce n'est donc pas parce que certains *D. incarnata* présentent des colorations un peu différentes qu'il convient de les classer comme des espèces ou des sous-espèces, puisque les analyses permettent de montrer leur appartenance à un même ensemble génétiquement cohérent (Hedren et Nordström, 2009). Les nomenclatures suivantes ne rendent donc pas compte de la réalité, puisqu'elles donnent un rang allant de la variété à l'espèce, à de simples mutants de coloration : *Dactylorhiza incarnata* Linné 1755 (parfois cité comme *Dactylorhiza incarnata* (L) Soó 1962), *Dactylorhiza incarnata* f. *ochrantha* Landwehr 1975, *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca* (Wüstnei ex Boll) P.F.Hunt & Summerh 1965, *Dactylorhiza incarnata* var. *ochroleuca* Wüstnei ex Boll 1960, à comparer pour le plaisir à *Dactylorhiza ochroleuca* (Wüstnei ex Boll) Holub 1974, *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* (O.F. Müll.) P.D.Sell 1967, *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Müll.) Soó 1962, et le curieux *Dactylorhiza cruenta* f. *ochrantha* Wief. 1977. Très clairement, seule la nomenclature *Dactylorhiza incarnata* f. *ochrantha* Landwehr 1975 traduit au plus près la réalité de ce mutant « *ochrantha* ». Ce *lusus* semble bien être l'équivalent d'une forme, notamment puisque ce rang taxonomique correspond au fait que la population d'individus concernés ne diffère de « l'espèce type » (*sic*) que par un tout petit nombre de caractères mineurs (mais bien visibles) comme la « couleur jaune » dans notre exemple.

Prenons l'exemple du taxon *Ophrys fuciflora*. Composé de milliers de populations allant de l'ouest de la France à la Roumanie (O-E), et de l'Angleterre à Chypre (N-S), il eut été très étonnant que ce taxon n'englobât pas une importante variabilité (déjà bien perceptible entre

nord et sud de la France). De façon tout à fait cohérente, les orchidophiles ayant perçu le fait que tous ces *fuciflora* n'étaient pas morphologiquement identiques dans les divers lieux où ils croissent, ont tenté avec succès d'en délimiter certains. C'est ainsi qu'en France sont apparus les *Ophrys aegirtica* P.Delforge, *Ophrys fuciflora* subsp. *annae* Devillers-Tersch. & Devillers, *Ophrys fuciflora* subsp. *demangei* G.Scappaticci, *Ophrys druentica* P.Delforge & Giglione, *Ophrys fuciflora* subsp. *elator* (Paulus) R.Engel & P.Quentin, *Ophrys gresivaudanica* O.Gerbaud, *Ophrys fuciflora* subsp. *montiliensis* Aubenas & Scappaticci, *Ophrys montis-aviarii* Hirschy & Bennery, *Ophrys fuciflora* subsp. *souchei* R.Martin & Véla, *Ophrys fuciflora* subsp. *lorenae* Demartino & Centur.. Curieusement, nous n'avons là que des espèces et des sous-espèces, pour un ensemble varié, qui n'a aucune raison de ne pas contenir variétés et formes. Dans cet ensemble, tout un chacun reconnaît clairement l'apparement *fuciflora*. Traduit en clair, *fuciflora* regroupe un ensemble de phénotypes qui se ressemblent beaucoup plus qu'ils ne diffèrent. Et nos amis étrangers en ont décrit bien d'autres.

Quelques questionnements

Il me semble difficile d'accepter que toutes les incarnations d'*insectifera* (*aymoninii*, *subinsectifera*), de *tenthredinifera* (*ficalhoana*, *aprilia*, *dictynnae*, *grandiflora*, *guimaraesii*, *leochroma*, *maremmae*, *neglecta*, *normanii*, *tardans*, *praecox*, *sanctae-marcellae*, *spectabilis*, *ulysea*, *villosa*, mais également *lycomedis*, *amphidami* et *riphaea*), de *speculum* (*regisferdinandii*, *orientalis*, *lusitanica*), des *pseudophrys* (*corsica*, *phryganae*, *delforgei*, *eleonora*, *forestieri/lupercalis*, *funerea/sulcata*, *lutea*, *marmorata/bilunulata*, *peraiolae/zonata*, *vasconica*), d'*aranifera* (*aveyronensis*, *splendida*, *morisii*, *araneola/litigiosa*, *virescens*, *incubacea*, *panormitana*, *exaltata*, *catalaunica*, *drumana/saratoi*, *bertolonii/aurelia*, *magniflora*, *arachnitiformis*, *passionis*, *occidentalis*, *massiliensis*, *provincialis*, *argensonensis*, *ligustica/majellensis*, *Ophrys des Olonnes*), de *fuciflora* (*aegirtica*, *annae*, *demangei*, *druentica*, *elator*, *gresivaudanica*, *montiliensis*, *montis-aviarii*, *pseudoscolopax*, *souchei*), de *scolopax* (*conradiae*, *corbariensis*, *philippi*, *picta*, *santonica*, *vetula*), puissent tous être des espèces (voire des sous-espèces) sensu stricto. J'ai volontairement énuméré les incarnations de *speculum* et de *tenthredinifera*, qui ne sont donc pas tous présents en France, à la fois pour souligner ces "nouveauautés", et en faire un meilleur exemple. Par contre, il est tout à fait respectable d'accepter que, différents de l'espèce de référence, chacun de ces taxons puisse disposer d'un nom qui lui soit propre. Reste à déterminer (et c'est le plus délicat) quel rang doit leur être affecté. Il est très probable qu'existent quelques sous-espèces (par exemple dans la très large macroespèce *aranifera*), mais il est tout à fait contre-productif de faire de chaque mise en évidence d'une morphologie différente une nouvelle espèce ou sous-espèce.

Le fait que l'on puisse différencier deux *Ophrys* ne signifie donc en rien que nous soyons en présence de deux espèces. Il est possible de reconnaître les indigènes australiens, les boschimans, les amérindiens, de reconnaître les « faux de verzy » des hêtres normaux, mais personne n'affirme qu'il s'agit d'espèces, ni même de sous-espèces. Il nous faut donc séparer **reconnaissance** (morphologie, habitat, période de floraison, biologie florale,...) indispensable pour établir une flore et **rang** (genre, espèce, sous-espèce, variété, forme) lorsque l'on s'intéresse aux liens de parenté. Les spécialistes reconnaissent les variétés cultivées (cultivars)

de blé tendre, parfois simplement en traversant la Beauce en voiture, ça n'en fait pas des espèces. De plus, au sein des variétés de blé qui sont extrêmement homogènes, apparaissent avec une fréquence très faible (un peu comme les *lusus* de nos Orchidées) des formes morphologiquement tout à fait particulières (speltoïdes, barbus, grands, nains, etc....). Il existe entre les variétés des différences de précocité de floraison, de taille, de couleur, de port, de besoin en froid, de résistance aux maladies, etc., mais il s'agit toujours de *Triticum aestivum*, une espèce possédant une très large variabilité génétique.

Il est temps de cesser de s'appuyer sur des définitions d'espèces ne variant pas, c'était « le » credo des fixistes de l'époque de Linné, issu d'un long héritage judéo-chrétien. Une espèce, c'est variable (parfois énormément), toutes les observations sur le terrain et les milliers de *lusus* en sont l'affirmation. C'est pourquoi « l'espèce type » servant de référence est à mon sens une notion difficile, puisqu'elle ne correspondra le plus souvent qu'à une infime partie des populations. Il serait nécessaire de disposer de données quantitatives, du type cet *Ophrys* mesure en moyenne x millimètres plus ou moins y (y étant deux ou trois écarts-types selon que l'on englobe 95 % ou 99 % des données). Si l'on s'intéresse à plusieurs caractéristiques morphologiques présentant une forte héritabilité, tout cela représente énormément de travail, mais comporte des avantages par rapport à l'échantillon d'herbier. En effet, il serait alors possible, pour un caractère comme la taille, de comparer des populations du même *Ophrys* ou d'*Ophrys* différents, des populations actuelles à des populations futures. C'est une nécessité que de revenir vers l'entité qui évolue à savoir la population, ou parfois l'individu lorsqu'il y a spéciation après hybridation. Enfin, il est impossible d'une part de dire que le débat espèce, sous-espèce, variété, est un faux problème, et de l'autre s'intéresser à la spéciation. Il serait bon d'en déterminer le point de départ. Par exemple si *virescens* et *araneola* sont des espèces (comme le pensent certains, pas moi en tout cas) la spéciation a déjà eu lieu, mais à partir de quelle entité ?

Pourquoi revenir vers un nombre d'espèces beaucoup plus restreint ?

Pour en revenir à la controverse sur le nombre d'espèces d'*Ophrys*, il me semblait que nous étions de plus en plus nombreux à considérer, par exemple, que la plupart des incarnations de *fuciflora* ne présentaient pas suffisamment de différences pour pouvoir prétendre au rang d'espèce, mais constituaient potentiellement des taxons allant de sous-espèce à forme. Parlant de leur description d'un nouvel *Ophrys* de la mouvance *fuciflora*, *montis-aviarii*, les deux auteurs (Bennery et Hirschy, 2015) indiquent : « *Nous préférons de manière tout à fait subjective la décrire au rang spécifique, suivant en cela certains collègues botanistes et orchidophiles qui considèrent que l'utilisation formelle et parfois incohérente de la sous-espèce est souvent un frein à la compréhension de l'évolution dans un contexte phylogénétique* ». Déjà, ce n'est pas parce qu'il ne s'agit pas d'une espèce que cela doit être une sous-espèce, ce peut être une variété, voire une forme. Je comprends mal l'argumentaire facile à retourner en affirmant a contrario qu'imposer le rang espèce ne permettra pas facilement d'en expliquer l'origine, en sachant pertinemment que l'on est probablement plus près d'une variété. Pourquoi en faire une espèce alors que ce rang n'est soutenu par aucune donnée. Par contre les taxons incarnations de *fuciflora* d'une part possèdent un même ADN chloroplastique commun avec les *scolopax* (Henry, 2015), et d'autre part la séquence

nucléaire ITS d'*O. fuciflora* ne diffère que par 2 nucléotides de celle d'*O. gresivaudanica* (Bonnet *et al.*, 2015). Tout cela suggère *in fine* une grande proximité entre les différentes incarnations de *fuciflora*.

De la même manière, les différentes incarnations de *tenthredinifera* se ressemblent tellement qu'en l'absence quasi totale de données moléculaires (ADN nucléaire, ADN chloroplastique, molécules perçues par les pollinisateurs), il est totalement impossible d'avoir une idée de leurs liens de parenté. Lorsque l'on cherche à établir ces liens de parenté, il ne sert à rien d'affirmer qu'il s'agit toujours d'espèces et de sous-espèces sans disposer des données indispensables. Intéressons-nous néanmoins à l'exemple d'*Ophrys spectabilis* (*Ophrys tenthredinifera* subsp. *spectabilis* Kreuz & Zelesny, 2007) de la mouvrance *tenthredinifera*. Ses descripteurs ne mentionnent pas son nombre chromosomique, ce serait pourtant une des premières choses à faire lorsque l'on caractérise une plante qui apparaît comme plus robuste, plus rare, potentiellement polyploïde donc. Au niveau ADN, nous ne savons rien. Mais le Professeur Paulus l'a « élevé » au rang spécifique : *Ophrys spectabilis* (Kreuz & Zelesny) Paulus 2011, sur la base de fleurs plus grandes que celles de *tenthredinifera*, et d'une floraison plus tardive. Il me semble que lorsque l'on ignore tout des causes de cette taille plus grande, ou de cette tardivité, il est plus prudent de ne pas affirmer qu'il s'agit d'une espèce (*Ophrys spectabilis*), alors même que d'autres auteurs l'avaient précédemment baptisé *Ophrys tenthredinifera* subsp. *spectabilis* Kreuz et Zelesny 2007, et que rien n'empêchera un autre auteur encore de la nommer *Ophrys tenthredinifera* f. *spectabilis*, et un autre encore *Ophrys tenthredinifera* var. *spectabilis*. Lorsque l'on ignore tout du rang, manifestement la mode est à l'espèce, au pire à la sous-espèce. Cette pratique est inacceptable en l'absence de tout argumentaire. Pour avancer, déterminons le nombre de chromosomes, regardons l'ADN (nucléaire et chloroplastique), recherchons le ou les pollinisateur(s), etc. et alors seulement proposons un rang probable. Ce sera déjà difficile et incertain, alors sans aucune donnée cela ne ressort que de la divination. Il est désormais établi chez d'autres Monocotylédones, que la précocité de floraison peut être modifiée en augmentant ou en diminuant le nombre de copies (CNVs) de certains gènes comme *Ppd-B1* chez le blé (Diaz *et al.*, 2012).

Je ne suis fort heureusement pas le seul auquel cela pose question cette propension qu'ont une partie des orchidophiles, à classer préférentiellement comme espèce ou sous-espèce un très grand nombre de taxons. Cette façon de faire suggère une profonde méconnaissance de la variabilité génétique, variabilité qui ne se limite pas aux changements de nucléotides et aux indels, mais qui prend également en compte par exemple les mécanismes épigénétiques et les variations du nombre de copies de séquences ADN (CNV pour « copy number variation »), c'est-à-dire des mécanismes qui génèrent de la variabilité, et qui perçoivent les variations de l'environnement (Henry, 2014). Pour conclure sur ce point, rappelons ce que disent Grossniklaus *et al.* (2013) : « Nous disposons de plus en plus de preuves du fait que des phénotypes végétaux héréditaires possèdent un support génétique, mais aussi épigénétique. »

La reconnaissance récente de centaines d'« espèces », là où les remarquables botanistes du passé n'avaient rien signalé d'original, suggère plusieurs hypothèses : soit ces botanistes éminents n'étaient pas aussi performants que nous le pensons, soit ces nouvelles espèces sont extrêmement récentes (de moins de 10 ans à il y a un siècle), soit enfin il ne s'agit pas d'espèces avec comme corollaire le fait que nos aînés prenaient en compte la variabilité

génétique des « espèces » qu'ils décrivaient. En effet, s'il est acceptable de penser que nos prédécesseurs n'aient pas décelé un petit nombre de réelles « espèces », il demeure totalement impossible qu'ils n'aient identifié aucune des centaines de ces prétendues « espèces » (les "microespèces" de Devey *et al.*, 2008) décrites depuis une quarantaine d'années, c'est totalement invraisemblable. Pour conclure sur ce point, nous pouvons dire que ces centaines d'espèces d'*Ophrys* ne sont identifiables par aucune méthode connue (Bateman *et al.*, 2010). Les caractères morphologiques sont tellement subtils et leur héritabilité inconnue, les caractères moléculaires sont absents et les pollinisateurs insuffisants pour faciliter l'identification. Au pire, l'ensemble de ces « microespèces » d'*Ophrys* ne sont que le mythe d'une spéciation très récente (Bateman *et al.*, 2010). Mais qui va en assurer la sauvegarde ? Il en va ainsi d'*Ophrys spectabilis* propre à l'île de Majorque, que les botanistes du passé n'ont pas jugé bon de distinguer de l'*Ophrys tenthredinifera*. Pourquoi porter au rang d'espèce cet *Ophrys tenthredinifera* subsp. *spectabilis* Kreuz & Zelesny, 2007 et en faire par la grâce d'un baptême un *Ophrys spectabilis* (Kreuz & Zelesny) Paulus, 2011 ? Il eut été au moins nécessaire (mais beaucoup plus complexe) de le justifier. La lutte est inégale entre les quelques diviseurs (splitters) qui s'autorisent tout et son contraire, et les rassembleurs (lumpers) puisque ces derniers sont les seuls à devoir argumenter leurs résultats, balayés d'une phrase assassine par le premier fixiste venu.

Circonscrire les espèces

Les phylogénies de Devey *et al.*, (2008) permettent de séparer dix ensembles qu'ils nomment « macroespèces » : *insectifera*, *bombyliflora*, *speculum*, *tenthredinifera*, *pseudophrys*, *apifera*, *aranifera*, *fuciflora*, *scolopax*, *umbilicata*. Quels pourraient être les obstacles au fait de n'avoir que dix de ces « macroespèces » dans le genre *Ophrys*, avec pour chacune une cohorte de microespèces, de sous-espèces, de formes et de variétés. Que l'on puisse utiliser plus de catégories (sous-genre, section, sous-section, espèce, sous-espèce, variété / race, sous-variété, forme / type, sous-forme) ne me fait pas problème, car finement détailler est plus précis. Ce qui fait réellement problème est le fait de se limiter à espèce et sous-espèce. Tentons de comprendre pourquoi.

Il est très probable que certains lusus relèvent du rang de forme, pour les variétés disons par exemple que les *Ophrys subinsectifera* et *aymoninii* pourraient être des variétés (probablement plusieurs mutations les séparent), la question est posée de savoir si *fuciflora* et *scolopax* ne seraient pas deux sous-espèces d'un ensemble *fuciflorae* possédant le même cytoplasme. Enfin se pose alors vraiment la question de l'espèce. Une façon d'aborder ce concept d'espèce a consisté à le disséquer en espèce morphologique, espèce taxonomique, espèce phénétique, espèce biologique, espèce génétique, espèce phylogénique, espèce écologique, espèce évolutive, espèce cohésive, espèce fossile, espèce par reconnaissance, concept unifié d'espèce, etc. avec plus d'une bonne trentaine de définitions (voir par exemple Devillers et Devillers-Terschuren, 2013). Tout cela permet à chacun d'accommoder ce qu'il nomme espèce à la sauce qu'il préfère. C'est pourquoi diviseurs (ceux qui créent des espèces de façon incessante) et rassembleurs (ceux qui tentent, à l'aide de phylogénies, d'établir les liens de parenté, donc de regrouper les taxons) continuent leur chicane.

Plutôt que de choisir une définition de l'espèce très insuffisante, ou trop complexe, voire erronée et dans tous les cas inutile, ce que les auteurs les plus clairvoyants proposent est d'utiliser des critères permettant de mieux circonscrire les taxons (Bateman *et al.*, 2010) en allant au plus près de ce qui les caractérise. Ce procédé est probablement imparfait, mais il va permettre d'avancer, en regroupant ce qui se ressemble le plus. Ainsi, pour le phylogénéticien qui s'intéresse à la parenté entre taxons, on peut ramener à un petit nombre de critères principaux de quoi circonscrire l'espèce :

- Le premier critère est traditionnel, c'est la **ressemblance morphologique**. La taxonomie des Orchidées repose sur lui depuis trois siècles. Ressemblance évidente pour *fuciflora* et ses nombreuses incarnations, mais attention aux convergences.

- Le second critère date de moins d'un siècle, c'est l'**isolement reproducteur**, base de ce qui a été nommé le « concept biologique de l'espèce », l'absence de flux de gènes suffirait à délimiter une espèce. Ce critère a eu comme corollaire l'hypothèse « un pollinisateur / une espèce d'*Ophrys* », hypothèse largement contredite par les faits. De plus, les *Ophrys* s'hybrident entre eux avec un tel bonheur, que cela limite l'importance de ce critère. En effet, la plupart des dix « macroespèces » du genre *Ophrys* ne sont pas isolées au plan reproducteur, puisqu'elles sont en mesure de s'hybrider.

- Le troisième critère est la **monophylie**. Un groupe monophylétique possède le même ancêtre. Vu de cette façon, le genre *Ophrys* est bien monophylétique dans toutes les phylogénies. A l'étage du dessous, on peut ainsi penser qu'un ensemble d'*Ophrys* très proches, monophylétique comme par exemple les *Ophrys insectifera*, *subinsectifera* et *aymoninii*, constitue une seule macroespèce. Ce pourrait être également vrai pour *tenthredinifera* et ses nombreuses incarnations, pour les pseudophrys, les *fuciflora*, les *scolopax*, et les *aranifera*. Comme je l'explique ci-dessous nous manquons de données (ADN, épigénétique, CNVs) pour pas mal de taxons, et beaucoup de travail de biologie moléculaire reste à effectuer pour mieux définir les ensembles monophylétiques, ensembles que nous pourrions alors considérer comme des macroespèces sur la base de ce critère.

- Il est également possible de proposer un autre critère, en se basant sur le nombre moyen de différences nucléotidiques par exemple entre les séquences ITS (ADN nucléaire). Prises deux à deux (dans toutes les combinaisons possibles, il y en a 45) chez les *Ophrys insectifera*, *bombyliflora*, *tenthredinifera*, *speculum*, *pseudophrys*, *apifera*, *aranifera*, *fuciflora*, *scolopax*, *umbilicata*, ces différences entre séquences ITS sont en moyenne de 17 (pour 630 nucléotides) alors que les différences entre incarnations dans chacune de ces dix macroespèces d'*Ophrys* ne sont en moyenne que de 1,9 (soit pratiquement 8 fois moins). Notons que le nombre de différences entre genres voisins (genres représentés par *Anacamptis morio*, *Ophrys insectifera*, *Neotinea maculata*, *Himantoglossum hircinum*, *Serapias lingua*) est en moyenne de 101, c'est-à-dire à peine 7 fois plus que les différences entre espèces. Nous avons donc en moyenne 3 différences pour 1000 nucléotides entre incarnations (ou microespèces), 24 pour 1000 entre macroespèces et 158 pour 1000 entre genres, pour cette séquence ITS. Bien évidemment, puisqu'il s'agit de moyennes, ce critère n'est pas absolu, malgré le fait qu'il n'y ait pas de recouvrement entre les trois niveaux, avec 0 à 5 (incarnations), 5 à 26 (espèces) et 89 à 110 (genres) différences.

Il me semble que l'on cerne assez bien les genres, chez nos Orchidées européennes, en utilisant le critère de monophylie, avec puisque l'on sait que c'est un critère imparfait (dans le sens de pas absolu), des discussions (penser aux *Orchis-Androrchis*) pour ajouter ou enlever telle ou telle branche(s) de l'arbre et donc donner tel ou tel nom(s). En tout cas, ce que la phylogénie moléculaire a permis de résoudre c'est le fait que les Angiospermes ne se classent pas en Mono et Dicotylédones, même si cela a pris une trentaine d'années pour être accepté, et que les Orchidées ne sont pas des Liliales mais des Asparagales. Notons que chez les *Ophrys*, de même, nous sommes passés du binôme *Pseudophrys* / *Euophrys* à quelque chose de plus complexe, apparemment accepté par la quasi totalité des orchidophiles (sauf Delforge, 2012). De même, ce sont les données de séquences qui ont permis la séparation des *Anacamptis* et des *Orchis*, séparation que certains nient encore, confirmant une fois encore que les séquences révèlent des liens que la morphologie ne mettait pas en évidence. Les données de séquences nucléotidiques de l'ADN ont incontestablement fait progresser notre connaissance des liens de parenté entre taxons, et pas seulement entre *Ophrys*, ce qui ne signifie pas que tout est dit, puisque nous savons désormais d'une part qu'il existe un contrôle de l'expression de ces séquences (épigénétique) et d'autre part que l'accumulation de séquences identiques dans un génome affecte les caractères (CNVs). Avec ces types de données, plus récentes, nous ajoutons des niveaux de complexité, lesquels complètent notre information, donc améliorent nos conclusions.

Je ne vois pas pourquoi nous ne pourrions pas nous appuyer sur des données quantitatives comparées pour aider à la séparation de ce qui peut l'être clairement. Pour tout dire, nous n'avons pas assez de taxons pour lesquels les séquences ITS soient disponibles dans les macroespèces *tenthredinifera*, *pseudophrys*, *scolopax*, *fuciflora* pour en discuter aujourd'hui. Chez 12 taxons du groupe *aranifera* présents en France (inclus les *Ophrys bertoloniiformes*) nous notons en moyenne une différence de 2 nucléotides entre taxons, alors que les *Ophrys apifera* et *aranifera* diffèrent par 14 nucléotides, suggérant ici également la possibilité que si l'on considère *apifera* et *aranifera* comme des macroespèces, les incarnations d'*aranifera* n'en soient pas. Les données moléculaires nous aident à regrouper les taxons qui se ressemblent le plus, taxons que la morphologie seule regroupait déjà dans certains cas. Si nous pouvons arriver à quantifier encore plus précisément les différences surtout entre incarnations d'une espèce, mais également entre espèces d'un genre, nous disposerons alors d'un critère de séparation plus solide.

Quelques objectifs

Il va falloir se résoudre à plus et mieux utiliser les données ADN (nucléaire et chloroplastique, voire mitochondrial) pour circonscrire les différentes entités de nos magnifiques *Ophrys*. C'est la manière de faire dans de nombreux groupes du vivant, et je trouverais dommage que le monde végétal s'en dispense. En effet, dans le domaine de la phylogénie moléculaire, comme dans celui des petits ARN, les végétalistes étaient dans le peloton de tête. Il n'y a plus guère que quelques « fixistes » pour ne pas reconnaître l'intérêt des classifications réalisées à partir de l'ADN, lesquelles, pour imparfaites qu'elles soient, peuvent apporter beaucoup plus d'informations sur quelques centaines de nucléotides que la

somme des caractères morphologiques utilisés dans une flore. La manière de classer les Angiospermes a changé, et plus aucun spécialiste ne conteste le type d'arbre obtenu par Soltis *et al.* (2011). Les travaux de Bateman *et al.* (2008), utilisant le même type d'outil, et un grand nombre de taxons, ont eu le mérite de montrer 1) que les *Ophrys* ne se classent pas en *Euophrys* et *Pseudophrys*, et 2) que les *Ophrys* se répartissent dans dix grands ensembles nommés « macroespèces ». Cependant, la séquence nucléaire utilisée, ne permet pas un bon classement des *Ophrys* à l'intérieur des macroespèces *pseudophrys*, *aranifera*, *fuciflora*, *scolopax* et *umbilicata*, lesquels très récents n'ont pas suffisamment divergé dans leurs séquences pour que la phylogénie soit bien discriminante. Il n'empêche, les travaux de Breitkopf *et al.* (2015) utilisant 6 séquences nucléaires nouvelles (au lieu des seuls ITS) mais chez un nombre beaucoup plus restreint d'*Ophrys*, ne modifient que bien peu l'arbre. De plus, les séquences chloroplastiques (Henry, 2015) d'une part sont en parfait accord avec les macroespèces définies par Devey *et al.* (2008) sur la base de l'ADN nucléaire, et d'autre part permettent de définir des sous-ensembles chez certaines de ces « macroespèces ».

Les données ADN actuelles suggèrent l'existence d'un petit nombre de macroespèces clairement identifiables dans le genre *Ophrys*. Notons le fait que, curieusement, les travaux de phylogénie moléculaire vont souvent dans le sens du regroupement de taxons, ce qui s'explique par le fait que ces analyses révèlent des proximités que l'observation n'était pas en mesure de déceler. Cependant, tout n'est pas clair pour nos très intéressants *Ophrys*, et il est indispensable d'approfondir plusieurs points :

1) aucune donnée ADN (nucléaire ou chloroplastique) ne permet actuellement d'affirmer que les macroespèces *insectifera*, *tenthredinifera*, *speculum*, *pseudophrys*, *apifera*, *aranifera*, *umbilicata*, *scolopax* et *fuciflora*, contiennent plusieurs réelles « espèces ». En effet, les différences entre séquences ITS des taxons d'un ensemble (microespèces) sont très faibles (environ 7 fois plus faibles) comparativement aux différences entre les « macroespèces ».

2) il sera nécessaire de préciser la position des *Ophrys* de la mouvance *umbilicata* dans la phylogénie du genre *Ophrys*, position qui n'est pas tout à fait identique dans les deux phylogénies de référence (Devey *et al.*, 2008 ; Breitkopf *et al.*, 2015).

3) de la même manière, il faudra tôt ou tard affiner les analyses ADN des *Ophrys* de l'imposante macroespèce *aranifera*, qui regroupe de très nombreuses incarnations. Il s'agit du seul large ensemble à minuscule appendice. A titre d'exemple, l'œil (pourtant excellent) des orchidophiles ne leur permet pas de toujours situer les bertoloniiformes dans cet ensemble, confirmant ainsi le fait que les analyses ADN révèlent des proximités ou des différences indécélables au niveau morphologique.

4) affiner les analyses ADN des *Ophrys* de la mouvance *fuciflora* serait également souhaitable, notamment les derniers identifiés comme *souchei*, *lorenae*, *montis-aviarii*, *montiliensis*, *demangei*.

5) les données sur les séquences ITS de la mouvance *scolopax* se limitant à *scolopax*, *picta* et *philippi*, mériteraient d'être complétées par *conradiae*, *corbariensis*, *santonica* (et *pseudoscolopax*).

6) Enfin, clarifier les liens de parenté entre les membres du large ensemble *pseudophrys* apparaît également comme souhaitable.

Une fois les données génétiques affinées, il sera très enrichissant de confronter les phylogénies à de nombreux caractères morphologiques, écologiques, etc...

Pour atteindre ces objectifs, plusieurs manières de procéder se présentent. En premier lieu identifier chez de très nombreux *Ophrys*, cinq à dix nouvelles séquences considérées comme très variables, ce qui permettrait non seulement d'affiner les arbres phylogénétiques au sein des macroespèces les plus difficiles (*pseudophrys*, *aranifera*, *scolopax*, *fuciflora*, *umbilicata*), mais améliorerait la position des *umbilicata*. Il s'agit d'un important travail, mais ce n'est pas cette voie qui devrait être privilégiée notamment pour les plus larges macroespèces. En effet, les nouveaux outils ("next generation sequencing") actuellement mis en œuvre amèneront à de meilleurs résultats dans un délai plus raisonnable. Enfin, il va falloir développer dans le genre *Ophrys* des travaux utilisant les connaissances actuelles concernant les variations du nombre de copies de séquences ADN (ou CNV pour "copy number variation") ainsi que l'épigénétique, dont tout le monde s'accorde à dire l'importance. En effet, d'une part nous savons chez les monocotylédones d'importance agronomique (blé, maïs, riz, orge) que certains caractères comme la taille, la précocité de floraison, la résistance aux maladies, la réponse aux contraintes environnementales, les variations phénotypiques, les besoins en froid, la tolérance à l'aluminium, le port de la plante, etc., sont affectés par des variations du nombre de copies de certains gènes. Notons que ces CNVs sont plus largement présentes chez les taxons polyploïdes (ce qui est bien le cas de nos *Ophrys*), ou dans des conditions de milieu qui renforcent la pression de sélection pour un caractère. Par ailleurs, la démonstration a été faite que si le génome, par sa séquence nucléotidique, code pour des gènes qui conditionnent le phénotype, le fait que cette séquence puisse être exprimée ou éteinte est régi par des contrôles épigénétiques. Il est désormais bien établi que ces mécanismes épigénétiques ont joué et jouent un rôle important dans les scénarii évolutifs. Les trop rares données épigénétiques expérimentales chez les Orchidaceae concernent le seul genre *Dactylorhiza* (Paun *et al.*, 2007, 2010a, 2010b, 2011), elles indiquent clairement que des mécanismes épigénétiques ont permis la spéciation dans ce genre. Ces données, ainsi que les observations de lusus rares affectant la fleur (Henry, 2016), confirment le rôle joué par ces mécanismes épigénétiques.

Enfin, CNV et épigénétique, des mécanismes qui interagissent avec l'environnement biotique et abiotique, permettent de comprendre qu'avec des génomes génétiquement très proches, deux taxons puissent présenter des morphologies et des écologies sensiblement différentes.

Conclusion

L'habitude persistante consistant à affubler d'un nom d'espèce chacune des variations qui surviennent au sein de populations d'*Ophrys* ne me convient pas, en particulier lorsqu'il s'agit clairement d'une variété ou d'une forme (dans ce dernier cas un probable lusus). Ceci m'a donc amené à regarder de plus près la nomenclature. Les règles édictées par le code international, si elles valident les descriptions conformes à ses règles, ne sont pas en mesure de définir le rang (espèce, sous-espèce, variété, forme), et ainsi valident des rangs différents, des synonymes, des noms différents.

Il n'est plus admissible, en 2016, de considérer comme équivalentes les deux attitudes que sont d'une part la multiplication sans limite du nombre d'espèces et de l'autre la recherche génétique des liens de parenté. En effet, cela consiste dans le premier cas à classer comme espèce tout ce qui diffère morphologiquement, même légèrement, de la référence et cela sans aucun argument montrant que le ou les caractères observés (floraux pour la plupart) présente(nt) une forte héritabilité. Il suffit aux adeptes de cette voie, de décider de « porter » le taxon, presque toujours à un rang supérieur, et de nier l'intérêt des outils actuels, bref de rester figés sur la seule observation. A l'opposé, des scientifiques consacrent une grande énergie à la recherche des liens de parenté entre *Ophrys*, en se basant essentiellement sur les séquences nucléotidiques de l'ADN, qu'il soit nucléaire, chloroplastique ou mitochondrial. Ces scientifiques considèrent en outre qu'une « espèce », en tant que collection de populations, présente souvent une grande variabilité. Tout cela est d'une part un nouvel outil qui s'ajoute à l'observation et précise les classements intuitifs, et d'autre part cela a fait avancer considérablement notre connaissance des *Ophrys*. Il va falloir se résoudre à utiliser les données ADN pour mieux circonscrire les rangs (espèce, sous-espèce, variété, forme). C'est la manière de faire dans de nombreux groupes du vivant, et je trouve dommage que le monde des orchidophiles s'en dispense. Il faut ici signaler que les données moléculaires nous aident à regrouper les taxons qui se ressemblent le plus, taxons que la morphologie seule regroupait assez souvent. Si nous pouvons arriver à quantifier encore plus précisément les différences surtout entre incarnations d'une macroespèce, mais également entre macroespèces d'un genre, nous aurions alors un solide critère de séparation.

Un trop grand nombre d'orchidophiles n'arrivent pas à comprendre cette orientation, probablement du fait qu'ils ont basé leur réflexion sur le seul concept phénétypique de l'espèce. Pour ce qui concerne la recherche des liens de parenté, ce seul concept s'est avéré totalement dépassé, désuet. Lorsque l'analyse ne repose que sur les seuls critères morphologiques pour distinguer les taxons, elle ne permet pas la mise en évidence de nombreux liens de parenté. Le plus grand flou règne au niveau des divers rangs, entraînant des choix subjectifs. Tout cela a favorisé la tendance inflationniste, dont les deux limitations majeures demeurent d'une part l'absence d'argumentaire solide, et de l'autre la négation systématique de tous les arguments et preuves développés par les phylogénéticiens. Sur ce dernier aspect, prenons l'exemple de Delforge (2012) lequel, à la fois affirme qu'il ne peut y avoir qu'un seul arbre généalogique, et maintient la répartition des *Ophrys* en *Euophrys* et *Pseudophrys*. La réalité est tout autre, puisque d'un côté les phylogénies basées sur l'ADN nucléaire et celles basées sur l'ADN chloroplastique et/ou mitochondrial (transmis par le seul parent maternel) peuvent être différentes, et de l'autre toutes les phylogénies du genre *Ophrys* contredisent cette séparation en deux sections soeurs. Pour ces orchidophiles, lorsque la génétique contredit les classifications basées sur la seule morphologie, c'est la génétique qui a tort, signifiant que nous ne sommes pas dans le monde de la science, mais dans le domaine de la croyance. D'ailleurs ceux qui tentent, sur les seules bases de la morphologie, de rechercher des taxons apparentés, définissent des petits groupes très sensiblement différents selon les auteurs. Il est difficile de comprendre les motivations de ceux qui n'acceptent pas encore le fait que les données ADN (non hiérarchisées) révèlent des relations que la morphologie n'était pas en mesure de mettre en évidence, c'est particulièrement net pour les données ADN chloroplastiques. Ce refus des données ADN équivaut à s'intéresser au peuplement de la

planète, sans utiliser les données ADN, c'est à dire passer à côté de la réalité. Il en va de même pour les Orchidées pour lesquelles je n'ai encore vu nulle part un argumentaire solide susceptible d'amener le doute sur les dix "macroespèces" d'*Ophrys* de Devey *et al.* (2008).

- Amich F., Garcia-Barriuso M., Bernardo S., 2007.- Polyploidy and speciation in the orchid flora of the Iberian Peninsula. *Bot. Helv.* 117: 143-157.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Luo Y.-B., Pridgeon A.M., Chase M.W., 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 1-40.
- Bateman R.M., Devey D.S., Malmgren S., Bradshaw E., Rudall P.J., 2010.- Conflicting species concepts underlie perennial taxonomic controversies in *Ophrys*. *Cahiers Soc. Fr. Orch.* 7: 87-101
- Bennery L. & Hirschy O., 2014.- Contribution à la connaissance des orchidées de France : *Ophrys montis-aviarii* O. Hirschy et L. Bennery, une nouvelle espèce dans le Var. *L'orchidophile* 203: 347-358
- Bonnet C., Scappaticci G., Gerbaud O., Martel E., Prat D., 2005.- Systematic position of *Ophrys gresivaudanica* O Gerbaud. In : Proceedings of the 18th world orchid conference.
- Breitkopf H., Onstein R.E., Cafasso D., Schlüter P.M., Cozzolino S., 2015.- Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive *Ophrys* orchids. *New Phytologist* 207(2): 377-389.
- Delforge P., 2012.- Guide des orchidées de France, de Suisse et du Benelux. Delachaux et Niestlé, 304 pp.
- Devey D.S., Bateman R.M., Fay M.F., Hawkins J.A., 2008.- Friends or relatives ? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European Orchid genus *Ophrys*. *Annals of Botany* 101: 385-402.
- Devillers P., Devillers-Terschuren, J., 2013.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* 94: 61-74.
- Diaz A., Zikhali M., Turner A.S., Isaac P., Laurie D.A., 2012.- Copy Number Variation Affecting the Photoperiod-B1 and Vernalization-A1 Genes Is Associated with Altered Flowering Time in Wheat (*Triticum aestivum*). *PLoS ONE* 7(3): e33234. doi:10.1371/journal.pone.0033234.
- Grossniklaus U., Kelly W.G., Ferguson-Smith A.C., Pembrey M., 2013.- Transgenerational epigenetic inheritance: how important is it ? *Nature Review Genetics* 14(3); 228-235.
- Hedren M., Nordström S., 2009.- Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata s.l.* (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation. *Annals of Botany* 104: 527–542.
- Henry Y., 2014.- Radiation évolutive chez les Angiospermes (notamment chez les *Orchidaceae*) Evolutionary radiation in Angiosperms (with particular attention to *Orchidaceae*). *J. Eur. Orch* 46 (2): 305-380.
- Henry Y., 2015.- Autour de l'ADN chloroplastique du genre *Ophrys* L. *L'orchidophile* 206: 299-317.
- Henry Y., 2016.- Quelques exemples de régulation épigénétique lors du développement floral des Orchidées. *L'orchidophile* 208, 46(1): 41-55.
- Inda L.A., Pimentel M., Chase M.W., 2010.- Contribution of mitochondrial *cox1* intron sequences to the phylogenetics of tribe Orchideae (Orchidaceae): Do the distribution and sequence of this intron in orchids also tell us something about its evolution ? *Taxon* 59 (4): 1053–1064.
- 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. *Annals of Botany* 110: 71-90.
- Le Guyader H., 2002.- Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Le courrier de l'environnement* n°46.
- Paun O., Fay M.F., Soltis D.E., Soltis M.W., 2007.- Genetic and epigenetic alterations after hybridization and genome doubling.- *Taxon* 56(3): 649–656.

- Paun O., Bateman R.M., Fay M.F., Hédren M., Civeyrel L., Chase M.W., 2010a.- Stable epigenetic effects and adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae). *Mol. Biol. Evol.* 27(11): 2465-2473.
- Paun O., Luna J.A., Fay M.F., Bateman R.M., Chase M.W., 2010b.- Genomic responses drive adaptation in allotetraploid species of *Dactylorhiza* (Orchidaceae, Orchidinae).- In: "Diversity, Phylogeny, and Evolution of the Monocotyledons", pp 169-192, Aarhus University Press, Copenhagen, Denmark. O. Seberg, G. Petersen, A.S. Barford & J. I. Davis (eds).
- Paun O., Chase M.W., 2011.- Epigenetic information – Unexplored source of natural variation. *Lankesteriana* 11(3): 319-324.
- Pedersen H.A., 1998.- Species concept and guidelines for infraspecific taxonomic ranking in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany* 18: 289-310.
- Pillon Y. & Chase M.W., 2007.- Taxonomic Exaggeration and Its Effects on Orchid Conservation. *Conservation Biol.* 21: 263–265.
- Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N., Wurdack K.J., Tank D.C., Brockington S.F., Refulio-Rodriguez N.F., Walker J.B., Moore M.J., Carlswald B.S., Bell C.D., Latvis M., Crawley S., Black C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C.A., Gitzendanner M.A., Sytsma K.J., Qiu Y.L., Hilu K.W., Davis C.C., Sanderson M.J., Beaman R.S., Olmstead R.G., Judd W.S., Donoghue M.J., Soltis P.S., 2011.- Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98(4):704-730.