



Inflation ? Vous avez dit inflation ?

Henri MATHÉ

F-68840 PULVERSHEIM
henri.mathe@orange.fr

Résumé : Depuis quelques années, le nombre de publications de nouveaux taxons d'orchidées européennes augmente à un rythme que certains jugent déraisonnable. Une étude statistique comparative entre le nombre d'Angiospermes, d'Orchidaceae et d'orchidées européennes connus à différentes époques depuis Linné (1753) tend à relativiser ce point de vue et inscrire naturellement l'augmentation du catalogue des orchidées d'Europe dans les progrès des connaissances en matière de biodiversité végétale. Les notions complexes d'espèce et de processus de spéciation, aux approches très diverses, sont évoquées en fin d'article.

Mots-clés : Angiospermes, biodiversité, espèce, hybridation, Orchidaceae, orchidées d'Europe, spéciation.

Abstract : For many years, the number of new descriptions in the European orchids group is so increasing that some people consider it as unreasonable. A statistical analysis based on the numbers of Angiosperms, Orchidaceae and European orchids described throughout the history of modern botany (since 1753) aims to relativise this opinion because the increasing number of European orchids could be the natural consequence of a better knowledge about biodiversity in the vegetal kingdom. The difficult concepts of species and speciation, so variously interpreted, are also approached in the last part.

Key-words : Angiosperms, biodiversity, European orchids, hybridization, Orchidaceae, speciation, species.

I. Introduction

En 2004, dans le bulletin du groupement Lorraine-Alsace de la Société française d'orchidophilie, F. Guérolde signait un article intitulé « Vers une inflation de nouvelles espèces ? ». Face à la pléthore de descriptions d'espèces d'orchidées européennes qui commençaient à envahir les ouvrages spécialisés, il s'interrogeait sur le bien-fondé d'une telle démarche. Les arguments qu'il avançait pour étayer son propos faisaient écho aux problématiques suivantes :

- parmi les nombreux concepts d'espèce, lequel adopter ? Pour chacun d'eux, comment se situer entre diviseurs et rassembleurs (*splitters* et *lumpers* des Anglo-Saxons ; ces termes ont été introduits par Charles Darwin en 1857 : « *Those who make many species are the 'splitters,' and those who make few are the 'lumpers.'* ») ?
- la variabilité intraspécifique et la diversité génétique ne sont-elles pas trop souvent ignorées ?
- quel niveau de pertinence accorder aux travaux basés essentiellement sur la morphologie ou l'étude des pollinisateurs alors que le contexte écologique et l'hybridisme sont souvent négligés ?

Enfin, en utilisant un langage très diplomatique, il évoquait les motivations des auteurs dont le nom est associé à ces nouveaux taxons.

En résumé, le nombre de taxons d'orchidées d'Europe décrits de nos jours est-il exagéré ou bien reflète-t-il une complexité biologique encore mal appréhendée ? Pour ma part, il me semble naturel que les connaissances en matière d'orchidées d'Europe (ou de plantes en général), relayées par des moyens de communication et de diffusion de l'information de plus en plus puissants, aient fortement augmenté depuis l'époque de Linné comme cela a été le cas, et de manière bien plus spectaculaire, dans nombre d'autres domaines scientifiques (biologie, chimie, physique, astronomie, médecine...).

Par ailleurs, entre les professionnels et les amateurs de la botanique, il n'est pas surprenant que le fossé se creuse de plus en plus et que l'orchidophile « de base » se sente peu à peu dépassé. En effet, les techniques utilisées actuellement (caryotype, séquençage d'ADN, étude des pollinisateurs, arbre phylogénétique, méthodes statistiques multifactorielles...) ne sont pas à la portée de tout un chacun, ce que F. Guérolde disait d'ailleurs. N'ayant pas la possibilité, ou l'envie, d'appréhender des notions aussi difficiles, les amateurs s'en remettent alors aux spécialistes, sans pouvoir les contredire.

Ces amateurs sont généralement peu informés, voire perdus, face aux concepts d'espèces et de sous-espèces qui existent actuellement et ont tendance à négliger la variabilité au sein des espèces. Comme quelques fanatiques diraient : un taxon inédit, c'est finalement une nouvelle « coche » en perspective !

Il est aussi important de bien faire le distinguo entre réelles nouveautés et modifications du rang nomenclatural des taxons. La plupart des espèces ou sous-espèces qui s'accumulent dans les ouvrages récents ne sont que la conséquence d'une certaine vision de la nomenclature de la part de leurs auteurs (et donc du concept d'espèce/sous-espèce qu'ils adoptent). La nomenclature s'en voit constamment révisée, à quelque rang taxonomique que ce soit, depuis le genre jusqu'à la variété (voir annexe 1).

Les « nouveaux » taxons qui embarrassent tant l'amateur sont souvent le résultat de recombinaisons au sein de la classification et sont alors suivis de l'abréviation *comb. nov.* ou *stat. nov.* ou encore les deux, pour indiquer un changement de rang nomenclatural d'un taxon préexistant, ce que l'amateur ignore généralement s'il ne prend pas connaissance des publications spécialisées ! Tous les taxons replacés différemment par tel ou tel auteur dans l'arbre hiérarchisé des Orchidaceae d'Europe

avaient été signalés auparavant, en général depuis fort longtemps, et ces reclassements n'affectent pas le nombre total de taxons.

Cependant, même si des espèces réellement nouvelles sont parfois découvertes, on peut quand même légitimement s'étonner de l'éclosion récente d'une foule de taxons « micro-endémiques » dans de rares genres d'orchidées européennes et s'interroger sur leur validité au niveau spécifique ou subs spécifique.

Par « Orchidées d'Europe », j'entends les espèces qui croissent dans le Paléarctique occidental (Carte 1), partie d'une des écozones (régions biogéographiques) terrestres où l'on retrouve un ensemble cohérent d'espèces animales et végétales.

Le Paléarctique occidental, dont la limite avec le Paléarctique oriental est définie par les voies de migration aviaires dont les destinations sont différentes de part et d'autre de l'Oural, englobe l'Europe jusqu'à l'Oural et la mer Caspienne, l'Islande et la Nouvelle-Zemble, les îles de la Macaronésie (Açores, Canaries, Madère, Cap-Vert), tout le pourtour méditerranéen, l'Afrique du Nord jusqu'aux limites du Sahel, une partie du Moyen-Orient jusqu'au Sinaï et à l'Iraq. Ses limites géographiques approximatives sont 30° ouest/50° est et 70° nord/30° nord, soit environ 15 millions de km² de terres émergées.

Le climat y est majoritairement océanique tempéré, avec quelques régions au climat continental froid aux marges nord et est, mais devenant méditerranéen au sud, puis aride aux marges sud et sud-est. La région englobe deux points chauds de biodiversité (*biodiversity hotspots*) tels que définis en 2004 : le bassin méditerranéen (Macaronésie incluse) et le Caucase (<https://fr.wikipedia.org>).

L'objet du présent article est de comparer, d'un point de vue statistique, les courbes d'évolution du nombre d'espèces communément admises, chez les plantes à fleurs, les Orchidaceae et les orchidées d'Europe, à différentes dates entre 1750 et aujourd'hui, afin de savoir si elles révèlent une inflation excessive ou ne sont que le reflet normal de l'accroissement du savoir dans le domaine botanique. Il emprunte autant aux mathématiques qu'à la botanique, ce qui explique le choix des images qui l'illustrent.

Dans un premier temps, je comparerai l'évolution des connaissances sur les plantes à fleurs et les orchidées au travers des travaux, intégrant tout ou partie du règne végétal, publiés entre 1750 et la première décennie du XXI^e siècle. Dans un deuxième temps, je m'intéresserai spécifiquement aux orchidées d'Europe. Là aussi, les nombreux ouvrages publiés sur le sujet serviront de base à des comparaisons statistiques et permettront de proposer un modèle prospectif. Pour finir, je reviendrai sur les questions de fond posées dans l'article de 2004 en consacrant un paragraphe aux notions complexes d'espèces, sous-espèces, hybrides, spéciation... afin de soumettre au lecteur ce que j'ai pu en comprendre moi-même !

How many species are there? (Combien d'espèces ici ?) Difficile question, posée par plusieurs articles scientifiques, qui est loin d'avoir obtenu sa réponse !

II. Les orchidées au sein du règne végétal

Depuis la naissance de la botanique moderne, fixée à 1753, le nombre de plantes connues n'a cessé d'augmenter, ce qui est bien naturel avec l'accroissement constant des recherches, voyages d'exploration, techniques d'investigation, progrès des connaissances dans le domaine du vivant, mais aussi avec l'augmentation du nombre d'observateurs. Simultanément, le nombre d'orchidées à l'échelle mondiale, et par conséquent sur notre continent, s'est lui aussi accru. Il m'a semblé intéressant de mettre en parallèle les connaissances dans trois domaines de la botanique (Angiospermes, Orchidaceae, orchidées d'Europe) telles qu'elles apparaissent dans divers ouvrages de référence.

Matériel et méthode

Depuis le XVIII^e siècle, de nombreux systèmes de classification concernant le règne végétal ont été proposés et chacun d'eux ne pouvait évidemment intégrer que les espèces connues à leur époque. Ce paragraphe est basé sur la somme des connaissances disponibles, à plusieurs instants de l'histoire de la botanique moderne, sur les plantes à fleurs et les Orchidaceae, incluant les orchidées d'Europe. Les nombres d'éléments de ces trois ensembles permettent d'en déduire des courbes de tendance qui représentent les modèles mathématiques décrits ci-dessous.

Évidemment, les données issues du *Species Plantarum* de 1753 ne sont que très fragmentaires et font la part belle aux plantes européennes. Elles « faussent » donc quelque peu l'aspect de ces courbes, mais je ne pouvais ignorer cet ouvrage fondateur de la botanique.



Carte 1. Limites du Paléarctique occidental (<http://www.ecosociosystemes.fr>)

Année	Linné 1753	Swartz 1800	Willdenow 1805	de Candolle 1839	Lindley 1846	Bentham 1883	Engler 1889
Angiospermes (x1000)	5,4		18	58	70	97	
Orchidaceae (x100)	1,2	3	4		30	50	80
Orchidées européennes (x10)	5,4	5,9	10			16	
Année	Camus 1929	Keller 1940	Dressler 1981	Delforge 1994	Raynal- Roques 2001	Takhtajan 2009	Martin 2014
Angiospermes (x1000)			215	170	240	255	276
Orchidaceae (x100)			150	300		260	
Orchidées européennes (x10)	20	19	24	35			39 (WCSP)

Tableau 1. Les nombres d'Angiospermes, d'Orchidaceae et d'orchidées européennes connues à différentes époques, servant de base à mes divagations mathématico-botaniques. (WCSP = Kew World Checklist of Selected Plants Families).

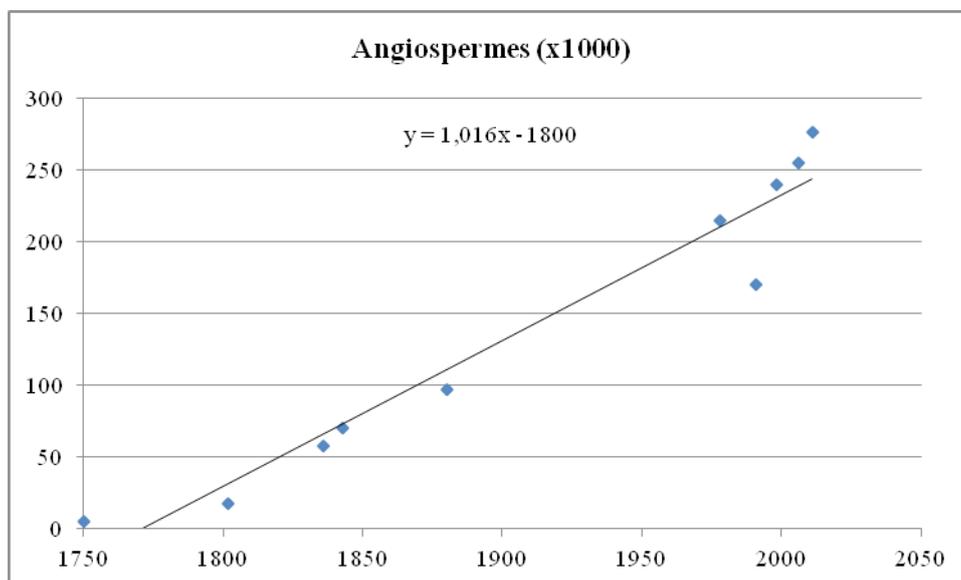
Traitement statistique des données

En représentant graphiquement les trois séries statistiques qui en sont issues, on remarque que les nuages de points obtenus se prêtent assez bien à un ajustement de type linéaire (Graphiques 1 à 3), particulièrement à partir de l'année 1800. La pente de la droite de régression, dont l'équation figure en haut de chaque graphique, mesure l'augmentation moyenne annuelle du nombre d'espèces d'après ces modèles mathématiques.

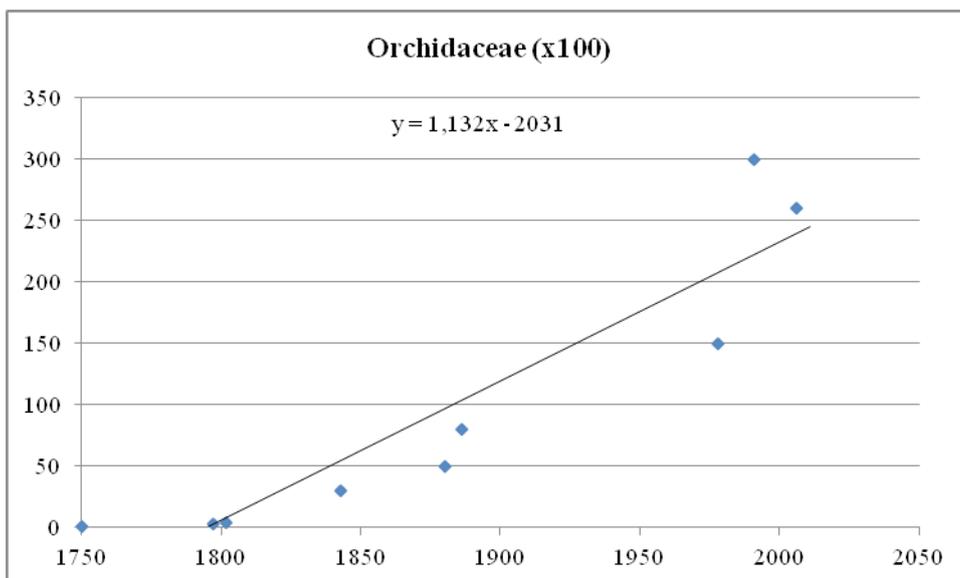
On constate ainsi, depuis 250 ans, des augmentations annuelles du nombre d'espèces dont les ordres de grandeur sont respectivement de 1 000, 100 et 1 pour les trois groupes de plantes.

Ces quotas font deviner que la part des Orchidaceae parmi les espèces d'Angiospermes décrites est, du moins depuis un siècle, proche de 10 % et que parmi les Orchidaceae la proportion d'orchidées d'Europe se situe entre 1 et 2 %. Mais les vitesses déduites des modèles montrent surtout que l'augmentation a été considérablement moins forte pour les orchidées d'Europe que pour les deux autres groupes.

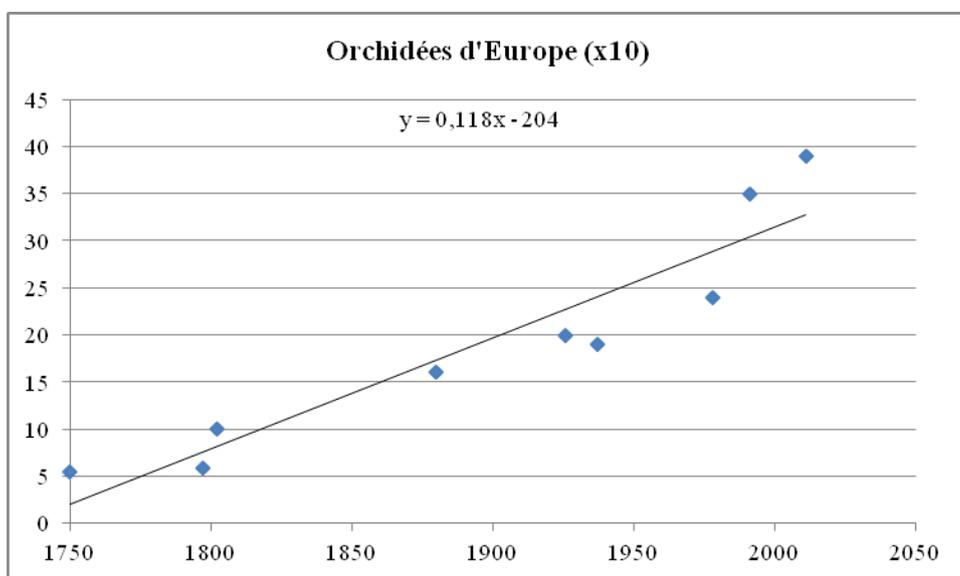
Naturellement, de tels modèles linéaires, qui supposent une progression constante des connaissances, ne sont pas assez fins pour tenir compte des méthodes d'investigation de plus en plus performantes dans le domaine scientifique, lesquelles n'ont pu mener qu'à une accélération dans cette progression. C'est pourquoi un deuxième traitement des données, avec un ajustement de type exponentiel, a été fait (Graphiques 4 à 6), mais ce modèle sera lui aussi discuté dans ce qui suit.



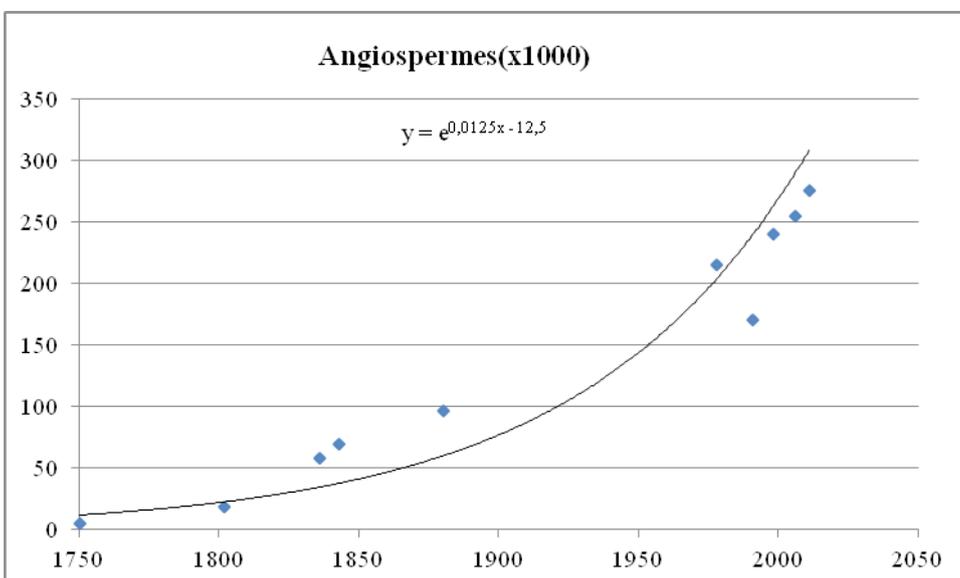
Graphique 1. Nombre d'Angiospermes décrits en fonction du temps avec ajustement linéaire



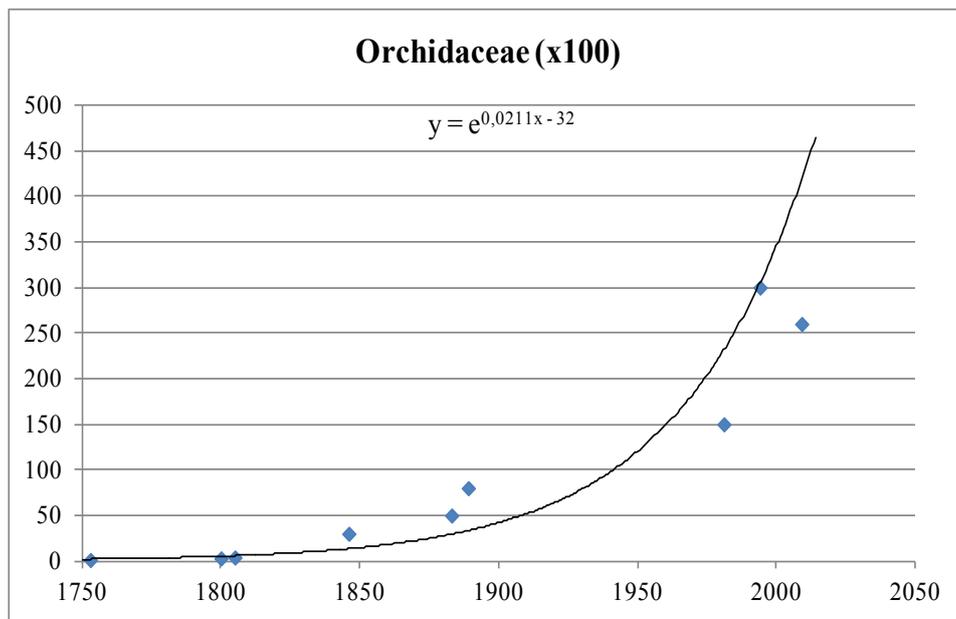
Graphique 2. Nombre d'Orchidaceae décrits en fonction du temps avec ajustement linéaire



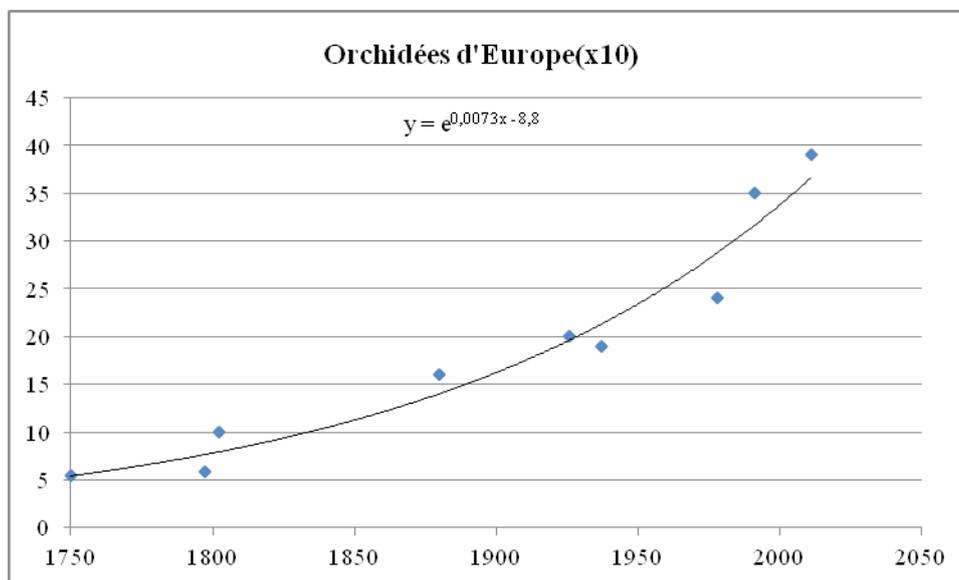
Graphique 3. Nombre d'orchidées d'Europe décrites en fonction du temps avec ajustement linéaire



Graphique 4. Nombre d'Angiospermes décrits en fonction du temps avec ajustement exponentiel



Graphique 5. Nombre d'Orchidaceae décrits en fonction du temps avec ajustement exponentiel



Graphique 6. Nombre d'orchidées d'Europe décrits en fonction du temps avec ajustement exponentiel

En utilisant le modèle exponentiel, j'ai calculé, à l'instant x , le nombre d'espèces $y(x)$ « prévu » ainsi que la vitesse d'augmentation du nombre d'espèces, laquelle est donnée par la fonction dérivée $y'(x)$. La tangente à la courbe au point d'abscisse x visualise, par son coefficient directeur, cette vitesse. On obtient, pour l'année 2000, les valeurs suivantes :

	Angiospermes	Orchidaceae	Orchidées d'Europe
$y(x)$	242 801	26 903	330
$y'(x)$	3 035	567	2,4

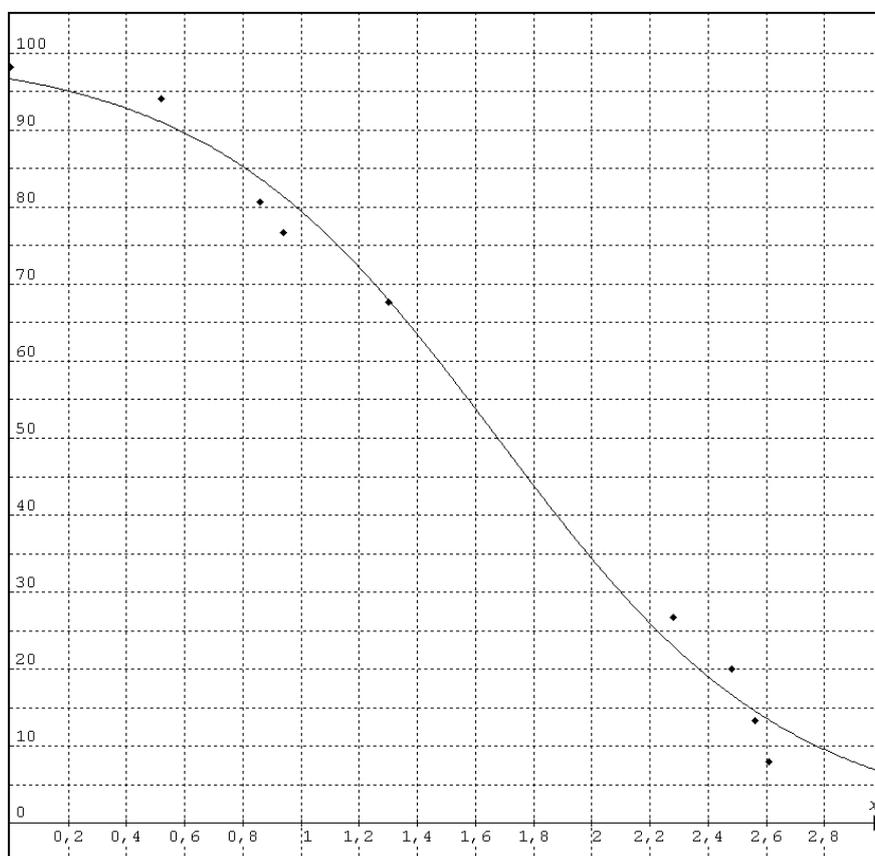
Tableau 2. Augmentation annuelle estimée du nombre d'espèces connues

Ces valeurs sont en assez bon accord avec les nombres de plantes décrites à ce jour, ainsi qu'avec les données fournies par l'International Institute for Species Exploration (State University of New York) selon lequel le nombre de descriptions nouvelles entre 2000 et 2009 s'est élevé à 2 360 en moyenne chaque année pour l'ensemble des plantes à fleurs et 456 pour les Orchidaceae. Cependant, le modèle exponentiel surévalue les vitesses d'augmentation et ne semble plus adapté à la réalité pour la période récente.

Limites de la méthode

Les données utilisées pour ce traitement statistique ne reflètent que les connaissances humaines sur la biodiversité végétale au cours des deux ou trois siècles passés et, à chacun des instants sélectionnés dans le tableau 1, elles peuvent provenir de sources différentes reflétant des conceptions variées en matière de taxonomie. J'ai considéré que les nombres retenus dans ce tableau traduisaient une bonne connaissance de la situation, dans les trois groupes de plantes étudiés, au moment de la parution des ouvrages cités en référence et qu'ils pouvaient donc être comparés.

D'autre part, sur une échelle de temps si courte (250 ans) par rapport à l'histoire des êtres vivants sur Terre, il est évident que ces données ne sont rien d'autre qu'une image de notre méconnaissance du règne végétal resté fondamentalement inchangé pendant cette période. Ce qu'il faut dire, c'est que le nombre de plantes à fleurs n'a sans doute pas beaucoup varié depuis 250 ans, car les phénomènes d'évolution n'ont pas eu le temps de créer d'espèces nouvelles dans un laps de temps aussi court. En effet, les processus de spéciation nécessitent généralement des milliers d'années pour créer de nouvelles espèces même si quelques apparitions peuvent avoir lieu à l'échelle humaine (voir Henry, 2014). La biodiversité était donc globalement la même du temps de Linné que de nos jours. Les modèles mathématiques proposés ci-dessus montrent tous une croissance illimitée du nombre d'espèces dans les différents domaines étudiés. C'est évidemment un leurre par rapport à la réalité des choses qui implique que les fonctions $y(x)$ évoquées précédemment soient pratiquement constantes. Par contre, s'il est scientifiquement déraisonnable d'envisager, sous nos contrées, un grand nombre d'apparitions d'espèces depuis cette époque, il est certain que le



Graphique 7. Estimation du pourcentage d'Angiospermes inconnues en fonction des siècles depuis 1750

nombre de disparitions d'origine anthropique est bien plus important au cours du dernier siècle, réduisant ainsi légèrement, mais à un rythme de plus en plus grand, la biodiversité générale (selon les spécialistes, le taux actuel d'extinction des espèces est 100 à 1 000 fois supérieur au taux naturel déduit de l'examen des fossiles antérieurs à l'apparition de l'Homme).

Les dernières conjectures sur le nombre d'espèces vivant actuellement sur Terre fixent toutes des limites supérieures dans chaque domaine du vivant. Ainsi, les spécialistes s'accordent plus ou moins pour un total de 400 000 espèces de plantes, dont 90 % d'Angiospermes. Le nombre d'espèces végétales connues parmi celles réellement présentes sur notre planète ne peut alors que tendre asymptotiquement vers cette valeur et les fonctions $y(x)$ que j'ai utilisées pour interpoler les données brutes surévaluent de plus en plus, de par leur mode de croissance, la situation réelle.

Il est plus judicieux d'essayer de quantifier notre ignorance des Angiospermes et de ses subdivisions au cours du temps en représentant, par exemple, le pourcentage d'espèces inconnues de l'Homme à différents instants de l'histoire botanique moderne. On obtient alors la courbe du graphique 7 où ce pourcentage ne peut que tendre vers zéro (cas des Angiospermes, sur la base du tableau 1 et d'un total supposé de 350 000).

En effet, la limitation du nombre d'Angiospermes, quel qu'il soit, implique que l'Homme finira, à terme, par les identifier tous ou presque.

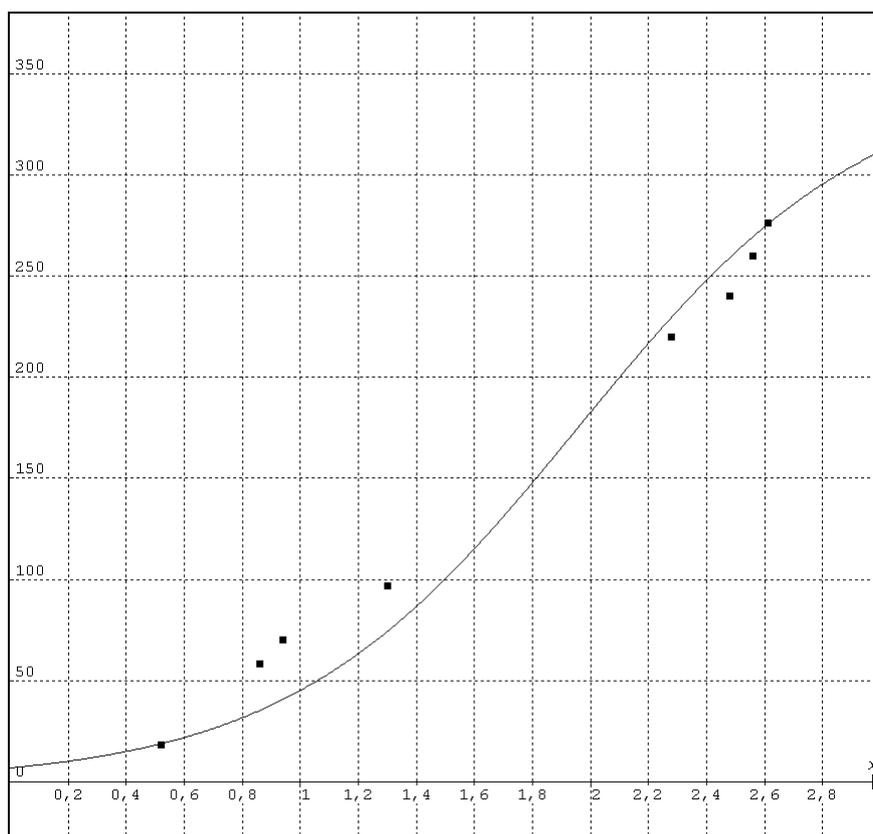
Une étude récente (Mora *et al.*, 2011) indique environ onze millions d'espèces vivantes probables, dont 300 000 plantes terrestres (Embryophytes). D'autres estimations varient entre 5 et 80 millions, mais l'estimation basse de l'étude citée est jugée plus raisonnable. Cependant, les systématiciens ne s'accordent pas sur le nombre total d'Angiospermes, dont les estimations varient de 250 000-300 000 à 350 000-400 000, même si celles-ci sont plutôt à la baisse actuellement. En voici quelques-unes : 276 000 (Martin, 2014), 295 383 (Christenhusz & Byng, 2016), 352 000 (Paton *et al.*, 2008), 369 000 (State of the World's Plants-Royal Botanic Gardens Kew, 2016).

Dans une étude sur la biodiversité terrestre effectuée parallèlement, les auteurs estiment que les espèces végétales encore inconnues ne représentent que 10 à 20 % des espèces déjà décrites (Joppa *et al.*, 2010). On peut donc situer le total prévisible aux alentours de 350 000 plantes à fleurs, limite qui semble presque atteinte de nos jours, car les plantes, à l'instar des vertébrés, sont les groupes les mieux connus actuellement (à 90 %). Rien à voir avec les invertébrés ou les champignons dont on ignore encore à peu près tout (à 90 %) !

Modèle alternatif

Les modèles linéaire et exponentiel, dont la croissance n'est pas bornée supérieurement, ne sont manifestement pas adaptés à la réalité de la diversité des plantes à fleurs et de leur connaissance. Un modèle plus satisfaisant pour le nombre d'Angiospermes connus en fonction du temps pourrait être la fonction f représentée sur le graphique 8 où l'origine des abscisses correspond à 1750. Son taux de croissance, d'abord en augmentation, diminue au cours du temps à partir d'un certain moment, ce qui traduit les faits triviaux qui suivent.

Dans un premier temps, la grande majorité des espèces était encore inconnue et les nouvelles découvertes se sont effectuées à un rythme accéléré. À partir d'un certain moment, qui se situe au point d'inflexion de la courbe, cette accélération est devenue négative, car, le nombre total d'Angiospermes étant limité, plus on connaissait d'espèces moins on avait de chance d'en trouver de nouvelles ! Dès lors, la vitesse d'augmentation du nombre d'espèces nouvelles décroît de plus en plus et tend vers zéro, traduisant ainsi le fait que le nombre d'Angiospermes existants (et donc le nombre d'Angiospermes identifiés) est limité supérieurement. Une justification du choix de la fonction f du graphique 8 est détaillée en annexe 2.



Graphique 8. Estimation du nombre d'Angiospermes connues (en milliers) en fonction des siècles depuis 1750

Peut-être ne sommes-nous plus très loin de « l'achèvement de la botanique », pour parodier Lord Kelvin qui, en 1900, annonçait bien imprudemment l'achèvement de la physique en affirmant : « Il n'y a plus rien à découvrir en physique aujourd'hui, tout ce qui reste est d'améliorer la précision des mesures » !

III. Les orchidées d'Europe

Ainsi qu'il a été dit en introduction, cette appellation s'applique aux plantes de la famille des Orchidaceae qui croissent dans le Paléarctique occidental.

Dans les ouvrages sur les orchidées d'Europe au sens large, on trouve parfois *Galearis rotundifolia* du Groenland et quelques orchidées du nord de l'Iran (*Epipactis rechingeri*, *Ophrys turcomanica*, *O. zagrica*...). Ces régions ne font pas partie du Paléarctique occidental. *A contrario*, les îles du Cap-Vert, qui en font partie, ne sont jamais prises en compte. Les trois espèces qui y poussent (*Habenaria pedromedusae*, *Nervillia bollei*, *Eulophia guineensis*) seront donc également exclues de cet article, mais pas *Spiranthes sinensis* qui atteint tout juste la dition au niveau du bassin de la Volga et de l'Iraq. Intégrer ou non ces quelques taxons marginaux à la flore européenne n'a qu'un effet négligeable pour ce qui suit.

La Nature impose forcément une limite numérique à nos orchidées européennes pour lesquelles il ne faut pas craindre dans le futur une explosion démographique de nouvelles espèces. Par contre, il est probable que les divergences de vue des spécialistes sur le statut nomenclatural des taxons passés, présents ou à venir mettront du temps à disparaître avant d'arriver à un consensus général. Vu sous cet angle, on peut sans doute s'attendre à quelques bouffées inflationnistes dans le catalogue des orchidées européennes pour les années futures !

La question est finalement de savoir quelles sont les parts respectives des Orchidaceae et, en leur sein, des orchidées d'Europe dans l'ensemble des plantes à fleurs. Je me base ici sur l'évaluation de 350 000 Angiospermes que j'ai déjà évoquée. Parmi les Angiospermes, on admet généralement que 8 à 10 % sont des Orchidaceae (Dressler, 1981), proportion confirmée par la base de données *The Plant List* qui accepte 27 950 noms d'espèces d'orchidées sur 298 536 Angiospermes, soit 9,4 %. La liste de Kew (SOTWP, 2017) reconnaît 28 237 Orchidaceae sur 369 000 Angiospermes, soit 7,6 %. D'où la fourchette de 28 000 à 35 000 espèces pour la famille des Orchidaceae.

Plusieurs approches sont possibles pour tenter d'évaluer le nombre d'espèces d'orchidées d'Europe.

- Selon Dressler, il y a 664 espèces, réparties en 49 genres, en Eurasie, territoire correspondant à l'ensemble du Paléarctique. Parmi ces 49 genres, 35 existent dans la partie occidentale, dont 25 comportent peu d'espèces chacun et ne regroupent que 36 espèces. Pour les dix genres restants, le détail des espèces présentes uniquement dans le Paléarctique occidental n'est pas donné, mais cela ne représente assurément pas plus de 250 espèces, d'où un total évalué à 300 espèces au maximum, sur 20 000 orchidées pour tout l'ouvrage. Le Paléarctique occidental abriterait donc quelque 1,5 % de l'ensemble des Orchidaceae. Le nombre réel des Orchidaceae étant plus probablement voisin de 30 000, cela entraîne une réévaluation à 450 pour les orchidées d'Europe.

- Une autre approche consiste à évaluer la part des orchidées dans la flore européenne. Dans *Flora Europaea* (Tutin, 1980), elle est de 1,6 % des Angiospermes (185/11 400) pour la zone étudiée (Europe au sens strict, plus restreinte que le Paléarctique occidental). Cette synthèse de la flore européenne, déjà ancienne, me semble minimiser le nombre de taxons acceptés (en adoptant plutôt une position de rassembleur) et ne reflète sans doute pas la situation actuelle en matière de taxonomie. Elle ne suit pas le système APG (Angiosperm Phylogeny Group), ce que font dorénavant la plupart des ouvrages régionaux dont l'examen fournit les pourcentages consignés dans le tableau 3 (Orchidées parmi les Angiospermes).

L'ensemble de ces régions représente plus des trois-quarts du Paléarctique occidental, mais il est clair que l'immense territoire de la Russie, assez pauvre en orchidées, n'est pas représentatif de la situation dans le reste de la région. La moyenne des pourcentages, pondérée en fonction de la superficie relative de chaque région, est de 1,8 % hors Russie et de 1,5 % Russie comprise. Considérant que la Russie tire exagérément cette moyenne vers le bas, j'estime que le pourcentage des orchidées parmi les Angiospermes d'Europe est plutôt voisin de 1,7 %.

On remarquera que les pourcentages les plus élevés ne se trouvent pas systématiquement dans les pays méditerranéens, mais le même traitement pour les grandes îles de la Méditerranée (tableau 3) donne un pourcentage de 2,9 %. Cela corrobore la grande richesse floristique de ces îles, liée à un fort taux d'endémisme insulaire (11 %), qui se retrouve donc aussi chez les Orchidaceae.

Région (x 10 ⁶ km ²)	Angiospermes	Orchidées	%
Afrique du Nord (1,4)	8 500 (<i>African Plant Database</i> , 2012)	92 (<i>African Plant Database</i> , 2012)	1,1
Turquie (0,78)	8 500 (Kreutz, 1998)	150 (Kreutz, 1998)	1,8
Italie (0,3)	7 400 (Conti <i>et al.</i> , 2007)	200 (G.I.R.O.S., 2015)	2,7
Grèce (0,13)	7 200 (<i>Vascular Plants of Greece</i> , 2013)	227 (site Greekorchids, 2016)	3,2
Pays nordiques (1,26)	7 200 (<i>Flora nordica</i> , 2000-2016)	59 (Delforge, 2005)	0,8
Péninsule Ibérique (0,6)	7 100 (<i>Flora iberica</i> , 2010)	95 (<i>Flora iberica</i> , 2010)	1,3
Russie d'Europe* (5,57)	5 100 (<i>Flora of Russia</i> , 1999)	86 (Delforge, 2005)	1,2 ?
France (0,55)	4 850 (<i>Flora Gallica</i> , 2014)	150 (<i>Flora Gallica</i> , 2014)	3,1
Allemagne (0,35)	3 900 (<i>Die Orchideen Deutschlands</i> , 2005)	85 (Kreutz, 2002)	2,2
Balkans** (0,40)	3 000 ? (<i>Flowers of Greece and the Balkans</i> , 1997)	110 (Delforge, 2005)	3,7
Suisse (0,04)	2 900 (<i>Flora Helvetica</i> 2000)	67 (<i>Flora Helvetica</i> , 2000)	2,3
Iles Britanniques (0,32)	1 500 (<i>Atlas of the British and Irish Flora</i> , 2002)	56 (Harrap, 2005)	3,7

* pays de l'ex-URSS situés à l'ouest de l'Oural et de la Caspienne. ** Grèce exclue.

Région (x 10 ³ km ²)	Angiospermes	Orchidées	%
Sicile (25,7)	3 170 (<i>Checklist of the vascular flora of Sicily</i> , 2010)	82 (Idem)	2,6
Sardaigne (24,1)	2 400 (Conti <i>et al.</i> , 2005)	56 (Scrugli, 1990)	2,3
Corse (8,7)	2 300 (<i>Flora Corsica</i> , 2007)	80 (<i>Flora Corsica</i> , 2007)	3,5
Crète (8,3)	1 900 (Sfikas, 1993)	80 (Alibertis, 1998)	4,2
Rhodes (1,4)	1 560 (Michael Hassler & Bernd Schmitt, 2001-2016)	69 (Kreutz, 2002)	4,4
Chypre (9,3)	1 550 (<i>Flora of Cyprus - a dynamic checklist</i> , 2011)	52 (Kreutz, 2004)	3,4
îles Baléares (5)	1 450 (Conti <i>et al.</i> , 2005)	47 (Delforge, 2005)	3,2

Tableau 3. Nombre d'espèces d'Angiospermes et d'orchidées connues par zone géographique

- Le site <http://www.conservation-nature.fr/article1.php?id=93> estime à 22 500 le nombre de plantes à fleurs présentes en zone méditerranéenne, rajoutant qu'il représente plus de quatre fois le nombre de plantes dans tout le reste de l'Europe. Autrement dit, la zone méditerranéenne regroupe au moins 80 % de la flore européenne. De plus, 52 % de cette flore méditerranéenne est endémique, soit 11 700 espèces. Dans l'ouvrage de Delforge (2005) comme dans celui de Baumann (2006), 70 % des espèces d'orchidées européennes sont strictement méditerranéennes. Cela représente environ 350 espèces.

On déduit de ces informations que la part des orchidées parmi les Angiospermes d'Europe peut être évaluée à 1,8 %.

Démonstration

Soit A le nombre d'Angiospermes en Europe parmi lesquels AS sont strictement méditerranéens. Soit O le nombre d'orchidées d'Europe parmi lesquelles OS sont strictement méditerranéennes. Selon les données précédentes,

$$AS = 0,8 \times 0,52 A = 0,416 A ; OS = 0,7 O \text{ et } \frac{OS}{AS} = \frac{350}{11\,700} = 0,03.$$

$$\text{Alors, } \frac{OS}{AS} = \frac{0,7}{0,416} \times \frac{O}{A} = 0,03, \text{ d'où } \frac{O}{A} = \frac{0,03 \times 0,416}{0,7} \approx 1,8 \text{ \%.}$$

Ces différentes estimations convergent vers une proportion semblable des orchidées d'Europe, comprise entre 1,5 % et 2 %, tant dans l'ensemble des Orchidaceae que dans l'ensemble des Angiospermes d'Europe, ensembles qui contiennent l'un et l'autre environ 28 000 espèces.

Conjecturer alors l'existence de 450 à 500 espèces (ou sous-espèces) d'orchidées en Europe ne semble vraiment pas choquant.

Avec les hypothèses faites précédemment, le nombre d'orchidées européennes recensées aurait augmenté dans un rapport de 1 à 9-10 depuis l'époque de Linné, alors qu'on obtient un rapport de 1 à 200-250 pour les Orchidaceae et un rapport de 1 à 50-55 pour les plantes à fleurs. Du fait que Linné n'avait qu'une connaissance très fragmentaire des plantes non européennes, il est normal que ces deux derniers ratios soient si élevés, car l'essentiel de la biodiversité terrestre se trouve dans des zones peu explorées à son époque. Malgré tout, le taux d'inflation chez nos orchidées d'Europe paraît bien modeste et logiquement corrélé aux progrès des connaissances en matière de biodiversité mondiale. En fait, à la fin du xx^e siècle il y avait un relatif consensus pour fixer à 250-300 le nombre de taxons d'orchidées européennes aux niveaux spécifique ou subs spécifique. L'ouvrage de référence *Les orchidées sauvages de Suisse et d'Europe* de J. Landwehr (1982, deux tomes) répertorie 258 taxons, « car l'espèce est prise par l'auteur dans son sens le plus étroit, de sorte que de nombreux taxons considérés par les flores comme des sous-espèces ou des variétés sont décrits et illustrés, ce qui, à notre connaissance, n'a jamais encore été fait, du moins sur une pareille échelle. » (C. Favarger, Préface).

Les publications récentes de quelques orchidologues, plus perçus comme diviseurs que rassembleurs, ont élevé ce nombre à 400-500 et induit cette idée d'inflation jugée déraisonnable, au cours du xxi^e siècle, dans la nomenclature des orchidées d'Europe. Est-ce bien le cas ? Trois ouvrages récents sur les orchidées d'Europe, ainsi que la *World Checklist of Selected Plant Families* du Kew Botanic Gardens, fournissent des nombres très variables mais tous au-delà de 390 taxons :

- le livre *Kompendium der Europäischen Orchideen* (Kreutz, 2004), le plus prolifique, recense 583 taxons dont 233 sous-espèces. On y trouve 83 *Dactylorhiza*, 67 *Epipactis*, 17 *Gymnadenia/Nigritella*, 250 *Ophrys*, 67 *Orchis* et 31 *Serapias* ;
- le livre *Die Orchideen Europas* (Baumann et al., 2006), qui lui est contemporain, ne considère que 454 taxons dont 220 sous-espèces, répartis en 57 *Dactylorhiza*, 37 *Epipactis*, 16 *Gymnadenia/Nigritella*, 176 *Ophrys*, 65 *Orchis* et 27 *Serapias* ;
- au même moment, le *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient* (Delforge, 2005), fait état de 527 espèces. Parmi elles, 60 *Dactylorhiza*, 59 *Epipactis*, 19 *Gymnadenia*, 249 *Ophrys*, 60 *Orchis* et 27 *Serapias* ;
- quant à la *World Checklist of Selected Plant Families* (Kew Botanic Gardens), qui fait référence en matière de taxonomie, elle retient 390 taxons européens (incl. 159 sous-espèces) dont 72 *Dactylorhiza*, 64 *Epipactis*, 21 *Gymnadenia*, 90 *Ophrys*, 31 *Orchis* et 23 *Serapias*.

Au sein des « petits » genres (1 à 10 taxons), la situation n'a pratiquement pas changé en un siècle, si ce n'est quelques réorganisations nomenclaturales. Ce sont là 70 espèces environ qui sont reconnues de tous et ne font pas polémique. Les divergences sont minimales également dans les genres *Gymnadenia* et *Serapias* où chacun admet plus ou moins 18 et 27 espèces respectivement.

C'est loin d'être le cas pour les quatre derniers genres majeurs (*Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Ophrys*, *Orchis*) dont la situation est étudiée plus en détail dans ce qui suit.

Le *Kompendium der Europäischen Orchideen* (Kreutz, 2004) et la liste du Kew Botanic Gardens présentent l'avantage de dater précisément les basionymes de chaque taxon qu'ils retiennent, ce qui permet d'effectuer une étude statistique sur « l'âge » de ces taxons. Il apparaît que la grande majorité d'entre eux résultent de modifications de nomenclature impliquant un changement de statut. Parmi les 390 taxons de la liste WCSP, 237 d'entre eux (61 %) ont fait l'objet d'un changement de statut après la date de publication du basionyme et le délai moyen de ce changement est de 72 ans ! Dans l'ouvrage de Kreutz, ce sont 381

Kompendium der Europäischen Orchideen (Kreutz, 2004)								Variation	
Genre	Taxons	< 1955	%	1955-1980	%	1980-2005	%	1955-1980	1980-2005
Dactylorhiza	84	57	67,9	8	9,5	19	22,6	+ 14 %	+ 29 %
Epipactis	67	16	23,9	6	9,0	45	67,2	+ 37,5 %	+ 205 %
Gymn./Nigritella	16	8	50	0	0,0	8	50	0 %	+ 100 %
Ophrys	249	92	36,9	27	10,8	130	52,2	+ 29 %	+ 109 %
Orchis	67	56	83,6	5	7,5	6	9,0	+ 9 %	+ 10 %
Serapias	31	13	41,9	3	9,7	15	48,4	+ 23 %	+ 94 %

Tableau 4. Nombre de taxons (rangs spécifique et subs spécifique) décrits avant 1955, puis nombre de taxons qui ont été créés au cours des deux périodes de 25 ans qui ont suivi

taxons sur 583, soit 65 %, dont le basionyme est signalé, ce qui prouve que leur statut a été modifié à un moment ou un autre (après 50 ans en moyenne). J'ai tiré de ces données un tableau (tableau 4) et six graphiques (Graphiques 9, 10, 10a à 10d) commentés ci-après.

Le taux d'augmentation est faible chez les *Orchis* et même chez les *Dactylorhiza*, genre pour lequel de nombreuses sous-espèces sont par ailleurs cataloguées (52 sur 84). Pour un « *lumper* » pur et dur, il pourrait d'ailleurs n'y avoir que 30 à 40 espèces de *Dactylorhiza* en Europe ! De fait, les études phylogénétiques effectuées ces dernières années dans ce genre tendent vers une réduction du nombre d'espèces (Hedrn, 2001).

Les taux importants constatés chez les *Nigritella* et *Serapias* doivent être relativisés du fait du nombre assez faible de taxons présents dans ces deux genres dont une grande partie est aussi traitée au rang subsppécifique. La prise en compte de mécanismes reproductifs autrefois mal connus, dont l'apomixie, a fragmenté le genre *Nigritella* (par ailleurs reclassé dans le genre *Gymnadenia*) et contribué à une surenchère de taxons. Les phénomènes d'autogamie et surtout d'hybridation interviennent souvent dans le genre *Serapias* chez qui plusieurs taxons sont controversés, les différents auteurs hésitant entre les rangs spécifique, subsppécifique ou variétal.

Chez les *Epipactis*, où les effectifs ont triplé depuis 1980, les processus de spéciation, alliés à une autogamie importante, semblent particulièrement actifs. Une meilleure attention accordée à ces phénomènes peut expliquer l'explosion de la nomenclature dans la période récente. Cependant, de nombreux taxons ont des aires de répartition très limitées et disjointes les unes des autres, avec parfois des effectifs très réduits, ce qui constitue un obstacle pour vérifier réellement la conspécificité de toutes ces populations allopatriques. L'éclatement du genre *Epipactis* en espèces micro-endémiques restreintes à quelques massifs montagneux ou forêts relictuelles d'Europe centrale et méridionale ne peut que susciter des interrogations, tout comme les descriptions d'*Ophrys* présents uniquement sur telle ou telle île méditerranéenne, même si l'on sait que l'isolement géographique est source de spéciation.

Restent les *Ophrys*, justement !

Des 50 à 70 taxons reconnus au cours du xx^e siècle (Camus, 1929 ; Nelson, 1962 ; Landwehr, 1980 ; Buttler, 1991), on est vite passé à 100 (Baumann, 1988), 133 (Delforge, 1994), 176 (Baumann, 2006), 249 (Kreutz, 2004 ; Delforge, 2005) ! Ces quantités font débat et on peut à la rigueur évoquer ici un phénomène d'inflation, car le rapport de 1 à 4 constaté en un siècle environ est sensiblement supérieur à celui que l'on obtient pour les Orchidaceae sur cette période (où les nombres sont passés du simple au double), d'autant plus que la biodiversité orchidologique du Paléarctique occidental est bien moindre que celle de l'ensemble de la planète. Cependant, cela rassurera peut-être les orchidophiles de savoir que, sur la base de travaux phylogénétiques, seules six à dix sections pourraient être objectivement reconnues (Soliva *et al.*, 2001 ; Devey *et al.*, 2008) et le nombre de taxons d'*Ophrys* pourrait être limité à une centaine.

En complément de cette remarque, je me permets de reproduire un extrait d'une communication personnelle de Daniel Prat à François Guérold (4/01/2004) répondant à cette problématique :

« Pour ma part, je pense que les *Ophrys* ont une évolution assez récente favorisée par l'ouverture des milieux (pâturage de la zone méditerranéenne, déboisement...) au cours des deux derniers millénaires, que les taxons acceptent relativement l'autofécondation en raison d'un manque de pollinisation. De ce fait, les mutations qui affectent la morphologie apparaissent çà et là dans les stations conduisant à un nouveau type fixe pour ce caractère qu'il est facile de décrire en nouvelle espèce reconnaissable morphologiquement. De plus les faibles tailles de populations conduisent à l'invasion de la population par un morphotype et donc à une population apparemment assez homogène que l'on élève facilement au rang d'espèce. Je pense que les barrières reproductives sont très peu marquées au sein des *Ophrys* et que ce genre pourrait se limiter à un nombre réduit d'espèces présentant chacune une diversité importante due aux multiples variétés ou sous-espèces qui biologiquement ne méritent pas le rang d'espèce. »

L'orchidophile de base se pose alors la question : combien d'*Ophrys* différents peut-on objectivement reconnaître en Europe ? Force est de constater que personne ne peut actuellement répondre à cette question. Pas plus les « amateurs », dont les descriptions de taxons nouveaux se focalisent sur des variations plus ou moins discriminantes aux niveaux morphologique, phénologique ou écologique, que les « professionnels » qui ne possèdent pas encore les outils nécessaires, aux niveaux génétique ou phylogénétique, pour une compréhension fine du genre.

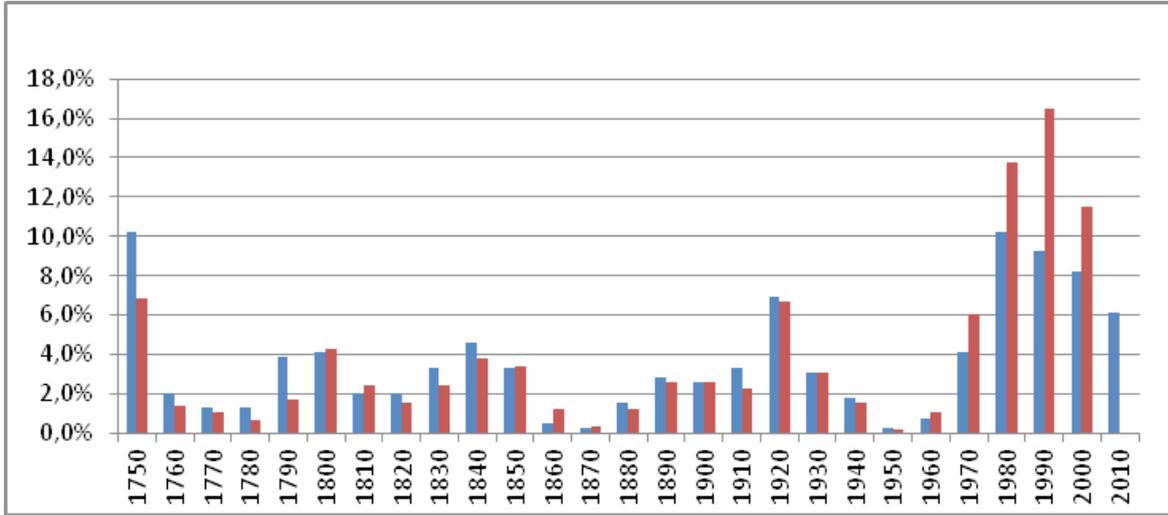
Les extraits suivants le montrent sans équivoque :

« Donner un nouveau nom, oui lorsque les données morphologiques séparent un taxon des autres, mais affirmer qu'il s'agit d'une espèce ou d'une sous-espèce sur la base de caractères dont l'hérédité est inconnue, non. Tant que nous ne disposerons pas de critères objectifs pour définir ce qui caractérise une espèce, je me permettrais de penser que deux *Ophrys* dont la séquence est identique n'ont aucune chance de correspondre à de véritables espèces. » (Henry, 2015).

« ...nous sommes bien loin d'avoir compris quels liens existaient, dans le genre *Ophrys*, entre une variabilité génétique limitée et une variabilité morphologique considérable. D'autres questions demeurent sans réponse claire : 10 macroespèces (*lumpers*) dans ce genre *Ophrys* si attachant, ou bien près de 300 espèces (*splitters*) ? » (Henry, 2017).

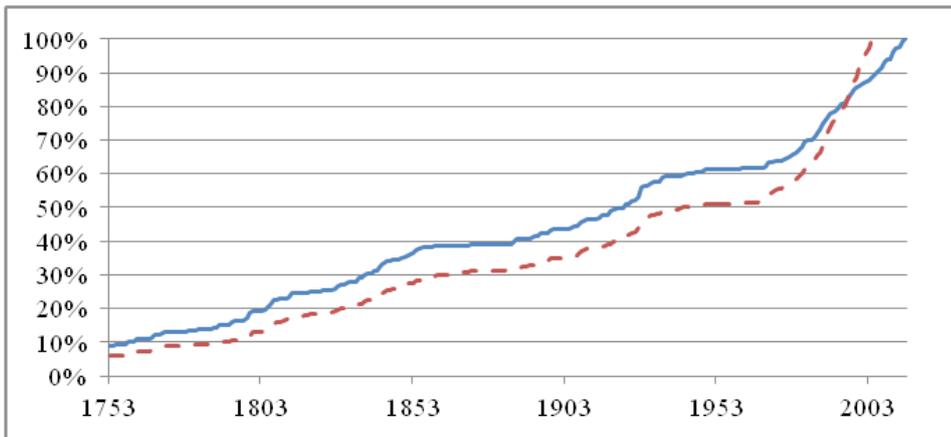
La réponse « finale » dépendra probablement des futures recherches en biologie végétale et d'un éclaircissement du concept d'espèce (voir IV) mais, là encore, une limite s'imposera inévitablement.

Pour les 390 taxons d'orchidées européennes de la liste WCSP et les 583 de la liste de Kreutz, j'ai comptabilisé les dates de publication du basionyme sur chaque période de dix années à partir de 1750, d'où l'histogramme suivant (Graphique 9) où l'axe des ordonnées est gradué en pourcentage. Si les quarante dernières années ont effectivement fourni une grosse part du contingent (surtout dans le genre *Ophrys* selon les données de Kreutz), le graphique ne reflète aucune inflation flagrante et montre même une tendance à la diminution de nouvelles descriptions depuis 1980. L'histogramme montre, avant cette date, des décennies plus fécondes que d'autres en terme de descriptions d'espèces - par exemple les périodes 1830-1850 ou 1910-1930, cette dernière marquée par d'importantes avancées dans la connaissance des orchidées européennes suite aux travaux de R. Schlechter -, mais elles sont bien distribuées sur l'ensemble de la période.

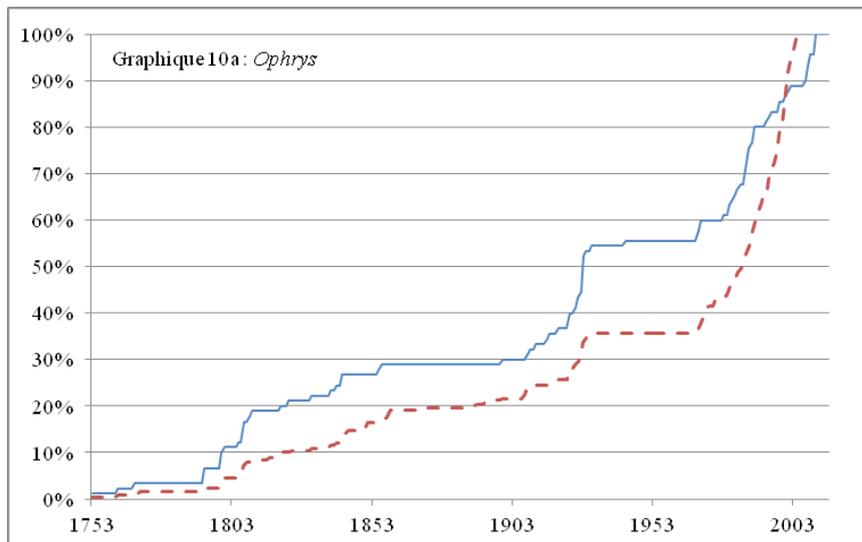


Graphique 9. Basionymes des orchidées d'Europe par décennie. En bleu : liste WCSP ; en rouge : liste Kreutz

Un autre type de représentation, la courbe d'évolution du pourcentage d'espèces décrites par rapport à l'année présente (Graphique 10), confirme cette absence d'inflation. La progression est remarquablement linéaire jusqu'en 1970, date à partir de laquelle une accélération apparaît (à un rythme quatre à six fois plus élevé) mais celle-ci, qui reste linéaire sur les quarante dernières années, n'est-elle pas due en grande partie à l'engouement des botanistes européens pour les orchidées et aux facilités d'investigation à leur disposition ?



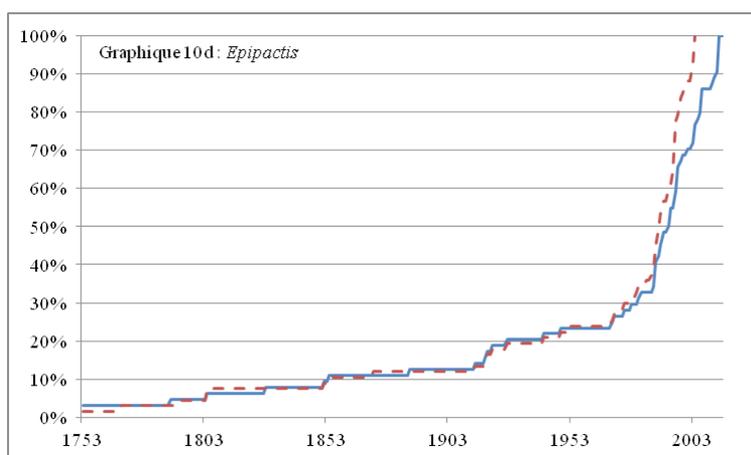
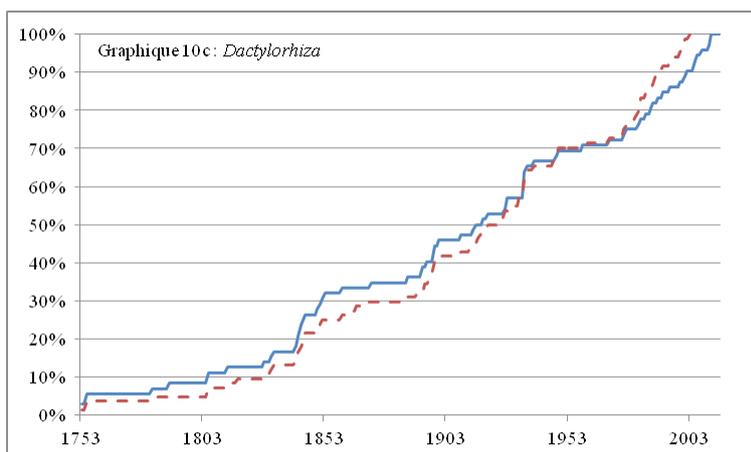
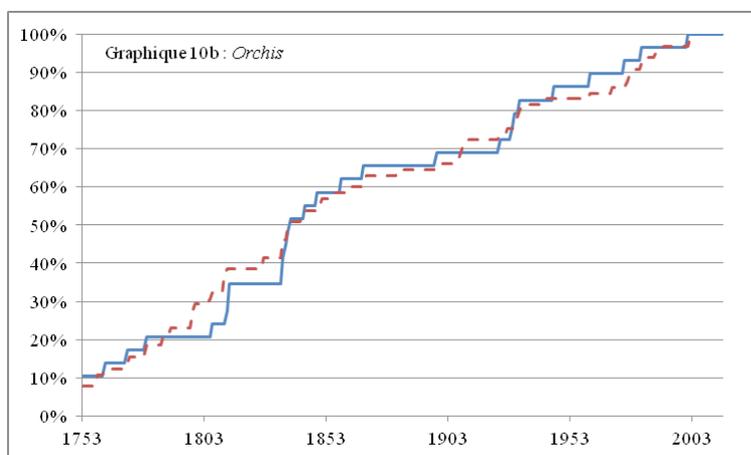
Graphique 10. Pourcentage de basionymes d'orchidées d'Europe publiés en fonction du temps. En bleu : liste WCSP ; en rouge : liste Kreutz



À tous égards, la décennie 1980-1990 marque bien un pic dans l'ensemble des descriptions récentes, mais il est bien clair, au vu de ces graphiques, qu'aucune inflation ne peut être évoquée chez les *Orchis* ni chez les *Dactylorhiza*.

Selon les deux sources, le pourcentage de taxons décrits depuis 1980 est de 8 % chez les *Orchis* et 24 % chez les *Dactylorhiza*. Il présente aussi un niveau identique de 69 % chez les *Epipactis* et 48 % chez les *Serapias* (non représentés), mais varie de 39 % (WCSP) à 56 % (Kreutz) chez les *Ophrys*. Chez les *Ophrys*, Kreutz retient en effet beaucoup plus de taxons que WCSP, dont plus de la moitié ont été décrits après 1980. D'où la forte pente de la courbe à partir de cette date qui influence d'ailleurs les statistiques de l'ensemble des orchidées (Graphique 10).

Le même traitement appliqué aux genres les plus riches en taxons fournit quatre autres graphiques (Graphiques 10a à 10d – En bleu : liste WCSP ; en rouge : liste Kreutz). Si inflation il y a eu, ce ne peut être que dans les genres *Epipactis*, *Ophrys*, voire *Serapias*, dont la situation vient d'être examinée.

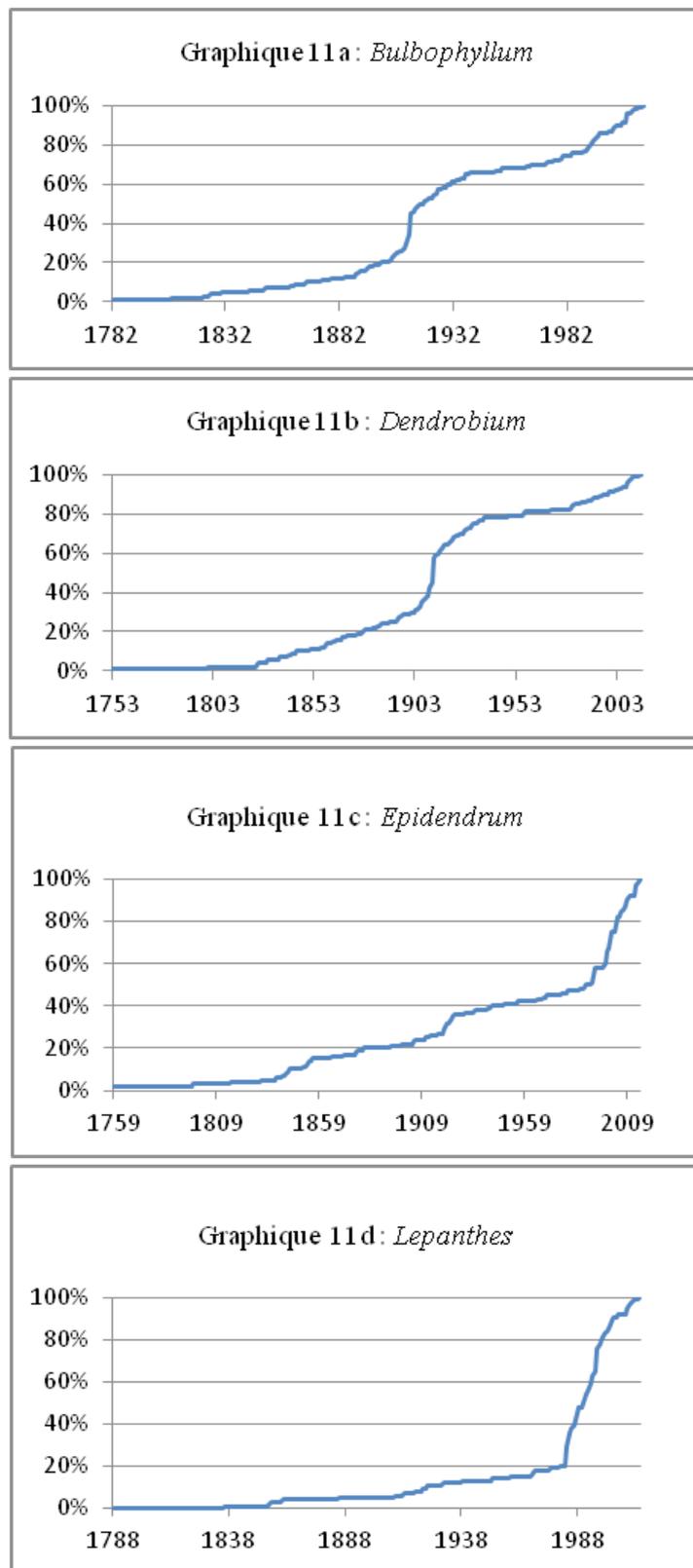


Graphiques 10a à 10d. Pourcentage de basionymes publiés en fonction du temps

Ceux qui s'intéressent préférentiellement aux orchidées d'Europe et contestent l'augmentation grandissante du nombre de taxons décrits ne savent pas toujours ce qu'il en est pour les genres d'orchidées dites « exotiques ». Les orchidées d'Europe ne constituent qu'une infime part des Orchidaceae et les problèmes de taxonomie (devrais-je dire les polémiques ?) ne leur sont pas propres.

Dans ces genres étrangers à notre flore, la nomenclature évolue aussi et dans des proportions sans commune mesure avec nos genres européens les plus fournis. Quatre genres dominent dans la liste des Orchidées au niveau mondial : *Bulbophyllum*, *Epidendrum*, *Dendrobium*, *Lepanthes* qui totalisent plus de 20 % de l'ensemble des orchidées. Grâce aux données fournies par J.-M. Hervouet pour ces quatre genres, dont les effectifs sont respectivement de 1904, 1473, 1218, 1092 espèces

(J.-M. Hervouet, comm. pers.), j'ai construit des courbes (Graphiques 11a à 11d) qu'il convient de comparer aux précédentes. Elles traduisent la découverte d'espèces réellement nouvelles pour la science. La pente très forte de la courbe, à un moment ou un autre de leur « histoire », montre une augmentation forte et rapide au sein de chacun de ces genres mais cela ne semble pas alarmer les spécialistes pour qui il reste encore beaucoup d'espèces à découvrir. Ce phénomène n'apparaît vraiment, chez les orchidées d'Europe, que pour les *Epipactis* et, de façon moins nette, pour les *Ophrys*.



Graphiques 11a à 11d. Pourcentage de basionymes publiés en fonction du temps

Indépendamment des changements nomenclaturaux, des espèces nouvelles pour la science ont cependant été régulièrement découvertes en Europe depuis l'époque de Linné. J'ai donc étudié la répartition dans le temps des 153 taxons retenus par Kew qui étaient réellement nouveaux au moment de leur publication. Les résultats, cumulés sur des périodes de trente ans, montrent à l'évidence (tableau 5) l'intérêt particulier porté aux orchidées d'Europe depuis le milieu du xx^e siècle. Compte-tenu des immenses possibilités de recherche fournies par notre monde moderne, faut-il en déduire pour autant une inflation illégitime ?

Périodes	1750-79	1780-1809	1810-39	1840-69	1870-99	1900-29	1930-59	1960-89	1990-2015
Nombre de taxons	10	12	13	9	5	15	4	28	57
Cumul	10	22	35	44	49	64	68	96	153
Taux annuel moyen d'espèces nouvelles depuis 1750	0,33	0,37	0,39	0,37	0,33	0,36	0,32	0,40	0,57

Tableau 5. Nombre d'Orchidées d'Europe nouvelles

Le taux annuel moyen d'espèces nouvelles est remarquablement constant pendant plus de deux siècles et ce n'est que dans les trente dernières années qu'il croît significativement (de 50 %), mais dans les mêmes proportions que pour l'ensemble des orchidées mondiales pendant cette dernière période (1981 : 20 000 ; 2016 : ≈ 30 000).

Hormis les genres particulièrement riches en espèces, il est tout à fait improbable que beaucoup d'orchidées européennes aient échappé à la sagacité des botanistes, encore qu'une nouvelle platanthère ait été décrite des Açores en 2013 (*Platanthera pollostantha* R.M. Bateman *et al.*). Cependant, même s'il ne faut pas prendre pour argent comptant toutes les publications qui fleurissent ici ou là, les orchidophiles peuvent quand même s'attendre à devoir encore mémoriser quelques noms de taxons à l'avenir ! Le nombre d'espèces d'orchidées européennes n'est ni figé ni exagérément grand et sa connaissance, toute comme celle des Orchidaceae en général, suivra sans doute une courbe évolutive analogue à celle du graphique 8 (voir annexe 2).

IV. Réflexions sur quelques questions posées par François Guéroid

1. Le concept d'espèce

Alors que l'espèce est le taxon de base de la systématique, les naturalistes ont toujours eu du mal à en donner une définition réaliste et efficace. Il est vrai que cette notion peut paraître comme une vue de l'esprit destinée à rendre la classification pratique, car aucune définition ne saurait prétendre cerner une réalité biologique encore indéterminée, à tel point que son statut de « particule élémentaire » de la nomenclature est aujourd'hui contesté. Le genre, niveau taxonomique supérieur, n'échappe pas non plus à ces vicissitudes (voir annexe 3). Au gré des progrès scientifiques, l'espèce a été abordée sous différents angles menant à des concepts qui présentent tous des failles et que chacun interprète à sa guise. Chacun d'eux contient sans doute une part de vérité et tous devraient être pris partiellement en compte pour approcher la complexité du vivant.

1.1. Le concept morphologique

Pendant longtemps, les botanistes ont différencié les espèces de plantes à l'aide des seuls caractères morphologiques extérieurs qu'ils étaient en mesure d'observer. Chaque plante était donc associée à une espèce définie par un exemplaire type dont les clés de détermination des flores usuelles définissaient les caractères propres. Cette conception, d'essence fixiste, est à la base du système de Linné et de la botanique du XIX^e siècle. Il s'agit d'un concept artificiel qui dépend des critères immuables retenus pour définir l'espèce et ne tient pas compte des variations individuelles, ce qui l'a vite rendu obsolète. Des critiques radicales lui ont été faites :

« *In fact, this binominal system is one of the worst possible imaginable, given an ultimate aim of stability* » (Pleijel & Rouse, 2000 ; « En fait, ce système binominal est le pire que l'on puisse imaginer, étant donné son but ultime de stabilité »).

1-2. Le concept phénétique

Cette approche est toujours basée essentiellement sur des caractères morphologiques, mais prend en compte leur variabilité et définit l'espèce comme « l'ensemble des individus qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à ceux d'autres espèces » (Wikipédia – Morphologie végétale). Le concept souffre de l'arbitraire qui réside dans la quantification des différences permettant de distinguer les espèces. Certaines qualités, faiblement discriminantes *a priori* (pilosité des labelles d'*Ophrys*, indentation des bractées de *Nigritella*, indice labellaire des *Dactylorhiza*...) mais utilisées pour la description de taxons nouveaux, ne peuvent qu'interpeller le botaniste de terrain. Le concept phénétique sous-tend les nombreux travaux, basés sur des analyses statistiques complexes, qui ont fourni un large contingent de nouvelles espèces jusqu'à la fin du XX^e siècle.

1.3. Le concept biologique

Le concept met l'accent sur le patrimoine génétique des individus et les mécanismes d'isolement qui pourraient limiter ou empêcher les échanges de gènes (Devillers & Devillers-Terschuren, 2013). Cette transmission des caractères par voie reproductive est à la base de la vision classique de l'espèce telle qu'elle a été définie depuis plus d'un demi-siècle :

« Une espèce est une population ou un ensemble de populations dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles » (Mayr, 1942). Notons qu'en 1813 déjà de Candolle proposait une vision à la fois phénétique et biologique de l'espèce : « On désigne sous le nom d'ESPÈCE, la collection de tous les individus qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à d'autres ; qui peuvent, par une fécondation réciproque, produire des individus fertiles ; et qui se reproduisent par la génération, de telle sorte qu'on peut par analogie les supposer tous sortis originairement d'un seul individu » (*Théorie élémentaire de la Botanique*, p. 157). Selon cette acception, les espèces se distinguent entre elles par des systèmes de reconnaissance sexuelle exclusifs, impliquant l'existence de barrières pré ou postzygotiques (avant ou après fécondation).

Le concept pose des problèmes d'application aux végétaux chez qui les phénomènes d'hybridation et d'introgession sont courants. Les études sur les pollinisateurs des orchidées s'inscrivent dans ce cadre. À l'échelle européenne, elles ont pu préciser les relations qui existent entre les orchidées et les insectes mais sans pour autant en faire un critère définitif de spéciation (Voir IV-4).

1.4. Le concept évolutif

Malgré la connaissance des phénomènes d'évolution chez les êtres vivants depuis le début du XIX^e siècle (Lamarck, 1809 ; Darwin, 1859), cet aspect n'a été pris en compte que tardivement par les botanistes et il faut attendre le XX^e siècle pour voir apparaître des systèmes de classification des plantes qui intègrent cette évolution. Ainsi, le système de Wettstein (1924) s'inscrivait déjà dans une perspective évolutive voire phylogénétique.

Selon la définition classique, « L'espèce est un lignage de populations (populations ancestrales et descendantes) évoluant séparément des autres et ayant son propre rôle unitaire et ses propres tendances évolutives » (Simpson, 1961). Outre la difficulté à bien cerner le sens des termes utilisés dans cette définition, cette vision suppose une connaissance des phénomènes évolutifs passés et futurs, lesquels sont difficiles à établir.

1.5. Le concept phylogénétique

Il s'agit d'une interprétation plus stricte du concept évolutif qui vise à établir une sorte d'arbre généalogique du vivant en recherchant les points de divergence où certains caractères dérivés sont apparus. Il repose sur la construction de groupes monophylétiques dits *clades* qui incluent un ancêtre commun (le plus souvent inconnu !) et l'ensemble de sa descendance (source : Wikipédia). Il est sujet à une certaine subjectivité quant au choix des caractères utilisés et des algorithmes de construction des arbres, mais les études moléculaires actuelles semblent valider cette démarche qui est à la base du système APG actuel. Ce concept n'admet pas de taxons infraspécifiques !

Qu'est-ce donc qu'une espèce ? Une « bonne » définition de l'espèce devrait sûrement intégrer des critères aussi bien morphologiques que biologiques, évolutifs, phylogénétiques ou écologiques. Une remarque faite au sujet de l'épineux problème des définitions de l'espèce, dans l'ouvrage *La botanique redécouverte*, me semble bien résumer la situation : « On peut plutôt considérer que chaque espèce a une définition qui lui est propre ; une définition qui n'est rigoureuse et absolue qu'à un moment donné de l'histoire de la vie ; et qui ne s'applique exactement à aucune autre espèce » (Raynal-Roques, 1994).

À moins que le concept d'espèce ne soit tout bonnement abandonné au profit d'une nouvelle unité taxonomique (LITU = unité taxonomique minimale) comme le suggère certains chercheurs (voir www.researchgate.net/publication/12530526_Least_Inclusive_Taxonomic_Unit_a_new_taxonomic_concept_for_biology ou <http://www7.inra.fr/dpenv/leguyc46.htm>). Ce changement de mode de pensée, qui s'inscrit dans le concept phylogénétique, va très loin comme l'indique cet extrait de l'article fondateur du concept de LITU :

« Species are currently designated as such by taxonomists who are forced by the existing codes of nomenclature to describe organisms as species when in fact they generally have no idea of what is going on in nature. Given that the avowed aim of taxonomy is to promote stable and unambiguous names, the application of species as a special type of taxon is both unnecessary and confusing and so this practice should be eliminated... In other words, making taxonomists decide that a few dead specimens represent a species is an extravagant extrapolation that has no place in science » (Pleijel & Rouse, 2000 ; « Les espèces sont couramment décrites en tant que telles par les taxonomistes qui sont contraints de le faire par les règles des codes de nomenclature en vigueur alors qu'ils n'ont en général aucune idée de ce qui régit la nature. Etant donné que le but avoué de la taxonomie est de privilégier des noms stables et fiables, le concept d'espèce comme type particulier de taxon est à la fois inutile et source de confusions. Il devrait donc être supprimé... En d'autres termes, laisser les taxonomistes décider que quelques spécimens morts représentent une espèce est une extrapolation extravagante qui n'a pas sa place dans la science. »).

Chaque concept possède une cohérence interne et il importe de savoir dans quel cadre se place l'auteur d'un ouvrage botanique, ce que fait Delforge, par exemple, en optant clairement pour le concept évolutif (2001) puis phylogénétique (2005) ou bien APG IV (2016) dont la philosophie est évidemment le concept phylogénétique.

Au niveau infraspécifique, ce n'est pas plus simple ! La World Checklist of selected Plants Families précise la manière dont sont attribués les rangs infraspécifiques (sous-espèce, variété, forme), selon une approche biologique (traduit de l'anglais) : « S'il y a désaccord sur le rang infraspécifique auquel un nom devrait être accepté, la clé suivante, selon Brummitt (1990), est utilisée.

1 Aires de répartition disjointes (aucune zone de chevauchement ne peut être tracée sur une carte) ou presque, flux de gènes absent ou très limité entre les populations infraspécifiques et caractères significativement différents pour permettre une distinction taxonomique au sein du genre	sous-espèce
1 Aires de répartition se chevauchant, flux de gènes possible et absence de caractères significativement différents pour permettre une distinction taxonomique au sein du genre	2
2 Populations disjointes	variété
2 Présence de populations mélangées	forme »

Quoi qu'il en soit, seul le concept morphologique, voire phénétique, est d'utilisation pratique sur le terrain, surtout pour les amateurs que nous sommes !

2. Les processus de spéciation

Il existe essentiellement trois types de spéciation (création d'espèces nouvelles), qualifiés d'allopatrique, parapatrique et sympatrique (source : Wikipédia).

« La spéciation allopatrique survient lorsque des populations initialement interfécondes évoluent en espèces distinctes car elles sont isolées géographiquement. »

« La spéciation parapatrique survient lorsque des populations ne sont pas totalement isolées géographiquement, c'est-à-dire possèdent une étroite zone de contact, mais qu'elles évoluent de manière autonome. La sélection naturelle a donc un rôle important dans ce mode de spéciation. »

« La spéciation sympatrique est un processus de spéciation par lequel de nouvelles espèces très proches (par exemple faisant partie d'un groupe frère) émergent d'un ancêtre commun alors qu'elles habitent la même région géographique. » C'est le cas le plus fréquent chez les végétaux où les processus de polyploïdisation créent une barrière de reproduction infranchissable entre des individus occupant une aire commune.

L'apparition d'espèces nouvelles est conditionnée par l'existence de barrières qui peuvent apparaître avant ou après fécondation. Les mécanismes d'isolement reproductifs sont de deux types :

- isolement prézygotique : géographique, écologique, temporel, éthologique, mécanique, gamétique,
- isolement postzygotique : non-viabilité des hybrides, stérilité des hybrides, déchéance des hybrides.

Les orchidées étant fortement liées aux insectes pollinisateurs, particulièrement dans le genre *Ophrys*, l'isolement prézygotique, qu'il soit de nature géographique, temporel ou mécanique, est souvent évoqué pour justifier la création de nouveaux taxons : « Cette adaptation hautement spécialisée aux espèces de quelques genres d'Hyménoptères a provoqué une sélection intense et une exceptionnelle radiation adaptatrice, accentuée probablement par le petit nombre de pollinisations, rareté due à la complexité du mode d'attraction des insectes. En effet, les quelques individus pollinisés voient, à la génération suivante, leur génome surreprésenté, ce qui peut induire un événement de spéciation par effet fondateur au sein même d'une population, une situation tout à fait exceptionnelle chez les végétaux. Les insectes pollinisateurs constituent sans conteste le principal facteur de spéciation dans le genre [*Ophrys*]. » (Delforge, 2001)

Pour des populations sympatriques, l'individualisation en tant qu'espèce se justifierait par la modification du génome d'individus d'origine hybridogène, créant des barrières postzygotiques qui permettent à des sous-populations d'évoluer séparément par isolement reproductif vis-à-vis des populations parentales. Il est aussi possible que les espèces apparaissent chez les plantes à la suite de mutations génétiques qui favorisent à la longue, par évolution naturelle, les individus les mieux adaptés à leur environnement.

Cette dernière hypothèse renvoie à un concept biologique qui tend à se développer actuellement. Il s'agit de l'épigénétique dont les travaux portent sur les relations entre le génotype (patrimoine génétique) et le phénotype (expression des caractères) d'un individu. L'épigénétique remet en lumière la transmission des caractères acquis que l'on a longtemps pensé être impossible. Ainsi, les modifications épigénétiques induites par l'environnement « peuvent jouer un rôle dans l'évolution des espèces » (Henry, 2014) et ne sont sans doute pas étrangères aux processus de spéciation.

Les processus de spéciation sont bien sûr liés au concept d'espèce que l'on adopte !

3. La variabilité des populations

Selon qu'il soit rassembleur ou diviseur, tel ou tel taxonomiste acceptera des intervalles de variabilité intraspécifique plus ou moins larges pour chacun des caractères étudiés. Deux botanistes du XIX^e siècle illustrent bien ces courants de pensée : J. D. Hooker (1817-1911) reconnaissait 60 000 espèces de plantes vasculaires quand A. Jordan (1814-1897) en acceptait 300 000 !

La prise en compte plus ou moins importante des variations phénotypiques dans une population est conditionnée par un certain arbitraire dans les limites posées *a priori* pour l'étude. Cette variabilité des caractères et l'adaptabilité des orchidées aux conditions écologiques locales incitent un certain nombre de botanistes à récuser une trop grande multiplication des espèces :

« La systématique des Orchidaceae, notamment européennes, est rendue particulièrement complexe non seulement par la présence de nombreux hybrides interspécifiques et même intergénériques, mais aussi par une fréquente instabilité génétique qui rend les caractères morphologiques floraux très variables. Dans de nombreux cas, il est préférable de parler d'agrégats d'espèces affines plutôt que de véritables espèces génétiquement isolées et s'inscrivant dans un binôme linnéen classique » (Martin, 2014).

Une grande diversité morphologique au niveau du phénotype est souvent observée chez les *Dactylorhiza* ou les *Ophrys* alors que les différences au niveau du génotype sont minimes ou inexistantes. Argument de poids pour les rassembleurs ou minimisation de l'influence environnementale pour les diviseurs ? Il est clair que tout orchidophile s'est un jour ou l'autre trouvé surpris, pour ne pas dire piégé, par une variabilité des caractères qu'il ne soupçonnait pas chez bon nombre d'espèces et a eu la tentation de reconnaître « quelque chose d'autre » chez une espèce qui lui était familière.

La grande plasticité écologique et phénotypique de nos *Dactylorhiza*, les multiples variations de forme et de couleur du labelle chez *O. fuciflora* ou *O. apifera*, les 33 formes et variétés d'*Orchis militaris* citées par Camus au début du XX^e siècle ou l'importante diversité intraspécifique chez *Anacamptis morio* illustrent bien l'amplitude de l'intervalle de variabilité pour de nombreuses espèces.

4. L'hybridation et les pollinisateurs

Un des mécanismes de spéciation chez les végétaux est le doublement des chromosomes chez des hybrides normalement stériles issus de populations sympatriques (cohabitant sur le même territoire). « Cet hybride peut alors lui-même se perpétuer tout en étant incapable de se reproduire avec des individus appartenant aux espèces de ses parents. C'est donc le premier représentant d'une nouvelle espèce, sans faire intervenir un isolement géographique » (Wikipédia - Spéciation).

Cette spéciation par polyploidie ne semble cependant pas parvenir systématiquement à son terme et créer de nouvelles espèces. L'importance de ce phénomène est diversement quantifiée (« Estimates of the frequency of polyploid angiosperm species range from \approx 30–35 % to as high as 80 % ; most estimates are near 50 % . » ; Soltis & Soltis, 2000), mais certains estiment que tous les Angiospermes ont connu dans leur histoire au moins un tel événement (Henry, 2014). Il est peut-être en cours dans le genre *Dactylorhiza* où les nombreuses populations critiques que l'on trouve ici et là en Europe ont tendance à être traitées par les spécialistes du genre en essais d'hybrides ou en écotypes locaux.

On a vu précédemment que l'isolement prézygotique dû à diverses barrières rencontrées par les pollinisateurs des orchidées est une autre source de spéciation. Si les travaux sur les pollinisateurs des orchidées menés au cours du XX^e siècle ont effectivement permis de distinguer certains taxons par leurs pollinisateurs (*O. insectifera/aymoninii* ; *O. fuciflora/elatior* par exemple) et que le phénomène de spéciation dans le genre *Ophrys* semble essentiellement dû à des mécanismes prézygotiques liés à l'adaptation étroite des plantes à leur pollinisateur, il n'en reste pas moins que ces pollinisateurs restent inconnus pour de nombreux *Ophrys* et que, sinon, il est rare qu'ils soient strictement spécifiques.

Les nombreux taxons décrits ces vingt dernières années dans le genre *Ophrys* sont pour une grande part isolés géographiquement et souvent décrits comme des espèces micro-endémiques dont le caractère conspécifique est difficile à vérifier. N'oublions pas que presque tous les *Ophrys* possèdent le même nombre de chromosomes ($2n = 36$) sauf quelques exceptions, en particulier des plantes du groupe d'*O. fusca*) et sont de ce fait potentiellement interféconds. L'allopatricité de ces populations est un des arguments pour en faire des espèces nouvelles ou des sous-espèces de taxons préexistants, dans la droite ligne du concept

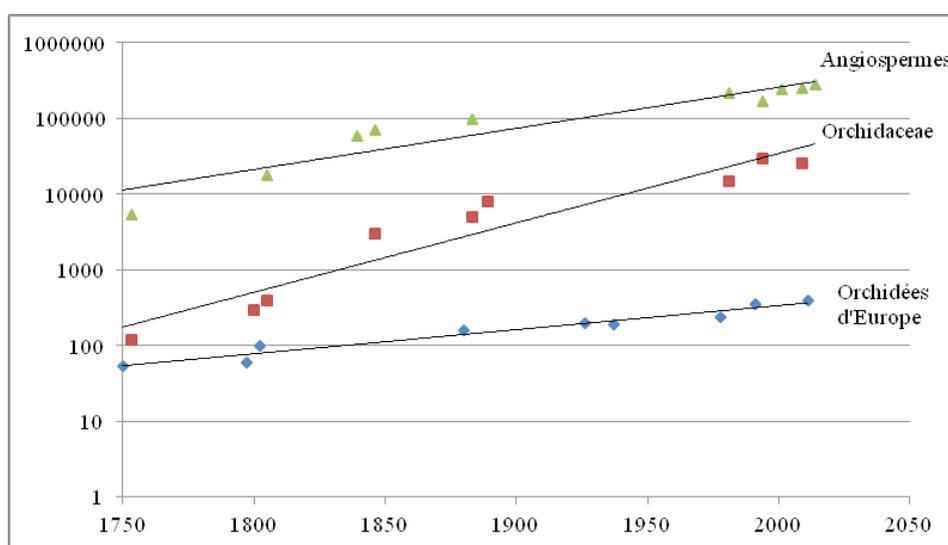
biologique de l'espèce, mais ces différences ne sont pas étayées par les analyses génétiques.

Plusieurs exemples d'espèces supposées d'origine hybridogène peuvent être citées parmi nos orchidées d'Europe : *Orchis ligustica*, *Himantoglossum samariense*, *Serapias olbia*, *Ophrys delphinensis*, *Ophrys tardans*, *Ophrys normanii*, *Ophrys flavicans*...

Henry va même plus loin en affirmant que de « très nombreux *Ophrys* pourraient être d'origine hybride » ainsi que la plupart des *Dactylorhiza*. Je remarque que, sans se prononcer clairement sur la validité du rang taxonomique de nombreux *Ophrys* ou *Dactylorhiza*, il utilise souvent à leur sujet le mot « espèce » entre guillemets et privilégie les termes « macroespèces » et « microespèces » (Henry, 2014). Dans les genres où les problèmes de détermination sont les plus aigus (*Dactylorhiza*, *Ophrys*, *Platanthera*), les processus évolutifs paraissent assez récents et la spéciation semble actuellement en cours, avec probablement une accélération dans l'avenir. Le titre de son article (« Radiation évolutive chez les Angiospermes ») tend d'ailleurs à indiquer que ce groupe taxonomique (incluant les Orchidaceae) est en phase d'évolution rapide menant à une forte diversification des espèces sur une période relativement courte. Cela nous renvoie encore une fois aux concepts d'espèce et aux processus de spéciation dont on ignore encore beaucoup !

V. Conclusion

Si le nombre de taxons d'orchidées européennes paraît augmenter de façon déraisonnable ces dernières années, il faut garder à l'esprit qu'ils ne correspondent pas tous à des espèces nettement différenciées et qu'ils traduisent seulement les conceptions des botanistes qui les ont mis au-devant de la scène. Parmi eux, près de la moitié sont aujourd'hui traités au rang de sous-espèce, concept taxonomique encore plus délicat que celui d'espèce. Rappelons que « le concept phylogénétique de l'espèce n'accepte par définition aucune entité infraspécifique » (Devilleers & Devilleers-Terschuren, 2013), ce qui ferait diminuer le nombre de taxons s'il était suivi à la lettre !



Graphique 12. Évolution des nombres d'Angiospermes, Orchidaceae et orchidées d'Europe en repère semi-logarithmique

Nous avons vu qu'il existe nécessairement des limites pour les nombres d'Angiospermes, d'Orchidaceae et d'orchidées d'Europe, limites imposées par la Nature. Si les modèles mathématiques déduits de l'évolution des connaissances de ces trois groupes au cours du temps ne sauraient traduire la réalité biologique à notre époque, ils n'en montrent pas moins une « accélération » bien moins forte pour les orchidées d'Europe que pour l'ensemble des orchidées.

Ceci apparaît nettement sur le graphique 12 où les courbes d'augmentation de ces trois groupes ont été représentées (échelle logarithmique en ordonnées). Il montre bien qu'en dépit de l'augmentation forte de la proportion des Orchidaceae, qui peut s'expliquer par l'histoire de la botanique et la part initialement sous-estimée que la famille représente, l'importance relative des Angiospermes et des orchidées d'Europe dans l'ensemble du règne végétal ont clairement suivi une évolution parallèle.

Afin de ne pas se focaliser sur les orchidées, il me semble aussi instructif de comparer l'évolution du nombre d'espèces décrites dans quelques grandes familles de plantes en un peu plus d'un siècle et demi (tableau 6). Bien sûr, les conceptions et les contenus de ces familles ont changé durant cette période et leurs répartitions spatiales ne sont pas toujours comparables. Ce dernier point est particulièrement vrai pour les Orchidaceae dont plus de 96 % des espèces sont limitées aux zones intertropicales. Au temps de Linné, la botanique était majoritairement européenne et ces contrées intertropicales largement inexplorées. C'est pourtant dans ces dernières que ce concentre la majorité de la biodiversité végétale du globe, dont l'étude approfondie est assez récente.

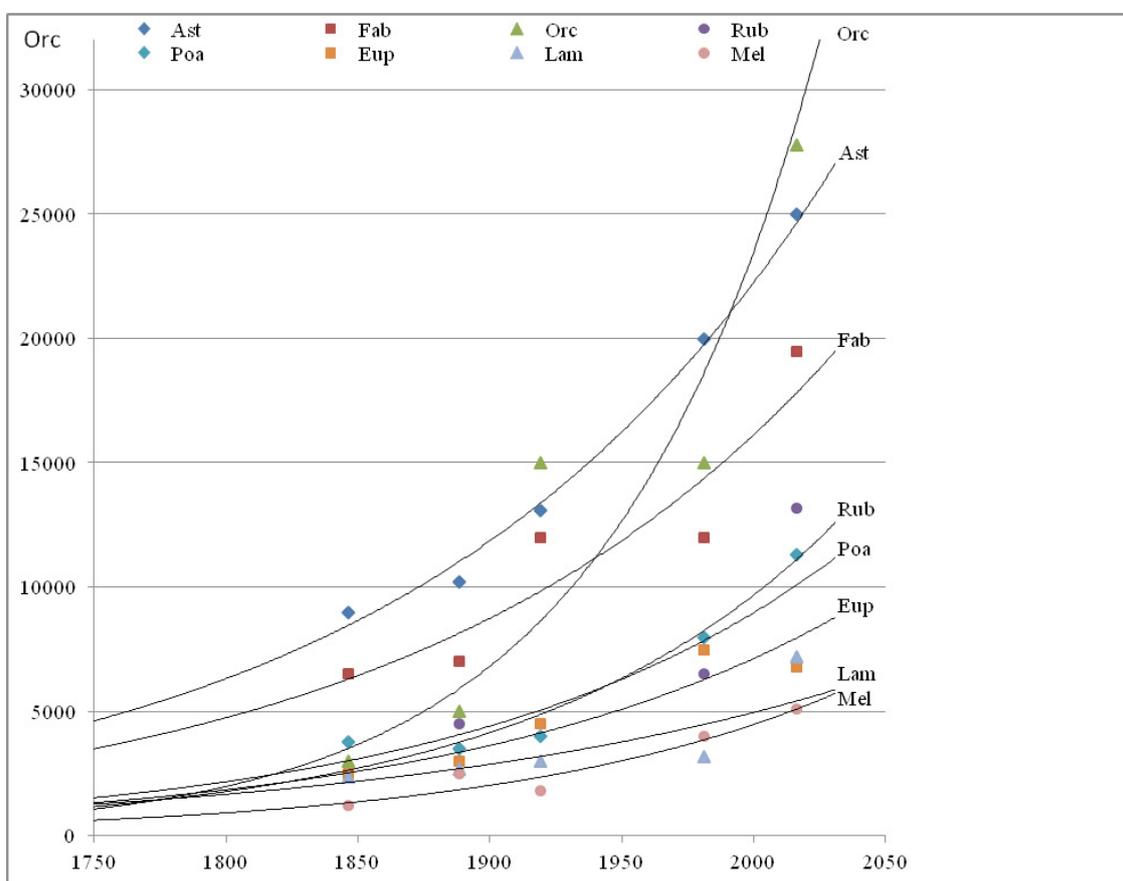
Le graphique 13 montre les courbes de tendance déduites des données du tableau 7. Certes, la courbe correspondant aux Orchidaceae (Orc) montre une pente plus forte que pour les autres familles, mais la part des orchidées dans la flore mondiale a longtemps été sous-estimée et ce n'est que dans la seconde moitié du XIX^e siècle que les orchidées ont été particulièrement « courtisées » et étudiées par les botanistes. Donc, les statistiques les concernant sont probablement biaisées par ce défaut de connaissance durant 150 ans. Le bond que l'on constate, au tournant du XX^e siècle, dans la connaissance des Orchidaceae montre à l'évidence les carences passées et on a peine à voir, sous l'hypothèse de statistiques corrigées, une inflation particulière touchant cette famille, surtout dans le cadre du domaine européen. Il est aussi normal que les rapports que l'on constate (de 1846 à 2016) chez les familles essentiellement tropicales (Melastomataceae, Orchidaceae, Rubiaceae...) soient sensiblement plus élevés que chez les autres familles (x 6,3 contre x 2,9 en moyenne) et suggèrent ainsi une impression d'inflation.

D'ailleurs, les Asteraceae, Fabaceae ou Lamiaceae, familles surtout présentes dans les zones tempérées, ont connu des taux d'augmentation analogues (x 3) à celui des orchidées d'Europe sur la même période.

Lindley, 1846	Bentham & Hooker, 1888	Engler, 1919	Cronquist, 1981	APG IV, 2016
Asteraceae 9 000	Compositae 10 200	Compositae 13 100	Asteraceae 20 000	Asteraceae 25 000
Fabaceae 6 500	Leguminosae 7 000	Leguminosae 12 000	Fabaceae 12 000	Fabaceae 19 500
Orchidaceae 3 000	Orchideae 5 000	Orchidaceae 15 000	Orchidaceae 15 000	Orchidaceae 27 800
Cinchonaceae 2 500	Rubiaceae 4 500	Rubiaceae 4 500	Rubiaceae 6 500	Rubiaceae 13 200
Graminaceae 3 800	Gramineae 3 500	Gramineae 4 000	Poaceae 8 000	Poaceae 11 300
Euphorbiaceae 2 500	Euphorbiaceae 3 000	Euphorbiaceae 4 500	Euphorbiaceae 7 500	Euphorbiaceae 6 800
Lamiaceae 2 350	Labiatae 2 700	Labiatae 3 000	Lamiaceae 3 200	Lamiaceae 7 200
Melastomaceae 1 200	Melastomaceae 2 500	Melastomataceae 1 800	Melastomataceae 4 000	Melastomataceae 5 100

Tableau 6. Nombre d'espèces par famille de plantes

Les idées développées dans cet article tendent à montrer que l'augmentation du nombre de taxons d'orchidées européennes, bien que fortement liée à la vision de l'espèce ainsi qu'aux positions taxonomiques adoptées par les auteurs des descriptions, ne traduit que les progrès scientifiques en botanique, lesquels tendent, comme dans bien d'autres domaines, vers une complexité croissante. Il est toutefois rappelé que le nombre d'espèces « réelles » ne saurait excéder celui des entités biologiques différentes que l'évolution a engendrées, qui admet nécessairement une limite supérieure. Reste à définir des critères fiables et acceptés de tous pour caractériser et différencier ces entités !



Graphique 13. Évolution du nombre d'espèces des huit familles du tableau 7 au cours du temps

Les appréciations de la diversité biologique sont diverses et parfois contradictoires, d'où ces positions plus ou moins inflationnistes selon les auteurs ! Rappelons que les estimations du nombre d'Angiospermes varient de 250 000 à 350 000, celles du nombre d'Orchidaceae allant de 25 000 à 30 000. Pourquoi n'accepterait-on pas la même incertitude pour le nombre d'orchidées européennes tant que s'affronteront plusieurs conceptions de l'espèce et des traitements différents de la systématique ?

Si le terme « inflation » est utilisé dans son sens premier, il n'est finalement que synonyme d'accroissement continu du savoir et c'est une réalité objective et acceptable comme le montre le tableau 7. S'il est utilisé au sens figuré, comme le suggèrent François Guérol et d'autres, son caractère excessif ne me paraît pas avéré, au regard de l'accroissement continu des connaissances que les botanistes ont du règne végétal depuis plus de deux siècles. Concernant les seuls Angiospermes, dont les Orchidaceae constituent une bonne part, le passage de 5 500 à 300 000 en 260 ans ne représente finalement qu'une augmentation annuelle constante de 1,5 %.

¹ Nombres tirés de Index generum phanerogamorum de T. Durand.

Les conceptions phylogénétiques, qui sont les bases de la botanique moderne, vont peut-être limiter le nombre de taxons au sein des familles et des genres en suivant une démarche de rassembleurs plutôt que de diviseurs, à moins qu'a *contrario* l'approche épigénétique ne valide des phénomènes de spéciation plus rapides qu'on ne le pensait. Quoi qu'il en soit, j'imagine qu'il restera toujours un ensemble irréductible de quelque 400 à 500 éléments pour décrire la diversité des orchidées d'Europe.

Ce qu'il faudrait démontrer !

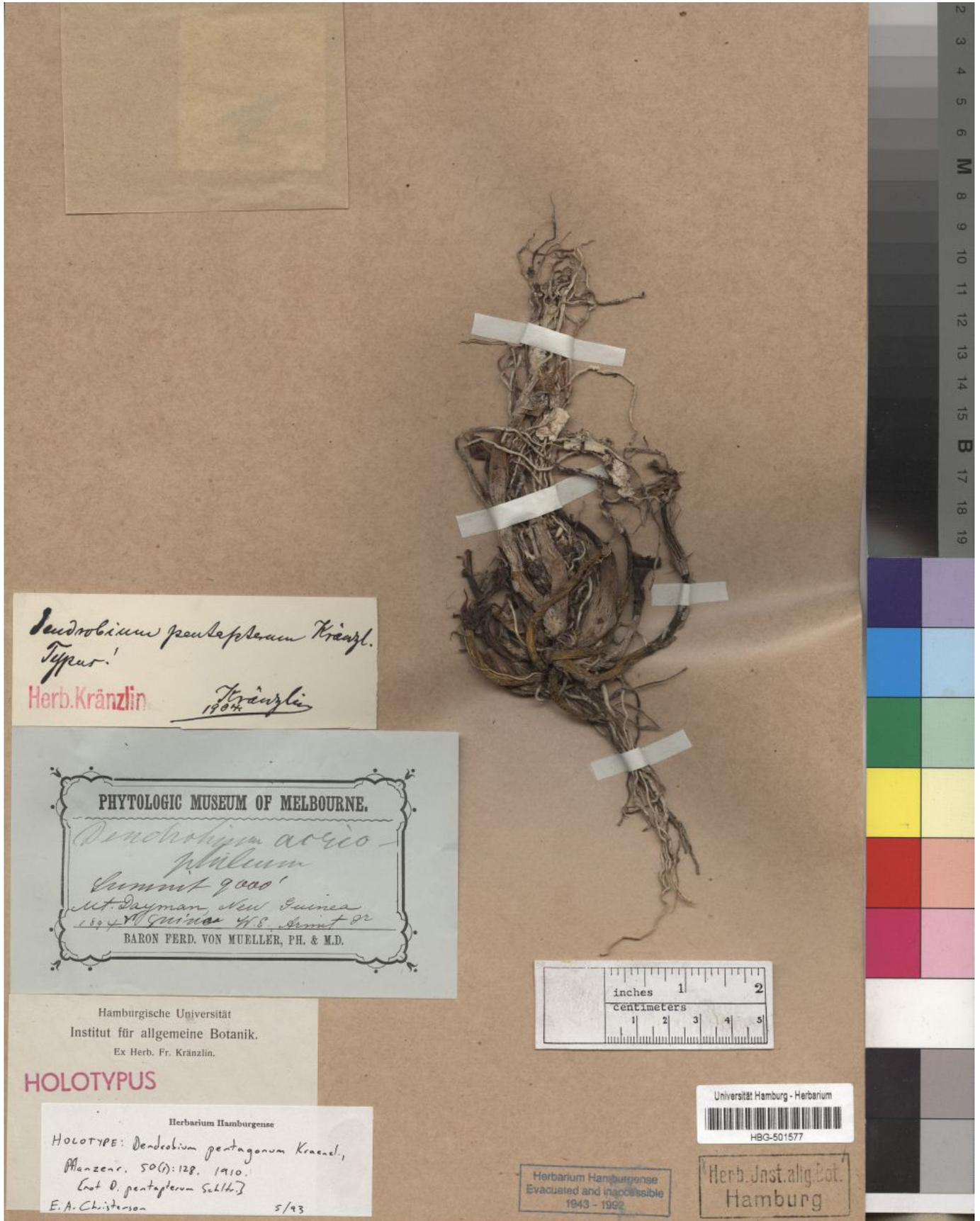


Photo 1. *Dendrobium pentagonum*, Papouasie Nouvelle-Guinée
 Holotype - Herbarium Hamburgense - HBG501577 -
http://herbariumhamburgense.de/herbarsheets/disk_batch01/medium/HBG-501577

ALGLOGIE
MYCOLOGIE

BRYOLOGIE
LICHÉNLOGIE

PTÉRIDOLOGIE

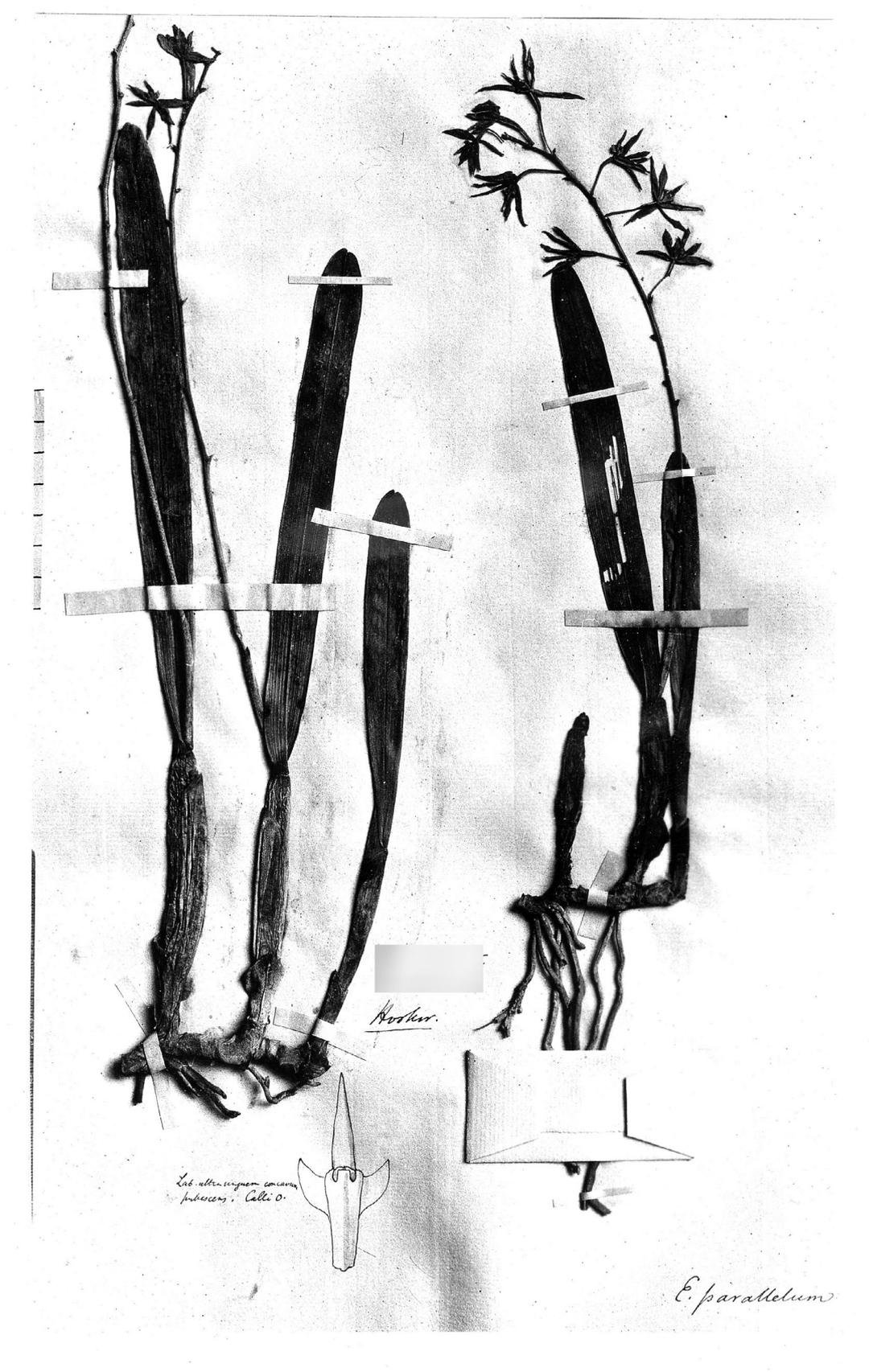
PHANÉROGAMIE

SORTIES
SESSIONS

PHYTOSOCIOLOGIE

DIVERS

HOMMAGES



THE HARVARD UNIVERSITY HERBARIA
00070681

COPYRIGHT © 2006 BY THE PRESIDENT AND FELLOWS OF HARVARD COLLEGE.

Photo 2. *Encyclia parallela*, Colombie
Holotype - The Harvard University Herbaria - HUH00070681 -
<http://ids.lib.harvard.edu/ids/view/5652940>

Annexe 1. La nomenclature botanique : une question de point de vue

- En 1753, Linné mentionnait l'*Orchis cucullata*, orchidée dont l'aire de répartition eurasiatique atteint la Pologne à l'ouest. Plus connue depuis 1919 sous le nom de *Neottianthe cucullata*, la plante a été renommée *Ponerorchis cucullata* en 2014*, soit 261 ans après sa description originale, ce qui est un record pour nos orchidées européennes !

* *Ponerorchis cucullata* (L.) X.H.Jin, Schuit. & W.T.Jin, Molec. Phylogen. Evol. 77: 51 (2014). Espèce classée par P. Delforge dans le genre *Hemipilia* (*Guide des Orchidées d'Europe*, 2016).

- La plante que les orchidophiles connaissent sous le nom de *Pseudorchis albida* a été placée au fil des ans dans pas moins de treize genres différents entre 1753 et 1969 ! Un record là aussi, devant *Dactylorhiza viridis* qui a connu douze genres.

- Le groupe d'*Ophrys fusca* est emblématique de la variabilité des traitements nomenclaturaux que les botanistes peuvent appliquer aux plantes. La *World Checklist of Selected Plant Families* recense 177 taxons publiés aux rangs d'espèce, sous-espèce, variété ou forme relatifs à ce groupe ou faisant référence à *O. fusca*. Encore un record, sans doute ! Pourtant, ils sont classés en synonymie dans seulement douze taxons que la liste reconnaît au rang spécifique ou subsppécifique ! Plus radical de la part des botanistes de Kew : seuls *O. bertolonii* et l'hybride *O. ×flavicans* ont grâce à leurs yeux dans le complexe d'*O. bertolonii* où d'autres distinguent dix espèces ou sous-espèces ! La réalité se situe sans doute entre ces deux extrêmes.

- Suite à des recherches d'antériorité, il n'est pas rare que des taxons anciens et oubliés soient réhabilités après de nombreuses années. Citons *Ophrys aranifera* Hudson 1778, *Ophrys incubacea* Bianca 1842, *Ophrys passionis* Sennen 1931, *Ophrys philippeii* Grenier 1859...

- Certaines plantes n'ont cessé de faire des allers et retours dans la hiérarchie nomenclaturale, entre genre, espèce, sous-espèce et variété (source WCSP) :

Orchis sesquipedalis Willd., Sp. Pl. 4: 30 (1805)
Orchis incarnata var. *sesquipedalis* (Willd.) Rchb.f. in H.G.L.Reichenbach, Icon. Fl. Germ. Helv. 13-14: 53 (1851)
Orchis incarnata subsp. *sesquipedalis* (Willd.) E.G.Camus, J. Bot. (Morot) 6: 156 (1892)
Orchis elata var. *sesquipedalis* (Willd.) Schltr., MonoGraphique IconoGraphique Orchid. Eur. 1(4-5): 180 (1927)
Orchis elata subsp. *sesquipedalis* (Willd.) Soó, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 31 (1928)
Orchis latifolia subsp. *sesquipedalis* (Willd.) Maire in É.Jahandiez et al., Cat. Pl. Maroc: 151 (1931)
Dactylorhiza sesquipedalis (Willd.) Verm., Stud. Dactylorch.: 68 (1947)
Dactylorhiza elata subsp. *sesquipedalis* (Willd.) Soó, Nom. Nov. Gen. Dactylorhiza: 7 (1962).
Dactylorhiza sesquipedalis (Willd.) M.Laínz, Aport. Conoc. Fl. Gallega 7: 31 (1971)
Dactylorhiza elata var. *sesquipedalis* (Willd.) Landwehr, Wilde Orchid. Eur. 1: 204 (1977)
Dactylorhiza majalis subsp. *sesquipedalis* (Willd.) H.A.Pedersen & Hedrén, Bot. J. Linn. Soc. 168: 191 (2012).

- A contrario, quelques binômes n'ont jamais été remis en cause comme :

Cypripedium calceolus L., Sp. Pl. 2: 951 (1753).
Ophrys insectifera L., Sp. Pl. 2 : 948 (1753)
Orchis militaris L., Sp. Pl. 2 : 941 (1753)
Orchis morio L., Sp. Pl. 2 : 940 (1753)
Serapias lingua L., Sp. Pl. 2 : 950 (1753)
Orchis sancta L., Syst. nat. ed. 10, 2 : 1242 (1759)
Orchis purpurea Hudson, Fl. Angl. Ed. 1 : 334 & 335 (1762)
Serapias cordigera L., Sp. Pl. ed. 2, 2 : 1345 (1763)
Orchis pallens L., Mantissa Pl. 2 (alt.) : 292 & 293 (1771)
Orchis simia Lam., Fl. Franc. (ed. 1), 3 : 507 (1779)
Orchis palustris Jacq., Collectanea 1 : 75 & 76, no. CX (1786)
Orchis italica Poir. in J.B.A.M.de Lamarck, Encycl. 4 (2) : 600 (1798), nom. cons. prop.
Orchis patens Desf., Fl. Atlant. 2 (8) : 318 (1799)

Il ne faut pas oublier que, parmi les 81 000 taxons d'Orchidaceae répertoriés par The Plant List, 60 % d'entre eux sont des synonymes et 35 % seulement sont acceptés, les 5 % restant n'ayant pu être évalués selon les critères de cette base de données. La nomenclature botanique est donc très largement redondante.

Annexe 2. Justification du choix de la fonction f du graphique 8

Pour représenter correctement la réalité, la fonction f donnant le nombre d'espèces de plantes à fleurs connues en fonction du temps doit satisfaire aux conditions suivantes, selon les hypothèses posées dans cet article (x exprimé en siècles en abscisses et f(x) exprimé en milliers en ordonnées) :

1. ses valeurs sont positives,
2. sa limite en $-\infty$ est nulle et sa limite en $+\infty$ est 350,
3. ses valeurs en 0 et 2,5 valent respectivement 5,5 et 250,
4. elle présente un point d'inflexion.

Une fonction de la forme $f(x) = \frac{a}{1 + be^{-kx}}$ se prête bien aux conditions 1 et 2.

Cette même condition 2 en $+\infty$ impose $a = 350$.

D'après la condition 3, $f(0) = 5,5$ impose $\frac{350}{1+b} = 5,5$, soit $b \approx 63$. Le nombre de plantes connues de Linné étant très limité et dominé par des espèces européennes, cette valeur me semble surévaluée. En tronquant la série statistique de son premier point pour privilégier les points (0,5 ; 18) et (2,5 ; 250), on obtient :

$$f(0,5) = 18 \text{ soit } \frac{350}{1 + be^{-0,5k}} = 18 \text{ et } f(2,5) = 250 \text{ soit } \frac{350}{1 + be^{-2,5k}} = 250. \text{ D'où } be^{-0,5k} = \frac{332}{18} \text{ et } be^{-2,5k} = \frac{100}{250}.$$

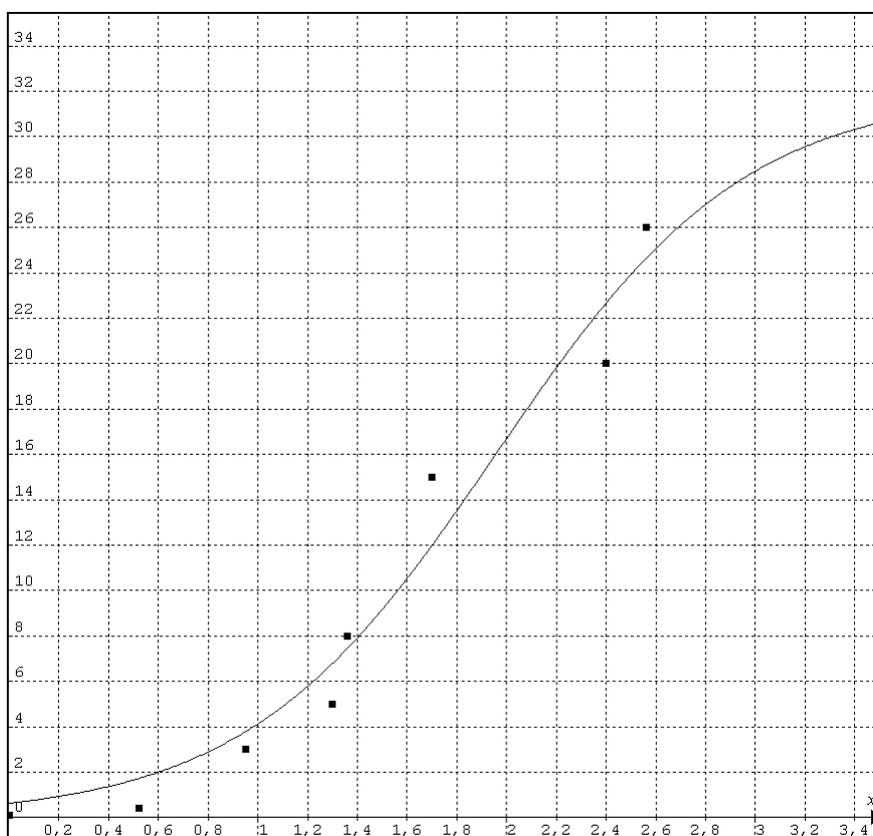
Donc $e^{2k} = \frac{332}{18} \times \frac{250}{100} \approx 47$ puis $k \approx \ln(47)/2 \approx 2$. Alors $f(0,5) = 18$ entraîne $\frac{350}{1 + be^{-1}} = 18$ soit $be^{-1} \approx 18,5$ puis $b \approx 50$.

La fonction $f(x) = \frac{350}{1 + 50e^{-2x}}$ présente un point d'inflexion au point d'abscisse 1,95 qui correspond à l'année 1945.

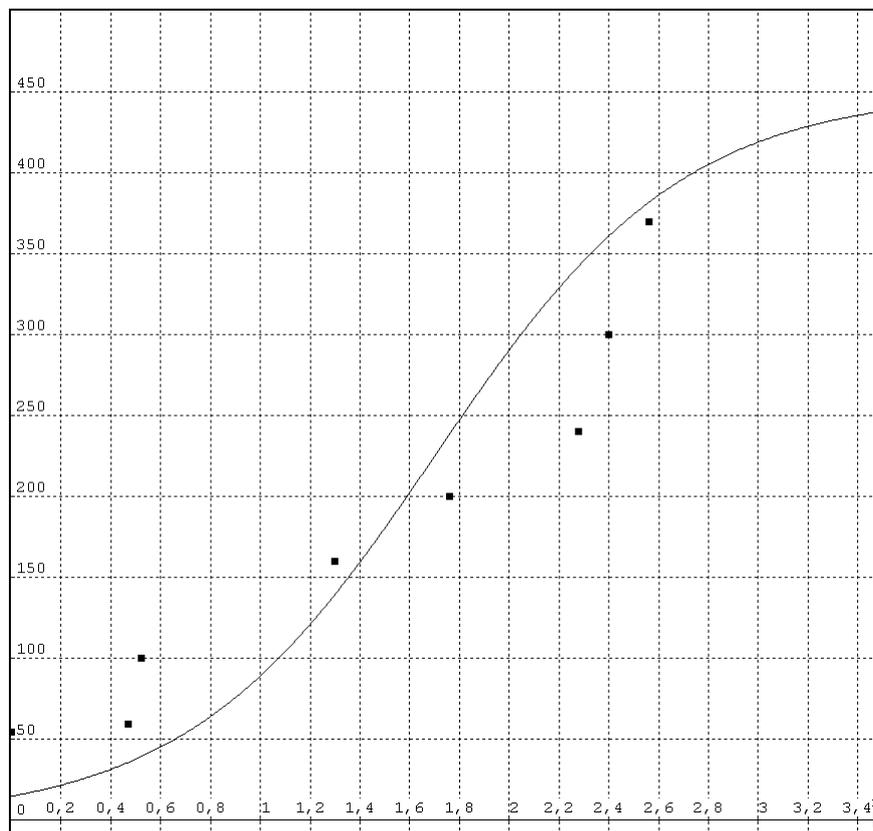
De plus, son nombre dérivé au point d'abscisse 2,5 vaut 132 ce qui, compte tenu des unités choisies, représente une augmentation de 1 320 espèces par an à l'horizon 2000. Cette valeur est en bon accord avec les données du récent rapport « State of the World's Plants » par le Royal Botanic Gardens de Kew qui fait état de 2 000 plantes nouvelles pour la science en 2016.

Par ailleurs, l'erreur relative entre les valeurs réelles et les valeurs calculées à l'aide de la fonction f vaut en moyenne 10 % avec une correspondance encore meilleure au cours des 50 dernières années. Le modèle mathématique décrit ici paraît assez réaliste.

On obtient des courbes ayant la même allure en traitant pareillement les Orchidaceae (Graphique 14, $f(x) = \frac{32}{1 + 50e^{-2x}}$) et les orchidées d'Europe (Graphique 15, $f(x) = \frac{450}{1 + 30e^{-2x}}$).



Graphique 14. Nombre d'Orchidaceae connues (en milliers en fonction des siècles depuis 1750)



Graphique 15. Nombre d'orchidées d'Europe connues (en fonction des siècles depuis 1750)

Annexe 3. Petite histoire des genres d'orchidées européennes

La grande majorité des noms de genre d'orchidées européennes utilisés aujourd'hui ont déjà plus d'un siècle d'existence, voire deux (Les genres d'orchidées d'Europe communément conservés sont soulignés dans le texte).

Linné a cité, en 1753, les genres *Orchis*, *Satyrion*, *Ophrys*, *Serapias*, *Limodorum*, *Arethusa*, *Cypripedium*, *Epidendrum* (seulement six d'entre eux étant présents en Europe). Il avait auparavant (1737) mentionné les genres *Neottia* et *Herminium*, qu'il a réunis à *Ophrys* en 1753. Ils furent l'un et l'autre réhabilités par la suite, le premier par J.-E. Guettard en 1754 et le second par R. Brown en 1813. Au XVIII^e siècle apparaissent également *Pseudorchis* (Séguier 1754), *Corallorhiza* (Gagnebin 1755), *Epipactis* (Zinn 1757), *Malaxis* (Solander 1788), *Epipogium* (Gmelin 1792).

Les premières années du XIX^e siècle voient un bouleversement de la nomenclature chez les orchidées européennes avec de nombreux genres nouveaux : *Habenaria* (Willdenow 1805), *Calypso* (Salisbury 1807), *Aceras*, *Goodyera*, *Gymnadenia*, *Listera* (R. Brown 1813), *Anacamptis*, *Cephalanthera*, *Chamorchis*, *Liparis*, *Nigritella*, *Platanthera*, *Spiranthes* (L. C. M. Richard 1817), *Coeloglossum* (Hartman 1820), *Himantoglossum* (Sprengel 1826).

Jusqu'à la fin du XIX^e siècle, presque tous les autres genres, maintenant familiers aux orchidophiles, sont créés. Ils sont tous monospécifiques lors de leur création. L'Italien Parlatores décrit les genres *Barlia* et *Gennaria* (1860). L'Allemand H. G. Reichenbach (Rchb. f.) décrit *Traunsteinera* (1842) et *Neotinea* (1852). Plusieurs de ses compatriotes introduisent les genres suivants : *Comperia* (K. Koch 1849), *Hammarbya* (O. Kuntze 1891), *Steveniella* (Schlechter 1918), *Neottianthe* (Schlechter 1919). Le dernier genre à avoir été décrit est *Dactylorhiza*, par le Russe Nevski en 1937, mais le terme lui-même avait été créé en 1790 par Necker !

Les récents travaux sur la phylogénie des orchidées européennes ont mené à certains remaniements, différents d'ailleurs selon les auteurs et la manière dont ils ont construit leurs arbres phylogénétiques. On pourrait presque parler ici de « théorie des genres » ! Ainsi, la Kew World Checklist of Selected Plants Families (WCSP) reconnaît trente genres seulement, alors que l'APG III en conserve 37. D'autres classifications phylogénétiques ont proposé plus ou moins récemment de créer quelques nouveaux genres : *Androrchis* (D. Tyteca & E. Klein, 2008), *Anteriorchis* (E. Klein & Strack, 1989), *Herorchis* (D. Tyteca & E. Klein, 2008), *Odontorchis* (D. Tyteca & E. Klein, 2008), *Paludorchis* (P. Delforge, 2009), *Vermeulenia* (A. Löve & D. Löve, 1972). Ceux-ci sont tous traités en synonymes par WCSP et APG.

La tendance actuelle est la suppression de quelques genres, intégrés à d'autres, et le transfert de certaines espèces d'un genre à un autre. Ainsi, *Listera* a été intégré au genre *Neottia*, *Barlia* et *Comperia* au genre *Himantoglossum*, et *Aceras* a retrouvé sa place dans le genre *Orchis*. D'autres regroupements ne font pas encore l'unanimité comme l'intégration de *Nigritella* au genre *Gymnadenia* ou celle de *Coeloglossum* au genre *Dactylorhiza*. Par ailleurs, le genre *Orchis* a perdu de nombreux représentants, redistribués aujourd'hui dans les genres *Anacamptis* ou *Neotinea*. Le genre *Hammarbya* pourrait être superflu et replacé dans *Malaxis*. Pour finir, le genre *Neottianthe*, représenté par une unique espèce européenne, est maintenant considéré comme synonyme de *Ponerorchis* (Rchb. f., 1852) et le genre *Lysiella* (Rydberg, 1900), qui ne concerne également qu'une espèce scandinave, est classé majoritairement dans le genre *Platanthera*.

En suivant l'approche la plus minimaliste (WCSP), on arrive donc à trente genres seulement en Europe, presque tous présents exclusivement dans la zone holarctique qui regroupe le Paléarctique et le Néarctique (Amérique du Nord, Groenland, nord du Mexique)

et souvent endémiques du Paléarctique. Les *Epipactis*, essentiellement européens, débordent un peu dans les zones tropicales. Parmi les quelques genres plus largement distribués (*Goodyera*, *Habenaria*, *Liparis*, *Malaxis*, *Platanthera*, *Spiranthes*), leurs représentants européens se limitent à quelques unités. Le gros des troupes chez les orchidées d'Europe est donc constitué d'espèces qui ne poussent nulle part ailleurs à l'état naturel.

On peut considérer que Linné a utilisé huit genres pour classer les orchidées d'Europe et deux seulement pour toutes les autres. Les données actuelles font état d'une trentaine de genres d'orchidées en Europe et de 850 à l'échelle de la planète, d'où un rapport de 1 à 4 pour l'Europe alors qu'il est de 1 à 85 pour toute la famille des Orchidaceae, en 250 ans. Cette statistique simpliste, qui ne tient pas compte du nombre extrêmement variable des éléments au sein de chaque genre, n'en montre pas moins une relative stabilité au rang générique pour les orchidées européennes.

La question de l'inflation du nombre d'espèces ne se pose en fait que pour quelques genres réputés difficiles (du fait d'un fort hybridisme ou d'une autogamie importante) : les *Ophrys*, les *Epipactis*, les *Dactylorhiza*, voire les *Serapias* ou les *Gymnadenia/Nigritella*, mais dans une bien moins grande proportion. Les trois premiers genres, qui représentent 10 % des genres européens, regroupent à eux seuls les deux tiers des taxons et dans chacun d'eux les taxons infraspécifiques représentent généralement une bonne part. L'importance numérique de ces trois genres, leur grande variabilité phénotypique et le difficile concept de sous-espèce me semblent être les raisons de l'incompréhension des orchidophiles amateurs devant ce qu'ils ressentent comme une inflation.

Annexe 4. Pour celles et ceux qui ne comprennent rien aux mathématiques ou « Tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur les statistiques (sans jamais oser le demander) »

Les notions mathématiques utilisées dans cet article intrigueront certainement pas mal de lecteurs ! Je pourrais leur conseiller la lecture de l'ouvrage *Les maths pour les nuls* (Jean-Louis Boursin, 2005, First Editions), mais je doute qu'ils y trouvent des réponses à leurs questions. L'article de Wikipédia « Série statistique à deux variables » résume les notions que j'ai utilisées mais, là encore, la formulation risque d'en rebuter plus d'un.

Revenons-en donc aux notions de base que sont les sommes, les moyennes et les pourcentages. Il est bien connu que l'on peut faire dire aux statistiques ce que l'on veut, à condition de bien s'y prendre ! Avec l'exemple du tableau 7, deux conclusions complètement contradictoires peuvent être tirées des mêmes données de base (taxons de la liste WCSP et année de publication de leurs basionymes).

Décennie	1750	1760	1770	1780	1790	1800	1810	1820	1830
Nombre de descriptions	40	8	5	5	15	16	8	8	13
Cumul	40	48	53	58	73	89	97	105	118
% d'augmentation par rapport à la décennie précédente		20	10	9	26	22	9	8	12
Décennie	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1900	1910	1920
Nombre de descriptions	18	13	2	1	6	11	10	13	27
Cumul	136	149	151	152	158	169	179	192	219
% d'augmentation par rapport à la décennie précédente	15	10	1	1	4	7	6	7	14
Décennie	1930	1940	1950	1960	1970	1980	1990	2000	2010
Nombre de descriptions	12	7	1	3	16	40	36	32	24
Cumul	231	238	239	242	258	298	334	366	390
% d'augmentation par rapport à la décennie précédente	5	3	0	1	7	16	12	10	7

Tableau 7. Nombre d'Orchidées d'Europe nouvellement décrites par décennie

Les nombres élevés de descriptions à partir de 1970 suggèrent une inflation importante avec une moyenne de 30 par décennie (sur 50 ans) alors qu'elle n'était que de 15 entre 1750 et 1800, soit deux fois moins. Cela pourrait vouloir dire que les botanistes de notre époque ont une forte propension à décrire sans cesse de nouveaux taxons alors qu'aux tous débuts de la botanique moderne ce « travers » n'existait pas. Cependant, l'examen des pourcentages d'augmentation du nombre de descriptions d'une décennie à la suivante montre qu'il a été en moyenne de 10 % depuis 1970 alors qu'il était de 18 % entre 1750 et 1800, soit presque deux fois plus. J'ai dit bizarre ? Comme c'est bizarre ! Les botanistes du XVIII^e siècle auraient-ils finalement été plus inflationnistes que nous ? Je laisse au lecteur, que je viens d'abreuver de notions mathématiques plus ou moins complexes, sa liberté d'opinion sur l'exploitation que j'ai faite des données dont je disposais et sur les conclusions que j'en ai tirées.

Remerciements

Aux photographes qui m'ont autorisé à reproduire gracieusement leurs clichés.



Photo 3. *Trichosalpinx rotundata*, Costa Rica – Panama,
© Seattle Orchid.com



Photo 4. *Coelogyne ovalis*, Asie du Sud-Est, © H. MATHÉ



Photo 5. *Apostasia elliptica*, Malaisie, Bornéo, Sumatra,
© P. O'BYRNE - The Swiss Orchid Foundation at Herbarium Jany Renz



Photo 6. *Aerides cylindrica* (*Papilionanthe vandarum*)
Inde, Sri Lanka, © E. HUNT - Orchidspecies.com



Photo 7. *Neotinea conica*, Saint-Louis et Parahou (F)
12/04/2017, © H. PARMENTELAT



Photo 8. *Anacamptis pyramidalis*, Jezainville (F)
5/06/2010, © H. PARMENTELAT



Photo 9.
Masdevallia triangularis,
Colombie, Equateur, Pérou, Venezuela,
© J. PFAHL – Orchidspecies.com



Photo 10. *Dactylorhiza pythagorae*, Samos (Gr) 26/06/2011, © S. TSIFTSIS



Photo 11. *Spiranthes spiralis*, Lironcourt (F)
30/08/2012, © H. PARMENTELAT



Photo 12. *Tephrocactus geometricus*, Cactaceae -
Argentine, Bolivie, © V. VALLICELLI -
Public domain, <http://www.lilife.com>



Photo 13. *Pseudolithos sphaericus*, Apocynaceae- Somalie, © V. VALLICELLI – Public domain <http://www.llife.com>



Photo 14. *Pseudolithos cubiformis*, Apocynaceae- Somalie, © V. VALLICELLI – Public domain <http://www.llife.com>

Bibliographie

- Alibertis A., 1998 - *Les Orchidées de Crète et de Karpathos*. Alibertis Antoine, Heraklion, 159 p.
- Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.), 2005 - *Die Orchideen Deutschlands*. Ulhstädt-Kircchhasel, 800 p.
- Baumann H. & Künkele S., 1988 - *Die Orchideen Europas*. Kosmos Naturführer, Stuttgart, 191 p.
- Baumann H., Künkele S. & Lorenz R., 2006 - *Die Orchideen Europas*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 333 p.
- Bentham G. & Hooker J. D., 1883 - *Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita* vol. 3 pars II. Londini, 1 258 p.
- Boursin J.-L., 2005 - *Les maths pour les nuls*. First Editions, 399 p.
- Buttler K. P., 1986 - *Orchideen*. Mosaik Verlag, München, 287 p.
- Buttler K. P., 1991 - *Field guide to orchids of Britain and Europe*. The Crowood Press, Swindon, 288 p.
- Camus E.G. & Camus A., 1921-1929 - *Iconographie des orchidées d'Europe et du Bassin méditerranéen* 2 vol. P. Lechevalier, Paris, 559 p.
- Candolle A. P. (de), 1824-1874 - *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Parisiis, 17 vol. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/7150#page/5/mode/1up>
- Christenhusz M. J. M. & Byng J. W., 2016 - *The number of known plants species in the world and its annual increase*. *Phytotaxa* **261** (3) : 201-217.
- Conti F. et al., 2007 - *An annotated checklist of the Italian vascular flora: first data*. *Bocconea* **21** : 147-153.
- Cronquist A., 1981 - *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York, 1262 p.
- Darwin C., 1859 - *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Reinwald, Paris (1873), 612 p.
- Delforge P., 1994 - *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris, 480 p.
- Delforge P., 2001 - *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris, 592 p.
- Delforge P., 2005 - *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris, 640 p.
- 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*. *Ann. Bot.* **101** : 385-402.
- Dimopoulos P. et al., 2013 - Vascular Plants of Greece. An annotated checklist. *Englera* **31** : 1-370 p.
- Dressler R., 1981 - *The orchids, natural history and classification*. Harvard University Press, Cambridge, 332 p.
- Ducreux G., 2002 - *Introduction à la botanique*. Belin, Paris, 256 p.
- Durand T., 1888 - *Index generum phanerogamorum*. Bruxellis, 722 p.
- Engler A., 1919 - *Syllabus der Pflanzenfamilien* 8^e éd. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 395 p.
- Engler A. & Prantl K., 1889 - *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* Teil II, Abt. 1-6. Leipzig, 224 p.
- Fedorov An. A., 1999 - *Flora of Russia. The European part and bordering regions* 1. A.A. Balkema/Rotterdam/Brookfield, 546 p.
- Guérol F., 2004 - Vers une inflation de nouvelles espèces ? *Bull. SFOLA* 2004 : 11-14.
- Hand R., Hadjikyriakou G. N. & Christodoulou C. S. (ed.) 2011- (continuously updated) : *Flora of Cyprus, a dynamic checklist*. Published at <http://www.flora-of-cyprus.eu/> accessed 9/03/2017.
- Harrap A. & S., 2005 - *Orchids of Britain and Ireland. A Field and Site Guide*. A. & C. Black, London, 480 p.
- Hedrén M., Fay M.F. & Chase M.W., 2001 - Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **88** (10) : 1868-1880.
- 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) : 501-576.
- Henry Y., 2015 - Autour de l'ADN chloroplastique du genre *Ophrys* L. *L'Orchidophile* **206** : 299-317.
- Henry Y., 2017 - Orchidées et génétique. *Bull. SFO-PCV* : 10-20.
- Jeanmonod D. & Gamisans J., 2007 - *Flora Corsica*. Edisud, Aix-en-Provence, 921 p. + CXXXIV.
- Joppa L. N., Roberts D. L. & Pimm S. L., 2010 - How many species of flowering plants are there? *Proc. Roy. Soc. London* **278** (1705) : 554-559.
- Keller G. & Schlechter R., 1940 - *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes* 1-5 Dahlem bei Berlin, Verlag des Repertoriums.
- Kreutz C. A. J., 1998 - *Die Orchideen der Türkei*. C. A. J. Kreutz, Landgraaf, 766 p.
- Kreutz C. A. J., 2002 - *Feldführer Deutsche orchideen*. C. A. J. Kreutz, Landgraaf, 216 p.
- Kreutz C. A. J., 2004 - *Kompendium der Europäischen Orchideen*. Kreutz Publishers, Landgraaf, 239 p.
- Lamarck J.-B., 1809. *Philosophie zoologique ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...* Dentu, Paris, 422 + 450 p.

- Landwehr J., 1982-1983 - *Les orchidées sauvages de Suisse et d'Europe*, 2 vol. Ed. Piantanida, Lausanne, 600 p.
- Lauber K. & Wagner G., 1998 – *Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse*. Belin, Paris, 1 616 p.
- Lecointre G. & Le Guyader H., 2001 - *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 543 p.
- Le Guyader H., 2002 - Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* **46** (juin 2002) : 51-64.
- Lindley J., 1846 - *The vegetable Kingdom*. London, 908 p.
- Linné C. (von), 1753 - *Species Plantarum* Ed. 1. Holmiae. Impenses Laurentii Salvii, 2 vol., 1 200 + 31 p. <http://www.botanicus.org/title/b12069590>
- Martin P., 2014 - *Les familles des plantes à fleurs d'Europe. Botanique systématique et utilitaire*, 2^e éd. Presses universitaires de Namur, 289 p.
- Mora C. *et al.*, 2011 - How Many Species Are There on Earth and in the Ocean ? *PLoS Biol* **9** (8) : e1001127.
- Paton A. *et al.*, 2008 - Towards Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation: a working list of all known plant specie, progress and prospects. *Taxon* **57** : 602-611.
- Pleijel F. & Rouse G. W., 2000 - Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proc. Roy. Soc. London, B*, **267** : 627-630.
- Polunin O., 1997 - *Flowers of Greece and the Balkans, a field guide*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 592 p. + 64 pl.
- Raimondo F. M., Domina G. & Spadaro V., 2010 - Checklist of the vascular flora of Sicily. *Quad. Bot. Amb. Appl.* **21** : 189-252.
- Raynal-Roques A., 2001 - *La botanique redécouverte*. Belin, INRA Editions, Paris, 512 p.
- Richard L. C. M., 1817 - *De Orchideis Europaeis Annotationes*. Parisiis, ex typographia A. Belin, 41 p. + 1 pl.
- Schlechter R., 1926 - Das System der Orchidaceen. *Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin* Bd. 9, **88** (Jul. 22, 1926) : 563-591.
- Scrugli A., 1990 - *Orchidee spontanee della Sardegna*. Edizioni Della Torre, Cagliari, 207 p.
- Sfikas G., 1993 - *Fleurs sauvages de Crète*. Efstathiadis Group, Athènes, 310 p.
- Soliva M., Kocyan A. & Widmer A., 2001 - Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* **20** : 78-88.
- Soltis P. S. & Soltis D. E., 2000 - The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **97** (13) : 7051-7057.
- Swartz O., 1800 - Orchidernes flægter och arter upstaellde. *Kongl. Vetenskaps academiens nya handlingar ser. 2* **XXI** : 202-254. J. P. Lindh, Stockholm.
- Takhtajan A., 2009 - *Flowering plants*, 2^e éd. Springer, New York 871 p.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (coords), 2014 - *Flora Gallica. Flore de France*. Biotope, Mèze, xx + 1 196 p.
- Tutin T. G. *et al.*, 1980 - *Flora Europaea*, **5** (Alismataceae to Orchidaceae). Cambridge, Cambridge University Press, 476 p.
- Wettstein R., 1924 - *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig und Wien, 1 018 p.
- Willdenow C. L., 1797-1805 - *Species Plantarum*, Ed. 4. Berolini. Impensis G. C. Nauk, 6 vol., 1568, 1340, 2409, 1157, p.

Webographie (liens actifs le 02/06/2017)

- African Plant Database <http://www.ville-ge.ch>
- Castroviejo, S. (coord. gen.), 1986-2012 - *Flora iberica* 1-8, 10-15, 17-18, 21. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. <http://www.floraiberica.es>
- Flora nordica <http://www.floranordica.org>
- GIROS <http://www.giros.it>
- Govaerts R. *et al.*, 2016 - World Checklist of Orchidaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. <http://apps.kew.org>
- Greek orchids <http://www.greekorchids.gr>
- International Institute for Species Exploration <http://www.esf.edu>
- Online Atlas of the British and Irish Flora <http://www.brc.ac.uk>
- Stevens P. F., 2012 (2001 onwards) - Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org>
- The Plant List <http://www.theplantlist.org>
- Wikipédia « Série statistique à deux variables »
- Wikipédia « Spéciation »