

Les *Ophrys* du groupe Aranifera, du littoral Centre-Atlantique Français : Diversité morphologique et statut taxonomique



Par Laure Sirvent
Master 1 : Patrimoine Naturel et Biodiversité

Maître de stage : **M. Guérin Jean-Claude**

Co-responsable : **Mme Aïnouche Malika**

Correspondant universitaire : **Mme Mony Cendrine**

Stage obligatoire effectué du
01/04/15 au 31/05/15

Soutenu à Rennes le 17/06/15

REMERCIEMENTS

Ce stage de Master 1 Patrimoine Naturel et Biodiversité, s'est effectué au laboratoire Ecobio de l'université de Rennes 1, en partenariat avec la Société Française d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et Vendée, dans le cadre d'un contrat d'objectif financé par la région Poitou-Charentes.

Je remercie Abdelkader et Malika Aïnouche pour l'accueil au sein du laboratoire ECOBIO, pour leur encadrement, leur soutien, leurs précieux conseils tout au long du stage et pour m'avoir mise en contact avec la Société Française d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et Vendée. Je remercie Jean Keller, Julien Boutte pour le soutien et les conseils en statistiques sur R.

Je remercie également tous les adhérents de la Société Française d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et de Vendée, ayant participé au Contrat d'Objectif et aux relevés de terrain lors de ma période d'échantillonnage.

Je remercie Yves Wilcox, Jean-Michel Mathé, Jean-Claude et Claudie Querré, Philippe Berthelot, Jacques Charreau, Jacques Petit, Paul Fouquet de la Société Française d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et Vendée et Fanny Sainthillier du Conservatoire Régional des Espaces Naturels de Poitou-Charentes, pour leur efficacité et leur rigueur sur le terrain, pour leur convivialité et leur passion communicative.

Je tiens tout particulièrement à remercier Jean-Claude Guérin pour ses conseils et son aide pour la bibliographie et Jean-Pierre Ring pour son travail minutieux sur les caractères floraux des *Ophrys* étudiées et sa patience pour m'avoir détaillé tous ses travaux. Je remercie également Jean-Michel Mathé pour son organisation, son esprit pédagogique et son aide précieuse sur le terrain.

Je remercie encore mon maître de stage Jean-Claude Guérin, ainsi que Jean-Claude Querré et sa femme Claudie, pour m'avoir hébergée, nourrie et m'avoir si agréablement accueillie chez eux pendant ces deux semaines de terrain intensives.

Merci à tous pour votre implication sur ce projet.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS

INTRODUCTION.....	1
I) MATERIEL ET METHODES.....	4
A- Présentation des taxons étudiés.....	4
B- Echantillonnage et choix des caractères.....	5
C- Traitement des données et analyses statistiques.....	7
II) RESULTATS.....	8
A- Analyses multivariées.....	8
B- Variation intra- et inter-populationnelle.....	10
III) DISCUSSION.....	13
A- Variabilité des populations de référence.....	13
B- Positionnement des populations indéterminées.....	14
C- Perspectives.....	15
BIBLIOGRAPHIE.....	16

INTRODUCTION

Depuis Aristote (384-322 avant J.C), l'un des premiers naturalistes, les hommes tentent de décrire, de nommer et de classer les organismes vivants. Le terme de taxonomie, du grec *taxis* qui signifie rangement et de *nomos* qui signifie loi, est créé par A. P. de Candolle, dans sa théorie élémentaire de la botanique en 1813. Selon Cronquist (1991), la taxonomie est constituée non seulement des principes et des méthodes, mais aussi de la classification elle-même. La première classification utilisée de façon internationale, prenant en compte les similitudes et les différences morphologiques, fut la classification de Carl Von Linné, créée au XVIII^{ème} siècle, détaillant les bases de la nomenclature binominale actuelle. A partir du 19^{ème} siècle, l'étude de la classification des êtres vivants fait partie intégrante de la Systématique, qui vise à classer la diversité des types d'organismes en prenant en compte leurs liens de parenté (Judd *et al.* 2002). Ces relations de parenté sont établies à partir d'approches phylogénétiques (Hennig 1950) basées essentiellement aujourd'hui sur l'utilisation de données de séquences d'ADN.

Un des problèmes des classifications réside dans la difficulté de la définition de l'espèce. La plupart des taxonomies traditionnelles sont effectivement basées sur la description de « types » (généralement morphologiques) qui ne prennent pas toujours en compte la variabilité biologique et l'histoire des populations. Le concept biologique de l'espèce (Mayr 1963, Dobzhansky 1937), basé sur le critère reproductif, fait de l'espèce un groupe naturel, mais se trouve parfois difficile à appliquer chez les groupes de plantes, où les hybridations interspécifiques et les introgressions sont fréquentes (Grant 1971, Arnold 2006).

D'après la classification de l'« Angiosperm Phylogeny Group » ou APG III (2009), basée sur des analyses morphologiques et moléculaires récentes, la famille des Orchidaceae appartient à l'ordre des Asparagales (Bremer *et al.* 2009). Pridgeon *et al.* (1999) ont dénombré 22 000 espèces et 880 genres, ce qui fait des Orchidaceae la plus grande famille des plantes à fleurs. Les Orchidaceae sont divisées en 4 sous-familles (Chase *et al.* 2015), dont les Orchidoideae. Le genre *Ophrys*, qui est monophylétique, appartient à la tribu des Orchideae et la sous-tribu Orchidinae (Chase *et al.* 2015). Il comprend 17 espèces d'après Sundermann (1980) et plus de 250 espèces d'après Delforge (2006), dont plus de 50 taxons sont présents en France et en majorité dans la moitié Sud. La grande diversité morphologique du genre *Ophrys* serait due à une radiation récente des lignées (Soliva *et al.* 2001). Les descriptions d'espèces morphologiques se multiplient. Les nombreux cas d'hybridations, dans le genre

Ophrys, mis en évidence par Bournérias *et al.* (2005), ont rendu difficile l'application du concept biologique d'espèce, basé sur le fait que les individus capables de se croiser appartiennent à une même espèce. Le défi réside aussi dans le fait de vérifier phylogénétiquement les liens de parenté entre ces nouvelles 'espèces' décrites.

La France, l'Italie et la Grèce sont les pays où l'on trouve la plus grande diversité d'*Ophrys*, même si le genre s'étend depuis les îles Canaries, l'Afrique du Nord, l'Iran et jusqu'en Scandinavie (Breitkopf, 2011). Les *Ophrys* sont des orchidées chlorophylliennes, aux feuilles développées souvent en rosettes, aux fleurs en grappe ou en tête, non spiralées autour de la tige. Les fleurs sans éperon, à pétales latéraux non filiformes, comportent un labelle trilobé, nettement velu et imitant les femelles hyménoptères, par leur couleur, les motifs de la macule et la présence de pseudo-yeux, ainsi que par la production de substances chimiques similaires aux phéromones femelles (Guérin *et al.* 2007). Les *Ophrys* sont un exemple d'adaptation à un type de pollinisateur spécifique, par un processus de pseudo-copulation (Pouyanne 1917) : le labelle attire les hyménoptères mâles naïfs (Cozzolino & Scopece 2008). Toutes les espèces du genre *Ophrys* sont des leurres sexuels, ce qui est un caractère unique chez les Orchidaceae (Nilsson 1992).

Devey *et al.* (2008) ont pu mettre en évidence, grâce à l'analyse de séquences d'ADN nucléaires et plastidiques, 10 clades dans le genre *Ophrys*, dont celui des *Ophrys sphegodes*, aussi appelé le « groupe Aranifera ». Ce groupe dont l'aire de répartition est restreinte au pourtour Méditerranéen voire Atlantique, est très complexe à cause du nombre élevé d'espèces qu'il contient : de 14 espèces d'après Bournérias *et al.* (2005) à 27 d'après Delforge (2006), et de la variabilité des syndromes de pollinisation. Le nom de ces orchidées provient de la forme de leur labelle qui ressemble à une araignée. Une étude à large échelle des *O. aranifera* (Hutchings 2010) a révélé que la durée de vie moyenne est de 2,25 ans, et que certains individus pouvaient vivre jusqu'à 20 ans. 30% des individus subissent une période de dormance d'environ 2 ans. Le groupe Aranifera est caractérisé par une floraison échelonnée de Février à Mai, avec en premier les *O. arachnitiformis*, puis les *O. occidentalis* en même temps que les *O. araneola*, les *O. passionis*, puis les *O. arachnitiformis* et enfin les *O. aranifera*. (Guérin *et al.*, 2007). Même si le genre *Ophrys* est facilement identifiable en termes de morphologie et de génétique (Bateman *et al.* 2003), la détermination sur le terrain des nombreuses espèces, et notamment du groupe Aranifera, donne du fil à retordre même aux plus expérimentés des orchidophiles.

Les populations d'*Ophrys* présentes sur le littoral centre-atlantique de la région Poitou-Charentes et Vendée, et plus précisément dans les Olonnes, à Saint Loup, sur la corniche de Meschers, ainsi qu'à Fief Mélin sur l'île d'Oléron, présentent des caractéristiques florales semblables à celles du groupe Aranifera, mais qui ne sont pas spécifiques d'une seule espèce. Ces particularités florales ajoutées à la précocité de floraison, en Février-Mars et au gigantisme de certaines populations ont poussé les orchidophiles à émettre des hypothèses sur le véritable statut taxonomique des ces populations. Au départ, la population des Olonnes a été considérée comme appartenant aux *O. arachnitiformis* par leur précocité de floraison et la dominance de périanthes clairs ; la population de Saint Loup comme des *O. aranifera* précoces ; les populations de Meschers et de Fief Mélin comme des *O. passionis*. Après une étude des caractères floraux (Jean Pierre Ring, communications personnelles¹), les populations héritent aujourd'hui d'un statut de « populations indéterminées ».

Les prédictions suivantes sont issues de l'observation scrupuleuse des *Ophrys*. L'*Ophrys* d'Olonne et l'*Ophrys* de Fief Mélin se rapprocheraient plus de l'*O. aranifera*, par leur taille et leur allure générale et de l'*O. passionis*, par la forme et la taille de leur macule. Cependant, ces deux populations indéterminées sont plus précoces que les deux populations de référence. L'*Ophrys* de Saint Loup se rapprocherait plus de l'*O. araneola* et l'*O. aranifera*, par un champ basal plus clair, non concolore au labelle. De plus, l'*Ophrys* de Merschers se rapprocherait de l'*O. passionis*, par la couleur du labelle pourpre très foncé et la forme de la macule, mais l'angle entre le gynostème et le labelle est plus ouvert. Enfin, les caractères végétatifs et floraux des populations d'*O. passionis* seraient très hétérogènes.

L'étude morphologique de Freudeinstein (1999), basée sur l'analyse de 71 caractères morphologiques, est en accord avec le statut monophylétique des sous-familles traditionnelles et démontre l'importance d'utiliser les caractères végétatifs. Cette étude a donc pour but de comparer de manière statistique les caractères morphologiques végétatifs des quatre populations d'*Ophrys* indéterminées avec les populations de référence du groupe Aranifera.

L'objectif est de déterminer de quelles populations de référence d'*Ophrys*, du groupe Aranifera, se rapprocheraient le plus les quatre populations indéterminées et de déterminer les critères morphologiques permettant de les différencier.

I) MATERIEL ET METHODES

A- Présentation des taxons étudiés

Les noms retenus, pour les espèces de référence, appartenant au groupe Aranifera, sont conformes à ceux de Bournérias *et al.* (2005) : *Ophrys aranifera* Hudson, 1778, *Ophrys araneola* Reichenbach, 1831, *Ophrys passionis* Sennen, 1926, *Ophrys arachnitiformis* Grenier & Philippe, 1859 et *Ophrys occidentalis* Scappaticci & Demange, 2005.

L'*Ophrys aranifera* est le plus répandu dans la région Poitou-Charentes et Vendée. Il présente de longs sépales verts pâle. Les pétales sont courts, larges et ondulés, généralement verdâtres. Le labelle brun porte une macule en forme de X ou de H. Les deux lobes latéraux portent des poils (Guérin *et al.* 2007). L'*Ophrys araneola* est assez commune dans la région. Il est caractérisé par un petit labelle brun bordé d'une marge jaune, portant une macule en forme de H. La fleur se décolore rapidement pour prendre une teinte uniforme brun clair ou verdâtre, toujours terne (Guérin *et al.* 2007). L'*Ophrys passionis* est uniformément plus sombre que l'*Ophrys aranifera*, voire brun-rougeâtre, du labelle à la cavité stigmatique. Les gibbosités sont absentes, les pétales grands aux larges bords ondulés sont souvent teintés d'orange ou de rouge pourpré. La macule gris-bleuté est réduite à deux traits parallèles (Guérin *et al.* 2007). L'*Ophrys arachnitiformis* est soupçonné de s'installer en Poitou-Charentes et en Vendée (Guérin *et al.* 2007), alors qu'il est signalé essentiellement de l'Hérault aux Alpes-Maritimes. Il est très précoce et les formes à périanthe vert peuvent être confondues avec *O. occidentalis* (Bournérias *et al.* 2005). Les sépales blanc-verdâtres, parfois rosâtres, ont une nervure médiane verte bien marquée. Les pétales assez grands sont de même teinte, souvent un peu plus prononcée. Le labelle entier porte une macule simple définie par deux traits verticaux parallèles (Guérin *et al.* 2007). L'*Ophrys occidentalis* est absent de Poitou-Charentes. Il est réparti dans le sud de la France ; sa limite Ouest étant les Pyrénées-Atlantiques. Les fleurs plutôt petites portent généralement des sépales verts. Les pétales étroits sont verts à bruns. Le labelle est le plus souvent sans marge jaune et plus long que large. Les gibbosités sont toujours présentes, ornées d'une pilosité brun-rouge. Le champ basal est foncé, concolore au labelle. Les *O. araneola* et les *O. occidentalis* ont un angle entre le gynostème et le labelle dit ouvert, soit supérieur à 70° (Dauge & Guillaumin 2012). Les quatre populations non identifiées sont nommées suivant leur localisation géographique : l'*Ophrys* des Olonnes, l'*Ophrys* de Saint Loup, l'*Ophrys* de Meschers et l'*Ophrys* de Fief Mélin. . Les critères empêchant la détermination de ces espèces sont : l'angle entre le

gynostème et le labelle, la couleur du champ basal, la forme de la cavité stigmatique (Véla, 2007). Les périodes de floraison de chaque espèce (Guérin *et al.*, 2007, adhérents de la SFO, communications personnellesⁱⁱ) sont détaillées dans la Figure 1. Les populations indéterminées sont précoces par rapport aux populations de référence

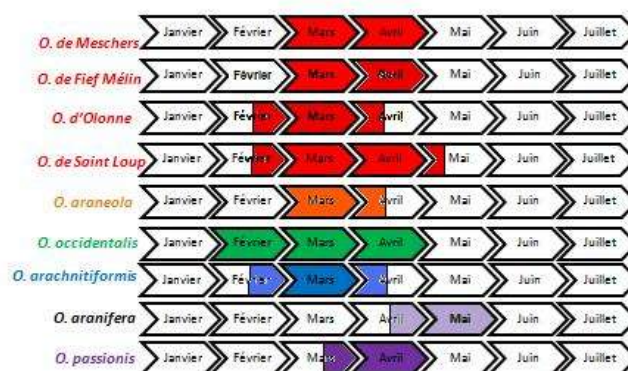


Figure 1 : Frise temporelle mensuelle représentant les périodes de floraison, en Poitou-Charentes, des espèces d'*Ophrys* étudiées.

présentes dans la région Poitou-Charentes et ne correspondent pas exactement aux critères diagnostics floraux des *O. araneola* qui fleurissent à la même période.

B- Echantillonnage et choix des caractères

Les prospections ont eu lieu du 7 au 17 Avril 2015, après un fort retard de floraison dû aux conditions météorologiques de la région Poitou-Charentes et Vendée, en France. Au total, 12 populations (Fig. 2) ont été échantillonnées. Cet échantillonnage contient d'une part des populations indéterminées : les populations des Olonnes (85), de Saint-Loup (16), de Meschers (17) et de Fief Mélin (17). Des populations de référence ont été choisies, dans un souci d'échantillonner des individus bien identifiés et présentant les caractères morphologiques typiques de chaque espèce, sur la base de caractères diagnostiques en usage (Bournérias *et al.* 2005). Plusieurs populations par espèce sont échantillonnées lorsque ces taxons de référence montrent une grande variabilité. D'autre



Figure 2 : Localisation géographique des stations d'*Ophrys* échantillonnées. (les populations indéterminées sont représentées en rouge ; les autres couleurs permettent de distinguer les populations de référence, voir le code couleur Tableau 2)

part, les 3 populations de référence d'*Ophrys passionis* sont originaires de : la falaise du Caillaud (17), Les Huttes (17) et les Courants (17) sur l'île d'Oléron. Les populations de référence d'*Ophrys araneola* proviennent du coteau de Chenac (17) et du coteau de Maumont (16). La population du coteau du Beau Peu sert de référence pour les *Ophrys aranifera* ; celle du Chartron pour les *Ophrys occidentalis* et celle d'Astarac pour les *Ophrys arachnitiformis*.

Les coordonnées GPS d'un point central de chaque station, ainsi que les espèces auxquelles elles appartiennent, sont détaillées dans le Tableau 2. Les codes assignés aux populations ainsi que les couleurs sont conservées tout au long de ce rapport.

Tableau 2 : Coordonnées géographiques des populations échantillonnées (avec le nombre d'individus entre parenthèses), les espèces et leurs codes (en rouge, les populations indéterminées, en orange les populations d'*O. araneola*, en vert la population d'*O. occidentalis*, en bleu la population d'*O. arachnitiformis*, en noir la population d'*O. aranifera* et en violet les populations d'*O. passionis*)

Population (N)	Espèce	CODE	Habitat	Longitude	Latitude	Altitude (m)
Meschers (110)	Indéterminée	ME	Pelouse calcicole	0°57'44.9"O	45°33'24.6"N	9
Fief Mélin (31)	Indéterminée	FM	Lande humide	1°12'47.2"O	45°53'32.3"N	5
Olonnes (219)	Indéterminée	OL	Dune fixée	1°48'54.0"O	46°30'15.1"N	6
Saint Loup (167)	Indéterminée	SL	Pelouse calcicole	0°39'15.0"O	46°00'34.5"N	40
Maumont (40)	<i>O. araneola</i>	ARN	Pelouse calcicole	0°09'44.3"E	45°23'12.8"N	118
Chenac (90)	<i>O. araneola</i>	ARN	Pelouse calcicole	0°50'14.4"O	45°31'17.8"N	18
Le Chartron (90)	<i>O. occidentalis</i>	OCC	Pelouse calcicole	1°09'18.2"E	44°14'35.0"N	223
Astarac (92)	<i>O. arachnitiformis</i>	ARC	Pelouse calcicole	0°38'43.1"E	43°33'43.6"N	213
Beau Peu (130)	<i>O. aranifera</i>	ARF	Pelouse calcicole	0°39'45.6"E	46°28'44.0"N	87
Caillaud (127)	<i>O. passionis</i>	PA1	Pelouse calcicole	0°54'01.3" O	45°31'50.1"N	17
Les Courants (74)	<i>O. passionis</i>	PA2	Lande humide	1°13'29.7"O	45°53'49.1"N	4
Les Huttes (82)	<i>O. passionis</i>	PA3	Dune fixée	1°23'33.5"O	46°00'30.6"N	6

L'échantillonnage est effectué de manière aléatoire sur trois bandes systématiques : une pour chaque équipe (3 équipes de deux personnes), afin d'éviter d'échantillonner plusieurs fois les mêmes individus. Un seul individu est échantillonné lorsque des clones sont présents. Le nombre total d'individus échantillonnés par population (Tableau 2) dépend de l'effectif de la population. Toute l'étendue des populations est échantillonnée. Ces données biométriques sont les premières en ce qui concerne les populations indéterminées, qui n'ont pas d'équivalent connu dans le reste de la France. L'échantillonnage de chaque station est réalisé en début de période de floraison avec minimum 3 à 4 fleurs ouvertes sur la majorité des pieds. Six mesures sont effectuées sur chaque individu (Fig. 3), à l'aide d'une règle et d'un pied à coulisse (précision au dixième de millimètre) : le nombre total de fleurs (y compris les bourgeons) sur la hampe (FLR), la hauteur entre le sol et la première fleur au niveau de l'insertion de l'ovaire sur la tige (HA), la hauteur totale de l'individu (HAT), la longueur de la dernière feuille avant la feuille engainante (LO), la plus grande largeur de cette même feuille (LA) et le diamètre de la tige à mi-chemin entre le sol et la première fleur

(DIA). Trois nouvelles variables sont calculées : le rapport entre la longueur de l'avant dernière feuille et sa plus grande largeur $RLA=LO/LA$, qui permet de rendre compte de la forme globale de la feuille étudiée ; le rapport de la hauteur totale de l'individu sur la hauteur jusqu'à la première fleur $RHA=HAT/HA$, qui permet de minimiser l'effet lié à la croissance de l'individu, aux conditions biotiques et abiotiques de chaque individu et de chaque station ; la hauteur de l'inflorescence $HHF=HAT-HA$ est le témoin de l'avancement de la floraison des individus. Ces caractères ont été choisis de façon à rendre compte de la variabilité et d'une éventuelle différenciation des populations pour des caractères de l'appareil végétatif, venant en complément d'analyses florales effectuées antérieurement par la Société d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et Vendée (Jean Pierre Ring, communications personnelles¹).

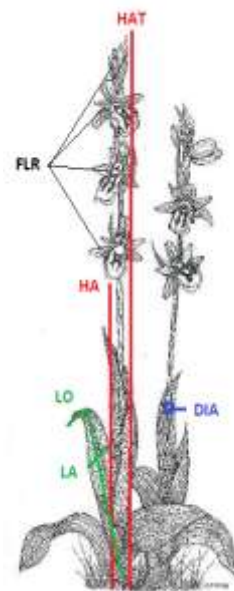


Figure 3 : Schéma de l'organisation végétative des *Ophrys* (orchidee-poitou-charentes.org) et détail des mesures effectuées.

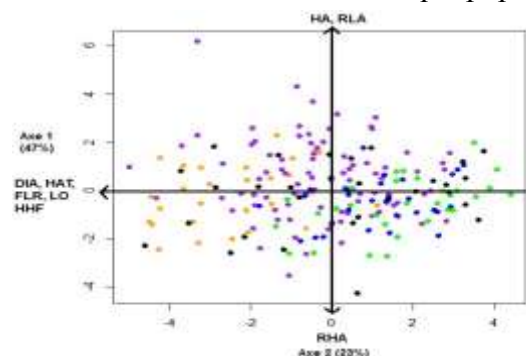
C- Traitement des données et analyses statistiques

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) est réalisée sur tous les caractères étudiés après réduction et centrage des données. Des premières analyses exploratoires ont été effectuées sur l'ensemble des individus mesurés (1252 individus). Par un souci de clarté et d'interprétation des représentations obtenues, 30 individus ont ensuite été pris au hasard dans chaque population (340 individus) et ont fait l'objet d'une ACP, et d'une Classification Ascendante Hiérarchique, en utilisant la méthode d'agrégation de Ward. La moyenne, l'intervalle de confiance (à 95%) de la moyenne, ainsi que l'erreur standard, pour chaque variable et pour chaque population, ont été calculées. Les caractères mesurés sont des variables quantitatives continues (à l'exception du nombre de fleurs). Les populations indéterminées et celles de référence sont des variables explicatives qualitatives. Toutes les données utilisées sont indépendantes et la plupart des résidus issus du modèle ANOVA ne suivent pas la loi normale (Shapiro-Wilk, $p < 0.05$). De plus, les variances ne sont pas homogènes (Bartlett, $p < 0.05$). Après un test de comparaison de moyenne de Kruskal-Wallis, pour chaque caractère, comprenant toutes les populations, cinquante cinq tests post-hoc de Wilcoxon ont été effectués, en prenant en compte la correction de Bonferroni ($p = 9,09 \times 10^{-4}$). Le logiciel R (version 3.2) a été utilisé pour réaliser tous les tests statistiques et les analyses multivariées (R Development Core Team, 2008).

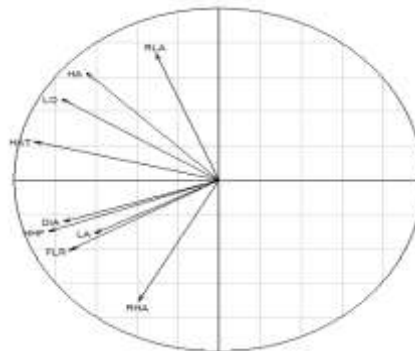
II) RESULTATS

A- Analyses multivariées

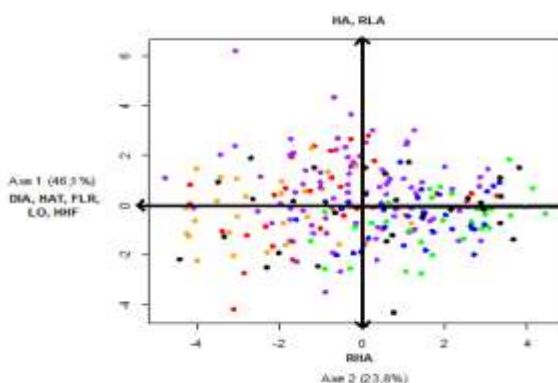
La figure 4 présente les principaux résultats des analyses en composantes principales réalisées sur 30 individus de chaque population « indéterminée » d'*Ophrys*, comparés aux 5



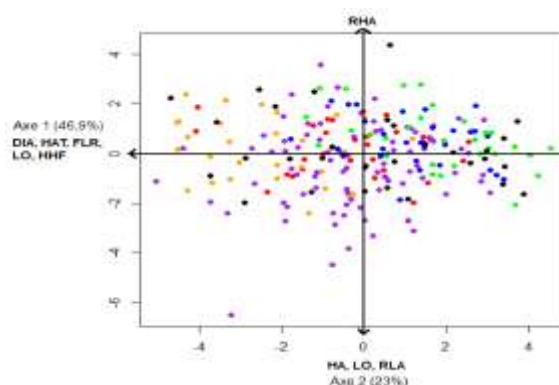
A : Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les individus des populations de référence. (Codes couleur : Tab.2)



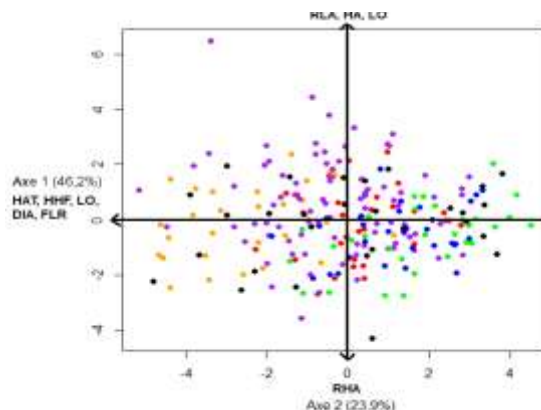
B : Cercle des corrélations entre les 9 variables étudiées, basé sur les populations de référence



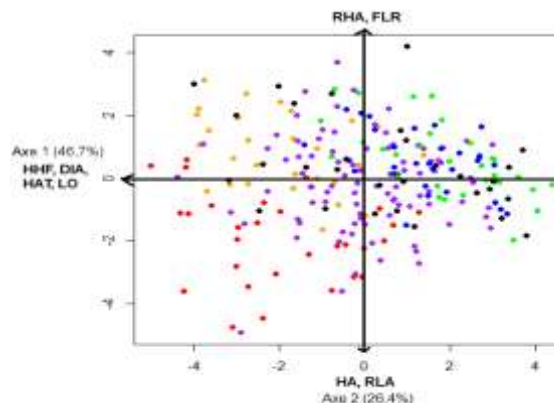
C : Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP, réalisée sur les individus des populations d'Olonnes (en rouge) et de référence. (Codes couleur : Tab.2)



D : Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP, réalisée sur les individus des populations de Saint Loup (en rouge) et de référence. (Codes couleur : Tab.2)



E : Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP, réalisée sur les individus des populations de Meschers (en rouge) et de référence. (Codes couleur : Tab.2)



F : Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP, réalisée sur les individus des populations de Fief Mélin (en rouge) et de référence. (Codes couleur : Tab.2)

Figure 4: Représentation des analyses en composantes principales sur 4 populations indéterminées, comparées à 5 populations de référence d'*Ophrys*, basées sur les 9 caractères suivants : DIA, FLR, HA, HAT, LA, LO, RHA, RLA, HHF.

populations de référence, sur la base des 9 caractères morphologiques étudiés. Les axes 1 et 2 représentent environ 70% de l'information.

Une première analyse a porté sur les 7 populations correspondant aux 5 taxons de référence (*O. passionis*, *O. arachnitiformis*, *O. aranifera*, *O. araneola* et *O. occidentalis*). Chaque population « indéterminée » a ensuite été comparée à ces 7 populations, dans des analyses séparées, afin de faciliter la représentation graphique. L'analyse des populations de référence (fig. 4A et 4B) indique que ce sont les variables suivantes qui expliquent le mieux l'axe 1 : diamètre de la tige (DIA), hauteur totale (HAT), nombre de fleurs (FLR), longueur de la feuille (LO) et hauteur de l'inflorescence (HHF). Les variables rapport des hauteurs de tiges (RHA), hauteur jusqu'à la première fleur (HA) et rapport de la longueur sur la largeur des feuilles (RLA), expliquent l'axe 2. La contribution de ces caractères aux deux premiers axes est similaire pour les autres analyses incluant les populations indéterminées, avec une petite différence pour l'ACP contenant la population de Fief Mélin (Fig. 4F), pour laquelle le nombre de fleurs (FLR) est corrélé à l'axe 2 au lieu de l'axe 1 pour les autres analyses.

Dans l'analyse des populations de référence (Fig. 4A), les deux axes expliquent 69% de l'inertie totale. Les populations d'*O. passionis* (en violet), d'*O. arachnitiformis* (en bleu) et d'*O. aranifera* (en noir), sont réparties de façon hétérogène sur l'ensemble du plan factoriel. Au contraire, les populations d'*O. araneola* (en orange) et d'*O. occidentalis* (en vert) se répartissent respectivement du côté positif de l'axe 1 et négatif de l'axe 2. Les populations d'*O. araneola* se caractérisent donc par des valeurs plus importantes du nombre de fleurs, du diamètre de la tige, de la longueur de la feuille, de la hauteur totale de tige et de la hauteur d'inflorescence que celles des populations d'*O. occidentalis*.

L'introduction de la population indéterminée des Olonnes (en rouge, Fig. 4C) montre une grande dispersion des individus, qui se retrouvent ainsi dans toutes les populations de référence, avec une majorité d'individus en partie négative de l'axe 1. Ces individus se caractérisent, comme pour *O. araneola*, par un nombre de fleurs, un diamètre de tige, une longueur de feuille, une hauteur totale de tige et une hauteur d'inflorescence plus importante que les autres populations. La population indéterminée de Saint Loup (Fig. 4D) est répartie centralement, et ne se démarque d'aucune des populations de référence. La population indéterminée de Meschers (Fig. 4E) est moins variable et se distribue en majorité du côté positif de l'axe 1 : elle présente donc des valeurs faibles pour les variables considérées (HAT, HHF, LO, DIA et FLR). La population indéterminée de Fief Mélin (Fig. 4F) est distribuée dans les parties négatives des axes 1 et 2 : elle est donc caractérisée par de grandes

inflorescences, un diamètre de tige, un nombre de fleur, une longueur de feuille et une hauteur totale élevés. Bien que certains individus se rapprochent (en bordure) des populations d'*O. passionis* et d'*O. araneola*, la majorité des individus de la population de Fief Mélin peut être considérée comme distincte des populations de référence.

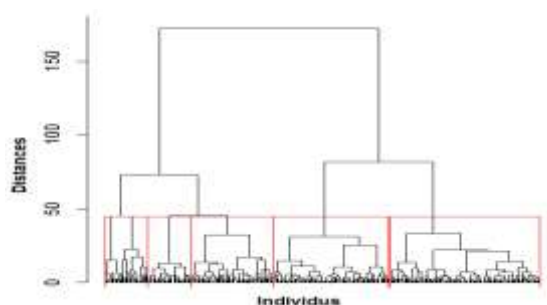


Figure 5 : Dendrogramme des distances (Ward) entre tous les individus. Ils sont regroupés en 5 classes, délimitées en rouge.

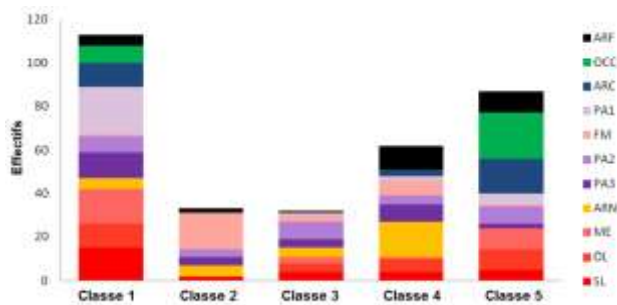


Figure 6 : Effectifs des individus de chaque espèce, répartis dans les classes de la CAH. (Codes populations : Tab.2)

La classification hiérarchique ascendante de l'ensemble des populations analysées (Fig. 5) met en évidence 5 groupes de similitudes morphologiques (distance de Ward < 50). Chacun de ces groupes est composé d'individus appartenant à plusieurs populations et espèces différentes (Fig. 6), ce qui indique la variabilité de ces populations pour les caractères analysés.

B- Variations intra- et inter-populationnelles

Le tableau 3 présente les valeurs moyennes, ainsi que les intervalles de confiance calculées pour chaque caractère, dans les différentes populations étudiées.

Tableau 3 : Données statistiques calculées : Moyenne (m) et intervalle de confiance à 95% (IC95) pour les 9 variables et pour les 11 populations. POP (N): nom de la population, suivi du nombre d'individus échantillonnés (N). SL : Saint Loup, OL : Olonnes, FM : Fief Mélin, ME : Meschers, ARN : *O. araneola*, PA : *O. passionis* (1,2,3), ARC : *O. arachniformis*, OCC : *O. occidentalis*, ARF : *O. aranifera*. En gras bleu : les moyennes extrêmes. En gras noir : les intervalles de confiance maximales.

Variables	Diamètre de la tige	Hauteur de la tige	Hauteur jusqu'à la fleur	Rapport hauteurs de tige	Nombre de fleurs	Longueur de la feuille	Largeur de la feuille	Rapport longueur/largeur feuilles	Hauteur de l'inflorescence
Populations	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95	m +/- IC95
SL (167)	0,35 +/- 0,01	22,5 +/- 0,9	14,5 +/- 0,6	1,58 +/- 0,04	5,1 +/- 0,2	5,18 +/- 0,02	1,66 +/- 0,04	3,7 +/- 0,1	8,0 +/- 0,5
OL (219)	0,47 +/- 0,02	20,7 +/- 0,7	13,5 +/- 0,5	1,56 +/- 0,04	7,0 +/- 0,3	6,60 +/- 0,02	2,00 +/- 0,05	3,4 +/- 0,1	6,8 +/- 0,4
FM (31)	0,35 +/- 0,02	29,7 +/- 2,2	20,9 +/- 1,7	1,44 +/- 0,08	4,8 +/- 0,6	7,71 +/- 0,06	1,69 +/- 0,10	4,7 +/- 0,4	8,9 +/- 1,4
ME (110)	0,32 +/- 0,01	18,2 +/- 0,7	12,2 +/- 0,5	1,50 +/- 0,03	4,5 +/- 0,3	5,11 +/- 0,02	1,61 +/- 0,06	3,3 +/- 0,2	6,0 +/- 0,3
ARN (130)	0,37 +/- 0,01	25,3 +/- 0,8	14,6 +/- 0,5	1,75 +/- 0,05	7,3 +/- 0,4	5,75 +/- 0,02	1,81 +/- 0,06	3,2 +/- 0,1	10,7 +/- 0,6
PA3 (82)	0,34 +/- 0,02	21,5 +/- 1,1	13,5 +/- 0,9	1,66 +/- 0,08	5,6 +/- 0,4	6,37 +/- 0,04	1,57 +/- 0,08	4,2 +/- 0,3	8,0 +/- 1
PA2 (74)	0,31 +/- 0,02	20,2 +/- 1,2	13,9 +/- 0,8	1,46 +/- 0,05	4,2 +/- 0,4	5,38 +/- 0,03	1,57 +/- 0,07	3,5 +/- 0,2	6,3 +/- 0,7
PA1 (127)	0,31 +/- 0,01	21,6 +/- 0,9	14,4 +/- 0,8	1,54 +/- 0,04	4,9 +/- 0,3	5,69 +/- 0,02	1,76 +/- 0,05	3,3 +/- 0,1	7,2 +/- 0,4
ARC (92)	0,30 +/- 0,01	17,4 +/- 0,8	11,5 +/- 0,6	1,54 +/- 0,06	4,2 +/- 0,3	4,46 +/- 0,02	1,61 +/- 0,04	2,8 +/- 0,1	5,9 +/- 0,5
OCC (90)	0,28 +/- 0,02	15,4 +/- 0,8	10,1 +/- 0,6	1,54 +/- 0,05	4,7 +/- 0,3	4,55 +/- 0,02	1,55 +/- 0,07	3,0 +/- 0,1	5,3 +/- 0,5
ARF (130)	0,29 +/- 0,01	22,8 +/- 1,0	12,6 +/- 0,6	1,85 +/- 0,06	4,8 +/- 0,3	5,64 +/- 0,02	1,49 +/- 0,06	3,9 +/- 0,1	10,2 +/- 0,6

La population de Fief Mélin (FM) présente les intervalles de confiance les plus grands, soit les plus grandes variations pour les caractères étudiés. Les populations d'*O. passionis* sont aussi variables, dans une moindre mesure. Seule la population d'*O. passionis* n°2 présente un nombre de fleurs semblable à celui d'*O. arachnitiformis* ($W=3580$, $p=0,5568$) significativement inférieur à tous les autres. Pour les autres variables, les populations d'*O. passionis* sont homogènes. Le nombre de fleurs est un critère permettant de discriminer la population d'*O. araneola* des autres populations de référence.

D'après le test de Shapiro-Wilk, les résidus, issus du modèle ANOVA sur les données de chaque variable, prenant en compte toutes les populations, ne suivent pas une distribution normale ($p<0,05$). Les variances ne sont pas homogènes ($p<0,05$). D'après le test de Kruskal-Wallis, il existe une différence significative entre les moyennes des 5 variables considérées entre les populations ($p<0,05$). Cinquante cinq tests de comparaison de moyennes (Wilcoxon, $p=9,09*10^{-4}$) ont été réalisés entre toutes les populations et pour chaque caractère. La présentation de ces résultats est limitée aux comparaisons impliquant les populations indéterminées avec les taxons de référence, sur la base des caractères s'étant avérés relativement les plus discriminants dans les ACP effectuées : le diamètre DIA, la hauteur de l'inflorescence HHF, la hauteur totale de l'individu HAT, le nombre de fleur FLR et la longueur de la feuille considérée LO.

Le tableau 4 récapitule les ressemblances, déduites des différences non-significatives entre les moyennes des caractères, entre les populations indéterminées et celles de référence.

Tableau 4 : Récapitulatif des ressemblances ($p<9,09*10^{-4}$) entre les populations indéterminées et les populations de référence, pour les 9 variables étudiées : diamètre de tige DIA, nombre de fleurs FLR, hauteur totale de la tige HAT, hauteur jusqu'à la première fleur HA, longueur de la feuille LO, largeur de la feuille LA, hauteur de l'inflorescence HHF, rapport des hauteurs de tige RHA, rapport de la longueur sur la largeur des feuilles RLA.

Populations	<i>Ophrys araneola</i>	<i>Ophrys arachnitiformis</i>	<i>Ophrys aranifera</i>	<i>Ophrys occidentalis</i>	<i>Ophrys passionis 1</i>	<i>Ophrys passionis 2</i>	<i>Ophrys passionis 3</i>
Meschers	LO	FLR ; HHF	FLR	FLR, HHF	DIA, FLR, HHF	DIA, FLR, LO, HHF, HAT	DIA
Saint Loup	DIA	HHF	FLR, HAT	FLR, HHF	FLR, HAT, HHF	HAT, LO, HHF	DIA, FLR, HAT, HHF
Fief Mélin	DIA, HHF	FLR	FLR, HHF	FLR	DIA, FLR, HHF	DIA, FLR, HHF	DIA, FLR, HHF
Olonnes	FLR	HHF	HAT	HHF	HAT, HHF	HAT, HHF	HAT, HHF, LO

La population de Meschers présente des affinités avec la population d'*O. passionis* n°2 pour les 5 caractères comparés. La population de Saint Loup possède 4 caractères en commun avec la population d'*O. passionis* n°3. La population de Fief Mélin montre des similitudes avec les trois populations d'*O. passionis*, pour 3 des caractères examinés (DIA, FLR et HHF).

Enfin, la population des Olonnes apparaît plus proche des populations d'*O. passionis*, et plus particulièrement de la population n°3.

Dans le même temps, certaines populations indéterminées se démarquent assez nettement des populations de référence pour certains caractères, que nous présentons ci-dessous.

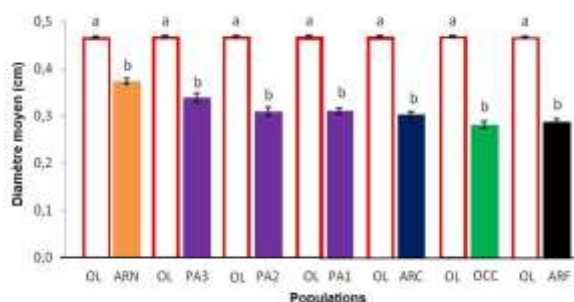


Figure 7 : Comparaison du diamètre moyen des tiges de la population indéterminée d'Olonnes (en rouge), par rapport aux populations de référence. (a, b : indices de significativité). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

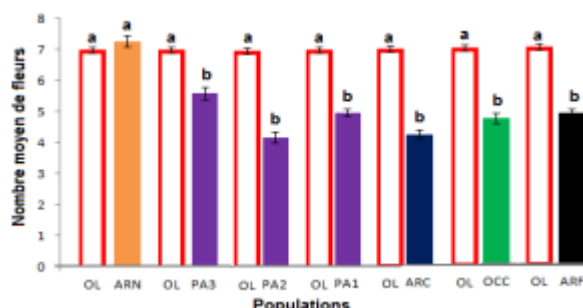


Figure 8 : Comparaison du nombre moyen de fleurs de la population indéterminée d'Olonnes (en rouge), par rapport aux populations de référence. (a, b : indices de significativité). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

Le diamètre moyen des tiges de l'*Ophrys* des Olonnes ($4,7 \pm 0,2$ mm) est significativement supérieur aux diamètres moyens des populations de référence (Fig. 7). L'*Ophrys* des Olonnes (Fig. 8) présente un nombre de fleurs moyen ($7 \pm 0,3$) équivalent à celui de la population d'*O. araneola* ($W=16345$, $p=0,01923$), qui diffère cependant de toutes les autres populations.

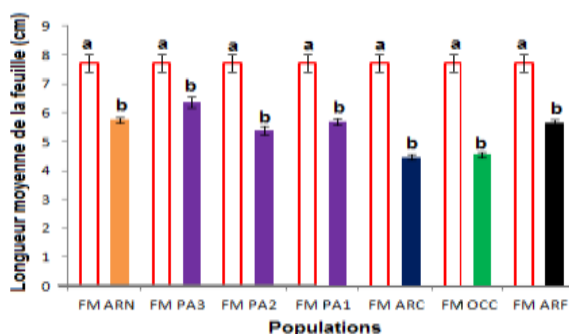


Figure 9 : Comparaison de la longueur moyenne de la feuille de la population indéterminée de Fief Mélin (en rouge), par rapport aux populations de référence. (a, b : indices de significativité). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

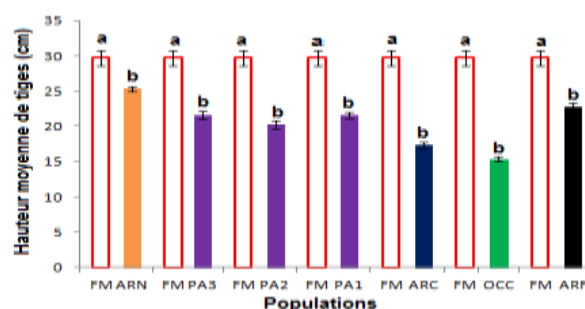


Figure 10 : Comparaison de la hauteur moyenne des tiges de la population indéterminée de Fief Mélin (en rouge), par rapport aux populations de référence. (a, b : indices de significativité). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

Pour la population de Fief Mélin, la longueur moyenne de l'avant dernière feuille de la rosette ($7,71 \pm 0,06$ cm) est significativement supérieure à celles des autres populations de référence (Fig. 9). De même, la hauteur moyenne des tiges de Fief Mélin ($29,7 \pm 2,2$ cm) est significativement supérieure à celle des autres populations de référence (Fig. 10). Deux populations indéterminées sur quatre présentent donc des caractères particuliers, qui les différencient des populations de référence.

III) DISCUSSION

Au cours de cette étude, nous avons analysé la variation morphologique de différentes populations d'*Ophrys* du groupe Aranifera dans le Poitou-Charente et la Vendée, dans le but de situer des échantillons difficiles à déterminer, sur la base des flores en vigueur. Ces échantillons ont été comparés à 7 populations se rapportant à 5 taxons (de « référence ») : *O. passionis*, *O. aranifera*, *O. occidentalis*, *O. araneola* et *O. arachnitiformis*.

A- Variabilité des populations de référence

Nos analyses morphologiques, basées essentiellement sur des caractères de l'appareil végétatif, indiquent une grande variabilité des populations de référence, se traduisant notamment par la grande dispersion des individus en ACP. Sur la base de ces variables, seules les populations d'*O. araneola* et d'*O. occidentalis* semblent être distinctes. Au niveau intra-spécifique, malgré la variabilité des populations d'*O. passionis*, aucune différence significative n'a pu être trouvée entre les trois populations de cette espèce, si on excepte le nombre de fleurs qui discrimine la population d'*O. passionis* n° 2 des deux autres. Etant donné la faible capacité de discrimination des populations de référence avec les variables considérées, il semble difficile de conclure de manière assurée sur l'origine et les ressemblances des populations indéterminées. La taxonomie de ces espèces est traditionnellement basée sur les caractères floraux et notamment du labelle (Bournérias *et al.* 2005) ; la systématique et les contours de l'espèce chez les *Ophrys* sont des questions qui restent très débattues (Devey *et al.* 2008, Bateman *et al.* 2010, 2011). Bateman *et al.* (2010) ont proposé 3 critères principaux devant désormais présider à la circonscription des espèces : (1) une similitude des individus (critères phénétiques) pouvant être établie à partir de données morphologiques ou moléculaires (barcoding), (2) un isolement reproductif avec les groupes voisins (concept biologique de l'espèce) et (3) le critère phylogénétique où les individus doivent dériver du même ancêtre (monophylie), qui peut être établi sur la base des caractères (morphologiques ou moléculaires) hérités du même ancêtre. En se basant sur ces critères, Devey *et al.* (2008) considèrent que le nombre d'espèces d'*Ophrys* pourrait être réduit à une dizaine. Si le groupe Aranifera (également nommé Sphegodes) correspond à un groupe monophylétique bien soutenu d'après les phylogénies moléculaires récentes, les relations entre les espèces de ce groupe sont très peu résolues (Devey *et al.* 2008). Cette faible

différenciation génétique résulterait d'une radiation récente. L'isolement génétique et la spéciation chez les *Ophrys* est en étroite relation avec leur mode de pollinisation entomophile et une co-évolution entre les plantes et les insectes pollinisateurs. Les fleurs d'*Ophrys* attirent les Hyménoptères mâles, grâce à leur labelle imitant la forme et l'aspect des femelles. De plus, par le biais de phéromones sexuelles imitant celles des femelles Hyménoptères, les *Ophrys* jouent ainsi un rôle de « leurre sexuel » auprès des mâles pollinisateurs (Bournérias *et al.* 2005). La spécificité des pollinisateurs représente donc une forte pression sélective sur les *Ophrys* et les changements de pollinisateurs, pouvant conduire à un isolement pré-zygotique, ont joué un rôle important dans la diversification des *Ophrys* (Breitkopf *et al.* 2014).

B- Positionnement des populations indéterminées

En raison de la grande variabilité morphologique évoquée ci-dessus, il s'avère difficile de rattacher les populations indéterminées à un taxon de référence particulier ; par exemple, l'étendue de variation de la plupart des caractères d'*O. passionis* étant assez large, la plupart des taxons indéterminés montrent des similitudes de caractères avec cette espèce. La population de Fief Mélin montre une variabilité particulière. Elle se distingue toutefois des populations de référence par des valeurs significativement plus élevées de l'avant-dernière feuille de la rosette et par la hauteur des tiges. Nous avons noté que le diamètre moyen des tiges permettait de discriminer l'*Ophrys* des Olonnes des populations de référence, et que le nombre de fleurs permettait de rapprocher ces échantillons de la population d'*O. araneola*. La floraison précoce des échantillons des populations indéterminées par rapport à ceux des taxons de « référence » n'a globalement pas de conséquence majeure sur la différenciation des caractères morphologiques analysés.

Il convient de s'interroger sur la signification de la variabilité des caractères morphologiques étudiés : traduit-elle une simple plasticité phénotypique (qui reste à vérifier en conditions contrôlées), et/ou une variabilité génétique sous-jacente importante au sein des populations ? Pourrait-on expliquer ces caractéristiques morphologiques par des hybridations et introgressions, accentuées par les changements environnementaux ou par les opportunités d'introduction d'autres espèces ? Nous observons en effet dans le Poitou-Charentes et la Vendée, la présence de taxons en dehors de leur aire de répartition traditionnelle (par exemple *O. arachnitiformis*, normalement distribué de l'Hérault aux Alpes Maritimes).

C- Perspectives

La réponse aux différentes questions suscitées par nos résultats devra faire intervenir des approches complémentaires :

- Il sera intéressant de voir si les caractères biométriques floraux mesurés dans ces populations (Jean Pierre Ring, données en cours d'analyseⁱ) fournissent les mêmes informations que celles obtenues à partir des caractères de l'appareil végétatif de cette étude.
- Des analyses moléculaires apporteraient un complément d'information précieux sur la diversité génétique intra- et inter-populationnelle, la délimitation des taxons et la détection d'hybrides potentiels.
- Des études locales de comportement des pollinisateurs associées à une caractérisation fine des habitats pourraient amener des compléments d'information sur les flux de gènes dans les populations.

En conclusion, cette étude morphologique nous a permis de nous confronter à la variabilité et à la complexité taxonomique d'un groupe du genre *Ophrys*. La délimitation des espèces, ainsi que la compréhension de la diversité des populations doivent reposer sur une démarche intégrative et multidisciplinaire, base de la Systématique moderne. La clarification du statut des taxons représente une information indispensable à la gestion des milieux et à la protection des espèces.

BIBLIOGRAPHIE

Arnold M. L., 2006. Evolution through genetic exchange. Oxford University Press, Oxford, 252 p.

Bateman R. M., E. Bradshaw, D. S. Devey, B. J. Glover, S. Malmgren, G. Sramko, M. M. Thomas & P. J. Rudall, 2011 . Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **165** : 336-347.

Bateman R. M., D. S. Devey, S. Malmgren, E. Bradshaw & P. J. Rudall, 2010. Conflicting species concepts underlie perennial taxonomic controversies in *Ophrys*. *Cahors Societe Francaise d'Orchidophilie*, **7** : 87-101.

Bateman R. M., P. M. Hollingsworth, J. Preston, L. Ji-Bo, A. M. Pridgeon & M. W. Chase, 2003. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **142** : 1-40.

Bournérias M., D. Prat et collectif, 2005. Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg (2^{ème} ed.), Biotop, Mèze, 504 p.

Breitkopf H., 2011. Dynamic speciation processes in the Mediterranean orchid genus *Ophrys* L. (Orchidaceae). Thèse de doctorat, Université degli Studi di Napoli Federico II, 138 p.

Breitkopf H., R. E. Onstein, D. Cafasso, P. M. Schlüter & S. Cozzolino, 2014. Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive *Ophrys* Orchids. *New Phytologist*, 19 p. Doi : 10.1111/nph.13219.

Bremer B., K. Bremer, M. Chase, M. Fay, J. Reveal, D. Soltis & P. Stevens, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161** (2) : 105-121.

Chase M. W., K. M. Cameron, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, G. Salazar, C. Van Den Berg & A. Schuiteman, 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **177** : 151-174.

Cozzolino S. & G. Scopece. 2008. Specificity in pollination and consequences for postmating reproductive isolation in deceptive Mediterranean orchids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.*, **363** : 3037-3046.

Cronquist A. & H. A. Gleason, 1991. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada, 2. New York Botanical Garden, New York, 910 p.

Dauge J. & J. J. Guillaumin, 2012. Un *Ophrys* précoce dans l'île d'Oléron. Bulletin de la Société Française d'Orchidophilie Française d'Auvergne, 5 p.

Delforge P., 2006. Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient (3^{ème} ed.), Delachaux et Niestlé, Paris, 640 p.

Devey D. S., R. M. Bateman, M. F. Fay & J. A. Hawkins, 2008. Friends or Relatives? Phylogenetics and Species Delimitation in the Controversial European Orchid Genus *Ophrys*. *Annals of Botany*, **101** : 385-402. Doi : 10.1093/aob/mcm299.

Dobzhansky T. & T. G. Dobzhansky, 1937. Genetics and the Origin of Species (Vol. 11). Columbia University Press, New York, 364 p.

Freudenstein J. V. & F. Rasmussen, 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? a cladistic analysis. *American Journal of Botany*, **86** : 225-248.

Guérin J. C., J. M. Mathé & A. Merlet, 2007. Les Orchidées de Poitou-Charentes et de Vendée. Biotope, Mèze, 288 p.

Grant V., 1971. Plant speciation. Columbia University Press, New York and London, 435 p.

Hennig W., 1950. Grundzuge einer Theory der phylogenetischen Systematik (Fondements d'une théorie de la systématique phylogénétique). Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 p.

Hutchings M. J., 2010. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades. *Journal of Ecology*, **98** : 867-878.

Judd W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellog & P. Stevens, 2002. Botanique systématique, une perspective phylogénétique (1^{ère} ed.), De Boeck Université, Paris, 467 p.

Mayr E., 1963. Animal species and their evolution. Harvard University Press, Cambridge, 1963 p.

Nilsson L. A., 1992. Orchid pollination biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **7** (8) : 255-259.

Pouyanne A., 1917. Le fécondation des *Ophrys* par les insectes. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord*, 6-7.

Pridgeon A. M., P. J. Cribb, M. W. Chase & F. N. Rasmussen, 1999. Genera Orchidacearum : vol. 1. General introduction. Oxford University Press, Oxford, 197 p.

R Development Core Team, 2008. R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL : <http://www.R-project.org>.

Soliva M., A. Kocyan & A. Widmer, 2001. Molecular Phylogenetics of the Sexually Deceptive Orchid Genus *Ophrys* (Orchidaceae) Based on Nuclear and Chloroplast DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **20** : 78-88. Doi : 10.1006/mpev.2001.0953.

Sundermann H., 1980. Europäische und Mediterrane Orchideen (3^{ème} ed.), Eine Bestimmungsflora mit Berücksichtigung der Ökologie, Hildesheim: Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, 280 p.

Véla E., 2007. Révision taxonomique de l'*Ophrys* de Marseille (Orchidaceae), *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) comb. nova: un essai de systématique intégratrice. *Candollea*, **62** (1) : 109-122.

ⁱ Jean-Pierre Ring, membre de la Société d'Orchidophilie Française de Poitou-Charentes et Vendée, impliqué dans la réalisation du Contrat d'objectif Les *Ophrys* des groupes Sphegodes et Fuciflora de Poitou-Charentes.

ⁱⁱ Adhérents de la Société Française d'Orchidophilie de Poitou-Charentes et Vendée.

Les *Ophrys* du groupe Aranifera, du littoral Centre-Atlantique Français : diversité morphologique et statut taxonomique.

Résumé

La variabilité de populations d'*Ophrys* (groupe aranifera) du Poitou-Charentes et de Vendée a été analysée à partir de neuf caractères morphologiques de l'appareil végétatif. L'attention s'est portée sur quatre populations de statut taxonomique indéterminé (Olonnes, Fief Mélin, Meschers, Saint Loup) qui ont été comparées à sept populations identifiées comme appartenant à *Ophrys aranifera* Hudson, 1778, *Ophrys araneola* Reichenbach, 1831, *Ophrys passionis* Sennen, 1926, *Ophrys arachnitiformis* Grenier & Philippe, 1859 et *Ophrys occidentalis* Scappaticci & Demange, 2005 (représentant les taxons dits « de référence »). Des analyses statistiques univariées et multivariées (Analyses en Composantes Principales et Classification Ascendante Hierarchique) ont été réalisées. Les résultats révèlent une forte variabilité intra-population et une faible discrimination des taxons de « référence », rendant difficile le positionnement des populations indéterminées. Cependant, l'*Ophrys* indéterminé des Olonnes se démarque par un diamètre moyen de tiges et un nombre moyen de fleurs plus élevé que les autres populations. Il en va de même pour la population indéterminée de Fief Mélin qui se caractérise par une longueur moyenne de feuille et une hauteur moyenne des tiges significativement supérieures aux valeurs des populations « de référence ». Ces résultats sont mis en relation avec la difficulté de délimitation des espèces d'*Ophrys*, chez lesquelles différents concepts de l'espèce sont utilisés en taxonomie. Les causes possibles de ces variations morphologiques (plasticité phénotypique, variabilité génétique, hybridations, introgressions) sont discutées. Les perspectives d'acquisition de données complémentaires (analyses de diversité génétique, étude de biologie de la reproduction et du comportement des pollinisateurs) sont suggérées.

Mots clés : Orchidaceae, *Ophrys*, groupe Sphegodes, biométrie, variabilité morphologique

Ophrys of the Aranifera group, on the mid-Atlantic French coast: morphological diversity and taxonomic status.

Abstract

In the French region of Poitou-Charentes and Vendée, the variability of *Ophrys* populations (belonging to the Aranifera's group) has been analyzed from nine morphological characters of the vegetative system. We focus our attention on four populations, which taxonomic status is undefined (called Olonnes, Fief Mélin, Meschers, Saint Loup). These populations have been compared to seven identified populations as *Ophrys aranifera* Hudson, 1778, *Ophrys araneola* Reichenbach, 1831, *Ophrys passionis* Sennen, 1926, *Ophrys arachnitiformis* Grenier & Philippe, 1859 and *Ophrys occidentalis* Scappaticci & Demange, 2005 (called "reference taxa"). Univariate and multivariate statistic analysis (Principal Components Analysis and Ascending Hierarchical Classification) has been performed. The results show high intra-population variability and low discrimination between "reference taxa", making difficult the positioning of undefined populations. However, the undefined *Ophrys* of the Olonnes stands out with higher mean diameter of stem and higher number of flowers than "reference taxa". The undefined population of Fief Mélin is characterized by higher mean length of leaf and higher mean height of stem than "reference taxa". All these results have been related to the difficulty to define *Ophrys*' species, where different species concepts are used. Causes of morphological variability (phenotypic plasticity, genetic variability, hybridization, introgressions) are discussed. Acquiring additional data perspectives, such as genetic diversity analysis, reproductive biology study and pollinators' behavioral study are suggested.

Key words: Orchidaceae, *Ophrys*, Sphegodes group, biometrics, morphological variability