Analyses morphométriques des groupes de *Dactylorhiza majalis* et *D. traunsteineri* (Orchidaceae) dans la Région Grand Est (France)

Daniel Tyteca[1] & Jean-Louis Gathoye[2]

Résumé : Dans le cadre d'une recherche globale sur les « *Dactylorhiza* allotétraploïdes des marais », cette étude s'est penchée sur des populations de taxons critiques que l'on observe dans le Grand Est, *D. devillersiorum*, *D. vosagiaca* et *D. parvimajalis*. Sur base de mesures morphométriques et d'analyses statistiques multivariées (analyse discriminante, analyse par regroupements), on montre que ces taxons forment des entités bien individualisables, avec des préférences écologiques bien distinctes. *D. devillersiorum* est typique des marais tufeux du Plateau de Langres, mais possède des populations dans des marais alcalins du Jura et jusque dans le Bassin Tertiaire Parisien. *D. vosagiaca* se rencontre dans des marais tourbeux acides dans le nord-est du Grand Est, où il est extrêmement rare, ainsi que dans le Sud-Palatinat (Allemagne). Les populations de *D. parvimajalis* sont confirmées dans leurs stations des Hautes-Vosges, dans des marais tourbeux acides. Quelques commentaires sont fournis sur les caractères discriminants entre ces trois entités. Une discussion est proposée sur les mesures de protection à promouvoir.
Mots-clés : *Dactylorhiza* (Orchidaceae) ; *Dactylorhiza devillersiorum* ; *Dactylorhiza vosagiaca* ; *Dactylorhiza parvimajalis* ; Systématique ; Ecologie ; Analyse Statistique Multivariée ; Grand Est (France).

Summary: In the scope of a global research on the "Allotetraploid Marsh-Orchids", this study concentrated on populations of critical taxa that are reported from the Grand Est region of France, namely *D. devillersiorum*, *D. vosagiaca* and *D. parvimajalis*. On the basis of morphometrical measurements and multivariate statistical analyses (discriminant analysis, cluster analysis), it is shown that those taxa correspond to well separable entities, with distinct ecological preferences. *D. devillersiorum* is typical of tufa fens of the Langres Plateau, but also inhabits alkaline marshes in the Jura and in the Cenozoic Paris Basin. *D. vosagiaca* can be found in acidic peat bogs in the North-East of the Grand Est, where it is extremely rare, as well as in the South-Palatinate (Germany). The populations of *D. parvimajalis* are confirmed in their localities from the High Vosges, in acidic peat bogs. Comments on the discriminant characters between the three entities are provided. A discussion is proposed on necessary protection measures.
Keywords: *Dactylorhiza* (Orchidaceae); *Dactylorhiza devillersiorum*; *Dactylorhiza vosagiaca*; *Dactylorhiza parvimajalis*; Systematics; Ecology; Multivariate Statistical Analysis; Grand Est (France).

Introduction

Le genre *Dactylorhiza* Necker ex Nevski est connu pour sa complexité taxonomique et systématique. Ces difficultés sont liées aux importantes variations morphologiques observées dans les populations naturelles, ainsi qu'aux processus d'hybridation entre espèces (p.ex. Devillers-Terschuren & Devillers, 1986 ; Averyanov, 1990 ; Tyteca, 2001 ; Delforge, 2021). Ces processus sont réputés contribuer à la mise en place d'espèces distinctes, s'accompagnant souvent d'un doublement du nombre chromosomique (allopolyploïdisation). L'étude systématique des *Dactylorhiza* a longtemps bénéficié des méthodes d'analyse biostatistique multivariée (p.ex. Gölz & Reinhard, 1973, 1986, 1997 ; Gathoye & Tyteca, 1987 ; Tyteca & Gathoye, 1989, 2000, 2004 ; Dufrêne et al., 1991). Plus récemment, l'avènement des méthodes moléculaires a suscité un foisonnement de travaux qui ont notamment débouché sur d'importantes publications éclairant la systématique des *Dactylorhiza* d'un jour nouveau (p.ex. Hedrén, 1996, 2003 ; Bateman et al., 2003 ; Devos et al., 2003, 2006 ; Pillon et al., 2006, 2007 ; Brandrud et al., 2020 ; …).

Généralement, ces études ne contredisent pas les mises au point basées sur la biostatistique ; c'est plutôt vers une simplification qu'elles conduisent, étant donné que les marqueurs moléculaires ne permettent pas encore, dans l'état actuel, de distinguer des taxons proches mis en évidence par les études morphométriques. Ainsi, les taxons identifiés au niveau spécifique par les orchidologues qui privilégient la morphologie sont plutôt considérés au niveau sub-spécifique, voire même ignorés dans certains cas, par les biologistes moléculaires (voir la discussion dans Hedrén & Tyteca, 2020). Suivant les conceptions de ces chercheurs, l'ensemble des *Dactylorhiza* allotétraploïdes des marais, provenant de croisements récurrents entre les diploïdes *D. incarnata* (s.l.) et *D. fuchsii*, relèvent d'une seule espèce, *D. majalis*, avec de multiples sous-espèces à travers une très vaste aire de répartition, couvrant l'Europe et le Bassin Méditerranéen, une « espèce exceptionnellement morphologiquement et écologiquement variable (et sans aucun doute polyphylétique) », dans les termes de Bateman & Denholm (2012). Une telle position relève, au sens de ces derniers auteurs, de l'« École scandinave », alors que l'« École britannique », selon eux, reconnaît les caractéristiques morphologiques, écologiques et géographiques comme primordiales, les amenant à considérer les quatre taxons connus dans les Îles Britanniques au rang spécifique (Bateman & Denholm, 2012). Même si les nombreux taxons allotétraploïdes ayant comme origine commune un croisement entre les diploïdes *D. incarnata* et *D. fuchsii* sont indiscernables au niveau moléculaire, il est

[1] UCLouvain, Ecologie et Biodiversité ; courriel : daniel.tyteca@uclouvain.be
[2] Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA) de la Wallonie ; courriel : jeanlouis.gathoye@spw.wallonie.be

essentiel de reconnaître l'importance des effets épigénétiques stables, qui influencent significativement l'adaptabilité des populations allotétraploïdes à des conditions écologiques particulières (où interviennent notamment la disponibilité en eau, la température et l'acidité du milieu) et conditionnent leur morphologie (Paun et al., 2010).

On considère généralement que le genre *Dactylorhiza*, de répartition essentiellement eurasiatique, avec une faible pénétration en Afrique du Nord et en Amérique du Nord (Pridgeon et al. 2001 ; Bateman et al., 2023), possède trois grands centres de spéciation : le Nord-Ouest de l'Europe, la région des Balkans – Carpathes et l'Asie Mineure (d'après Averyanov, 1990). Il n'est donc pas étonnant qu'énormément d'études sur la systématique du genre se soient concentrées sur ces trois régions, et même davantage sur la première que sur les deux autres, ce qui a conduit à la description d'un grand nombre de taxons à tous les niveaux taxonomiques. Ceci se reflète bien évidemment dans les publications, et en particulier dans les flores et ouvrages généraux sur les Orchidées d'un territoire donné. Au niveau de la France, de la Belgique et du Luxembourg, dans le cadre de la préparation de la 3ème édition des *Orchidées de France, Belgique et Luxembourg* (ci-après *OFBL*) nous avons récemment été amenés à examiner treize taxons allotétraploïdes (dont trois présents en Belgique) : *D. sphagnicola*, *D. praetermissa*, *D. brennensis*, *D. occitanica*, *D. elata*, *D. majalis*, *D. alpestris*, *D. parvimajalis*, *D. traunsteineri*, *D. angustata*, *D. lapponica*, *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*. Notre attention s'est particulièrement portée sur les huit derniers taxons, que l'on peut répartir en deux groupes : celui de *D. majalis* (avec *D. alpestris* et *D. parvimajalis*) et celui de *D. traunsteineri* (avec les quatre derniers taxons énumérés), en fonction des ressemblances morphologiques et écologiques. Certains de ces taxons, essentiellement les deux derniers de la liste, nous étaient peu connus et nécessitaient d'être réappréhendés en vue de la 3ème édition de l'*OFBL*, dans la lignée de nos travaux antérieurs sur ces groupes (Tyteca & Gathoye, 2000), qui nous avaient notamment permis de dégager l'originalité de *D. parvimajalis*. Disposant déjà d'un échantillonnage consistant et représentatif de l'ensemble des allotétraploïdes, nous avons donc entrepris de recueillir des échantillons additionnels pour représenter *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*, et de soumettre à l'analyse l'ensemble des échantillons antérieurement et nouvellement récoltés.

Matériel et méthodes

Échantillonnages

Le Tableau 1 indique les échantillons mesurés sur des populations de l'ensemble des taxons allotétraploïdes appartenant aux groupes de *D. majalis* et de *D. traunsteineri*. La plupart de ceux-ci proviennent d'études réalisées avant l'an 2000 ; quelques autres plus récents ont été analysés en 2022 sur *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*. Dans l'article de 2000 sur la même problématique (Tyteca & Gathoye, 2000), ces deux derniers taxons apparaissent comme « variantes » de *D. traunsteineri* et n'y reçoivent pas encore de statut bien défini ; seul, dans le groupe de *D. majalis*, un taxon nouveau fut clairement défini à cette époque : *D. parvimajalis*, décrit comme espèce nouvelle à cette occasion. Ce dernier est connu principalement des régions alpiennes mais a également été identifié et reconnu, souvent avec hésitation, en d'autres régions, comme dans le Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, dans les départements des Vosges et du Haut-Rhin (Martinak, 2014 ; Dirwimmer et al., 2016). Nous n'avons pas eu la possibilité de l'échantillonner à nouveau en 2022, en raison de l'état trop avancé de la floraison. Toutefois, ce taxon avait été suffisamment échantillonné avant 2000 ; deux de nos échantillons proviennent d'ailleurs des Vosges (Tableau 1 : Vosges, Hohneck).

Notons aussi que par rapport à notre étude de 2000, nous nous limitons ici strictement aux échantillons attribuables aux groupes de *D. majalis* et *D. traunsteineri*. Nous n'incluons donc pas certaines populations échantillonnées à cette époque, représentant d'autres espèces (*D. elata*, *D. brennensis*, *D. occitanica*) ou bien des taxons indépendants, provenant vraisemblablement d'hybridations récentes à l'intérieur du grand groupe des allotétraploïdes des marais.

La Figure 1 (reprise de Gathoye & Tyteca, 1994) et le Tableau 2 indiquent quels sont les caractères mesurés d'après notre méthode, inspirée à l'origine de celle proposée auparavant par Gölz & Reinhard (1973). Dans chaque population échantillonnée, nous mesurons si possible une quinzaine d'individus, parfois moins en fonction des disponibilités. Le tableau fourni en annexe donne les moyennes et écarts-types des différents caractères pour l'ensemble des 34 populations énumérées au Tableau 1.

Groupe	Espèce	Population	Ann.	N. indiv	Référence
D. majalis	*D. majalis*	Le Bourget (73)	1987	16	T & G 1988
		Bruyères (02)	1987	16	T & G 1988
		Chapelle-des-Bois (25)	1999	15	T & G 2000
		Thier à la Tombe (Liège)	1988	16	T & G 1989
		Harinsart (Luxembourg)	1990	15	T & G 2000
		Lanuéjols (48)	1987	15	T & G 1988
		Hour – Ave-et-Auffe (Namur)	1988	13	T & G 1989
		Col du Rey (48)	1992	15	T & G 2000
		Werbômont (Luxembourg)	1988	15	T & G 1989
	D. parvimajalis	Collet d'Allevard (38)	1997	15	T & G 2000
		Les Contamines – Montjoie (74)	1989	15	T & G 2000
		Gioberney (05)	1990	15	T & G 2000
		Hohneck (68)	1992	15	T & G 2000
		Col de la Madeleine (73)	1987	15	T & G 2000
		Vosges (Machay, Bramont – 88)	1990	12	T & G 2000
	D. alpestris	La Llagonne (66)	1991	15	T & G 2000
		Orcières-Merlette (05)	1990	15	T & G 2000
D. traunsteineri	*D. traunsteineri*	Ettal 1 (Bayern – D)	1989	15	T & G 2000
		Ettal 2 (Bayern – D)	1989	15	T & G 2000
		Réallon – Les Rousses (05)	1990	15	T & G 2000
		Frasne – Queue (25)	1999	15	T & G 2000
	D. lapponica	Spitzingsee (Bayern – D)	1989	20	T & G 2000
		Termignon (73)	1997	11	T & G 1998
	D. angustata	Freissinières (05)	1987	15	T & G 1988
		Val-des-Prés (05)	1987	15	T & G 1988
	D. devillersiorum	Chameroy (52)	2022	14	-
		Branges – 0 (02)	2002	6	-
		Branges – 2 (02)	2022	10	-
		Bouverans (25)	1999	15	T & G 2000
		Frasne – Tourbière Vivante (25)	1999	15	T & G 2000
		Germaines (52)	1989	16	T & G 2000
	D. vosagiaca	Éguelshardt (57)	2022	11	-
		Eppenbrunn (Rheinl.-Pfalz – D)	2022	15	-
		Erbsenthal (57)	1992	15	T & G 2000

Tableau 1. – Liste des échantillons utilisés dans l'analyse. Dans la colonne « Population » est indiquée la localité, suivie, selon le cas, du numéro du Département (France), du nom de la Province (Belgique) ou du Land (Allemagne, avec la lettre « D »). La colonne « Ann. (ée) » indique l'année de la mesure des échantillons, la colonne « N. indiv(idus) » le nombre d'individus mesurés, et la colonne « Référence » une référence bibliographique s'il en existe (T & G 1988, 1989, 2000 = Tyteca & Gathoye 1988, 1989, 2000 ; T & G 1998 = Tyteca & Gerbaud 1998).

Des espèces particulières

Les différentes espèces de *Dactylorhiza* étudiées sont très spécialisées par rapport aux milieux dans lesquels on les observe. Deux d'entre elles ont fait l'objet d'une attention particulière dans le cadre de cette étude : de description récente, elles n'avaient pas encore explicitement fait partie d'études morphométriques de grande ampleur. En premier lieu, l'Orchis des Devillers (***Dactylorhiza devillersiorum***) est un élément caractéristique quasi exclusif des **marais tufeux** tels qu'on les rencontre fréquemment sur le Plateau de Langres (Châtillonnais – départements de la Haute-Marne et de la Côte d'Or). Ce sont des « … marais de sources, souvent de pente, … difficilement boisables [et ils] sont considérés comme semi-primitifs, dans le sens où ils ont été peu modifiés par l'action humaine » (Royer & Didier, 1996). Ils se situent au niveau des lieux « … d'émergence de la nappe phréatique des calcaires des plateaux. Ce sont des marais minéraux, dont le sol est rarement tourbeux » (ibidem). Ils sont localisés « … aux régions calcaires des montagnes (Alpes, Jura, Causses) et du nord-est du pays (Haute-Marne, Côte d'Or, Lorraine » (ibidem). Dans nos travaux antérieurs, nous avons déjà rapproché les Orchis des Devillers de populations étudiées dans des marais du Jura, que nous avons assimilés à la même espèce (Tyteca & Gathoye, 2000), nommée *D. wirtgenii* jusqu'à une certaine époque, notamment dans la deuxième édition de l'*OFBL* (Bournérias & Prat, 2005), mais plus récemment décrits, à juste titre, comme espèce distincte, *D. devillersiorum* (Delforge, 2011). La Planche 1 en annexe fournit quelques photos de *Dactylorhiza devillersiorum*.

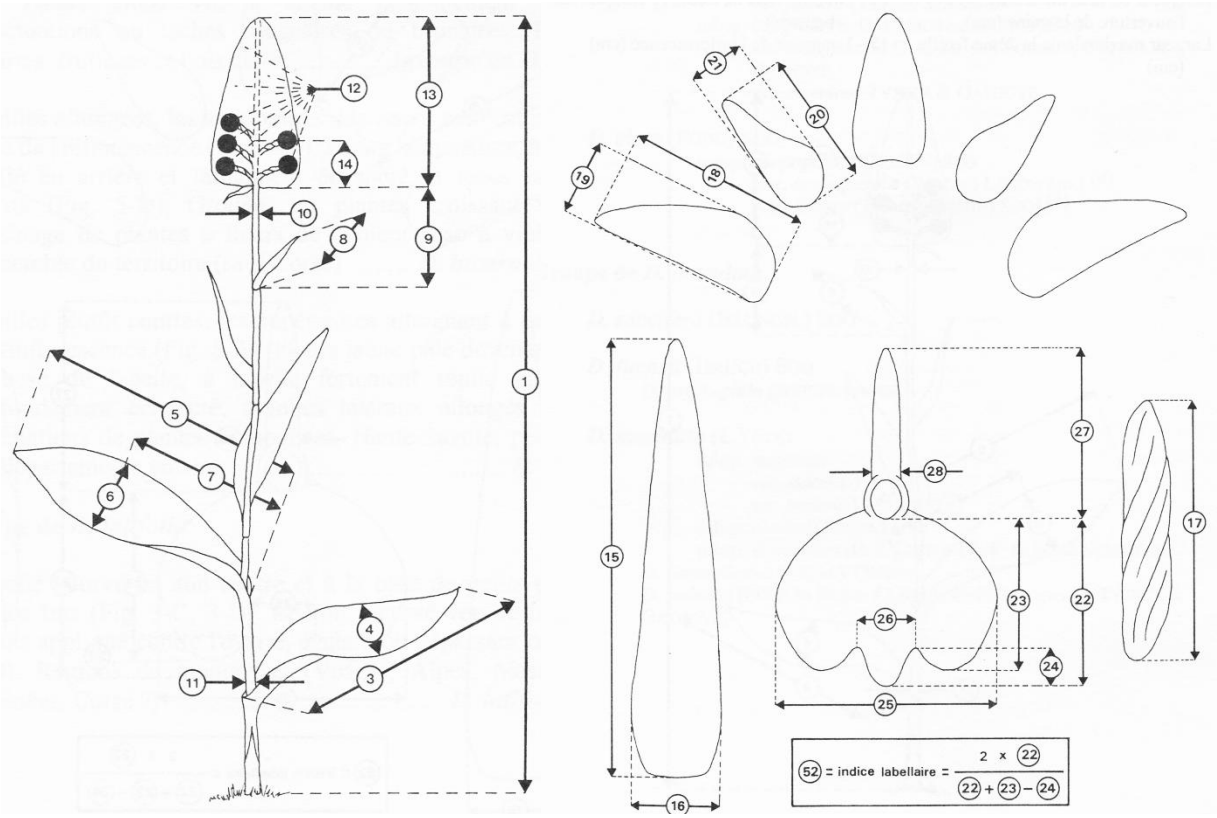


Fig. 1. Caractères végétatifs (à gauche) et floraux (à droite) mesurés dans l'étude morphométrique des *Dactylorhiza* (Gathoye & Tyteca 1994).

N°	Abrév.	Variable (cm sauf *)	N°	Abrév.	Variable (mm)
1	**H**	Hauteur de la plante	**15**	**LBr**	Longueur bractée
2	**NFe**	Nombre de feuilles *	**16**	**lBr**	Largeur bractée
3	**LFe1**	Longueur feuille 1	**17**	**LOv**	Longueur ovaire
4	**lFe1**	Largeur feuille 1	**18**	**Lsép**	Longueur sépales latéraux
5	**LFe2**	Longueur feuille 2	**19**	**lSép**	Largeur sépales latéraux
6	**lFe2**	Largeur feuille 2	**20**	**LPét**	Longueur pétales
7	**PGl**	Pos. + gde largeur fe2	**21**	**lPét**	Largeur pétales
8	**LFeS**	Longueur feuille sup.	**22**	**LLab**	Longueur du labelle
9	**LENS**	Long. entrenœud sup.	**23**	**LLlat**	Long. lobes latéraux labelle
10	**DTH**	Diamètre tige haut	**24**	**LLméd**	Long. lobe médian labelle
11	**DTB**	Diamètre tige bas	**25**	**lLab**	Largeur du labelle
12	**NFl**	Nombre de fleurs *	**26**	**lLméd**	Largeur lobe médian labelle
13	**LInfl**	Long. inflorescence	**27**	**LEp**	Longueur éperon
14	**L5Fl**	Long. axe 5 1ères fleurs	**28**	**lEp**	Diamètre éperon

Tableau 2. – Liste et abréviations des noms des caractères utilisés dans l'analyse. Les numéros (N°) se rapportent à la Figure 1. Les astérisques (*) indiquent des nombres absolus.

L'Orchis de Vasgovie (***Dactylorhiza vosagiaca***) se retrouve dans un autre type de milieu extrême, celui des tourbières acides à sphaignes. Il a lui aussi été assimilé à *D. traunsteineri*, dont ses caractéristiques morphologiques le rapprochent très fort (Tyteca & Gathoye, 2000), mais ce sont précisément ses préférences écologiques qui l'en éloignent plutôt (Wolff, 2018 ; Pasin & Steinfeld, 2021 ; Steinfeld, 2021). *D. traunsteineri* a en effet été décrit à l'origine de marais alcalins, milieux complètement différents des habitats de l'Orchis de Vasgovie. Par opposition aux marais alcalins, dans les marais tourbeux acides à sphaignes le « … milieu aquatique est acide avec un pH compris entre 3,5 et 5 ; il est oligotrophe, uniquement alimenté par les eaux très faiblement minéralisées de la nappe superficielle affleurante, ou par les pluies et la tourbière est alors dite ombrotrophe » (Chezeau, 2013). Cet aspect écologique essentiel et l'isolement par rapport aux autres populations de la mouvance de *D. traunsteineri* justifient, aux yeux des botanistes qui le connaissent bien, un statut spécifique de l'Orchis de Vasgovie. La plante se retrouve également, dans des milieux tout à fait semblables, du côté allemand de la frontière, très proche des stations françaises. C'est dans ce contexte du Sud-ouest Palatinat que le niveau d'espèce a été proposé (Wolff, 2018), malheureusement avec une justification génétique fort succincte. La Planche 2 en annexe fournit quelques photos de *Dactylorhiza vosagiaca*.

Précisons également que, profitant de ces prospections, nous nous sommes penchés aussi sur certains *Dactylorhiza* critiques de la région du Bassin Tertiaire Parisien, plus précisément dans le Soissonnais, et en particulier le Marais de Branges (département de l'Aisne), où dès les années 1978-79 des plantes d'identification malaisée avaient attiré notre attention (DT). Une visite en 2002 confirmait l'impression que nous avions affaire à des plantes de la mouvance de *D. traunsteineri*, mais nous n'avons plus eu l'occasion d'y retourner depuis. Dans l'optique de la présente investigation, il pouvait s'avérer intéressant de prospecter à nouveau cette population, dont nous n'avions aucune garantie qu'elle existait encore, ce qui fut fructueux comme on va le voir. Fort heureusement, l'intérêt pour les zones humides s'est fortement accru ces dernières années, de sorte que toutes les zones humides connues récemment ou anciennement sont à nouveau prospectées et, le cas échéant, restaurées, ce qui est le cas du Marais de Branges, repris en main par le Conservatoire d'espaces naturels (CEN) Hauts-de-France, ainsi par ailleurs que du Marais de Neuf Ans, à présent monitoré par le CEN de Champagne – Ardenne. Ces observations ont été consignées plus en détail dans un article distinct (Tyteca & Gathoye, 2023a).

Méthodes statistiques

Les méthodes statistiques utilisées incluent (1) l'analyse canonique discriminante, permettant à la fois de corroborer l'appartenance des populations à des groupes prédéfinis, et d'identifier les caractères permettant au mieux de séparer ces groupes entre eux ; (2) l'établissement de phénogrammes, basés sur la méthode de regroupement de Ward et sur les distances de Mahalanobis entre les divers échantillons, méthode ne nécessitant pas la désignation de groupes prédéfinis et fournissant au contraire des groupements qu'il conviendra de juger en fonction des critères retenus ; (3) l'analyse de variance, permettant de discerner les différences significatives entre les caractères des différents groupes considérés deux à deux. Les « groupes » et « groupements » dont il est question ci-dessus sont des espèces, des ensembles d'espèces, ou des échantillons mesurés au sein d'une population donnée, supposés appartenir à la même espèce. Le choix de la méthode de Ward et de la distance de Mahalanobis dans le point (2) résulte de notre expérience de bons résultats obtenus au cours de nos recherches antérieures (p.ex. Tyteca & Gathoye, 2000, 2004). Les méthodes statistiques mentionnées sont décrites dans des ouvrages classiques, tels que ceux de Sharma (1996) ou de Legendre & Legendre (2012). Les logiciels utilisés sont JMP (SAS 2020-2021) et (pour le calcul des distances de Mahalanobis) XLSTAT (Addinsoft, 2020).

Résultats

Phénogrammes

La Figure 2.a montre le phénogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis et de la méthode de regroupement de Ward, en gardant au départ tous les caractères repris dans le Tableau 2. On peut constater d'abord une séparation entre deux grands regroupements, dont l'un (en haut) inclut les échantillons attribués au groupe de *D. majalis* plus quelques-uns attribués au groupe de *D. traunsteineri* (voir Tableau 1), à savoir les échantillons de *D. angustata* et *D. lapponica* ; l'autre regroupement inclut tous les échantillons attribuables à *D. traunsteineri* ou aux taxons qui lui sont très proches, à savoir *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*. Dans chacun des deux grands regroupements, on peut observer un certain mélange entre échantillons attribués à des taxons différents, sauf dans les cas de *D. parvimajalis*, *D. alpestris*, *D. angustata* et *D. vosagiaca*, qui restent parfaitement cohérents.

Grosso modo, ces observations sont cohérentes avec celles que nous avions faites lors de l'analyse du grand groupe des allotétraploïdes (Tyteca & Gathoye, 2000). Pour affiner l'analyse, en anticipant sur les résultats de l'analyse discriminante présentés plus loin, nous avons calculé un autre phénogramme, qui apparaît à la Figure 2.b, obtenu en ne gardant qu'une partie des variables (caractères), identifiées comme celles contribuant au meilleur pouvoir discriminant, à savoir (voir la Figure 1 et le Tableau 2) le nombre de feuilles, la longueur et la largeur de la deuxième feuille, la longueur de la feuille supérieure, le nombre de fleurs, le diamètre de la tige sous l'inflorescence (pour ce qui est des caractères végétatifs), et (pour ce qui est des caractères floraux) la longueur et la largeur de la bractée, la longueur de l'ovaire, la longueur du labelle, de ses lobes latéraux et de son lobe médian, la longueur et la largeur des sépales latéraux, la largeur des pétales, la longueur et le diamètre de l'éperon. Le phénogramme obtenu (Figure 2.b) montre quelques particularités, à savoir que les regroupements sont maintenant cohérents pour les taxons suivants : à nouveau *D. parvimajalis*, *D. alpestris* et *D. angustata*, auxquels s'ajoutent *D. lapponica* et, remarquablement, *D. majalis*. Il y a un peu plus d'irrégularités dans les regroupements d'échantillons attribuables à *D. vosagiaca* et *D. devillersiorum*, ainsi qu'à *D. traunsteineri*, dont les représentants se retrouvent répartis entre le milieu du groupe de *D. majalis* (Ettal-2 et Réallon, avec les échantillons de *D. angustata* et de *D. lapponica*) et au sein du groupe de *D. traunsteineri* (Ettal-1 et Frasne-Queue).

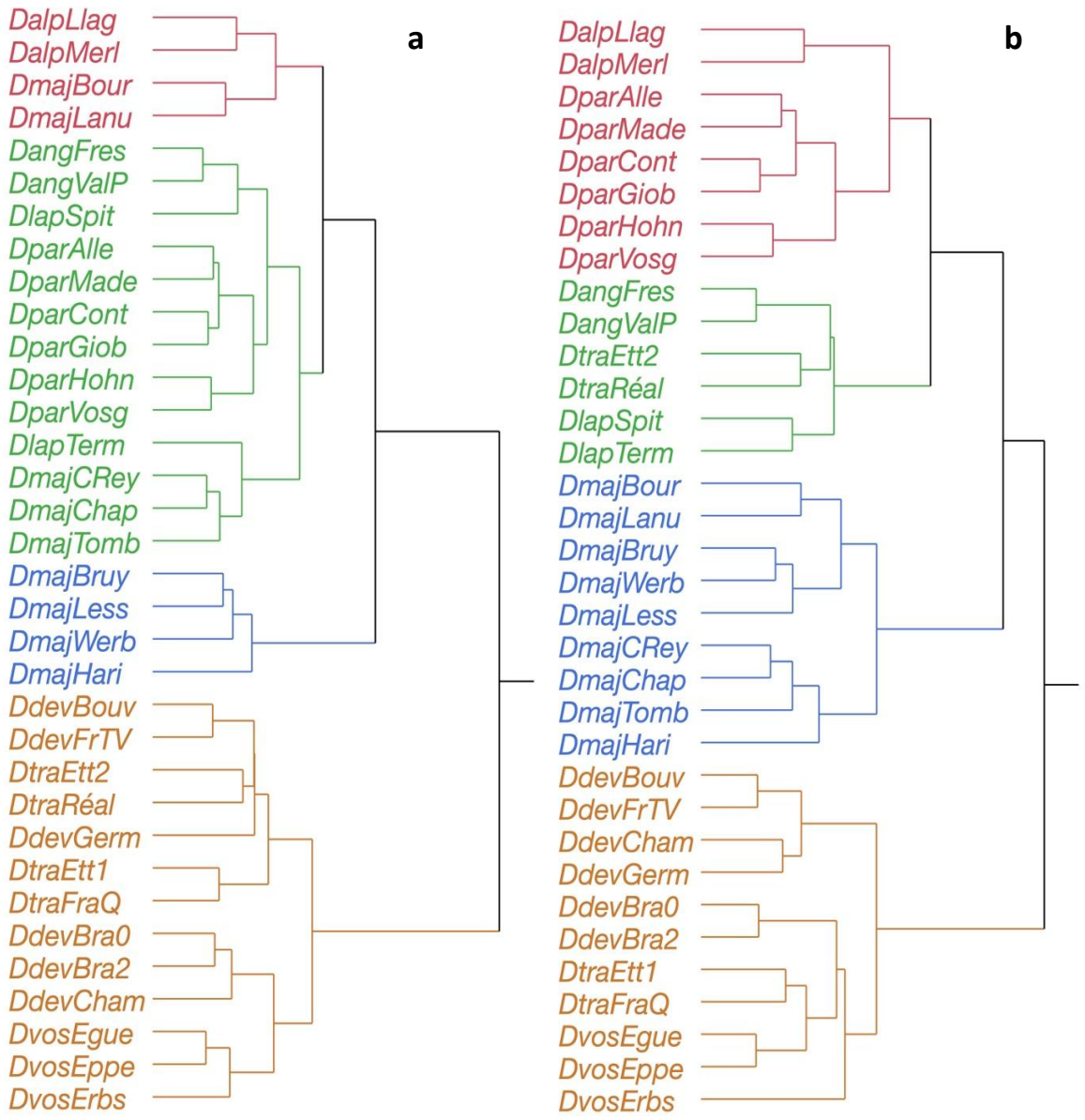


Fig. 2. Phénogrammes montrant les regroupements entre les échantillons, par la méthode de Ward et se basant sur les distances de Mahalanobis. A gauche (Fig. 2a), en gardant l'ensemble des caractères ; à droite (Fig. 2b), en gardant une sélection de dix-sept caractères.

Analyses discriminantes

Plusieurs niveaux d'analyses discriminantes sont envisageables pour les groupes de *D. majalis* et *D. traunsteineri*. Le point de départ, cette fois-ci, est que les différents échantillons ont été identifiés et attribués à l'un ou l'autre des taxons retenus. Le but est maintenant de voir si ces choix sont cohérents avec l'analyse qui vient d'être faite, basée sur les phénogrammes, et d'essayer d'identifier quels caractères vont nous permettre d'effectuer de telles classifications et identifications de la façon la plus efficace. Ci-après nous donnons les résultats, obtenus en partant du niveau le plus élevé dans la classification (le groupe) vers les niveaux inférieurs, les sous-groupes, les espèces et les populations. Un certain nombre de tels résultats ont été engrangés à l'occasion d'une autre publication (Tyteca & Gathoye, 2023b) ; c'est pourquoi nous en ferons ci-après une présentation plus succincte.

Les Figures 3, 4 et 5 montrent les résultats de l'analyse discriminante menée aux trois niveaux suivants : (1) au niveau des deux grands groupes *D. majalis* et *D. traunsteineri* (Fig. 3) ; (2) au niveau des huit taxons (espèces) supposés répartis adéquatement au sein de ces groupes (Fig. 4) ; (3) au niveau des populations des trois espèces qu'il convenait d'examiner plus particulièrement, *D. traunsteineri*, *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca* (Fig. 5). Dans chacun de ces cas, la méthode quadratique est utilisée, car nous ne pouvons pas faire d'emblée l'hypothèse d'égale covariance entre les différentes classes (les groupes, espèces ou populations).

Les rayons au centre de chaque figure reflètent l'importance relative de chacune des variables dans l'explication de la distinction entre les taxons considérés (voir Tableau 2). La force explicative est d'autant plus grande que le rayon est long, et orienté dans l'axe joignant les moyennes des groupes. Les deux grands rayons sortant du cadre de la Fig. 3 sont relatifs à l'épaisseur de la tige, sous l'inflorescence et au bas de la plante. Ils ont été agrandis proportionnellement aux autres rayons pour améliorer la lisibilité. Le Tableau 3 fournit quelques autres informations pertinentes relatives aux résultats de l'analyse discriminante.

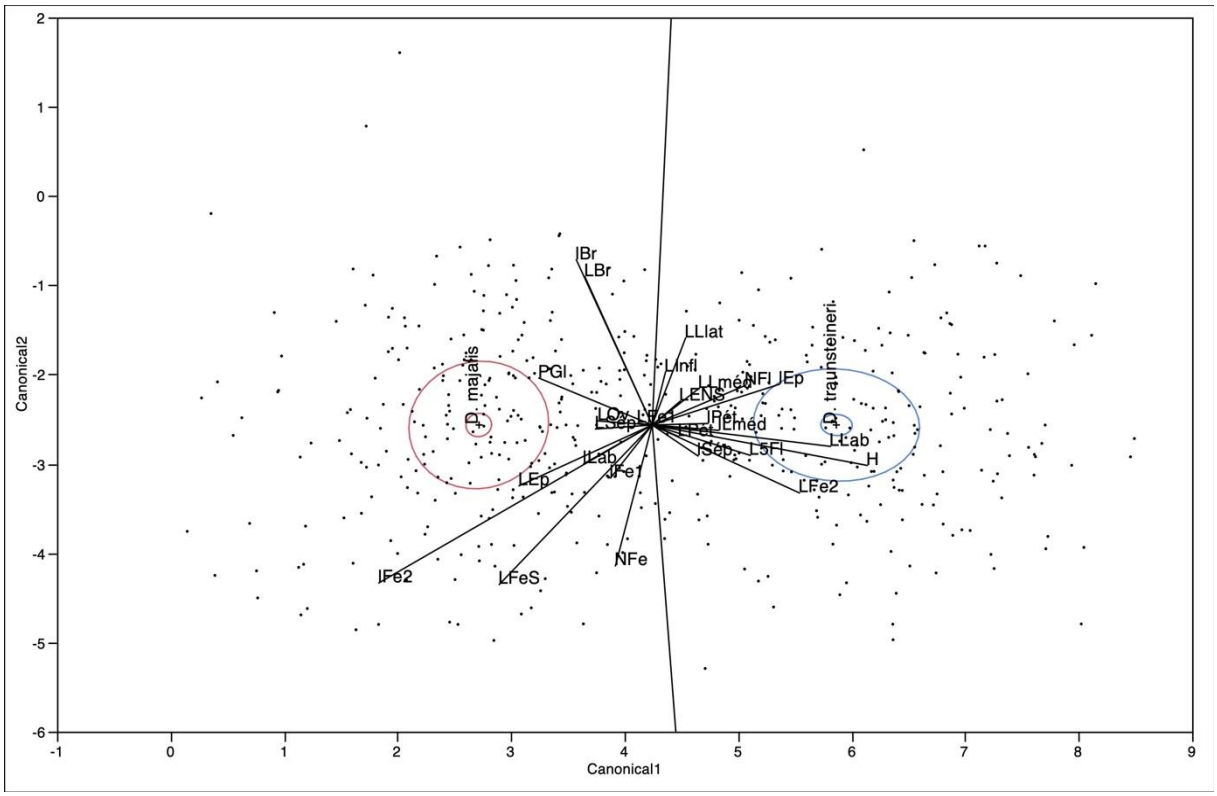


Fig. 3. Résultat de l'analyse discriminante quadratique pour les deux groupes d'espèces de *Dactylorhiza majalis* et *D. traunsteineri* (deux premiers axes canoniques). Les petites ellipses indiquent la région dans laquelle se trouve la moyenne du groupe avec 95 % de confiance ; les grandes ellipses incluent 50 % des individus appartenant au groupe.

Remarquons qu'au niveau de chacune des paires d'espèces {*D. parvimajalis*, *D. alpestris*} et {*D. lapponica*, *D. angustata*} (Figure 4), il y a une superposition indiquant une mauvaise séparation par les axes canoniques 1 et 2. Ces deux superpositions sont valables tant qu'on ne considère que les deux premiers axes canoniques ; la prise

en compte du troisième axe, ou une vue dans l'espace des trois premières dimensions (non montrées ici), permettent de bien séparer les deux taxons dans chacune des paires (voir Tyteca & Gathoye, 2023b).

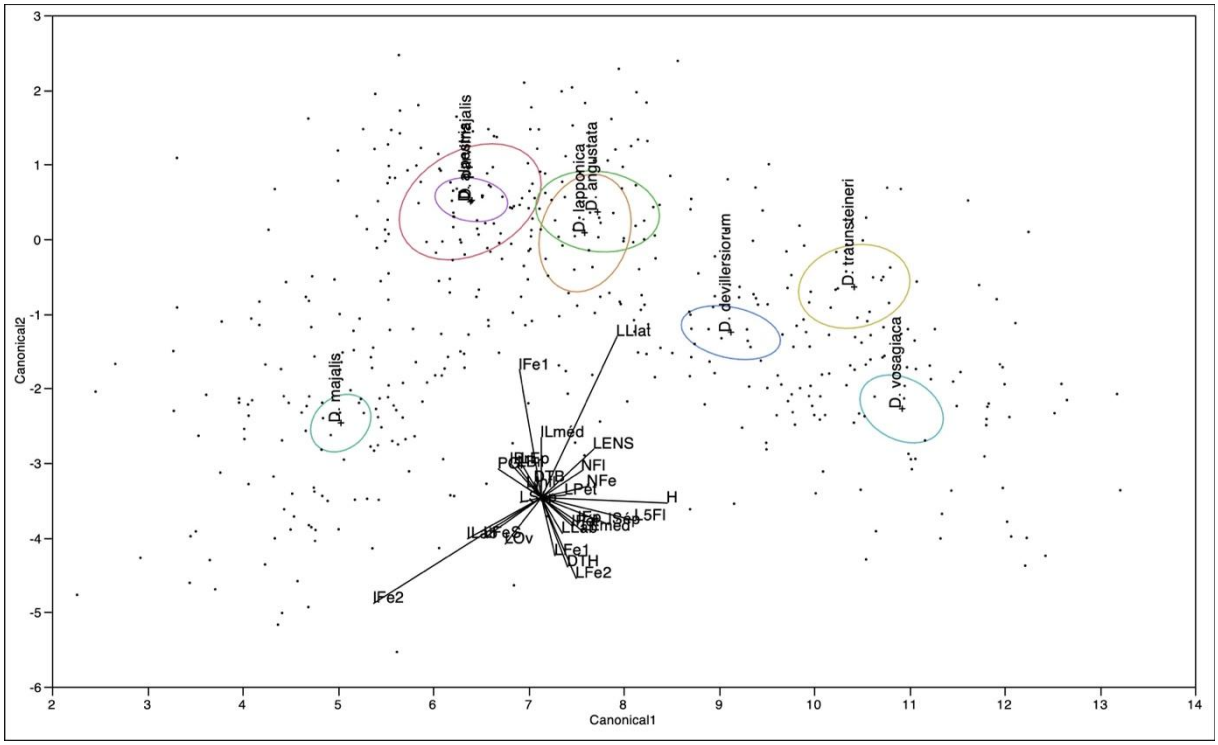


Fig. 4. Résultat de l'analyse discriminante quadratique pour les huit espèces des deux « grandes » espèces *Dactylorhiza majalis* et *D. traunsteineri* (deux premiers axes canoniques). Les ellipses indiquent la région dans laquelle se trouve la moyenne du groupe avec 95 % de confiance. Le faisceau de rayons a été déplacé pour améliorer la lisibilité.

Base de l'analyse	% d'individus mal classés	Variables discriminantes principales (voir Tableau 2)**
Deux groupes (Fig. 3)	1,22 %	L & lFe2, LFeS, L & lBr, H, LLab
Huit espèces (Fig. 4)	0,204 %	H, lFe1, L & lFe2, LLlat
Sous-groupe de *D. traunsteineri* (Fig. 5)*	6,21 %	lFe1, lFe2, lSép, LLab, LLméd, LOv

* Analyse basée sur les 13 échantillons de *D. traunsteineri*, *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*. ** Tenant compte aussi de la praticabilité de leur mesure dans le cas d'utilisation de clés d'identification.

Tableau 3. Quelques résultats fournis par l'analyse discriminante.

En ce qui concerne la dernière analyse (Figure 5), nous considérons déjà comme acquis, ainsi que cela transparaît dans la partie droite de la Figure 4, que les trois taxons considérés ici (*D. traunsteineri*, *D. devillersiorum*, *D. vosagiaca*) forment un tout relativement cohérent, et que les distances entre eux, pris deux à deux, sont analogues, d'où l'on peut inférer qu'ils sont équivalents sur le plan de la représentation phénétique, c'est-à-dire qu'ils peuvent tous trois être considérés au même rang taxonomique si l'on admet les enseignements de la taxonomie numérique. Par contre, ce qui est important pour l'analyse menée ici, c'est de pouvoir détecter si les différents échantillons collectés pour ces trois taxons se distribuent bien de la façon attendue dans les trois entités. A cette fin, pour constituer la Figure 5, nous avons considéré comme unités d'analyse les treize populations censées représenter les trois taxons.

En examinant plus en détail la Figure 5 par rapport à *D. devillersiorum*, on observe une apparente distribution en deux sous-groupes, l'un constitué d'un échantillon du Plateau de Langres (Chameroy) et des deux échantillons du Tertiaire Parisien (Branges), un autre reprenant l'échantillon de Germaines (Plateau de Langres) et les échantillons du Doubs (Bouverans et Frasne-Tourbière-Vivante), ce qui transparaît aussi dans le phénogramme de la Figure 2a, et de façon plus atténuée dans la Figure 2b. Nous reviendrons sur cette apparente séparation lors

de la discussion. Par contre, logiquement, les deux échantillons provenant du Doubs (mesurés la même année) se regroupent en se superposant pratiquement. Le résultat obtenu à la Figure 5 pour *D. vosagiaca* au sens strict montre bien, quant à lui, un regroupement rapproché entre les trois échantillons provenant de la même entité géographique et écologique.

Quelques caractères discriminants

L'un des buts de la présente étude étant de mieux caractériser les taxons des groupes de *D. majalis* et, avant tout, de *D. traunsteineri*, en particulier les deux derniers énumérés dans l'analyse qui précède (*D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*), nous avons profité de l'analyse discriminante pour tenter de discerner lesquels, parmi les caractères mesurés, pouvaient le mieux permettre de séparer les différents taxons. A titre principalement illustratif, nous donnons ci-après les résultats obtenus pour quatre de ces caractères, à savoir la largeur de la deuxième feuille, la largeur des pétales, la largeur du lobe médian du labelle et le diamètre de l'éperon (Figures 6 à 9 et Tableau 4). On voit clairement que chacun de ces caractères peut intervenir pour séparer significativement des taxons du groupe de *D. traunsteineri*, dont l'identité varie en fonction du caractère considéré.

Caractère : largeur de la 2ème feuille			**Caractère : largeur des pétales**		
Niveau		Moyenne	Niveau		Moyenne
D. devillersiorum	A	1,9039474	*D. devillersiorum*	A	3,6118421
D. angustata	A B	1,6533333	*D. traunsteineri*	A	3,4250000
D. traunsteineri	B C	1,3991667	*D. angustata*	A	3,3266667
D. lapponica	C D	1,3048387	*D. vosagiaca*	B	2,9780488
D. vosagiaca	D	1,1182927	*D. lapponica*	C	2,6129032
Caractère : largeur lobe médian du labelle			**Caractère : diamètre de l'éperon**		
Niveau		Moyenne	Niveau		Moyenne
D. angustata	A	3,6933333	*D. devillersiorum*	A	2,6736842
D. traunsteineri	A	3,4800000	*D. traunsteineri*	A B	2,5416667
D. lapponica	A	3,4612903	*D. lapponica*	B C	2,4451613
D. devillersiorum	A	3,3263158	*D. angustata*	B C	2,3900000
D. vosagiaca	B	2,6707317	*D. vosagiaca*	C	2,2731707

Tableau 4. Tests de Tukey-Kramer indiquant les différences significatives entre les moyennes de quatre caractères mesurés sur les cinq taxons du groupe de *Dactylorhiza traunsteineri*. Dans chacun des sous-tableaux ci-dessous, les niveaux non connectés par la même lettre sont significativement différents. Les Figures 6 à 9 permettent de comparer, pour chaque caractère, les plages de variations entre taxons.

Discussion et conclusions

Taxonomie

Nous avons indiqué plus haut les raisons (pas forcément les plus « rationnelles ») qui nous poussent à maintenir *D. majalis* et *D. traunsteineri* comme « grandes espèces », à l'instar des études systématiques et taxonomiques les plus récentes. On se réfèrera notamment aux travaux faisant autorité en la matière, p.ex. ceux de Paun et al. (2010) ou de Brandrud et al. (2020), voire à celui de Bateman & Denholm (2012), où ils parlent de l'« École britannique » (voir aussi l'Introduction).

Nous avons personnellement plaidé depuis longtemps, sur des bases essentiellement morphométriques, pour que les entités voisines de ces deux espèces, considérées comme suffisamment distinctes, soient, elles aussi, traitées comme espèces distinctes, en l'occurrence *D. alpestris*, *D. parvimajalis*, *D. lapponica* et *D. angustata* (p.ex. Tyteca & Gathoye, 2000). En toute bonne logique, les autres entités taxonomiques identifiées plus récemment, montrant des différences significatives, à savoir *D. devillersiorum* et *D. vosagiaca*, doivent être considérées au même rang que les quatre taxons précités. Ceci découle largement des arguments développés dans les sections précédentes. Si ce point de vue est bien entériné pour les quatre premières ainsi que pour *D. devillersiorum* (voir p.ex. Delforge 2021 ; Martinak 2014 ; dans une certaine mesure Griebl & Presser, 2021), il n'en va pas de même pour *D. vosagiaca*, taxon rarissime, très spécifique quant à son habitat, et encore largement méconnu. Nous avons montré plus haut que non seulement écologiquement, mais aussi morphologiquement, ce taxon est aussi séparable que les autres considérés ici, au même rang, ce qui résultait aussi de nos analyses de 2000, mais n'était pas encore reconnu comme tel à cette époque. L'un des clades identifiés par la présente étude confirme bien cette entité indépendante.

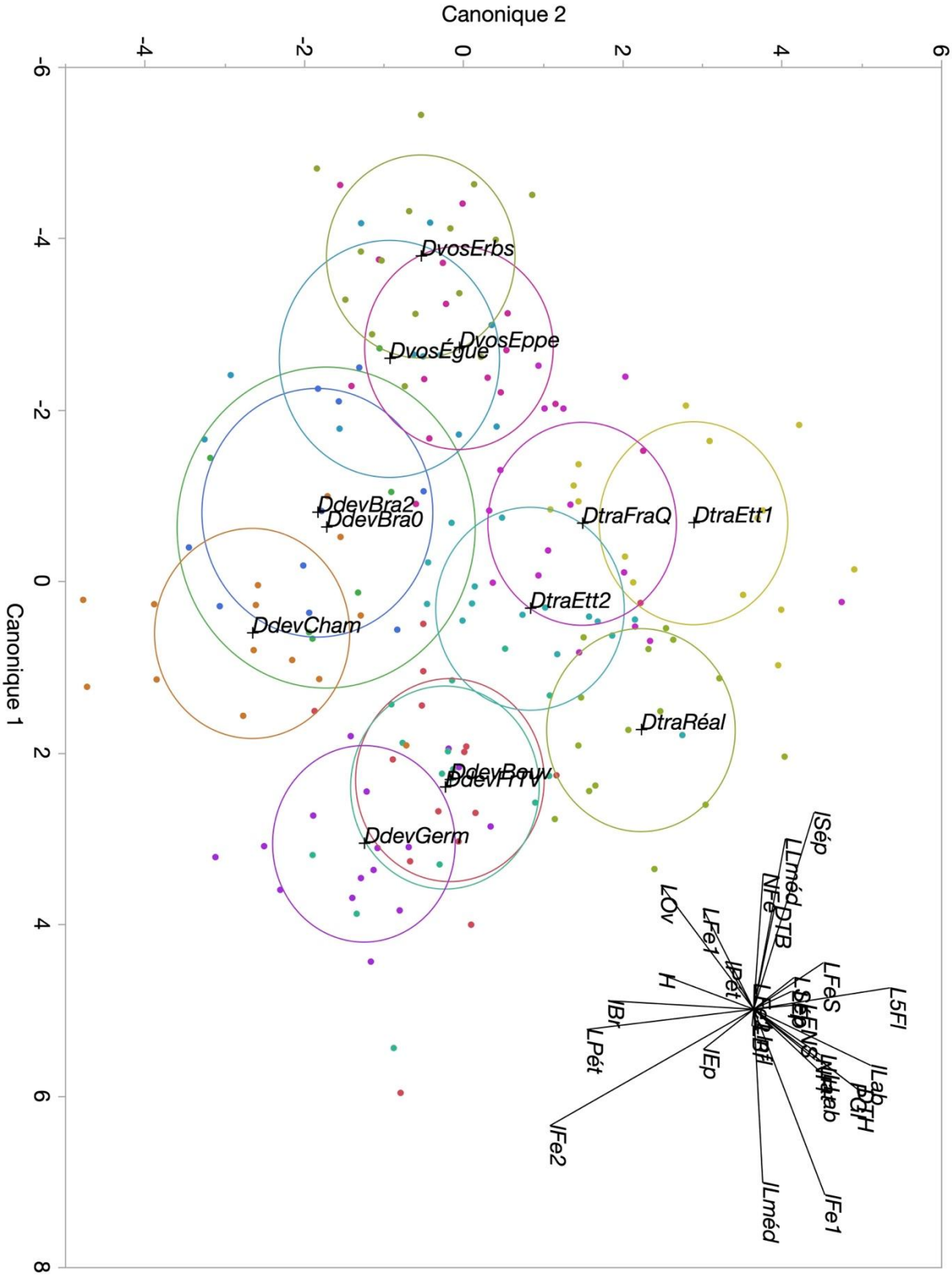
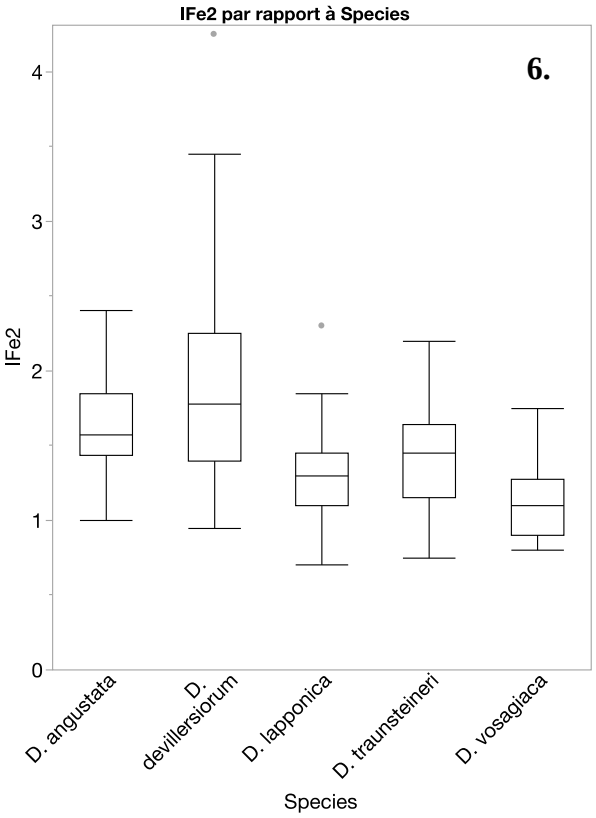
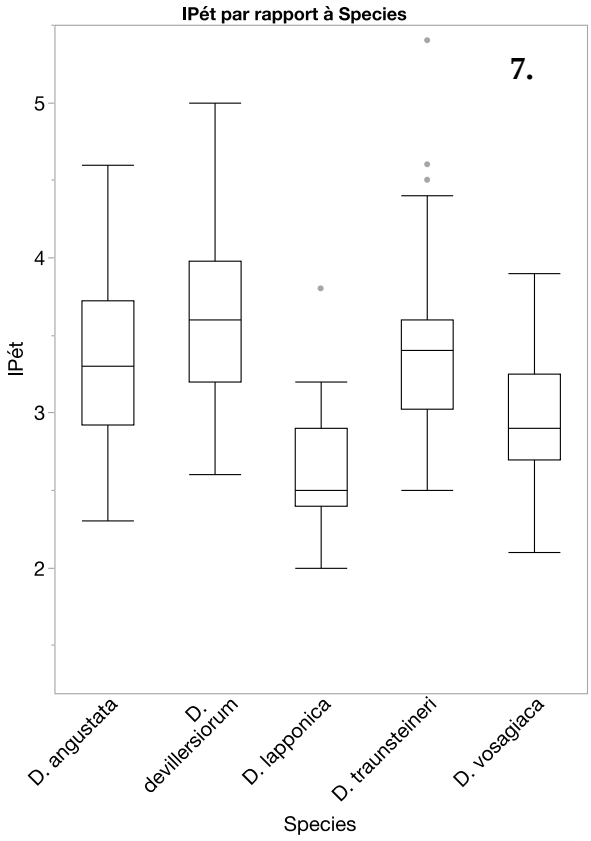
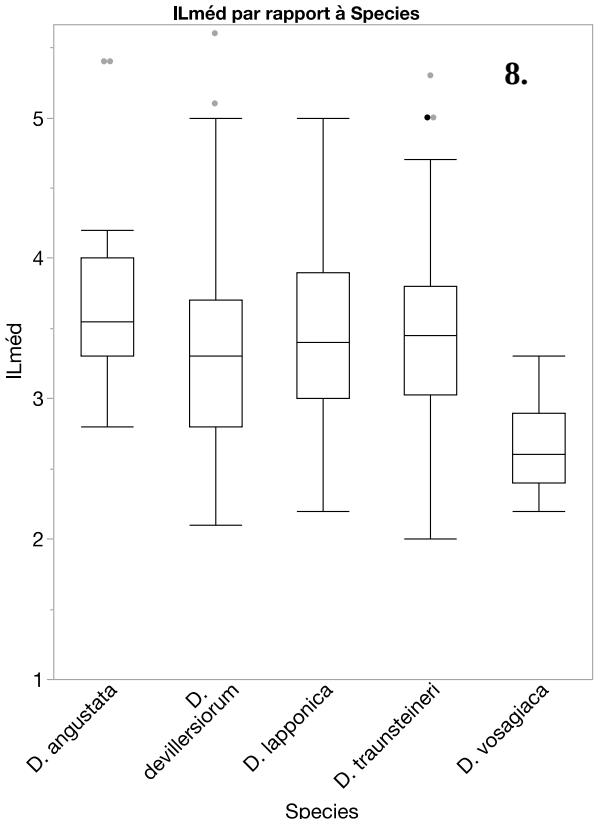


Fig. 5. Résultat de l'analyse discriminante linéaire pour le sous-groupe de *D. traunsteineri* (deux premiers axes canoniques). Les ellipses indiquent la région dans laquelle se trouve la moyenne de l'échantillon avec 95 % de confiance. Le faisceau de rayons a été déplacé pour améliorer la lisibilité. **Populations :** Dvos (*D. vosagiaca*) : Erbs(enthal), Eppe(nbrunn), Égue(lshardt) ; Dtra (*D. traunsteineri*) : FraQ(Frasne-Queue), Ett1(Ettal-1), Ett2(Ettal-2), Réal(lon) ; Ddev (*D. devillersiorum*) : Bra0(Branges2002), Bra2(Branges2022), Cham(eroy), Germ(aines), Bouv(erans), FrTV(Frasne-TourbièreVivante).







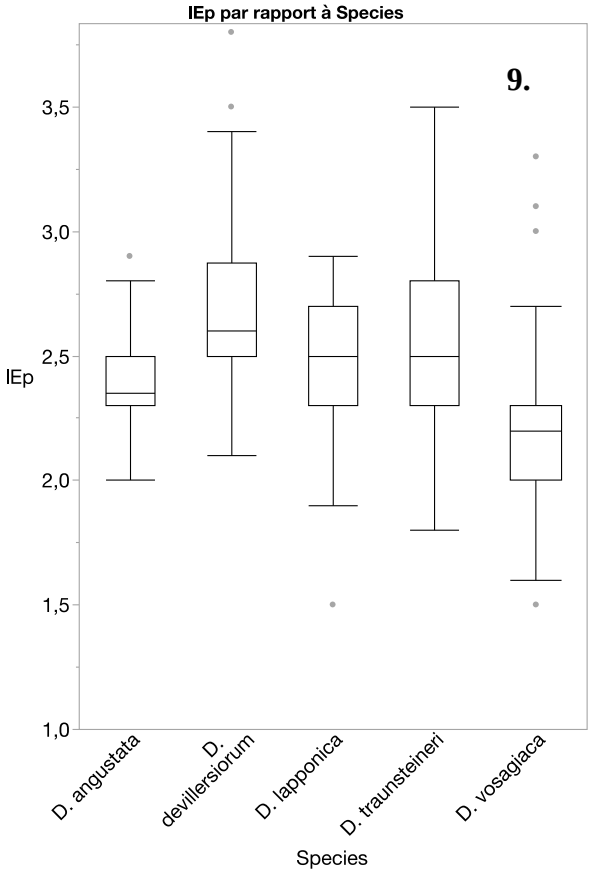


Fig. 6 à 9. Intervalles comparés de variation de quatre caractères entre les cinq espèces du groupe de *Dactylorhiza traunsteineri*. Les caractères sont les largeurs de la 2ème feuille, des pétales, du lobe médian du labelle et le diamètre de l'éperon à la base. Voir Tableau 4.

Nous avons vu plus haut que le Marais de Branges (Bassin Tertiaire Parisien) abrite une population d'un *Dactylorhiza* présentant de grandes ressemblances avec *D. devillersiorum*, à un point tel qu'on peut désormais la considérer comme conspécifique. Malgré que nos observations et échantillonnages soient séparés de 20 ans (2002 et 2022), et que nous eussions perçu une modification dans la structure de la population (plus de plantes à feuilles très étroites en 2002 ; situation inversée en 2022), les deux échantillons se regroupent bien et rejoignent, dans leurs proportions, les échantillons de Haute-Marne. C'est donc, à notre connaissance, la première mention de ce taxon loin au nord-ouest de sa région de description, la Haute-Marne (Tyteca & Gathoye, 2023a). Il est probable qu'on puisse y rapporter d'autres populations semblables provenant de la même région, rapportées jusqu'alors à *D. traunsteineri* (Tertiaire Parisien ; voir p.ex. Riomet & Bournérias, 1962), pour autant qu'il en subsiste !

Si la question du Marais de Branges semble bien résolue, il reste quelques interrogations concernant d'autres populations. Dans le département du Doubs, en 1999, nous avons visité quelques marais et tourbières. Ces populations ont fait partie de notre étude publiée en 2000, d'où il résultait que deux des populations (Bouverans et Frasne-Tourbière Vivante) fusionnaient avec un échantillon de Germaines (Haute-Marne), pour former notre « variante 2 » de *D. traunsteineri*, et qu'une autre population (Frasne-Queue de l'Étang) fusionnait avec d'autres populations plutôt acidophiles, proches morphologiquement de *D. traunsteineri* (voir plus haut). Dans la première de ces situations, les populations du Doubs et de la Haute-Marne ont pendant un certain temps été nommées *D. wirtgenii*, et publiées telles quelles dans la deuxième édition de l'*OFBL* (Bournérias & Prat, 2005), pour être ensuite reprises par Delforge (2011), fort judicieusement, sous *D. devillersiorum*. C'est sous cette appellation que nous les reprenons ici, mais il faut savoir que, strictement parlant, *D. devillersiorum* s'applique aux populations de Haute-Marne (ainsi que, comme proposé plus haut, à la population de Branges). La situation est encore incertaine pour ce qui est des populations du Doubs, et il faudrait sans doute les examiner à nouveau pour vérifier s'il est raisonnable de les appeler *D. devillersiorum* ; malheureusement, cette mission-là était hors de notre portée pour cette année.

Pour ce qui concerne *D. vosagiaca*, la situation semble maintenant résolue si on considère que font seules partie de cette entité, les population acidophiles des Vosges du Nord et du Sud-Ouest Palatinat, dès lors que nous avons montré que d'autres populations acidophiles, croissant dans des régions plus lointaines (Doubs, Bavière) se rattachent plutôt à *D. traunsteineri*. Ceci met en cause la préférence généralement reconnue de cette dernière espèce pour des sites alcalins, mais cette conception étroite n'est pas unanimement adoptée.

Identification des taxons des groupes de Dactylorhiza majalis *et de* D. traunsteineri

Étant acquis que *D. majalis* et *D. traunsteineri* sont bien séparés au niveau des groupes, il reste à nous pencher sur l'identification des espèces qui les constituent. Plutôt que des clés dichotomiques, nous proposons des tableaux d'identification, incitant l'utilisateur à contrôler un ensemble de caractères sur plusieurs individus d'une population donnée, de façon à percevoir les intervalles de variation. Ces tableaux sont proposés ci-après (Tableaux 5 et 6) et seront utilisés dans le cadre de la troisième édition de l'*OFBL*. Certains des caractères mis en évidence par l'analyse discriminante sont utilisés dans ces tableaux, spécialement pour celui qui concerne les taxons du groupe de *D. traunsteineri* (Tableau 6).

Caractère	***alpestris***	***majalis***	***parvimajalis***
Longueur 2de feuille (cm)	9 – 16	6 – 15	5 – 12
Largeur 2de feuille (cm)	2,2 – 4,0	2,0 – 3,5	1,0 – 2,5
Largeur du labelle (mm)	12 – 16	9 – 14	9 – 12
Longueur de l'éperon (mm)	10 – 15	9 – 12	10 – 13
Forme de l'éperon	Long, cylindrique	Moyen, conique	Long, cylindrique
Répartition en France	Massifs montagneux (Alpes, Pyrénées)	Ensemble de l'aire (rare dans l'ouest)	Massif alpin, Vosges
Habitat	Prairies humides, suintements, en montagne	Prairies humides, en plaine ou altitude	Prairies humides, ± acides, suintements, en montagne

Tableau 5. Identification des taxons du groupe de *Dactylorhiza majalis*. Les cellules colorées indiquent les caractéristiques les plus discriminantes.

Caractère	*traunsteineri*	*lapponica*	*angustata*	*devillersiorum*	*vosagiaca*
Nombre de feuilles	3 à 6	2 à 5	3 à 7	(3-) 4 à 6 (-7)	3 à 5 (-6)
Largeur 2de feuille (cm)	1,1 - 1,7	1,1 - 1,4	1,4 - 1,8	1,3 – 2,3	0,8 – 1,3
Nombre de fleurs	8 à 20	5 à 15	8 à 25	10 à 30	8 à 30
Largeur du labelle (mm)	7 - 13	9 - 12	10 - 15	8 - 14	8 - 14
Largeur pétales lat (mm)	3,0 – 3,6	2,4 – 2,9	2,9 – 3,7	3,2 – 4,0	2,7 – 3,2
Longueur de l'éperon	~ ovaire >> labelle	≤ ovaire ≥ labelle	≤ ovaire ≥ labelle	~ ovaire >> labelle	≤ ovaire >> labelle
Orientation de l'éperon	souvent droit	droit-incurvé	incurvé bas	souvent droit	souvent droit
Répartition en France	Arc alpin	Massif alpin	Massif alpin	Nord-Est de la France	Vosges du Nord
Habitat	Marais alcalins à faiblement acides, en altitude	Suintements et marais alcalins, en altitude	Prairies et marais alcalins, en altitude	Marais tufeux ou alcalins, étage collinéen à montagnard	Marais tourbeux acides, étage collinéen

Tableau 6. Identification des taxons du groupe de de *Dactylorhiza traunsteineri*. Les cellules colorées indiquent les caractéristiques les plus discriminantes.

Conservation de la Nature

Plusieurs points relatifs à la conservation de la nature nous ont interpelés au cours de cette étude. Un premier point concerne évidemment la rareté des taxons et leur nécessaire protection. C'est particulièrement flagrant pour *D. vosagiaca*, quand on considère que, du côté français, en 2017 on pouvait dénombrer 283 individus (266 + 10 + 7 : Mathé & Pierné, 2022), alors qu'en 2022, nous avons pu en observer 57 (45 + 11 + 1). Nous comprenons d'autant mieux l'« accès soumis à autorisation stricte, mais néanmoins surveillé ». La situation est à peine plus favorable du côté allemand de la Vasgovie.

Complètement à l'opposé de ces circonstances, au Marais de Branges, nous étions interpelés par la situation : ayant informé (a posteriori) les responsables des espaces naturels des Hauts-de-France de notre passage qui nous avait permis d'échantillonner une plante rare (*D. devillersiorum*) dans un espace protégé, il nous fut répondu que « … les espèces citées ne font pas l'objet d'une protection … au sein de la région Hauts-de-France », et qu'une demande de dérogation était donc sans objet. Alors que, peut-être, cette population est la seule dans toute la région Hauts-de-France, et que nous avons dénombré 69 pieds de l'espèce et mesuré et photographié 10 d'entre eux ! Soulignons que cette circonstance reste même valable si la population avait été identifiée comme *D. traunstreineri*, pas plus protégée que *D. devillersiorum* … Nous avons dûment informé notre interlocuteur de la rareté de l'espèce (même s'il ne s'agissait « que » de *D. traunsteineri* …) et de sa nécessaire protection. A la décharge de nos interlocuteurs, mentionnons quand même que le groupe de *D. traunsteineri* (s.l.) est totalement absent des Hauts-de-France d'après l'Atlas des Orchidées de France (Dusak & Prat, 2010). Gageons qu'il n'en sera pas de même dans la troisième édition de l'*OFBL* !

Remerciements

Nous remercions vivement les organismes et personnes qui nous ont fourni les autorisations nécessaires : les Préfets des départements de la Haute-Marne, du Haut-Rhin et de la Moselle, ainsi que les responsables du Parc national de Forêts. Nos chaleureux remerciements aux personnes suivantes, qui nous ont guidés sur le terrain et/ou fourni nombre d'informations précieuses (plus ou moins dans l'ordre chronologique) : Rémy Stocky, DREAL Grand Est ; Matthieu Delcamp, Parc national de Forêts, Arc-en-Barrois ; Romaric Leconte, Conservatoire d'espaces naturels de Champagne-Ardenne ; Jean-Marie Royer et Bernard Didier, botanistes réputés, Haute-Marne ; Mélanie Braillon-Vuille, Conservatoire d'espaces naturels de Champagne-Ardenne ; Lucien Bachelin, locataire et gestionnaire du Marais de Neuf Ans à Prouilly (dépt. Marne) ; Loïc Duchamp, conservateur de la Réserve naturelle nationale des Rochers et Tourbières du Pays de Bitche, Parc naturel régional des Vosges du Nord ; Karin Feick-Müller, gestionnaire du site d'Eppenbrunn (Südwestpfalz, Allemagne) ; Peter Wolff, botaniste, descripteur de *Dactylorhiza vosagiaca* ; Henri Mathé, Alain Pierné, orchidologues bien connus, et une dizaine de botanistes / orchidologues, parmi lesquels Monique Guesné, présidente de la SFO – Lorraine-Alsace, Hervé Parmentelat, Michel Rohmer, …

Un merci particulier à Pierre Devillers pour l'analyse scrupuleuse et critique de notre manuscrit.

Bibliographie et webographie

Addinsoft, 2020. XLSTAT statistical and data analysis solution. Long Island, NY, USA. https://www.xlstat.com.

Averyanov, L. 1990. A review of the genus *Dactylorhiza*. In: Arditti J. (ed.), Orchid biology reviews and perspectives, V. Portland, OR: Timber Press. pp. 159–206.

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

Bateman, R.M. & Denholm, I 2012. Taxonomic reassessment of the British and Irish tetraploid marsh-orchids. New Journal of Botany 2: 37-55.

Bateman, R.M., Meades, S.J., Denholm, I., Tyteca, D. & Hedrén, M., 2023. Marsh-orchids of Canada: long-standing mysteries partially solved. Kew Bulletin, submitted.

Bateman, R.M., Pridgeon, A.M. & Chase, M.W. 1997. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and taxonomic revision to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. Lindleyana 12: 113–141.

Bournérias, M., Prat, D. (éds.), 2005. Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg (deuxième édition). Ouvrage collectif sous l'égide de la Société Française d'Orchidophilie. Avec la collaboration de Amardeilh, J.P., Aymonin, G.G., Bournérias, J., Demange, M., Démares, M., Dusak, F., Engel, R., Feldmann, P., Gathoye, J.L., Gerbaud, O., Gévaudan, A., Guillaumin, J.J., Jacquet, P., Lemoine, G., Melki, F., Quentin, P., Scappaticci, G., Schatz, B., Selosse, M.A. & Tyteca, D. Mèze, Biotope (Collection Parthénope).

Brandrud, M.K., Baar, J., Lorenzo, M.T., Athanasiadis, A., Bateman, R.M., Chase, M.W., Hedrén, M. & Paun, O. 2020. Phylogenomic relationships of diploids and the origins of allotetraploids in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). Systematic Biology 69: 91-109.

Delforge, P. 2011. Le Dactylorhiza de Haute-Marne (52, France) : *Dactylorhiza devillersiorum* sp. nova. Naturalistes belges 92 (Orchid. 24) : 71-86.

Delforge, P. 2021. Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 3e éd.: 352p. Les guides Delachaux, Paris, Delachaux et Niestlé.

Devillers-Terschuren, J. & Devillers, P. 1986. Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. Naturalistes belges **67**, n° spécial « Orchidées » : 143-155.

Devos, N., Raspé, O., Oh, S.H., Tyteca, D. & Jacquemart, A.L. 2006. The evolution of *Dactylorhiza* (Orchidaceae) allotetraploid complex: insights from nrDNA sequences and cpDNA PCR-RFLP data. Molecular Phylogenetics and Evolution 38: 767–778.

Devos, N., Tyteca, D., Raspé, O., Wesselingh, R.A. & Jacquemart, A.L. 2003. Patterns of chloroplast diversity among western European *Dactylorhiza* species (Orchidaceae). Plant Systematics and Evolution 243: 85-97.

Dirwimmer, C., Martinak, D., Parmentelat, H. & Pierné, A. 2016. A la découverte des Orchidées d'Alsace et de Lorraine. Editions Biotope, Collection Parthénope.

Dufrêne, M., Gathoye, J.L. & Tyteca, D. 1991. Biostatistical studies on western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae) – the *D. maculata* group. Plant Systematics and Evolution 175: 55–72.

Dusak, F. et Prat, D. (coords.), 2010. Atlas des Orchidées de France. Mèze, Biotope (Collection Parthénope) ; Paris, Muséum national d'Histoire naturelle.

Gathoye, J.L. & Tyteca, D. 1987. Étude biostatistique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) de Belgique et des territoires voisins. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 57 (3/4) : 389-424.

Gathoye, J.L. & Tyteca, D. (Dessins Adam, D.). 1994. Clé et inventaire synonymique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) de France et du Benelux. Lejeunia, Nouvelle série, N° 143.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. 1973. Biostatistische Untersuchungen an europäischer Orchideen. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 83 (2): 93-105.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. 1986. Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen. Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal 39: 36-47.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. 1997. Über die Gattung *Dactylorhiza* – Neue Erkenntnisse und neue Fragen. Journal Europäischer Orchideen 29 (4): 585-640.

Griebl, N. & Presser, H. 2021. Orchideen Europas. Kosmos Naturführer.

Hedrén, M. 1996. Genetic differentiation, polyploidization and hybridization in Northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers. Plant Systematics and Evolution 201: 31–55.

Hedrén, M. 2003. Plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata*/*maculata* polyploid complex and the origin of allotetraploid *D. sphagnicola* (Orchidaceae). Molecular Ecology 12: 2669-2680.

Hedrén, M. & Tyteca, D. 2020. On the hybrid origin of *Dactylorhiza brennensis* and implications for the taxonomy of allotetraploid *Dactylorhiza*. Journal Europäischer Orchideen 52: 33-64.

Legendre, P. & Legendre, L. 2012. Numerical Ecology. 3rd English Edition. Developments in Environmental Modeling 24, Elsevier.

Martinak, D. 2014. Guide des orchidées sauvages – Alsace, Lorraine, Bourgogne, Franche-Comté, Champagne-Ardennes. Vent d'Est.

Mathé, H. & Pierné, A. 2022. Atlas des orchidées du département de la Moselle – Répartition, évolution, menaces, protection. Société Française d'Orchidophilie de Lorraine-Alsace.

Pasin, J. & Steinfeld, P., 2021. Die wildwachsenden Orchideen in Rheinland-Pfalz und in Saarland. In: Becker W et al. Die ildwachsenden Orchideen in Rheinland-Pfalz und in Saarland. Arbeitskreis Heimische Orchideen Rheinland-Pfalz/Saarland e.V.: 6-281.

Paun, O., Bateman, R.M., Fay, M.F., Hedrén, M., Civeyrel, L. & Chase, M.W. 2010. Stable epigenetic effects and adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae). Molecular Biology and Evolution 27: 2465-2473.

Pillon, Y., Fay, M.F., Hedrén, M., Bateman, R.M., Devey, D.S., Shipunov, A.B., van der Bank, M. & Chase, M.W. 2007. Evolution and temporal diversification of western European polyploid species complexes in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). Taxon 56: 1185-1208.

Pillon, Y., Fay, M.F., Shipunov, A.B. & Chase, M.W. 2006. Species diversity versus phylogenetic diversity: a practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). Biological Conservation 129: 4-13.

Chezeau, G. 2013. Guide des habitats naturelles du Poitou-Charentes. Tourbières bombées à sphaignes. http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/tourbieres-bombees-a-sphaignes/.

Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. 2001. Genera Orchidacearum. Vol. 2 - Orchidoideae (Part one). Oxford Univ. Press.

Riomet, L.B. & Bournérias, M. 1962. Flore de l'Aisne : catalogue des plantes vasculaires du département, suivie de Etude phytogéographique du Laonnois. Saint-Quentin : Société d'Histoire Naturelle de l'Aisne.

Royer, J.M. & Didier, B. 1996. Flore et végétation des Marais tufeux du Plateau de Langres (Haute-Marne). Société de Sciences Naturelles et d'Archéologie de la Haute-Marne, Mémoire N° 2.

SAS Institute Inc. 2020-2021. Discovering JMP® 16. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Sharma, S., 1996. Applied Multivariate Techniques. New York, John Wiley.

Steinfeld, P. 2021. Die Wasgau-Fingerwurz (*Dactylorhiza vosagiaca*) – die Orchidee des Schöneichelsmoores. In: Becker W et al. Die wildwachsenden Orchideen in Rheinland-Pfalz und in Saarland. Arbeitskreis Heimische Orchideen Rheinland-Pfalz/Saarland e.V: 346-357.

Tyteca, D. 2001. Systematics and biostatistics of *Dactylorhiza* in western Europe: some recent contributions. Journal Europäischer Orchideen 33: 179-199.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 1988. Les *Dactylorhiza* d'Europe occidentale: approche biostatistique. Naturalistes belges 69, n° spécial « Orchidées » : 65-97.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 1989. Contribution à l'étude biostatistique des *Dactylorhiza* d'Europe occidentale. Mémoires de la Société Royale de Botanique de Belgique 11 : 43-64.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 2000. Morphometric analyses of the *Dactylorhiza majalis* group in western Europe, with description of *D. parvimajalis* Tyteca et Gathoye, sp. nov. Journal Europäischer Orchideen 32: 471-511.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 2004. Morphometric analyses of the *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó group in western Europe. Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen 21: 4-35.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 2023a. L'Orchis de la Haute-Marne (*Dactylorhiza devillersiorum*) aussi présent dans le Bassin Tertiaire Parisien. L'Orchidophile 54 (237) : 157-162.

Tyteca, D. & Gathoye, J.L. 2023b. Aperçu systématique et écologique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) des groupes de *D. traunsteineri* et *D. majalis* dans la Région Grand Est et en périphérie. Bulletin de la Société Française d'Orchidophilie de Lorraine – Alsace 2023 : 45-67.

Tyteca, D. & Gerbaud, O. 1998. Nouvelles observations sur *Dactylorhiza lapponica* (Laest. ex Hartman) Soó en France. L'Orchidophile 29 (131) : 60-65.

Wolff, P. 2018. *Dactylorhiza vosagiaca*, die Wasgau-Fingerwurz, eine neue Orchideen-Art, fast nur in Biosphärenreservat Pfälzerwald-Vosges du Nord. Annales Scientifiques de la Réserve de Biosphère transfrontalière Vosges du Nord - Pfälzerwald 19: 214-221.

Annexes

Planche 1 – *Dactylorhiza devillersiorum*

1 - Marais des Marats à Chameroy, 30.05.2022
2, 5 – *D. devillersiorum*, Marais de Combe Laye, Chameroy, 2.06.2022
3, 6 – *D. devillersiorum*, Marais des Marats, Chameroy, 30.05.2022
4 – *D. devillersiorum*, Marais Vaucher, Germaines, 1.06.2022

1

2

5

4

3

6

Planche 2 – *Dactylorhiza vosagiaca*

7 – Eppenbrunn (Allemagne), 17.06.2022
8 – *D. vosagiaca*, Eguelshardt, 16.06.2022
9, 10, 11 – *D. vosagiaca*, Eppenbrunn, 17.06.2022

7

8

9

10

11

Tableau des moyennes et écarts-types des caractères mesurés dans chacune des populations échantillonnées dans le cadre de cette étude.

Group	Species	Locality	N.	H	NFe	LFe1	lFe1	LFe2	lFe2	PGl	LFeS	LENS	DTH	DTB
D. majalis	D. majalis	Le Bourget	Moy	22,83	4,438	6,256	2,122	10,41	2,875	5,903	6,781	4,666	4,406	5,544
D. majalis	D. majalis	Le Bourget	EcTy	4,153	0,727	1,789	0,472	1,29	0,452	0,836	1,718	2,057	0,779	0,977
D. majalis	D. majalis	Bruyères	Moy	25,43	4,688	9,225	2,534	11,7	2,822	5,65	5,816	3,838	4,225	6,281
D. majalis	D. majalis	Bruyères	EcTy	4,589	0,793	2,496	0,549	1,394	0,602	1,215	1,733	1,112	0,656	0,931
D. majalis	D. majalis	Chapelle-des-Bois	Moy	21,32	4,467	5,68	1,667	8,13	2,063	3,78	4,33	3,843	3,727	4,4
D. majalis	D. majalis	Chapelle-des-Bois	EcTy	3,038	0,516	1,472	0,408	1,073	0,381	0,581	0,964	1,026	0,66	0,609
D. majalis	D. majalis	Thier à la Tombe (Eben)	Moy	20,71	4,25	5,725	1,925	7,853	2,45	4,103	4,2	3,966	3,381	4,063
D. majalis	D. majalis	Thier à la Tombe (Eben)	EcTy	4,942	0,683	1,694	0,614	1,801	0,732	1,036	1,333	1,534	0,903	1,033
D. majalis	D. majalis	Harinsart	Moy	19,43	5,2	6,357	1,83	9,89	2,42	4,127	4,473	2,51	4,147	5,88
D. majalis	D. majalis	Harinsart	EcTy	3,976	0,862	1,518	0,395	1,298	0,678	0,871	1,075	0,611	1,104	1,641
D. majalis	D. majalis	Lanuéjols	Moy	26,51	4,2	9,777	2,307	12,75	2,66	6,787	8,537	5,333	4,06	5,187
D. majalis	D. majalis	Lanuéjols	EcTy	3,585	0,561	2	0,578	1,45	0,408	1,027	2,251	1,43	0,93	0,87
D. majalis	D. majalis	Hour - Ave-et-Auffe ("Less	Moy	28,41	5,308	9,115	2,215	13,85	3,069	6,431	6,55	4,238	4,969	6,946
D. majalis	D. majalis	Hour - Ave-et-Auffe ("Less	EcTy	4,896	1,316	2,444	0,543	2,092	0,547	1,505	1,854	1,922	1,085	1,204
D. majalis	D. majalis	Col du Rey	Moy	25,79	4,667	7,14	2,017	9,473	2,273	4,28	4,217	4,053	3,74	4,867
D. majalis	D. majalis	Col du Rey	EcTy	7,573	0,488	1,889	0,57	1,744	0,67	0,863	0,801	1,011	0,895	1,211
D. majalis	D. majalis	Werbômont	Moy	32,51	4,467	8,34	2,32	11,75	3,06	5,637	5,883	3,72	4,907	6,3
D. majalis	D. majalis	Werbômont	EcTy	7,04	0,516	2,569	0,719	2,441	0,801	1,815	1,163	0,916	1,153	1,513
D. majalis	D. alpestris	La Llagonne	Moy	35,67	4,8	9,847	2,853	13,02	3,313	7,413	6,35	5,99	3,833	5,54
D. majalis	D. alpestris	La Llagonne	EcTy	5,926	1,014	2,62	0,741	2,401	0,781	2,047	1,983	1,899	0,753	1,099
D. majalis	D. alpestris	Orcières-Merlette	Moy	31,18	4,933	8,713	2,28	11,83	2,713	6,56	6,047	5,217	4,22	5,707
D. majalis	D. alpestris	Orcières-Merlette	EcTy	6,966	0,884	2,701	0,693	2,133	0,84	1,32	1,536	1,978	1,276	1,635
D. majalis	D. parvimajalis	Collet d'Allevard	Moy	22,04	4,4	5,787	1,647	7,237	1,667	3,467	3,563	4,073	2,72	3,373
D. majalis	D. parvimajalis	Collet d'Allevard	EcTy	3,174	0,632	1,277	0,276	1,009	0,229	0,653	0,687	0,953	0,371	0,315
D. majalis	D. parvimajalis	Les Contamines-Montjoie	Moy	19,6	3,933	5,927	2,16	6,893	2,023	3,427	3,813	3,327	3,133	3,767
D. majalis	D. parvimajalis	Les Contamines-Montjoie	EcTy	4,417	0,704	0,803	0,547	1,154	0,519	1,21	0,734	1,161	0,741	0,754
D. majalis	D. parvimajalis	Gioberney	Moy	24,95	4,4	6,15	1,86	8,243	1,947	4,13	4,523	4,957	3,167	4,227
D. majalis	D. parvimajalis	Gioberney	EcTy	3,379	0,828	1,794	0,567	1,475	0,547	0,885	0,665	1,526	0,545	1,024
D. majalis	D. parvimajalis	Hohneck	Moy	25,86	3,467	6,847	1,773	9,017	1,81	4,863	5,677	6,67	3,42	4,053
D. majalis	D. parvimajalis	Hohneck	EcTy	3,624	0,64	2,141	0,483	2,57	0,492	1,691	1,931	1,979	0,788	1,048
D. majalis	D. parvimajalis	Col de la Madeleine	Moy	25,31	4,533	8,147	2,197	9,81	2,237	4,793	4,937	4,417	3,267	4,353
D. majalis	D. parvimajalis	Col de la Madeleine	EcTy	2,531	0,915	1,549	0,553	1,233	0,466	1,319	1,257	1,492	0,616	0,763
D. majalis	D. parvimajalis	Vosges	Moy	24,77	3,083	7,267	1,083	9,371	1,138	4,904	5,175	6,4	2,45	3,075
D. majalis	D. parvimajalis	Vosges	EcTy	4,535	0,515	2,234	0,279	1,707	0,285	1,755	1,244	1,925	0,611	0,609
D. traunstein	D. traunsteineri	Ettal - 2	Moy	32,05	4,4	8,613	1,327	10,23	1,287	3,71	4,753	7,317	3,213	3,947
D. traunstein	D. traunsteineri	Ettal - 2	EcTy	3,429	0,507	1,51	0,219	1,401	0,236	0,71	1,484	1,418	0,484	0,768
D. traunstein	D. traunsteineri	Réallon-Les Rousses	Moy	38,05	4,333	8,553	1,453	12,3	1,583	6,64	4,677	7,473	2,987	3,94
D. traunstein	D. traunsteineri	Réallon-Les Rousses	EcTy	6,069	0,617	3,034	0,287	1,563	0,279	1,155	1,955	2,5	0,473	0,788
D. traunstein	D. traunsteineri	Ettal - 1	Moy	38,46	4,133	9,823	1,29	13,88	1,367	6,007	6,77	7,607	3,693	4,5
D. traunstein	D. traunsteineri	Ettal - 1	EcTy	4,932	0,743	3,304	0,285	1,798	0,315	0,828	2,067	2,498	0,492	0,613
D. traunstein	D. traunsteineri	Frasne-Queue	Moy	33,7	4	8,817	1,3	11,08	1,36	4,25	5,507	7,85	3,14	3,967
D. traunstein	D. traunsteineri	Frasne-Queue	EcTy	4,965	0,655	2,213	0,38	1,771	0,378	0,984	1,373	1,651	0,722	1,008
D. traunstein	D. angustata	Freissinières	Moy	26,83	4,333	7,703	1,727	9,65	1,763	4,007	4,12	4,667	3,267	4,247
D. traunstein	D. angustata	Freissinières	EcTy	5,132	0,976	2,277	0,445	1,908	0,345	1,288	1,261	2,244	0,58	0,884
D. traunstein	D. angustata	Val-des-Prés	Moy	22,02	4,467	7,263	1,667	9,11	1,543	4,023	3,603	3,43	3,3	4,153
D. traunstein	D. angustata	Val-des-Prés	EcTy	3,41	0,834	1,828	0,411	1,595	0,344	1,243	1,077	1,494	0,713	0,817
D. traunstein	D. lapponica	Spitzingsee	Moy	23,97	3,3	6,003	1,368	6,8	1,255	2,81	2,868	4,605	2,525	2,965
D. traunstein	D. lapponica	Spitzingsee	EcTy	5,17	0,571	1,57	0,296	1,426	0,358	0,836	1,477	1,526	0,38	0,66
D. traunstein	D. lapponica	Termignon	Moy	16,81	4	5,523	1,409	7,077	1,395	3,009	3,632	5,418	2,691	3,309
D. traunstein	D. lapponica	Termignon	EcTy	3,015	0,447	2,638	0,32	1,974	0,225	0,986	1,031	1,348	0,394	0,586
D. traunstein	D. devillersiorum	Bouverans	Moy	36,31	4,733	10,85	2,287	13,19	2,373	5,74	5,207	6,237	4,22	5,747
D. traunstein	D. devillersiorum	Bouverans	EcTy	4,734	0,799	1,486	0,604	1,382	0,678	1,256	1,466	1,766	0,648	0,897
D. traunstein	D. devillersiorum	Frasne-TourbViv	Moy	42,61	4,8	10,06	2,217	13,15	2,447	5,713	5,317	6,86	4,287	6,093
D. traunstein	D. devillersiorum	Frasne-TourbViv	EcTy	8,662	0,862	2,393	0,559	2,156	0,717	1,248	1,334	2,114	1,055	1,717
D. traunstein	D. devillersiorum	Germaines	Moy	34,79	4,813	10,86	1,653	12,58	1,634	7,006	3,25	3,656	3,213	3,875
D. traunstein	D. devillersiorum	Germaines	EcTy	7,519	0,834	2,501	0,322	2,673	0,375	1,882	0,55	1,142	0,551	0,827
D. traunstein	D. devillersiorum	Chameroy	Moy	36,75	5,214	6,871	1,314	11,93	1,764	5,136	4,046	4,85	3,264	3,971
D. traunstein	D. devillersiorum	Chameroy	EcTy	7,09	1,051	3,218	0,465	2,917	0,355	1,794	1,357	2,566	0,33	0,399
D. traunstein	D. devillersiorum	Branges-0	Moy	39,47	4,167	9,775	1,358	12,02	1,125	3,617	4,175	6,133	2,817	3,7
D. traunstein	D. devillersiorum	Branges-0	EcTy	4,546	0,408	1,848	0,146	1,878	0,042	1,13	0,983	2,422	0,264	0,39
D. traunstein	D. devillersiorum	Branges-2	Moy	30,99	4,8	7,73	1,44	10,92	1,48	3,84	4,04	4,13	3,09	4,06
D. traunstein	D. devillersiorum	Branges-2	EcTy	6,567	0,789	3,171	0,356	2,424	0,327	1,919	1,142	1,696	0,736	0,891
D. traunstein	D. vosagiaca	Erbsenthal	Moy	41,15	5,267	12,66	1,137	16,04	1,113	6,25	3,823	6,183	2,953	4,067
D. traunstein	D. vosagiaca	Erbsenthal	EcTy	7,751	0,799	3,57	0,235	2,783	0,232	2,467	0,705	1,933	0,555	0,791
D. traunstein	D. vosagiaca	Éguelshardt	Moy	37,01	4,273	10,68	1,045	12,21	1,082	4,068	4,209	6,382	2,855	3,7
D. traunstein	D. vosagiaca	Éguelshardt	EcTy	5,241	0,786	3,234	0,221	2,443	0,252	1,602	1,156	2,178	0,378	0,514
D. traunstein	D. vosagiaca	Eppenbrunn	Moy	38,69	4,867	10,49	1,037	14,58	1,15	5,003	4,56	5,56	3,16	4,067
D. traunstein	D. vosagiaca	Eppenbrunn	EcTy	5,265	0,99	4,252	0,205	2,947	0,29	1,467	1,782	2,019	0,478	0,649

NFl	LInfl	L5Fl	LBr	lBr	LOv	LSép	lSép	LPét	lPét	LLab	LLlat	LLméd	lLab	lLméd	LEp	lEp
16,44	6,147	2,056	26,04	5,469	12,58	10,06	3,469	7,775	2,856	8,544	7,063	1,925	10,96	3,213	10,17	2,406
3,829	1,221	0,73	4,063	0,875	1,561	0,676	0,474	0,547	0,545	1,158	1,207	0,47	1,716	0,592	1,423	0,497
23,5	5,803	1,403	22,28	5,563	12,12	9,194	3,738	7,119	3,338	7,588	6,069	2,7	12,19	3,256	9,519	2,419
5,099	1,192	0,288	4,203	0,621	1,757	0,894	0,426	0,543	0,556	0,964	1,047	0,551	2,086	0,469	0,981	0,325
16,73	5,97	1,773	19,87	4,967	11,27	9,653	3,533	7,2	3,113	7,173	5,46	2,58	10,31	3,293	11,17	2,453
3,24	1,23	0,395	2,375	0,786	1,599	0,679	0,484	0,522	0,5	0,616	0,869	0,6	1,835	0,47	1,293	0,302
15,69	5,869	1,869	17,58	5,006	11,5	8,6	3,425	6,65	3,325	6,856	4,95	2,363	10,26	3,281	9,394	2,481
5,462	1,843	0,455	4,061	0,669	1,534	0,899	0,391	0,462	0,505	0,525	0,666	0,586	1,081	0,364	0,823	0,38
18,4	5,76	1,377	23,14	5,48	14,78	9,913	3,967	7,367	3,14	7,06	4,767	2,92	10,11	3,867	10,81	2,36
7,538	1,63	0,41	4,053	1,116	2,008	0,68	0,429	0,658	0,385	0,827	0,669	0,629	1,334	0,604	1,133	0,387
21,73	7,727	2,317	28,83	5,413	13,91	10,06	3,62	7,8	2,953	8,253	6,76	2,567	11,13	2,92	10,33	2,173
8,43	1,436	0,444	4,386	0,863	1,726	0,897	0,365	0,685	0,346	0,667	0,672	0,718	1,375	0,496	1,226	0,427
28,23	7,669	1,677	27,44	6,062	12,72	9,738	3,692	7,6	3,538	7,262	5,538	2,192	10,92	3,515	9,731	2,354
14,61	1,881	0,582	5,15	0,916	1,862	1,289	0,348	0,46	0,52	0,757	0,898	0,791	0,957	0,329	0,622	0,412
19,13	7,533	1,897	20,1	4,64	13,3	9,92	3,58	7,527	2,973	7,8	6,14	2,36	11,49	3,48	11,23	2,44
5,37	2,086	0,433	2,783	0,798	1,423	0,906	0,291	0,729	0,328	0,917	0,536	0,666	1,419	0,406	0,988	0,259
22,33	6,937	1,733	26,35	5,753	13,73	9,873	3,827	7,827	3,373	7,767	6,207	2,653	11,68	3,527	10,07	2,387
11,97	1,825	0,447	4,757	0,892	1,667	0,684	0,294	0,582	0,47	0,497	0,628	0,573	1,281	0,489	1,374	0,302
16,73	7,367	2,227	27,83	5,807	13,17	11,87	4,127	9,04	3,82	9,92	9,353	1,5	13,65	3,247	13,64	2,48
5,561	1,881	0,958	5,362	1,354	2,203	1,168	0,392	0,966	0,465	1,122	1,315	0,518	1,641	0,558	1,252	0,262
17,8	7,523	2,173	25,97	6,06	12,37	11,22	4,193	8,547	3,7	9,273	8,78	1,553	14,77	3,8	11,65	2,393
7,775	1,872	0,497	4,521	1,138	1,705	1,569	0,474	0,955	0,587	1,007	1,058	0,777	2,37	0,742	1,187	0,291
10,8	4,837	1,717	17,79	4,24	10,4	8,833	3,34	7,127	3,453	7,62	6,887	1,513	10,31	2,867	11,19	2,3
3,629	0,861	0,321	2,043	0,652	1,346	0,68	0,41	0,641	0,596	0,606	0,631	0,717	1,385	0,654	1,346	0,242
12,73	5,337	1,817	19,62	4,687	11,65	9,8	3,433	7,62	2,907	7,973	6,827	1,627	10,18	3	9,76	2,14
4,92	1,226	0,361	2,423	0,867	1,824	0,514	0,437	0,665	0,495	0,585	0,519	0,624	1,211	0,376	0,667	0,304
15,13	5,583	1,87	20,68	4,587	11,93	9,127	3,42	6,947	2,673	7,567	6,54	1,713	10,45	2,987	10,35	2,307
6,696	1,238	0,401	2,115	0,622	1,744	0,584	0,214	0,54	0,41	0,546	0,675	0,648	0,962	0,372	1,025	0,266
16,07	6,75	2,113	22,01	4,313	11,54	8,927	3,327	7,08	3,253	7,42	7,087	1,373	11,23	2,787	11,95	2,387
5,431	1,872	0,56	3,762	0,848	1,091	0,945	0,343	0,561	0,452	0,879	0,883	0,477	1,27	0,466	1,518	0,295
16	5,92	1,74	22,51	4,873	12,07	10,18	3,72	7,933	3,113	8,913	7,767	2,087	12,41	3,693	12,77	2,353
6,492	1,369	0,401	3,682	0,844	0,958	0,916	0,594	0,661	0,609	0,907	0,709	0,676	1,523	0,482	1,352	0,242
8,5	5,017	2,221	17,31	3,55	11,58	8,833	2,8	7,3	2,725	7,592	6,75	1,592	9,125	2,567	11,78	2,083
2,276	1,013	0,5	1,707	0,737	0,802	1,007	0,325	0,611	0,469	0,733	0,627	0,585	0,654	0,502	0,925	0,255
16,53	6,94	2,747	18,41	4,34	11,06	10,04	3,96	7,92	3,433	8,313	6,593	2,067	10,71	3,98	10,59	2,607
4,627	1,334	0,7	4,154	0,578	1,034	1,028	0,282	0,896	0,674	0,843	0,771	0,728	0,979	0,642	1,257	0,287
16,67	7,78	2,527	18,19	3,847	10,31	9,26	3,747	7,207	3,073	8,38	7,333	1,887	11,81	3,367	9,68	2,173
4,67	1,288	0,412	2,941	0,529	0,792	0,715	0,447	0,566	0,296	0,697	0,847	0,845	1,345	0,502	1,14	0,212
17,27	7,883	2,823	25,23	4,02	13,54	10,98	3,873	8,533	3,553	9,78	8,167	2,553	12,89	3,193	13,55	2,833
4,847	2,017	0,715	3,618	0,452	1,543	1,155	0,219	0,723	0,403	1,078	0,641	0,567	1,289	0,454	2,077	0,333
15,47	7,997	3,353	21,53	3,847	13,35	10,4	3,54	8,287	3,64	8,693	7,02	2,727	11,61	3,38	11,63	2,553
6,232	2,361	0,582	3,275	0,467	1,725	0,874	0,424	0,68	0,512	0,775	0,766	0,812	1,738	0,768	1,806	0,261
13,67	5,687	2,143	20,03	4,627	11,58	10,19	3,5	7,933	3,293	9,407	7,773	2,24	12,43	3,833	10	2,433
4,894	0,935	0,451	4,3	0,564	0,705	0,907	0,536	0,727	0,566	1,014	0,915	0,647	1,396	0,728	1,153	0,266
16,27	5,627	1,627	19,57	4	11,45	10,06	3,307	7,84	3,36	9,273	8,08	2,2	12,44	3,553	10,27	2,347
4,906	1,205	0,342	4,344	0,436	1,084	1,024	0,263	0,741	0,593	0,886	0,913	0,525	1,645	0,366	1,173	0,119
11,75	5,255	2,018	15,13	3,435	10,87	9,115	3,34	7,44	2,52	8,025	6,74	1,68	10,63	3,26	10,01	2,41
3,059	1,314	0,536	2,87	0,469	1,577	0,885	0,345	0,586	0,341	0,847	0,747	0,534	1,565	0,672	1,221	0,354
12,55	4,928	2,138	16,25	3,509	11,78	9,055	3,418	6,682	2,782	7,864	5,745	2,845	10,66	3,827	10,54	2,509
4,803	0,943	0,38	2,318	0,277	1,103	0,781	0,319	0,567	0,389	0,809	0,766	0,579	1,079	0,408	0,983	0,197
19,67	7,893	2,203	24,18	5,333	12,59	10,55	3,98	8,493	3,767	9,22	8,113	2,3	13,05	3,347	12,57	2,793
5,394	2,183	0,55	3,579	1,059	1,507	1,114	0,619	0,874	0,637	1,077	0,805	0,854	1,933	0,799	1,91	0,349
22,27	9,817	2,57	25,17	5,32	12,59	10,91	3,98	8,3	3,867	8,733	7,333	2,173	12,97	3,827	12,43	2,687
7,206	3,215	0,66	5,4	1,016	1,581	1,244	0,4	0,989	0,547	0,919	0,857	0,493	1,789	0,807	1,453	0,372
14	5,184	1,753	17,59	4,156	10,65	9,981	3,175	8,188	3,4	8,513	7,1	1,8	10,41	3,569	10,06	2,419
4,32	1,484	0,516	2,646	0,533	1,662	1,015	0,401	0,614	0,386	0,755	0,683	0,626	1,48	0,502	0,782	0,248
18	6	1,607	21,54	4,621	11,94	9,6	3,507	7,586	3,471	7,8	6,6	1,729	9,457	3,164	10,92	2,6
3,397	1,162	0,508	3,905	0,814	1,222	0,831	0,395	0,638	0,508	0,729	0,689	0,468	1,046	0,393	1,152	0,232
13,67	5,983	2,07	17,92	3,883	12,98	9,033	3,383	7,417	3,433	7,767	6,317	1,7	9,883	2,95	11,8	2,917
1,211	0,739	0,326	2,036	0,397	2,225	0,776	0,248	0,714	0,535	0,967	1,04	0,245	1,098	0,635	1,517	0,248
16,5	5,755	1,845	18,45	4,34	12,42	9,47	3,64	7,79	3,64	8,01	6,56	1,95	9,97	2,61	12,06	2,84
5,061	1,391	0,488	3,733	0,493	1,47	0,838	0,32	0,517	0,448	0,795	0,875	0,295	0,93	0,331	1,442	0,288
16,53	6,773	2,213	20,49	4,007	13,3	10,47	3,553	8,08	2,827	8,26	6,293	2,733	9,407	2,76	13,07	2,14
4,549	1,618	0,573	3,137	0,456	1,435	0,957	0,29	0,642	0,324	0,636	0,811	0,623	0,712	0,297	1,524	0,184
12,36	6,218	2,282	18,75	3,818	13,26	9,864	3,573	8,109	2,891	8,3	6,936	2,245	9,773	2,645	11,41	2,364
3,828	1,607	0,495	2,017	0,462	1,484	0,872	0,377	1,016	0,308	1,079	0,98	0,585	1,707	0,262	1,769	0,548
15,33	6,027	1,993	21,57	3,74	12,89	10,19	3,74	7,827	3,193	8,4	7,267	1,967	10,13	2,6	11,32	2,34
5,3	1,711	0,492	4,53	0,366	1,935	1,073	0,314	0,984	0,428	1,022	0,9	0,541	1,057	0,293	1,597	0,481