LES NATURALISTES BELGES

NUMERO SPECIAL DE LA SECTION ORCHIDEES D'EUROPE

volume 97 (Orchid. 29) **hors-série - 2016**

Publication annuelle de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges

Créée en 1979 au sein des Naturalistes belges, la Section regroupe les membres intéressés par les Orchidées du Paléarctique occidental. Ses buts sont l'observation et l'étude des Orchidées dans leurs milieux naturels.

Beaucoup d'espèces d'Orchidées indigènes étant menacées par la disparition de leurs milieux et par les prélèvements abusifs, la Section entreprend et appuie toute action allant dans le sens de la protection des habitats. Elle veille également au respect scrupuleux, par ses membres et par toutes les personnes, des mesures prises en vue de la sauvegarde des espèces végétales et de leurs milieux.

La Section Orchidées d'Europe organise, au cours des mois d'avril à septembre, des excursions et séjours consacrés à la prospection des sites, à l'étude des Orchidées indigènes ainsi qu'à l'initiation à la connaissance des Orchidées. D'octobre à février, sont proposés des conférences et exposés sur des thèmes divers (comptes rendus d'excursions et de voyages, études approfondies sur la systématique et la répartition des orchidées indigènes...). Les programmes des activités sont consultables sur notre site **http://www.orchideurope.be/**.

Première Présidente: Françoise COULON † (1979-1997)

Président: Pierre DEVILLERS, avenue de l'Oiseau Bleu 11, 1150 Bruxelles
E-mail: sphegodes@hotmail.com

Membres du Comité: François BRIGODE, Colleta DELFORGE-ONCKELINX, Pierre DELFORGE, Jean DEVILLERS-TERSCHUREN, Claude PARVAIS.

Numéro spécial de la Section Orchidées d'Europe

Rédacteur: Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

Comité de lecture de ce numéro: C. DELFORGE-ONCKELINX, P. DEVILLERS, Ch. VERSTICHEL, É. WALRAVENS, G. WOUTERS-NEVIN.

Les articles sont toujours soumis à 2 referees évaluateurs.

La reproduction même partielle ou reformulée, par quelque procédé que ce soit, des articles publiés dans *Les Naturalistes belges* n'est autorisée qu'après accord écrit préalable de l'éditeur.

Suggestions aux auteurs

Les notes et articles originaux en français ou en anglais contenant des informations nouvelles se rapportant aux Orchidées européennes sont les bienvenus. Le manuscrit doit être approuvé par le Comité de lecture et ne pas avoir déjà été publié ou déposé auprès d'une autre revue. Le travail sera fourni avant le 30 septembre, sur CD-ROM ou par fichier joint à un e-mail, document Word 1997-2004. Le texte sera en Times 12, les fichiers graphiques en 600 dpi format TIFF ou JPEG haute qualité. Pour le titre, les notes infrapaginales, qui doivent être évitées, les références et la bibliographie, l'auteur se conformera aux usages de notre revue. Seuls les titres qui sont cités dans le texte peuvent figurer dans la bibliographie. L'article commencera par un résumé en anglais et une liste de mots-clés. Un résumé en français accompagnera également les articles en anglais. Un PDF des articles est offert à l'auteur ou au premier auteur. Les articles refusés ne seront pas retournés. La correspondance relative aux manuscrits est à adresser au Rédacteur.

Section Orchidées d'Europe
Bilan des activités 2014-2015

par Pierre DELFORGE (*), Pierre DEVILLERS (**) et Thomas LAMBRECHTS (***)

Abstract. *Delforge, P., Devillers, P. & Lambrechts, Th. - Section Orchids of Europe - Report of activities 2014-2015.* The winter program comprised illustrated talks on a wide variety of topics: distribution, systematics, identification, hybrids, ecology, protection, as well as discussions on techniques and other aspects of orchid study. Summer field trips and significant observations are reported.

Key-Words: Orchidaceae; flora of Belgium, France, Greece, Israel, Italy, Scotland, Sicily.

En octobre 2014, nous entamions la trente-sixième année d'activités de notre Section qui comptait, en mars 2015, 101 membres, issus des 3 communautés et des 3 régions de Belgique, ainsi que de 8 pays étrangers.

Activités d'hiver

Ces activités ont eu lieu à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, à Bruxelles. Tous les exposés étaient illustrés de photographies numériques.

8 novembre 2014.- a. Bilan des activités de la Section pour 2013-2014 présenté par C. Parvais (Delforge et al. 2015), exposé illustré de photographies de membres participants. Cet exposé se clôture par la présentation du nouveau Président, Th. Lambrechts, qui fait une brève allocution pour marquer sa prise de fonction.

b. Orchidées de la Région de Bruxelles-Capitale par P. Devillers et A. Boeckx qui évoquent d'abord l'évolution des paysages de la région ainsi que sa géologie. Les vallées bruxelloises sont creusées dans des sables du Tertiaire, soit décalcifiés (du Bruxellien), soit calcarifères (du Lédien). Au XIX^{e} siècle, de vastes marais occupaient encore certaines vallées, notamment à Laeken, à Uccle, à Woluwe-Saint-Pierre et à Woluwe-Saint-Lambert, alors

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

(**) avenue de l'Oiseau Bleu 11, 1150 Bruxelles, Belgique
E-mail: sphegodes@hotmail.com

(***) square J. Hanse 1 bte 4, 1200 Bruxelles, Belgique
E-mail: thomlambrechts@gmail.com

Manuscrit déposé le 21.X.2016, accepté le 5.XI.2016

que, par contre, la Forêt de Soignes occupait une superficie plus réduite qu'aujourd'hui. Certaines prairies marécageuses importantes, comme le Bempt, sont aujourd'hui asséchées et urbanisées.

Une vingtaine d'espèces d'Orchidées [1] ont été signalées à un moment ou à un autre sur le territoire de la Région (e.g. Piré & Muller 1866; Saintenoy-Simon 1995). Beaucoup de celles-ci semblent disparues depuis longtemps. C'est le cas par exemple d'*Anteriorchis coriophora*, de *Coeloglossum viride*, de *Gymnadenia conopsea*, d'*Herorchis morio* ou encore d'*Orchis militaris* et d'*Ophrys insectifera*, ce dernier, par exemple, observé pour la dernière fois en 1942 au Rouge-Cloître, à Auderghem (e.g. Allemeersch 2006). Par ailleurs, il n'y a pas de données fiables pour certaines espèces signalées au XIX^e^ siècle, comme *Dactylorhiza incarnata* par exemple, ou encore *D. maculata*, qui n'a été distingué de *D. fuchsii* qu'assez récemment.

Actuellement, 5 espèces peuvent être considérées comme sporadiques dans la dition:

1. *Platanthera chlorantha* a été mentionné au XIX^e^ siècle notamment dans les marais du Laerbeek (Jette) et de Saint-Job (Uccle) et, plus récemment, à Berchem-Sainte-Agathe (Tavernier et al. 1980), ainsi que dans le cimetière de Ganshoren en 2012 et dans un jardin de Woluwe-Saint-Pierre en 2014.
2. *Dactylorhiza majalis* était connu jadis notamment des marais du Bempt, de ceux de la vallée de la Woluwe, où il formait de grandes populations, et de la Forêt de Soignes; 2 individus ont fleuri ces 3 dernières années à Woluwe-Saint-Lambert, dans la réserve Hof ter Musschen (M. Durant, comme pers. à P. Devillers).
3. *Anacamptis pyramidalis* a été signalé à Laeken au XIX^e^ siècle; un individu a fleuri en 1992 et 1994 dans le cimetière d'Uccle-Verrewinkel (Ch. Joukoff in Coulon 1995; in Saintenoy-Simon 1995); il a été vu en 2014 à Anderlecht et sur un talus bordant le Ring à Woluwe-Saint-Lambert.
4. Il ne semble pas y avoir de données anciennes pour *Himantoglossum hircinum*; l'espèce a cependant été vue dans les friches de Delta (Auderghem) en 2012, site détruit et bâti en 2013; en outre, 2 individus d'*H. hircinum* ont fleuri sur un talus d'échangeur autoroutier à Berchem-Saint-Agathe en 2013, un seul en 2014.
5. *Ophrys apifera*, enfin, est une espèce à éclipses, qui a été considérée comme sporadique dans la dition. Assez récemment, une belle population a fleuri pendant plusieurs années en lisière de la Forêt de Soignes, au Plateau de la Foresterie (Boitsfort) (e.g. Doornaert 1988; Gallez-Richel 1990) puis semble avoir disparu. Cette populations paraissait la seule connue dans la Région (e.g. Saintenoy-Simon 1995). Cependant, *O. apifera* est actuellement signalé dans 8 communes bruxelloises, notamment à Etterbeek, sur le Campus de la Plaine de l'Université Libre de Bruxelles; il a aussi fleuri en 2015 au Laerbeek (Jette, cf. pl. 2 in hoc op.), ainsi que dans un jardin à Woluwe-Saint-Pierre.

L'orateur envisage ensuite les Orchidées vues lors des excursions de la Section Orchidées d'Europe dans la Région de Bruxelles-Capitale et sa périphérie, notamment *Dactylorhiza fuchsii*, *D. praetermissa*, *Epipactis helleborine*, *E. phyllanthes*, *Neottia nidus-avis*. La problématique de ces espèces est discutée

[1] Pour les Orchidées, la nomenclature suit celle de Delforge 2016a

dans divers comptes rendus et articles parus dans notre Bulletin (e.g. DELFORGE et al. 2015: 7; DELFORGE 2016B; excursion du 13 juin 2015 in hoc op.). Nous y renvoyons le lecteur intéressé.

22 novembre 2014.- Orchidées de Sicile et du sud de l'Italie par D. TYTECA. L'exposé rassemble les observations effectuées lors de plusieurs prospections, en mars 2003 en Campanie, en avril 2006 dans les Pouilles, notamment au Monte Gargano, en 2008 dans la Basilicate et la Campanie, en 2012 et 2014 en Sicile. Lors de tels périples dans l'un des pays européens le plus riche en Orchidées, un très grand nombre d'espèces peuvent être vues. Le conférencier en passe 79 en revue, dont une bonne moitié d'*Ophrys*, et quelques hybrides. Nous n'en rappellerons que quelques-unes ici, dans l'ordre où elles ont été présentées: *Paludorchis palustris* de la région de Salente, *Herorchis longicornu* de Sicile, *Vermeulenia collina* et *Anteriorchis fragrans* du Monte Gargano, *Orchis quadripunctata* de Sicile, *Serapias apulica* du Monte Gargano, *Ophrys gackiae*, *O. sabulosa*, *O. laurensis*, *O. flammeola*, *O. archimedea* et *O. mirabilis* de Sicile, *O. tardans*, *O. candica*, *O. parvimaculata* et *O. celiensis* des Pouilles, *O. serotina* et *O. cinnabarina* de la Basilicate, *O. promontorii* du Monte Gargano ou encore *O. explanata* de Sicile.

13 décembre 2014.- a. Orchidées des Dolomites (Italie) par P. DELFORGE qui nous présente quelques observations effectuées à la mi-juillet 2012, en compagnie de C. Delforge-Onckelinx et de E. Delforge, dans plusieurs sites renommés, notamment le col Pordoi (Groupe de la Sella, à la limite du Trentin-Haut-Adige et de la Vénétie), le Catinaccio (= Rosengarten, province de Bolzano) et l'Alpe di Siusi (= Seiser Alm, province de Bolzano). La présentation des Orchidées se fait dans l'ordre systématique. De nombreuses photographies qui illustrent la conférence ayant été publiées récemment (in DELFORGE 2016A), leur références précises sont indiquées ici afin que le lecteur intéressé puisse les retrouver aisément.

Nous voyons d'abord les *Epipactis*, *E. atrorubens*, dont des individus hypochromes (fig. in DELFORGE 2016A: 36), *E. helleborine* var. *orbicularis* (ibid.: 50A-B) et *E. atrorubens* × *E. helleborine* (*E.* ×*smalhausenii* K. RICHTER), puis quelques *Goodyera repens* en fleurs, accompagnés d'un véritable tapis de rejets feuillés en provenance de leurs stolons (ibid.: 50A), ainsi que des touffes de *Chamorchis alpina* (ibid.: 106B) et de belles populations de *Traunsteinera globosa* en pleine floraison (ibid.: 105A-C). Après *Pseudorchis albida* var. *tricuspis*, c'est le genre *Gymnadenia* qui est abordé, ensemble le plus intéressant et le mieux représenté en juillet dans la région. Nous voyons d'abord *G. conopsea* (ibid.: 119A), *G. odoratissima* (ibid.: 121A-B) et leur hybride, *G.* ×*intermedia* PETERMANN, puis c'est la Section *Nigritella* qui est envisagée avec *G. rhellicani* (ibid.: 123A-B) et ses étonnantes variations de couleurs, *G. austriaca* (ibid.: 128A), *G. miniata* et sa variété locale (*G. miniata* var. *dolomitensis*, ibid.: 130A), ainsi que ses formes, petite (*G. miniata* var. *miniata* f. *minor*), bicolore (*G. miniata* var. *miniata* f. *rosea*) et hygrophile (*G. miniata* var. *dolomitensis* f. *hygrophila*, ibid.: 130C). Le conférencier explique en détails les difficultés taxonomiques suscitées par les nigritelles apomictiques et justifie son choix

du rang de forme pour des taxons qui ont été récemment décrits au rang d'espèce (cf. DELFORGE 2011 et ses références).

Quelques hybrides de *Gymnadenia*, encadrés de photographies de leurs parents, sont ensuite présentés, *G. conopsea* × *G. rhellicani* [*G.* ×*suavolens* (VILLARS) WETTSTEIN], *G. austriaca* × *G. conopsea* (fig. in DELFORGE 2016A: 118), *G. austriaca* × *G. odoratissima* et *G. austriaca* × *Pseudorchis albida*. La fin de l'exposé est consacrée à *Coeloglossum viride* ainsi qu'à quelques *Dactylorhiza*, *D. cruenta*, *D. alpestris* et *D. fuchsii*, dont un exemplaire hyperchrome clôture l'exposé.

b. Orchidées d'Israël par D. TYTECA. Lors d'un séjour en mars 2014 en compagnie de J.-L. Gathoye, une vingtaine d'espèces d'Orchidées ont été observées dans un pays plus petit que la Belgique, puisqu'il a une superficie de 20.770 km², et fort peuplé, avec quelques 8.000.000 d'habitants. Israël, où environ 35 espèces d'Orchidées sont connues, est en grande partie calcaire; le point culminant se situe au mont Hermon (2.814 m), le point le plus bas à la Mer Morte (-408m). Après avoir rappelé ces quelques données géographiques, le conférencier évoque les zones où il a herborisé, qui se situent essentiellement en Galilée. Parmi les espèces présentées, nous retiendrons les plus originales: *Orchis galilaea*, *O. punctulata*, *Serapias levantina*, *Anteriorchis sancta*, décrit des environs de Jérusalem, *Herorchis israelitica*, *Vermeulenia papilionacea* var. *palaestina*, *Ophrys galilaea*, ainsi qu'un représentant du groupe d'*O. umbilicata*, *O. carmeli*, très varié et répandu en Israël (cf. TYTECA in DELFORGE 2016A: 382, fig. C)

10 janvier 2015. Orchidées de l'Aveyron par C. PARVAIS qui nous rappelle ce voyage très réussi de la Section Orchidées d'Europe, pourtant effectué dans des conditions climatiques peu favorables, puisqu'il avait fait anormalement froid et pluvieux. En 6 jours, du 18 mai au 23 mai 2014, nous avions vu 44 espèces d'Orchidées, dont 41 en fleurs, ainsi que 25 hybrides différents, dont 20 d'*Ophrys*. Un compte rendu détaillé de ce voyage ayant déjà été publié dans notre revue (VERSTICHEL et al. 2014), nous y renvoyons le lecteur intéressé.

7 février 2015.- a. Orchidées du Péloponnèse et de l'île de Cythère (Grèce) par J. MAST DE MAEGHT. Cette région et cette île particulièrement intéressantes ont déjà fait l'objet d'exposés à notre tribune (e.g. récemment encore DELFORGE in BRIGODE & DELFORGE 2012; DELFORGE in DELFORGE & BREUER 2014; PARVAIS in DELFORGE et al. 2015). C'est cependant toujours avec plaisir que nous revoyons les orchidées printanières grecques. L'exposé rend compte des observations les plus marquantes effectuées du 11 avril au 3 mai 2014. Parmi les nombreuses espèces présentées, nous retiendrons, de l'île de Cythère *Anacamptis pyramidalis* var. *cerigensis*, *Ophrys calypsus* et ses variétés, *O. cytherea*, *O. kedra*, *Serapias orientalis*, *Vermeulenia papilionacea* var. *aegaea*, du Péloponnèse, *Ophrys malvasiana*, *O. mycenensis*, *O. taygetica*, ainsi qu'*O. "scolopax* subsp. *nestoris"*, un essaim hybride de quelques individus sporadiques, décrit de Messénie comme sous-espèce (ALIBERTIS 2011), illustré ici par des photographies de Z. Antonopoulos (clichés publiés in DELFORGE 2016A: 292, fig. B). Plusieurs articles sur les Orchidées du Péloponnèse et de l'île de

Cythère ont été publiés dans notre revue (Delforge 1996, 2004, 2010; Parvais & Delforge 2014); le lecteur intéressé y trouvera de plus amples informations.

b. Ballades écossaises par C. Parvais qui nous présente les Orchidées vues au cours de 6 séjours successifs en juin et au début de juillet, de 2009 à 2014, en Écosse, ainsi que dans les Orcades du Nord, dans les Hébrides extérieures et intérieures et sur l'île de Holy Island, cette dernière située en Angleterre, mais à quelques encablures de la frontière écossaise. Après nous avoir présenté quelques paysages de ces très belles régions, l'exposé passe en revue, dans l'ordre systématique, les Orchidées. Nous voyons successivement *Epipactis palustris* et *E. sancta*, endémique de Holy Island, *Neottia cordata* et *N. ovata*, *Platanthera bifolia* et *P. chlorantha*, *Pseudorchis albida*, *Gymnadenia borealis* et *G. conopsea*, *Coeloglossum viride*. Le genre *Dactylorhiza* est très bien représenté en Écosse. Dans des zones humides alcalines, fleurissent *D. purpurella*, *D. coccinea* et *D. incarnata* s. str. tandis que *D. incarnata* var. *drudei* se cantonne dans les bas-marais acides. Nous voyons ensuite, de l'île de North-Uist, *D. ebudensis*, endémique, spécialiste des machairs, puis *D. purpurella*. Les choses se compliquent avec le groupe de *D. maculata*. *D. hebridensis*, des Hébrides extérieures, et *D. maculata* var. *rhoumensis*, des Hébrides intérieures, ne posent pas trop de problèmes, mais d'autres *D. maculata* s.l. sont plus difficiles à identifier sur photographies. Nous hésitons beaucoup face à certains individus (*D. ericetorum*? *D. maculata* s. str.?). L'orateur coupe court aux interrogations en nous montrant de superbes photographies d'oiseaux marins, dont l'Écosse et ses archipels regorgent.

Activités d'été

Du 2 mai au 9 mai 2015. Voyage en Aveyron (Var). Ce voyage très réussi, de l'avis unanime des participant a permis, en 8 jours, de voir 39 espèces d'Orchidées déterminables, ainsi que des hybrides différents, dont deux intergénériques. Un compte rendu détaillé de ce voyage est publié dans le présent bulletin (Verstichel et al. 2016). Nous y renvoyons le lecteur intéressé.

30 mai 2015. Excursion à la Montagne Saint-Pierre (Basse-Meuse, Province de Liège). Sous la direction de J. et B. Breuer et de Th. Lambrechts, nous retournons une fois encore dans cette région dont la flore orchidéenne est très riche. Nous l'avons de ce fait déjà visitée à plusieurs reprises (Coulon 1983, 1985, 1990; Coulon et al. 1999; Brigode & Delforge 2012). De plus, la Montagne Saint-Pierre a une valeur sentimentale et historique pour notre association puisque c'est à la suite d'une excursion sur ces collines en 1979, que des botanistes belges projetèrent de créer un groupe de travail consacré

à l'étude et à la protection des orchidées européennes. Ce groupe allait devenir notre 'Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges' (COULON et al. 1999).

Rappelons donc encore que la Montagne Saint-Pierre est un relief allongé d'orientation nord-sud, sur calcaires crétacés, qui longe la rive gauche de la Meuse dans le triangle constitué, au sud, par les localités belges d'Hallembaye et de Bassenge (province de Liège) et par la ville de Maastricht (Limbourg, Pays-Bas), au nord. Elle comprend une série de collines, de coteaux ou 'tiers', ainsi que des falaises de craie et de tuffeau. L'exceptionnel intérêt faunistique et floristique de la Montagne Saint-Pierre est dû à la présence de nombreuses espèces de plantes et d'insectes calcicoles et thermophiles, ainsi que de groupements végétaux subméditerranéens ou médio-européens, qui atteignent là la limite de leur répartition. Cette situation extraordinaire d'enclave thermophile a été maintes fois et depuis longtemps soulignée (e.g. DUMOULIN 1868; DE WEVER 1913; HEIMANS 1923, 1938; MARÉCHAL 1941; MARÉCHAL & PETIT 1963; PETIT & RAMAUT 1970, 1985; PUTS 1979, 1984). De ce fait, la Montagne Saint-Pierre a été logiquement intégrée dans le réseau Natura 2000 et dans un programme LIFE (voir, à ce sujet: http://heliantheme.eu).

La situation a bien évolué avec la mise en place de ce programme LIFE. Nous avons la chance aujourd'hui d'avoir une présentation, par R. VANHERCK (NATAGORA), des actions opérées et des résultats obtenus dans ce cadre. La visite des lieux nous permettra de les visualiser .

Il est à noter que, vu le grand nombre de sites intéressants dans la région, un repérage a été effectué par nos guides la semaine précédente. Ces observations sont également rapportées ici.

a. Nous entamons notre visite à Heyoul (Emael, entité de Bassenge), une des plus anciennes réserves de la Montagne Saint-Pierre. Elle est constituée de 3 sites interconnectés, essentiellement des pelouses sèches calcicoles, pentues, à l'exposition sud, qui abritent de ce fait de nombreuses espèces thermophiles. Ces pelouses sont entaillées par des carrières de silex et de marne actuellement abandonnées. Aujourd'hui, nous ne visiterons que Heyoul I et II, Heyoul III ayant été jugé, lors de la journée de préparation, moins riche.

Nous observons une très belle colonie de plusieurs centaines d'*Orchis anthropophora* et d'*O. militaris* parmi lesquels nous remarquons 5 individus qui se distinguent par leur robustesse, l'hybride *O. anthropophora* × *O. militaris* (*O.* ×*spuria* REICHENBACH f.). Nous remarquons également plusieurs centaines de *Neottia ovata*, la plupart encore en boutons, de même qu'une belle population d'une quarantaine de *Platanthera chlorantha*. Le joyau du site reste indubitablement la très belle population de *Coeloglossum viride*, qui comprend, cette année, plus de 50 individus en fleurs (Pl. 1). Lors de la journée de préparation, nous avons noté, sur Heyoul III, 4 *Dactylorhiza majalis* en fleurs, de très nombreux *D. fuchsii* encore en boutons, et une colonie relativement importante d'*Orchis anthropophora* et d'*O. militaris*.

b. Nous passons ensuite au Tier à la Tombe (Emael, entité de Bassenge), site installé sur une terrasse supérieure de la Meuse. Il comporte à la fois des zones calcaires formées essentiellement de craie et des alluvions acides constituées par des galets de Meuse. Cette configuration rend le Tier à la Tombe assez exceptionnel pour la faune entomologique et pour la flore, avec

la juxtaposition d'espèces acidophiles et calcicoles. Ce site est géré par pâturage et fauchage en rotation qui tiennent compte des époques de floraison des espèces végétales les plus intéressantes.

Nous observons d'abord en bas de pente un *Dactylorhiza majalis* en fin de floraison, déjà présent au même endroit il y a 4 ans. Nous remontons la pente à travers l'importante population d'*Aquilegia vulgaris*, pour retrouver vers le sommet plusieurs dizaines de *Dactylorhiza fuchsii* en début de floraison, quelques *Gymnadenia conopsea* encore en boutons, ainsi qu'une population importante de *Neottia ovata* en début de floraison. Etant donné le stade de développement trop peu avancé de ces plantes, nous ne retrouvons pas leur hybride, ×*Dactylodenia sancti-quintinii* (Godfery) J. Duvigneaud, découvert et observé ici en 2011 (Baeten et al. 2011, 2013).

c. Nous nous dirigeons ensuite vers la réserve de la Montagne Saint-Pierre, localisée en versant oriental, sur la terrasse principale de la Meuse. Ce versant a été creusé dans la craie par le fleuve, ce qui explique la présence de nombreuses espèces calcicoles dans la réserve. Celle-ci comprend différentes parties, qui se succèdent le long du Canal Albert. Du nord au sud: le Tier des Vignes, le Tier de Lanaye, le Tier de Nivelles et le Tier de Caster.

Nous parcourons le Tier de Lanaye en compagnie de R. Vanherck, qui nous montre les travaux réalisés sur ce site en vue de recréer des corridors écologiques entre les lambeaux de pelouse sèche encore présents. Environ 16 ha de forêts ont été éclaircis puis clôturés afin de gérer le site par pâturage en rotation. Seuls quelques arbres ont été laissés en place afin de maintenir des zones d'ombre. Le travail de recréation des pelouses sèches s'est avéré plus compliqué que prévu. L'ensemble des zones a été fauché après déboisement, mais le recru des plantes de sous-bois, et en particulier des ronces, est important. La gestion par pâturage doit donc prendre en compte la dynamique des ligneux et des plantes de sous-bois, mais également respecter les phases de floraison des Orchidées ainsi que le cycle de développement de *Meliteae cinxia*, papillon emblématique de la région. Après un an de mise en lumière, le bilan est mitigé. Néanmoins, nous observons quelques signes encourageants, avec l'apparition de 2 nouvelles stations d'orchidées: l'une d'*Ophrys insectifera* et l'autre d'*Orchis purpurea.*

Nous prospectons ensuite la partie plus ancienne, au nord du Tier de Lanaye, sur laquelle aucune action majeure n'a été entreprise. Nous observons une très belle population de quelques centaines de *Dactylorhiza fuchsii*, quelques dizaines d'*Orchis militaris* et d'*O. anthropophora*, ainsi que quelques hybrides entre ces 2 espèces, *O.* ×*spuria* (Pl. 1).

Notons encore que le site le plus méridional de la réserve, le Tier de Caster, a été prospecté lors de la journée de préparation par J. et B. Breuer. Ceux-ci ont constaté qu'il était moins riche en orchidées qu'auparavant. Quelques dizaines d'*Orchis purpurea* et d'*O. anthropophora* ont bien été vus là, mais, par contre, aucun *Ophrys*.

d. Nous nous rendons à la Friche et à l'Oseraie de Lanaye, réserve située en contrebas de la Montagne Saint-Pierre, le long du Canal Albert. C'est un site célèbre (par exemple Petit 1979; Coulon 1985a, 1990; Petit & Ramaut 1985; Delforge 1994: 131-132), établi sur des boues de dragage calcarifères provenant du creusement du canal Albert. Le site a malheureusement été l'objet

d'une "gestion" calamiteuse en 1996, qui s'est avérée désastreuse pour les Orchidées (COULON 1999). Cette phase de déclin, qui a duré plusieurs années, paraissait surpassée en 2011 (BRIGODE & DELFORGE 2012), mais il semble qu'une nouvelle détérioration affecte ce site. Lors de la journée de préparation, J. et B. BREUER ont constaté que sa richesse botanique était bien moins importante qu'en 2011, au point que la colonie substantielle de *Dactylorhiza fuchsii* et de *D. praetermissa*, visitée en 2011, n'a pas été retrouvée. Par ailleurs, la station du nord du site voit également fleurir moins d'Orchidées puisque seuls *Neottia ovata*, *Orchis militaris*, 2 *O.* ×*spuria* et quelques *Platanthera* sp. en boutons ont été observés.

e. Nous partons ensuite pour la Friche du Canal Albert/Port autonome de Liège. Comme le site précédent, cette friche est installée notamment sur des dépôts de vases calcarifères provenant du dragage du Canal Albert. Elle est située entre le Canal Albert et la Meuse. Contrairement aux 2 sites précédents qui nous avaient déçus, nous sommes agréablement surpris par l'évolution positive de cette friche en 4 ans, en particulier dans la jeune frênaie plantée où viennent également des Cornouillers mâles (*Cornus mas*) et divers saules (*Salix* div. spp.). Nous trouvons en lisière 8 pieds d'*Orchis simia* en fin de floraison puis, dans la frênaie même, une population de plusieurs milliers d'*O. militaris* en fleurs qui colorent le sous-bois. *Neottia ovata* est également présent en nombre, ainsi qu'une quarantaine de *Platanthera chlorantha*, 5 *P. bifolia* var. *latissima* et un pied d'*Anacamptis pyramidalis* encore en boutons. Autre agréable surprise, le maintien et le développement important des populations d'*Ophrys apifera*, totalisant plusieurs centaines d'individus en début de floraison.

f. Nous terminons la journée par la visite de la tranchée autoroutière de Boirs. Le creusement de cette tranchée dans le massif calcaire de la Montagne Saint-Pierre a amené la création d'une pelouse calcicole, actuellement en cours de colonisation par le Bouleau (*Betula pendula*). Ce site devient intéressant du point de vue botanique; il comporte maintenant une importante population d'*Anacamptis pyramidalis*, en début de floraison lors de notre visite. Nous avons également noté la présence d'un pied d'*Himantoglossum hircinum* en boutons en bord d'autoroute. Cette plante est protégée d'un fauchage précoce par la présence d'un ruban de signalisation.

6 juin 2015. Excursion à la Dune du Perroquet (Bray-Dunes, département du Nord, France) sous la houlette de Pierre WATKIN qui nous a préparé un parcours permettant de visiter successivement 5 pannes dunaires, toutes d'un grand intérêt botanique. La Dune du Perroquet est un vaste massif dunaire littoral de 250 ha qui forme un ensemble d'un seul tenant avec la Réserve naturelle belge du Westhoek (340 ha, La Panne, Flandre Orientale), ensemble malheureusement toujours échancré, en son centre, par des campings. La Dune du Perroquet, qui regroupe de grandes dunes paraboliques mobiles dans lesquelles des pannes sont enclavées, est propriété du Conservatoire du Littoral. Celui-ci gère notamment les pannes humides en les débroussaillant régulièrement et en les recreusant en leur centre pour éviter leur assèchement provoqué par les pompages intensifs destinés à l'irrigation des polders voisins et à l'approvisionnement en eau des urbani-

sations touristiques (Lemoine 1993, 1994). Rappelons que les pannes dunaires sont des dépressions creusées par le vent ou par l'Homme; elles sont temporairement humides l'hiver et généralement asséchées l'été. Le substrat sableux de ces cuvettes est enrichi en débris coquilliers, ce qui conduit à la formation d'un substrat alcalin au sein d'un massif dunaire cristallin.

Depuis 1992, cette gestion des pannes dunaires a entraîné la réinstallation d'importantes populations d'*Epipactis palustris* et de diverses espèces de *Dactylorhiza*, mais aussi d'autres plantes rares considérées comme disparues dans la région, comme *Gentianella uliginosa*, *Parnassia palustris* ou encore *Herminium monorchis* (Delforge & Mast de Maeght 2003; Delforge & Breuer 2014).

a. La visite de la première panne dunaire, assez petite et bien dissimulée dans les dunes, nous permet de nous familiariser avec les différentes espèces de *Dactylorhiza* présentes dans la réserve. Nous y trouvons de nombreux *Neottia ovata*, environ 200 *Dactylorhiza praetermissa* var. *praetermissa*, mais également une vingtaine de *D. praetermissa* var. *junialis*, dont les feuilles sont maculées de taches violettes en anneau caractéristiques. Une centaine de *D. incarnata* les accompagnent (Pl. 1), parmi lesquels nous remarquons 2 individus se distinguant par une grande robustesse, une tige très épaisse et un grand nombre de feuilles; nous rapportons ces 2 individus à *D. incarnata* var. *latissima*. Nous identifions également une dizaine d'hybrides *D. incarnata* × *D. praetermissa* [*D.* ×*grandis* (Druce) P.F. Hunt]. En bordure orientale de la panne, nous voyons encore un groupe d'une dizaine de *D. fuchsii*.

b. La deuxième panne est plus grande et la problématique de la gestion complexe de ces milieux fragiles y est plus visible. La dynamique naturelle de tels sites est une colonisation rapide du milieu par des ligneux. Ceux-ci forment des broussailles touffues, une fermeture qui entraîne une diminution de la diversité botanique. Ces sites doivent donc être gérés par fauchage et/ou pâturage, ce qui induit des coûts non négligeables. La deuxième panne a été débroussaillée sur ses pourtours par un bulldozer, technique lourde qui a entraîné une diminution très importante du nombre d'Orchidées.

Nous retrouvons ici les 3 espèces d'Orchidées vues dans la première panne, *Dactylorhiza incarnata* et *D. praetermissa* en très grand nombre, accompagnés de nombreux hybrides, une vingtaine de *D. fuchsii*, ainsi que de nombreux *Neottia ovata* et *Epipactis palustris*, ce dernier visible sous la forme de rosettes de feuilles. Une bonne surprise est la présence, au centre de la panne, d'une vingtaine d'*Herminium monorchis*, dont certains déjà en début de floraison (Pl. 1). Nous notons aussi quelques *Pyrola rotundifolia*.

c. La troisième panne dunaire s'avère assez difficile d'accès. Son intérêt principal est la présence d'un individu de *Gymnadenia conopsea*, qui n'est pas ici dans un habitat que nous considérons comme habituel dans nos régions, mais qui est reconnu, bien que rare, dans les îles Britanniques (e.g. Summerhayes 1976; Allan et al. 1993; Ettlinger 1997; Foley & Clarke 2005). *Neottia ovata* est également présent en très grand nombre, dont un individu remarquablement robuste, porteur d'une inflorescence très dense. Nous retrouvons à nouveau ici *Dactylorhiza pratermissa* et *D. fuchsii* en très grande

Planche 1. Excursions du 30.V.2016 à la Montagne Saint-Pierre (Province de Liège, Belgique) et du 6.VI.2016 à la Dune du Perroquet (Département du Nord, France).
En haut: 30.V.2016. À gauche: *Coeloglossum viride*. Heyoul; à droite: un groupe d'*Orchis anthropophora* × *O. militaris* (*O.* ×*spuria*). Tier de Lanaye. **En bas**: 6.VI.2016. À gauche: *Herminium monorchis*; à droite: *Dactylorhiza incarnata*.

(photos Th. Lambrechts)

nombre, accompagné de quelques pieds de *D. praetermissa*. Bien que ces 3 espèces semblent souvent s'hybrider, il nous est toujours possible, pour chacune d'elles, de repérer des individus qui semblent bien caractérisés.

d. Les quatrième et cinquième pannes sont séparées par une haie étroite percée d'un chemin qui les relie. Nous observons ici de très nombreuses rosettes d'*Epipactis palustris*, ainsi qu'une très importante colonie de plusieurs milliers de plantes hybridées de *Dactylorhiza* au sein de laquelle il est très malaisé d'identifier des représentants "purs" des parents, *D. incarnata*, *D. fuchsii* et *D. praetermissa*. Quelques individus de *D. incarnata* présentent une maculation pourpre noirâtre importante sur la face supérieure des feuilles, évoquant celle de *D. incarnata* var. *haematodes*. Un groupe de 5 *D. incarnata* assez trapus, robustes, avec la base de l'inflorescence proche du niveau du sol, retient notre attention mais nous hésitons cependant à les identifier formellement à *D. incarnata* var. *lobelii*.

Ce dernier site est en tout cas magnifique et nous terminons l'excursion sur cette vision de pelouse rase fleurie et vivement colorée.

13 juin 2015. Excursion dans la périphérie bruxelloise (Région de Bruxelles-Capitale et province du Brabant flamand), guidée par Alain Boeckx, Pierre Devillers et Jean Devillers-Terschuren. Notre premier arrêt se situe dans le parc d'Osseghem (Bruxelles-Ville) où subsiste la seule station de *Neottia nidus-avis* actuellement connue en Région de Bruxelles-Capitale. Sans quitter les chemins qui sillonnent le parc, nous observons 12 individus de *N. nidus-avis*, malheureusement en fin de floraison à ce moment.

Le reste de la matinée est consacré à la visite de pelouses développées dans et autour de l'échangeur autoroutier de Strombeek-Bever (entité de Meise), qui sont situées en Brabant flamand, mais qui sont quasi contiguës à la Région de Bruxelles-Capitale. Ces pelouses, formées sur des terres rapportées, en partie au moins calcarifères, sont évidemment d'origine récente mais font l'objet depuis quelques années d'une remarquable gestion par la Région Flamande, ce qui a favorisé leur colonisation par de nombreuses orchidées, par d'autres plantes rares et par une entomofaune riche et variée. Nous parcourons trois des grandes pelouses cernées par les axes autoroutiers, ainsi qu'une pelouse plus petite, qui s'étire le long de la limite avec la Région de Bruxelles-Capitale. Nous y dénombrons plus de 1.000 *Anacamptis pyramidalis*, plus de 100 *Ophrys apifera* et *Neottia ovata*, 38 *Himantoglossum hircinum*, 8 *Dactylorhiza praetermissa* très "typiques", 2 *D. fuchsii* et 1 *Platanthera chlorantha* (Pl. 2). Parmi les autres plantes observées sur les sites, citons, comme particulièrement intéressantes, 75 *Orobanche purpurea*, de nombreux *Lathyrus nissola* et *Blackstonia perfoliata*, ainsi que plusieurs belles stations d'*Ononis repens*.

Au cours de l'après-midi, nous visitons d'abord un bel ensemble de prairies humides et de cariçaies situées en lisière du Bois du Laerbeek à Jette (Région de Bruxelles-Capitale). Ce bois abrite une centaine de *Dactylorhiza fuchsii*, aux caractères morphologiques bien tranchés, avec un spectre de variation assez similaire à celui que l'on trouve dans les grandes zones humides de la région, comme le marais du Torfbroek à Berg (Brabant flamand). Nous exa-

Planche 2. Excursion du 13.VI.2015 dans la périphérie bruxelloise.
Strombeek-Bever (Meise). **En haut** à gauche: *Anacamptis pyramidalis*; à droite: *Dactylorhiza praetermissa*. **En bas** à gauche: *Platanthera chlorantha*; à droite: Bois du Laerbeek (Jette). *Ophrys apifera* à pétales assez allongés (cf. f. *friburgensis*).

(photos J. Devillers-Terschuren)

minons également deux plantes robustes à tige épaisse, dont l'inflorescence a malheureusement été coupée par des lapins. Au vu des seules feuilles, nous pensons pouvoir les rattacher à *D. praetermissa* ou à l'un de ses hybrides, une hypothèse qui sera confirmée en 2016. Quelques plantes d'*Epipactis helleborine* en boutons ainsi que quelques *Ophrys apifera* (Pl. 2) complètent le cortège orchidéen.

En fin de journée, nous nous rendons dans la haute vallée de la Woluwe, en particulier pour revoir le superbe Domaine des Silex, en lisière de la Forêt de Soignes, à Boitsfort (Région de Bruxelles-Capitale), que nous avions visité le 14 juin 2014 (Delforge et al. 2015). Ce site, géré en Réserve Naturelle, est accessible au public, soit à dates fixes, soit sur rendez-vous. Le Domaine des Silex, ancienne propriété du roi Léopold II, qui en a fait don à l'État en 1901, est une propriété privée appartenant à l'administration de la Donation Royale et gérée par la Commission Ornithologique de Watermael-Boitsfort (COWB) en collaboration avec Bruxelles-Environnement (IBGE). Le site comprend principalement un étang de 1 ha localisé en amont du Grand Étang de Boitsfort, une ceinture de prairies humides entourant l'étang et des lisières forestières. L'étang était, avant la reprise de la gestion par la COWB, consacré à la pisciculture. La restauration des berges de l'étang, de la qualité de ses eaux et de sa végétation a été un objectif essentiel de la gestion. Le domaine, y compris le Grand Étang de Boitsfort qui y est associé, abrite aujourd'hui une diversité biologique remarquable, notamment dans des groupes emblématiques comme les oiseaux, les chauves-souris et les odonates.

Les orchidées ont fait leur apparition au Domaine des Silex en 2005. Un pied unique de *Dactylorhiza* a fleuri au bord de l'étang. Il a été identifié à l'époque comme *D. praetermissa*, soit var. *junialis*, soit quelque peu introgressé par *D. fuchsii* (ce qui est peut-être la même chose). La suggestion de la var. *junialis* ou de l'introgression reposait sur le dessin appuyé et continu du labelle et les taches annulaires qui maculaient les feuilles. Cette plante de 2005 fleurissait toujours en 2015 (Pl. 3). La comparaison des photos prises par Jean Devillers-Terschuren le 9 juin 2005 et le 14 juin 2014 montre clairement qu'il y a eu peu de changement dans le dessin des fleurs ou la structure d'ensemble de la hampe florale, sauf que celle-ci est devenue plus robuste. Par contre, la plante initiale à essaimé puisque lors de l'excursion de 2014 nous avons compté 19 pieds fleuris dans un espace relativement restreint le long de la berge de l'étang, les plus éloignés à environ 20 m de la plante mère. Constatation intéressante, les nouvelles plantes, plus petites que ne l'est devenue la plante de 2005, montrent moins de caractères de *D. fuchsi*i (ou de la var. *junialis*) que celle-ci. Certaines d'entre elles présentaient, en 2014, des caractères presque purs de *D. praetermissa* var. *praetermissa.*

Nous retrouvons aujourd'hui, en 2015, la population de *Dactylorhiza praetermissa* var. *junialis* et/ou d'hybrides *D. praetermissa* × *D. fuchsii* qui continue à prospérer (Pl. 3). Nous en comptons 21 individus. De l'autre côté de l'étang est apparu cette année une plante dont les caractères rappellent fortement *D. maculata*. Nous l'examinons longuement mais convenons qu'il serait imprudent d'identifier un individu unique et isolé et de l'attribuer à une espèce pour laquelle il n'existe aucune observation certaine en Région de

Planche 3. Excursion du 13.VI.2015 dans la périphérie bruxelloise.
Domaine des Silex (Boitsfort). *Dactylorhiza praetermissa* cf. var. *junialis*.

En haut: inflorescences de 2 individus assez récents. **En bas**: vraisemblablement le premier individu apparu sur le site. Remarquez les taches en anneau sur les feuilles, maculation considérée comme caractéristique de *D. praetermissa* var. *junialis*.

(photos P. Delforge, 9.VI.2015)

Bruxelles-Capitale. Nous terminons l'excursion par une brève visite au Parc Tournay-Solvay où se développe, en bordure d'étang, une population très dense et nombreuse de *Neottia ovata*.

25 juillet 2015. Excursion en Forêt de Soignes (Région de Bruxelles-Capitale), guidée par P. Devillers. Cette excursion d'une demi-journée, était destinée à l'observation d'*Epipactis phyllanthes*, comme nous l'avions fait déjà le 30 juin 2012 (Delforge & Devillers 2013). Elle s'est déroulée sous une pluie battante. Les participants, courageux, auront néanmoins l'occasion de découvrir la remarquable extension de la population historique d'*E. phyllanthes* var. *degenera*, découverte en juillet 1988 le long de la chaussée de Tervueren (Coulon 1989; Devillers & Devillers-Terschuren in Coulon 1990; Devillers & Devillers-Terschuren 1999). Cette extension a été récemment trouvée dans les talus d'une rue de Woluwe-Saint-Pierre, proche de la chaussée de Tervueren. Nous y examinons 45 plantes (Pl. 4).

Ensuite, quelques-uns d'entre nous prospecteront la station historique et constateront qu'elle a essaimé à partir du bord de la chaussée de Tervueren vers l'intérieur de la forêt. Deux éricacées remarquables pour la Région de Bruxelles-Capitale sont notées lors de la préparation de l'excursion ou de prospections ultérieures des stations d'*E. phyllanthes*. Un exemplaire de *Pyrola minor* trouvé, en fruits, le 11 juillet, dans le talus qui abrite les épipactis à Woluwe-Saint-Pierre, était encore en bon état lors de l'excursion.

Revenant sur les lieux le 5 août, P. Delforge remarque la présence de plusieurs individus en fleurs de l'hybride *Epipactis helleborine* × *E. phyllanthes*, *Epipactis ×bruxellensis*, qu'il a jadis décrit d'ici (Delforge 1996b; pl. 4 in hoc op.), ainsi que celle de petits *E. helleborine* grêles qui fleurissent tardivement parmi des individus plus robustes (cf. Delforge 2016b dans le présent bulletin).

Prospectant les stations de la chaussée de Tervueren le 12 août, Ph. Mariamé découvre une colonie de *Monotropa hypopitys* s. str. ("*M. hypopitys* subsp. *hypopitys*"), plante réputée rarissime ou disparue dans le centre de la Belgique. Visitant le site le 13 août sur les indications de Ph. Mariamé, J. Devillers-Terschuren et P. Devillers ont trouvé une seconde population de cette espèce et compté, pour les 2 populations, un total de de 32. L'identification a été confirmée par l'examen à la loupe et la macrophotographie des pièces florales.

Dans le domaine des publications, nous avons vu, le 15 novembre 2014, la parution du vingt-septième numéro Spécial Orchidées, un volume de 230 pages comportant 9 articles et 155 illustrations en couleurs, contributions de 9 auteurs différents.

Planche 4. Excursion du 25.VII.2015 en Forêt de Soignes (Woluwe-Saint-Pierre, Région de Bruxelles-Capitale).

En haut et en bas à gauche: *Epipactis phyllanthes* var. *degenera*, individus de l'extension récente de la station originale. **En bas** à droite: *E. helleborine* × *E. phyllanthes* (*E.* × *bruxellensis*) photographié le 5.VIII.2015.

(photos P. Delforge)

Par ailleurs, une observation intéressante a été effectuée par trois de nos membres. Depuis 2013, le bruit courait qu'*Himantoglossum robertianum* avait été trouvé en Belgique, du côté de la Montagne Saint-Pierre (Province de Liège, cf. excursion du 20 mai 2015). Cet ensemble très vaste s'étend, rien qu'en Belgique, sur plusieurs communes wallonnes et flamandes et comporte, notamment, près de 3 km² de réserves naturelles. Cette information était donc par trop imprécise pour qui souhaitait la vérifier.

En juin 2015, en visitant le Tier à la Tombe, B. et J. Breuer ont rencontré un botaniste néerlandais qui leur a assuré avoir vu plus tôt en saison un individu d'*Himantoglossum robertianum* non loin de là, dans la carrière de Loën (Lixhe, entité de Bassenge). Ce Site de Grand Intérêt Biologique (SGIB) est un ensemble de carrières désaffectées plus ou moins récemment. Le propriétaire, la cimenterie CBR s.a., y a aménagé en 2015, avec la collaboration R. Vanherck (NATAGORA), un sentier écologique et pédagogique qui a été couronné par le Quarry Life Award. Il était trop tard, en juin 2015, pour retrouver dans cette vaste carrière une plante de floraison précoce.

À la fin de février 2016, B. et J. Breuer entamèrent des recherches dans les environs de la carrière de Loën pour finalement trouver, le 12 mars, sur une des pelouses sommitales, un clone de 3 plantes en fleurs. Cette observations a été renouvelée le 19 mars en compagnie de P. Delforge (Pl. 5).

Comme nous l'avons déjà rappelé plus haut dans ce bilan, le caractère subméditerranéen de certaines parties de la Montagne Saint-Pierre est reconnu depuis longtemps. La présence d'*Himantoglossum robertianum* ici est cependant surprenante et se pose évidemment la question de son indigénat. En effet, *H. robertianum* est assez strictement méditerranéen, même si l'on constate depuis deux décennies une notable remontée de cette espèce vers le nord, en particulier, en France, dans le couloir rhodanien. Les plus proches stations de l'individu liégeois se situent, en effet, en France, dans le département du Rhône, un peu au nord de Lyon (Dusak & Prat 2010: 210-211), soit à plus de 560 km au sud de la carrière de Loën. Quelques individus isolés ont cependant été récemment signalés en Bretagne et en Normandie, mais leur indigénat est douteux (ibid.).

La distance maximale d'un transport naturel de graines d'Orchidées par le vent est estimée à 40 km (Arditti 1992; Rasmussen 1995), bien que des tempêtes printanières exceptionnelles puissent fortement augmenter cette estimation (e.g. Devillers & Devillers-Terschuren 2012). La dispersion de graines emportée par le vent (anémochorie) de Lyon jusqu'à la Montagne Saint-Pierre est donc très peu probable. Restent une introduction volontaire de graines semées ou une transplantation, une introduction involontaire de graines via les chaussures, les vêtements ou le matériel d'un botaniste ayant visité au printemps une zone méditerranéenne (anthropochorie), un transport de graines par un oiseau migrateur (ornithochorie) ou encore une dispersion à partir d'individus d'*H. robertianum* cultivés dans des jardins de la partie néerlandaise de la Montagne Saint-Pierre, comme ce fut le cas, jadis, pour un individu éphémère d'*Ophrys sphegodes* (Kreutz 1994; Delforge 1998).

Planche 5. *Himantoglossum robertianum* à la carrière de Loën. 19.III.2016.
(Lixhe, Montagne Saint-Pierre, province de Liège, Belgique)

En haut: le site. **En bas** à gauche: le clone de 3 plantes en fin de floraison; à droite: gros plan de la plus grande inflorescence.

(photos P. Delforge)

Quoi qu'il en soit, *Himantoglossum robertianum* semble bien installé sur la pelouse thermophile de Lixhe où il fleurit depuis 4 ans maintenant.

Remerciements

Nous remercions Jeanine et Bruno BREUER (Eupen) qui nous ont fourni des documents et des renseignements nous permettant de compléter le présent bilan.

Bibliographie

ALIBERTIS, A. 2011.- Considérations à propos d'une certain nombre d'orchidées de Grèce. *L'Orchidophile* **42**(188): 27-38

ALLAN, B., WOODS, P. & CLARKS, S. 1993.- Wild Orchids of Scotland: 135p. Royal Botanic Garden Edinburgh, HMSO, Edinburgh.

ALLEMEERSCH, L. 2006.- Réalisation d'un inventaire floristique complet de la Région de Bruxelles-Capitale et d'une cartographie de la flore. Partie texte: 330p. IBGE, Bruxelles; Jardin botanique national de Belgique, Meise.

ARDITTI, J. 1992.- Fundamentals of Orchid biology: 691p. John Wiley & Son, New York, NY.

BAETEN, F., DIERKX, J. & DELFORGE, P. 2011.- Présence en Belgique d'un ×*Dactylodenia*, hybride intergénérique naturel entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 45-70.

BAETEN, F., DIERKX, J. & DELFORGE, P. 2013.- Het voorkomen in België van een ×*Dactylodenia*, natuurlijke intergenerische hybride tussen *Dactylorhiza* en *Gymnadenia*. *Liparis* **19**: 49-78.

BRIGODE, F. & DELFORGE, P. 2012.- Section Orchidées d'Europe – Bilan des activités 2010-2011. *Natural. belges* **93** (Orchid. 25): 1-16.

COULON, F. 1983.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1981-1982. *Natural. belges* **64**: 89-92.

COULON, F. 1985.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1983-1984. *Natural. belges* **66**: 5-16.

COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* **70**(Orchid. 3): 65-72.

COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* **71** (Orchid. 4): 65-74.

COULON, F. 1995.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 1993-1994. *Natural. belges* **76** (Orchid. 8): 65-77.

COULON, F. (†) 1999.- L'oseraie de Lanaye (province de Liège): gestion ou massacre d'un site majeur pour les Orchidées en Belgique ? *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 89-93.

COULON, F. (†), DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 1999.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1997-1998. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 97-110.

DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.

DELFORGE, P. 1996A.- Observations sur les Orchidées du sud-est de la Laconie (Péloponnèse, Grèce). *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 119-136.

DELFORGE, P. 1996B.- Note sur deux *Epipactis* de la Région bruxelloise. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 218-223.

DELFORGE, P. 1998.- Orchidées de Wallonie – Évaluation de la situation de treize espèces menacées ou devant faire l'objet d'une attention particulière. *Natural. belges* **79** (Orchid. 11): 131-200.

DELFORGE, P. 2004.- Un Ophrys lacédémonien. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 235-244.

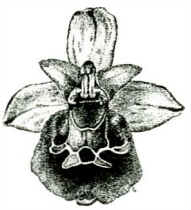
DELFORGE, P. 2010.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* **91** (Orchid. 23): 47-205.

DELFORGE, P. 2011.- *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN et la taxonomie des nigritelles apomictiques. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 87-116.

DELFORGE, P. 2016A.- Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 4e éd., 544p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris.

DELFORGE, P. 2016B.- Que devient un individu robuste d'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ après une transplantation réussie ? Implications pour le statut d'*E. helleborine* var. *minor* ENGEL et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK. *Natural. belges* **97** (Orchid. 29): 89-124.
DELFORGE, P. & BREUER, B. 2014.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2012-2013. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 1-22.
DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. 2013.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2011-2012. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 1-26.
DELFORGE, P. & MAST DE MAEGHT, J. 2003.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2001-2002. *Natural. belges* **84** (Orchid. 16): 1-18.
DELFORGE, P., VERSTICHEL, Ch. & BREUER, B. 2015.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2013-2014. *Natural. belges* **96** (Orchid. 28): 1-13.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1999.- Évolution des stations d'*Epipactis phyllanthes* G.E. SMITH en Forêt de Soignes (Belgique). *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 282, 311-320.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* **93** (Orchid. 25): 97-162.
DOORNAERT, A. 1988.- Des espaces verts écologiques et plurifonctionnels. *Rés. Naturelles n°5*, septembre-octobre 1988: 136-142.
DUMOULIN, L.J.G. 1868.- Guide du botaniste dans les environs de Maestricht ou indication des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires croissant spontanément dans ces environs: 176p. Hollman, Maestricht.
DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
ETTLINGER, D.M.T. 1997.- Notes on British and Irish Orchids: 150p. D.M. Turner Ettlinger, Dorking.
FOLEY, M. & CLARKE, S. 2005.- Orchids of the British Isles: 390p. Griffin Press and Royal Botanic Garden Edinburgh, Cheltenham and Edinburgh.
GALLEZ-RICHEL, C. 1990.- Quatorze sites semi-naturels de la Région bruxelloise: 265p. Entente Nationale pour la Protection de la Nature, Bruxelles.
HEIMANS, J. 1923.- De St.-Pietersberg als bastion voor zuidelijke planten. *De Levende Natuur* **28**: 46-49.
HEIMANS, J. 1938.- De Sint-Pietersberg als plantengeografisch bastion: 258-272 in VAN SCHAIK, D.C. et al. - De Sint-Pietersberg: 396p. Leiter-Nypels, Maastricht.
KREUTZ, C.A.J. 1994.- Orchideeën in Zuid-Limburg. 2de aanvullende druk: 320p. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
LANG, D. 2004.- Britain's Orchids, a guide to the identification and ecology of the wild orchids of Britain and Ireland: 192p. WILDguides Ltd, Old Basing, Hampshire.
LEMOINE, G. 1993.- Une expérience de gestion sur le littoral du département du Nord. *L'Orchidophile* **24**: 11-14.
LEMOINE, G. 1994.- Cent mille pieds d'*Epipactis palustris* dans la dune du Perroquet. *L'Orchidophile* **25**: 226-229.
MARÉCHAL, A. 1941.- La Montagne Saint-Pierre. Îlot biologique de plantes remarquables et rares. *Lejeunia* **5**: 37-57.
MARÉCHAL, P. 1966.- *Ophrys sphegodes* MILL. à la Montagne Saint-Pierre. *Natura Mosana* **19**: 57.
MARÉCHAL, P. & PETIT, J. 1963.- Botanique et Entomologie in La vallée du Geer. *Publ. Commission scient. belgo-néerlandaise Protect. Montagne Saint-Pierre* **7**: 89-132.
PARVAIS, C. & DELFORGE, P. 2014.- Additions à la flore orchidéenne de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 79-86.
PETIT, J. 1979.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre II - Une liste rouge de plantes menacées. *Rev. Verv. Hist. Nat.* **36** (7-9): 54-57.
PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1970.- La Montagne Saint-Pierre, sa faune et sa flore. *Natural. belges* **51:** 395-426.
PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1985.- Montagne Saint-Pierre 1985 - Un bilan des acquis floristiques et faunistiques récents. *Natural. belges* **66**: 129-161.
PIRÉ, L. & MULLER, F. 1866 .- Flore analytique du Centre de la Belgique: 299p. Comptoir universel d'Imprimerie et de Librairie, Bruxelles.
PUTS, C. 1979.- La Montagne Saint-Pierre: un remarquable site botanique dont la gestion et le classement s'imposent. *Natural. belges* **60**: 201-223.

PUTS, C. 1984.- Montagne-Saint-Pierre refuge naturel: 158p. Visé.
RASMUSSEN, H.N. 1995.- Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant: 460p. Cambridge University Press, Cambridge.
SAINTENOY-SIMON, J. 1995.- Orchidées dans la ville. *Adoxa* **6/7**: 17-20.
SUMMERHAYES, V.S. 1976.- Wild orchids of Britain with a key to the species: 2nd ed., 366p. + 48 + XXII pl. Collins, London.
TAVERNIER, W., VAN DEN BEGIN, D. & VERBEKE, W. 1980.- *Platanthera chlorantha* (CUST.) REICHENB. Binnen de Brusselse agglomeratie. *Dumortiera* **14-15**: 50-52.
VERSTICHEL, Ch., VERSTICHEL, M.-C., JEGOU, M., JEGOU, S. & DELFORGE, P. 2014.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe en Aveyron (12, France) en mai 2014 et remarque sur la distribution d'*Ophrys aveyronensis*. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 23-66.
VERSTICHEL, Ch., VERSTICHEL, M.-C., PARVAIS, C., MAST DE MAEGHT, J. & LAMBRECHTS, Th. 2016.- Voyage de la Section Orchidées d'Europe en mai 2015 dans les départements du Var et des Alpes-Maritimes (France). *Natural. belges* **97** (Orchid. 29): 22-40.
DE WEVER, A., 1913.- Lijst van wildgroeiende en eenige gekweekte planten in Zuid-Limburg III. *Jaarboek Natuurhist. Genootschap Limburg* **1913**: 43-115.



Un voyage de la Section Orchidées d'Europe en mai 2015 dans les départements du Var et des Alpes-Maritimes (France)

par Charles VERSTICHEL (*), Marie-Claire VERSTICHEL (*), Claude PARVAIS (**), James MAST de MAEGHT (***) et Thomas LAMBRECHTS (****)

Verstichel, Ch., Verstichel, M.-C., Parvais, C., Mast de Maeght, J. & Lambrechts, Th. - Account of a journey of the Section Orchids of Europe in May 2015 in the Var and Alpes-Maritimes departments (84 and 06, France). A detailed account of a 6 days field trip made in these French departments in May 2015 is provided. 39 species were seen, as well as some *lusus*, some interspecific and 2 intergeneric hybrids. Other botanical observations are reported.

Key-Words: Orchidaceae. Flora of France, department Alpes-maritimes (06), department Var (84).

Introduction

Après les voyages de la Section Orchidées d'Europe dans le Vercors (Delforge 2013) et en Aveyron (Verstichel et al. 2014), compte tenu du succès rencontré et de l'enthousiasme des participants, le Comité de la Section s'est mis à la recherche d'une nouvelle destination. Après délibérations, le département du Var, bien connu pour sa richesse floristique, a été sélectionné. Le Var est une région régulièrement prospectée par nos membres ce qui a facilité l'organisation de ce voyage. Les floraisons des Orchidées s'étalant sur plusieurs mois dans cette région, c'est la première semaine de mai qui a été choisie afin de pouvoir observer un maximum d'espèces. Le présent compte rendu reprend les différents sites prospectés, chronologiquement, en

(*) avenue Bel Air 28, 1428 Lillois, Belgique
E-mail: ch.verstichel@skynet.be

(**) rue les Tiennes 14, 1421 Ophain-Bois-Seigneur-Isaac, Belgique
E-mail: claude@parvais.com

(***) rue de Hennin 61, 1050 Bruxelles, Belgique
E-mail: mast.de.maeght@skynet.be

(****) square J. Hanse 1 bte 4, 1200 Bruxelles, Belgique
E-mail: thomlambrechts@gmail.com

Manuscrit déposé le 4.XI.2016, accepté le 13.XI.2016

détaillant les espèces d'Orchidées observées[1], de même que quelques autres observations botaniques remarquables.

L'hiver 2014-2015 a été particulièrement doux jusqu'à la mi-janvier, puis a connu un net refroidissement et un retour à des températures saisonnières normales (cf. http://www.meteofrance.fr). Les précipitations ont été par ailleurs déficitaires et l'ensoleillement proche de la normale. Le printemps a débuté avec un mois de mars proche des normes saisonnières. Cependant, il a été suivi d'un pic précoce de chaleur en avril, avec des températures de plus de 2°C supérieures aux moyennes saisonnières, des précipitations fortement déficitaires et un fort ensoleillement. Notre voyage au début de mai s'est déroulé dans la continuité de ce pic de chaleur qui a été suivi d'un net rafraîchissement pendant la deuxième quinzaine du mois de mai.

Les conséquences de ces conditions climatiques inhabituelles ont été très visibles sur certains sites, en particulier au Bois de Palayson. L'impact a été plus modéré, voire négligeable, sur d'autres sites prospectés, comme la Plaine des Maures. Nous avons pu remarquer une légère avance dans le développement de certaines orchidées, par exemple *Neotinea maculata* observée en fruits le 2e jour de prospection. Ce léger décalage a été mis à profit le dernier jour du voyage, nous permettant d'observer *Ophrys philippi* en fleurs.

Relation du voyage

Dimanche 3 mai

Première journée très chargée, avec pas moins de 7 sites prospectés, la majeure partie dans la Réserve naturelle nationale de la Plaine des Maures (cf. http://www.reserves-naturelles.org/plaine-des-maures). Cette réserve, créée en 2009 notamment pour la conservation de la Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni*), abrite une flore riche et variée, dont une trentaine d'espèces d'Orchidées. La réserve est limitée au sud et à l'est par le Massif des Maures, au nord et à l'ouest par des crêtes calcaires. Les sols sont siliceux, compacts et relativement imperméables, ce qui induit la présence de ravines et de cours d'eau temporaires lors des événements pluvieux. Ces ruisseaux et mares temporaires constituent un écosystème très riche, mais très fragile. La Plaine des Maures est couverte majoritairement de maquis, de chênaies et de pinèdes. Nous avons pu apprécier ce paysage magnifique constellé de pins parasols à perte de vue.

1. Pour nous rendre au premier site, nous n'avons parcouru que quelques centaines de mètres sur le chemin d'accès du Domaine de la Fouquette, notre logement près du petit village des Mayons. Il s'agit d'un maquis assez typique de la région, où nous voyons quelques orchidées que nous retrouverons dans la plupart des autres sites visités lors de ce voyage. C'est l'occasion de voir des *Serapias*, un de nos objectifs, avec une cinquantaine de *S. vomeracea* (Pl. 2). Nous notons également une vingtaine de *Herorchis picta*,

[1] Pour les Orchidées, la nomenclature suit celle de Delforge 2016.

une dizaine d'*Ophrys splendida*, 6 *Limodorum abortivum* et 1 *Platanthera bifolia* var. *latissima*. C'est également l'occasion de retrouver la flore méditerranéenne avec notamment *Cynanchum vincetoxicum*, *Lavandula stoechas*, *Cistus salvifolius*, *Lonicera amplexa*, *Urospermum dalechampii*...

2. Nous continuons à descendre le chemin d'accès pour arriver au vignoble du domaine et prospecter le petit bois situé entre ce vignoble et la route. Nous observons dans le sous-bois 4 *Cephalanthera rubra* en pleine floraison (Pl. 1) et 1 *C. damasonium*, une centaine de *Herorchis picta*, une dizaine d'*Ophrys scolopax* (Pl. 5) et 50 *O. splendida*. Nous trouvons aussi de nombreux *Epipactis* en boutons, dont une vingtaine d'*E. helleborine*.

3. Nous gagnons ensuite le Bois du Rouquan, vaste pinède de la Plaine des Maures, pour visiter une prairie située à l'intersection de la D75 et de la piste des Cinq Sèdes. Nous observons quelques *Epipactis microphylla* en boutons, une population importante de *Herorchis picta*, 4 *Paludorchis laxiflora*, ainsi que 2 hybrides manifestes *H. picta* × *Vermeulenia papilionacea* (Pl. 7), alors que *V. papilionacea* n'est pas visible. Ce site abrite principalement un véritable foisonnement de *Serapias* en pleine floraison, à tel point qu'il nous a été impossible de quantifier précisément les populations en présence qui totalisent plusieurs milliers de pieds. Nous identifions *S. cordigera*, *S. neglecta*, *S. lingua* (Pl. 3), *S. olbia*, accompagnés de très nombreux hybrides interspécifiques. La présence d'*Herorchis picta* et de *Paludorchis laxiflora* nous donne l'espoir de voir un très rare hybride intergénérique de ceux-ci avec un *Serapias*. Après une longue prospection, nous trouvons finalement *Herorchis picta* × *Serapias neglecta* (Pl. 7), déjà signalé ici (cf. e.g. Bournérias 1998: 52).

4. Nous nous remettons en route pour rejoindre le cœur de la réserve, au lieu-dit "Carrefour des plaines", situé à l'intersection des D558 et D48. Le site est composé notamment de grandes dalles rocheuses, de ravines et de pinèdes. La température est maintenant élevée et la configuration du site nous donne une impression de chaleur rendant la prospection ardue. Nous observons que les conditions climatiques hivernales tardives combinées au pic de chaleur du mois d'avril ont entraîné une sécheresse inhabituelle. Le nombre d'Orchidées est moins important qu'au site précédent.

Nous commençons notre herborisation par les bords de route, puis nous nous dirigeons vers le "Pont Romain". Cette prospection assez longue nous permet de dénombrer de nombreux *Serapias*, dont une vingtaine de *S. cordigera*, plusieurs centaines de *S. olbia*, une trentaine de *S. lingua* et une centaine de *S. neglecta*. Nous observons également une cinquantaine de *Herorchis picta*, 10 *Paludorchis laxiflora* et une centaine d'*Ophrys splendida*, ainsi que quelques pieds de *Neotinea lactea*, malheureusement déjà fanés. Outre ces Orchidées, nous observons de nombreuses espèces appartenant à d'autres familles, *Cistus monspeliensis*, *Trifolium stellatum*, *Jasione montana*, *Tuberaria guttata*...

Planche 1. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.
En haut à gauche: *Cephalanthera rubra*. Les Mayons (site 2); à droite: *Limodorum abortivum*. Puget-sur-Argens (site 18). **En bas** à gauche: *Orchis olbiensis*. Col de la Lèque (site 14); à droite: *O. purpurea*. Bois des Plaines (site 10).

(photos C. Parvais sauf bas gauche: Th. Lambrechts)

Planche 2. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.
En haut à gauche: *Neotinea maculata*. Col de la Lèque (site 14); à droite: *N. tridentata*. Mons (site 16). **En bas** à gauche: *Serapias parviflora*. Puget-sur-Argens (site 17); à droite: *S. vomeracea*. Les Mayons (site 1).

(photos Th. Lambrechts)

La fin de notre prospection nous mène au Pont Romain. C'est l'occasion de de prendre, à l'ombre du pont, une photo de notre groupe (Fig. 1 p. 39).

5. Nous quittons le Carrefour des plaines par la D48, pour nous arrêter quelques kilomètres plus loin sur un promontoire dominant le Bois du Rouquan, d'où nous apercevons les pins parasols à perte de vue. Mis à part ce panorama, le site ne comporte que peu d'Orchidées: une cinquantaine de *Serapias cordigera* (Pl. 3), une dizaine de *S. vomeracea* et quelques *Anacamptis pyramidalis* en début de floraison. Nous avons par contre la chance d'observer dans un massif de *Cistus salvifolius* quelques pieds de *Cytinus hypocistis*. Cette espèce sans chlorophylle de couleur vive, jaune et orange, munie de feuilles réduites à des écailles colorées, parasite les cistes à fleurs blanches dont elle se nourrit en enfonçant des racines suçoirs dans les racines superficielles.

6. Nous reprenons les voitures et continuons sur la D48, pour nous arrêter au niveau d'une grosse citerne. Ce site est nettement plus riche que le précédent. Nous observons une colonie d'environ 400 *Serapias*, composée majoritairement de *S. vomeracea* et de *S. neglecta*; des *Ophrys* les accompagnent, une cinquantaine d'*O. scolopax*, une trentaine d'*O. splendida*, ainsi que 4 *O. incubacea* et 10 *O. provincialis*, dont un individu hypochrome. Nous notons encore la présence d'une vingtaine de *Herorchis picta* et d'un individu manifestement hybride entre *Anacamptis pyramidalis* et *Herorchis picta* (Pl. 7).

7. La journée est déjà bien avancée de sorte que seuls quelques membres font un détour sur le trajet du retour vers notre logement pour parcourir la dernière station, située sur la D33 en direction du Luc. Elle est surtout intéressante par sa population d'environ 20 *Ophrys scolopax* comportant des individus hypochromes remarquables. En outre, nous notons là 10 *Serapias vomeracea*, 15 *Herorchis picta*, 2 *Cephalanthera rubra* et une cinquantaine de *Limodorum abortivum*.

Lundi 4 mai

8. Le premier site de la journée est à nouveau localisé dans le domaine de La Fouquette, dans un maquis à proximité de l'étang du domaine, où nous espérons voir *Neotinea maculata*. Malheureusement, les 20 pieds que nous trouvons sont tous déjà en fruits. Nous observons également en ces lieux plusieurs centaines de *Limodorum abortivum*, une centaine de *Herorchis picta* (Pl. 4), environ 70 *Serapias vomeracea* et 5 *Platanthera bifolia* var. *latissima*.

9. Nous prenons la direction de Gonfaron par la D75. Nous nous effectuons deux haltes. Un arrêt imprévu près de la borne kilométrique 3 nous met en présence de plusieurs centaines de *Serapias lingua*. Nous observons en outre une cinquantaine de *Herorchis picta* et 4 *Limodorum abortivum*, ainsi qu'une belle population de la Linaire de Pélissier (*Linaria pelisseriana*) en pleine floraison.

10. Nous reprenons les voitures pour rejoindre l'aire du Bois des Plaines, site présentant une belle diversité floristique, avec notamment une population substantielle du Salsifis des jardins, *Tragopogon porrifolius*. Nous trouvons en bord de route 6 *Orchis purpurea* assez vigoureux en fin de floraison (Pl. 1) et 1 *Himantoglossum robertianum* fané. Sur l'aire même, nous notons quelques *Epipactis* sp., dont le stade précoce de développement ne nous permet pas encore d'identifier l'espèce, 1 *Anacamptis pyramidalis* en boutons, ainsi que 7 *Neotinea maculata* en fruits, 2 *Serapias cordigera*, 20 *S. lingua*, 3 *S. vomeracea*, une dizaine de *Platanthera bifolia* var. *latissima*, 3 *Limodorum abortivum* et une vingtaine de *Herorchis picta.* Parmi ces derniers, 2 individus attirent notre attention par leur robustesse et par le fait que le lobe central du labelle est aussi long que les lobes latéraux. Nous nous demandons s'il ne pourrait s'agir de 2 *H. morio.*

11. Nous roulons ensuite sur la D35 entre Gonfaron et Flassans-sur-Issole. Au niveau de la borne kilométrique 5, nous nous arrêtons près de quelques terrasses abandonnées couvertes de maquis. Nous notons là 4 *Cephalanthera damasonium*, 2 *C. rubra*, 10 *Orchis purpurea*, environ 200 *Ophrys provincialis* et une vingtaine d'*O. scolopax*, ainsi qu'une petite population d'une vingtaine d'*Anacamptis pyramidalis* dont un seul individu en début de floraison, les autres encore en boutons.

12. En passant par la magnifique abbaye du Thoronet, que nous visitons, nous nous rendons à Taradeau pour prospecter la colline qui fait face à la Chapelle St-Martin et à la tour Taradel, tour de guet bâtie au XII[e] siècle. Malheureusement, ce site est anormalement sec et nous n'observons qu'*Ophrys scolopax* en bon état, ainsi que des pieds totalement défleuris que certains participants identifient après discussion avec réserves à *O. caloptera*. Au bord d'un sentier en face du chemin d'accès à la chapelle, nous trouvons, en quittant le site, 5 pieds d'*O. apifera* en pleine floraison. Enfin, près de la chapelle, une observation atténue quelque peu notre déception: nous voyons quelques *Cytinus ruber* en fleurs, les fleurs blanchâtres, les écailles foliaires rouge vif. Cette espèce parasite les cistes à fleurs roses, à la différence de *Cytinus hypocistis*, qui parasite des cistes à fleurs blanches.

Mardi 5 mai

Aujourd'hui, nous abandonnons les formations géologiques siliceuses du Var pour parcourir des zones calcaires des Alpes-Maritimes.

13. Nous nous rendons à Saint-Cézaire, célèbre notamment pour le réseau de grottes qui s'y est développé depuis environ 6 millions d'années. Le site prospecté est proche de l'entrée des grottes. Nous parcourons des pelouses calcicoles maigres avec broussailles. Nous trouvons une trentaine d'*Ophrys saratoi*, une centaine d'*O. scolopax*, 2 *Serapias vomeracea*, plus de 200 *Neotinea tridentata*, une cinquantaine de *Herorchis picta*, 10 *Anacamptis pyramidalis*, ainsi qu'une belle population de plus de 200 *Vermeulenia papilionacea.*

Planche 3. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.
En haut à gauche: *Serapias neglecta*. Bois de Palayson, (site 20); à droite: *S. cordigera*. Bois du Rouquan (site 5). **En bas** à gauche: *Serapias lingua*. Plaine des Maures (site 3); à droite: *S. gregaria*. Puget-sur-Argens (site 17).

(photos haut: C. Parvais, bas: Th. Lambrechts)

Planche 4. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.

En haut à gauche: *Serapias olbia*. Bois de Palayson (site 19); à droite: *Paludorchis laxiflora*. Puget-sur-Argens (site 18). **En bas** à gauche: *Herorchis picta*. Les Mayons (site 8); à droite: *Vermeulenia papilionacea*. Le Luc (site 28).

(photos C. Parvais)

Dans les sous-bois en face des pelouses, de l'autre côté de la route, nous apercevons, tout d'abord, une vingtaine de *Cephalanthera damasonium*, dont certains très vigoureux, puis 6 *Himantoglossum hircinum* en pleine floraison, et 5 pieds défleuris d'*H. robertianum*. Une petite population d'*Ophrys scolopax*, 4 *O. vetula* (Pl. 5) et une vingtaine d'*Orchis purpurea* complètent nos observations.

14. Nous partons en direction du Col de la Lèque, 695 m d'altitude, haut-lieu de l'orchidologie dans la région, où se succèdent de vastes pelouses, garrigues et chênaies claires sur calcaires dolomitiques. En venant de Saint-Cézaire-sur-Siagne, nous nous arrêtons un peu avant le col proprement dit, au niveau d'une route menant vers la "Ferme d'Autrefois". Nous prospectons d'abord une zone de pelouses rases et de garrigues, où nous trouvons une belle station d'une cinquantaine d'*Orchis olbiensis* (Pl. 1) à proximité d'une dizaine d'*O. anthropophor*a, ceux-ci en partie dissimulés sous un tas de branchages. Nous voyons également une colonie d'environ 200 *Herorchis picta* auxquels se mêle une vingtaine de *H. morio* et une dizaine de *Neotinea tridentata*. Nous observons encore 3 *Ophrys vetula*, une vingtaine d'*O. saratoi* et d'*O. scolopax*, ainsi que, agréable surprise en bord de route, 5 *Neotinea maculata*, cette fois en pleine floraison (Pl. 2).

Sortant d'une zone broussailleuse, nous parcourons ensuite un sous-bois le long de la route menant à la "Ferme d'Autrefois". Nous y trouvons 5 *Himantoglossum robertianum* défleuris, 3 *Neottia nidus-avis*, les premiers de notre voyage, et une dizaine de *Limodorum abortivum*. L'intérêt majeur de cette station est une population d'environ 70 *Cephalanthera longifolia* disséminés auxquels se mêlent 5 *Cephalanthera damasonium* et un individu vigoureux, probable hybride *C. damasonium* × *C. longifoli*a (= *C.* ×*schulzei* E.G. Camus, P. Bergon & A. Camus).

15. Nous reprenons la route quelques centaines de mètres pour nous arrêter au col de la Lèque proprement dit. Nous prospectons une pente présentant une déclivité assez marquée dans une végétation similaire à celle du site précédent. Nous comptons environ 200 *Herorchis picta*, dont 2 individus hypochromes, une vingtaine de *H. morio*, 15 *Orchis olbiensis*, une vingtaine d'*O. anthropophora* et 8 *Limodorum abortivum*. Nous remarquons en outre une belle colonie d'une centaine d'*Ophrys provincialis* (Pl. 6) et d'une dizaine d'*O. incubacea* dans laquelle nous repérons 1 ou probablement 3 hybrides *O. incubacea* × *O. provincialis*. Nous ne manquons pas, enfin, de photographier une Fritillaire, *Fritillaria involucrata*, endémique du Sud-Est de la France.

16. Nous nous dirigeons ensuite vers Mons, pour nous arrêter le long de la D563 à proximité de la borne kilométrique 19. Une magnifique prairie calcicole très verdoyante, offre une belle vue sur le village médiéval de Mons, perché sur un éperon rocheux à 800m d'altitude. Ce site est d'une richesse botanique exceptionnelle et plusieurs participants ont regretté de ne pas pouvoir y passer plus de temps. Grâce à l'altitude élevée et l'exposition du site, les mauvaises conditions climatiques du printemps ne semblent ne pas avoir eu trop d'impact négatif sur les Orchidées, contrairement à ce que

nous avons observé ailleurs à plus basse altitude. Comme au col de la Lèque, nous notons un retard dans la floraison des espèces par rapport à ce que nous avons vu dans la Plaine des Maures. Par exemple, une dizaine d'*Himantoglossum robertianum* possèdent encore quelques fleurs fraîches. Sur les terrasses de la prairie, nous trouvons une dizaine de *Cephalanthera damasonium*, quelques centaines de *Serapias vomeracea* en début de floraison, une dizaine d'*Orchis anthropophora*, une population dense d'une centaine de *Neotinea tridentata* (Pl. 2) et d'une centaine d'*Anacamptis pyramidalis* en début de floraison. Le site fait aussi la part belle aux *Ophrys*: plus d'une centaine d'*O. saratoi* (Pl. 6), 40 *O. scolopax*, 5 *O. vetula* et 40 *O. provincialis*, ainsi qu'une dizaine d'*O. druentica* (Pl. 5). Quelques hybrides sont également notés, dont un individu d'*O. druentica* × *O. provincialis* (Pl. 7).

Mercredi 6 mai

Nous partons aujourd'hui pour le Bois de Palayson et les maquis environnant Puget-sur-Argens. Le contexte géologique des deux premiers sites sera similaire à celui des sites parcourus les deux premiers jours de notre voyage, puis nous aborderons ensuite une configuration géologique différente dans le Bois de Palayson.

17. À Puget-sur-Argens, arrivés au chemin du Réal, nous constatons avec consternation que le site fait l'objet d'un projet immobilier. Dans 2 ans, ce terrain, couvert d'Orchidées, sera loti, un exemple flagrant de destruction d'habitats liée à un aménagement mal compris du territoire.

Nous trouvons ici 2 espèces de *Serapias* non encore observées durant le voyage: 7 individus de *S. parviflora* (Pl. 2) et une centaine de *S. gregaria* (Pl. 3). Cette seconde espèce est proche de *S. olbia*, mais elle présente un épichile plus étroit (3,4-5,5 mm versus de 6-9,5 mm pour *S. olbia*, cf. Delforge 2012, 2016). Nous notons également une vingtaine de *S. vomeracea*, 12 *S. cordigera*, 4 *Herorchis picta*, 5 *Neotinea tridentata*, une vingtaine d'*Ophrys splendida* et, enfin, 5 *Himantoglossum robertianum*, ces derniers défleuris. Le site abrite en outre une Orobanche jaune, de nombreux *Phlomis* sp. et *Umbilicus rupestris*.

18. Nous gagnons ensuite, au nord de Puget-sur-Argens, un maquis à genêts que nous prospectons le long de la route pendant environ 2 heures: des milliers d'Orchidées qui fleurissent là ! Une colonie importante de *S. olbia* et de *S. gregaria*, disséminés le long de la route, retient notre attention parce que les formes de transition y sont abondantes. La largeur des épichiles oscille autour de 5-6 mm, soit à la limite des valeurs reconnues pour ces deux espèces. Nous trouvons aussi quelques *Limodorum abortivum* très vigoureux (Pl. 1), plusieurs centaines de *S. neglecta*, quelques dizaines de *S. cordigera* et de *S. vomeracea*, ainsi qu'une vingtaine de très beaux *Paludorchis laxiflora* (Pl. 4), 9 *Herorchis morio*, une centaine de *H. picta*, 12 *Ophrys scolopax*, une dizaine d'*O. splendida* et une vingtaine d'*O. provincialis*. Outre les Orchidées, nous remarquons plusieurs milliers de tulipes et d'iris fanés. Ce site a dû être superbe quelques semaines plus tôt !

Planche 5. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.

En haut à gauche: *Ophrys scolopax*. Les Mayons (site 2); à droite: *O. vetula*. Saint-Cézaire (site 13). **En bas** à gauche: *O. philippi*. Belgentier (site 27); à droite: *O. druentica*. Mons (site 16).

(photos C. Parvais sauf haut droite: Th. Lambrechts)

Planche 6. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.
En haut à gauche: *Ophrys provincialis*. Col de la Lèque (site 15); à droite: *O. virescens*. Belgentier (site 27). **En bas** à gauche: *O. splendida*. Bois de Palayson (site 20); à droite: *O. saratoi*. Mons (site 16).

(photo Th. Lambrechts sauf bas gauche: C. Parvais)

19. Après la pause de midi, nous nous mettons en route vers le Bois de Palayson que nous voulons traverser du nord vers le sud par une piste qui aboutit à la Maison Forestière. Cette réserve naturelle est située en grande partie sur des roches volcaniques rhyolitiques. Ces roches relativement sombres, d'un rouge intense, affleurent à divers endroits de la forêt, notamment au niveau d'impressionnantes barres rocheuses qui dominent le paysage, contribuant de manière significative à la beauté des lieux. Nous retrouvons dans cette plaine une végétation composée essentiellement de pinèdes. Dans les horizons rhyolitiques, des mares cupulaires temporaires hébergent un grand nombre d'espèces animales et végétales. On retrouve dans ces plans d'eau très peu profonds, en eau seulement de l'hiver à la fin du printemps, une végétation hydrophile particulière qui comprend principalement des espèces amphibies méditerranéennes, comme *Isoetes velata, Juncus effusus, Juncus conglomeratus*. Elles forment des pelouses basses à dominance d'annuelles qui sont capables de résister aux périodes de sécheresse. Pour notre groupe, l'intérêt se situe dans les pelouses mésophiles à *Serapias* qui s'étendent à proximité des cours d'eau et des mares temporaires.

Dès l'entrée nord de la piste, nous nous rendons compte que le sol est particulièrement sec et que beaucoup de plantes sont fanées. Nous trouvons néanmoins une belle diversité d'orchidées: environ 400 *Serapias olbia* (Pl. 4), une vingtaine de *S. cordigera*, une quarantaine de *S. neglecta* et une dizaine de *S. vomeracea*, 2 *Herorchis morio*, une cinquantaine de *H. picta*, 15 *Paludorchis laxiflora*, une vingtaine d'*Ophrys splendida*, 9 *Limodorum abortivum* et un pied de *Neotinea maculata* fané. C'est également pour certains participants l'occasion de découvrir *Ranunculus revelieri*, une petite renoncule extrêmement rare, observée dans les mares temporaires et les fossés uniquement dans le Var et en Corse.

20. Nous faisons notre deuxième halte au niveau du complexe marécageux de Catchéou. L'accès à la mare centrale est aménagé, ce qui nous permet de voir la végétation aquatique des lieux, notamment *Isoetes velata*. Nous parcourons les pelouses à *Serapias* aux alentours de la mare ou nous trouvons à peu près les mêmes orchidées qu'au site précédent: une cinquantaine de *Serapias lingua*, une centaine de *S. olbia*, 5 *S. vomeracea* et plusieurs centaines de *S. neglecta* (Pl. 3), une vingtaine de *Herorchis picta* et 8 *Paludorchis laxiflora*, une vingtaine d'*Ophrys splendida* (Pl. 6) et une dizaine d'*O. scolopax*.

21. Avant d'atteindre la Maison Forestière à l'extrémité sud de la piste, nous nous arrêtons pour photographier les splendides barres rocheuses du Rocher de Roquebrune. Nous ne pouvons que remarquer la sécheresse des lieux. Par rapport aux souvenirs de certains participants, le nombre d'orchidées visibles ici aujourd'hui est faible, constat confirmé par un garde-forestier. Nous prenons néanmoins le temps de prospecter, mais la "récolte" est relativement maigre: plusieurs centaines de *Serapias olbia*, 10 *S. vomeracea*, une centaine de *S. neglecta*, une dizaine de *Herorchis picta*, 4 *Ophrys splendida*, 4 *O. apifera* et 2 *Limodorum abortivum*.

Jeudi 7 mai

Nous quittons la plaine pour monter aujourd'hui dans le massif des Maures.

22. Une prospection assez complète du col des Fourches, sur la D39 entre Gonfaron et Collobrières, ne nous procure pas d'observations extraordinaires. Nous notons une quarantaine de *Cephalanthera longifolia*, d'une dizaine de *C. rubra* et 6 *Limodorum abortivum*.

23. Un arrêt au sanctuaire de Notre Dame des Anges, que nous visitons, nous permet de jouir d'un magnifique point de vue sur la Méditerranée et d'observer, à proximité de la chapelle, quelques plantes intéressantes, *Sanicula europaea*, *Ombilicus rupestris*, *Symphytum tuberosum*, mais pas d'Orchidées.

24. Nous gagnons ensuite le col de Babaou. D'après les notes d'un des participants, ce site a abrité d'importantes populations d'*Orchis provincialis* et de *Herorchis champagneuxii* (voir aussi Delforge & Tyteca 1982: 58). Nous nous lançons plein d'espoir dans la prospection des lieux, mais après une heure de recherches, il faut bien admettre notre échec: pas d'Orchidées ici non plus. En descendant vers Collobrières, nous remarquons, le long de la route une dizaine de *Cephalanthera longifolia*, 9 *C. rubra*, 1 Limodorum abortivum, 3 *Epipactis microphylla* en boutons et 1 *Herorchis picta*.

25. Nous terminons la journée par la visite de la Chartreuse de la Verne. À l'entrée du monastère, sous des châtaigniers séculaires, nous apercevons 6 *Epipactis microphylla*.

Vendredi 8 mai 2015

Lors de la préparation du voyage, cette dernière journée avait été laissée volontairement libre; le programme devait être établi sur place, le jour même, en fonction des observations effectuées les jours précédents, des conditions climatiques et des desiderata des participants. Nous avons finalement convenu de nous rendre à Belgentier en espérant voir *Ophrys philippi* en fleurs, bien qu'il s'agisse d'une orchidée assez tardive.

26. Entre Brignoles et La Roquebrussanne, dans la région de Mazaugues, nous dénombrons, sur une pelouse, 6 *Ophrys scolopax*, 1 *O. vetula*, 1 *Limodorum abortivum*, une vingtaine de *Cephalanthera damasonium*, une quarantaine d'*Anacamptis pyramidalis* en début de floraison et une cinquantaine de *Serapias vomeracea*, dont un remarquable pied hypochrome.

27. Nous partons ensuite pour Belgentier et gagnons un site bien connu pour *Ophrys philippi*, espèce très rare, endémique du département du Var, décrite en 1859 par Grenier et qui n'a été retrouvée qu'en 2000 après une longue éclipse. Nous comptons une vingtaine de pieds, dont certains ont déjà des

Planche 7. Orchidées du Var et des Alpes-Maritimes (France), 3-8.V.2015.
En haut à gauche: *Herorchis picta* × *Serapias neglecta.* Plaine des Maures (site 3); à droite: *Anacamptis pyramidalis* × *Herorchis picta.* Bois du Rouquan (site 6). **En bas** à gauche: *Herorchis picta* × *Vermeulenia papilionacea.* Plaine des Maures (site 3); à droite: *Ophrys druentica* × *O. provincialis.* Mons (site 16).
(photo Th. LAMBRECHTS sauf bas droite: C. PARVAIS)

Tableau 1. Liste alphabétique des Orchidées observées au cours du voyage

1. Anacamptis pyramidalis	21. Ophrys provincialis
2. Cephalanthera damasomium	22. Ophrys saratoï
3. Cephalanthera longifolia	23. Ophrys scolopax
4. Cephalanthera rubra	24. Ophrys splendida
5. Epipactis helleborine	25. Ophrys vetula
6. Epipactis microphylla	26. Ophrys virescens
7. Herorchis morio	27. Orchis anthropophora
8. Herorchis picta	28. Orchis olbiensis
9. Himantoglossum hircinum	29. Orchis purpurea
10. Himantoglossum robertianum	30. Paludorchis laxiflora
11. Limodorum abortivum	31. Platanthera bifolia var. latissima
12. Neotinea lactea	32. Serapias cordigera
13. Neotinea maculata	33. Serapias gregaria
14. Neotinea tridentata	34. Serapias lingua
15. Neottia nidus-avis	35. Serapias neglecta
16. Ophrys apifera	36. Serapias olbia
17. Ophrys caloptera	37. Serapias parviflora
18. Ophrys druentica	38. Serapias vomeracea
19. Ophrys incubacea	39. Vermeulenia papilionacea
20. Ophrys philippi	

fleurs ouvertes (Pl. 5). *O. philippi* est actuellement connu d'une vingtaine de stations, toute dans la région (Dusak & Prat 2010). Nous montons ensuite la piste de Foux, qui part vers les collines et nous trouvons 2 stations totalisant une vingtaine d'*Ophrys virescens* (Pl. 6), accompagnés de 1 *Cephalanthera longifolia*, d'une dizaine de *C. damasonium*, de 1 *Anacamptis pyramidalis* en boutons, de 2 *Ophrys apifera*, de 6 *Orchis anthropophora* et de 1 d'*Himantoglossum robertianum* fané.

28. En fin de journée, nous raccompagnons certains participants qui logent dans un camping au Luc. C'est l'occasion d'observer une station d'une centaine de *Vermeulenia papilionacea* au bord de la route (Pl. 4).

Conclusions

Le voyage a été très apprécié par l'ensemble des participants. La présence d'activités culturelles disséminées durant les différentes journées a été de l'avis de tous un plus, de même que l'accueil sympathique de nos hôtes du Domaine de la Fouquette et la qualité de leur cuisine. Les conditions climatiques favorables ont également contribué à la réussite du voyage.

Ce voyage a été, en ce qui concerne les Orchidées, à la hauteur de nos espérances. Nous avons pu observer l'ensemble des orchidées prévues par notre programme, en particulier toutes les espèces emblématiques de la région dans les genres *Serapias* et *Ophrys*, dont *O. philippi*, ainsi que *Neotinea triden-*

Fig. 1. Les participants au voyage photographiés au Pont Romain (site 4).
De gauche à droite, au premier rang, assis: Jeanine Breuer, Liliane Dedroog, Felix Baeten, James Mast de Maeght, Claude Parvais; au second rang, debout: Charles Verstichel, Marie-Claire Verstichel, Thomas Lambrechts, Bruno Breuer, Daniel Évrard, Geert Deneckere, François Brigode et Jean-Claude Gooris (absente au moment de la prise de vue: Magda Deneckere).

(photo Felix Baeten & Liliane Dedroog)

tata et *Orchis olbiensis*. C'est au total 39 espèces d'Orchidées que nous avons observées (Tab. 1). La plupart d'entre elles étaient en fleurs et ont été photographiées, à l'exception des *Epipactis* encore en boutons et des espèces déjà fanées. Les stations situées plus en altitude nous ont permis de voir des espèces encore en pleine floraison qui étaient défleuries dans la plaine des Maures, comme *Neotinea maculata* ou *Himantoglossum robertianum*. De nombreux hybrides ont également été remarqués, la plupart interspécifiques. Une mention spéciale ira aux très rares hybrides intergénériques *Anacamptis pyramidalis* × *Herorchis picta* et *Herorchis picta* × *Serapias neglecta*, vus dans la Plaine des Maures.

De l'avis quasi unanime des participants, le plus beau site est incontestablement celui de Mons mais d'autres hauts lieux de l'orchidophilie nous ont également comblés, comme Saint-Cézaire, le Col de la Lèque et certains sites de la Plaine des Maures. Le bois de Palayson, par contre, nous a déçu cette année, surtout à proximité de la Maison Forestière.

Le Département du Var reste une destination incontournable au printemps pour l'observation des Orchidées comme de la flore méditerranéenne en général. Prospecter dans de tels paysages est magique. Nous reviendrons !

Remerciements

Nous remercions tous les participants, qui ont fait du voyage dans le Var une réussite tant sur le plan botanique que convivial.

Bibliographie

Bournérias, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.

Delforge, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.

Delforge, P. 2013.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d'*Ophrys* observées dans cette région. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 27-52.

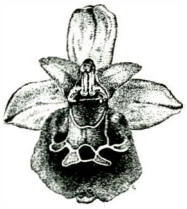
Delforge, P. 2016.- Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 4e éd., 544p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris.

Delforge, P. & Tyteca, D. 1982.- Observations sur les orchidées des Préalpes de Grasse, de l'Esterel et des Maures. *Natural. belges* **63**: 53-90.

Dusak, F. & Prat, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Grenier, C. 1859.- Recherches sur quelques Orchidées des environs de Toulon ou notes rédigées d'après les plantes vivantes communiquées par M. Philippe. *Mém. Soc. Émul. Doubs* Sér. 3, 4: 395-404.

Verstichel, Ch., Verstichel, M.-C., Jegou, M., Jegou, S. & Delforge, P. 2014.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe en Aveyron (12, France) en mai 2014 et remarque sur la distribution d'*Ophrys aveyronensis*. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 23-66.



Natural. belges **97** (Orchid. 29) (2016): 41-48

Lectotypification d'*Ophrys funerea* Viviani

par Karel (C.A.J.) KREUTZ (*)

(traduit de l'allemand par Philippe DÉROULEZ)

Abstract. Kreutz, K. - *Lectotypification of* Ophrys funerea Viviani. This paper deals with the lectotypification of *Ophrys funerea* Viviani, belonging to the *Pseudophrys* group.

Key-Words: Orchidaceae; *Ophrys*, *Ophrys funerea*, Mediterranean basin, Corsica, Sardegna, Italy, nomenclature, lectotypification.

Introduction

Ophrys funerea est une plante généralement vigoureuse. Elle est surtout reconnaissable par la petitesse de ses fleurs, le labelle trilobé à base conique, avec des lobes médian et latéraux arrondis, le lobe médian légèrement plus grand et moins émarginé que les latéraux. Le labelle lui-même est très pileux, noir à légèrement pourpre, et est entouré d'une très fine marge verdâtre. Pouvant porter jusqu'à 6 fleurs, les plantes sont assez florifères et possèdent, avec *O. delforgei* et *O. sulcata*, les plus petites fleurs de l'ensemble *O. fusca* dans la région Méditerranéenne occidentale. *O. funerea* fleurit à peu près en même temps qu'*O. zonata* avec lequel il partage presque la même répartition géographique. Il fleurit de la fin de mars au début de mai. Les plantes croissent entre autres dans des pelouses maigres, des pâtures non amendées, aux abords de buissons, dans des chênaies claires, dans des prairies, le long des routes, dans les maquis peu denses, dans des pinèdes claires et sur des terrasses de vignes abandonnées, du niveau de la mer à environ 1.100 m d'altitude. Les fleurs sont pollinisées par *Andrena flavipes*.

Selon les connaissances actuelles, la distribution d'*Ophrys funerea* comprend la Corse, la Sardaigne et l'Algérie. En Corse, il est très rare et connu seulement de quelques sites. Sur cette île, il est particulièrement en danger du fait de l'augmentation du nombre de pâtures pour les moutons et les chèvres, de l'intensification de l'agriculture, de l'extension et de la prolifération de lotissements et du développement de la voirie. Ses sites actuels se trouvent seulement, au sud, dans les environs de Bonifacio et, dans le centre de l'île, au sud-est et au nord de Corte; au nord de la ville, il côtoie *O. zonata*. D'autres mentions font état de stations entre Corte et le Col de San Quilico, où elles

(*)Naturalis Biodiversity Center, Leiden, Pays-Bas
E-mail: c.kreutz@hccnet.nl

Manuscrit déposé le 6.VI.2015, accepté le 17.X.2016.

sont constituées de petits groupes dispersés, avec un total d'environ 30 plantes (FOELSCHE et al. 2000: 432), ou encore à Ponte Leccia, dans la partie médiane de la Corse (Haute-Corse), où quelques exemplaires croissent dans une pelouse maigre et aux abords d'une route voisine (Pl. 2).

Ophrys funerea est toutefois bien plus fréquent en Sardaigne (Pl. 2), où il est présent sur différents sites en plusieurs centaines d'exemplaires. Il est peu menacé dans cette île. Il affectionne principalement les pelouses maigres humides, les bas-côtés de routes et les pâtures non fertilisées sur substrats légèrement humides, basiques ou neutres. En certains endroits, il forme de grandes populations de plantes en fleurs qui sont généralement difficiles à détecter dans les hautes herbes. Il fleurit également dans plusieurs régions d'Algérie (Pl. 3). Il est très répandu dans ce pays, surtout en Kabylie. Mais, par exemple, on trouve aussi régulièrement des individus isolés dans les vastes steppes autour de Tiaret. En Algérie, les plantes sont caractérisées par un port trapu et ont une floraison relativement tardive; elles possèdent un labelle allongé et étroit de couleur brunâtre. Des sites avec des photographies de plantes typiques ont été répertoriés par REBBAS et VELA (2013: 224-225).

Désignation d'un lectotype pour *Ophrys funerea* VIVIANI

Ophrys funerea VIVIANI, Fl. Cors. Prodr.: 15 (1824).
Lectotypus (hic designatus): Gallia, Corsica, Corse-du-Sud, prope Bonifacio, leg. D. VIVIANI in aprili 1820, WAG (WAG-0350308). **Isotypus** (verisimiliter) in P (P-02101209).
Icon Lectotypi: pl.1 in hoc op.
Deux plantes sont montées sur la part d'Herbier WAG. Elles constituent au sens de l'ICN (Code de Melbourne: Article 8.2) le lectotype qui peut se composer de plusieurs plantes provenant d'un même endroit où elles furent récoltées le même jour.

La désignation d'un néotype, proposée par DELFORGE (1999: 199), est nulle et non avenue, du fait de la découverte de matériaux originaux dans l'herbier WAG (WAG-0350308) (ICN, Code Melbourne: Art 9:19.). La désignation d'un lectotype par SOCA (2001: 29) doit également être rejetée, car ce matériau se rapporte à une autre espèce (ICN, Code de Melbourne. Art 9:11).

Un isotype d'*Ophrys funerea* existe probablement dans l'herbier P (P-02101209). On trouve sur cette part d'herbier des plantes provenant de plusieurs lieux différents de récolte et de divers collecteurs. Sur la feuille, à côté de 2 exsiccata est inscrit: «4023, *Ophrys funerea* VIVIANI, Bonifacio». Ces deux exsiccata n'ont pas été choisis comme lectotype car il n'est pas absolument clair que ceux-ci représentent les matériaux du type nomenclatural.

Dans son protologue, VIVIANI (1824: 15) cite, pour *Ophrys funerea*, deux zones de distribution, à savoir les collines du sud de la Corse et près de Gênes (Ligurie, Italie), le long d'un aqueduc sur la côte ligure. L'exsiccata de Corse (Bonifacio) est sélectionné ici comme lectotype parce qu'*O. funerea* fleurit encore actuellement dans cette région et que les deux exsiccata sur la feuilles

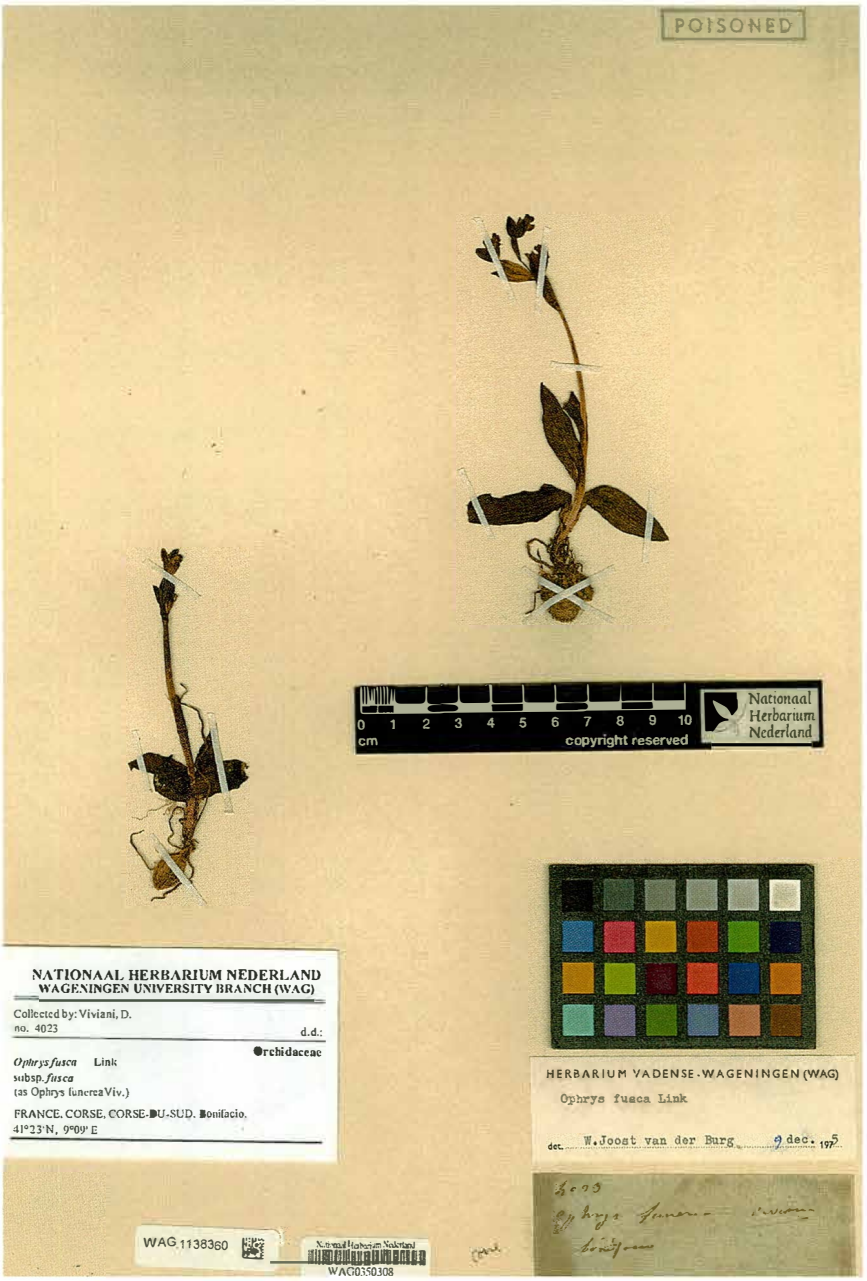


Planche 1.

Lectotype d'*Ophrys funerea* Viviani, Fl. Cors. Prodr.: 15 (1824): France, sud de la Corse, près de Bonifacio (département de Corse-du-Sud), leg. D. Viviani en avril 1820, Herbier de l'Université de Wageningen (WAG-0350308)

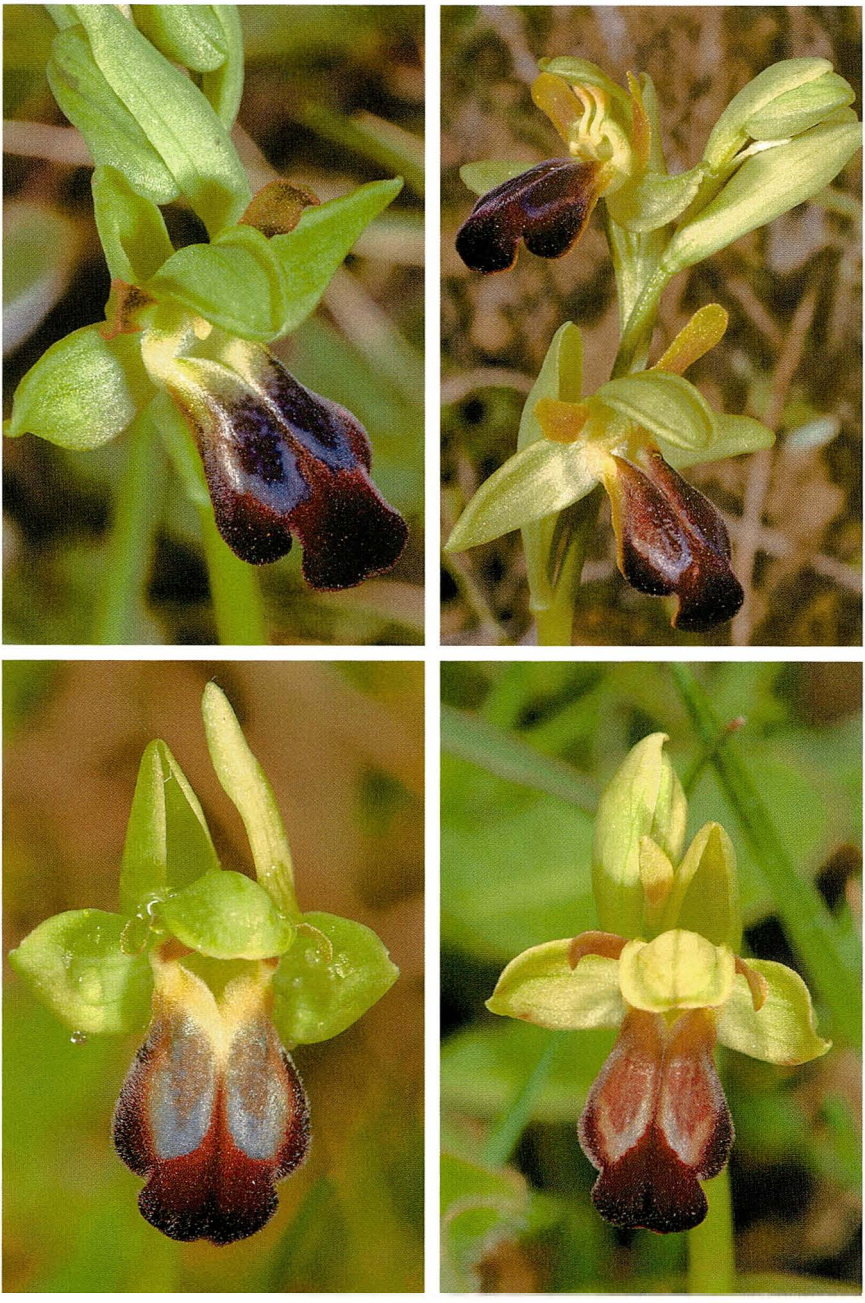


Planche 2. *Ophrys funerea* en Corse et en Sardaigne.

En haut: Corse (Haute-Corse). À gauche: Ponte Leccia, 16.IV.2003; à droite: Ogliastro, 16.IV.2003. **En bas**: Sardaigne. À gauche: Sassari, Nulvi, 12.IV.2014; à droite: Oristano, Laconi, 14.IV.2014.

(Photos K. KREUTZ)

Planche 3. *Ophrys funerea* en Algérie.

En haut à gauche: Bejaia, Souk-Oufella, 31.III.2013; à droite: Bejaia, Afkadou, 31.III.2013.

En bas à gauche: Bejaia, Chemini, 5.IV.2013; à droite: Tiaret, Sidi Bakhti, 8.IV.2013.

(Photos K. KREUTZ)

d'herbier correspondent bien à des *O. funerea* typiques. En outre, *O. funerea* typique est présent seulement en Corse et en Sardaigne. Il a été, par la suite, également découvert en Algérie. Bien que la plus grande partie de l'herbier de VIVIANI soit conservé en G, les matériaux du type nomenclatural, recueillis par D. VIVIANI avant 1824 dans les collines du sud de la Corse et le long d'un aqueduc sur la côte ligure près de Gênes, n'ont pas été retrouvés pendant longtemps, malgré d'amples recherches dans différents herbiers (G, Gdor, EGC, M, O, P, PAD, REG, WAG).

Le type nomenclatural de Gênes (GE) a été détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale en octobre 1942, lors d'un bombardement anglais. Pour contourner ce problème, DELFORGE (1999: 199) a sélectionné un néotype provenant du sud de la Corse aux environs de Bonifacio (Corse-du-Sud), et a récolté celui-ci le 5 Avril 1996 (Herbar. privé P. Delforge, sub n°9600405F).

Quelques années plus tard, SOCA (2001: 29) a cependant découvert, dans l'Herbier P (Herbar. Achille et Richard) une plante qui fut récoltée par VIVIANI, sur la côte ligure, dans des prés, devant la Porte San Bartolomeo, à Gênes, en avril 1820 (VIVIANI 1824: 15). Entre autres, il existe également sur cette feuille d'herbier, une étiquette «De Notaris 1843», qui indique que le lieux de récolte est répertorié dans la Flore de Ligurie (DE NOTARIS 1844: 392). D'après SOCA (l.c.) ce document est bien conforme au protologue de VIVIANI (1824: 15-16). C'est la raison pour laquelle il l'a choisi comme lectotype.

Selon l'ICN (Melbourne Code: Art. 9.19), la désignation du lectotype de SOCA (2001: 29) remplace le néotype de DELFORGE (1999: 199). Suite à la sélection du lectotype par SOCA (2001: 29), *O. funerea* se trouve donc également distribué sur le nord et le centre de l'Italie, du fait que le syntype qu'il a sélectionné et lectotypifié fut récolté en Ligurie. Selon SOCA (2001: 29), *O. sulcata* et *O. hespera* entrent dans la synonymie d'*O. funerea* tandis qu'*O. zonata* peut être maintenu comme espèce distincte car il diffère d'*O. funerea*, d'*O. sulcata* et d'*O. hespera*. *O. zonata* pourrait être intégré dans la description de VIVIANI (1824: 15-16) car il est également présent dans les collines du sud de la Corse. Toutefois, *O. zonata* possède des fleurs bien plus grandes et, de plus, les plantes sont plus vigoureuses.

D'après DELFORGE (1999: 195-196), cependant, *Ophrys funerea* n'existe pas autour de Gênes, mais bien probablement *O. sulcata* ou bien *O. hespera*. *O. funerea* n'est répandu, selon son avis, qu'en Corse et en Sardaigne. C'est pour cette raison qu'il a désigné une plante du sud de la Corse, des environs de Bonifacio (Corse-du-Sud), comme néotype.

La désignation par SOCA (2001: 29) d'un lectotype soulève des problèmes car le matériau type d'*O. funerea* qu'il a choisi concerne, selon les connaissances actuelles, *O. sulcata* ou *O. hespera*, deux espèces qui se rencontrent dans le nord de l'Italie (Ligurie). Selon SOCA (2001: 29), *O. funerea* n'existe que dans le nord et le centre de l'Italie et il relègue *O. sulcata* et *O. hespera* dans sa synonymie. Il en est de même pour GRÜNANGER (2009: 168) qui considère le

groupe ligure d'*O. fusca* comme *O. funerea* (sub *Ophrys fusca* subsp. *funerea*) conformément à l'opinion de VIVIANI (1824: 15-16); *O. sulcata* et *O. hespera* sont incorporés par GRÜNANGER (2009) dans la synonymie d'*O. funerea*. D'après DELFORGE (1999: 195-196), la description d'*O. funerea* par VIVIANI concerne des plantes du sud de la Corse et d'après SOCA (2001: 29), des plantes de Ligurie. Actuellement, l'espèce existe toujours dans le sud de la Corse, tandis que le site, aux environs de Gênes, a été perdu depuis longtemps, du fait de l'agrandissement de la ville.

Cependant deux exsiccata d'*Ophrys funerea* (!) ont été découverts aux Pays-Bas, à la fin de mars 2012, dans l'Herbier de Wageningen (WAG) (DAMEN in litt. 2012). Les deux plantes furent récoltées par VIVIANI en avril 1820, près de Bonifacio dans le sud de la Corse. Ceci ressort clairement de l'étiquette, où en haut sur la gauche se trouve écrit «ab ipso» . Cela signifie que les deux exsiccata furent déposés par VIVIANI en personne. Les plantes de la planche (Pl. 3) représentent clairement, avec leurs petites fleurs et leur port typiques, *O. funerea* et certainement pas *O. zonata*.

Avec cette découverte très importante, les problèmes évoqués ci-dessus sont résolus et ce syntype a été choisi comme lectotype. Selon l'ICN (Code de Melbourne : Art. 9.19), ce lectotype remplace le néotype de DELFORGE (1999: 199), vu qu'il fait partie des matériaux originaux. D'après l'ICN (Code de Melbourne: Art 9:11), il remplace également le lectotype de SOCA (2001: 29), vu que cet exemplaire-là représente une espèce différente (*O. sulcata* ou *O. hespera*) (Voir également l'ICN, Code Melbourne, préambule, art. 10).

Par ailleurs, BOURNÉRIAS et PRAT (2005: 329-333) ont considéré *Ophrys funerea*, *O. sulcata* et *O. zonata* comme trois espèces différentes dans leur livre sur les Orchidées de France. Les trois taxons ci-dessus ont également été répertoriés séparément dans l'Atlas des Orchidées de France (DUSAK & PRAT, 2010: 246-249). Dans ces deux ouvrages, les descriptions des espèces et les détails de leur distribution sont en accord avec les informations contenues dans la présente contribution.

Nomenclature

Ophrys funerea VIVIANI, Fl. Cors. Prodr.: 15-16 (1824).

- ≡ *Ophrys fusca* var. *funerea* (VIVIANI) ARCANGELI, Comp. Fl. Ital. ed. 1: 662 (1882).
- ≡ *Ophrys fusca* subsp. *funerea* (VIVIANI) NYMAN, Consp. Fl. Eur.: 699 (1882).
- ≡ *Ophrys lutea* subsp. *funerea* (VIVIANI) J.A. BATTANDIER & L.C. TRABUT, Fl. Algérie 1 (2): 23 (1895).
- ≡ *Ophrys fusca* subsp. *funerea* (VIVIANI) E.G. CAMUS, P. BERGON & A. CAMUS, Monogr. Orchid.: 251-252 (1908).
- ≡ *Ophrys fusca* f. *funerea* (VIVIANI) BRIQUET, Prodr. Fl. Corse 1: 348 (1910).
- ≡ *Ophrys fusca* subsp. *funerea* (VIVIANI) E.G. CAMUS & A. CAMUS, Iconogr. Orchid. Europe, Text (1): 293 (1928).

Remerciements

Je voudrais remercier chaleureusement Mr. Theo DAMEN (Wageningen) pour la découverte de la part d'herbier du type nomenclatural d'*Ophrys funerea* dans l'Herbier de l'Université de Wageningen (actuellement Naturalis Biodiversity Center, Leiden).

Bibliographie

BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

DELFORGE, P. 1999.- Contribution à la stabilisation de la nomenclature dans le groupe d'*Ophrys fusca*: désignation d'un néotype pour *Ophrys fusca* LINK in SCHRADER 1800, *Ophrys funerea* VIVIANI 1824, *Ophrys bilunulata* RISSO 1844 et *Ophrys forestieri* (REICHENBACH fil. 1851) LOJACONO 1909. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 179-229, 276.

DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

FOELSCHE, G., FOELSCHE, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 2000.- *Ophrys peraiolae* spec. nov. und die Taxa der *Ophrys fusca*-Gruppe in Korsika. *J. Eur. Orch.* **32**: 403-455.

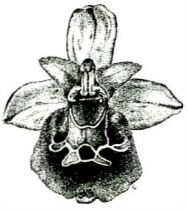
GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.

DE NOTARIS, J. 1844.- Repertorium Florae Ligusticae: 495p. Reg. Typ. Taurini

REBBAS, K. & VELA, E. 2013.- Observations nouvelles sur les *Pseudophrys* du Centre-Est de l'Algérie septentrionale. *J. Eur. Orch.* **45**: 217-233.

SOCA, R. 2001.- Typification d'*Ophrys funerea* VIVIANI. *Monde Pl.* **96** (471): 29-31.

VIVIANI, D. 1824.- Floræ Corsicæ specierum novarum, vel minus cognitarum diagnosis quam in Floræ italicæ Fragmenti alterum prodromum exhibet: 16p. Typ. Pagano, Genuæ.



Natural. belges 97 (Orchid. 29) (2016): 49-54

Ophrys ×koseciorum nothosp. nat. nova

by Roko ČIČMIR (*)

Abstract. ČIČMIR, *R.*- Ophrys ×koseciorum, *nothosp. nat. nova.* Description of a new natural *Ophrys* hybrid from the island of Krk, Quarnero archipelago, Croatia: *Ophrys ×koseciorum* (*O. untchjii* × *O. zinsmeisteri*).

Résumé. ČIČMIR, *R.*- Ophrys ×koseciorum, *nothosp. nat. nova.* Description d'un nouvel hybride naturel d'*Ophrys* de l'île de Krk, archipel de Quarnéro, Croatie: *Ophrys ×koseciorum* (*O. untchjii* × *O. zinsmeisteri*).

Key-Words: *Orchidaceae*, genus *Ophrys*, natural interspecific hybrid, *Ophrys ×koseciorum* nothosp. nat. nova, *Ophrys untchjii* × *Ophrys zinsmeisteri*. Flora of Croatia, island Krk.

In the last decade, personal research of native orchids all over Croatia revealed some hybrids as well, especialy in the genus *Ophrys*. Additionaly, some informations about many interesting findings and discoveries were recieved from various friends. Such was the case about a very rich orchid site on the island Krk, Quarnero archipelago. In 2007 Jože and Nevenka Kosec from Ljubljana (Slovenia) discovered a very nice site near Glavotok on the western shore of the island Krk. In hilly area with open submediterranean forests composed of *Fraxinus ornus*, *Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis* and patches of open areas, often broken or edged with *Juniperus oxycedrus* and *Pistacia lentiscus* stands, a large number of orchids and some hybrids were spotted.

In 2010 we visited the area twice. In April we found an important population of *Orchis provincialis*, and in May we recorded *Platanthera chlorantha*, *Anacamptis pyramidalis*, *Anteriorchis fragrans* and *Serapias vomeracea*. The genus *Ophrys* was represented by two species only, *O. zinsmeisteri* and *O. untchjii*, but with many individuals. Also, we have recorded and confirmed the finding of six hybrids of the two species which were first noted in 2007. That determination was easy and straightforward considering that only two species of *Ophrys* were growing on that site, and because their intermediate characters regarding the flower size, perianth coloration and labellum were obvious.

(*) Uljanički put 19, 10 000 Zagreb, Croatia
E-mail: roko@cicmir.com

Manuscrit déposé le 9.X.2016, accepté le 31.X.2016.

Ophrys zinsmeisteri A. Fuchs & Ziegenspeck (pro hybr.) is a well defined species and easily recognized Croatian endemic. Its well developed, richly purplish colored, rounded sepals in combination with rather robust, trilobed labellum with short but massive side lobes, makes it a very disctinctive *Ophrys* of northern Adriatic (Devillers & Devillers-Terschuren 2004a). It is distributed from eastern Istria in the west, in Quarnero bay and its islands Krk, Cres and Lošinj (Perko & Kerschbausteiner 2003; Delforge 2016; pers. obs.), and reaches the city of Senj on the mainland in the east (Pezzeta 2006; pers. obs.). Similar plants mentioned from Mount Gargano, Italy, but with reservations (for example Delforge 2006c), concern some other robust, often short horned scolopaxoid species, notably *Ophrys mattinatae* Medagli et al. and *Ophrys oestrifera* subsp. *montis-gargani* Van De Vijver & W. Van Looken.

Ophrys untchjii (M. Schulze in Ascherson & Gräbner) P. Delforge is a small, late flowering fucifloroid *Ophrys* with predominatly green sepals and petals, even though individuals, or smaller groups with pink or white sepals and petals do occur in some stations. However, they are less common. Its labellum is rather small, bulky, most of the time quadrangular, decorated with well developed indumentum, short and mostly divergent horns and well developed, proportionaly big, upturned appendix. Occasionaly, like in many other related species, trilobed individuals can be found, but they do not differ in labellum size, ornamentation or sepals and petals coloration. The species is distributed mainly in the northern Adriatic region, in Croatian and Slovenian parts of Istria, Quarnero islands Krk, Cres and Lošinj, NE Italy (Hertel & Hertel 2003, Devillers & Devillers-Terschuren 2004b) and in central Dalmatia, hinterland of Split (Delforge 2006a).

All six hybrid individuals found on island Krk had very clear intermediate characters and differed slightly from each other in some small details. The color of the sepals and petals was a mixture of greenish and purplish shades, so often found in plants having parents with well colored sepals and petals in this case the rich purple of *Ophrys zinsmeisteri*, and the green of *O. untchjii*. All the hybrids had a labellum of intermediate size, ranging anywhere between the big labellum of *O. zinsmeisteri* and the small one of *O. untchjii*. Labellum shape of hybrids ranged from deeply trilobed, scolopaxoid individuals to only slighly laterally inceased lip, again reflecting the intermediate characters of their parents with scolopaxoid and fucifloroid labellum shape respectivly.

Examination of the literature concerning the region and species involved (de Visiani 1842; Tommasini 1851; Freyn 1877, 1881; Fleischmann 1904; Fuchs & Ziegenspeck 1928; Danesch & Danesch 1972; Vöth & Löschl 1978; Demut 1981; Vöth & Ehrendorfer 1981; Golz & Reinhard 1986; Teschner 1987; Paulus 2000, 2014; Biel 2001; Hertel & Hertel 2002, 2003; Kerschbaumsteiner et al. 2002; Romolini 2002; Perko & Kerschbaumsteiner 2003; Devillers & Devillers-Terschuren 2004a, 2004b; Pezzeta 2004, 2006; Kranjčev 2005; Delforge 2006a, 2006b, 2006c; Hertel & Zirsnack 2006; Griebl 2010; Vuković

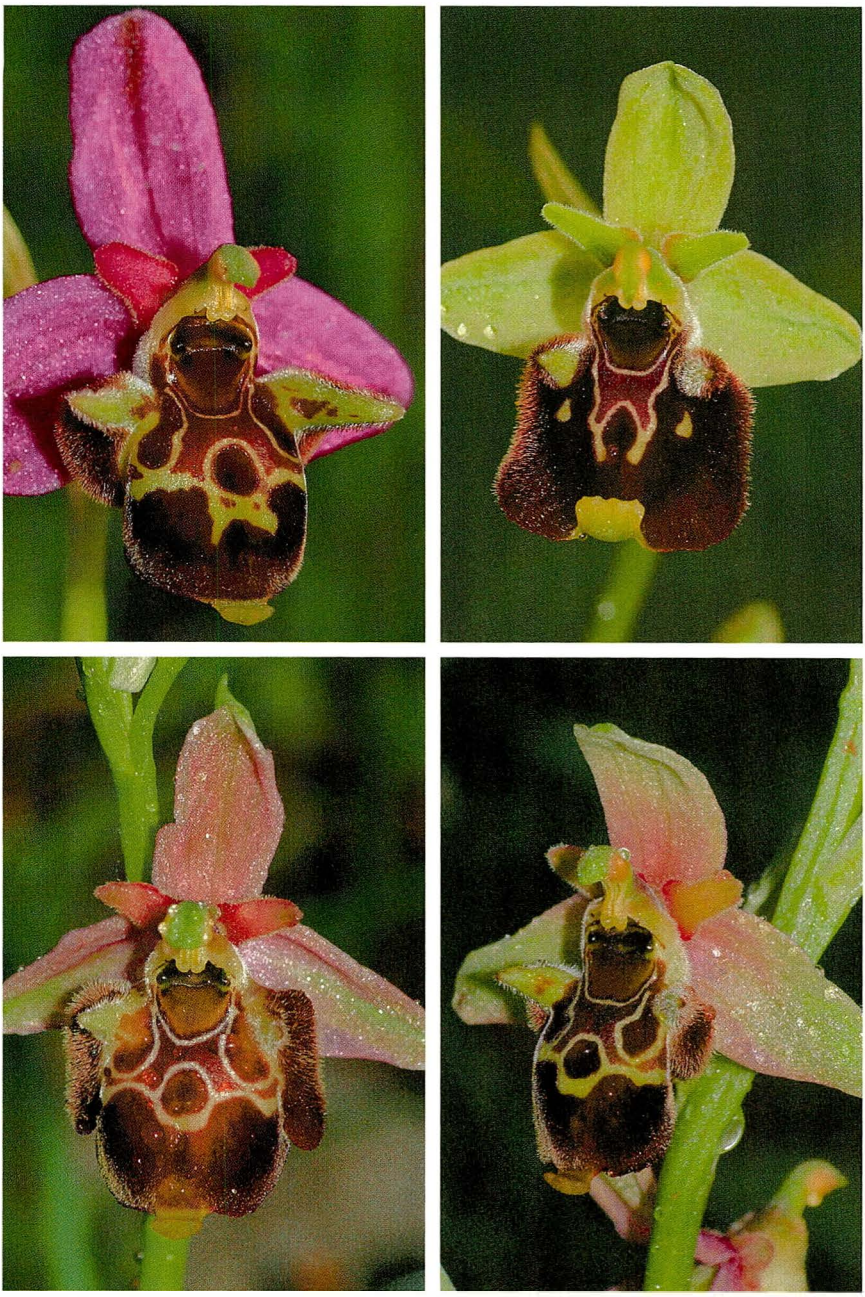


Plate 1. *Ophrys* ×*koseciorum* and its parents.
(Island Krk, Croatia, 9.V.2010)
Above: *Ophrys zinsmeisteri* on the left; *Ophrys untchjii* on the right.
Below: *Ophrys* ×*koseciorum* holotype on the left, and another individual on the right.
(Photos R. Čičmir)

et al. 2011; WEYLAND 2011, 2013A, 2013B) showed that this mentioned hybrid combination is not known and not described. This allows the formal recognition, made here. With great pleasure it is dedicated to my friends Jože and Nevenka Kosec, excellent specialists of the Istrian and Dalmatian orchidoflora, who discovered the hybrid. With them I always had and still have fruitful disscusions and unforgetable orchid prospections accros the region.

Ophrys ×*koseciorum* R. ČIČMIR **nothosp. nat. nova**

[*O. untchjii* (M. SCHULZE in ASCHERSON & GRÄBNER) P. DELFORGE × *O. zinsmeisteri* A. FUCHS & ZIEGENSPECK (pro hybr.)]

Descriptio: Herba elegans, 17 cm alta; inflorescentia laxiflora; flores 3, medii, aperti 2, alabastrum 1; bractea ovario longior; sepala 12 × 5 mm, viride fortiter violacea suffusa; petala 3,5 mm longa, lanceolata, paulum auriculata, purpurea cum viridi apicis; labellum 11 × 10 mm, transversaliter paulum convexum, atro-brunneum, trilobatum, lobis lateralibus brevibus latisque; macula simplex, ocellata in centro, schistacea, nitida, eburneo marginata; area basalis labelli aurantiaca, labelli centro pallidior; appendix bene evoluta, subhorizontalis, tridentata, flavovirens; cavitas stigmatica dealbata cum duobus lixiviis pseudooculis viride marginatis; staminodiales puncti adsunt.

Holotypus (hic designatus): Croatia, insula Curicta (Krk), prope Glavotok, alt. s.m. 60 m, 9.V. 2010. Leg. Roko ČIČMIR. In herb. R. Čičmir sub n° 215.

Icones: Pl. 1 p. 51.

Etymology: This new nothospecies is cordially dedicated to Jože and Nevenka KOSEC (Ljubljana, Slovenia), contemporary Slovenian orchidologists and mycologists.

Holotype description: Elegant plant 17 cm tall; loose inflorescence with 3 flowers of medium size, 2 open, 1 in a bud; bract longer than the ovary; sepals 12 × 5 mm, greenish with strong purplish suffusion; petals 3.5 mm long, lanceolate and slightly auriculate, villous, purple with greenish tip; labellum 11 × 10 mm, slightly convex, dark brown, trilobed, with lateral lobes short and wide; speculum simple with central ocellus, bluish-grey, shining, edged with creamy-whithish outline; basal field orange, lighter than the center of the labellum; appendix well developed, subhorizontal, tridentate, yellowish green; stigmatic cavity greyish with two medium size blackish grey pseudo-eyes circled with green; staminodial points present.

Acknowledgements

I wish to thank Pierre DELFORGE (Rhode-Saint-Genèse, Belgium) for translating the description to Latin, and James MAST DE MAEGHT (Ixelles, Belgium) for translating the abstract to French.

References cited

BIEL, B. 2001.- Zwei Exkursionen des AHO Unterfranken zur Halbinsel Istrien (Kroatien). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **18**(1): 133-161.

DANESCH, E. & DANESCH, O. 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden: 271p. Hallwag, Bern und Stuttgart.

DELFORGE, P. 2006A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de Croatie. Résultats de cinq années de prospections. *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 141-200.
DELFORGE, P. 2006B.- *Ophrys* ×*cicmiriana* et *Ophrys* ×*kranjcevii*, deux nouveaux hybrides d'*Ophrys* de Croatie. *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 252-257.
DELFORGE, P. 2006C.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London.
DELFORGE, P. 2016.- Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 4e éd., 544p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris.
DEMUT, E. 1981.- Orchideen der Insel Krk (YU). *Orchidee* **32**: 37.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004A.- Scolopaxoid *Ophrys* of the Adriatic. Diversity and biogeographical context. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 188-234.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004B.- Small-flowered *Ophrys* of the *Ophrys fuciflora* complex in the northern Adriatic and its approaches. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 39-48.
FLEISCHMANN, H. 1904.- Zur Orchideen-Flora Lussins. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* **54**: 471-477 + 2 pl.
FREYN, J. 1877.- Flora von Südistrien. *Ver. Zool. Bor. Ges.* **27**: 241-290.
FREYN, J. 1881.- Nachtrage zur Flora von Südistrien. *Ver. Zool. Bor. Ges.* **30**: 363.
FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1928.- Novae hybridae et formae generis Ophrys. *Fedde Repert. Beih.* **51**: 131-144.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1986.- Orchideen in Jugoslawien. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **18**: 689-827.
GRIEBL, N. 2010.- Die orchideen Istriens und deren Begleit flora. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **26**(2) [" 2009"]: 98-165.
HERTEL, S. & HERTEL, K. 2002.- Beobachtungen zu den Orchideen Istriens. *J. Eur. Orch.* **34**: 493-542.
HERTEL, S. & HERTEL, K. 2003.- Die Orchideen der Inseln Cres und Losinj. *J. Eur. Orch.* **35**: 685-721.
HERTEL, S. & ZIRNSACK, A. 2006.- Anmerkungen zu einigen kroatischen Orchideen-Taxa. *J. Eur. Orch.* **38**: 215-244.
KERSCHBAUMSTEINER, H., PERKO, M.L. & STIMPFL, G. 2002.- Die Orchideen Istriens und der Kvarner inseln Krk, Cres und Losinj – ein Vorbericht der Arbeitsgruppe. *J. Eur. Orch.* **34**: 115-128.
KRANJČEV, R. 2005.- Hrvatske Orhideje: 518p. Agencija za Komercijalnu Djelatnost, Zagreb.
MEDAGLI, P., ROSSINI, A., QUITADAMO, G., D'EMERICO, S. & TURCO, A. 2012.- *Ophrys mattinatae*, species nuova del Gargano. *GIROS Notizie* n°51: 102-104.
PAULUS, H.F. 2000.- Zur Bestaubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* ROLLI ex PAULUS spec. nov. aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoideae). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **17**(2): 4-33.
PAULUS, H.F. 2014.- Zur Bestäubungsbiologie von *Serapias lingua* und einiger *Ophrys*-Arten in Kroatien (*Orchidaceae* und Insecta, Apoidae). *J. Eur. Orch.* **46**: 501-558.
PERKO, M.L. & KERSCHBAUMSTEINER, H. 2003.- *Ophrys kvarneri* M.L. PERKO & H. KERSCHBAUMSTEINER, spec; nov. – eine bisher übersehene Art aus Istrien und dem Kvarner-Archipel (Kroatien/Hrvatska). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **20**(1): 45-53
PEZZETTA, A. 2004.- Segnalazione di rare orchidee in Dalmazia e isola di Krk (Veglia). *GIROS Notizie* n°25: 12-13.
PEZZETTA, A. 2006.- Nuove segnalazioni di entità rare orchidee nel Quarnero e in altre località dalmate e giuliane. *GIROS Notizie* n°33: 36-38.
ROMOLINI, R. 2002.- Escursione orchidologica in Slovenia e Croazia (Istria). *GIROS Notizie* n°19: 12-13.
TESCHNER, W. 1987.- *Ophrys tetraloniae* spec. nov. - eine spätblühende Verwandte der Hummel- Ragwurz in Istrien. *Orchidee* **38**: 220-224.
TOMMASINI, M. 1851.- Über die im Floren-Gebiete des österreichisch-illirischen Küstenlandes vorkommenden Orchideen, und ihre geographische Verbreitung. *Österr. Bot. Z.* **1**: 9-10, 17-19, 25-27, 33-35, 42-45.
VAN DE VIJVER, B., VAN LOOKEN, W., THIERS, G. & CUYPERS, A. 2010.- *Ophrys oestrifera* subsp. *montis-gargani*, a new subspecies from the Gargano (Italy). *J. Eur. Orch.* **42**: 167-180.

DE VISIANI, R. 1842.- Flora Dalmatica : 164-186 (*Orchidaceae*) in vol **1:** XII+252p, 25 pl. F. Hofmeister, Lipsiæ.

VÖTH, W. & EHRENDORFER, F. 1981.- Biometrische untersuchungen an Populationen von *Ophrys cornuta, O. holosericea* und ihrer Hybriden (*Orchidaceae*). *Plant. Syst. Evol.* **124**: 279-290.

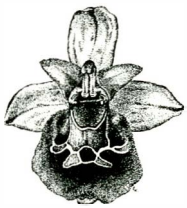
VÖTH, W. & LÖSCHL, E. 1978.- Zur Verbreitung der Orchideen an der östichen Adria. *Linzer Biol. Beitr.* **10**(2): 369-430.

VUKOVIĆ, N., BRANA, S. & MITIĆ, B. 2011.- Orchid diversity of the cape Kamenjak (Istria, Croatia). *Acta. Bot. Croat.* **70**(1): 23- 40.

WEYLAND, H. 2011.- Biotoppflege, Biodeversität und Orchideenmonitoring auf einer ehenmailgen Schawiede in Istrien. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27**(2) ["2010"]: 6-40.

WEYLAND, H. 2013.- Bestäbungsbiologische Untersuchungen an *Ophrys parvimaculata* (O. DANESCH & E. DANESCH) H.F. PAULUS & GACK und *Ophrys untchjii* (M. SCHULZE in ASCHERSON & GRÄBNER) P. DELFORGE in Istrien. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **30**(1): 37-50.

WEYLAND, H. 2013.- Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Ophrys sphegodes* MILLER und *Ophrys tommasinii* VISIANI sowie einigen anderen *Ophrys*-Arten in Istrien und Griechenland (Peloponnes). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **30**(2): 160-184.



Taxonomic status of *Dactylorhiza ruthei* and its relationship to other allotetraploid *Dactylorhiza* in the Baltic Sea region.

by Tarmo PIKNER (*), Margarita MÜRK (**) and Tatjana OJA (**)

Abstract. *Pikner, T., Mürk, M. & Oja, T. - Taxonomic status of* Dactylorhiza ruthei *and its relationship to other allotetraploid* Dactylorhiza *in the Baltic Sea region.* The taxonomy and nomenclature of the *Dactylorhiza ruthei* was analysed by comparison of morphological, ecological and molecular data from all contemporary populations in Puhtu (Estonia), Suwalki (Poland) and Peenemünde (Germany). As the original population of *D. ruthei* from Swinemünde (Poland, former Germany) is declared being extinct, some DNA extracts has been acquired also from herbarium specimens of the original population. Three hypotheses were tested and concluded from the molecular and morphological data: (1) the three contemporary populations of *D. ruthei* are not closely related to each other and are distinct of the plants from the historical location in Swinemünde; (2) the population from Puhtu, Estonia, is considered as a separate taxon and the correct name at the specific rank is *Dactylorhiza vironii* Kreutz; (3) the Suwalki populations (Poland) are closely related to *D. baltica.*

Résumé. *Pikner, T., Mürk, M. & Oja, T. - Statut taxonomique de* Dactylorhiza ruthei *et ses relations avec les autres* Dactylorhiza *allotétraploïdes de la région baltique.* La taxonomie et la nomenclature de *Dactylorhiza ruthei* ont été analysées en comparant les données morphologiques, ecologiques and moléculaires de toutes les populations contemporaines de cette espèce à Puhtu (Estonie), Suwalki (Pologne) et Peenemünde (Allemagne). Comme la population-type de *D. ruthei* de Swinemünde (anciennement en Allemagne, aujourd'hui en Pologne) est considérée comme éteinte, des extraits d'ADN ont été prélevés également sur des exsiccata provenant de cette population-type. Trois hypothèses ont été envisagées. À partir de l'examen des données moléculaires et morphologiques, il est possible de conclure que: (1) les trois populations de *D. ruthei* ne sont pas directement apparentées entre elles et sont distinctes de la population-type historique de Swinemünde; (2) la population de Puhtu, en Estonie, est considérée comme un taxon séparé dont le nom correct au rang spécifique est *Dactylorhiza vironii* Kreutz; (3) les populations de Suwalki (Pologne) sont directement apparentées à *D. baltica.*

Key-Words: Orchidaceae, *Dactylorhiza ruthei*, *Dactylorhiza vironii*, taxonomy, distribution area, morphology, allopolyploidy, hybridisation, genetic diversity, introgression, microsatellites, plastid DNA, ITS allele. Baltic flora.

(*) Pikk 8-2, 93813 Kuressaare, Estonia
E-mail: tarmopikner@gmail.com

(**) Department of Botany, Tartu University, Lai 40, 50101 Tartu, Estonia

Manuscrit déposé le 7.X.2016, accepté le 6.XI.2016

Introduction

The genus *Dactylorhiza* Necker ex Nevski 1937 (Orchidaceae) is a taxonomically problematic complex of terrestrial orchids, and it contains a large number of morphologically divergent populations in Northern Europe that are difficult to relate to each other. The taxonomy of *Dactylorhiza* is complicated by a great morphological variability within species, polyploidy and a high frequency of hybridization between species (Hedrén 2001; Shipunov et al. 2005; Pillon et al. 2007). The borders between several species are still unclear, which makes the determination of single specimens difficult, and it is often just a matter of personal opinion, which populations are accorded species status (Davies et al. 1988; Averyanov 1990; Bateman 2001).

Many species of *Dactylorhiza* are of allopolyploid origins and form polyploid complexes. The allopolyploid *Dactylorhiza* in Northern Europe have two clearly distinct parental groups: the diploid *D. incarnata* (L.) Soó s.l. and *D. maculata* (L.) Soó s.l., which contains the autotetraploid *D. maculata* s.s. and the diploid D. fuchsii (Druce) Soó (Hedrén 2001). The nomenclature in the genus *Dactylorhiza* has always been problematic, since there are widely distributed species that are recognized under different names in different regions, and vice versa, morphologically and/or genetically divergent populations that are united under the same taxon within regions (Pillon & Chase 2007; Pedersen & Hedrén 2010).

Dactylorhiza ruthei (M. Schulze ex Ruthe) Soó is currently considered as an extremely rare species, which is reported to found only in three regions: Puhtu, Estonia (Kuusk 1984), Suwalki Lakeland, NE Poland (Bernacki 1989) and Peenemünde, Germany (Presser 1998). The species was erected to accommodate a population discovered by Johan Gustav Rudolf Ruthe (1823-1905) on 13 June 1896 in Swinemünde, Usedom-Wollin (NE Germany, today's Swinoujscie, NW Poland), on the east bank of river Swine, near the fortress of Osterkopf. In the original diagnosis R. Ruthe described the newly discovered species as «looked similar to *Orchis maculata* L.» (Ruthe 1897), i.e. *Dactylorhiza maculata*. Later authors have interpreted *D. ruthei* s. str. as primary hybrids between *D. incarnata* and *D. maculata* s.l. (e.g. Ascherson & Graebner 1907; Schlechter 1928; Suessenguth 1939). The nowadays authors have been treated the taxon as distributed in: W Estonia, NE Germany and NW Poland (Kuusk 1984; 1996; Kull & Tuulik 2002); NO Germany, Poland and Estonia (Presser 2002); Usedom Germany as endemic species (Baumann 2005); Usedom Germany / Poland, W Estonia and perhaps Slovakia (Delforge 2006); W Estonia (Pikner & Kuusk 2008; Pikner 2013). Delforge and Kreutz (2005) noted that there is a possibility that stabilised hybrid swarms evolved separately in Estonia and in former Usedom. In that case, the Estonian population represents another taxon, as well as the Slovakian populations. The original population has now become extinct (Wucherpfennig 2012; Pikner 2013, 2014).

In Estonia, a similar plant to *D. ruthei* s. str. was discovered and collected in 1952. However, no particular attention was put to the discovery at that time,

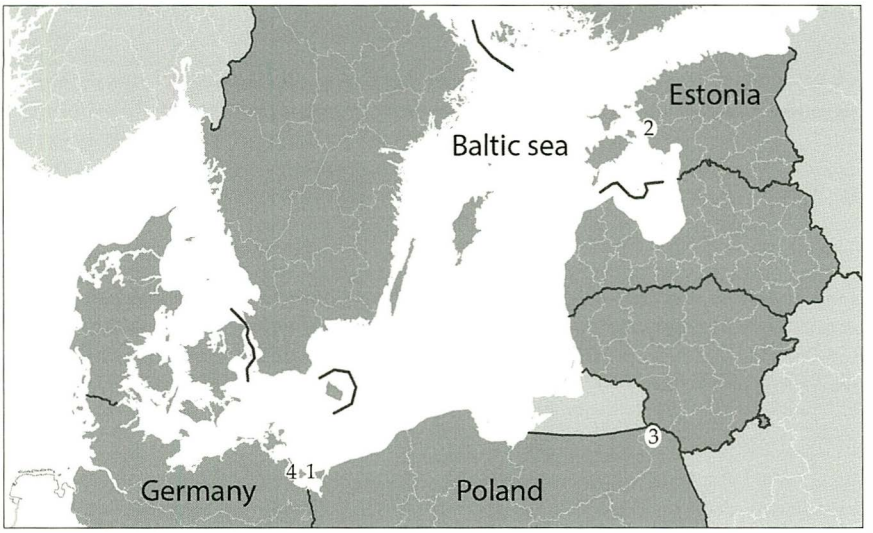


Fig 1. Map with distribution locations of *Dactylorhiza ruthei* s.l.
1. Swinemünde; **2.** Puhtu; **3.** Suwalki; **4.** Peenemünde.

since the material was not supplemented by any drawings or photographs depicting the specific features of the plant. It remained until 1984 before KUUSK (1984) associated the Puhtu population with the species described from Swinemünde. An additional population identified as *D. ruthei* was reported from NE Poland (BERNACKI 1989) and today at least twenty three populations of D. ruthei are known from the Polish part of the Lithuanian Lake District near Suwalki (PAWLIKOWSKI 2008; PAWLIKOWSKI et al. 2009; BERNACKI & PAWLIKOWSKI 2010). In 1997, *Dactylorhiza ruthei* was rediscovered in Germany (PRESSER 1998). About 550 flowering plants were found in the island of Usedom in a territory of historical harbour in Peenemünde, about 45 km from the original locus classicus of *D. ruthei* in Swinemünde (PRESSER 1998). The known distribution of *D. ruthei* s.l. is given in fig. 1.

Because of the disjunct distribution and the large geographic distance between some of the current and historical locations, it has been suggested that the plants growing in the different regions are not closely related (PIKNER & KUUSK 2008). Following DELFORGE and KREUTZ (2005), KREUTZ (2007) suggested that the Puhtu population should be classified as a separate taxon, *Dactylorhiza vironii* KREUTZ, which was resumed by WUCHERPFENNIG, who also suggested that the Peenemünde population should be considered a separate taxon, *Dactylorhiza pomeranica* WUCHERPFENNIG (WUCHERPFENNIG 2012).

In order to clarify the taxonomy and nomenclature of the so-called *Dactylorhiza ruthei*, we compared morphological, ecological and molecular data from all contemporary populations. Some DNA extracts were acquired also from herbarium specimens of the original population. Several works on

morphological (dis)similarities have been published over recent years (e.g. KREUTZ 2007; PIKNER & KUUSK 2008; WUCHERPFENNIG 2012; PIKNER 2014), but no molecular analysis has been performed so far. Herbarium specimens provide an opportunity for solving taxonomic and nomenclatural problems and could also be used for DNA extraction. Although DNA may be degraded in old herbarium material, analysis of short molecular markers such as nuclear and plastid microsatellites may still be possible in degraded material (HUGHEY et al. 2001; ANDREASEN et al. 2009).

For comparison, we also included populations of *D. baltica* (KLINGE) ORLOVA ex AVERYANOV from both Estonia and Poland in our analysis. *D. baltica* was used for two reasons. First, it is generally genetically and morphologically well-characterized allopolyploid of *D. incarnata* × *D. maculata* s.l. origin (HEDRÉN 2001; SHUPINOV et al. 2005). Second, there has been some discussion whether the populations of *D. ruthei* in the Suwalki area in Poland may represent an unspotted form of *D. baltica* based on other morphological characteristics. We also included for scale one population of *D. russowii* (KLINGE) HOLUB, another allotetraploid member of the *D. majalis* (RCHB.) P.F. HUNT & SUMMERH. core complex [included in *D. majalis* ssp. *lapponica* (LAEST.) H. SUNDERMANN in NORDSTRÖM & HEDRÉN 2008).

Based on the information given above, we formulated three hypotheses to be tested:

1. None of the three contemporary population groups of *D. ruthei* is related to any of the others, and they should accordingly not be treated as the same taxon. They also are not related to plants from the historical location at Swinemünde, former Germany.

2. The population from Puhtu, Estonia, is distinct from others and should be considered a separate taxon.

3. The populations at Suwalki, Poland, are more closely related to *D. baltica* than to any of the other populations hitherto treated as *D. ruthei*.

Materials and methods

Field work, studied sites and herbarium material

Field work in the distribution areas of *Dactylorhiza ruthei* s.l. was carried out by T. PIKNER between 2008 and 2012 in Puhtu (Estonia); in 2008 in Peenemünde (Germany) and in 2012 by M. MÜRK in three of the locations in the Suwalki area in Poland (Wigry I, II and Wizajny). During field work data on accompanying species, soil conditions, and local microclimate were collected in all mentioned areas. Populations in Puhtu, Peenemünde and Suwalki were compared for both floral and vegetative characters of the plants. The original diagnosis of *D. ruthei* (RUTHE 1897), other published data on *D. ruthei* s.l., the holotype (a drawing by VERMEULEN of the original material collected by RUTHE) and the lectotype (selected by RÜCKBRODT & RÜCKBRODT 1996) were also analysed. We have also examined numerous herbarium collections from the type locality of *D. ruthei* s. str., which has enabled quantitative comparison with extant populations. 57 sheets with 117 plants and several single flowers of *D. ruthei* s. str. collected by R. RUTHE during the years 1896-1903, obtained from 18 herbaria were examined (see Appendix).

Plant material

Healthy leaves or fresh flowers taken from randomly selected plants were collected and stored in silica gel until DNA extraction. We sampled individuals at a distance of at least 6 m to exclude any possibility to obtain multiple samples of the same clone. Because *Dactylorhiza* populations tend to be small, the amount of samples collected per population depended on the size of the population.

The Peenemünde population of *D. ruthei* was sampled by S. SCZEPANSKI in 2008 and 8 samples were sent to M. HEDRÉN at Lund University for DNA extraction and analysis. In the Puhtu population of *D. ruthei*, only 11 samples were collected due to the small size of the population. A population of *D. baltica* from mainland Estonia relatively near Puhtu was included in the analysis for reference. From Suwalki in Poland, 18 samples of *D. ruthei* were collected from each of the Wigry I and Wigry II populations and 15 samples from the Wizajny population. The 2 Wigry populations are located 5.5 km from each other and about 30 km from the Wizajny population. In addition, samples of *D. baltica* were collected from the Wigry II population (5 individuals), where it grew intermixed with *D. ruthei* and another population *D. baltica* was sampled in Wizajny (12 individuals). We also included a population of *D. russowii* from Kugalepa, Estonia (12 individuals) to use as a reference group. The samples of specimens from the original Swinemünde population were acquired with permission partly from the Zürich Herbaria (Z and ZT). 16 subsamples for DNA extraction were obtained from 5 herbarium sheets. Likewise, three subsamples were obtained from 2 sheets available in the Tartu University Herbarium Generale (TU). For DNA extraction, a minimal amount of healthy-looking and well-preserved leaf tissue was removed from each sampled individual, taking care not to destroy any of the specimens' species characteristics.

Molecular methods

We used 5 pairs of microsatellite loci (ms3, ms8, ms11, ms13 and ms 14, as in NORDSTRÖM & HEDRÉN 2007), 6 plastid microsatellite loci (1, 8, 9, 10b, 11, 19 as in HEDRÉN 2008) and two markers for ITS allele identification (SHUPINOV et al. 2004; PILLON et al. 2007). Most analyses were conducted at the molecular biology laboratory at the Botany Department of Tartu University, the rest were analysed at M. HEDRÉN's laboratory at the Biology Department of Lund University. Several samples were analysed in both laboratories to allow for data conversion. In Tartu, either MI3 or CAGT tags were added to the 5' end of one primer from each primer pair to allow fluorescent tagging during PCR. Primer pairs were then optimized for temperature and different $MgCl_2$ and $MgSO_4$ concentrations. 10 ul PCR reactions were carried out containing 1× GoTaq Flexi buffer (Promega), 1-2ul DNA (c. 20-30ng), 0.1mM of each dNTP, 0.125uM untagged and 0.015uM tagged primer, 0.12uM of either MI3 or CAGT complementary fluorescent tag, primer-specific concentrations of either $MgCl_2$ or $MgSO_4$, 0.1U GoTaq Flexi DNA polymerase (Promega) and 1-2ul template DNA (*c.* 20-30ng, double for DNA from herbarium specimens). Each sample DNA was amplified with a tag containing one of four fluorescent dyes, 6-FAM, NED, PET or VIC (Applied Biosystems). PCR was performed using Techne TC-5000 thermocycler and the PCR conditions were the following: preliminary denaturation for 5 min/95°C, 35 cycles at 1 min/95°C, 1 min. of annealing temperature, 1 min/72°C and final extension for 30 min. at 72°C. Negative controls were used in all PCR reactions to detect contamination. Fragment analysis was performed on either 3730xl DNA Analyzer or 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) and sized against LIZ-500 size standard (Applied Biosystems) with Peak Scanner Software v1.0 (Applied Biosystems).

In Lund University, plastid microsatellite regions were amplified according to the protocols given in HEDRÉN's et al. (2008), and nuclear microsatellites according to the standard protocol given in NORDSTRÖM and HEDRÉN (2007). ITS variants were analysed according to the methodology described in PILLON et al. (2007). PCR products were separated by size on an ALFexpress II automated sequencer (Amersham Pharmacia Biotech) and analyzed in the computer program ALFwin™ Fragment analyser 1.00 (Amersham Pharmacia Biotech).

Data analysis

Dactylorhiza ruthei and other members of the *D. majalis* polyploid complex are allotetraploids, which carry the combined genomes of their parental lineages *D. incarnata* s.l. and *D. maculata* s.l., apparently without much of genome intermixing (Hedrén 1996, 2001). The nuclear microsatellites analyzed in this study are genome-specific such that ms3 and ms8 are specific for the *incarnata* sub-genome, whereas ms13 and and ms14 are specific for the *maculata* s.l. sub-genome. Although ms 11 will amplify in both the parental lineages, the *maculata* alleles amplify much more strongly than those of *incarnata* origin in the allotetraploids and accordingly only *maculata* alleles could be scored with certainty. It follows that analysis of nuclear microsatellite data could be performed as for diploids.

The total number of alleles, average number of alleles per locus (Na), allele frequencies, species-specific unique alleles, polymorphic locus percentage (P%), observed (Ho) and expected (He) heterozygosity ratios and fixation index F were calculated with Genalex v.6.41 (Peakall & Smouse 2006, 2012). The inbreeding coefficient F_{IS} was calculated using FSTAT 2.9.3 (Goudet 2001). Genalex was also used for two principal coordinates analyses [via covariance matrix with data standardization] (PCoA), either based on pairwise F_{st} between populations, or genetic distances between individuals. STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) was used for Bayesian model-based clustering, where individuals were assigned into genetic clusters (K). Clustering was done using the admixture model with 10000 burn-in time periods and 10000 MCMC (Markov Chain Monte Carlo) iterations. The ΔK method (Evanno et al. 2005) was used to find the optimal number of clusters based on 10 independant runs and was visualized in Structure Harvester v. 0.6.93 (Earl & Von Holdt 2012). A hierarchical clustering analysis (UPGMA) and a bottom-up clustering analysis (Neighbour Joining) was performed on Nei's genetic distances using Phylip 3.69 (Felsenstein 2005) and visualised in FigTree v. 1.3.1 (Rambaut 2008).

Results

Ecological conditions in studied habitats

The biotope at the locus classicus of *Dactylorhiza ruthei* s. str. in Swinemünde (today's Swinoujscie, Poland) a century ago could be characterised as a moist ground heavily influenced by humans (Table 1). The population was located next to the Osterkopf fortress moat which was connected to the Swine river. The plants grew in an open wet landscape, with a mixed forest nearby (according to a drawing in a letter from Ruthe to M. Schulze on June 9th 1897, reproduced in Rückbrodt & Rückbrodt 1996). It is possible that over time the water regime in the fortress moat changed, which in turn could have led to extinction of the population.

The population in Peenemünde is restricted to a 130m × 18m man made basin with 1m high concrete walls, which was in military use until 1989 (Table 1). The isolated basin constitutes as sheltered area with its own microclimate and the vegetation is clearly anthropogenic with several weeds and typical colonizers of wet habitats. About 900 individuals of the supposed *D. ruthei* were found in areas with comparatively sparse vegetation within the basin. No specimens were found in any of the other seven similar basins or in the surrounding area at Peenemünde.

The habitat of the taxon in Puhtu is a wet lime-rich coastal grassland, which is flooded by the sea from time to time (Table 1). The soil in the habitat is not marshy, and is different from the soil characteristic of most polyploid

Table 1. Comparison of ecological conditions of *Dactylorhiza ruthei* s.l. of studied populations.

Swinemünde (Germany) loc. typ. *D. ruthei*	secondary habitat	open wet landscape near to the seashore dunes, upon human dependence between fortress ditch and manmade ground-walls
Puhtu (Estonia)	primary habitat	open moist calcareous rich seashore meadow near a broadleaved forest, flooded by seawater time to time, with moderate vegetation
Suwalki (Poland)	primary habitat	ecotone zones between non-forested wetlands and wet forests or shrublands, moderately rich fen with rush vegetation
Peenemünde (Germany)	anthropogenous habitat	isolated manmade basin with wet sandy soil, flooding opportunity with seawater or groundwater, with sparse vegetation

Dactylorchid populations (DIJK & GROOTJANS 1998; JANEČKOVA et al. 2006; REMM & REMM 2009). The habitat is located between the sea and a broadleaved deciduous forest. A large number of assumed hybrids were found in the area, possibly between *Dactylorhiza ruthei* and *D. incarnata* and between *D. ruthei* and *D. fuchsii* [=*Dactylorhiza* ×*estonica* (JAGIELLO & KUUSK 1989). The size of the population of *D. ruthei* has stayed relatively stable in Puhtu since its discovery, which shows the vitality of the population (PIKNER & KUUSK 2008).

The Suwalki populations of *Dactylorhiza ruthei* are growing in non-forested wetland habitats, often in patches of rush vegetation accompanied with other calciphilous species (Table 1). Comparing the Suwalki habitats with those of German and Estonian *D. ruthei*, the first are marshier, more similar to moderately rich fen type peatlands. The habitat of Suwalki *D. ruthei* is similar to that of other marsh orchids (*D. incarnata*; *D. russowii*; *D. majalis*; *D. baltica*), and differs from the remaining *D. ruthei* habitats we studied.

Morphological characters of studied populations

PIKNER and KUUSK (2008) showed that there are tangible morhological differences between the populations of *D. ruthei* in Puhtu and Peenemünde. The plants at Peenemünde are more robust, are taller, and have longer inflorescences containing more flowers (Pl. 1). Furthermore, the cauline leaves are lanceolate with a more pointed apex in the Peenemünde plants, whereas the Puhtu plants have linear leaves with a more obtuse apex (Pl. 1; Table 2). The lips are also notably different. Whereas the lip of Puhtu plants is longitudinally rhomboidal, the lip of the Peenemünde plants is laterally rhomboidal. Furthermore, the lip of the Peenemünde plant is deeply 3-lobed with equally long lobes, and the lateral lobes are not dentate. The lip of the Puhtu plant has a more narrow median lobe which is more pointed and which is longer than the lateral lobes; the lateral lobes are broader, and distinctly irregularly dentate. A comparatively distinct feature is the lip pattern; the lip of the Peenemünde plant is without any markings, while the central part of the lip of the Puhtu plant is covered with tiny dots.

Plate 1. *Dactylorhiza ruthei* s.l.
Above left: Peenemünde, Germany, 8.VI.2008; right: Puhtu, Estonia, 7.VI.2008
Below left: Suwalki, Poland, 20.VI.2009; right: Inflorescence of herbariumspecimen of original *D.ruthei*, Virt. Herb. Berolinense, Barcode: B 10 0471882.

(photos T. Pikner except below left: R. Kurbel)

The Suwalki *Dactylorhiza ruthei* plant is much more robust in vegetative characters than the plants in other regions (Pl. 1; Table 2). The flowers of the Suwalki plants are considerably different from the Puhtu and Peenemünde plants: a comparatively flat lip is covered with a dense pattern of dots and stripes which cover the whole 3-lobed lip. All three lobes are round while the medium lobe is noticeably smaller than the lateral lobes. In fact, the Suwalki *D. ruthei* are morphologically very similar to *D. baltica* apart from the lack of spotted leaves. The similarity with *D. baltica* was indicated instantly in the first description of the taxon after the report of its discovery (BERNACKI 1989). It has to take into consideration that Suwalki is located in a transitional zone of distribution between *D. baltica* and *D. majalis* which makes it more likely for different kinds of hybrid swarms and new taxa to appear (PIKNER 2011, 2012, 2014).

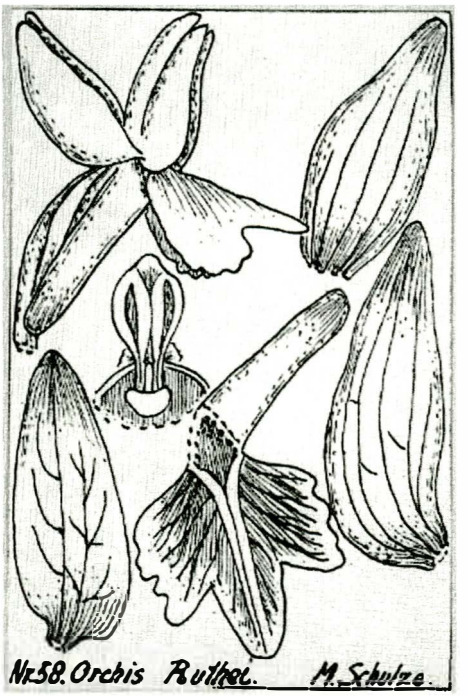


Fig 2. Drawing of D. ruthei s. str. (ex KELLER, G. & SCHLECHTER, R. 1927-1928: Taf. 15). Herbarium sheet AMES 0010264 (Photo T. PIKNER)

Since the *Dactylorhiza ruthei* s. str. population in Swinemünde is extinct, we used herbarium sheets and drawings of the plants to describe its morphology (Table 2). The analysed herbarium specimens and drawings show that the lip of *D. ruthei* s. str. has clearly distinguished elongate side lobes which are dentate and have a distinct middle lobe (Pl. 1 & fig. 2). Although in the original diagnosis by RUTHE (1897) it is stated that "leaves are linear or oblong", 95% of the cauline leaves in the herbarium specimens are clearly linear. The lip pattern, with double-loop lines and dots in the herbarium specimens does not resemble those of any of the taxa described above, but fits better with the lip pattern of *D. maculata*, as already stated by RUTHE (1897). Among the contemporary populations, the Puhtu *D. ruthei* has the closest lip shape to the historical population, while the Suwalki and Peenemünde populations are conspicuously different.

It is remarkable and sad that almost every herbarium sheet of *D. ruthei* s.str. has at least one plant with tubers. Most herbarium specimens were collected by RUTHE in 1897 (fewer in 1898-1903) when the population size was about 200 flowering specimens (RUTHE 1897). Thus, it is possible that RUTHE and other naturalists and collectors contributed to the extinction of the popula-

Table 2. Morphological data of *Dactylorhiza ruthei* s.l. of studied populations.

	Swinemünde loc. typ. *D. ruthei*	Puhtu (Estonia)	Suwalki (Poland)	Peenemünde (Germany)
Stem	(25-)33-40(-50) cm	26-30 cm	(25-)40-55(-75) cm	(25-)37-41(-52) cm
Leaves	4 16-23 × 2-3 cm grass-green unspotted linear or oblong	3-4 13-16 × 2-2.5 cm pale-green unspotted linear	4-5 14-28 × 2-3.5 cm green sometimes spotted lanceolate	4 14-15 × 2-2.3 cm green unspotted lanceolate
Bracts	lower much longer than flowers purple in top	long, lanceolate green	lower longer than flowers pale-green washed with violet	lanceolate longer than flowers pale-green with violet top
Inflorescence	4-7 (-8) cm conical, later cylindrical	4-5.5 cm conical-cylindrical short, sparse	6.5-8 (-12) cm cylindrical long, dense	6.5-7.5 × 3 cm cylindrical long, dense
Flowers	sprightly pale violet	16-24 pale purple	20-40 pale rose to purple	21-31 pale rose-purple
Lateral sepals	broad, lanceolate dotted	ovoid-lanceolate without dots	lanceolate dotted	ovoid-lanceolate without dots
Lip	broad wedge or rhomboidal-quadratic, long median lobe dented, small violet dots in arched lines	wedge-rhomboidal long and narrow pointed median lobe, irregularly dentated, tiny violet dots in center	latitudinal oval all rounded lobes, small median lobe, dentated, heavily spotted with dots and lines all over	latitudinal rhomboidal, symmetrically obtuse 3-branchy with rounded tops unspotted
Spur	cylindrical, obtuse 1/1 of ovary	cylindrical, obtuse 3/4 of ovary	cylindrical, thin 3/4 of ovary	cylindrical, short 2/3 of ovary

tion. It can be estimated that every year about 10-20% of the population was dug out with tubers and a considerable amount of plants was collected before they produced any seeds.

Molecular analyses

SSR genetic diversity

We analysed 118 samples for microsatellite variation and found 32 different alleles. All investigated populations were proven to be of hybrid origin due to the presence of loci from both putative parental species (Nordström & Hedrén 2007; Hedrén et al. 2012). Due to DNA fragmentation in the herbarium specimens, because of their high age and/or variable storage conditions, we were only able to amplify enough loci for analysis in 5 samples. Out of the five *Dactylorhiza ruthei* populations, the average number of alleles per locus was lowest in the Peenemünde population (1,2) and highest in the Wigry II and Swinemünde herbarium populations (2,4 and 2,6 respectively. The *D. russowii* population we used as reference group had the highest number (3,2). We also found 10 population-specific private alleles, six of them with a higher frequency than 0.05. Three private alleles were found in the

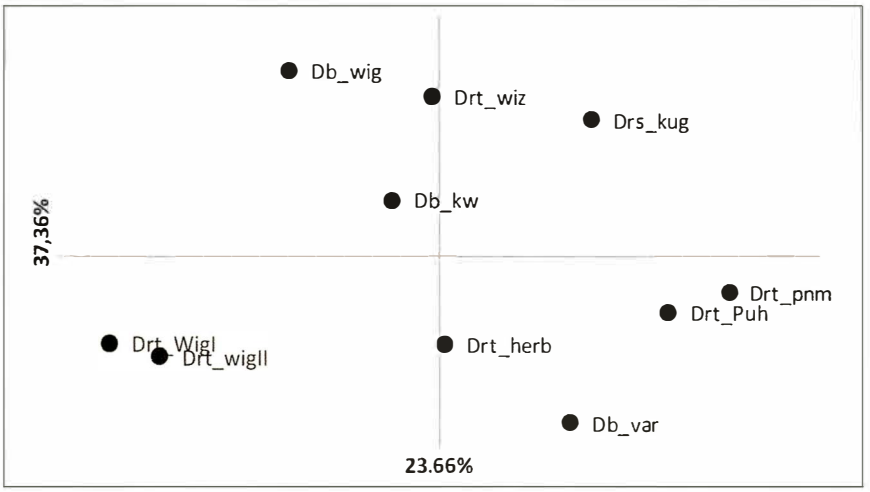


Fig. 3. PCoA based on pairwise F_{st} values between populations.

D. russowii population. The herbarium population had two private alleles and *D. baltica* from Wigry had one. The dominant allele in the Puhtu *D. ruthei* population in locus ms11 was very rare in other populations (herbarium and Wigry *D. ruthei* and *D. russowii*) where we only found a single individual carrying it in each. At least one polymorphic locus was found in all investigated populations. Only two populations were polymorphic at all loci: the *D. russowii* and the herbarium population. The Peenemünde *D. ruthei* was the least polymorphic one with only one variable locus (ms11).

All the Suwalki *Dactylorhiza ruthei* populations showed lower genetic diversity values than the investigated *D. baltica* populations in the same area despite a higher number of alleles present. The *D. ruthei* population in Puhtu showed a negative fixation index (F= -0.224), which was the lowest among the studied populations. The Peenemünde population also showed a negative fixation index, but had a very low variability. The inbreeding coefficient F_{is} showed a similar pattern, with the Puhtu population being the only *D. ruthei* population where it was negative (F_{is}= -0.300).

The PCoA analysis based on pairwise F_{st} values between populations (Fig. 3) show that the Puhtu and Peenemünde *Dactylorhiza ruthei* populations are close to each other, but clearly separated from the Wigry populations, whereas the two remaining *D. ruthei* and the *D. baltica* populations are situated in between. The pair-wise F_{st} value between the Puhtu and Peenemünde populations of *D. ruthei* was still 0.486, but only 0.077 between the two Wigry populations. The third Suwalki *D. ruthei* population differed from the other *D. ruthei* populations by pair-wise F_{st} values around 0.5. The Peenemünde and the Wigry I populations of *D. ruthei* were the most distinct ones with an F_{st} value of 0.848. The closest population to *D. russowii* was the

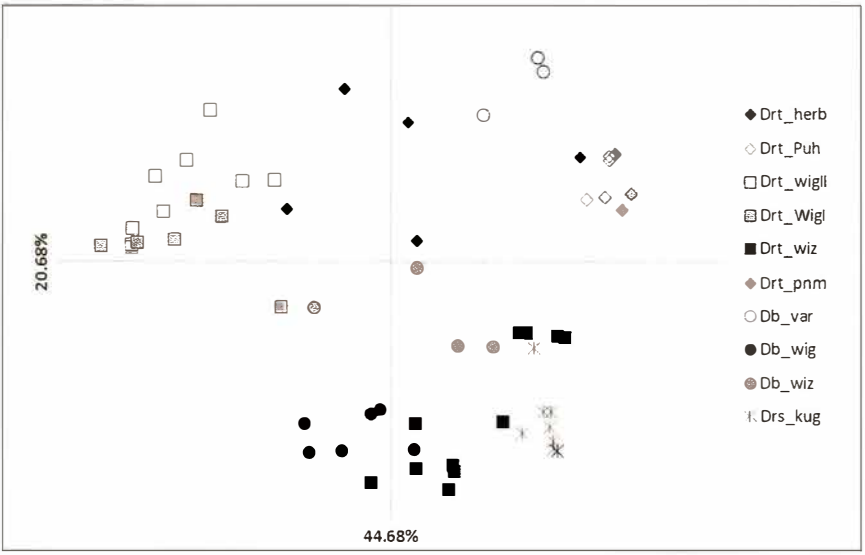


Fig. 4. PCoA based on genetic distances between individuals.

Wizajny *D. baltica* population (F_{st} = 0.383) and the furthest was Wigry I (F_{st}= 0.733). The herbarium population of *D. ruthei* differed from the other populations by F_{st} values between 0.226 (*D. baltica* from Wizajny) and 0.462 (*D. russowii*). The graph explains 61.02% of the variation.

In the PCoA analysis on genetic distances between individuals (Fig. 4), the Puhtu and Peenemünde *Dactylorhiza ruthei* populations formed a very tight group, whereas the others were more spread out. Once again, the Wigry *D. ruthei* populations were separate from the rest and overlapped with each other, but the Wizajny population was different and overlapped with *D. baltica* populations and even with *D. russowii*. The herbarium population was spread out, but seems to be closer to the *D. baltica* populations. The *D. baltica* population from Väratsi also formed a tight and distinct group separated from the other *D. baltica* populations. The graph explains 65,36 % of the total variation.

The Bayesian clustering analysis without a priori population assignments was done with structure (PRITCHARD et al. 2000) and the most likely number of genetically different clusters was four (Fig. 5).

The UPGMA (Fig. 6) and the Neighbour Joining (Fig. 7) trees both clustered the Peenemünde and Puhtu populations of *Dactylorhiza ruthei* away from the Suwalki, herbarium *D. ruthei*, and the *D. baltica* populations. Also, both trees grouped the Suwalki and the herbarium populations of *D. ruthei* together. The *D. russowii* population we used as reference group was clearly separate in both analyses.

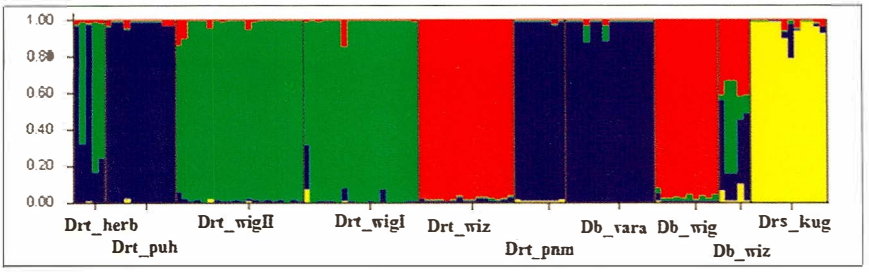


Fig. 5. Bar graph of ten investigated populations. Four genetic clusters were identified by a Bayesian analysis according to the ΔK method (K=4, ΔK= 107.99, EVANNO et al. 2005). Black vertical lines signify population borders, each separate bar is a single individual.

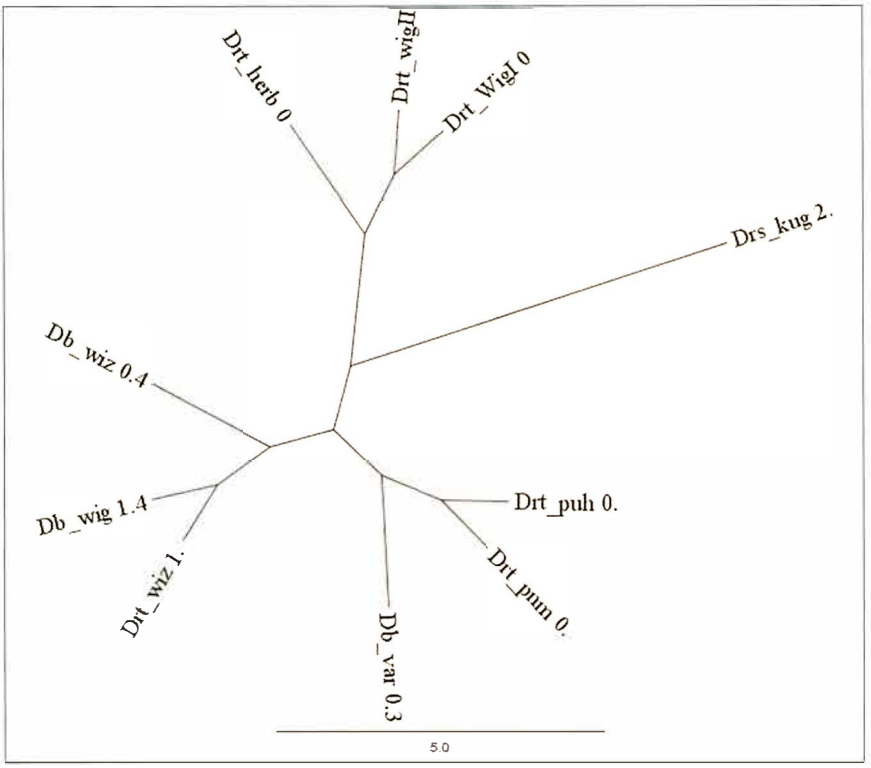


Fig. 6. UPGMA tree based on Nei's genetic distances.

Plastid and ITS alleles variation

We assumed *Dactylorhiza* inherit their plastid genome from the maternal parent which is common for other Orchidaceae (HEDRÉN 2003). For plastid variation we analysed a total of 121 individuals (three more herbarium samples amplified readable plastid markers). In total, we found 10 different haplotypes over all our data set. Four were of type I (HEDRÉN et al. 2008), which is the common type in the *D. fuchsii* lineage, five were of *incarnata* type and one was of type II (the most common type in *D. maculata* s. str.). A PCoA

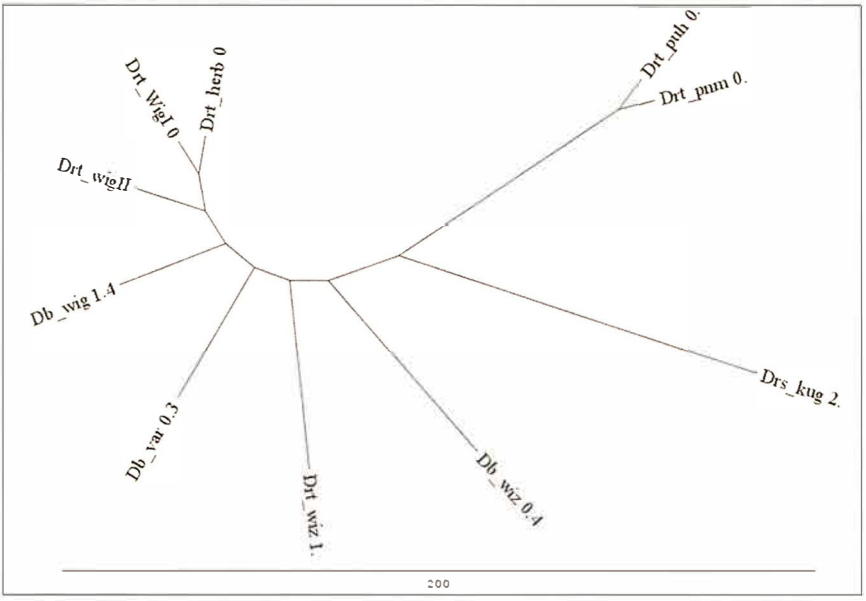


Fig. 7. Neigbour-Joining tree based on Nei's genetic distances.

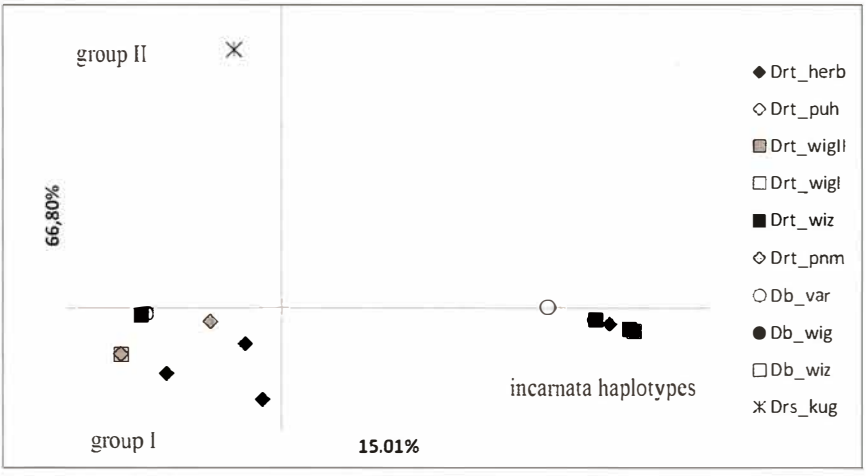


Fig. 8. PCoA based on genetic distances between plastid data of individuals. Different groups of plastids are marked I (*fuchsii* type), II (*maculata* type) and separately, the *incarnata* group as in HEDRÉN et al. (2008).

analysis was made to visualise the grouping of different haplotypes (Fig. 8). Type II was only present in the reference group, clearly separating it from the other populations. In all *D. baltica* and most *D. ruthei* populations we found both types I and *incarnata* types. The Peenemünde *D. ruthei* population only showed type I plastid haplotypes. For ITS variation we obtained data from a total of 132 individuals as all 19 herbarium samples amplified

the short ITS markers. We found a total of three different ITS alleles in several different combinations. Alleles IIIa and V are common within the *fuchsii* and *maculata* parental lineages and allele X is common within the *incarnata* parental lineage (Pillon et al. 2007). The *D. baltica* populations in Estonia and Poland had predominantly a combination of V/X alleles (except Wizajny *baltica* which also had IIIa) and all Suwalki *D. ruthei* populations had the same combination. The Puhtu *D. ruthei* also showed IIIa, but also the common V/X alleles. The biggest variation in ITS alleles was found in the *D. russowii* and in the herbarium populations, in which almost all possible combinations were present. The only population without the *incarnata* allele X was the Peenemünde *D. ruthei*, which only had *fuchsii/maculata* alleles.

Discussion

Ecology and biogeography

The habitats at the four different locations of *Dactylorhiza ruthei* are rather distinct and have different histories. Judging from habitat data alone, it seems unlikely that the plants growing on the sandy soil in an anthropogenic habitat in Peenemünde could be the same taxon growing in the marshes near Suwalki or the coastal meadow of Puhtu. Likewise, the plants in Puhtu grow in a very open habitat and probably would not be able to grow in Suwalki. The habitats of original Swinemünde population are closest to Peenemünde, which is also the geographically nearest.

According to available data, the soil conditions and vegetation present at Swinemünde in 1896-1897 seem to correspond to those at Peenemünde today, and in this respect seems possible that the Peenemünde population may represent the original *Dactylorhiza ruthei* s. str. The distance of ca 45 km between the Swinemünde and Peenemünde localities fits the hypothetical range of long-distance seed dispersal in orchids, which had estimated to 40 km or more (Arditti 1992; Rasmussen 1995). However, the microclimate in the basin is rather different from the assumed habitat in Swinemünde. There is no obvious explanation as to how *D. ruthei* s. str. could disperse from Swinemünde across 840 km to the other side of the Baltic Sea to Puhtu in Estonia (or the other way around) by a natural plant colonisation process without also colonizing other locations in between. The Suwalki *D. ruthei* is about 580 km from the locus classicus of *D. ruthei* s. str. and about 500 km from Puhtu. Such a disjunction also seems unlikely.

Suwalki belongs to a region where the distribution of *Dactylorhiza baltica* (northern) meets the distribution of *D. majalis* (southern) and the margin between the two species coincides with the Weichselian glacial maximum (Pikner 2011, 2012, 2014). Transitional populations often appear in similar meeting zones, and quite often among the allopolyploid populations of Dactylorchids (Hedrén et al. 2011). An analogical hybrid zone arose around the margin of the Weichselian glacial maximum in southern England, which resulted in the appearance of transitional specimens between the allote-

traploids *D. purpurella* (T. & T.A. Steph.) Soó and *D. traunsteineri* (Sauter ex Rchb.) Soó to the north of the margin and the allotetraploid *D. praetermissa* (Druce) Soó to the south of the margin (Paun et al. 2011). Thus, we can suppose that so-called meeting zones are especially suitable for occasional formation of variable allopolyploids from all possible combinations of parental species of *Dactylorhiza*.

Morphology

The comparison of morphological features clearly shows that the supposed *Dactylorhiza ruthei* populations located about 500 or 840 km from each other in Puhtu, Peenemünde and Suwalki are quite different (Table 2). Although Ruthe (1897) gave sufficient information for identifying the taxon, available herbarium specimens of *D. ruthei* s. str. from the type locality provide additional data for comparison with populations at other sites. The Puhtu plants resemble the herbarium specimens in general leaf-shape, inflorescence-shape and lip-shape. However, plants at Puhtu have comparatively longer leaves, reaching usually to the middle or above the inflorescence, whereas in the herbarium specimens only 15 % have leaves reaching to the base of inflorescence, and the rest have shorter leaves. The height of the herbarium specimens is more similar to that of the Peenemünde and Suwalki plants. However, the difference in height is a highly plastic trait and usually considered as very sensitive to environmental conditions. The ratio of leaf length to plant length in the herbarium specimens also resembles that of the Peenemünde plants. A remarkable feature of *D. ruthei* s.str. is the linear shape of cauline leaves which is uncommon in other Dactylorchids. This leaf shape is also common in the Puhtu plants. The flower characteristics of *D. ruthei* s. str. are also different from the other populations. In conclusion, none of the contemporary *D. ruthei* populations entirely resembles the original *D. ruthei* s. str.

Molecular data

Our data shows that three sets of molecular data can show contradicting patterns, and similar to Hedrén et al. (2011). We try to evaluate the three data sets in a common context when assessing the taxonomic implications of the differentiation patterns.

Microsatellites are efficient markers for population- and genus- level differentiation (Duminil & Dimichele 2009). We found that even though most alleles are widespread and common in all studied populations and species, there are some alleles dominant in, or more specific to a certain population. As expected, the *Dactylorhiza russowii* population we used as reference group differed the most, and had three private alleles. The original *D. ruthei* population from Swinemünde had two private alleles, meaning that it could be separated from the other studied populations. The fact that the original population was "sampled" over a century ago also has to be taken into account because hybridization events, mutations, natural selection, or genetic drift

may have changed the allele composition of its descendants. The only contemporary *D. ruthei* population we studied that contained a rare allele was the Puhtu population from Estonia, which suggests that it is differentiated on at least some level from the other *D. ruthei* populations. It is interesting to note that we only found one species-specific allele in our studied *D. baltica* populations, which shows how similar the studied populations of *D. ruthei* were to a morphologically divergent allopolyploid (SHUPINOV 2005).

The PCoA based on F_{st} values between populations clearly separated the Puhtu and Peenemünde *Dactylorhiza ruthei* from the Suwalki populations, which confirms our hypothesis that the latter is not closely related to the former two even though they belong to the same polyploid complex. The pairwise F_{st} value between the Puhtu and Peenemünde was actually rather high (F_{st}= 0.486). The PCoA based on genetic distances separated our samples into three more or less distinct groups: (1) the Puhtu and Peenemünde *D. ruthei* together with the *D. baltica* from Väratsi, Estonia at a close position; (2) the two Wigry *D. ruthei* populations and (3) all the other *D. baltica* populations together with the Wizajny *D. ruthei* and the *D. russowii* population. Based on pairwise F_{st} values, the herbarium population was closest to the Wizajny *D. baltica* population, but on the genetic distance plot it was in the middle, between all the other groups. One of the *D. ruthei* populations from the Suwalki area in Poland, Wizajny, could not be distinguished from *D. baltica* based on genetic differentiation whereas both Wigry populations were clearly separate, which hints at that despite morphological similarities we might not have sampled the same taxon.

The Bayesian STRUCTURE analysis identified four separate clusters: (1) *Dactylorhiza russowii* was separate from others, (2) the herbarium, Puhtu and Peenemünde *D. ruthei* clustered together with *D. baltica* from Väratsi, (3) both Wigry *D. ruthei* populations grouped together, and the last cluster (4) contained Wizajny *D. ruthei* and Wigry *D. baltica*. The Wizajny *D. baltica* was intermediate between clusters 2 - 4. The UPGMA and NJ dendrograms showed a different picture: the herbarium population clustered together with the Wigry *D. ruthei*, whereas Puhtu and Peenemünde stayed together in both. From here we can draw the conclusion that although all these populations are closely related, the herbarium population is divergent enough to cluster together with different groups in every analysis. DOSTALEK et al. (2014), in a recent study on *Thesium*, also found a high genetic variation with contrasting patterns in their STRUCTURE analysis, as compared to poorly separated PCoA clusters, concluding that neither regions nor populations were clearly separate. The same is true for our study in which we found low genetic variation within populations. We can clearly state that the Puhtu and Peenemünde populations are distinct from the other *D. ruthei* and the *D. baltica* populations. The Suwalki *D. ruthei* is very similar to the local *D. baltica*, supporting our suspicion that they all might be a form of *D. baltica* without spotted leaves. This finding contrasts to a study on *baltica*-like populations with spotted leaves in Denmark, which turned out to be genetically distinct from *D. baltica* from the eastern Baltic area and which were eventual-

ly identified as *D. praetermissa* var. *junialis* (= *D. pardalina*) (Pedersen & Hedrén 2010).

ITS and plastid sequences have been promoted as good data for family-, genus- and species-level comparison (Soltis et al. 2008; Duminil & Dimichele 2009). In our analysis of plastid genome differentiation, the reference group of *Dactylorhiza russowii* was clearly separate due to the presence of group II haplotypes. The other studied populations carried a mix of group I and *incarnata* haplotypes except for the Peenemünde *D. ruthei* population, in which we found no *incarnata* haplotypes. *incarnata* haplotypes are common in other allotetraploid populations studied by us and have also been reported in other *D. baltica* and *D. praetermissa* populations (Pedersen & Hedrén 2010). The *D. baltica* populations in Väratsi and Wizajny both had plastid haplotypes not found in the other investigated populations, suggesting a different origin/hybridization history, and contrasting to our SSR data. This pattern is congruent with the hypothesis that allopolyploid *Dactylorhiza* have originated from repeated and possibly ongoing hybridization events (Hedrén 2001; 2003; Nordström & Hedrén 2009). Since the plastid genome is haploid and only follows the maternal line, but the nuclear genome is open to recombination and hybridization, it is possible that introgression brings in variation in the form of new alleles that show up in just the nuclear genome.

Typically to allotetraploids of the *incarnata/maculata* complex (Pillon 2007), we found either the ITS alleles IIIa or V in all of our samples. The *incarnata*-specific allele X, which is common in *Dactylorhiza baltica* and *D. praetermissa* (Hedrén 2010) was found in all populations except for the Peenemünde *D. ruthei*, once again clearly separating this population from the others. The absence of ITS alleles from one of the parent species in a hybrid derivative is possibly the result of concerted evolution and a higher age of the polyploid, whereas the presence of both parental alleles is common in younger polyploids (Pillon et al. 2007). Alternatively, the presence of the *incarnata* ITS allele X is a sign of recent hybridization and back-crossing with *D. incarnata* and is then often associated also with the presence of plastid haplotypes from *D. incarnata* within the population. The ITS allele combinations found in the Suwalki *D. ruthei* are the same as in *D. baltica* from Estonia and the Suwalki area, which once again leads us to believe they are very closely related. Previous studies of ITS allele composition have shown, possibly reflecting postglacial formations, that the northern allopolyploids, like *D. ruthei* and *D. baltica* are younger than most of the southern allopolyploids, which means the allopolyploidization process may be more active in Northern Europe (Pillon et al. 2006, 2007), or else masked by the presence of older allopolyploids in the south. There is also a lot to be learned from epigenetic variation, which could possibly allow for distinguishing between currently genetically indistinguishable populations (Paun et al. 2010, 2011).

Conclusions

Are the three contemporary populations of *Dactylorhiza ruthei* closely related to each other or the plants from the historical location?

No, as we concluded from our molecular data, the Puhtu and Peenemünde *Dactylorhiza ruthei* are clearly distinct from each other and the other investigated populations. Morphological differences between the all three populations and the plants from the historical location support the conclusion drew by the molecular analyses.

Should the population from Puhtu, Estonia, be considered a separate taxon?

Most possibly, yes. It had an allele that was very rare in the other studied populations and it had different combinations of ITS and plastid haplotypes. If the population considered as a separate species, the correct name at the specific rank is *Dactylorhiza vironii* KREUTZ (KREUTZ 2007).

Are the Suwalki populations closely related to *Dactylorhiza baltica*?

Very likely. We were unable to distinguish between them in any of our analyses and they had the same ITS alleles and plastid haplotype. They were also slightly different from the other studied populations. Morphologically, the main difference was the absence of spotted leaves on the *Dactylorhiza ruthei* plants. The same polymorphism often observed in the parent species *D. maculata* s.l., as well as in several other allotetraploid *Dactylorhiza* (HEDRÉN et al. 2011). It is also possible that there are underlying epigenetic patterns that could explain why these plants are superficially distinct, yet have a common recent evolutionary history (PAUN et al. 2010, 2011).

Acknowledgements

We thank Mikael HEDRÉN for assistance of molecular analyses and comments, Ülle AARNA for assistance with laboratory analyses, Tiina TALVE for help with population genetic analyses, Pawel PAWLIKOWSKI and Sebastian SCZEPANSKI for help with gathering material, Bastian STEUDEL and Markus KESSLER from ETH Zürich for helping us acquire samples from herbarium materials, and Pierre DELFORGE for writing the French resumé.

References cited

ANDREASEN, K., MANKTELOW, M. & RAZAFIMANDIMBISON, S.G. 2009.- Successful DNA amplification of a more than 200-year-old herbarium specimen: recovering genetic material from the Linnaean era. *Taxon* **58**(3): 959-962.

ARDITTI, J. 1992.- Fundamentals of Orchid biology: 691p. John Wiley & Son, New York, NY.

ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. 1907.- Synopsis der Mitteleuropäischen Flora III (Monocotyledones). Engelmann, Leipzig. (*Orchidaceae*: 612-925)

AVERYANOV, L.V. 1990.- Conspectus generis *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI (*Orchidaceae*) 3. *Nov. Syst. Plant. Vasc.* (Leningrad). **27**: 32-62.

BATEMAN, R.M. 2001.- Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. *J. Eur. Orch.* **33**: 33-119.

BAUMANN, H. 2005.- *Dactylorhiza ruthei*: 332-335 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.

BERNACKI, L. 1989.- Taksonomia, ekologia i rozmieszczenie *Dactyloriza ruthei*. *Acta Biol. Silesiana* **11** (28): 66-82.

BERNACKI, L. & PAWLIKOWSKI, P. 2010.- *Dactylorhiza ruthei* (M. SCHULZE et RUTHE) SOO na Pojeziercu Litewskim. *Fragm. Flor. Geobot. Polonica.* **17**(1): 67-74.

DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p + 328 figs. The Hogarth Press, London.

DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London.

DELFORGE, P. & KREUTZ, C.A.J. 2005.- Remarks on Estonian Orchids. *Natural. belges* **86** (Orchid. 18): 21-56.

DIJK, E. & GROOTJANS, A.B. 1998.- Performance of four *Dactylorhiza* species over a complex trophic gradient. *Acta Bot. Neerl.* **47**: 351-368.

DOSTALEK, T., MÜNZBERGOVA, Z. & PLAČKOVA, I. 2014.- High genetic diversity in isolated populations of *Thesium ebracteatum* at the edge of its distribution range. *Conserv. Genet.* **15**: 75-86.

DUMINIL, J. & DIMICHELE, M. 2009.- Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosyst.* **143**(3): 528-542.

EARL, D.A. & VON HOLDT B.M. 2012.- STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conserv. Gen. Resources* **4**(2): 359-361 doi: 10.1007/s12686-011-9548-7.

EVANNO, G., REGNAULT, S. & GOUDET, J. 2005.- Detecting the number of clusters of individuals using the software structure. A simulation study. *Molecular Ecol.* **14**: 2611–2620.

FELSENSTEIN, J. 2005.- PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.

GOUDET, J. 2001.- FSTAT, A program to estimate and test genediversities and fixation indeces, version 2.9.3.2. University of Lausanne, Lausanne. http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm.

HEDRÉN, M. 1996.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence form allozyme markers. *Plant Syst. Evol.* **201**: 31-55.

HEDRÉN, M. 2001.- Conservation priorities in *Dactylorhiza*, a taxonomically complex genus. *Lindleyana* **16**: 17-25.

HEDRÉN, M. 2002.- Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*): evidence from molecular markers. *J. Eur. Orch.* **34**: 707-731.

HEDRÉN, M. 2003.- Plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex and the origin of allotetraploid *D. sphagnicola*. *Molec. Ecol.* **12**: 2669-2680.

HEDRÉN, M., NORDSTRÖM, S. & BATEMAN, R.M. 2011.- Plastid and nuclear DNA marker data support the recognition of four tetraploid marsh orchids (*Dactylorhiza majalis* s.l., Orchidaceae) in Britain and Ireland, but require their recircumscription. *Bot. J. Linnaean Society* **104**: 107-128.

HEDRÉN, M., NORDSTRÖM, S. & STÄHLBERG, D. 2008.- Polyploid evolution and plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* complex (Orchidaceae) in Scandinavia. *Mol. Ecol.* **17**: 5075-5091.

HEDRÉN, M., NORDSTRÖM, S., PEDERSEN, H. Æ. & STÄHLBERG, D. 2012.- Systematics and conservation genetics of *Dactylorhiza majalis* ssp. *elatior* (Orchidaceae) on Gotland. *Nord. J. Bot.* **30**: 257-272.

HUGHEY, J.R., SILVA, P.C. & HOMMERSAND, M.H. 2001.- Solving taxonomic and nomenclatural problems in Pacific Gigartinaceae (Rhodophyta) using DNA from type material. *J. Phycol.* **37**: 1091-1109.

JAGIELLO, M. & KUUSK, V. 1989.- *Dactylorhiza ×estonica* JAGIELLO & KUUSK hybr. nat. nov. in the Estonian SSR. *Fragm. Flor. Geobot.* **34** (3-4): 327-330.

JANEČKOVA, P., WOTAVOVA, K., SCHÖDELBAUEROVA I., JERSAKOVA, J. & KINDLMANN, P. 2006.- Relative effects of management and environmental conditions an performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biol. Conserv.* **129**: 40-49.

KELLER, G. & SCHLECHTER, R. 1927-1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304p. + 38 Taf. *Fedde Repert.*, Sonderbeih., Dahlem bei Berlin.

KREUTZ, C.A.J. 2007.- Beitrag für Taxonomie und Nomenklatur europaïscher, mediterraner, nordafrikanischer und vorderasiatischer Orchideen. *Dactylorhiza vironii* KREUTZ. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **24**(1): 87-91.

KULL, T. & TUULIK, T. 2002.- Kodumaa Käpalised [Estonian Orchids]: 95p. Eesti Orhideekaiste Klubi, Tallinn.

KUUSK, V. 1984.- Orchidaceae: 320-408 in Eesti NSV Floora IX. Tallinn.

KUUSK, V. 1996.- Native orchids in Estonia. *J. Eur. Orch.* **28**: 550-569.

NORDSTRÖM, S. & HEDRÉN, M. 2007.- Development of polymorphic nuclear microsatellite markers for polyploid and diploid members of the orchid genus *Dactylorhiza*. *Mol. Ecol. Notes.* **7**: 644-647.

NORDSTRÖM, S. & HEDRÉN, M. 2008.- Genetic differentiation and postglacial migration of the *Dactylorhiza majalis* ssp. *traunsteineri/lapponica* complex into Fennoscandia. *Plant Syst. Evol.* **276**: 73–87.

NORDSTRÖM, S. & HEDRÉN, M. 2009.- Evolution, phylogeography and taxonomy of allopolyploid *Dactylorhiza* (Orchidaceae) and its implications for conservation. *Nord. J. Bot.* **27**: 548-556.

PAUN, O., BATEMAN, R.M., FAY, M.F., HEDRÉN, M., CIVEYREL, L. & CHASE, M.W. 2011A.- Stable Epigenetic Effects Impacts Adaptation in Allopolyploid Orchids (*Dactylorhiza:* Orchidaceae). *Mol. Biol. Evol.* **27**: 2465-2473.

PAUN, O., BATEMAN, R.M., FAY, M.F., LUNA, J.A., HEDRÉN, M. & CHASE, M.W. 2011B.- Altered gene expression and ecological divergence in sibling allopolyploids of *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *BMC Evol. Biol.* **11**: 113.

PAWLIKOWSKI, P. 2008.- Rzadkie I zagrozone rosliny naczyniowe torfowisk w doline Kunisianki na Pojezieru Sejnenskim. *Fragm. Flor. Geobot. Polonica* **15**: 205-212.

PAWLIKOWSKI, P., JARZOMBKOWSKI, F., WOLKOWYCKI, D., KOZUB, L., ZANIEWSKI, P., BAKANOWSKA, O., BANASIAK, L., BARANSKA, K., BIELSKA, A., BIEREZNOI, U., GALUS, M., GRZYBOWSKA, M., KAIPLER, A., KARPOWICZ, J., SADOWSKA, I. & ZARECKI, R. 2009.- Rare and threatened plants of the mires in the intensively managed landscape of the Gory Sudawskie region (north-eastern Poland). *Bot. Steciana.* **13**: 29-36.

PEAKALL, R. & SMOUSE, P.E. 2006.- GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecol. Notes* **6**: 288-295.

PEAKALL, R. & SMOUSE, P.E. 2012.- GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* **28**: 2537-2539.

PEDERSEN, H.Æ. 1998.- Species concept and guidelines for infraspecific taxonomic ranking in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Nord. J. Bot.* **18**: 289-309.

PEDERSEN, H.Æ. & HEDRÉN, M. 2010.- On the distinction of *Dactylorhiza baltica* and *D. pardalina* (Orchidaceae) and the systematic affinities of geographically intermediate populations. *Nord. J. Bot.* **28**: 1-12.

PIKNER, T. 2011.- Northern European polyploid species of *Dactylorhiza baltica* (KLINGE) ORLOVA ex AVERYANOV, a new variety of *Dactylorhiza baltica* var. *kuzkenembe* nova and their comparison with the other polyploid species of *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 28(2): 233-262.

PIKNER, T. 2012.- Emergence of locally differentiated *Dactylorhiza* taxa in Baltic Sea islands of Saaremaa and Gotland with special attention to *Dactylorhiza osiliensis* PIKNER, *Dactylorhiza baltica* var. *kuzkenembe* PIKNER and *Dactylorhiza majalis* subsp. *elatior* (FRIES) HEDRÉN & H.Æ. PEDERSEN and their relation to surrending regions – Part. 1: Historical background, ecology and morphology. *Natural. belges* **93** (Orchid. 25): 75-93.

PIKNER, T. 2013.- Eesti Orhideed: 261p. Kirjastus Varrak, Tallin.

PIKNER, T. 2014.- Evolution, classification and distribution of allotetraploid *Dactylorhiza* (Orchidaceae) in previously glaciated areas of Europe. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 93-114.

PIKNER, T. & KUUSK, V. 2008.- *Dactylorhiza ruthei* (M. SCHULZE ex RUTHE) SOO versus *Dactylorhiza vironii* KREUTZ. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **25**(2): 119-150.

PILLON, Y. & CHASE, MW, 2007.- Taxonomic exaggeration and its effects on Orchid conservation. *Conservation Biol.* **21**: 263–265

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). *Biol. Conservation* 126: 4–13.

PRESSER, H. 1998.- Ruthes Knaberkraut, *Dactylorhiza ruthei* (M. SCHULZE) SOO in Deutschland. *J. Eur. Orch.* **30**(3): 638-642.

PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope – Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Auflage: 374p. Nikol, Hamburg.

PRITCHARD, J.K., M. STEPHENS, & DONNELLY, P. 2000.- Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.

RAMBAUT, A. 2008.- FigTree, ver 1.2.2. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburg. http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/.

RASMUSSEN, H.N. 1995.- Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant: 460p. Cambridge University Press, Cambridge.

REMM, K. & REMM, L. 2009.- Similarity-based large-scale distribution mapping of orchids. *Biodivers. Conserv.* **18**: 1629-1647.

RÜCKBRODT, D. & RÜCKBRODT, U. 1996.- Zur Kenntnis von *Dactylorhiza ruthei* (M. SCHULZE) SOO. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **13**(2): 14-27.

RUTHE, R. 1897.- *Orchis ruthei* M. SCHULZE. *Deutsche Bot. Monat.* **15**: 237-241.

SCHLECHTER, R. 1928.- Monographie der Gattungen und Arten: 80-304 in KELLER, G. & SCHLECHTER, R. 1927-1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304p. + 38 Taf. *Fedde Repert.*, Sonderbeih., Dahlem bei Berlin.

SHIPUNOV, A.B., FAY, M.F. & CHASE, M.W. 2005. The taxonomic status of *Dactylorhiza baltica* (Orchidaceae) from European Russia: evidence from molecular markers and morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* **147**: 257–274.

SHIPUNOV, A.B., FAY, M.F., PILLON, Y., BATEMAN, R.M. & CHASE, M.W. 2004.- *Dactylorhiza* (Orchidaceae) in European Russia: combined molecular and morphological analysis. *Amer. J. Bot.* 91: 1419–1426.

SOLTIS, D.E., MAVRODIEV, E.V., DOYLE, J.J., RAUSCHER, J. & SOLTIS, P.S. 2008.- ITS and ETS Sequence Data and Phylogeny Reconstruction in Allopolyploids and Hybrids. *Syst. Bot.* **33**(1): 7-20.

STAHLBERG, D. & HEDRÉN, M. 2008.- Systematics and phylogeography of the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae) in Scandinavia: insights from cytological, morphological and molecular data. *Plant Syst. Evol.* **273**: 107-132.

SUESSENGUTH, K. 1939.- *Orchis ruthei* M. SCHULZE: 463 in HEGI, G. & SUESSENGUTH, K. 1939.- Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Aufl. 2.: Bd. II, 405p. Hanser, München.

WUCHERPFENNIG, W. 2012.- *Dactylorhiza pomeranica* sp. nov., eine bisher als *Dactylorhiza ruthei* missverstandene neue Orchideenart Deutschlands. *J. Eur. Orch.* 44: 693-714.

Appendix

Herbarium specimens of *Dactylorhiza ruthei* s.str. are listed below by sources:

(1) TU: Tartu University, Herbarium Generale: 2 sheets with 2 plants;

(2) B: Bot. Garten - Bot. Museum, Freie Universität Berlin: 8 sheets with 23 plants;

(3) K: Royal Botanical Gardens, Kew Herbarium: 2 sheets in one with 4 plants;

(4) AMES: Harvard University Herbaria: 5 sheets with 10 plants;

(5) BM: Natural History Museum, London: 1 sheet with 5 plants;

(6) Z: Universität Zürich Herbarium: 4 sheets with 12 plants;

(7) ZT: Herbarium Eidg. Technische Hochschule, Zürich: 1 sheet with 4 plants;

(8) HAL: Herbarium Universitatis Halensis: 1sheet with 1 plant;

(9) JE: Herbarium Haussknecht, Fr. Schiller Universität Jena: 12 sheets with 26 plants and 1 sheet with single flowers;

(10) DR: Herbarium Dresdense, Techn. Universität Dresden: 4 sheets with 6 plants;

(11) GOET: System. Geobot. Institut, Göttingen: 1 sheet with 1 plant;

(12) GFW: Institut Geobot. - Bot. Garten, Greifswald: 1 sheet with 2 plants;

(13) WU: Herbarium Institut Bot. - Universität Wien: 2 sheets with 4 plants;

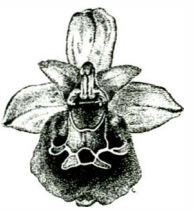
(14) P: Herbarium Museum National, Paris: 2 sheets with 4 plants;

(15) Herbarium Appel, Museum Coburg: 1 sheet with 1 plant;

(16) WAG and L: Nat. Herbarium Nederland: 4 sheets with 4 plants;

(17) MAAS: Mus. Maastricht Herbarium: 1 sheet with 1 plant;

(18) LE: St. Petersburg Komarov Bot. Inst. Herbarium: 4 sheets with 7 plants.



Natural. belges **97** (Orchid. 29) (2016): 78-88

Un pollinisateur pour *Ophrys drumana* P. DELFORGE

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *A pollinator for* Ophrys drumana P. DELFORGE. Pollinations of *Ophrys drumana* by males of *Megachile (Chalicodoma) parietina* GEOFFROY in FOURCROY, 1785 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) are reported for the first time, and discussed.

Key-Words: Orchidaceae; *Ophrys*, *Ophrys bertolonii* species group, *Ophrys drumana*; Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae, *Megachile (Chalicodoma) parietina*. Pollination, pseudocopulation, sexual deception. Flora and fauna of France, Drôme, Vercors.

Introduction

J'avais tenté, ces 35 dernières années, à plusieurs reprises et sans succès, d'observer le pollinisateur d'*Ophrys drumana* dans des stations du contrefort méridional drômois du Vercors. *O. drumana* était en effet la seule espèce du groupe dont le pollinisateur n'était pas connu avec certitude (e.g. PAULUS & GACK 1999; DELFORGE 2013A). En mai 2012 et 2013 ainsi qu'en juin 2014, j'avais constaté à nouveau sur ces sites que très peu d'individus portaient des fleurs pollinisées ou des ovaires fructifiant. Les visites du ou des pollinisateur(s) d'*O. drumana* semblaient donc fort rares.

Toujours à la recherche de ce pollinisateur, je suis revenu en 2016 dans le Vercors drômois aux Combes, sous le col de Bacchus, au nord de Plan-de-Baix, un site très intéressant, bien connu des orchidophiles, et donc souvent parcouru. Il s'agit d'une vaste pâture calcicole en cours d'embroussaillement et en partie recolonisée par des pins, qui se développe aux alentours de 950 m d'altitude. Les Orchidées y sont généralement nombreuses. Lors du dernier voyage de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges dans le Vercors, à la fin de mai 2012, nous avions vu là, malgré une saison peu favorable, des centaines d'Orchidées appartenant à 12 espèces différentes, ainsi que de nombreux hybrides (DELFORGE 2013A: 34-35). Sur ce site, fleurissent habituellement des dizaines d'*Ophrys drumana* sans autre représentant du groupe d'*O. bertolonii*, un point important pour la recherche du ou des pollinisateur(s) spécifique(s) de cette espèce.

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 25.VIII.2016, accepté le 3.XI.2016.

Deux observations

Le 25 mai 2016, j'ai parcouru les Combes par un temps assez lourd, sans vent, avec une température d'environ 22°C, sous un ciel voilé. Ces conditions sont généralement bonnes pour l'observation des pollinisateurs d'*Ophrys* (e.g. Correvon & Pouyanne 1916; Delforge 1996, 2001a, b, 2002, 2004a, b). Ce 25 mai 2016, j'ai compté environ 200 *Ophrys drumana* en fleurs ou en fin de floraison parmi 13 autres espèces d'Orchidées. Vers 11h45 GMT, en passant à proximité d'un petit *O. drumana* en fin de floraison, j'ai repéré une abeille en position de pseudocopulation sur une fleur sommitale. Cette abeille portait plusieurs pollinies sur la tête. J'ai pu faire quelques photos à environ 1,5 m de distance (Pl. 1) mais, lorsque je me suis approché plus avant, l'abeille s'est envolée. Je l'ai vue repasser plusieurs fois sur cette partie du site. Parmi les insectes volant à ce moment, elle était aisément repérable aux pollinies jaunes qu'elle portait sur la tête. Farouche et véloce, elle était très difficile à approcher. Je l'ai vue se poser à deux reprises sur la fleur sommitale d'un autre *O. drumana* presque défleuri qu'elle a pollinisé. Au bout d'une heure d'affût patient, j'ai pu la capturer alors que, posée sur une petite pierre, elle tentait, avec les pattes avant, d'ôter les pollinies collées sur sa tête.

Le 28 mai 2016, par des conditions semblables mais plus chaudes encore, j'ai parcouru, vers 13h00 GMT, une pelouse calcicole et une garrigue à *Aphyllantes monspeliensis* en lisière d'une pinède mixte, à 375 m d'altitude, non loin du cimetière de Saint-Sauveur-en-Diois (Drôme). Ce site s'étend en versant nord sur les collines qui bordent la rive gauche de la Drôme. Parmi 8 espèces d'Orchidées en fleurs sur la pelouse et dans la garrigue, j'ai compté une cinquantaine d'*Ophrys drumana*, tous nettement en fin de floraison, voire fanés. Il n'y avait pas d'*O. saratoi* visibles sur ce site. Sur la fleur sommitale encore assez fraîche d'un *O. drumana* quasi fané, j'ai pu observer une pseudocopulation par une abeille qui portait 4 pollinies. Je l'ai capturée sans avoir pu la photographier, mon appareil n'étant pas prêt pour une prise de vue.

J'ai pu déterminer le genre des 2 abeilles capturées. Elles appartiennent manifestement à une espèce de *Megachile* Latreille, 1802, genre auquel toutes les espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* sont associées [1]. Pour une confirmation et une détermination plus précise, j'ai soumis les 2 abeilles à N.J. Vereecken, Professeur à l'Université Libre de Bruxelles, puis, sur ses conseils, à G. Le Goff, spécialiste des Apidés de France. Les 2 abeilles ont été identifiées: ce sont des mâles de l'abeille solitaire maçonne *Megachile (Chalicodoma) parietina* (Geoffroy in Fourcroy, 1785).

[1] Dans la littérature orchidologique, les abeilles pollinisatrices des espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* ont généralement été présentées comme appartenant au genre *Chalicodoma* Lepeletier, 1841 (e.g. Büel 1978; Paulus & Gack 1981, 1986, 1990a, 1992, 1999; Paulus 2007; Borg-Karlson 1990; van der Cingel 1995; Gulli et al. 2003; Hahn & Salkowski 2005, Vereecken & Patigny 2005; Claessens & Kleynen 2011; Breitkopf 2012; Breitkopf et al. 2014; Manzo et al. 2014). Les entomologistes ont longtemps débattu de la validité de ce genre, certains le tenant pour un sous-genre de *Megachile* Latreille, 1802 (e.g. Friese 1899; Berland 1965; Bellmann 1999). C'est la tendance actuelle en entomologie (N.J. Vereecken comm. pers.) et l'option suivie ici. Mais beaucoup d'auteurs et de nombreux sites consacrés aux Apidés sur Internet utilisent encore *Chalicodoma* au rang de genre.

Planche 1. *Ophrys drumana* et son pollinisateur, *Megachile (Chalicodoma) parietina* ♂ au col de Bacchus (Vercors, Drôme, France), le 25 mai 2016.

En haut à gauche: une pseudocopulation; à droite: *Megachile (Chalicodoma) parietina* ♂ portant des pollinies. **En bas**: groupe et fleurs d'*Ophrys drumana*.

(photos P. Delforge)

Discussion

Megachile (Chalicodoma) parietina, la Mégachile (ou Chalicodome) des murailles, vole de mai à juillet et parfois jusqu'en août. Son aire de répartition actuelle va de la façade atlantique de l'Europe méridionale à la Grèce et à l'Ukraine à l'est (Dewulf & Praz 2014). Elle a besoin de zones sableuses ou caillouteuses chaudes dans un environnement très fleuri pour confectionner son nid et en approvisionner les cellules. C'est une espèce polylectique qui marque une préférence pour les Fabacées, en particulier pour le Sainfoin (*Onobrychis viciiflolia* Scopoli) (e.g. Albouy 2010; Vereecken et al. 2010). Comme la plupart des abeilles, *Megachile parietina* est en forte régression en Europe médiane comme en France, où elle ne peut plus être trouvée que dans les régions méridionales. Tous les facteurs de son déclin général en Europe occidentale ne sont pas encore bien compris (Rasmont et al. 2005; Müller et al. 2006; Vereecken et al. 2010; Dewulf & Praz 2014). Cette forte régression semble notamment causée par la dégradation des sites qui lui conviennent, par l'usage d'insecticides, ainsi que par les changements de pratiques agricoles, notamment la forte réduction des emblavures de Fabacées, et en particulier du Sainfoin, dans la moitié nord de la France (Rasmont 2003).

Par ailleurs, mes observations de pseudocopulations sont assez inhabituelles dans la mesure où ce sont des fleurs sommitales de plantes en fin de floraison qui ont attiré le pollinisateur d'*Ophrys drumana*. En effet, depuis que l'attraction des pollinisateurs des *Ophrys* par déception sexuelle a été comprise par Pouyanne, il a très généralement été observé que ce sont les fleurs basales de l'inflorescence de plantes en début de floraison qui sont les plus attractives: «Il est nécessaire de pouvoir faire les observations dès le début de la floraison, car ce sont ordinairement les premières fleurs qui sont le plus souvent fécondées; fréquemment les dernières restent non visitées.» (Correvon & Pouyanne 1916: 31; voir aussi e.g. Kullenberg 1961; Kullenberg et al. 1984; Paulus & Gack 1990b).

Les pollinisateurs du groupe d'*Ophrys bertolonii*

Un pollinisateur au moins est maintenant connu pour chacune des 10 espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* (Tab. 1). Il est remarquable qu'il s'agit toujours de *Megachile* du sous-genre *Chalicodoma*, ce qui montre bien le rôle de certains genres d'abeilles pollinisatrices dans la diversification des différents groupes d'*Ophrys*, rôle et liens qu'ont très bien perçus et mis en évidence notamment Paulus (e.g. 2007, 2015) et Breitkopf et al. (2014).

Ophrys drumana et les espèces affines dans le sud-est de la France

Ophrys drumana a été signalé puis décrit des contreforts drômois du Vercors, holotype récolté à Beaufort-sur-Gervanne (Delforge in Delforge & Tyteca 1982; Delforge 1988, 2013a). Ses affinités ont ensuite été discutées lors d'une révision du groupe d'*O. bertolonii*, dans laquelle 10 espèces phylogénétiques ont été délimitées, dont 3 pour le sud-est de la France, *O. aurelia* P. Delforge, J. Devillers-Terschuren & P. Devillers, *O. drumana* P. Delforge et *O. saratoi* E.G. Camus (pro

Tableau 1. Pollinisateurs des espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii*			
Ophrys	*Megachile* (*Chalicodoma*)	Région	Références
O. aurelia	*M. parietina* (Geoffroy in Fourcroy) *M. pyrenaica* Lepeletier	SE-France	Paulus & Gack 1999 Walravens 1995
O. balearica	*M. sicula* (Rossi)	Baléares	Paulus & Gack 1999
O. benacensis	*M. parietina* (Geoffroy in Fourcroy)	N-Italie	Paulus in Tyteca 2001
O. bertolonii	*M. pyrenaica* Lepeletier	S-Italie	Büel 1978 Gulli et al. 2003
	M. parietina (Geoffroy in Fourcroy)	S-Italie	Paulus & Gack 1986 Paulus 2000
O. bertoloniiformis	*M. benoisti* (Tkalçu)	S-Italie (Monte Gargano)	Paulus & Gack 1986
O. catalaunica	*M. pyrenaica* Lepeletier *M. albonotata* Radoszkowski	N-Espagne (Catalogne)	Vereecken & Patiny 2005 G.O.C. 2016
O. drumana	*M. parietina* (Geoffroy in Fourcroy)	SE-France	la présente étude
O. explanata	*M. sicula* (Rossi)	Sicile	Paulus & Gack 1992
O. flavicans	*M. manicata* Giraud	Croatie (Dalmatie)	Hahn & Salkowski 2005
O. saratoi	*M. albonotata* Radoszkowski	SE-France	Paulus & Gack 1999

hybr.) (Delforge 1989, 1990; Delforge et al. 1989). À cette occasion, il a également été démontré qu'*O. bertolonii* Moretti ne faisait pas partie de la flore française.

Les aires de répartition de ces 3 espèces françaises ont été esquissées (Delforge et al. 1989; Delforge 1990): littoral méditerranéen pour *O. aurelia*, préalpes calcaires proches de la Méditerranée et couloir rhodanien pour *O. saratoi*, flancs méridionaux du Vercors et basse vallée de la Drôme, mais aussi moyenne côte du Rhône au sud de Valence et préalpes de Digne pour *O. drumana*, cette dernière région étant citée essentiellement à partir de données de la littérature (e.g. Camus & Camus 1928-1929; Plan 1980; Descoing 1988). Cependant, malgré de nombreuses recherches personnelles ces 20 dernières années, je n'ai jamais observé *O. drumana* dans cette région.

En France, *Ophrys aurelia*, *O. drumana* et *O. saratoi* ont été progressivement intégrées dans des cartographies (Jacquet 1991a, 1995) ou dans les comptes rendus d'excursion (e.g. Jacquet 1990, 1991b; Jaslin & Perrin 1992; Scappaticci & Scappaticci 1992), mais avec quelques approximations, causées en grande partie par le refus de prendre en compte *O. saratoi*. Paradoxalement, celui-ci a en effet souvent été considéré à la fois, comme synonyme d'*O. aurelia*, espèce précoce à grandes fleurs, et comme synonyme d'*O. drumana*, espèce moins précoce et à petites fleurs (Pain 1994; Bournérias 1998; Bournérias & Prat 2005; Dusak et al. 2009; Dusak et Prat 2010; Bonardi et Scappaticci 2012). Cependant, un autre auteur a estimé qu'*O. drumana* et *O. saratoi*

étaient synonymes [2] (Soca 2001; Souche 2004: 229, 2009: 143). Ces problèmes et leurs conséquences ont été évoqués notamment dans Delforge (2013b).

Ces errements taxonomiques, qui perdurent malencontreusement encore, ont empêché la reconnaissance de la présence d'*Ophrys saratoi* notamment en Ardèche et sur les contreforts rhodaniens du Vercors, où il est quelquefois identifié, notamment à Saint-Genis (Drôme), comme: «[...] *O. drumana* parfois bien curieux, [...]» (Tisserand in Scappaticci et al. 2012: 7). En effet, sur ce magnifique site, *O. drumana* et *O. saratoi* sont syntopiques et leurs floraisons se succèdent en se recouvrant parfois un peu (Delforge 2013b, et obs. pers. en 2014 et 2016), ce qui peut rendre perplexe les observateurs.

Dans ce contexte, Haas (2011) a signalé une observation de pseudocopulation sur *Ophrys "drumana"* par un *Megachile* qui a été déterminé, sur photographie, comme un probable *Megachile (Chalicodoma) albonotata* Radoszkowski, 1886. L'observation a été faite le 2 juin 2010 à Beauregard-Baret (Drôme), au pied d'un contrefort rhodanien du Vercors, sur une pelouse de faible altitude, où, au début de juin, c'est normalement plutôt *O. saratoi* qui est encore suffisamment frais pour pouvoir attirer des pollinisateurs (obs. pers.). La photographie qui accompagne l'article (ibid.: 42) ne permet pas de déterminer avec précision, ni l'*Ophrys*, ni l'abeille, *Chalicodoma* étant un (sous-)genre dont la systématique est complexe (e.g. Tkalçů 1977, 1979; Walravens 1995).

Auparavant, Paulus et Gack (1999) s'étaient penché sur la problématique du groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence, vu principalement sous l'angle des pollinisateurs. À cette occasion, ils avaient rappelé l'observation d'une pseudocopulation de *Megachile (Chalicodoma) pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* à Hyères (Var), publiée par É. Walravens (1995). Pour leur part, Paulus et Gack ont observé des pseudocopulations de *Megachile (Chalicodoma) parietina* et de *M. (Chalicodoma) pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* et ont découvert le pollinisateur d'*O. saratoi*, *Megachile (Chalicodoma) albonotata*. Ces observations confirment, selon Paulus et Gack, le statut spécifique d'*Ophrys aurelia* et d'*O. saratoi*. Ne connaissant pas personnellement *O. drumana*, Paulus et Gack (1999) n'ont pas pris position sur son statut.

Cependant, dans un article où Hahn et Salkowski publient la découverte du pollinisateur d'un autre membre du groupe d'*Ophrys bertolonii*, *O. flavicans*, de Croatie, apparaît dans une liste une communication orale de Paulus qui désigne *Megachile (Chalicodoma) albonotata* comme pollinisateur d'*Ophrys drumana* (Hahn & Salkowski 2005: 56). Il n'y a aucune précision sur l'origine de cette mention, de sorte qu'il n'est pas possible de savoir dans quelle localité ni à quelle époque cette observation a été faite (W. Hahn comm. pers.). Cependant, cette information a été répercutée (e.g. Delforge 2005, 2006, 2007, 2012a; Vereecken & Patigny 2005; Paulus 2007; Claessens & Kleynen 2011).

(2) sub nom. *O. bertolonii* subsp. *saratoi* (E.G. Camus) Soca, confusion nomenclaturale provoquée par une néotypification incorrecte d'*O. bertolonii* par S●ca (2001), cf. e.g. Greuter in Baumann et al. (2002).

Les confusions qui ont entouré (et qui entourent parfois encore) la distinction d'*Ophrys aurelia*, d'*O. saratoi* et d'*O. drumana* en France incitent certainement à considérer avec réserves certains signalements d'*O.* «*drumana* curieux», en particulier lorsqu'il s'agit de plantes munies de fleurs assez grandes et fleurissant assez tardivement, soit au début de juin à basse altitude. Ces réserves sont d'autant plus nécessaires si, de surcroît, les fleurs de ces *O. "drumana"* attirent *Megachile (Chalicodoma) albonotata*, pollinisateur d'*Ophrys saratoi*. En effet, mes observations de 2016 indiquent que c'est *Megachile (Chalicodoma) parietina* qui est attiré par *Ophrys drumana*. De ce fait, c'est très probablement *O. saratoi* et non *O. drumana* sur lequel une pseudocopulation a été photographiée à une date assez tardive par Haas (2011) à Beauregard-Baret, un site de basse altitude.

Par ailleurs, il s'avère maintenant qu'*Ophrys aurelia* et *O. drumana* partagent un même pollinisateur, *Megachile (Chalicodoma) parietina.* Cependant, ces deux espèces sont diagnosables. Pour le groupe, *O. aurelia* possèdent de grandes fleurs dans la morphologie desquelles il n'y a pas de caractères attribuables à *O. sphegodes* (e.g. Delforge 1990). *O. drumana*, par contre, est muni des plus petites fleurs du groupe et celles-ci montrent, de plus, une intégration de caractères provenant d'un taxon du groupe d'*O. sphegodes*, qui dénotent une très probable hybridation ancienne (Delforge 1989, 1990, 1994; Devillers & Devillers-Terschuren 1994). *O. aurelia* et *O. drumana*, de plus, sont strictement allopatriques et leurs périodes de floraison ne coïncident pas. Ces deux taxons peuvent donc être considérés comme deux espèces (biologiques, évolutives ou phylogénétiques, cf. e.g. Devillers & Devillers-Terschuren 2013). Cette configuration est en effet assez semblable à celle de deux autres espèces du groupe, *O. explanata* de Sicile et *O. balearica* des Baléares, allopatriques stricts et tous deux pollinisés par *Megachile (Chalicodoma) sicula.* Ils sont considérés comme deux espèces, bien entendu par les botanistes qui se basent sur un concept biologique, évolutif ou phylogénétique de l'espèce (e.g. Paulus & Gack 1999; Paulus 2007).

Conclusions

Il est fort probable que c'est l'attraction spécifique de deux pollinisateurs différents qui constitue un mécanisme d'isolement prézygotique permettant à *O. drumana* et à *O. saratoi* de maintenir leur identité même quand ils sont syntopiques et partiellement synchrones, comme c'est le cas notamment dans la vaste combe de Saint-Genis [pour l'efficacité des mécanismes d'isolement prézygotiques qui séparent les espèces d'*Ophrys* via leur(s) pollinisateur(s) spécifique(s), voir e.g. Vereecken et al. 2011 et leurs références; Paulus 2015 et ses références].

Subsidiairement, les observations de pseudocopulations rapportées ici confirment, s'il en était encore besoin, le statut d'espèces biologiques, évolutives ou phylogénétiques d'*Ophrys aurelia*, d'*O. saratoi* et d'*O. drumana.*

Remerciements

Ma gratitude va à Gérard Le Goff (Barentin, France) et à Nicolas J. Vereecken (Université Libre de Bruxelles, Belgique) qui ont eu l'amabilité de déterminer les deux mâles de *Megachile (Chalicodoma) parietina*.

Bibliographie

Albouy, V. 2010.- Dans les pas de Fabre. À la recherche du Chalicodome des murailles. *Insectes* n°159: 3-7.

Baumann, H., Künkele, S. & Lorenz, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* **34**: 129-206.

Bellmann, H. 1999.- Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe - L'identification, le comportement, l'habitat: 336p. Les guides du Naturaliste, Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris.

Berland, L. (coll. Benoist, R., Bernard, F. & Maneval, W.) 1965.- Hyménoptères: Tome 7, 213p. in Perrier, R. – La Faune de la France en tableaux synoptiques illustrés.Librairie Delagrave, Paris.

Bonardi, D. & Scappaticci, G. [coords] 2012.- À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

Borg-Karlson, A.-K. 1990.- Chemical and ethological studies of pollinations in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Phytochemistry.* **29** (5): 1359-1387.

Bournérias, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.

Bournérias, M. & Prat, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

Breitkopf, H. 2012.- Dynamic speciation processes in the Mediterranean orchid genus *Ophrys* L. (Orchidaceae). Tesis di Dottorato in Biologia Avanzata, Naples, pp.138

Breitkopf, H., Onstein, R.E., Cafasso, D., Schlüter, Ph.M. & Cozzolino, S. 2014.- Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive *Ophrys* orchids. *New Phytologist* **207**: 377-389. doi: 10.1111/nph.13219.

Büel, H. 1978.- Beobachtungen über die Bestaübung von *Ophrys bertolonii* Mor. *Orchidee* **29**: 106-109.

Camus, E.G. & Camus, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.

van der Cingel, N.A. 1995.- An Atlas of Orchid pollination - European Orchids: 175p + 123 pl. AA. Balkema, Rotterdam.

Claessens, J. & Kleynen, J. 2011.- The flower of the European Orchid. Form and function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (The Netherlands).

Correvon, H. & Pouyanne, M. 1916.- Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. France* **17**: 29-47.

Delforge, P. 1982.- *Ophrys bertolonii* sensu lato en France: 273-276 in Delforge, P. & Tyteca, D. - Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **115**: 271-288.

Delforge, P. 1988.- Une orchidée nouvelle dans la Drôme. *Natural. belges* **69**: 188.

Delforge, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* **20** (85): 13-21.

Delforge, P. 1990.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* Moretti. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** (1989): 7-29.

Delforge, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.

Delforge, P. 1996.- L'Ophrys du Gers, *Ophrys aegirtica*, une espèce méconnue de la flore française. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 191-217.

Delforge, P. 2001a.- Un pollinisateur pour *Ophrys laurensis*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 143-148.

Delforge, P. 2001b.- Un pollinisateur pour *Ophrys lucana*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 140-142.

DELFORGE, P. 2002.- Un pollinisateur pour *Ophrys tarquinia*. *Natural. belges* **83** (Orchid. 15): 36-38.
DELFORGE, P. 2004A.- Un pollinisateur pour *Ophrys cilentana*. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 125-128.
DELFORGE, P. 2004B.- Un pollinisateur pour *Ophrys villosa* s.l. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 97-102.
DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2013A.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d'*Ophrys* observées dans cette région. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 27-52.
DELFORGE, P. 2013B.- *Ophrys bertolonii, Ophrys aurelia, Ophrys romolinii*. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 53-60.
DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges* **70** (Orchid. 3): 73-84.
DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **115**: 271-288.
DESCOING, B.-M. 1988.- Le statut des espèces végétales protégées dans le département de l'Ardèche. *Bull. Soc. Linnéenne Lyon* **57**(6): 177-200.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 61-74.
DEWULF, A. & PRAZ, C. 2014.- *Megachile parietina*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T19199035A50141970. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014.
DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
FRIESE, H. 1899.- Die Bienen Europa's (Apidae europaeae). Teil V, Solitäre Apiden. Genus *Lithurgus*, Genus *Megachile* (*Chalicodoma*): 228p. C. Lampe, Innbruck [Nachdruck A. Asher & Co., Ed. Anastatica, Amstellodami 1969].
G.O.C. (Grup Orquidologic de Cataluya) 2016.- *Ophrys catalaunica*. http//www.ophrys.cat/magachile_albonotata.html.
GULLI, V., TOSI, G., FILIPPI, L. & DEL PRETE, C. 2003.- On the pollination of some orchids of the genus *Ophrys* at Mount Argentario (Grosseto, Central-Western Italy). II. *O. bertolonii* MORETTI, *O. fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH subsp. *fuciflora* and *O. bombyliflora* LINK. *Caesiana* **20**: 35-43.
HAAS, J.-M. 2011- Le complexe d'*Ophrys bertolonii*. *Bull. SFO Lorraine-Alsace* 2011. **25**(2): 8-9, fig. p. 42.
HAHN, W. & SALKOWSKI, H.-E. 2005.- Zur Kenntnis von *Ophrys flavicans*. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **21** (1) ["2004"]: 48-58.
JACQUET, P. 1990.- Compte rendu des excursions 1990 de la région Rhône-Alpes. *L'Orchidophile* **21**: 180-181.
JACQUET, P. 1991A.- Compte rendu des excursions lyonnaises de 1991. *L'Orchidophile* **22**: 234-235.
JACQUET, P. 1991B.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. Mise à jour 1991. *L'Orchidophile* **22**: 14-15.
JACQUET, P. 1995.- Une Répartition des Orchidées Sauvages de France (3ème édition): 100p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
JASLIN, P. & PERRIN, J.-F. 1992.- Une nouvelle orchidée dans les Bouches-du-Rhône. *L'Orchidophile* **23**: 91-95.
KULLENBERG, B. 1961.- Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidr. Uppsala* **34**: 1-340.

KULLENBERG, B., BORG-KARLSON, A.-K. & KULLENBERG, A.-L. 1984.- Field studies on the behaviour of the *Eucera nigrilabris* male in the odour flow from flower labellum extract of *Ophrys tenthredinifera*. *Nova Acta R. Soc. Sci.* Ups. Ser. V.C. **3**: 79-110.

MANZO, A., PANSERI, S., VAGGE, I. & GIORGI, A. 2014.- Volatile fingerprint of Italian populations of Orchids using solid phase microextraction and gas chromatography coupled with mass spectrometry. *Molecules* **19**: 7913-7936.

MÜLLER, A., DIENER, S., SCHNYDER, S., STUTZ, K., SÉDIVY, C. & DORN, S. 2006.- Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conser.* **130**: 604-615.

PAIN, Th. 1994.- Excursion en Ardèche et dans le Gard 12-15 mai 1994. *L'Orchidophile* **25**: 285-286.

PAULUS, H.F. 2000.- Zur Bestaubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* ROLLI ex PAULUS spec. nov. aus der *Ophrys holosericа*-Artengruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoideae). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **17**(2): 4-33.

PAULUS, H.F. 2007.- Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* **20**, n.s. 66: 255-294.

PAULUS, H.F. 2015.- Bestäuber als Isolationsmechanismen: Freilandbeobachtungen und Experimente zuer Spezifität der Bestäuberanlockung in der gattung *Ophrys* (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **32**(1): 143-200.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1981.- Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (*Orchidaceae*) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. *Pl. Syst. Evol.* **137**: 241-258.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986.- Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* - Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 48-86, Taf. 2-3.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990A.- Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (*Orchidaceae*). *Israel J. Bot.* **39**: 43-79.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990B.- Pollination of *Ophrys* (*Orchidaceae*) in Cyprus. *Pl. Syst. Evol.* **169**: 177-207.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992.- Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **43** ["1990"]: 119-141; Farbtafel 1.

PAULUS, H.F. & GACK, C. 1999.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO-Frankreich) Ligurien und Toscana (NW-Italien) (*Orchidaceae* und *Insecta, Apoidea*). *J. Eur. Orch.* **31**: 347-422.

PLAN, P. 1980.- Un *Ophrys bertolonii* du bord sud des Alpes. *L'Orchidophile* **11**(43): 1601-1602.

RASMONT, P. 2003.- Jean-Henri Fabre pourrait-il observer aujourd'hui tous ces insectes ?: 209-220 in Jean-Henri Fabre, un autre regard sur l'insecte. Actes du Colloque International sur l'Entomologie, 18-19 octobre 2002, Saint-Léons-en-Lévézou (France, Aveyron): 275p. Conseil général de l'Aveyron, Rodez.

RASMONT, P., PAULY, A., TERZO, M., PATINY, S., MICHEZ, D., ISERBYT, S., BARBIER, Y. & HAUBRUGE, É. 2005.- The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. SCAPPATICCI, C. & SCAPPATICCI, G. 1992.- Compte rendu des sorties lyonnaises 92. *L'Orchidophile* **23**: 245-246.

SCAPPATICCI, G., TISSERAND, J.-F., GÉVAUDAN, A., SÉRET, M., GAUTHIER, J. & BONARDI, D. 2012.- Compte rendu des activités 2012. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°26: 3-16.

SOCA, R. 2001.- Les *Ophrys* de la Section *bertoloniorum*. *Monde Pl.* **96** (472): 10-15.

SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.

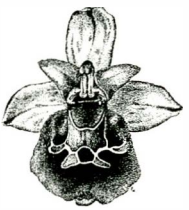
SOUCHE, R. 2009.- Orchidées de Genova à Barcelona: 224p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.

TKALÇŬ, B. 1977.- Taxonomisches zu einigen Paläarktischen Bienenarten (Hymenoptera: Apoidea). *Vestn. Cesk. Spolecn. Zool.* **41**: 223-239.

TKALÇŬ, B. 1979.- Neue paläarktische Taxa der Familie Megachilidae. *Casopis Slezséko Musea v Opave, Opava*, ser. A *Hist. Natur.* **27**: 153-169.

TYTECA, D. 2001.- Notes sur les Orchidées de Ligurie et de Vénétie (Italie). *L'Orchidophile* **32**: 117-126.

VEREECKEN, N.J., NIOLU, P., DUFRENE, É. & LE GOFF, G. 2010.- Observations sur les nids de deux chalicodomes et leurs occupants en Sardaigne (Italie). *Osmia* **4**: 15-19.
VEREECKEN, N.J. & PATINY, S. 2005.- On the pollination of *Ophrys catalaunica* O. DANESCH & E. DANESCH by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (LEPELETIER) (Hymenoptera, Megachilidae). *Natural. belges* **86** (Orchid. 18): 57-64.
VEREECKEN, N.J., STREINZER, M., AYASSE, M., SPAETHE, J., PAULUS, H.F., STÖKL, J., CORTIS, P. & SCHIESTL, F.P. 2011.- Integrating past and present studies on *Ophrys* pollination – a comment on BRADSHAW et al. *Bot. J. Linn. Soc.* **165**: 329–335.
WALRAVENS, É. 1995.- Un pollinisateur pour *Ophrys aurelia* P. DELFORGE, J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN 1989. *Natural. belges* **76** (Orchid. 8): 98-102.



Que devient un individu robuste d'*Epipactis helleborine* (L.) Crantz après une transplantation réussie ? Implications pour le statut d'*E. helleborine* var. *minor* Engel et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* A. Riechelmann & A. Zirnsack

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. Delforge, P. - *What has become of a robust individual of* Epipactis helleborine (L.) Crantz *after a successful transplantation ? Implications for the status of* E. helleborine *var.* minor Engel *and* E. helleborine *subsp.* moratoria A. Riechelmann & A. Zirnsack. The history and the context of the descriptions of two spindly and rather late taxons, *Epipactis helleborine* var. *minor* and *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*, are evoked. The two taxons are controversial, considered in turn (1) as falling in the range of variation of *E. helleborine* s. str., (2) as synonyms but distinct from *E. helleborine* s. str. or (3) as two "good" and distinct (morphological) subsp. or (biological ?) spp. It is demonstrated that the characters put forward for the distinction of "*minor*"and "*moratoria*" in comparison with *E. helleborine* s. str. are not diagnostic. Five years of observations of a robust individual after a successful transplantation has shown that the spindly or robust aspect of the whole plant, the number of leaves and flowers, the timing of flowering, the colour more or less strong of the flowers, and the pending or horizontal position of the fruiting capsules are morphological expressions of *E. helleborine* s. str. This morphological expressions depend notably on the effectiveness of the mycorrhiza, an important component of the mixotrophic *Epipactis* autecology.

Key-Words: Orchidaceae; *Epipactis*, *Epipactis helleborine*, *Epipactis helleborine* var. *helleborine* f. *minor* (Engel) P. Delforge, *Epipactis helleborine* var. *minor* Engel, *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (Engel) Engel, *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* A. Riechelmann & A. Zirnsack, *Epipactis moratoria* (A. Riechelmann & A. Zirnsack) A. Riechelmann & A. Zirnsack, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz nsubsp. *zirnzackiana* A. Riechelmann, *Epipactis* ×*zirnzackiana* (A. Riechelmann) A. Riechelmann. Taxonomy.

Introduction

Epipactis helleborine (L.) Crantz est l'espèce la plus commune du genre en Europe médiane, notamment grâce à ses capacités pionnières et à son aptitude à s'établir sur des substrats divers. Sa variabilité morphologique a toujours été soulignée (e.g. Camus 1908; Richards 1982; Ehlers et al. 2002) et une cinquantaine de taxons qui lui sont subordonnés ont été décrits ou combinés, à des rangs divers, en son sein. Parmi ceux-ci, plusieurs sont quasi unanimement considérés aujourd'hui comme des espèces distinctes d'*E. helleborine* (e.g. *E. albensis*, *E. atrorubens*, *E. leptochila*, *E. microphylla*, *E. muelleri*, *E. persica*, *E. purpurata*). D'autres taxons, par contre,

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 21.X.2016, accepté le 3.XI.2016.

ont été et sont encore actuellement l'objet de controverses, d'aucuns les tenant pour de "bonnes" espèces, d'autres ne les envisageant, au plus, que comme formes ou comme écomorphes (controverses déjà résumées e.g. in LANDWEHR 1983). *E. helleborine* var. *minor* (ENGEL 1984) et son très vraisemblable synonyme, *E. helleborine* subsp. *moratoria* (RIECHELMANN & ZIRNSACK 2008A), constituent de bons exemples de cette situation. Le but de la présente note est d'apporter de nouveaux éléments permettant de mieux appréhender le statut taxonomique de ces deux derniers taxons.

Epipactis helleborine var. *minor* ENGEL

Epipactis helleborine var. *minor* a été décrit des environs de La Petite-Pierre (Vosges du Nord, Bas-Rhin, France) à partir de 4 populations observées pendant plusieurs années (ENGEL 1984). La diagnose, succincte, est faite par rapport à «*E. helleborine* type». Elle est basée sur quelques caractères: les plantes sont grêles, hautes de 20-50 cm; les feuilles sont plutôt distiques et de texture assez molle; les fleurs sont peu nombreuses, au maximum 20, plus petites («12-16 mm contre 14-20 mm») et de coloration variée; la floraison est d'environ 2 semaines plus tardive. Les 4 stations publiées par ENGEL sont établies sur sol grèseux acides, «dans le même secteur qu'*E. helleborine* type»; comme celui-ci, la var. *minor* croît principalement à mi-ombre, en bord de chemin et en lisière de hêtraie.

ENGEL ajoute: «Dans l'état actuel de la question, la sagesse conseille de mettre le type des Vosges du Nord au rang de variété, le terme étant pris dans le sens d'une race écologique, en attendant d'en connaître plus à son sujet». En effet: «Il est délicat de se prononcer sur la valeur taxonomique de ces plantes [...]. Le concept de race écologique n'a pas de contrepartie dans la systématique et le terme de sous-espèce que l'on a tendance à utiliser dans de tels cas est trop fort; il est également logique de penser à une simple forme d'adaptation à un milieu défavorable» (ENGEL 1984: 664).

Epipactis helleborine subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL

La présence de plantes analogues à *Epipactis helleborine* var. *minor* dans le Haut-Rhin et la Moselle et, plus loin des Vosges, dans les Yvelines et le Maine-et-Loire, a ensuite été communiquée à ENGEL (e.g. ENGEL & MATHÉ 2002). S'ajoutant à la phénologie tardive, cette extension de l'aire de distribution incite ENGEL à considérer le "taxon grêle" au rang de sous-espèce, combinaison effectuée dans une synthèse sur les *Epipactis* des Vosges du Nord (ENGEL 1993: 31) et justifiée à nouveau un peu plus tard dans une monographie: «Taxon pouvant être considéré comme un écotype n'était la floraison tardive qui induit un classement au rang de sous-espèce. Proche de *Epipactis meridionalis* H. BAUMANN & R. LORENZ 1988 du sud de l'Italie» (ENGEL & MATHÉ 2002: 97). La proximité avec *E. meridionalis* semble suggérée, implicitement, par les caractéristiques morphométriques générales, mais aussi par la coloration de l'épichile, qui est souvent, chez les deux taxons, limitée aux bourrelets basaux, ce qui contraste parfois avec la teinte habituellement très pâle, livide ou blanchâtre du reste de l'épichile.

Distribution d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* est ensuite signalé de nombreuses régions de France, sur substrats acides mais aussi alcalins voire franchement calcaires. Le taxon grêle est observé notamment dans l'Ain, les Alpes-de-Haute-Provence, l'Ardèche, le Cantal, le Gard, la Haute-Garonne, la Haute-Loire, la Haute-Saône, l'Indre-et-Loire, l'Isère, le Loir-et-Cher, le Loiret, le Lot-et-Garonne, le Puy-de-Dôme, la Vienne… (e.g. Joseph 2002; Roberdeau et al. 2002; Scappaticci & Démares 2003; Amardeilh 2005; Granger 2005; Roberdeau 2006; Dirwimmer 2011, 2012; Pierné 2011, 2013; Scappaticci 2015; Dauge 2016). Il est aussi trouvé dans le Pays Basque espagnol (Lizaur-Lazare 2004) et en Allemagne (Presser 2002; Wucherpfennig 2003; Müller 2006).

L'élargissement de la distribution d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* s'accompagne, comme souvent, de la mise en évidence de nouveaux caractères permettant de le distinguer d'*E. helleborine* s. str. En effet, il apparaît, au fil des observations, qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* posséderait également, mais de manière aléatoire, une tige flexueuse (ou "zig-zaguante"), des feuilles proportionnellement plus étroites, plus jaunâtres, étalées, à bords mollement ondulés, une inflorescence subunilatérale, des fleurs "peu ouvertes", des pédicelles floraux souvent moins teintés de pourpre. Les ovaires, enfin, garderaient, en mûrissant, un port (sub)horizontal, quasi perpendiculaire à la tige, alors que, dans cet état, ils seraient pendants chez *E. helleborine* s. str. (e.g. Amardeilh 2005; Dirwimmer 2011, 2012; Dietel et al. 2015; Dauge 2016).

Par ailleurs, la controverse concernant le caractère acide ou calcaire du substrat d'une des stations princeps des Vosges (Gévaudan comm. pers. 2002 et e.g. Delforge 2005, 2006a; Gévaudan et al. 2011; Dirwimmer 2012) s'est révélée sans intérêt à partir du moment où *Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* est signalé sur substrats alcalins ou calcaires dans de nombreux sites un peu partout en France.

Cependant la plupart des observateurs font part des difficultés qu'ils éprouvent pour délimiter nettement "*minor*" vis-à-vis des *Epipactis helleborine* plus robustes qui l'accompagnent très souvent, et ce quels que soient les caractères utilisés pour distinguer le taxon grêle. Il est notamment remarqué que des individus de moins de 20 cm de hauteur peuvent présenter par ailleurs tous les caractères attribués à *E. helleborine* s. str. tandis que des individus de plus de 60 ou même 70 cm de hauteur présentent ceux attribués à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* (remarques collationnées notamment par Dirwimmer 2011, 2012). Même la phénologie tardive du taxon grêle est parfois remise en cause (ibid.) du fait, entre autres, de la longue durée de la floraison des taxons robustes. Celle-ci est vraisemblablement due, en partie, à leur plus grand nombre de fleurs (obs. pers.).

Un autre problème souvent évoqués par les observateurs est la présence fréquente, dans les populations, d'individus intermédiaires entre taxons grêles

et robustes et qui fleurissent en même temps que les individus grêles. Cette présence est parfois qualifiée d'importante ou de massive (e.g. DIRWIMMER 2012), y compris dans les 4 stations princeps des Vosges (PIERNÉ 2013). Les individus les plus robustes, mais ayant néanmoins des caractères d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, sont souvent interprétés comme résultant d'introgressions par *E. helleborine* s. str. (e.g. DIRWIMMER 2012).

En Allemagne, WUCHERPFENNIG (2003: 346) montre, à partir d'échantillons significatifs de plantes, qu'environ 20% des *Epipactis helleborine* s. str. et des *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* possèdent des hampes hautes de 40-50 cm et qu'il y a encore des recouvrements non négligeables dans les tailles pour les plantes hautes de 30-40 cm et de 50-60 cm. Il en conclut que la hauteur de la plante ne permet pas de distinguer *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* d'*E. helleborine* s. str.

En France, étudiant en détails les quatre stations princeps des Vosges, DIRWIMMER (2012) constate que 12,5% des 47 *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* mesurés au locus typicus ont plus de 40 cm de hauteur et parfois plus de 30 fleurs et qu'à Haslach, la hauteur moyenne des 153 plantes échantillonnées est de 36,8 cm, avec 14% des plantes mesurant plus de 50 cm et dont certaines portent plus de 35 fleurs, ce qui ne correspond pas à la description d'ENGEL (1984). Rappelons que la présence de nombreux individus robustes d'*E. helleborine* est également remarquée sur tous ces sites en 2012 par PIERNÉ (2013). J'avais pu faire la même constatation lors d'une brève visite de deux sites vosgiens en août 1992.

Statut du taxon "*minor*" dans la littérature

L'incertitude qui affecte la délimitation morphologique d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* a entraîné, chez beaucoup d'observateurs, l'expression fréquente de réserves sur la validité de ce taxon et le refus de prendre une position définitive sur son statut (e.g. AMARDEILH 2005; DIRWIMMER 2011, 2012; DAUGE 2016). Parfois, la nécessité d'une confirmation du statut d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par une étude génétique est souhaitée (e.g. WUCHERPFENNIG 2003), alors qu'avec les outils actuels, la génétique ne semble pas d'un grand secours pour éclairer la taxonomie d'un genre qui, en Europe, s'est diversifié très récemment, c'est-à-dire principalement après la dernière glaciation (e.g. HOLLINGSWORTH et al. 2006; TRANCHIDA-LOMBARDO et al. 2011)

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* a souvent été ignoré par les auteurs de monographie (e.g. BAUMANN & KÜNKELE 1988; BUTTLER 1991; GUÉROLD & PERNET 1998; KREUTZ 2002; KRETZSCHMAR 2008) ou considéré comme un synonyme d'*E. helleborine* s. str. (e.g. PRESSER 2002; BAUMANN 2005A; BAUMANN et al. 2006; BONARDI & SCAPPATICCI 2012; GRÜNANGER 2016). *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* a également été rapproché, avec réserves, d'*E. meridionalis* (DELFORGE 1994, 1995A, B; ENGEL & MATHÉ 2002) ou d'*E. voethii* (DELFORGE 2001, 2002; VUORINEN 2016). L'identification avec cette dernière espèce a été réfutée par WUCHERPFENNIG (2003).

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* a aussi été présenté comme un écomorphe d'*E. helleborine* (e.g. Delforge 2005, 2006a, 2007; Gévaudan et al. 2011) ou comme une forme faisant partie de la variation morphologique normale de celui-ci (e.g. Delforge 2006b, 2012, 2016; Dusak et al. 2009). Il a été aussi accepté, avec plus ou moins de réserves, comme une variété (e.g. Souche 2004; Gévaudan 2010; Mathé 2015) ou comme une sous-espèce d'*E. helleborine* (e.g. Bournérias 1998; Engel & Mathé 2002; Scappaticci & Démares 2003; Kreutz 2004; Gévaudan 2005; Mathé 2013; Pierné 2013; Cordier 2014; Scappaticci 2015). *E. helleborine* subsp. *minor* est alors considéré au même rang qu'*E. helleborine* subsp. *neerlandica* et *E. helleborine* subsp. *tremolsii* (Bournérias 1998: 337-339) ou qu'*E. helleborine* subsp. *bithynica*, *E. helleborine* subsp. *distans*, *E. helleborine* subsp. *molochina*, *E. helleborine* subsp. *neerlandica* et *E. helleborine* subsp. *schubertiorum* (Kreutz 2004: 61-62).

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* A. Riechelmann & A. Zirnsack

En 2008, Riechelmann et Zirnsack décrivent des environs de Bayreuth, dans le Jura franconien (Bavière), un *Epipactis helleborine* à la morphologie particulière, observé depuis longtemps dans la région, principalement dans des chênaies mixtes sur substrats faiblement acides à alcalins, où voisinent notamment un chêne, *Quercus robur*, et le Noisetier, *Corylus avellana*. Ils nomment ce taxon *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*. Auparavant, ce taxon avait parfois été désigné, informellement, sous le nom de "*sylvestris*" ou identifié plus ou moins explicitement à *E. voethii* (Riechelmann & Zirnsack 2008).

Le taxon bavarois possède, selon ses descripteurs, un port plus élancé, plus "élégant", plus grêle et une floraison en moyenne de 2 semaines plus tardive qu'*Epipactis helleborine* "type", d'où l'épithète "*moratoria*", tardive, qu'ils lui confèrent. Par rapport aux individus "normaux", ce taxon est muni d'une tige plus fine, flexueuse ou zig-zaguante, de feuilles moins nombreuses et plus étroites, d'une inflorescence lâche, subunilatérale, de fleurs moins nombreuses, plus petites et moins colorées, souvent munies d'un épichile à ornementation de "type *E. meridionalis*", ainsi que de pédicelles floraux vert foncé, mais en fait lavés de pourpre près de la base, comme le montrent les photographies accompagnant la description (Riechelmann & Zirnsack 2008: notamment 74, Abb. 9 et 75, Abb. 11). Quant aux ovaires, ils se tiennent (sub)horizontalement lorsqu'ils fructifient alors qu'ils sont normalement pendants chez *E. helleborine* s. str.

Il paraît évident à ce stade qu'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* possède tous les caractères distinctifs attribués à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*. Riechelmann et Zirnsack en sont conscients (2008: 58). Ils réfutent cependant l'identification avec *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* après avoir conduit, écrivent-ils, une étude morphométrique portant sur un nombre significatif d'individus. De nombreux tableaux très détaillés comparant *E. helleborine* s. str. à *E. helleborine* subsp. *moratoria* accompagnent en effet la description,

malencontreusement sans que jamais *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* soit inclus dans ces comparaisons.

Il ressort cependant de l'examen de ces tableaux qu'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* est, en moyenne, plus grand qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* (35-70 cm versus 20-50 cm) et qu'il peut porter jusqu'à 40 fleurs. Comme *E. helleborine* s. str. peut avoir une hauteur de 25 à 80 cm (BAUMANN 2005A) ou de (20-) 35 à 90 (-130) cm (DELFORGE 2016), on comprendra que, plus encore que pour *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, la taille des individus d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* est de peu d'utilité pour la disctinction vis-à-vis d'*E. helleborine* s. str. RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008) reconnaissent cette difficulté, d'autant qu'ils admettent que de nombreux individus robustes d'*E. helleborine* s. str. accompagnent souvent *E. helleborine* subsp. *moratoria* sur les sites, ce que relèveront aussi notamment BERGFELD et BERLINGHOF (2011), HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2011) ou encore LORENZ et al. (2011). Cette situation est identique à celle décrite pour *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*.

Distribution d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*

Lors de la description, RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008: 62-65) ne répertorient pas moins de 55 stations bavaroises pour *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*, parmi lesquelles se trouvent des stations attribuées auparavant à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par WUCHERPFENNIG (2003).

Assez rapidement, BERGFELD (2009) signale aussi *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* sur des sites à substrats calcaires de plusieurs régions du Bade-Wurtemberg, land voisin de l'Alsace, bien plus près des stations vosgiennes d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*. À partir d'un très petit échantillon de 5 individus mesurés, BERGFELD (2009) estime qu'*E. helleborine* subsp. *minor* et *E. helleborine* subsp. *moratoria* ne sont pas identiques et qu'ils sont tous deux distincts d'*E. helleborine* s. str.

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* est ensuite mentionné du Trentin (nord-est de l'Italie) par PERAZZA (2010). Cette information est répercutée par RIECHELMANN (2010) qui a fait lui-même des observations supplémentaires et publie 90 nouvelles stations d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* dans le nord du Jura franconien. Il ajoute au passage deux nouveaux caractères distinctifs pour ce taxon. Selon lui, lorsque l'inflorescence est encore au stade de boutons floraux, les bractées d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* sont plus courtes que celles d'*E. helleborine* s. str. et, d'autre part, les capsules d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* restent (sub)horizontales même en hiver, longtemps après l'ouverture des fentes de déhiscence.

Pour résoudre le problème des individus intermédiaires entre *E. helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* s. str., RIECHELMANN décrit, de manière invalide, «*Epipactis* ×*zirnzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp. nat. nov.» (RIECHELMANN 2010: 233), nom corrigé en «*Epipactis helleborine* subsp. ×*zirnzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp. nat.

nov.» (Riechelmann 2011a: 301). L'holotype de l'hybride, prélevé dans le Jura franconien, est une plante assez grêle, haute de 43 cm, munie de 21 fleurs bien ouvertes et assez colorées; les ovaires fructifiant pendent avec un angle d'environ 60° par rapport à la tige, qui est assez fine.

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* va encore être signalé en Allemagne notamment de Rhénanie-Palatinat (Bergfeld & Sischka 2011), du Palatinat (Herr-Heidtke & Heidtke 2011) et de la Basse-Saxe (Peterek 2011). Sa distribution s'élargit notablement avec la publication de plusieurs stations dans le nord de la Grèce, dans des hêtraies calcicoles mixtes de montagne, notamment au mont Phalakron et sur les flancs du mont Olympe (Antonopoulos et al. 2011). Ces plantes sont hautes d'environ 25 cm et portent 9 fleurs en moyenne. Dans ses sites grecs, *E. helleborine* subsp. *moratoria* est toujours accompagné par d'autres espèces d'*Epipactis* et, dans la plupart des cas, par *E. helleborine* s. str. Ce dernier croît plutôt en lisière, tandis qu'*E. helleborine* subsp. *moratoria* semble se cantonner plus à l'intérieur des forêts, là où la lumière est plus rare [1].

La présence en Grèce d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* incite évidemment Antonopoulos et al. (2011: 91-92) à suggérer que la distribution de ce taxon doit être bien plus large dans les Balkans et en Europe en général. Une possible parenté très proche avec *E. schubertiorum*, du sud de l'Italie, est également évoquée. Récemment, *E. helleborine* subsp. *moratoria* a d'ailleurs été signalé de Slovénie (Lipovsek et al. 2016) et de Finlande (Vuorinen 2016). Cependant, en Italie, Bongiorni et al. (2012) estiment que ce taxon est omniprésent dans la péninsule et impossible à distinguer des petits individus d'*Epipactis helleborine* s. str.

Statut d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* dans la littérature:

La description relativement récente d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* fait qu'il n'apparaît que dans peu de monographies. Il est considéré comme synonyme d'*E. helleborine*, au même titre que *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par Bongiorni et al. (2016) et par Delforge (2016). Il est accepté comme sous-espèce notamment par Riechelmann (2011b), Lorenz et al. (2011), Perazza et Lorenz (2013) ou encore Wucherpfennig (2014), mais généralement avec réserves.

---

[1] Antonopoulos et al. (2011: 89) indiquent une faible possibilité d'autogamie observée chez *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* en Grèce; de plus des pédicelles floraux sont parfois peu ou imperceptiblement colorés de pourpre sur les photographies qui illustrent leur article. À la fin de juillet 2003, j'avais visité en compagnie de K. Kreutz, des stations publiées plus tard par Antonopoulos et al. (2011), notamment au mont Phalakron. Nous avions constaté à l'époque que, sur deux sites au moins, la présence conjointe d'*E. nausaensis* et d'*E. helleborine* avait produit des individus hybrides entre ces deux espèces. Les hybrides se reconnaissaient notamment aux fleurs et aux pédicelles floraux peu colorés, ainsi qu'à une tendance à l'autogamie par basculement ou par pulvérulence des pollinies. Ces hybrides étaient tantôt très robustes, tantôt très grêles.

Epipactis helleborine var. *minor* et *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*: synonymes?

Reprenant la comparaison des plantes des Vosges (*"minor"*), du Bade-Wurtemberg (*"moratoria"*) et du mont Phalakron (Grèce) (*"moratoria"*) tout en tenant compte de la description d'*E. helleborine* nsubsp. *zirnzackiana*, BERGFELD et BERLINGHOF (2011) remarquent, d'après leurs nombreuses observations, dont certaines nouvelles, qu'aucun des caractères retenus dans les descriptions ne permet de distinguer *"minor"* de *"moratoria"* ni même de la plupart des *"×zirnzackiana"*, que ce soit par exemple pour la hauteur de la plante, la couleur et la forme des feuilles, la couleur des fleurs ou la position des ovaires en cours de fructification. Ils considèrent au final qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* et *E. helleborine* subsp. *moratoria* sont synonymes et que ce taxon doit être nommé *Epipactis helleborine* subsp. *minor*.

Incidemment, BERGFELD et BERLINGHOF (2011: 815) notent qu'une forte sécheresse en mai 2011 a entraîné, sur un site allemand qu'ils surveillent, une réduction importante de la taille de plantes qu'ils avaient vues robustes en 2009. Sur un autre site du Bade-Wurtemberg, ils remarquent, en 2011, à côté de plantes en fleurs ayant l'aspect grêle de *"minor"*, la présence de hampes desséchées de 2010, qui indiquent que ces individus, grêles de 2011, étaient en fait plus hauts de 40% en 2010 [«Neben den diesjährigen Stängeln waren bei enigen Pflanzen die stängel des Vorjahres erhalten; diese wiesen eine um 40% großere Wuchshöhe aus, was offenbar durch die bessere Wasserversorgung im Vorjahr zu erklären war» (ibid.: 816)]. Ils ne tirent cependant pas de conclusions taxonomiques de ces observations assez troublantes.

Epipactis moratoria (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK

Dans un article préparatoire d'un mémoire de master (DIETEL et al. 2015), article pour lequel D. BERGFELD, N. BERLINGHOF et A. RIECHELMANN sont coauteurs, *Epipactis helleborine* subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* subsp. *minor* sont étudiés afin de mettre en évidence d'éventuels mécanismes d'isolement entre ces 3 taxons et d'en tirer les conséquences taxonomiques. Dans ce but, sont effectués une analyse morphométrique, des analyses chimiques du nectar, une antennographie ainsi que des tests permettant d'identifier les pollinisateurs dans la nature. Bien qu'aucun mécanisme pré- ou post-zygotique n'ait pu être mis en évidence par le biais de cette étude et que les différences les plus marquées proviennent de l'analyse biométrique, DIETEL et al. concluent néanmoins que les 3 taxons sont des entités séparées, des espèces en voie d'isolement, et qu'ils pourront être considérés comme des espèces à part entière lorsque un ou des mécanismes d'isolement postzygotiques auront été mis en évidence.

Selon DIETEL et al. (2015) le nectar et les parfums émis par les fleurs d'*Epipactis helleborine*, d'*E. helleborine* subsp. *minor* et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria*, tous entomogames, sont légèrement différents sur le plan chimique. Cependant, l'antennographie et les "biotests" montrent que les trois taxons sont pollinisés par la même espèce de guêpe sociale, *Vespula germani-*

ca, avec une attraction du pollinisateur légèrement plus efficace chez *E. helleborine* s. str. Cette attractivité plus grande est probablement due, selon Dietel et al. (2015) eux-mêmes, à un plus grand nombre de fleurs par inflorescence (voir également aussi e.g. Jander 1998; Tyteca in Delforge 2010: 5). Par ces biais, l'étude ne révèle donc pas de mécanismes d'isolement prézygotique qui pourrait séparer ces trois taxons très souvent syntopiques et, partiellement au moins, synchrones.

Reste donc la morphologie qui permet nettement, selon Dietel et al. (2015), de séparer significativement les 3 taxons au moyen de l'analyse biométrique. 146 plantes ont été mesurées sur 6 sites, dont les loci typici d'*Epipactis helleborine* var. *minor* et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria*. Sur 5 sites, *E. helleborine* s. str. est aussi présent et échantillonné. Sur le sixième, celui d'Ulm, seul *E. helleborine* s. str. est mentionné et mesuré.

Pour l'analyse morphométrique, 3 caractères sont essentiellement retenus par Dietel et al. (2015): la hauteur de la plante, le nombre de feuilles et le nombre de fleurs. Ces caractères sont corrélés et ne forment en réalité qu'une seule variable. En effet, petite taille (de la plante et des feuilles et des fleurs) + petit nombre (de feuilles et de fleurs) = 1 variable (cf. e.g. Wucherpfennig 2003; cette corrélation apparaît très bien aussi plus loin dans le présent travail, au tableau 1, p. 111). De ce fait, les analyses biométriques n'utilisant que ces caractères corrélés aboutissent à des résultats peu significatifs voire erronés du point de vue statistique (e.g. Vanhecke 1990). Les tenants de la biométrie savent depuis longtemps que ces redondances doivent absolument être évitées (e.g. Sokal & Sneath 1963; Thorpe 1976).

Par ailleurs, plus fondamentalement encore, se pose le problème de l'échantillonnage des plantes sur le terrain. Volontairement ou inconsciemment, les individus considérés comme "hors normes" ou "non-représentatifs" sont écartés, ce qui est particulièrement le cas lorsque deux taxons à analyser fleurissent ensemble sur un site et qu'il faut procéder à leur détermination préalable avant de les échantillonner (Bateman & Denholm 1989; Tyteca & Gathoye 1990; Delforge 2011: 16). C'est nécessairement le cas pour l'étude morphométrique de Dietel et al. (2015) puisque, sur tous les sites où *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* subsp. *minor* ont été échantillonnés, *E. helleborine* subsp. *helleborine* l'a été aussi.

Malgré les résultats très peu convaincants voire erronés de l'étude de Dietel et al. (2015), Riechelmann (2016) va élever *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* au rang spécifique en justifiant ce rang par les résultats de la publication de Dietel et al. (2015), mais aussi par les signalements nouveaux et nombreux d'*E. moratoria* qui lui ont été communiqués en provenance d'autres régions d'Allemagne, du Nord de l'Italie, d'Autriche et de Slovaquie. Dans la foulée, Riechelmann (2016) élève aussi au rang spécifique l'hybride qu'il a décrit entre *E. helleborine* et *E. moratoria* [= *Epipactis ×zirnzackiana* (A. Riechelmann) A. Riechelmann].

Quelques observations en Belgique

À ma connaissance, ni *Epipactis helleborine* [subsp. vel] var. *minor* ni *E.* [*helleborine* subsp.] *moratoria*, n'ont été formellement signalés de Belgique.

Wallonie

Lavaux-Sainte-Anne

La réserve domaniale du Gros Tienne à Lavaux-Sainte-Anne est un site majeur pour les Orchidées en Wallonie. La Section Orchidées d'Europe le visite de ce fait régulièrement (par exemple Coulon 1982, 1993, 1997; Delforge et al. 2001; Delforge 2010). Ce site est géré, depuis 20 ans maintenant, par le Cantonnement de Rochefort de la Division Nature et Forêt. Les pelouses ont été débarrassées des arbres et des buissons qui les envahissaient et, en plusieurs endroits, la forêt a été coupée pour permettre la réinstallation ou l'agrandissement des pelouses. Un débroussaillage est effectué chaque année afin de maintenir des conditions optimales pour la croissance des Orchidées. Ces travaux semblent avoir permis l'arrivée ou la réinstallation d'espèces parfois très rares en Belgique, comme *Epipactis microphylla* par exemple (Tyteca & Baguette 2004).

Le 16 juillet 2014, lors d'une visite personnelle au Gros Tienne en compagnie de ma fille Elsa, nous avons trouvé, à une des lisières récemment créées par les débroussaillages, 3 petits individus en fleurs environnés, notamment, par une dizaine d'*E. helleborine* robustes en boutons ou en début de floraison. Un individu (Pl. 1) mesurait 18 cm de hauteur; il était muni d'une tige fine et flexueuse, de 6 feuilles caulinaires assez étroites, assez claires et mollement ondulées, de 2 feuilles supérieures bractéiformes ainsi que d'une inflorescence unilatérale de 9 petites fleurs peu colorées [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 8 × 3,5 mm, pétales 6 × 3 mm, hypochile 2,5 × 3 mm, épichile 4 × 4,5 mm, peu orné et peu coloré]. Le port, les dimensions et la morphologie de cet individu correspondent quasi parfaitement à ceux d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, bien que la floraison soit un peu trop précoce. Une photographie de cet individu illustre "›***minor***‹" dans Delforge (2016: 49, photo A).

Dans son Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme, Tyteca (2008) insiste sur la grande variabilité morphologique d'*Epipactis helleborine* mais n'envisage pas la présence d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* dans cette région en général ni au Gros Tienne en particulier. Il cite et illustre cependant un individu aberrant de petite taille qui a fleuri tardivement et fugacement le 8 septembre 2001 au Bois du Hart, voisin du Gros Tienne. Avec beaucoup de réserves, il rapproche cet individu d'*E. nordeniorum* (Tyteca 2001, 2008: 91).

Ave-et-Auffe

Toujours en Lesse et Lomme, mais cette fois à Ave-et-Auffe (entité de Rochefort), la pelouse de Prelleu (ou Préleu) a été visitée récemment à deux reprises par notre association (Delforge & Breuer 2014; Delforge et al. 2015). Ce Site de Grand Intérêt Biologique (SGIB) s'étend sur un peu plus de 2 ha. Il

Planche 1. *Epipactis helleborine* grêle (*"minor"*) en Wallonie. 16.VII.2014.
À **gauche**: Lavaux-Sainte-Anne; en haut: plante haute de 18 cm, 9 fleurs; en bas: un autre individu: inflorescence unilatérale, 11 fleurs peu ouvertes, peu colorées. **À droite**: Ave-et-Auffe; en haut: plante haute de 24,5 cm, hampe de 2013 haute de 37 cm (flèche = sommet); en bas: fleurs peu ouvertes, très pâles; épichile coloré comme les *E. meridionalis* hypochromes.
(photos P. DELFORGE)

est constitué, d'une part, d'une pelouse xérique sur schistes calcarifères, avec notamment *Gentianella germanica*, *Globularia bisnagarica* et *Juniperus communis* et, d'autre part, d'une pineraie à *Pinus sylvestris* qui la domine. Les 6 juillet 2013 et 5 juillet 2014, des participants à nos excursions avaient noté, dans des broussailles claires, près de la pelouse, des *Epipactis helleborine* robustes accompagnés de petits individus bien plus grêles. Toutes ces plantes étaient encore, au début de juillet, loin de la floraison (Delforge & Breuer 2014; Delforge et al. 2015).

Le 16 juillet 2014, nous sommes, ma fille et moi, revenus sur le site de Prelleu. Nous avons comptés, à mi-ombre, sur environ 6 m², 12 *Epipactis helleborine*, la plupart encore en boutons, dont 3 individus robustes (par ex.: hauteur de la plante: 60 cm, 9 feuilles spiralées et 24 fleurs) et 9 grêles (par ex.: hauteur de la plante 22 cm, 5 feuilles subdistiques, la plus grande 40 × 18 mm, 8 boutons floraux).

Un individu grêle a particulièrement retenu notre attention parce qu'il était accompagné de sa hampe desséchée de 2013 (Pl. 1). Le 16 juillet 2014, cet individu mesurait 24,5 cm de hauteur; il était muni d'une tige assez fine et flexueuse, de 8 feuilles caulinaires assez étroites, subspiralées, la plus grande 52 × 17 mm, de 3 feuilles supérieures bractéiformes ainsi que d'une inflorescence subunilatérale de 14 fleurs dont 4 épanouies et 10 en boutons [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 10 × 5 mm, pétales 9,5 × 5 mm, hypochile 4,5 × 5 mm, épichile 3,5 × 4,5 mm]. Les fleurs épanouies sont entrouvertes, très pâles, avec le callus central de l'épichile coloré de vert, comme peut l'être celui des *Epipactis meridionalis* hypochromes (cf. e.g. Delforge 2005: 48, 2006a: 48). Plus important encore, la hampe desséchée de 2013 de cet individu, encore présente, mesurait 37 cm. Cet individu était donc plus haut d'environ 50% en 2013 qu'en 2014, une constatation qui rejoint celle publiée par Bergfeld et Berlinghof (2011: 816) pour des *E. helleborine* subsp. *moratoria* du Bade-Wurtemberg (cf. supra).

Bruxelles-Capitale

Woluwe-Saint-Pierre

En forêt de Soignes, dans la région de Bruxelles-Capitale, une grande station d'*Epipactis phyllanthes* a été découverte en 1988 en bordure de la chaussée de Tervueren, à Woluwe-Saint-Pierre (Coulon 1989; Devillers & Devillers-Terschuren in Coulon 1990). Cette population d'*E. phyllanthes* est la seule de l'espèce trouvée jusqu'ici sur le continent européen entre le Danemark et la Vendée (France) (Devillers & Devillers-Terschuren 1999; Delforge 2012: 62; Delforge & Devillers 2013). *E. helleborine* est également présent en nombre sur ce site et un hybride entre les deux espèces a été décrit ici (*Epipactis ×bruxellensis* P. Delforge 1996; figuré dans le présent bulletin in Delforge et al. 2016: pl. 4 p. 16).

Le 5 août 2015, lors d'une visite personnelle de routine, j'ai examiné environ 25 *Epipactis helleborine* dispersés par pieds isolés sur ce vaste site, une "hêtraie-cathédrale" où le sol est peu éclairé. La plupart des individus étaient vigoureux, robustes, multiflores. Ils étaient tout à la fin de leur florai-

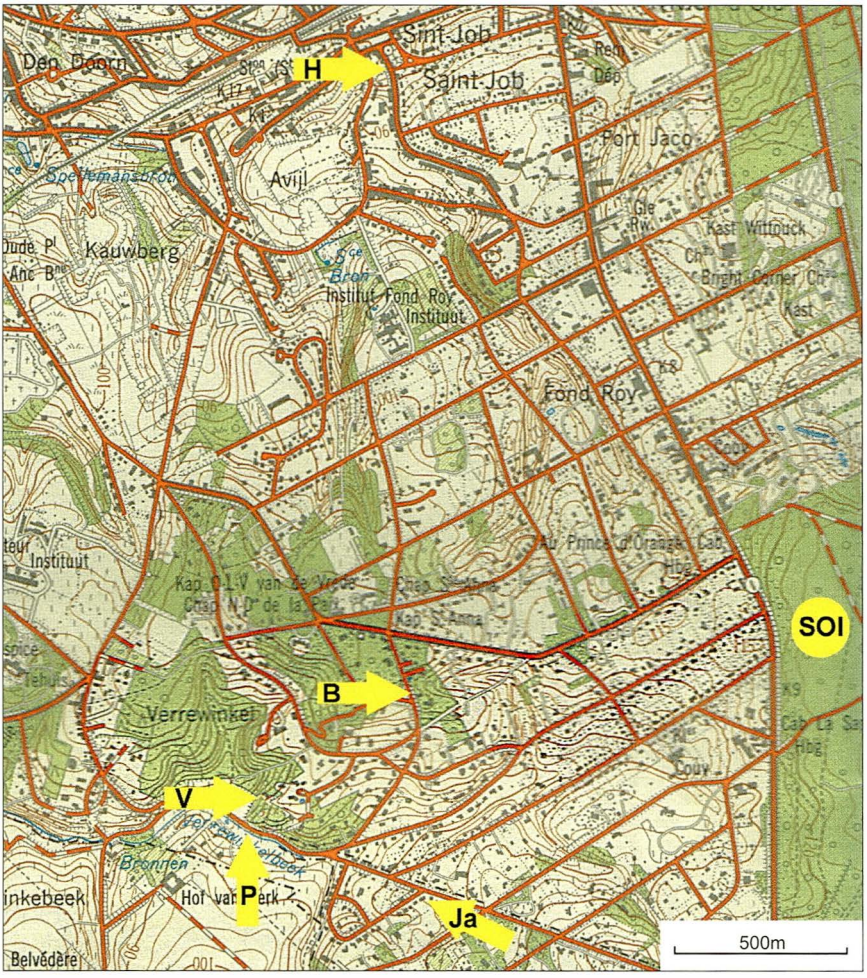
Fig. 1. *Epipactis helleborine* grêle (*"minor"*) à Woluwe-Saint-Pierre (Bruxelles-Capitale). 5.VIII.2015. À gauche: plante haute de 27 cm, 4 feuilles mollement étalées vert jaunâtre, 13 fleurs; à droite: un autre individu portant 12 petites fleurs peu ouvertes, peu colorées.

(photos P. Delforge)

son ou déjà entièrement défleuris et fructifiant. Cependant, 6 individus, beaucoup plus grêles, étaient en pleine floraison ou en fin de floraison. Un de ces 6 individus, figuré ici (Fig. 1 gauche) est une plante haute de 27 cm; sa tige est fine et flexueuse; elle porte 4 feuilles subdistiques, mollement étalées, les bords un peu ondulés, et une petite feuille supérieure bractéiforme; toutes les feuilles sont vert assez clair; l'inflorescence est subunilatérale mais assez dense; elle comporte 14 fleurs, soit 13 fleurs épanouies dont 4 fanées et 1 bouton floral. Une photographie rapprochée d'un autre individu grêle (Fig. 1 droite), qui portait 8 petites fleurs épanouies peu ouvertes et 4 boutons floraux, montre bien la pâleur des pétales et de l'épichile, la présence d'une glande rostellaire et de pollinies cohérentes et la teinte lavée de pourpre des pédicelles floraux. Ces 6 individus grêles présentaient donc la plupart des caractères attribués à *Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, taxon qui n'a jamais été signalé de la région de Bruxelles-Capitale.

Uccle

La présence de stations assez nombreuses d'*Epipactis helleborine* sur des bas-côtés d'avenues, dans des jardins, des squares et des boisements de la commune bruxelloise d'Uccle et à ses abords (Linkebeek, Rhode-Saint-



Carte 1. Situation de 4 stations uccloises d'*Epipactis helleborine* .

B. station de l'avenue Blücher; **H.** station du 1D rue du Ham (Saint-Job); **P.** station de la rue de Perck; **V.** station du bois de Verrewinkel.

Autres mentions: **Ja.** jardin du 3 avenue du Pic Vert (Rhode-Saint-Genèse). **SOI.** La forêt de Soignes à une de ses limites occidentales actuelles, que longe la chaussée de Waterloo.

carte IGN 1:25.000 révision 1979, modifiée

Genèse) a été plusieurs fois documentée (e.g. GODEFROID 1995; GRYSEELS & SAINTENOY-SIMON 1999; ALLEMEERSCH 2006). Pour ma part, j'observe une trentaine de stations uccloises depuis plus de 40 ans, ce qui m'a permis de constater leur pérennité ou leur déclin et de relever notamment des floraisons très tardives (octobre: DELFORGE 1996), la coexistence aberrante de fleurs allogames et autogames sur une même hampe (ibid.), ainsi que la présence, exceptionnelle, d'individus totalement dépourvus de chlorophylle mais non d'anthocyanes (DELFORGE 1998, figurés également e.g. in DELFORGE 2005: 24, 2006A: 24, 2012: 11, 2016: 10).

Quatre stations uccloises sont envisagées ici (Carte 1). La première (**station P**) se situe à 75 m d'altitude, rue de Perck, à moins de 1 m du Verrewinkelbeek, ruisseau qui fait la limite entre Uccle (Région de Bruxelles-Capitale) et Linkebeek (Région Flamande). Dans la très étroite bande en friche qui séparait le ruisseau de la rue pavée, prospéraient notamment de jeunes saules (*Salix* sp.), de petits chênes (*Quercus robur*), quelques noisetiers (*Corylus avellana*) et des fourrés de ronces (*Rubus* sp.) (Pl. 2). Ces arbres et ces broussailles s'étaient implantés spontanément sur un substrat acide, remblais très anciens formés d'une couche de glaise avec inclusion de silex qui couvre par places un horizon de sables acides du Bruxellien.

Sur une centaine de mètres, dans cette friche, j'ai observé quasi chaque année, de 1971 à 2011, une vingtaine d'*Epipactis helleborine* dispersés qui fleurissaient généralement du début de juillet au début d'août. Il s'agissait en majorité d'individus isolés, robustes et florifères (Pl. 3), qui se développaient à mi-ombre ou en situation plus ensoleillée. Une inflorescence provenant de ce site illustre *E. helleborine* dans deux guides (Delforge 2012: 48, 2016: 48). C'est sur ces individus que j'ai prélevé, en 1999, des bractées et des feuilles pour des généticiens qui voulaient comprendre de quelle région d'Europe provenaient les *E. helleborine* introduits aux États-Unis au XIX^{ème} siècle (Squirrell et al. 2001) ou la variabilité génétique de l'espèce (Hollingsworth et al. 2006).

La deuxième station uccloise (**station V**) se situe dans le bois de Verrewinkel, à 170 m au nord-nord-est de la station P. Il s'agit d'un site Natura 2000, constitué par une vieille "hêtraie-cathédrale" sur sol acide, substrat identique à celui de la station P, mais non perturbé par des remblais. Cette futaie faisait jadis partie de la forêt de Soignes, maintenant distante de 1,2 km (Carte 1). En effet, le bois de Verrewinkel est aujourd'hui enclavé dans une urbanisation peu dense et arborée. Il y a, dans le bois de Verrewinkel, une dizaine de stations de quelques *Epipactis helleborine.* Ils y croissent à mi-ombre ou à l'ombre et sont souvent un peu moins robustes et plus sporadiques que ceux de la station P, leur maintien étant notamment tributaire des travaux de foresterie ou de chutes naturelles d'arbres, dont beaucoup sont très âgés. La station V, à 77 m d'altitude, est constituée de 4 à 8 plantes plus ou moins robustes selon les années. En 2016, 5 plantules étaient visibles en juin, dont 3 seulement ont continué leur développement en juillet, ont fleuri à la mi-août et ont fructifié à partir du début de septembre. Elles étaient assez peu robustes, mais néanmoins hautes de plus de 40 cm; elles étaient situées à un endroit où la lumière directe du soleil les baignait pendant environ 2 heures, au milieu de l'après-midi.

La troisième station uccloise (**station B**) se trouve avenue Blücher, à 108 m d'altitude, à 525 m au nord-est de la station P. Il s'agit d'une bande herbeuse assez ensoleillée, large de 0,8 m, située entre la voirie macadamisée de l'avenue et son trottoir dallé. À cet endroit, le trottoir longe un vaste terrain à bâtir en friche avec un tapis dense de Lierre (*Hedera helix*) où subsistent de grands hêtres (*Fagus sylvatica*) et des bouleaux (*Betula pendula*). Le substrat de la bande herbeuse du trottoir est, très vraisemblablement, du remblai

ancien à base de sable du Bruxellien. Depuis 1985, j'observe à cet endroit un petit groupe d'*Epipactis helleborine* toujours robustes. Ils ont été filmés en août 1994 pour une émission sur les "Belles [orchidées] de trottoir" que j'ai présentée à la télévision régionale bruxelloise (à l'époque TV Bruxelles) en octobre 1994. Certaines années, une seule hampe, très robuste, est visible là.

La quatrième station uccloise (**station H**) est située à 2,2 km au nord–nord-nord-est de la station P, à 65 m d'altitude, dans un environnement très urbanisé, au n°1D de la rue du Ham, en face de l'église de Saint-Job. Il s'agit d'un petit jardin en pente avec 3 jeunes bouleaux (*Betula pendula*), créé il y a 8 ans entre le trottoir et des maisons construites en retrait de la rue. Le sol du jardin, fait de remblais récents, est couvert d'un tapis de Lierre (*Hedera helix*). En 2016, 14 hampes d'*Epipactis helleborine* ont fleuri dans le lierre en 5 groupes, un groupe de 2 hampes grêles et 4 groupes totalisant 12 hampes robustes. Les ovaires de toutes les fleurs subsistantes étaient tous en cours de fructification dès le 8 août 2016. Il n'y a pas eu ici de décalage significatif entre les floraisons des individus robustes et celles des individus grêles en 2015 comme en 2016.

Comment comprendre et justifier le statut des Epipactis helleborine grêles ?

La mise en culture, le suivi des individus

Nombreux ont été les auteurs à déclarer que le statut d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* comme celui d'*E.* [*helleborine* subsp.] *moratoria* pourraient être éclairés voire tranchés par une mise en culture d'individus grêles aux côtés de plantes robustes (e.g. WUCHERPFENNIG 2003) ou par l'observation, plusieurs années consécutives, d'individus grêles bien repérés (e.g. BONGIORNI et al. 2012). Lors de la description, déjà, ENGEL (1984: 664) notait, à propos de la var. *minor*: «Il est également logique de penser à une simple forme d'adaptation à un milieu défavorable [...]. La réponse à cette question résiderait dans la culture expérimentale de telles plantes à côté du type. On butte ici sur le problème clé de l'étude des orchidées dont la culture est très délicate sinon impossible pour certains genres».

À ma connaissance, aucune publication, jusqu'à présent, n'a paru qui donnerait les résultats d'une mise en culture ou d'une observation plusieurs années consécutivement d'individus (et non de populations) d'*Epipactis helleborine* grêles dûment repérés.

L'obtention de plantes issues de graines en conditions expérimentales a depuis longtemps été considérée comme difficile pour le genre *Epipactis* (e.g. RASMUSSEN 1995). La transplantation également. Avant les législations protégeant les Orchidées en Allemagne, SADOVSKÝ avait transplanté de nombreuses espèces d'Orchidées européennes dans son jardin. Il avait constaté que celles qui ne supportaient pas la transplantation étaient notamment les *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Limodorum* et *Neottia* (SADOVSKÝ 1965). Ces genres sont regroupés actuellement dans les Neottiae.

On sait aujourd'hui que les Neottiae sont mixotrophes, avec une tendance à la mycohétérotrophie. Ils dépendent de champignons pour une partie plus ou moins importante de leur nutrition. Les espèces des Neottiae sont associées à des champignons ascomycètes qui établissent des ectomycorhizes autour de racines d'arbres, alors que les Orchidoideae sont associés principalement à des rhizoctonias. Or, les «rhizoctonias recolonisent le sol après transplantation, tandis que les champignons des mixotrophes ne survivent pas à la rupture des liens avec les arbres» (SELOSSE & ROY 2012: 106; SELOSSE et al. 2014), ce qui explique l'insuccès très fréquent des transplantations chez, entre autres, la plupart des *Epipactis*.

Une transplantation réussie

En 2010, la Région de Bruxelles-Capitale a décidé de creuser un vaste bassin d'orage souterrain rue de Percke, avec placement, sous la voirie, d'un grand collecteur d'égout et de diverses canalisations, ainsi que le bétonnage du lit du ruisseau Verrewinkelbeek et de ses rives. Ces travaux, qui ont débuté au printemps 2012, ont duré plus de 2 ans. Ils ont complètement et profondément bouleversé le site de la rue de Percke (station P) avec, notamment, l'abattage de tous les arbres et arbustes de la friche, le débroussaillage des rives du ruisseau et l'utilisation de remblais de diverses provenances pour niveler le sol. La totalité de l'assiette de la rue et le talweg du ruisseau ont été creusés sur 3 m de profondeur pour placer le collecteur d'égout, les conduites annexes et les modules de béton dans lesquels le ruisseau est aujourd'hui canalisé. Comme il fallait s'y attendre, plus aucune orchidée n'a reparu sur ce site après les travaux (Pl. 2).

Après avoir pris connaissance de l'ampleur des travaux annoncés, j'ai, en désespoir de cause, décidé de tenter de sauver 2 individus robustes d'*Epipactis helleborine* de la station P en les transplantant dans mon jardin, distant de 500 m (**Ja**, Carte 1) et dont le substrat et les autres caractères environnementaux sont semblables à celui de la station P. L'endroit me semblait d'autant plus propice que, dans les jardins de plusieurs de mes voisins, fleurissent régulièrement quelques *E. helleborine* spontanés. Les 2 individus à transplanter choisis (T_1 et T_2) ont été documentés en juillet et octobre 2011 sur le site P (Pl. 3) et transplantés en novembre 2011, lorsque leur fructification était achevée et que les abattages des arbres et le débroussaillage des abords de la rue de Percke en vue des travaux avaient commencé.

Dans mon jardin, j'ai placé les deux rhizomes de T_1 et T_2 côte à côte, à 30 cm d'une haie devenue un peu sauvage, faite notamment de vieux troènes (*Ligustrum ovalifolium*), de jeunes noisetiers (*Corylus avellana*), de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* cv. *purpurea*), de plantules de Chêne (*Quercus robur*) et colonisée à la base par une fougère (*Dryopteris carthusiana*) et par le Lierre (*Hedera helix*). En juillet, cette partie du jardin est à l'ombre jusqu'à 13h (GMT) et est ensuite ensoleillée pendant, au maximum, 4 heures. J'ai pris soin de positionner les rhizomes entre des racines d'un vieux noisetier bien développé, établi contre la haie dans le jardin voisin. En effet, le noisetier est souvent associé aux *Epipactis* avec lequel ils partagent des mycorhizes (e.g. SELOSSE et

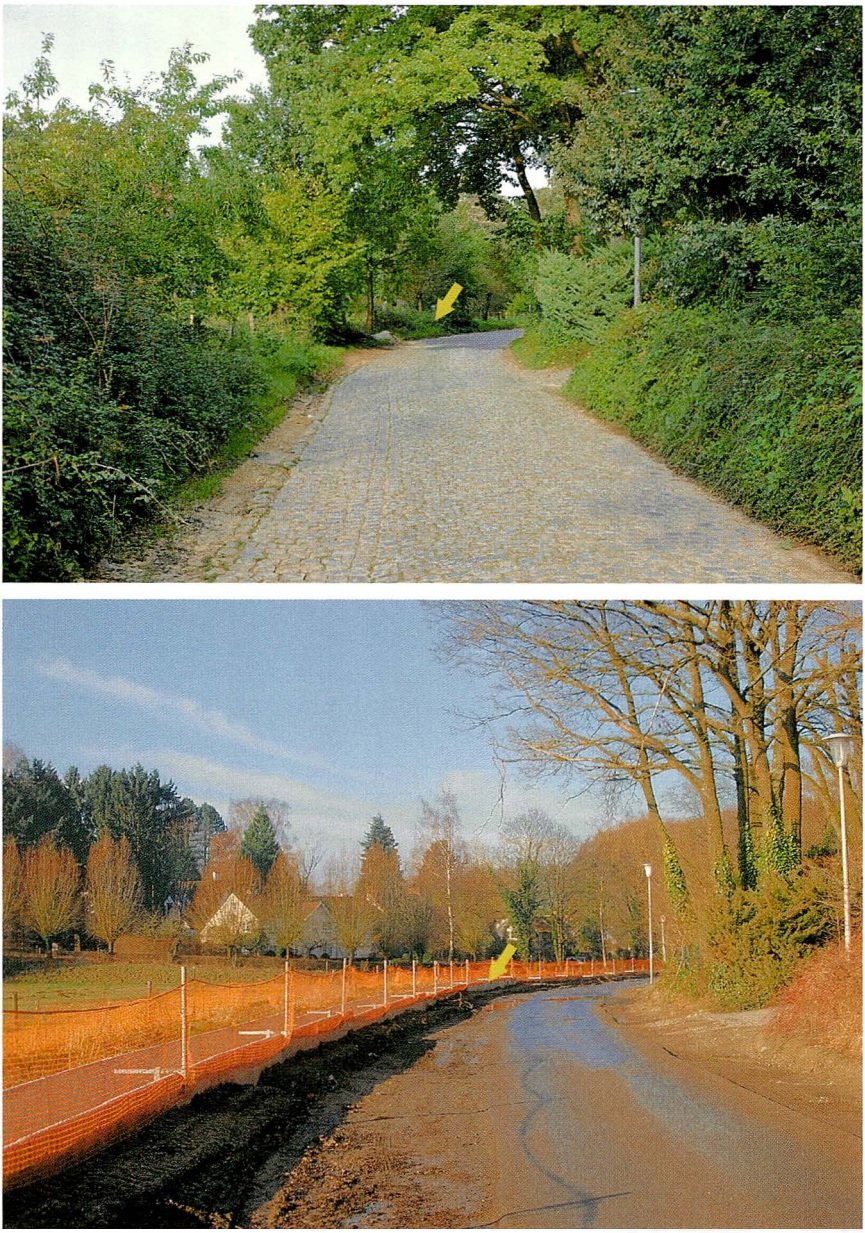


Planche 2: le site P (rue de Percke, Uccle).
La flèche jaune indique l'emplacement de l'exemplaire T_1.
En haut: le 16 septembre 2011, un peu avant les travaux.
En bas: le 31 janvier 2014, à la fin des travaux d'égoutage. Le ruisseau Verrewinkelbeek a été placé dans une canalisation modulaire en béton très profonde. Il ne subsiste rien de la friche entre le ruisseau et la rue, où fleurissaient une vingtaine d'*Epipactis helleborine*.

(photos P. DELFORGE)

al. 2004; Těšitelova et al. 2012). Autour des rhizomes transplantés, les trous ont été comblés avec du substrat prélevé à la station P.

Résultats de 6 années d'observations de l'exemplaire T_1

Après transplantation, l'exemplaire T_2 s'est développé et a fleuri en 2012 (Pl. 3) puis n'a plus reparu. L'exemplaire T_1 est, par contre, réapparu chaque année, sauf en 2015. C'est donc l'évolution de l'exemplaire T_1 qui va être retracée ici.

2011. Le 10 juillet 2011, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié in situ (Station P) avant sa transplantation (Pl. 3). La plante est haute de 56 cm; la tige est épaisse, quasi droite; elle porte 9 feuilles grandes, subspiralées, vert foncé, étalées à subdressées, la plus grande 129 × 61 mm, les bords droits; l'inflorescence, subspiraléee, comporte 12 fleurs épanouies et 31 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 12 × 6 mm, pétales 10,5 × 5 mm, hypochile 4 × 4 mm, épichile important, plissé, 5 × 6 mm, très orné et bien coloré] Il s'agit bien d'un exemplaire robuste ("typique") d'*Epipactis helleborine*. L'exemplaire T_1 est encore photographié les 15 et 30 juillet, ainsi que le 17 octobre 2011. Au début d'août, les fleurs sommitales étaient toutes ouvertes et la fructification est visiblement bien en cours dans la moitié basale de l'inflorescence. Toutes les 43 fleurs, nettement allogames, ont été pollinisées. Lors de la fructification, les ovaires étaient pendants (Pl. 5). La transplantation est effectuée le 21 novembre 2011, après la fructification complète de toutes les fleurs.

2012. Les 2 individus transplantés (T_1 et T_2) refleurissent, mais sont un peu plus petits, tout en restant des *Epipactis helleborine* robustes. C'était là une évolution prévisible. Avant les législations protégeant les Orchidées en Belgique et en Europe, j'avais tenté quelques sauvetages similaires pour constater que le taux de réussite de ces transplantations était très faible. La première année qui suit la transplantation, les orchidées refleurissent quasi à l'identique mais leur rhizome ou le nouveau tubercule qui doit se former lors de la floraison dégénèrent le plus souvent, très probablement faute de mycorhize efficace, et la plante ne reparaît plus. Je n'avais donc plus jamais retenté de telles expériences.

Le 24 juillet 2012, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié (Pl. 3). La plante est haute de 48 cm; la tige est assez épaisse, quasi droite; elle porte 8 feuilles subspiralées, vert foncé, la plus grande 117 × 53 mm; l'inflorescence spiralée comporte 4 fleurs épanouies et 37 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 11,5 × 6 mm, pétales 9,5 × 5 mm, hypochile 4 × 4 mm, épichile 4,5 × 5 mm, très orné et coloré].

La plante T_1 est encore photographiée le 31 juillet 2012. Presque toutes les 41 fleurs ont été pollinisées par des guêpes sociales et ont fructifié. Lors de la fructification, les ovaires ont pris une position pendante.

En 2012, l'individu T_1 montre donc encore tous les caractères morphologiques attribués aux *Epipactis helleborine* robustes.

Planche 3: Exemplaire T_1 (2011 et 2012).

À gauche: 2011, avant transplantation, au site P; plante robuste haute de 56 cm (flèches indiquant la base et le sommet de la tige), 9 feuilles, 43 fleurs grandes, colorées. 15.VII.2011. **À droite**: 2012, après transplantation; plante (1) robuste haute 48 cm, 8 feuilles, 41 fleurs bien colorées. 24 & 31.VII.2012. (la flèche indique le sommet de la tige)

(photos P. DELFORGE)

Planche 4: Exemplaire T_1 (2013 et 2016).
À gauche: 2013; plante grêle haute de 29 cm, 6 feuilles, 8 petites fleurs peu ouvertes et peu colorées; épichile de coloration "type *E. meridionalis*". 24.VII.2013. **À droite**: 2016; plante un peu moins grêle, haute de 41cm, 7 feuilles, 15 fleurs un peu plus colorées. 24.VII.2016.

(photos P. Delforge)

2013. Le 24 juillet 2013, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié (Pl. 4). La plante, d'aspect grêle, est haute de 29 cm; la tige est fine et flexueuse; elle porte 6 feuilles subdistiques, vert jaunâtre, les bords ondulés, petites, la plus grande 88 × 43 mm, 3 d'entre elles mollement étalées; les 2 bractées inférieures sont allongées, les 6 autres bien plus courtes; l'inflorescence est subunilatérale; elle comporte 2 fleurs épanouies assez peu ouvertes, plus petites et plus pâles qu'en 2011 et 2012, et 6 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 8,5 × 5 mm, pétales 7,5 × 4 mm, hypochile 4 × 3,5 mm, épichile 2,5 × 3 mm, pâle, avec des bourrelets atténués, colorés comme ceux d'*Epipactis meridionalis*, mais faiblement].

L'individu T_1 a encore été photographiée le 3 août 2013, lorsque toutes les fleurs, nettement allogames, étaient épanouies mais entrouvertes. Les 8 fleurs ont été pollinisées. Lors de la fructification, la plupart des ovaires sont restés en position horizontale.

L'individu T_1 possède donc, en 2013, la totalité des caractères morphologiques invoqués pour distinguer "*minor*" ou "*moratoria*" des *Epipactis helleborine* robustes, que ce soit lors de la description de ces taxons ou après celle-ci. L'individu T_1 présente aussi une phénologie de 3 semaines plus tardive que celle des individus de la station B qui sont dans une situation d'ensoleillement pourtant similaire.

2014. Le 26 juin 2014, l'exemplaire T_1 est une plantule de 9,5 cm, munie de 5 feuilles distiques, étalées, vert jaunâtres, les bords mollement ondulés, et de 5 minuscules boutons floraux portés unilatéralement. À la fin de juin, la base de la tige est attaquée par des limaces. La plantule se couche puis dégénère et disparaît rapidement sans avoir fleuri. Elle n'a pas été photographiée.

En 2014, l'individu T_1 apparaît donc extrêmement menu et pauciflore, aspect très différent de la plante robuste transplantée en 2011. Des individus très petits similaires ont attiré l'attention des observateurs et ont été signalés dans beaucoup de stations attribuées à "*minor*" ou "*moratoria*". Ils sont souvent considérés comme démontrant particulièrement bien la réalité d'un taxon "*minor*" ou "*moratoria*", distinct d'*E. helleborine*. Ils sont parfois figurés (e.g. Ph. Durbin in Dirwimmer 2011: 22, cliché en haut à gauche: «Minor à Allègre Mont Bar»).

2015. L'exemplaire T_1 n'apparaît pas.

2016. Le 24 juillet 2016, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié (Pl. 4). C'est cette fois une plante d'aspect intermédiaire entre robuste et grêle. La tige est haute de 41 cm, assez fine et assez flexueuse; elle porte 7 feuilles subdistiques, moins mollement étalées, un peu ascendantes, vert assez foncé, les bords un peu ondulés, la plus grande 92 × 55 mm; l'inflorescence est subunilatérale et comporte 8 fleurs épanouies, nettement allogames, plus grandes qu'en 2014 et 7 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 10 × 6 mm, pétales 9 × 6 mm, hypochile 4 × 4 mm, épichile 5 × 5,5 mm,

Tableau 1. Variations morphologiques de l'exemplaire T_1.

	2011	2012	2013	2014	2016
plante					
hauteur	56 cm	48 cm	29 cm	9,5 cm	41 cm
aspect	robuste	robuste	grêle	menue	assez grêle
tige	épaisse	épaisse	fine	très fine	assez fine
	droite	quasi droite	flexueuse	flexueuse	assez flexueuse
feuilles					
nombre	9	8	6	5	7
disposition	subspiralées	subspiralées	subdistiques	distiques	subdistiques
+ grande	129 × 61 mm	117 × 53 mm	88 × 43 mm	—	92 × 55 mm
position	subdressée	subdressée	étalée	étalée	subétalée
bords	droits	quasi droits	ondulés	ondulés	peu ondulés
couleur	vert foncé	vert foncé	vert jaunâtre	vert jaunâtre	vert assez foncé
inflorescence	subspiralée	spiralée	subunilatérale	unilatérale	subunilatérale
fleurs	43	41	8	5	15
	bien ouvertes	bien ouvertes	assez peu ouvertes	—	assez peu ouvertes
sépales latéraux	12 × 6 mm	11,5 × 6 mm	8,5 × 5 mm	—	10 × 6 mm
pétales	10,5 × 5 mm	9,5 × 5 mm	7,5 × 4 mm	—	9 × 6 mm
hypochile	4 × 4 mm	4 × 4 mm	4 × 3,5 mm	—	4 × 4 mm
épichile	5 × 6 mm	4,5 × 5 mm	2,5 × 3 mm	—	5 × 5,5 mm
	très orné	très orné	peu orné	—	peu orné
	coloré	coloré	pâle	—	assez pâle
capsules	pendantes	pendantes	horizontales	—	subhorizontales
floraison complète	17.VII	29.VII	3.VIII	—	10.VIII
"nom"	*helleborine* s. str.	*helleborine* s. str.	*minor moratoria*	*minor* très petit	×*zirnzackiana*

de coloration rappelant encore celle d'*Epipactis meridionalis*, mais un peu plus soutenue qu'en 2014].

L'exemplaire T_1 a encore été photographié le 10 août 2016, lorsque toutes les 15 fleurs, assez peu ouvertes, étaient épanouies, puis les 24 août, 15 septembre et 6 octobre. 13 fleurs sur 15 ont été pollinisées, mais, probablement à la suite de températures caniculaires et d'un temps anormalement sec, 12 d'entre elles sont tombées en cours de fructification. Les 3 ovaires subsistants sont restés en position subhorizontale pendant la fructification, qui s'est achevée le 4 octobre avec l'ouverture des fentes de déhiscence (Pl. 5).

L'individu T_1 présente à nouveau une phénologie tardive, plus tardive de 3 semaines que celle des individus de la station H et de 2 semaines plus tardive que les individus de la station B.

En 2016, l'individu T_1 apparaît donc sous un autre aspect encore, qui est celui des individus intermédiaires entre *Epipactis helleborine* et "*minor*" ou "*moratoria*", mais qui fleurissent assez tardivement, à peu près en même temps que les individus grêles. Rappelons que la présence fréquente d'indi-

vidus intermédiaires sur les sites où *"minor"* et *"moratoria"* ont été signalés est une des causes de l'embarras de beaucoup d'observateurs pour délimiter *"minor"* ou *"moratoria"*sur le terrain et, de ce fait, pour prendre position sur le statut à attribuer aux individus grêles tardifs. Lorsque, finalement, Riechelmann va considérer *"moratoria"* comme une espèce, il va, logiquement semble-t-il, nommer *E.* ×*zirnzackiana* (A. Riechelmann) A. Riechelmann ces individus intermédiaires (Riechelmann 2016).

Discussion

Bien que les mycorhizes et les flux de nutriments entre l'exemplaire T_1 et les espèces ligneuses qui l'entourent après transplantation dans mon jardin n'aient pas été mis en évidence ni quantifiés, il paraît très vraisemblable qu'après une forte dépression, ces flux de nutriments ont été rétablis plus ou moins bien à partir de 2015, période dont dépend la croissance de la plante de 2016. C'est très probablement par l'établissement de nouvelles mycorhizes avec les ligneux environnants que cette amélioration s'est produite. En effet, toutes les autres variables de l'écologie de la plantes n'ont pas été modifiées, comme l'indique la comparaison avec les autres sites ucclois, tous très voisins et de caractéristiques similaires. C'est donc la diminution puis le rétablissement des flux de nutriments, et eux seuls, qui ont, très vraisemblablement, permis à l'exemplaire T_1 de survivre à la transplantation et qui sont responsables des diverses apparences prises par cette plante au cours des 6 années d'observation.

En 6 ans, en effet, l'exemplaire T_1, au départ robuste en 2011, est, après transplantation, apparu sous tous les aspects qui ont nourri le débat autour de *"minor"* et *"moratoria"*: assez robuste en 2012, totalement *"minor"* en 2013, *"minor"* d'extrêmement petite taille en 2014, intermédiaire, *"*×*zirnzackiana"*, en 2016. Ceci démontre qu'un même individu peut prendre un de ces aspects très petit, grêle, intermédiaire ou robuste certaines années, qu'il peut être plus ou moins coloré et qu'il peut fleurir plus ou moins tardivement en fonction de l'efficacité de ses mycorhizes.

D'autres facteurs peuvent intervenir également dans l'apparition de ces divers aspects: l'âge de la plante, les fluctuations climatiques, particulièrement celles de la pluviosité (e.g. Salmia 1986; Wells & Cox 1991; Light & Macconaill 1994; Bergfeld et Berlinghof 2011: 815), ainsi que d'autres changements éventuels dans l'environnement. Un facteur probablement important est aussi l'épuisement d'un individu après fructification de la plupart de ses fleurs (Ackerman 1989; Snow & Whigham 1989; Zimmerman & Aide 1989; Ackerman & Montalvo 1990; Primack & Hall 1990; Meléndez-Ackerman et al. 2000; Tremblay et al. 2005). Quoi qu'il en soit, la présence de hampes antérieures persistantes permet de voir sur un site qu'un individu d'*Epipactis helleborine* non transplanté, robuste une année, peut être plus grêle l'année suivante (cf. supra "Observations en Belgique: Prelleu", pl. 1 et Bergfeld & Berlinghof 2011: 816)

Ces aspects "*minor*", "*moratoria*" et "×*zirnzackiana*" font donc partie intrinsèque du phénotype d'*Epipactis helleborine* au sens le plus strict. De ce fait, il n'est pas étonnant que dans toute population importante d'*E. helleborine* fleurissent parfois ou chaque année des individus grêles ou intermédiaires, ce qui explique le nombre exponentiel de signalements de "*minor*" ou de "*moratoria*"un peu partout en Europe.

Par ailleurs, pour toutes les observations d'*Epipactis helleborine* en Europe médiane comme à Uccle (stations B, H, P, V) et en particulier pour l'exemplaire T_1 (avant et après transplantation), certains caractères se sont avérés très généralement constants, soit, par ordre d'importance diagnostique décroissant:

— la base du pédicelle floral est teintée de pourpre, nettement à quelquefois faiblement;
— la tige est munie d'une pilosité composée d'environ 300 éléments masquant assez bien sa couleur;
— la denticulation du bord des feuilles et fine et régulière;
— la glande rostellaire est présente et longtemps efficace;
— les pollinies restent longtemps cohérentes et elles reposent dans un clinandre bien développé;
— les fleurs sont donc très majoritairement voire exclusivement entomogames, visitées par des guêpes sociales;
— l'épichile est orné d'un bourrelet cordiforme verruqueux à la base et ses bords ne sont pas ou très peu crénelés.

Les caractères rappelés ci-dessus sont donc bien diagnostiques. S'ils avaient été mieux pris en compte, le débat autour du statut taxonomique de "*minor*" et de "*moratoria*" aurait sans doute été bien plus bref, si tant est que ces taxons eussent été décrits. En effet la pilosité de la tige, la denticulation des marges des feuilles, ainsi que la structure et la coloration florales des plantes déterminées comme "*minor*" et "*moratoria*" et "×*zirnzackiana*" sont celles du groupe d'*Epipactis helleborine* et, en particulier, celles des *E. helleborine*, robustes ou non (cf. e.g. Delforge 1997, 2012, 2016). C'est ce qui ressort aussi de la quasi-totalité des observations et des descriptions publiées pour "*minor*" et pour "*moratoria*", nous l'avons vu plus haut. Il en va de même pour les pollinisateurs ainsi que pour les conditions stationnelles, qui sont toujours celles, assez variées, d'*E. helleborine* s. str.

Par contre, la plupart des caractères invoqués pour délimiter "*minor*" et "*moratoria*" par rapport à des *Epipactis helleborine* robustes sont, nous l'avons vu également, considérés comme aléatoires par la plupart des observateurs (e.g. Wucherpfennig 2003; Dirwimmer 2011, 2012; Bongiorni et al. 2012). Ils sont donc peu significatifs parce qu'ils peuvent se retrouver, séparément ou ensemble, chez des individus robustes et chez les nombreux individus intermédiaires, inclassables, qui accompagnent souvent les morphes grêles (notamment: tige flexueuse, feuilles moins vert foncé, subdistiques, étalées

Planche 5: position des ovaires fructifiant chez *Epipactis helleborine*.

À gauche: exemplaire T_1 ; en haut: avant transplantation, plante robuste, ovaires presque tous pendants. 17.X.2011; en bas: après transplantation, plante assez grêle, ovaire presque horizontal durant toute la fructification. 15.IX.2016 et 6.X.2016. **À droite**: site H; en haut: 2 plantes robustes, 51 et 38 fleurs, ovaires horizontaux; en bas: plante grêle, 11 fleurs, ovaires pendants. 15.VIII.2016.

(photos P. Delforge)

mollement, inflorescence à tendance unilatérale, coloration de type "*meridionalis*" de l'épichile).

Restent deux caractères jugés significatifs pour distinguer les formes grêles d'*Epipactis helleborine*: (1) la phénologie tardive et (2) la position de l'ovaire fructifiant.

1. Les formes d'*Epipactis helleborine* plus ou moins grêles, "*minor*", "*moratoria*" et "×*zirnzackiana*", fleurissent souvent un peu après les exemplaires robustes dans les mêmes sites. Cependant, beaucoup d'observateurs ont noté que ce décalage était difficile à appréhender, notamment parce que la floraison des exemplaires robustes est longue et qu'*E. helleborine* peut croître aussi bien en pleine lumière que dans l'ombre profonde d'une futaie, ce qui influence sa phénologie (e.g. Dirwimmer 2011, 2012).

Dans les 4 stations d'Uccle et dans celles de Wallonie, il n'y a parfois aucun décalage significatif entre individus robustes et grêles (station H en 2016 à Uccle, le Gros Tienne à Lavaux-Saint-Anne en 2014). Des dates de prise de vue de photographies publiées pour "*minor*" ou "*moratoria*" le montrent également ailleurs en Europe, comme, par exemple, à Bad Waldsee (Bade-Wurtemberg, Allemagne), où *E. helleborine* "subsp. *moratoria*" est photographié en pleine floraison le 16 juillet 2011 (Ellenbast 2012: 878), ce qui est très tôt en saison pour un taxon réputé plus tardif qu'*E. helleborine* s. str.

À Uccle, dans des stations similaires situées à quelques centaines de mètres l'une de l'autre, nous avons vus aussi que des *Epipactis helleborine* robustes pouvaient commencer leur floraison au début d'août (station V) alors qu'à ce moment, la fructification était entamée chez toutes les fleurs des individus robustes des stations B et H, où les floraisons avaient commencé dès le début de juillet, soit un mois plus tôt.

Plus fondamentalement encore, l'observation de l'individu T_1 après transplantation indique que, lorsque *Epipactis helleborine* a une apparence grêle provoquée par une baisse ou une interruption des flux de nutriments en provenance de ses mycorhizes, il est non seulement moins coloré, mais aussi un peu plus tardif que les années où il est robuste.

2. La position des ovaires fructifiant, (sub)horizontale chez "*minor*" comme chez "*moratoria*", a souvent été considérée comme un caractère particulièrement discrimant permettant de séparer les taxons grêles "tardifs" d'*Epipactis helleborine* s. str., chez qui les ovaires fructifiant seraient toujours pendants (e.g. récemment encore Dietel et al. 2015; Dauge 2016). La valeur de ce caractère a également été contestée par plusieurs observateurs parce qu'il y aurait trop de contre-exemples (e.g. Bergfeld & Berlinghof 2011; Dirwimmer 2011, 2012; Bongiorni et al. 2012). Effectivement, ce caractère semble assez aléatoire et, lui aussi, dépendant en partie des flux de nutriments en provenance des mycorhizes.

Rien que dans les 4 stations d'Uccle présentées ici, il est évident que ce caractère n'est pas discriminant. Par exemple, sur la station H, en 2016 (Pl. 5), ce sont

plusieurs exemplaires robustes qui portaient leurs ovaires fructifiant horizontalement, alors que chez les 2 individus grêles de ce site, ils pendaient.

Plus fondamentalement encore, à nouveau, l'observation de l'individu T_1 avant et après transplantation indique que, lorsque *Epipactis helleborine* a une apparence grêle, les ovaires gardent une position tendant vers l'horizontale lors de la fructification (Pl. 5).

Conclusions

À propos d'*Epipactis helleborine*, E.G. Camus écrivait il y a plus d'un siècle: «Plante très polymorphe, qui a été très bien étudiée, mais dont les différentes formes n'ont pas toujours l'importance qu'on leur attribue» (Camus 1908: 414). Cette constatation a été souvent réaffirmée. Encore récemment: «la plasticité phénotypique extrêmement large des *Epipactis*, exemplifiée par *E. helleborine*, est une caractéristique importante et fortement sous-estimée en taxonomie» (Jakubska-Busse 2008; Jakubska-Busse & Gola 2010: 207, traduit).

Avec les descriptions et la prise en compte d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* et d'*E.* [*helleborine* subsp.] *moratoria*, nous sommes clairement devant les confusions taxonomiques qu'entraînent l'approche d'une espèce possédant d'une variation intrapopulationnelle importante par des botanistes utilisant un concept typologique, morphologique ou phénétique de l'espèce. En effet, ces botanistes classent les taxons par similitude globale évaluée subjectivement plutôt qu'à partir de l'utilisation de caractères réellement diagnostiques.

En l'occurrence, dans des populations d'*Epipactis helleborine*, les individus grêles et les individus robustes ont été considérés comme appartenant à deux taxons différents, voire même à deux espèces différentes. Cette façon de diviser une population est un des facteurs, répertoriés notamment par Bateman et Denholm (2003), qui amène à des conclusions taxonomiques insatisfaisantes parce que basées sur l'emploi de caractères ou d'états de caractère qui ne conviennent pas (Bateman & Denholm 2003: 10-11: «3.3. Unsuitable characters or character states: (8) Use of character states that are exhibed only by a few extreme individuals in populations. Examples include highlighting the tallest plants [...] 3.5. Problems inherent in partitioning continuous variation»).

L'observation de l'exemplaire T_1 pendant 6 années, rapportée ici, montrent qu'aucun des caractères invoqués pour séparer "*minor*" et "*moratoria*" d'*Epipactis helleborine* s. str. n'est efficient. Ce sont des états de caractère qui font partie de la variation normale d'*E. helleborine* et peuvent s'exprimer, ensemble ou séparément, chez beaucoup d'individus au cours de leur vie, qu'ils soient robustes ou grêles. Ces états de caractère s'expriment notamment en fonction des variations des flux de nutriments générés par les mycorhizes. Dans certains cas, *E. helleborine* peut s'établir et se maintenir dans un site même si les substrats lui conviennent mal et même si les mycorhizes

sont constamment peu performantes. Ces individus gardent alors un aspect grêle pendant plusieurs années, voire toute leur vie.

Les morphes grêles plus ou moins tardifs d'*Epipactis helleborine* n'auraient donc pas dû être nommés. Ils le sont. Et ils ont été considérés à tous les rangs, de l'espèce à la forme. Si l'on estime devoir les distinguer, ce qui ne semble pas très utile, le rang de forme est clairement le seul qui convienne, quel que soit le concept d'espèce utilisé et très certainement si l'on tient compte de la biologie des plantes. Il existe un nom valide à ce rang: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz var. *helleborine* f. *minor* (Engel) P. Delforge (Delforge 2006b). Cependant, d'autres noms semblent avoir été publiés avant 1984 pour la forme grêle tardive d'*Epipactis helleborine*.

Allusion à un taxon grêle d'*Epipactis helleborine* dans la littérature avant 1984: des noms prioritaires possibles ?

Un taxon aussi répandu qu'*Epipactis helleborine* f. *minor* devrait en effet avoir attiré l'attention de botanistes avant 1984. Certains noms ont été utilisés qui paraissaient correspondre à un taxon grêle d'*E. helleborine*. Cependant la systématique et la nomenclature du genre que nous appelons aujourd'hui *Epipactis* ont connu de nombreux avatars, de sorte que la recherche d'un nom valide prioritaire pour le taxon grêle est difficile. Parmi les prétendants possibles:

- *Serapias latifolia* ß *sylvestris* Persoon a parfois été considéré jadis comme pouvant désigner un taxon grêle d'*Epipactis helleborine* (e.g. Rouy 1912: 204), mais Persoon (1807: 512) paraît plutôt avoir décrit une plante assez élancée, peut-être proche d'*E. leptochila*.

- *Epipactis latifolia* Allioni f. *gracilis* Dageforde ex Hegi (Hegi 1909) est probablement un nom moins discutable que le précédent et qui pourrait s'appliquer, lui aussi, aux individus grêles tardifs d'*E. helleborine*. Une combinaison basée sur ce nom existe, *Epipactis helleborine* f. *gracilis* (Dageforde ex Hegi) Pauca & Morariu, publiée dans une Flore de Roumanie (Savulescu 1972: 761). Ce dernier nom serait vraisemblablement un nom prioritaire potentiel si son basionyme n'était cependant sujet à caution dans la mesure où *Epipactis latifolia* Allioni est un nom illégitime (e.g. Baumann 2005a).

- *Epipactis latifolia* var. *pygmaea* W. Zimmermann 1912 pourrait également convenir, mais ce nom a souvent été considéré comme un synonyme d'*E. viridiflora* Hoffmann ex Kroker ou rattaché à celui-ci. *Epipactis viridiflora*, qui a plusieurs homonymes, est un nomen confusum qui a fait couler beaucoup d'encre et qui a parfois été, récemment encore, appliqué comme nom prioritaire à *E. purpurata*, ce qui a suscité des controverses (e.g. Baumann & Künkele 1999; Baumann 2005b).

Par exemple, "*pygmaea* W. Zimmermann" a été considéré comme une forme d'*Helleborine latifolia* par Soó (1927). Mais Soó a ensuite rectifié et précisé sa combinaison qui est devenue *Helleborine latifolia* subsp. *viridiflora* (Reichenbach f.) Graber f. *pygmaea* (W. Zimmermann) Soó (Keller et al. 1930-1940: 341), une rectifica-

tion qui peut concerner ce que nous appelons aujourd'hui *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *E. leptochila* ou *E. muelleri*.

GRANGER (2005) remarque bien, par ailleurs, que dans plusieurs Flores anciennes qui traitent de la France ou d'une de ses régions, c'est sous le nom d'*Epipactis* [*latifolia* var.] *viridiflora* REICHENBACH que le taxon grêle d'*E. helleborine* semble avoir été pris en compte. C'est le cas notamment de la Flore de ROUY (1912: 204-205) où, à la suite de la fiche descriptive d'*E. latifolia*, ROUY précise: «Race 1. — *E. viridiflora* REICHB. [...] plante plus grêle (2-5 déc.), à tige moins robuste; feuilles relativt étroites [...], moins larges que dans le type, à bords souvent ondulés [...]; fleurs d'un vert-jaunâtre, moins nombreuses, non inclinées, en épi plus lâche; épichile blanc à la marge, à apophyses peu distinctes ou nulles. HAB. — [...] Somme, env. de Paris, centre, Dordogne, Cévennes, Corse, etc.; à rechercher. — *Même aire que le type*». On reconnaîtra ici une description qui pourrait convenir au taxon grêle et une répartition qui correspond assez bien à ce que nous connaissons aujourd'hui pour *E. helleborine* f. *minor*. De même, dans sa Flore d'Auvergne, CHASSAGNE (1956) écrit, avec perspicacité: «*Epipactis latifolia* var. *viridiflora* REICHB. - grêle, paraissant simple forme de soufrance physiologique, lieux ombragés, réunie au type par des passages - Puy-de-Dôme (assez commun)».

Si le taxon grêle tardif d'*Epipactis helleborine* décrit par ENGEL (1984) puis par RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008) semble bien avoir été reconnu jadis, c'est sous divers noms dont l'utilisation paraît aujourd'hui nécessiter un examen approfondi des problèmes nomenclaturaux qu'ils posent et une autopsie des types d'herbier sur lesquels ils sont fondés. Pour le rang de forme (comme pour les rangs de variété et de sous-espèce), c'est donc l'épithète "*minor*" créée par ENGEL (1984) qu'il vaut mieux, provisoirement, utiliser si l'on désire nommer les individus grêles tardifs d'*E. helleborine*.

Nomenclature

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *helleborine* f. *minor* (ENGEL) P. DELFORGE; *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 259 (2006).

≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *minor* ENGEL; *L'Orchidophile* **15** (63): 664 (1984) [basionyme].

≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL; *Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges du Nord* **2** ["1992"]: 31 (1993).

= *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK pro max. part. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **25**(1): 80 (2008).

≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) P. DELFORGE. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 202 (2011).

≡ *Epipactis moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **32**(2) ["2015"]: 16 (2016) .

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *helleborine* f. *helleborine*.

= *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK pro part. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **25**(1): 80 (2008).

= *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ nsubsp. *zirnzackiana* A. RIECHELMANN *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27**(1): 233, nom. inval. «*Epipactis* ×*zirnzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp.»; emend. in *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27**(2) ["2010"]: 301 (2011).

≡ *Epipactis* ×*zirnzackiana* (A. RIECHELMANN) A. RIECHELMANN. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **32**(2) ["2015"]: 16 (2016) .

Bibliographie

ACKERMAN, J.D. 1989.- Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (*Orchidaceae*). *Systematic Bot.* **14**: 101-109.

ACKERMAN, J.D. & MONTALVO A.M. 1990.- Short and long term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* **71**: 263-272.

ALLEMEERSCH, L. 2006.- Réalisation d'un inventaire floristique complet de la Région de Bruxelles-Capitale et d'une cartographie de la flore. Partie texte: 330p. IBGE, Bruxelles; Jardin botanique national de Belgique, Meise.

AMARDEILH, J.-P. 2005.- Que faut-il penser de l'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL? *L'Orchidophile* **36**(164): 31-37.

ANTONOPOULOS, Z., BERGFELD, D. & S. TSIFTSIS, S. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, a new subspecies for the flora of Greece. *J. Eur. Orch.* **43**: 85-98.

BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1989.- On mesuring marsh-orchids. Morphometric procedure, taxonomic objectivity ansd marsh-orchid systematics. *Watsonia* **17**: 449-455.

BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 2003.- The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) SOO) in the British Isles: a cautionary case-study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionnary relationships. *J. Eur. Orch.* **35**: 3-36.

BAUMANN, H. 2005A.- *Epipactis helleborine*: 376-380 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.

BAUMANN, H. 2005B.- *Epipactis viridiflora**: 424-431 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.

BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.

BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1999.- *Epipactis viridiflora* HOFFM. ex KROCK. 1814 besitzt die Priorität gegenüber *Epipactis purpurata* SM. 1828. *J. Eur. Orch.* **31**: 624-633.

BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.

BERGFELD, D. 2009.- Erstfunde von *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* in Baden-Württemberg (SW-Deutschland). *J. Eur. Orch.* **41**: 519-528.

BERGFELD, D. & BERLINGHOF, N. 2011.- Vergleichende Untersuchungen von *Epipactis helleborine* subsp. *minor* s.l. in Baden-Württemberg, Griechenland und Elsaß. *J. Eur. Orch.* **43**: 807-832.

BERGFELD, D. & SISCHKA, N. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK auch für Rheinland-Pfalz nachgewiesen (S.W. Deutschland). *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **28**(1): 116–121.

BONARDI, D. & SCAPPATICCI, G. [coords] 2012.- À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

BONGIORNI, L., DE VIVO, R. & FORI, S. 2012.- Variabilità di *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ e valutazione di alcune sue sottospecie. *GIROS Notizie* n°50: 27-29.

BONGIORNI, L., DE VIVO R. & FORI, S. 2016.- Genere *Epipactis* Zinn 1757: 281-310 in: GRÜNANGER, P. [dir. scient.].- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 2da ed., 368p. Il Castello, Milano.

BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.

BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.

CAMUS, E.G. (coll. BERGON, P. & CAMUS, A.) 1908.- Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces russes transcaspiennes: 484p + 32 pl. Librairie J. Lechevalier, Paris.

CHASSAGNE, M. 1956.- Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins: vol. **1**, XL+458p. Encyclopédie biogéographique et écologique n°XII, Paul Lechevalier, Paris.

CORDIER, J. 2014.- La liste rouge régionale de la flore vasculaire du Centre. Quel bilan pour les Orchidées ? *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **16** (2014): 58-72.

COULON, F. 1982.- Section orchidées d'Europe. Rapport des activités 1980-1981. *Natural. belges* **63**: 135-137.
COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* **70**(Orchid. 3): 65-72.
COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* **71** (Orchid. 4): 65-74.
COULON, F. 1993.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1991-1992. *Natural. belges* **74** (Orchid. 6): 77-85.
COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 65-74.
DAUGE, J. 2016.- Participation à une recherche européenne: *Epipactis helleborine* subsp. ou var. *minor*. *Orchis Arverne* n°17: 2pp.
DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
DELFORGE, P. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
DELFORGE, P. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C Gads Forlag, København.
DELFORGE, P. 1996.- Note sur deux *Epipactis* de la Région bruxelloise. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 218-223.
DELFORGE, P. 1997.- *Epipactis phyllanthes* G.E. SMITH, en France et en Espagne - Données nouvelles, révision systématique et conséquences taxonomiques dans le genre *Epipactis*. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 223-256.
DELFORGE, P. 1998.- Des *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ dépourvus de chlorophylle dans les environs de Bruxelles. *Natural. belges* **79** (Orchid. 11): 124-130.
DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 258-261.
DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2010.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2008-2009. *Natural. belges* **91** (Orchid. 23): 1-14.
DELFORGE, P. 2011.- Le Dactylorhiza d'Occitanie: statut et nomenclature. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 14-24.
DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. 2016.- Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 4e éd., 544p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris.
DELFORGE, P. & BREUER, B. 2014.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2012-2013. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 1-22.
DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. 2013.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2011-2012. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 1-26.
DELFORGE, P., DEVILLERS, P. & LAMBRECHTS, Th. 2016.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2014-2015. *Natural. belges* **97** (Orchid. 29): 1-21.
DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, M. 2001.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1999-2000. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 1-18.
DELFORGE, P., VERSTICHEL, Ch. & BREUER, B. 2015.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2013-2014. *Natural. belges* **96** (Orchid. 28): 1-13.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1999.- Évolution des stations d'*Epipactis phyllanthes* G.E. SMITH en Forêt de Soignes (Belgique). *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 282, 311-320.

DIETEL, J., BERGFELD, D., BERLINGHOF, N., RIECHELMANN, A. & AYASSE, M. 2015.- Taxonomische Untersuchungen an der Täuschblume *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ (*Epidendroideae, Orchidaceae*). *J. Eur. Orch.* **47**: 11-32.

DIRWIMMER, Ch. 2011.- Contribution la connaissance d'*Epipactis Helleborine* [*sic*] subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL 1992 en Alsace (1ère partie). *Fragrans* n°8: 8-27.

DIRWIMMER, Ch. 2012.- Contribution la connaissance d'*Epipactis Helleborine* [*sic*] subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL 1992 en Alsace (suite et fin). *Fragrans* n°9: 4-26.

EHLERS, B.K., OLESEN, J.M. & ÅGREN, J. 2002.- Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Pl. Syst. Evol.*, **236**: 19-32.

ELLENBAST, F. 2012.- AHO-Kartierungsexkursion auf dem Gebiet der TK 25-8024 (Bad Waldsee) am 16.07.2011. *J. Eur. Orch.* **44**: 876-879.

ENGEL R. 1984.- À propos d'une variété d'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ observée dans les Vosges du Nord. *L'Orchidophile* **15**(63): 663-665.

ENGEL R. 1993.- Les Epipactis des Vosges du Nord. *Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges du Nord* **2** ["1992"]: 19-32.

ENGEL, R. & MATHÉ, H. 2002.- Orchidées sauvages d'Alsace et des Vosges: 217p. Ed. du Griffon, Saverne.

GÉVAUDAN, A. 2005.- Genre *Epipactis* ZINN 1757 nom. cons.: 422-449 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

GÉVAUDAN, A. 2010.- Genre *Epipactis* ZINN 1757: 142-179 in DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] - Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

GÉVAUDAN, A., NICOLE, M. & ANGLADE, J.-Ph. 2011.- *Epipactis helleborine* var. *castanearum*, une nouvelle variété pour la flore de France. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 33-44.

GODEFROID, S. 1995.- *Epipactis helleborine* en extension à Bruxelles. *Adoxa* **6/7**: 13-14.

GRANGER, C. 2005.- *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL en Auvergne. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°11: 14-16.

GRÜNANGER, P. [dir. scient.] 2016.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 2da ed., 368p. Il Castello, Milano.

GRYSEELS, M. & SAINTENOY-SIMON J. 1999.- Atlas de la flore de la Région de Bruxelles-Capitale / Atlas van de flora van het Brussels Hoofdstedelijk Gewest - Mise à jour / Bijgewerkt tot: 1994. Institut bruxellois pour la Gestion de l'Environnement / Brussels Instituut voor Milieubeheer: 85+129p.

GUÉROLD, F. & PERNET, B. 1998.- À la découverte des Orchidées de Lorraine: 247p. Édition Serpenoise, Metz.

HEGI, G. 1909.- Illustrierte Flora von Mitteleuropa: **2**, 129-405. J.F. Lehmann, München.

HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* und *Epipactis helleborine* subsp. x*zirnsackiana*, zwei neue Orchideen-Taxa für die Pflalz. *Pollichia-Kurier* **27**(4): 14-15.

HOLLINGSWORTH, P.M., SQUIRRELL, J., HOLLINGSWORTH, M.L., RICHARDS, A.J. & BATEMAN, R.M. 2006.- Taxonomic complexity, conservation and recurrent origins of self-pollination in *Epipactis*: 27-44 in BAILEY, J.P. & ELLIS, R.G. [eds] - Current taxonomic research on the British and European flora: 156p. Botanical Society of the British Isles, London.

JAKUBSKA-BUSSE, A. 2008.- The range and significance of phenotypic plasticity of Broad-leaved Helleborine *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ for taxonomy (Orchidaceae: Neottieae): 85-92 in BOROWIEC, L. & TARNAWSKI, D. (eds).- The importance of natural history museums for taxonomy. Polish Taxonomical Monographs **15**, Wroclaw.

JAKUBSKA-BUSSE, A. & GOLA, E.M. 2010.- Morphological variability of Helleborines. I. Diagnostic significance of morphological features in *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ, *Epipactis atrorubens* (HOFFM.) BESSER and their hybrid, *Epipactis* x*schmalhausenii* RICHT. (Orchidaceae, Neottieae). *Acta Soc. Bot. Polon.* **79**: 207-213.

JANDER, R. 1998.- Olfactory learning of fruit odors in the eastern yellow jacket, *Vespula maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* **11**: 879-888.

JOSEPH, G. 2002.- Cartographie des Orchidées de Haute-Garonne. *L'Orchidophile* **33**, supplément au n° 152: 1-22.

KELLER, G., SCHLECHTER, R. & VON SOÓ, R. 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. **2-5**: 472p + 640 pl. *Fedde Repert.*, Sonderbeih. Nachdruk 1972, Königstein.

KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.

KREUTZ, C.A.J. 2002.- Feldführer Deutsche Orchideen: 216p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.

LANDWEHR, J. 1983.- Les Orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne, La Bibliothèque des Arts, Paris.

LIGHT, M.H.S. & MACCONAILL, M. 1994.- Climate correlations with patterns of appearance of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ: 30-44 in BREDEROO, P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. [eds]. - Eurorchis 92 - Proceedings of the International Symposium on European Orchids held in Nijmegen, The Nederlands on september 26th 1992: 124p. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging & Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Utrecht/Haarlem.

LIPOVSEK, M., BRINOVEC, T. & BRINOVEC, M. 2016.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK, a new subspecies of Broad-leaved Helleborine in Slovenia. *Hacquetia* DOI: 10.1515/hacq-2016-0011.

LIZAUR, X. & LAZARE J.J. 2004.- Adiciones y precisiones a "Orquídeas de Euskal Herria". *J. Bot. Soc. Bot. France* **27**: 21-25.

LORENZ, R., MADL, H, OBRIST, E., SÖLVA, A. & STOCKNER, W. 2011.- Zur Artengruppe von *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Südtirol (Italien) - Supplement. *Gredleriana* **11**: 45-70.

MATHÉ, H. 2013.- Cinq siècles de découvertes orchidologiques en Alsace. *Bull. SFO-LA* **10**: 5-34.

MATHÉ, H. 2015.- Les épipactis du nord-est de la France. *Bull. SFO-LA* **12**: 3-17.

MELÉNDEZ-ACKERMAN, E.J., ACKERMAN, J.D. & RODRIGUEZ-ROBLES, J.A. 2000.- Reproduction in an orchid is resource limited over its lifetime. *Biotropica* **32**: 282-290.

MÜLLER, P. [réd.].- Verbreitungsübersicht der Orchideen in Bayern: 3. Aufl., XVI+173p . *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* Beih. 7.

PERAZZA, G. 2010.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, orchidea nuova per l'Italia. *Giros Notizie* n°44: 50–52.

PERAZZA, G. & LORENZ, R. 2013.- Le orchidee dell'Italia nordorientale. Atlante corologico e guida al riconoscimento: 447p. CIV pubblicazione del Museo Civico di Rovereto, Eddizione Osiride, Rovereto.

PERSOON, Ch.H. 1807.- Synopsis Plantarum, seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Vol. **2**(2): 273-657. Treuttel & Würtz, Paris et J.G. Cottam, Tübingen.

PETEREK, M. 2011.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK im Süntel / Weserbergland - Niedersachsen. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **28**(1): 122–126.

PIERNÉ, A. 2011.- La situation actuelle d'*Epipactis helleborine* subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL. *Bull. SFO-LA* **8**: 23-25.

PIERNÉ, A. 2013.- A la recherche d'*helleborine minor* [*sic*] (sortie SFO-LA du 05-08-2012). *Bull. SFO-LA* **10**: 46-47.

PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope – Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Auflage: 374p. Nikol, Hamburg.

PRIMACK, R.B. & HALL, P. 1990.- Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four year experimental study. *Am. Natural.* **136**: 638-656.

RASMUSSEN, H.N. 1995.- Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant: 460p. Cambridge University Press, Cambridge.

RICHARDS A.J. 1982.- The influence of minor structural changes in the flower on breeding system and speciation in *Epipactis* ZINN (Orchidaceae): 47-53 in ARMSTRONG, J.A., POWELL, J.M. & RICHARDS, A.J. (eds) - Pollination and Evolution. Royal Botanic Gardens, Sydney.

RIECHELMANN, A. 2010.- Ergänzungen zur Kenntnis von *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **27**(1): 222–235.

RIECHELMANN, A. 2011A.- Erratum. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **27**(2) ["2010"]: 301.

RIECHELMANN, A. 2011B.- Die Orchideen der Fränkischen Schweiz: 320p. Palm & Enke Verlag, Erlangen.

RIECHELMANN, A. 2016.- Neue Erkenntnisse zur Orchideenflora der Nördlichen Frankenalb. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **32**(2): 6–19.

RIECHELMANN, A. & ZIRNSACK, A. 2008.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK, eine neue Epipactis-Unterart aus der Nördlichen Fränkischen Alb. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **25**(1): 57–84.

ROBERDEAU, J.-C. 2006.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* - Historique de sa découverte en région Centre. *Orchi-Centre* n°33: 20.

ROBERDEAU, J.-C., BERGER, A., SURAND, C. & VASLET, D. [coord.] 2002.- Les orchidées sauvages de la région Centre: 190p. Société d'Orchidophilie Centre Loire. s.l.

ROUY, G. 1912.- Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace. XIII: 562p. Société des Sciences Naturelles de Charente-Inférieure, Paris

SADOVSKÝ, O. 1965.- Orchideen im eigenen Garten: 1+158p. Bayerischer Landwirtschaft Verlag, München.

SALMIA, A. 1986.- Chlorophyll-free form of *Epipactis helleborine (Orchidaceae)* in South-East Finland. *Ann. Bot. Fennici* **23**: 49-57.

SAVULESCU, T. [ed.] 1972.- Flora Republicii socialiste România **12**: 810p. Ed. Academiei Republicii Socialiste România, Bucaresti.

SCAPPATICCI, G. 2015.- Dernières découvertes et observations en France. *L'Orchidophile* **46**: 195-215.

SCAPPATICCI, G. & DÉMARES, M. 2003.- Le genre *Epipactis* ZINN (Orchidales, Orchidaceae) en France et sa présence en région lyonnaise. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* **72**: 69-115.

SELOSSE, M.-A., FACCIO, A., SCAPPATICCI, G. & BONFANTE, P. 2004.- Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottiae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal Septomycetes, including truffels. *Microbial Ecology* **47**: 416-426.

SELOSSE, M.-A., MARTOS, F., BOCAYUVA, M.F. & KASUYA, M.C.M. 2014.- La découverte de la mixotrophie chez les plantes à mycorhizes - The discovery of mixotrophy in mycorrhizal plants. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **16** (2014): 31-44.

SELOSSE, M.-A. & ROY, M. 2012.- Les plantes qui mangent les champignons. *Pour la Science* (Dossier 77): 102-107.

SNOW, A.A. & WHIGHAM, D.F. 1989.- Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor*. *Ecology* **70**: 1286–1293.

SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H.A. 1963.- Principles of numerical taxonomy: 359p. Freeman, San Francisco.

VON SOÓ, R. 1927.- Orchideae novae europeae et mediterraneae (Diagnoses, combinationes et nomina nova). *Fedde Repert.* **24**: 25-37.

SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.

SQUIRRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN R.M., DICKSON J.H., LIGHT M.H.S., MACCONAILL, M. & TEBITT, M.C 2001.- Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **88**: 1409-1418.

TEŠITEL, J., JERSAKOVA, J., ŘIHOVA, G. & SELOSSE, M.-A. 2012.- Symbiotic germination capability of four *Epipactis* species (Orchidaceae) is broader than expected from adult ecology. *Am. J. Bot.* **99**: 1020-1032.

THORPE, R. 1976.- Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biol. Rev.* **51**: 407-452.

TRANCHIDA-LOMBARDO, V., CAFASSO, D., CRISTAUDO, A. & COZZOLINO, S. 2011.- Phylogeographic patterns, genetic affinities and morphological differentiation between *Epipactis helleborine* and related lineages in a Mediterranean glacial refugium. *Ann. Bot.* **107**: 427-436.

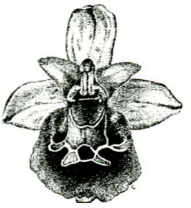
TREMBLAY, R.L., ACKERMAN, J.D., ZIMMERMAN, J.K. & CALVO, R.N. 2005.- Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc. London* **84**: 1-54.

TYTECA, D. & BAGUETTE, M. 2004.- À propos de deux trouvailles récentes d'orchidées en Wallonie: dissémination à longue distance ou syndrome de méconnaissance ? *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 89-96.

TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1990.- Remarques méthodologiques sur l'étude des populations de *Dactylorhiza*. *L'Orchidophile* **21**(91): 63-70.

VANHECKE, L. 1990.- Intraclonal variation and intercorrelation of morphological characters in *Dactylorhisa praetermissa*: evidence for allometry in *Orchidaceae. Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** ["1989"]: 65-86.

VUORINEN, V. 2016.- http/koivu.luomus.fi/users/harmaja/Epipactis.htm. Site consulté le 2.VIII.2016.
WELLS, T.C.E. & COX, J.H. 1991.- Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study: 47-61 in WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. [eds].- Population ecology of terrestrial orchids: 189p. SPB Academic Publishing, The Hague.
WUCHERPFENNIG, W. 2003.- Wie nützlich sind merkmale der Habitus für die Bestimmung von *Epipactis*-Arten? - *Epipactis helleborine* var. *minor* ENGEL und *E. voethii* ROBATSCH. *J. Eur. Orch.* **35**: 343-360.
WUCHERPFENNIG, W. [réd.] 2014.- Die Orchideen Bayerns. Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 382p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Bayern [éd.], P.C.W. Schmidt Verlag, München.
ZIMMERMAN, J.K. & AIDE, T.M. 1989.- Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Am. J. Bot.* **76**: 67-73.
ZIMMERMANN, W. 1912.- Die Formen der Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92p. Selbstverlag des Deutschen Apothekervereins. Berlin.



Index des nouveautés nomenclaturales de ce numéro

[Index of nomenclatural novelties in *Natural. belges* **97**, h-s (Orchid. 29): 2016]

Orchidaceae

Ophrys* ×*koseciorum R. ČIČMIR nothosp. nat. nova: 52.

Impression digitale: Ever-Art'-Design. 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique. www.ead.be

Liste de prix de vente des numéros

(port inclus / *shipping included*)

orchid n°1	(1986)	10 euros	orchid n°15	(2002)	15 euros
orchid n°2	(1988)	10 euros	orchid n°16	(2003)	15 euros
orchid n°3	(1989)	10 euros	orchid n°17	(2004)	20 euros
orchid n°4	(1990)	10 euros	orchid n°18	(2005)	20 euros
orchid n°5	(1992)	10 euros	orchid n°19	(2006)	20 euros
orchid n°6	(1993)	*épuisé*	orchid n°20	(2007)	25 euros
orchid n°7	(1994)	10 euros	orchid n°21	(2008)	25 euros
orchid n°7s	(1994)	10 euros	orchid n°22	(2009)	25 euros
orchid n°8	(1995)	15 euros	orchid n°23	(2010)	25 euros
orchid n°9	(1996)	15 euros	orchid n°24	(2011)	30 euros
orchid n°10	(1997)	15 euros	orchid n°25	(2012)	30 euros
orchid n°11	(1998)	15 euros	orchid n°26	(2013)	30 euros
orchid n°12	(1999)	20 euros	orchid n°27	(2014)	30 euros
orchid n°13	(2000)	15 euros	orchid n°28	(2015)	5 euros
orchid n°14	(2001)	15 euros	orchid n°29	(2016)	20 euros

Commande groupée de plusieurs numéros: nous consulter
e-mail: soenb@skynet.be

Sommaire détaillé et index des publications /*Detailed contents and indexes of publications*:
http://www.orchideurope.be/

Modes de paiement
Belgique

Par **virement** au compte IBAN: BE13 6528 3311 9039; BIC: HBKABE22
de DELFORGE - SOENB, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Étranger / *Foreign payments*
Eurozone

par **virement** SEPA "sans frais pour le destinataire" au compte /*by* SEPA ***Giro*** *"our costs" into the account* :
IBAN: BE13 6528 3311 9039; BIC: HBKABE22
de /*of* : «DELFORGE-SOENB», avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique

Hors eurozone / *Outside* eurozone

en envoyant (aux risques de l'expéditeur) de l'argent "cash" dans une enveloppe opaque en courrier prioritaire, non recommandé à / *by sending (at your own risks) cash by priority landmail not registred (opaque envelope please !) to* :

Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique

SECTION ORCHIDÉES D'EUROPE * NATURALISTES BELGES *

SECTION ORCHIDÉES D'EUROPE * NATURALISTES BELGES *

Sommaire

DELFORGE, P., DEVILLERS, P. & LAMBRECHTS, Th. - Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2014-2015 1

VERSTICHEL, Ch., VERSTICHEL, M.-C., PARVAIS, C., MAST DE MAEGHT, J. & LAMBRECHTS, Th. - Un voyage de la Section Orchidées d'Europe en mai 2015 dans les départements du Var et des Alpes-Maritimes (France) 22

KREUTZ, K. - Lectotypification d'*Ophrys funerea* VIVIANI 41

ČIČMIR, R. - *Ophrys* ×*koseciorum*, nothosp. nat. nova 49

PIKNER, T., MÜRK, M. & OJA, T. - Taxonomic status of *Dactylorhiza ruthei* and its relationship to other allotetraploid *Dactylorhiza* in the Baltic Sea region 55

DELFORGE, P. - Un pollinisateur pour *Ophrys drumana* P. DELFORGE 78

DELFORGE, P. - Que devient un individu robuste d'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ après une transplantation réussie ? Implications pour le statut d'*E. helleborine* var. *minor* ENGEL et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK 89

Index des nouveautés nomenclaturales 124

Date de publication: 25.XI.2016.

En couverture: le site P d'*Epipactis helleborine* à Uccle (Bruxelles-Capitale) [cf. p. 106], dans une silhouette d'Orchis mâle [*Orchis mascula* (L.) L.] dessiné par Eliza KLOPFENSTEIN.

Éd. resp.: Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse ISSN 0028-0801