

LES NATURALISTES BELGES

NUMERO SPECIAL DE LA SECTION ORCHIDEES D'EUROPE

volume 92 (Orchid. 24)

hors-série - 2011



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

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

Membres du Comité: François BRIGODE, Colleta DELFORGE-ONCKELINX,
Jean DEVILLERS-TERSCHUREN, Marc DUCHATEAU, Éric WALRAVENS.

Numéro spécial de la Section Orchidées d'Europe

Rédacteur: P. DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
tél. & fax: + 32 (0)2 358 49 53; E-mail: pierredelforge@skynet.be

Comité de lecture de ce numéro: C. DELFORGE-ONCKELINX, J. DEVILLERS-TERSCHUREN, P. DEVILLERS,
M. DUCHATEAU, A. FLAUSCH, J. MAST DE MAEGHT, É. WALRAVENS, G. WOUTERS-NEVIN.
Les articles sont toujours soumis à 2 referees évaluateurs.

La reproduction même partielle, 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, à défaut au format RIF. 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 2009-2010

par Pierre DELFORGE (*),
Daniel ÉVRARD (***) et James MAST de MAEGHT (***)

Abstract. DELFORGE, P., ÉVRARD, D. & MAST DE MAEGHT, J.- *Section Orchids of Europe - Report of activities 2009-2010.* 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, Germany, Greece; biogeography, taxonomy.

En octobre 2009, nous entamons la trente-et-unième année d'activités de notre Section qui comptait, en mars 2010, 102 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 diapositives ou de photographies numériques.

7 novembre 2009.- a. Bilan des activités de la Section pour 2008-2009 présenté par J. MAST DE MAEGHT, illustré par des photographies de D. TYTECA pour certaines excursions (DELFORGE 2010).

b. Quelques observations nouvelles faites en Lesse et Lomme (Wallonie) au cours des dernières années par D. TYTECA. Depuis la publication de l'Atlas des orchidées de cette région (TYTECA 2008), qu'ont apporté les prospections?

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

(**) rue Jules Hoebeke 36, 6210 Rêves, Belgique
E-mail: daniel-evrard@hotmail.com

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

Manuscrit déposé le 19.V.2011, accepté le 28.VIII.2011.

La petite population de *Cephalanthera longifolia* de Bure, la seule de la dition, s'est maintenue en 2008 et en 2009. L'évolution de 2004 à 2009 de la population d'*Epipactis microphylla* au Gros Tienne de Lavaux-Saint-Anne (TYTECA & BAGUETTE 2004) nous est expliquée; elle se caractérise notamment par une récente "migration" des plantes vers le sous-bois, un habitat qui leur convient mieux. Un compte rendu des observations sur le succès reproducteur des *Epipactis* de la région est également esquissé. D'autre part, quelques pélories irrégulières ont été remarquées, notamment chez *Platanthera bifolia* et chez un individu d'*Epipactis* sp. qui ne porte que des fleurs "femelles", c'est-à-dire dont le gynostème est réduit au seul stigmate. Trois mentions nouvelles sont illustrées: *Dactylorhiza fuchsii* au Tienne des Vignes (Resteigne), *Himantoglossum hircinum* au Gros Tienne (Lavaux-Saint-Anne) et *Ophrys apifera* f. *curviflora* dans la carrière (abandonnée) de Resteigne (TYTECA 2009).

21 novembre 2009.- a. Trois semaines dans le frigo de l'Éden par B. VAN DE VIJVER. L'île de Livingston (South Shetland Islands, 900 km²), d'origine volcanique, se situe à moins de 250 km du continent antarctique. L'île constitue la "Antarctic Special Protect Area" (ASPA) n°126. Elle est couverte d'une calotte de glace très épaisse. Seules, deux petites régions sont dégagées, en été, des glaces et de la neige, ce qui laisse apparaître des déserts de roche et des lacs bleu foncé. Une de ces deux régions est la Péninsule Byers. Dans le cadre de l'Année Polaire Internationale, l'Institut Antarctique Espagnol y a invité, pendant l'été austral 2008-2009, des scientifiques du monde entier dans le but d'étudier la biodiversité animale et végétale de l'île. Le conférencier, qui a participé à ce voyage, nous présente de nombreux oiseaux (Manchots, Pétrels, Skuas, Sternes...), des Cétacés, des Pinnipèdes, dont le Phoque crabier, *Lobodon carcinophagus*, très abondant, avec une population estimée ici à 50 millions d'individus. Nous voyons également des algues, des lichens et des tapis épais de cyanobactéries. La flore de l'île ne compte que deux végétaux supérieurs, une Poacée (= Graminée), *Deschampsia antarctica*, et une Cariophyllacée, *Colobanthus quitensis*, une des deux seules plantes à fleurs de l'Antarctique. C'est donc à un exposé très dépaysant auquel nous sommes conviés, puisqu'il traite d'une des rares régions du monde où il n'y a aucune orchidée.

b. Orchidées et pollinisateurs par J. CLAESSENS et J. KLEYNEN qui nous montrent des exemples de pollinisation chez des orchidées de différents genres, exemples qui illustrent des adaptations mutuelles fascinantes entre orchidées et insectes. Sont envisagés successivement les genres *Epipactis*, *Neottia*, *Goodyera*, *Platanthera*, *Spiranthes*, *Herminium*, *Dactylorhiza*, *Anacamptis* et *Orchis*. Pour chaque cas, une description minutieuse des différentes parties de la fleur, du gynostème et du mécanisme de pollinisation est donnée. Nous voyons notamment la pollinisation de *Goodyera repens* par le bourdon *Bombus pascuorum*, celle d'*Herminium monorchis* par de minuscules ichneumons chez lesquels les pollinies se collent aux pattes ou encore celle d'*Epipactis helleborine* par des guêpes. Une monographie abondamment illustrée vient d'être publiée par les conférenciers sur le sujet (CLAESSENS & KLEYNEN 2011).

12 décembre 2009.- *Ophrys* de l'île de Rhodes (Grèce) par P. DEVILLERS. Grâce à un déroulement particulier de la saison printanière, presque toutes les espèces d'*Ophrys* connues de la plus grande île du Dodécanèse ont pu être observées lors d'un court séjour en avril 2009. Comme Rhodes n'a jamais été reliée, au cours des temps géologiques récents, à aucune autre masse émergée, l'examen des *Ophrys* est intéressant et permet de s'interroger sur les phénomènes de colonisation, d'entretien des flux génétiques et de développement de caractères diagnostiques. La diversité des habitats et des associations végétales de Rhodes est d'abord envisagée avec notamment la pinède climacique à *Pinus brutia*, les forêts de *Cupressus sempervirens* ou encore les espèces relictuelles de la laurisylve aujourd'hui disparue, comme l'emblématique *Liquidambar orientalis*. Après avoir rappelé le concept phylogénétique de l'espèce qui sous-tend sa démarche, ainsi que le concept unifié de l'espèce (e.g. DE QUEIROZ 2005A, B), le conférencier envisage les mécanismes qui peuvent entraîner une rapide divergence génétique entre une petite population pionnière installée sur une île et les populations continentales dont elle est originaire. Par exemple, des expériences sur les lézards du genre *Anolis* ont montré qu'en 10 ans seulement, des différenciations adaptatives importantes et fixées pouvaient apparaître dans des populations fondatrices insulaires (LOSOS et al. 1997, 1998; KOLBIE et al. 2004). Comme deux ou quelques individus d'*Ophrys* suffisent pour fonder une population, on comprend mieux l'originalité et la diversité du genre *Ophrys* à Rhodes, où il compte plus d'une trentaine d'espèces nommées.

Les caractères distinctifs de plusieurs espèces qui n'ont pas été reconnues ou qui, au contraire, ont été comprises dans un sens trop large, sont ensuite réenvisagés et mis en évidence, en particulier pour *Ophrys parvula*, *O. attaviria*, *O. persephona*, *O. lindia*, *O. pelinaea* (complexe de *O. fusca*) et pour *O. halia*, *O. cornutula*, *O. heterochila* et *O. dodekanensis* (complexe de *O. fuciflora*). À la suite de cette révision, *O. creutzburgii*, décrit à l'origine comme hybride occasionnel entre *O. omegaifera* et *O. «fusca»* trouvé à Rhodes (BAUMANN & KÜNKELE 1986), est réévalué et considéré comme une espèce tandis qu'une nouvelle espèce est décrite des forêts sommitales du Profitis Ilias sous le nom d'*Ophrys oreas*. Elle avait jusqu'à présent été généralement confondue avec *O. heterochila* (e.g. PAULUS & GACK 1992; GÖLZ & REINHARD 2001; PAULUS 2001; KREUTZ 2002; DELFORGE 2005, 2006), avec *O. dodekanensis* (e.g. DELFORGE & SALIARIS 2007) ou encore identifiée à des essaims hybrides entre ces deux espèces (e.g. KRETZSCHMAR et al. 2004). La biogéographie de quelques groupes est également analysée, en particulier celle des groupes de *O. iricolor*, *O. attaviria* et *O. omegaifera*. Les relations phylogénétiques probables et les modes de dispersion d'autres espèces sont également envisagés au cours de l'exposé. Dans ce contexte, deux changements de statut sont proposés, élevant *O. speculum* subsp. *orientalis* et *O. cretica* subsp. *beloniae* au rang d'espèce respectivement sous les noms d'*Ophrys eos* et d'*Ophrys beloniae* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009).

23 janvier 2010.- Orchidées grecques par J. MAST DE MAEGHT qui nous présente, en première partie, les observations réalisées à la mi-avril 2008 dans les îles de Paros et Naxos (Cyclades), en Attique, en Eubée et dans le

Péloponnèse, en seconde partie celles faites en avril et en mai 2009 autour du golfe de Corinthe, dans les îles Ioniennes de Céphalonie et d'Ithaque ainsi que dans l'île égéenne orientale de Lesbos. Parmi les nombreuses espèces qui sont passées en revue, nous retiendrons de l'Eubée, *Ophrys delphinensis* et *O. leptomera*, de Paros, *Ophrys parosica*, *O. ceto*, *O. gortynia*, *O. ariadnae* et l'hybride *O. ariadnae* × *O. mammosa*, de Naxos *O. thesei*, de l'Attique *O. calocera* et un taxon du groupe de *O. oestriifera*, proche de *O. cerastes*. Passant aux îles Ioniennes, le conférencier aborde la problématique d'*O. melena* s.l. (voir, par exemple, HERTEL & PRESSER 2010) et nous montre notamment *Serapias ionica*, *Ophrys leochroma*, *O. ulyssaea*, *O. gottfriediana* ou encore *O. cephalonica*. L'exposé se termine à Lesbos avec entre autres *Himantoglossum comperianum* et *Platanthera "holmboei"* (pour ce dernier taxon, voir aussi DEVILLERS et al. 2010).

6 février 2010.- Orchidées de l'île de Cos (Dodécanèse, Grèce) par P. DELFORGE. Lors d'un séjour de 3 mois au printemps 2009 dans l'île égéenne orientale de Cos, 53 espèces d'Orchidées et des variétés remarquables ont été observées, portant à 58 le nombre d'espèces reconnues pour cette île de 290 km² seulement, très urbanisée, et dont le développement économique est fondé sur le tourisme de masse. Après une introduction esquissant la géologie, la géomorphologie, l'histoire et l'occupation humaine de l'île, un panorama complet et commenté de sa flore orchidéenne nous est présenté. Nous en retiendrons les espèces les plus remarquables, *Epipactis densifolia*, proche de l'extinction dans l'île, *Dactylorhiza romana* (première mention pour Cos), *Serapias orientalis* et ses variétés, dont la var. *spathiae* (var. nova), *Paludorchis palustris* var. *elegans*, également proche de l'extinction dans l'île, *Orchis provincialis*, *Ophrys dodekanensis* et *O. pelinaea* (3 premières mentions pour Cos), *O. colossaea*, *O. heterochila*, *O. homeri* ou encore *O. lyciensis*. La longue durée du séjour a permis de clarifier la taxonomie de plusieurs groupes d'*Ophrys* difficiles. Il en est résulté la description de 3 espèces nouvelles, *O. meropes* (groupe de *O. omegaiifera*), *O. hippocratis* et *O. ptolemaea* (groupe de *O. heldreichii*). Un article très détaillé, comportant des photographies et des cartes de répartition pour toutes les espèces et variétés observées, a été publié dans notre bulletin (DELFORGE 2009).



Activités d'été

8-9 mai 2010. Sous la conduite de J. MAST DE MAEGHT et de M.-A. GARNIER, excursion en Lorraine française, consacrée à la recherche de populations d'*Ophrys araneola*.

8 mai 2010. Nous entamons la journée sous un beau soleil en parcourant la côte d'Ailly-sur-Meuse (département de la Meuse), au sud de Saint-Mihiel, site que nous avons visité le 4 mai 1986 et le 22 mai 1988 (COULON 1988A,

1989). Nous y notons *Ophrys araneola* (5 individus en fin de floraison), *O. insectifera*, *Orchis purpurea*, *O. militaris*, *O. anthropophora* (dont de nombreux exemplaires déjà en début de floraison), *Himantoglossum hircinum* (en boutons) et *Neottia ovata*. Nous remarquons aussi la présence de *Pulsatilla vulgaris* (encore quelques fleurs ouvertes) et de la seule Globulariacée présente dans le territoire envisagé par la nouvelle Flore de Belgique (LAMBINON et al. 2004): *Globularia bisnagarica* (synonymes: *G. punctata*, *G. willkommii*).

b. Nous nous dirigeons ensuite vers le nord-est pour gagner la vallée du Rupt-de-Mad (Meurthe-et-Moselle), petit affluent de la rive gauche de la Moselle qu'il rejoint à mi-chemin entre Pont-à-Mousson et Metz. Nous parcourons d'abord les deux pelouses adjacentes d'En Garet et de la Croix Joyeuse sur les coteaux de Waville (voir aussi COULON 1989). Ces pelouses sont localisées sur les calcaires bajociens de la Côte de Moselle et dominant la vallée du Rupt-de-Mad. Elles comportent plusieurs habitats ouverts ou semi-ouverts allant des stades pionniers de la végétation sur affleurements rocheux à des chênaies thermophiles à *Quercus pubescens*. Actuellement gérées par le Conservatoire des Sites lorrains, elles occupent le seul flanc occidental de la petite route départementale D28. Il y a une trentaine d'années, ces pelouses ont été parcourues à 8 reprises par l'un d'entre nous (JMM). Elles se développaient alors de part et d'autre de la route. Aujourd'hui, la zone située à l'est de la route n'est plus incluse dans le périmètre de protection; elle est devenue une banale prairie artificielle amendée. Sur le site d'En Garet, le printemps paraît peu avancé. Nous observons toutefois *Ophrys insectifera* en boutons, *Orchis anthropophora*, *O. purpurea*, assez nombreux et déjà bien fleuris, et quelques *O. xhybrida* (*O. militaris* × *O. purpurea*), ainsi que *Gymnadenia conopsea* en boutons.

c. B. et J. BREUER nous guident ensuite à Arnaville, sur deux pelouses thermophiles dominant le Rupt-de-Mad et la vallée de la Moselle, d'une part la Côte Varenne, peu pentue, d'autre part le Rudemont, aux flancs abrupts où affleurent des dalles calcaires; sur ce site une sépulture vieille de 5000 ans a été mise à jour. Les pelouses sont protégées et gérées par le Conservatoire des Sites lorrains et abritent des plantes exceptionnelles, en particulier de nombreuses orchidées, ainsi que des papillons rares comme le Damier noir, *Melitaea diamina*, le Petit agreste, *Arethusana arethusana*, des mantes religieuses, des cigales de montagne et de nombreux reptiles. Nous parcourons d'abord le Rudemont où nous observons de très nombreux *Ophrys araneola* en pleine floraison ou déjà légèrement défleuris, qui ne semblent pas introgressés par *O. sphegodes*, ainsi que quelques *Orchis purpurea* et *Himantoglossum hircinum* en boutons. Nous nous rendons ensuite sur la Côte Varenne où nous observons un individu d'*Ophrys sphegodes*, de nombreux *Orchis simia* et *O. militaris* ainsi que leur hybride, *O. xbeyrichii*.

9 mai 2010. Nous reprenons la direction de la Belgique et visitons d'abord le site de La Ramonette à Velosnes, situé en face de Torgny (Lorraine belge), sur le versant français de la vallée de la Chiers, dans le département de la Meuse (voir, par exemple, PARENT 1985). Nous avions déjà parcouru ces pelouses les 18 mai 1985, 9 mai 1992 et 18 mai 1996 (COULON 1986, 1993, 1997) dans le but d'y observer la population d'*Ophrys sphegodes*. Beaucoup d'indi-

vidus semblaient, à l'époque, hybridés ou introgressés par *O. araneola*, parce que les fleurs étaient petites avec un labelle largement bordé de jaune; ils étaient susceptibles cependant, selon certains observateurs, d'encore représenter *O. sphegodes* s. str., la variation morphologique observée pouvant sembler attribuable à l'isolement de populations en périphérie d'aire. Nous retrouvons aujourd'hui beaucoup de plantes semblables à celles vues en 1985, 1992 et 1996. Elles sont en début de floraison avec une ou deux fleurs ouvertes. Celles-ci sont de petite taille et ont soit le champ basal foncé, concolore avec le centre du labelle, comme chez *O. araneola*, soit le champ basal plus clair et d'une autre couleur que le centre du labelle, comme chez *O. sphegodes*. L'interprétation de ces variations amène les participants aux mêmes conclusions qu'auparavant (voir COULON 1986: 133-134, 1997: 69). Nous remarquons également quelques rosettes foliaires de *Platanthera* sp.

b. Nous gagnons ensuite la Côte d'Urbule, sur la commune d'Épiez-Charen-cy (Meuse), magnifique réserve gérée par le Conservatoire des Sites lorrains. Nous avons déjà visité ce site les 18 mai 1996 (COULON 1997) et 27 mai 2000; nous y avons compté alors pas moins de 16 espèces d'Orchidées et 4 hybrides interspécifiques (DELFORGE et al. 2001). Un parcours de découverte a été tracé sur le site mais les visiteurs ne sont pas obligés de le suivre, ce qui permet de voir et de photographier de près les plantes intéressantes. Comme notre visite, cette année, se fait plus tôt en saison, la diversité des orchidées en fleurs est nettement plus réduite qu'en 2000 et nous devons nous contenter d'admirer les inflorescences épanouies des seuls *Orchis purpurea* et *O. hybrida* alors que *Cephalanthera damasonium*, *Neottia ovata* et *Platanthera* sp. sont encore en boutons ou à l'état de rosettes foliaires. Un superbe *Papilio machaon* très calme, car le temps est frais, met un peu de baume sur le cœur des photographes.

23-24 mai 2010. Excursion en Haute-Normandie, guidée par J. MAST DE MAEGHT et M.-A. GARNIER, avec l'aide de Ph. BURNEL, concepteur du 'site Internet' de la régionale Normandie de la Société Française d'Orchidophilie (SFO-NORM). La région que nous parcourons est à cheval sur les départements de la Seine-Maritime et de l'Eure; elle se situe entre Rouen et Beauvais, grosso modo dans le quadrilatère formé par Lyons-la-Forêt, Argueil, Gournay-en-Bray et Saint-Germe-de-Fly. Ce qui frappe dans cette partie de la Haute-Normandie, c'est le nombre considérable de *Mesobrometum* de très grande superficie qui subsistent, apparemment, sans gestion particulière. Nos guides avaient déjà prospecté cette zone en mai 1999. L'année 2010 est ici, hélas, très défavorable: avril a été très froid et une sécheresse intense a régné pendant tout le mois de mai. Il n'y a dès lors que très peu de plantes; la plupart sont chétives, mal venantes ou se dessèchent avant même de fleurir.

23 mai 2010. Nous entamons la journée par la visite d'un très vaste *Mesobrometum* à la Haye, au nord-ouest de Lyons-la-Forêt. Nous y observons de nombreux *Orchis militaris* de très petite taille qui souffrent de la sécheresse et notons également des rosettes foliaires de *Gymnadenia conopsea*.

b. Nous prospectons ensuite les abords de la route départementale D57 près du Mesnil-Lieubray et de La Vente, au sud d'Argueil. La forêt qui ombrage un des côtés de la route a atténué les effets de la sécheresse et l'ardeur du soleil. C'est l'endroit le plus riche en orchidées que nous verrons aujourd'hui. Nous notons en lisière environ 25 *O. fuciflora* très petits, avec une seule fleur ouverte, et *Anacamptis pyramidalis* en début de floraison; dans le sous-bois, nous voyons 6 *Ophrys insectifera*, *Neottia ovata* en début de floraison et d'assez nombreux *Orchis purpurea*, dont 3 individus hypochromes à des degrés divers.

c. L'après-midi, nous nous rendons au Mont Sauveur, au sud d'Argueil. Cette colline culmine à environ 300 m et est couverte, sur son versant méridional, d'un vaste *Mesobrometum* en forte pente. Ce site est réputé pour sa très importante colonie d'*Orchis militaris* et de *O. purpurea* où fleurit aussi leur hybride, *O. xhybrida*. Nous voyons effectivement ces deux espèces mais leurs effectifs sont très nettement réduits cette année; de plus, la plupart des exemplaires sont chétifs. Dans le bois qui surplombe la pelouse, nous notons également 4 individus d'*Ophrys fuciflora* en fleurs, ainsi que quelques *Cephalanthera damasonium* et *Neottia nidus-avis* qui achèvent de fleurir ou sont déjà fanés.

d. Nous terminons la journée au site le plus étonnant que nous ayons vu, la pelouse du Four à Chaux à l'ouest de la commune de Neuf-Marché, le long de la route départementale D1 qui mène à Montroty, au sud de Gournay-en-Bray. Il s'agit d'un immense *Mesobrometum* exposé au sud-ouest sur les pentes d'une longue colline; malheureusement l'ensoleillement extraordinaire du mois de mai a tout desséché et il n'y a aucune orchidée visible ici.

24 mai 2010. Sur le chemin du retour vers la Belgique nous décidons de faire un détour par le département de la Somme (Picardie), afin de revoir l'un des plus remarquables sites de la région, la Montagne de Fignères, à Boussicourt, au sud-est d'Amiens, que nous avons visitée il y a 3 ans, le 27 mai 2007 (DELFORGE et al. 2008). Il s'agit d'un "larris", c'est-à-dire d'un coteau sec recouvert d'une végétation herbacée parsemée d'arbustes. Ce site, géré par le Conservatoire des Sites naturels de Picardie, s'étend sur plus de 3 km sur le versant d'une petite vallée. Ici aussi, hélas, la sécheresse a fait des ravages et nous ne voyons que des *Orchis purpurea*, assez bien développés s'ils sont en sous-bois, complètement desséchés avant même de fleurir s'ils sont sur les pelouses. Navrés, nous nous rendons compte qu'il ne sert sans doute à rien de nous rendre sur d'autres sites de la région aujourd'hui et nous décidons d'achever l'excursion ici.

29 mai 2010. Excursion dans l'Entre-Sambre-et-Meuse, guidée par M. DUCHATEAU. Nous commençons la journée au Tienne Breumont à Nismes (entité de Viroinval), haut-lieu de l'orchidologie en Belgique, ancienne réserve d'Ardenne et Gaume (BLONDEAU 1980; DUVIGNEAUD 1981), que nous avons déjà visité à de nombreuses reprises les 7 juin 1980, 13 juin 1987, 26 mai 1990 et 7 juin 2003 (COULON 1980, 1988b, 1992; DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004). C'est sur ce site que notre guide a trouvé en 2009 *Ophrys xdevenensis*, l'hybride entre

O. fuciflora et *O. insectifera*, première mention pour la Belgique (DUCHATEAU & TYTECA 2009). Nous en voyons aujourd'hui deux exemplaires ainsi qu'une cinquantaine de *O. fuciflora* et une vingtaine de *O. insectifera*, tous deux en boutons ou en début de floraison. Nous notons également une vingtaine de *Platanthera chlorantha* en boutons ou en début de floraison, un *Gymnadenia conopsea* en boutons, une vingtaine de *Coeloglossum viride* en fleurs, une vingtaine d'*Himantoglossum hircinum* en boutons ou en début de floraison, une dizaine d'*Orchis anthropophora* en début de floraison et une dizaine de *Neotinea ustulata* en fleurs.

b. Nous nous rendons ensuite, toujours près de Nîmes, au Fondry des Chiens, plateau calcaire du Givétien creusé de profondes failles ("fondrys" ou "abannets") atteignant jusqu'à 30 m de profondeur. Au Tertiaire, la mer a rempli ces cavités de sables ferrugineux et de limonite. Les Celtes, les Gallo-Romains puis les Francs exploitèrent le minerai de fer et leurs creusements firent réapparaître les gouffres que nous voyons aujourd'hui (DETHIOUX 1963). En parcourant la réserve, nous observons quelques *Platanthera chlorantha* en boutons ou en début de floraison, quelques *Gymnadenia conopsea* en boutons, une vingtaine de *Coeloglossum viride* en fleurs ou en fin de floraison, quelques *Orchis mascula* défleuris et fructifiants, un groupe de 6 *Neotinea ustulata* en fin de floraison ainsi que quelques *Ophrys insectifera* en boutons. Comme en 2003, nous ne trouvons aucun *O. fuciflora*, espèce pourtant encore signalée ici en 2001 (DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004); nous ne verrons pas non plus les *Epipactis* observés en juillet 2009 (DELFORGE 2010).

c. Nous gagnons ensuite le Tienne Pelé, à Dourbes, que nous avons visité les 5 juillet 2003 et 4 juillet 2009 (DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004; DELFORGE 2010). Le site est célèbre pour sa pelouse fraîche à *Succisa pratensis* sur schistes calcaires rétentifs en eau (DUVIGNEAUD 1983) où une importante station de *Gymnadenia odoratissima* a été découverte il y a 25 ans (CORDIER 1987; COULON 1988b; DUVIGNEAUD & SAINTENOY-SIMON 1989; DELFORGE 1998). Elle semble malheureusement en net déclin faute d'une gestion appropriée (DELFORGE 2010). En 2010, nous visitons le site bien trop tôt en saison pour voir cette espèce rare. Nous parcourons donc principalement la chênaie-charmaie mésophile et thermophile à sous-bois dense de Buis (*Buxus sempervirens*) qui couvre le sommet du tienne. Nous y notons, principalement, en lisière et dans les ourlets, une vingtaine de *Cephalanthera damasonium* en tout début de floraison, une rosette foliaire d'*Epipactis muelleri*, une trentaine de *Neottia ovata* dont 3 individus ouvrent leurs premières fleurs, une centaine d'*Orchis mascula* défleuris et une quinzaine de *O. purpurea* en fleurs.

d. Nous poursuivons notre excursion aux Rivelottes, à Treignes (entité de Viroinval), pelouse mésophile du *Mesobromion* mosan en évolution vers la colonisation par le Prunellier (*Prunus spinosa*), que nous avons déjà visitée les 26 mai 1990, 14 juin 1997 et 7 juin 2003 (COULON 1992; COULON et al. 1998; DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004). Ce site est réputé parce que *Limodorum abortivum*, que l'on croyait éteint en Belgique depuis 1973, y a été retrouvé en 1983 (PETIT & DUVIGNEAUD 1984; DELFORGE 1998). Un suivi régulier de cette espèce a été effectué par des membres de la Section Orchidées d'Europe de

1983 à 2003 (DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004: 18, tab. 1). Nous ne verrons pas *L. abortivum* cette année, malgré nos recherches sur les lieux, très précisément repérés, de ses apparitions anciennes. Il faut souligner que le site a été modifié récemment par une coupe forestière importante notamment dans la zone où *L. abortivum* était connu; il est vrai que le couvert végétal devenait trop dense et qu'une gestion s'imposait. Aujourd'hui, nous ne notons ici qu'une rosette d'*Epipactis atrorubens*, 2 hampes de *E. helleborine* en boutons, 4 pieds d'*Himantoglossum hircinum* en tout début de floraison, ainsi que quelques *Ophrys insectifera* et *O. fuciflora* qui ouvrent une première fleur.

e. Nous terminons cette journée bien remplie plus en amont dans la vallée du Viroin, dans la réserve de Mazée (entité de Viroinval), où nous trouvons une trentaine de *Platanthera chlorantha* en boutons ou en début de floraison, une soixantaine de *Coeloglossum viride* en fleurs ou en fin de floraison, une centaine d'*Orchis mascula* défloris, ainsi qu'environ 500 pieds de *Herorchis morio* en fin de floraison, espèce que nous n'avions pas encore vue aujourd'hui.

5-6 juin 2010. Excursion en Haute-Marne (France), guidée par D. ÉVRARD.

5 juin 2010. Nous nous retrouvons à Doulaincourt, village où nous nous sommes déjà donnés rendez-vous les 9 juin 1984 et 10 juin 1995 (COULON 1985, 1996). C'est en effet une des rares localités pas trop éloignées de la Belgique où l'on peut encore trouver le Sabot de Vénus, *Cypripedium calceolus*, la plus grande des orchidées européennes, espèce emblématique s'il en est. Notre guide nous emmène d'abord à l'entrée nord-ouest de Doulaincourt. Sur un talus rocheux de la route, en lisière d'une pinède à *Pinus nigra*, nous voyons un groupe de 5 *Cephalanthera rubra* qui ouvrent leurs premières fleurs.

b. Nous nous rendons au Bois des Châtelets (Doulaincourt), dans une hêtraie calcicole du *Cephalanthero-Fagenion*, où nous admirons, comme en 1984, 35 hampes fleuries de *Cypripedium calceolus* et dénombrons également une cinquantaine de rosettes foliaires stériles. Nous notons aussi *Cephalanthera damasonium* en tout début de floraison, des rosettes foliaires naissantes vraisemblablement d'*Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis* en fin de floraison, *N. ovata* en début de floraison, *Orchis purpurea* défleuri et quelques *Ophrys insectifera* en fleurs.

c. Nous gagnons ensuite une vaste hêtraie calcicole entrecoupée de parcelles plantées d'épicéas (*Picea abies*) à Vaux-sur-Saint-Urbain. Sur les talus herbeux de la route qui traverse cette forêt ainsi que dans les sous-bois, nous trouvons une cinquantaine de *Cephalanthera damasonium* en début de floraison, une quinzaine de *Neottia nidus-avis* en fleurs, une trentaine de *N. ovata* en début de floraison, une dizaine de *Platanthera bifolia* en boutons ou en début de floraison, une vingtaine d'*Orchis militaris* et de *O. purpurea* en fleurs, accompagnés d'une dizaine de pieds de leur hybride, *O. xhybrida*, en pleine floraison également.

d. Nous nous dirigeons vers Poissons pour prospector longuement les talus d'une ancienne voie de chemin de fer désaffectée, principalement le tronçon situé en face du cimetière de Poissons, le long de la route départementale

D427. *Cephalanthera rubra* et *Ophrys fuciflora* avaient été notés là en 2007 par notre guide. Nous ne retrouvons pas ces 2 espèces aujourd'hui mais nous voyons néanmoins en fleurs *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia conopsea* et *Himantoglossum hircinum*.

e. Nous suivons ensuite une petite route vicinale en passant par les lacets de Melaire, au nord de Poissons, jusqu'à une aire de repos appelée "la Petite Suisse". Dans la pelouse, nous observons *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis anthropophora* (un individu), *O. militaris* et *Platanthera bifolia*.

6 juin 2010. Nous entamons la seconde journée de notre excursion plus au sud, sur le plateau de Langres, à Aprey. Nous nous rendons dans la partie 'sous Formont' du Bois de Baissey (Aprey), pour visiter le marais de Rosières, un bas-marais sur substrat marno-calcaire, avec une zone à *Schoenus nigricans*. Il est entouré par un *Brachypodium* et est en grande partie enclavé dans la forêt. C'est la seule localité connue pour *Herminium monorchis* en Haute-Marne (par exemple DUSAK & PRAT 2010). La Section Orchidées d'Europe l'avait visité le 10 juin 1984, mais il apparaît erronément sous le nom de "Marais du Val Clavin à Aprey" dans le compte rendu de cette excursion (COULON 1985: 11). Nous voyons effectivement aujourd'hui une dizaine d'*Herminium monorchis* en boutons ou en tout début de floraison dans les parties les moins exondées du marais, où ils sont très difficiles à repérer du fait de leur très petite taille et de leur teinte générale vert jaunâtre. Nous observons aussi quelques rosettes foliaires d'*Epipactis palustris* et d'autres, en lisière de pinède, de *E. atrorubens*. Nous comptons également une trentaine de *Neottia ovata* en boutons ou en début de floraison, une quarantaine de *Platanthera bifolia* en début de floraison, une dizaine de *Dactylorhiza fuchsii*, 5 *D. "wirtgenii"* (= *D. devillersiorum*, cf. DELFORGE 2011 dans le présent bulletin) et un hybride entre ces deux espèces, tous en début de floraison. Nous notons encore 3 *Orchis militaris* en fin de floraison et une vingtaine d'*Ophrys insectifera* en fleurs.

Une partie du groupe visite ensuite une pelouse calcicole enclavée dans des champs de céréales situés à quelques centaines de mètres à l'est du marais de Rosières, tandis que les autres participants se rendent directement à Chameroy, au Marais des Marats, deuxième site qu'il est prévu de visiter ce dimanche. De violents orages éclatent à la mi-journée, ce qui nous empêche de nous retrouver à Chameroy et nous oblige malheureusement à clôturer cette excursion bien plus tôt que prévu.

7 août 2010. Excursion dans le Baden-Württemberg, à la recherche d'*Epipogium aphyllum*, guidée par J. MAST DE MAEGHT et M.-A. GARNIER, avec l'aide de W. VAN LOOKEN, Président du Studiegroep Europese en Mediterrane Orchideeën (SEMO Vlaanderen). Nous nous rendons d'abord dans le Hüfingewald, au sud de Hüfingen et Braunlingen. C'est la localité d'*Epipogium aphyllum* la plus proche de la Belgique. Nous avions déjà parcouru cette forêt il y a exactement 28 ans, le 7 août 1982 (COULON 1983). Cependant, la partie de la forêt que nous avions visitée alors, au sud de la route qui la traverse, a été détruite par une tornade en 1999 et le chablis qui

en est résulté n'a pas été favorable au maintien des orchidées. C'est aujourd'hui dans la partie occidentale de la forêt située au nord de la route que nous trouvons deux populations de *E. aphyllum*. Nous dénombrons environ 200 tiges fleuries et beaucoup d'autres en boutons ou déjà fanées. Nous voyons également une quarantaine de *Cypripedium calceolus* défleuris dont certains fructifient, ainsi que *Dactylorhiza fuchsii* et *Cephalanthera damasonium* également en fruits. Un individu unique d'*Epipactis*, très petit, n'a pas pu être identifié.

b. W. VAN LOOKEN nous conduit ensuite à Munchingen, petit village situé à une vingtaine de km au sud-ouest de Hüfingen. Dans une grande pessière proche du parc de recyclage du village, il a trouvé par hasard une importante population d'*Epipactis purpurata*. Nous ne parcourons qu'une partie de cette vaste forêt où nous observons une centaine de hampes de *E. purpurata* en boutons, en début de floraison ou en pleine floraison. Nous ne trouverons aucune autre orchidée ici.



Dans le domaine des publications, nous avons vu, à l'automne 2009, la parution du vingt-deuxième numéro Spécial Orchidées, commémorant le trentième anniversaire de notre association, un volume de 332 pages comportant 9 articles et 120 illustrations en couleurs, contributions de 9 auteurs différents, belges et grec.

Remerciements

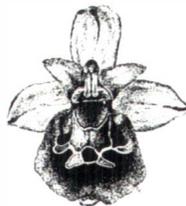
Nous adressons nos meilleurs remerciements à Philippe BURNEL (Rouen, France) et à Walter VAN LOOKEN (Hove, Belgique), pour l'aide précieuse apportée sur le terrain, respectivement lors des excursions du 23 mai 2010 en Haute-Normandie et du 7 août 2010 dans le Baden-Württemberg. Notre gratitude va également à Pierre DEVILLERS (Bruxelles, Belgique) et à Daniel TYTECA (Ave-et-Auffe, Belgique) qui nous ont aimablement communiqué des renseignements nous permettant de compléter ce bilan.

Bibliographie

- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BLONDEAU, P. 1980.- Une nouvelle Réserve Ardenne et Gaume - Le «Tienne Breumont» à Nismes. *Parcs Nationaux* 35: 4-12.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 2011.- The Flower of the European Orchid. Form and Function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (the Netherlands).
- CORDIER, S. 1987.- Une nouvelle station de *Gymnadenia odoratissima* à Dourbes (province de Namur, Belgique). *Natura Mosana* 40: 95-96.
- COULON, F. 1980.- Section Orchidées d'Europe. Bilan d'une saison d'activités. *Natural. belges* 61: 87-98.

- COULON, F. 1983.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1981-1982. *Natural. belges* 64: 89-92.
- COULON, F. 1986.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1984-1985. *Natural. belges* 67 (Orchid. 1): 131-138.
- COULON, F. 1988A.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1985-1986. *Natural. belges* 69: 21-32.
- COULON, F. 1988B.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1986-1987. *Natural. belges* 69 (Orchid. 2): 55-64.
- COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* 70 (Orchid. 3): 65-72.
- COULON, F. 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1989-1990. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 65-70.
- 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.
- COULON, F., DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, M. 1998.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1996-1997. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 65-80.
- DELFORGE, P. (coll. F. COULON, P. DEVILLERS, J. DUVIGNEAUD & É. WALRAVENS) 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. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e 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. 2009.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. 2010.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2008-2009. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 1-14.
- DELFORGE, P. 2011.- Le *Dactylorhiza* de Haute-Marne (52, France): *Dactylorhiza devillersiorum* sp. nova. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 71-86.
- DELFORGE, P. & MAST DE MAEGHT, J. 2004.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2002-2003. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 1-26.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2008.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2006-2007. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 1-15.
- 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. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DETHIUX, M.-H. 1963.- Aspects botaniques des réserves de Nismes-Olloy. *Parcs nation.* 18: 10-15.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOC, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2010.- Orchids of Lesbos: Distributional and Biogeographical Notes. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 206-245.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DUCHATEAU, P. & TYTECA, D. 2009.- Présence d'*Ophrys xdevenensis* RCHB. f. à Nismes (Belgique, province de Namur). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 36-38.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénopé, Éditions Biotopé, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- DUVIGNEAUD, J. 1981.- Une nouvelle réserve d'Ardenne et Gaume: le Tienne Breumont à Nismes (province de Namur, Belgique). *Natura Mosana* 34: 57-79.
- DUVIGNEAUD, J. 1983.- *Gymnadenia odoratissima* dans le parc naturel régional de Viroin-Hermeton (prov. Namur, Belgique). *Dumortiera* 27: 38-40.
- DUVIGNEAUD, J. & SAINTENOY-SIMON, J. 1989.- Cartographie I.F.B.L. de *Gymnadenia odoratissima*, (L.) L.C.M. RICHARD en Belgique et dans le département des Ardennes. *Natural. belges* 70 (Orchid. 3): 96-98.

- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 2001.- Der ostmediterrane und anatolische *Ophrys holoserica*-komplex – “Splitter” contra “Lumper”. *J. Eur. Orch.* 33: 941-1024.
- HERTEL, S. & PRESSER, H. 2010.- Neue Erkenntnisse zu den Orchideen in Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(1): 146-202.
- KOLBE, J.J., GLOR, R.E., RODRIGUEZ SCHETTINO, L., CHAMIZO LARA, A., LARSON, A. & LOSOS, J.B. 2004.- Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431: 177-181.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2004.- Orchids Crete & Dodecanese. The orchid flora of the islands of Crete, Kasos, Karpathos and Rhodes: 240p. Mediterranean Editions, Rethymno (Crete, Greece).
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Ikonographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreutz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- LAMBINON, J., DUVIGNEAUD, J., DELVOSALLE, L. (et coll.) 2004.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 5^{ème} éd.: cxxx+1167p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LOSOS, J.B., WARHEIT, K.I. & SCHOENER, T.W. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387: 70-73.
- LOSOS, J.B., JACKMAN, T.R., LARSON, A., DE QUEIROZ, K. & RODRIGUEZ-SCHETTINO, L. 1998. Historical contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115-2118.
- PARENT, G.H. 1985.- L'intérêt du site de la Ramonette, à Velosnes (départ. Meuse, France). *Limneana Belg.* 10: 2-18.
- PAULUS, H.F. 2001.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephonae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiigiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestrifera*-Gruppe (*Orchidaceae* und *Insecta*, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 38-86.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992.- Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeergebiet (*Orchidaceae*, *Hymenoptera*, Apoidea). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 43 [“1990”]: 80-118; Farbtafel 2.
- PETIT, J. & DUVIGNEAUD, J. 1984.- Une nouvelle localité de l'orchidée *Limodorum abortivum* dans le parc naturel Viroin-Hermeton (province de Namur, Belgique). *Natura Mosana* 37: 77-84.
- DE QUEIROZ, K. 2005A.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 56: 196-215.
- DE QUEIROZ, K. 2005B.- Different species problems and their resolution. *BioEssays* 27: 1263-1269.
- TYTECA, D. 2008.- Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme: 216p. Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Série «Faune-Flore-Habitats» n°3, Gembloux.
- TYTECA, D. 2009.- Nouvelles de nos Orchidées – Compte rendu d'observations peu banales d'orchidées en Lesse et Lomme, 2007-2009. *Les Barbouillons* n°250 : 20-28.
- 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.



Le *Dactylorhiza* d'Occitanie: statut et nomenclature

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *The Dactylorhiza of Occitania: status and nomenclature.* The *Dactylorhiza* of Occitania was described in 1995 from the department of Hérault (Southern France) as *Dactylorhiza occitanica*. As it seems better to consider it as a variety of *D. elata*, *D. elata* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) SOO 1962, based on *Orchis ambigua* MARTIN-DONOS 1864, described from department of Tarn, bordering Hérault, was used to name it. Unfortunately *Orchis ambigua* MARTIN-DONOS 1864 is a nom. illegit., non *Orchis ambigua* DEGLAND ex LE GALL 1852, and so *D. elata* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) SOO is illegitimate too. No possibility seems available to use the epithet *ambigua* at the varietal rank in accordance with article 58.1 of the International Code of Botanical Nomenclature. Furthermore, *Orchis ambigua* MARTIN-DONOS nom. illegit. does not fit exactly the *Dactylorhiza* of Occitania. As a result, the combination *D. elata* var. *occitanica* is made.

Key-Words: Orchidaceae, *Dactylorhiza praetermissa* species group, *Dactylorhiza elata*, *Orchis ambigua*, *Dactylorhiza elata* var. *ambigua*, *Dactylorhiza occitanica*, *Dactylorhiza elata* var. *occitanica* comb. nov. Flora of France; nomenclature.

Dactylorhiza elata

Dactylorhiza elata est l'espèce la plus méridionale du groupe de *D. praetermissa*. Décrit d'Algérie (POIRET 1786), il possède une aire de distribution vaste, puisqu'il est présent du Maghreb à la France, au nord, jusque dans la Sarthe (TILLY et al. 1997; BOURNÉRIAS & PRAT 2005; DUSAK & PRAT 2010), avec de nombreuses stations dans la péninsule ibérique. À cause, notamment, de cette présence sur une aire vaste dans des milieux humides assez variés, *D. elata* est particulièrement polymorphe. De nombreux taxons paraissant devoir lui être rapportés ont été décrits, soit au rang d'espèce, par exemple *Orchis vestita* (LAGASCA & RODRIGUEZ 1803), *O. sesquipedalis* (WILLDENOW 1805), *O. lusitanica* (STEUDEL 1841) *O. durandii* et *O. munbyana* (BOISSIER & REUTER 1852), *O. ambigua* (MARTIN-DONOS 1864), soit à des rangs infraspécifiques, par exemple *O. incarnata* var. *algerica* (DESFONTAINES 1799), *O. latifolia* var. *labrovaria* (BROTERO 1827), *O. orientalis* subsp. *africana* (KLINGE 1898), *O. latifolia* var. *corsica* (REVERCHON in E.G. CAMUS 1892), *O. incarnata* var. *ambigua* (GUIMARÃES 1887), *O. sesquipedalis* var. *algerica* (BRIQUET 1910), *O. sesquipedalis* var. *iberica* (STEPHENSON 1928),

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

Dactylorhiza elata subsp. *brennensis* (NELSON 1976). Tous ces taxons ont été ensuite combinés à des rangs divers, spécifique comme infraspécifiques.

Un certain consensus s'est cependant progressivement instauré pour considérer que ces taxons faisaient tous partie de l'espèce polymorphe *Dactylorhiza elata* (par exemple SOO 1960, 1962; NELSON 1976; LANDWEHR 1977, 1982; BUTTLER 1986, 1991; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; GALÁN CELA & GAMARRA 2002; KREUTZ 2004; SANCHEZ PEDRAJA 2005; BAUMANN et al. 2006). Une délimitation nette des taxons constituant *D. elata* semble difficile, voire impossible, dès que la grande variation, intrapopulationnelle ⁽¹⁾ comme interpopulationnelle, de cet ensemble est observée sur le terrain et prise en compte (par exemple NELSON 1976; BUTTLER 1986, 1991). Beaucoup de spécialistes inclinent à penser que les taxons infraspécifiques qui constituent *D. elata* doivent être traités, au mieux, comme des variétés (par exemple LANDWEHR 1982: 204). Les var. *munbyana* (BOISSIER & REUTER) SOO, *durandii* (BOISSIER & REUTER) LANDWEHR et *sesquipetalis* (WILLDENOW) LANDWEHR rassemblent des plantes robustes, de taille élevée, munies de grandes feuilles (*munbyana*), d'une inflorescence dense (*sesquipetalis*) ou lâche (*durandii*), tandis que les var. *brennensis* (NELSON) P. DELFORGE et *iberica* STEPHENSON regroupent les plantes de taille réduite, voire parfois grêles. Ces deux dernières variétés sont quelquefois identifiées en France, erronément, à *D. traunsteineri* ou intégrées dans le groupe de *D. traunsteineri*.

L'élévation au rang d'espèce de *D. elata* subsp. *brennensis* (TYTECA & GATHOYE 1988), puis la description de *D. occitanica* (GENIEZ et al. 1995) ont à nouveau fragmenté la fragile unité taxonomique de *D. elata*.

Dactylorhiza occitanica

Dactylorhiza occitanica GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA est décrit de l'Hérault (GENIEZ et al. 1995). Il s'agit d'un taxon voisin de *D. elata*, lequel est aussi présent en Hérault (voir, par exemple, les cartes de répartition in DUSAK & PRAT 2010: 128-131). Selon ses descripteurs, *D. occitanica* s'en distinguerait par des dimensions plus petites pour la plupart des parties végétatives et florales, des feuilles allongées, non maculées, s'écartant plus de la tige, ainsi que par des fleurs plus foncées, aux sépales nettement plus larges que les pétales et au labelle plus large que long. Les individus les plus robustes ne dépasseraient pas 50 cm de hauteur. Sa répartition se limiterait aux départements de l'Hérault, du Gard et des Bouches-du-Rhône, avec une remontée vers le nord en Ardèche.

Cependant, les tableaux synoptiques faisant la diagnose avec les espèces affines, publiés lors de la description (GENIEZ et al. 1995: 21) et à l'occasion

⁽¹⁾ J'ai essayé d'illustrer la grande diversité de port et de taille de *Dactylorhiza elata* var. *elata* dans les éditions successives des 'Guides' par une photographie prise dans le centre de l'Espagne. On peut y voir un groupe de plantes élancées, hautes de 65-70 cm, côtoyer une touffe de plantes aux fleurs roses pâles, hautes de 25-38 cm (DELFORGE 1994 & 1995A, B: 169A; 2001 & 2002: 202A; 2005 & 2006: 218A; 2007: 113A).

d'analyses statistiques ultérieures (TYTECA & GATHOYE 2000A, 2000B), ainsi que des fiches descriptives (SOUCHE 2004: 99; BOURNÉRIAS & PRAT 2005: 222-223; DUSAK et al. 2009: 210) et une clé (BOURNÉRIAS & PRAT 2005: 207-208) montrent que *D. occitanica* est très difficile à délimiter par rapport à *D. elata* et à *D. praetermissa*, espèces avec lesquelles il avait auparavant été identifié, notamment par BRAUN-BLANQUET (1952, 1961) et par MOLINIER (1981). L'iconographie publiée pour *D. occitanica* corrobore ce constat.

Des analyses statistiques permettent parfois de produire des phénogrammes où les divers échantillons de *Dactylorhiza occitanica* se regroupent (TYTECA & GATHOYE 2000B), mais cette configuration dépend des algorithmes utilisés, de la validité des caractères retenus (voir, par exemple, VANHECKE 1990) ainsi que, plus fondamentalement encore, 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 plusieurs taxons à analyser fleurissent ensemble sur un site et qu'il faut procéder à leur détermination préalable avant de les échantillonner, ne fut-ce que pour éviter que des individus hybridés ne viennent brouiller les résultats (BATEMAN & DENHOLM 1989; TYTECA & GATHOYE 1990; obs. pers.).

Ces difficultés sont fréquentes dans le groupe de *Dactylorhiza praetermissa* et inhérentes à l'origine hybride assez récente des espèces qui le composent. En effet, il est démontré aujourd'hui que la plupart des espèces occidentales de ce groupe sont des allotétraploïdes issus d'événements de spéciation récurrents mais distincts, hybridations dans lesquelles sont intervenus chaque fois, comme parents, *D. incarnata* et *D. fuchsii* (e.g. HESLOP-HARRISON 1953; HEDRÉN 1996A, B, 2001, 2002, 2003; BATEMAN et al. 2003; PEDERSEN 2004). Résultant d'hybridations similaires, ces espèces ont souvent une morphologie globale similaire aussi. De plus, des essais hybrides et des micropopulations clonales de formule *D. incarnata* [ou *D. majalis*] × *D. maculata* s.l. peuvent évidemment leur ressembler, ce qui induit inévitablement des déterminations erronées, comme l'ont relevé notamment CHARPIN et JORDAN (1990), TYTECA et al. (1991), DIEMER (1992), TYTECA (1993), ANDRÉ et al. (1998), ROBERDEAU et al. (1998), TYTECA et GATHOYE (2000A), VOLLMAR et WENKER (2001) ou encore PIKNER et DELFORGE (2005).

Depuis 1972, j'ai eu l'occasion, à de nombreuses reprises, d'observer sur le terrain et de documenter *Dactylorhiza elata*, en Algérie, en Espagne et en France, ainsi que des populations hybridogènes de *Dactylorhiza* pouvant évoquer superficiellement *D. elata* ou *D. praetermissa*. Les matériaux provenant de ces observations ainsi que l'iconographie disponible dans la littérature semblaient indiquer que des individus ou des populations, entrant dans la variation de *D. occitanica*, tel que délimité par ses descripteurs, fleurissaient également dans le Tarn, l'Aveyron, le Vaucluse ou les Charentes, ainsi qu'en Espagne (Pl. 1, p. 18). Guidé par les parents d'un des descripteurs, Th. PAIN, j'ai eu l'occasion de parcourir les plus belles populations ardéchoises et gardoises de *D. occitanica* à la mi-mai 1999 pour constater la présence, dans la plupart des cas, d'individus indiscernables de *D. elata* par le

port, la taille élevée, allant jusqu'à 70 cm de hauteur, la morphologie florale ou les caractères foliaires. Par exemple, plusieurs individus robustes munis de feuilles dressées et maculées, ont été notés dans ces populations, sans que les signes d'une hybridation avec *D. maculata* s.l., pas toujours présent d'ailleurs, n'apparaissent dans la morphologie florale ou la structure foliaire de ces individus. C'est pourtant de telles hybridations qui auraient pu expliquer la présence de ces macules sur les feuilles d'individus proches de *D. occitanica* selon GENIEZ et al. (1995: 23). Un passage sur le locus *typicus* de *D. occitanica* a permis de faire des constatations assez similaires.

Ces observations ont été renouvelées en 2001, 2002 et 2003 avec les mêmes résultats. De plus, au cours de ces prospections, des individus ou de petites populations présentant tout ou partie des caractères attribués à *Dactylorhiza occitanica* ont également été trouvés parfois loin de l'aire reconnue alors pour cette espèce, par exemple dans l'Aveyron et les Alpes-Maritimes. Au cours d'une conversation en 2005 avec l'un des descripteurs, F. MELKI, il apparut clairement, avec 10 ans de recul, que des individus ou de petites populations attribuées à *D. occitanica* depuis sa description appartenaient en fait à des essais hybrides non stabilisés dans lesquels *D. elata* pouvait même ne pas être intervenu. Ce constat transparait également dans les travaux de TYTECA et GATHOYE (2000A). Selon F. MELKI, l'aire de distribution réelle de *D. occitanica* serait donc vraisemblablement plus réduite que celle qui est publiée, par exemple par JACQUET et SCAPPATICCI (2003), données reprises par BOURNÉRIAS et PRAT (2005), répartition encore amplifiée pourtant dans le récent Atlas des Orchidées de France (DUSAK & PRAT 2010). *D. occitanica* pose apparemment donc les mêmes problèmes de délimitation et de détermination que les variétés de *D. elata*, tels qu'ils avaient été bien résumés par LANDWEHR (1982: 204) et, plus généralement, par HEDRÉN (2002).

Toutes ces constatations m'ont amené à considérer le *Dactylorhiza* d'Occitanie comme un taxon probablement en train de se différencier en périphérie de la vaste aire de *D. elata*. Il constitue une variété au sens que j'ai précisé (DELFORGE 2010: 22-23, 2012: 17) c'est-à-dire un ensemble de populations historiquement isolé mais faisant encore partie de l'évolution génétique d'une espèce. C'est un taxon qui pourrait devenir une espèce à la suite d'un processus dont la réussite n'est pas garantie. Il se distingue par une combinaison de caractères morphologiques, écologiques, génétiques et/ou phénologiques qui n'est pas stabilisée et ce, souvent, sur une aire de répartition particulière, disjointe ou non. Ce taxon semble donc posséder, sur cette aire, ses propres tendances évolutives naissantes et, partant, un avenir qui pourrait lui être propre. Pour rendre compte de cette situation transitoire, SUNDERMANN (1980) utilisait la "praespecies". Mais *praespecies* est une subdivision de l'espèce qui n'est pas reconnue par le Code International de Nomenclature Botanique (ICBN). Dans ses monographies, SUNDERMANN a alors employé la sous-espèce accompagnée d'une astérisque («*subsp.») pour indiquer une *praespecies*. Pour ma part, j'utilise le rang de variété dans ce sens. En conséquence, j'ai présenté le *Dactylorhiza* d'Occitanie comme variété sous le nom de *Dactylorhiza elata* var. *ambigua* dans les éditions suc-

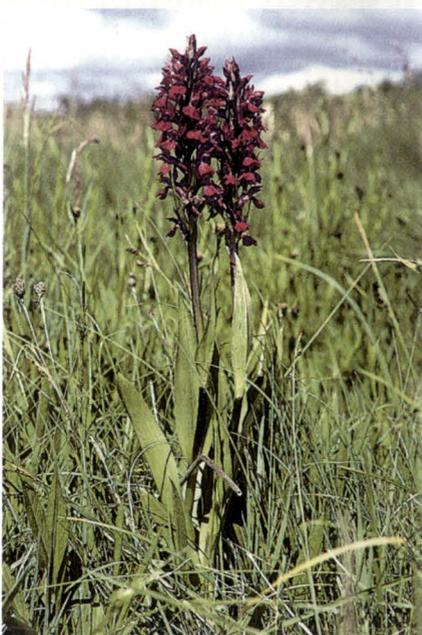
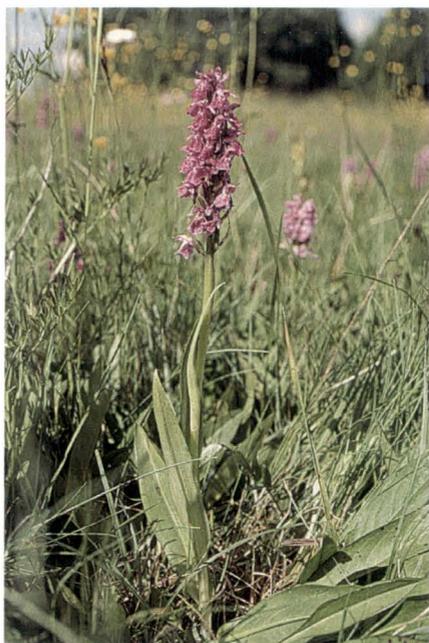


Planche 1. *Dactylorhiza elata* var. *elata* et var. *occitanica*.

À gauche. *Dactylorhiza elata* var. *occitanica*. France, Ardèche, 15.V.1999. À droite, en haut: *Dactylorhiza elata* var. *occitanica* accompagné d'un individu robuste, indiscernable de la var. *elata*. France, Hérault, 17.V.1999. À droite, en bas: 2 individus représentatifs d'une population espagnole de *Dactylorhiza elata* var. *elata*, dont tous les exemplaires étaient indiscernables de la var. *occitanica*. Espagne, Castilla-León, Burgos, 12.VI.1994. (Photos P. DELFORGE)

cessives du 'Guide des Orchidées d'Europe..' (DELFORGE 2001, 2002, 2005, 2006) et dans celle du 'Guide des Orchidées de France..' (DELFORGE 2007).

Dactylorhiza elata var. *ambigua* (MARTIN-DONOS 1864) SOÓ 1962

Le choix d'une épithète au rang variétal pour le *Dactylorhiza* d'Occitanie dans le respect des règles de l'ICBN (MACNEILL et al. 2006) n'est pas évident. La présence de nombreuses épithètes à des rangs divers au sein de l'espèce *Dactylorhiza elata* et de ses synonymes complique le repérage de l'épithète prioritaire au rang variétal qui pourrait lui être appliquée. *D. elata* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) SOÓ 1962 paraissait un bon choix dans la mesure où le basionyme, *Orchis ambigua* MARTIN-DONOS 1864, est décrit du Tarn, département voisin de l'Hérault, qu'il est certainement un taxon proche de *D. elata* et qu'il est unanimement placé dans la synonymie de celui-ci ou dans celle d'*Orchis [elata subsp.] sesquipedalis* (par exemple ROUY 1912; SCHLECHTER 1927; STEPHENSON 1928; CAMUS & CAMUS 1928-1929; JEANJEAN 1937; SOÓ 1960, 1962; ALLEIZETTE 1966; NELSON 1976; AVERYANOV 1990). La priorité au rang variétal de l'épithète *ambigua* MARTIN-DONOS paraît remonter à 1912 avec la combinaison de ROUY (1912: 152), généralement citée comme *Orchis [elata subsp.] sesquipedalis* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) ROUY (par exemple KELLER & SOÓ 1931; SOÓ 1960; KREUTZ 2004).

Il convient de préciser ici qu'*Orchis incarnata* var. *ambigua* J.A. GUIMARÃES 1887 n'est pas un synonyme homotypique d'*Orchis ambigua* MARTIN-DONOS 1864 [contra KREUTZ 2004: 35 qui écrit erronément «*Orchis incarnata* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) J.A. GUIMARÃES 1887]. En effet, GUIMARÃES (1887) décrit de Vallardès (Beira littoral, Portugal) un taxon, très grêle et pauciflore, différent de l'espèce décrite par MARTIN-DONOS, mais qui appartient certainement aussi à *D. elata*. Lorsque STEPHENSON (1928) a voulu transférer la var. *ambigua* J.A. GUIMARÃES dans *Orchis sesquipedalis*, il en a été empêché par la présence de l'homonyme antérieur *Orchis [elata subsp.] sesquipedalis* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) ROUY 1912. STEPHENSON (1928: 492) a donc redécrit le taxon de GUIMARÃES sous le nom d'*Orchis sesquipedalis* subsp. *sesquipedalis* var. *iberica* STEPHENSON tout en effectuant la combinaison *O. sesquipedalis* subsp. *sesquipedalis* var. *ambigua* (MARTIN-DONOS) STEPHENSON pour le taxon du Tarn.

L'épithète *ambigua* MARTIN-DONOS a également été utilisée, cette fois au rang subsppécifique, par SOÓ (1927) et par KREUTZ (2004), dans ce dernier cas pour nommer le *Dactylorhiza* d'Occitanie [= *D. elata* subsp. *ambigua* (MARTIN-DONOS) KREUTZ, synonyme: *D. occitanica* GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA]. *D. elata* subsp. *ambigua* (MARTIN-DONOS) KREUTZ est également considéré comme un synonyme de *D. occitanica* dans le récent Atlas des Orchidées de France (DUSAK & PRAT 2010: 128).

Si *Dactylorhiza elata* subsp. *ambigua* est un synonyme de *D. occitanica*, l'épithète prioritaire au rang spécifique devrait alors être *ambigua* MARTIN-DONOS 1864, qui a une priorité de 131 ans sur *occitanica* GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA 1995. C'est donc sous le nom de *Dactylorhiza ambigua* que le *Dactylorhiza*

d'Occitanie aurait dû être présenté dans l'Atlas, avec pour synonymes notamment *Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS 1864, *Dactylorhiza elata* subsp. *ambigua* (MARTRIN-DONOS) KRELTZ 2004, *D. elata* var. *ambigua* (MARTRIN-DONOS) SOO 1962 et *D. occitanica* GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA 1995. Mais il existe un *Dactylorhiza* \times *ambigua* (KERNER) SUNDERMANN, censé nommer l'hybride *D. incarnata* \times *D. maculata* (SUNDERMANN 1980: 257). Cette combinaison est doublement invalide, d'une part parce que SUNDERMANN n'a ni cité ni localisé précisément le basionyme, d'autre part parce que le basionyme est illégitime. *Orchis* \times *ambigua* KERNER 1865 est en effet un homonyme postérieur d'*Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS 1864. L'existence du nom illégitime *Dactylorhiza* \times *ambigua* (KERNER) SUNDERMANN empêche le transfert de l'épithète *ambigua* MARTRIN-DONOS au rang spécifique dans le genre *Dactylorhiza* en vertu de l'article 53.1, note 1 de l'ICBN²⁰⁰⁶, qui stipule: «A later homonym is unavailable for use even if the earlier homonym is illegitimate [...]» (MACNEILL et al. 2006).

Orchis ambigua MARTRIN-DONOS 1864, nomen illegitimum

Dans sa "Florule du Tarn...", V. DE MARTRIN-DONOS (1864: 705) décrit *Orchis ambigua* comme une plante robuste, pouvant avoir jusqu'à 80 cm de hauteur, avec des feuilles larges, allongées, non maculées, non cucullées au sommet, et une inflorescence également allongée, assez lâche, composée de nombreuses fleurs de couleur chair, munies d'un labelle à lobes peu marqués, à bords réfléchis et d'un éperon conique égalant l'ovaire. Selon SCHLECHTER (1927: 181), qui effectue la combinaison *Orchis elata* [subsp. *elata*] var. *ambigua* (MARTRIN-DONOS) SCHLECHTER, le labelle d'*Orchis ambigua* est plus large que long (9-10 \times 12-13 mm). Certains de ces caractères conviennent bien au *Dactylorhiza* d'Occitanie, d'autres non. Par ailleurs, la description que fait ALLEIZETTE (1966: 349) de la «var. *ambiguus* (MART.-DON.) RY.» s'écarte encore plus du *Dactylorhiza* d'Occitanie: «Plantes généralement fortes, c/80-100 cm de haut, parfois plus [...]. Feuilles larges, l'inférieure subovale, courte, étalée, les supérieures allongées, jusqu'à 15-18 cm de long sur 3-3,5 cm de large en moyenne. Épi cylindrique, long, jusqu'à 25 cm, à fleurs plus espacées que dans le type [...]».

De surcroît, un problème nomenclatural vient compromettre l'usage de l'épithète due à MARTRIN-DONOS. *Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS 1864 est en effet un homonyme postérieur d'*Orchis ambigua* DEGLAND ex LE GALL 1852, décrit du Morbihan (LE GALL DE KERLINOU 1852: 585); ce dernier taxon semble un synonyme de *Paludorchis laxiflora* (KRETZSCHMAR et al. 2007, sub nom. *Anacamptis laxiflora*). *Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS 1864 est donc lui aussi un nom illégitime, parce que homonyme postérieur, ce qui avait échappé à la plupart des botanistes cités ici, mais pas à KERGUÉLEN (1990).

L'article 58.1 de l'ICBN²⁰⁰⁶ pourrait être invoqué pour pouvoir utiliser encore l'épithète *ambigua* MARTRIN-DONOS. Il énonce que: «The epithet in an illegitimate name if available may be used in a different combination, at the same or a different rank, if no other epithet is available from a name that has priority at that rank. The resulting name is then treated as new, either as a nomen novum with the same type as the illegitimate name [...] or as the name of a new taxon with a

different type. Its priority does not date back to the publication of the illegitimate name.» (MACNEILL et al. 2006). La combinaison de ROUY (1912: 152) pourrait donc être considérée comme un nom nouveau au rang variétal, ce qui paraîtrait rendre la combinaison de SOO (1962: 7) légitime, pour autant qu'elle soit citée *Dactylorhiza elata* var. *ambigua* (ROUY) SOO.

Malencontreusement, la combinaison de ROUY (1912: 152) est également illégitime, ce qui ne permet pas son emploi comme nom nouveau. En effet, alors que ROUY utilise le rang correct de sous-espèce dans sa Flore, il combine au rang variétal l'épithète spécifique "*ambiguus*" MARTRIN-DONOS dans *Orchis latifolius* L. race *sesquipedalis* WILLDENOW. "Race" n'étant pas une subdivision de l'espèce reconnue par l'ICBN, la combinaison de ROUY est invalide, de sorte que *D. elata* var. *ambigua* (ROUY) SOO est illégitime et ne peut donc être utilisé. De plus, bien qu'illégitime, *D. elata* var. *ambigua* (MARTRIN-DONOS vel ROUY) SOO empêche l'usage de *D. elata* var. *ambigua* (voir, plus haut, l'article 53.1, note 1 de l'ICBN) dont l'épithète variétale serait cette fois validée à partir d'une combinaison ultérieure, celle de SCHLECHTER (1927) par exemple, traitée comme nom nouveau. Si l'on considère, de surcroît, qu'*Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS ne correspond vraisemblablement pas bien au *Dactylorhiza* d'Occitanie dans l'acception étroite qu'il faut probablement lui donner, l'usage de l'épithète de MARTRIN-DONOS n'est peut-être pas plus adéquat sur le plan taxonomique qu'il ne l'est sur le plan nomenclatural.

Dactylorhiza elata var. *occitanica*

Pour ceux, dont je suis, qui estiment que le *Dactylorhiza* d'Occitanie doit être traité comme une variété de *D. elata*, ce qui précède montre clairement que le nom de cette variété ne peut être basé ni sur *Orchis ambigua* MARTRIN-DONOS 1864 nom. illegit., non *Orchis ambigua* DEGLAND ex LE GALL 1852, ni sur un nom nouveau accepté dans une combinaison faite à partir de l'épithète *ambigua* MARTRIN-DONOS comme l'autorise l'article 58.1 de l'ICBN₂₀₀₆. C'est donc à partir de *D. occitanica* GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA qu'une combinaison nomenclaturale correcte au rang variétal doit être effectuée si l'on ne souhaite pas faire une description nouvelle du *Dactylorhiza* d'Occitanie au rang de variété à partir d'un nouvel holotype. D'où la combinaison:

***Dactylorhiza elata* (POIRET) SOO var. *occitanica* (GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA) P. DELFORGE comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Dactylorhiza occitanica* GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA, *L'Orchidophile* 26 (n°115): 25 (1995).

Synonymes hétérotypiques: *Dactylorhiza elata* var. *ambigua* (MARTRIN-DONOS sensu P. DELFORGE) SOO comb. inval. (basion. illegit.).

Dactylorhiza elata subsp. *ambigua* (MARTRIN-DONOS sensu P. DELFORGE) KREUTZ comb. inval. (basion. illegit.).

Remerciements

Les parents de Th. PAIN m'ont guidé avec beaucoup de compétence et de gentillesse sur de nombreux sites ardèchois et gardois de *Dactylorhiza elata*

var. *occitanica* en mai 1999, me permettant de mieux appréhender les particularités de cette belle orchidée. F. MELKI m'a fait partager ses réflexions stimulantes sur le *Dactylorhiza* d'Occitanie et sur bien d'autres sujets lors d'un séjour dans l'île de Rhodes (Grèce) en 2005. À tous trois je voudrais exprimer ici ma profonde reconnaissance.

Bibliographie

- D'ALLEIZETTE, Ch. 1966.- Étude sur la variation des Orchidées du groupe *Dactylorhiza* des prairies du Sud-Ouest de la France. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 344-350.
- ANDRÉ, M., MOINGEON, S. & MOINGEON, J.-M. 1998.- Un *Dactylorhiza* problématique dans un marais du Doubs. *L'Orchidophile* 29: 35-37.
- AVERYANOV, L.V. 1990.- A review of the Genus *Dactylorhiza*: 159-206 in ARDITTI, J. [ed.], *Orchid Biology, Reviews and Perspectives*. V. Timber Press, Portland, Oregon.
- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1989.- On mesuring marsh-orchids. Morphometric procedure, taxonomic objectivity and marsh-orchid systematics. *Watsonia* 17: 449-455
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BOISSIER, E. & REUTER, G.F. 1852.- *Pugillus plantarum novarum Africæ borealis Hispaniniæque australis*: 134p. F. Ramboz & Co., Genève.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BRAUN-BLANQUET, J. (coll. ROUSSINE, N. & NÈGRE, R.), 1952.- Les Groupements Végétaux de la France Méditerranéenne: 298p + xvi pl. h.-t. C.N.R.S. (Service Carte des Groupements Végétaux) et Direction Carte des Groupements Végétaux Afr. Du Nord, Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1961.- Contribution à la flore de Montpellier. *Communications S.I.G.M.A.* n° 155.
- BRIQUET, J. 1910.- Prodrôme de la flore corse comprenant les résultats botaniques de six voyages exécutés en Corse sous les auspices de M. Émile Burnat. vol. 1: lvi+656p. Lyon Georg & Cie, Genève & Basel.
- BROTERO DE AVELLAR, F. 1827.- *Phytographia Lusitaniæ selector* [...]. edit. 2, vol. 2: 263p + 99 pl. [83-181]. Typ. Regia, Lisboa.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. 1892.- Monographie des Orchidées de France. *J. Bot.* 6: 147-160.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- CHARPIN, A. & JORDAN, D. 1990.- Catalogue floristique de la Haute-Savoie. *Mém. Soc. Bot. Genève* 2 (1): [7-] 8-182 + 1 carte s.n.
- 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. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e 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: 3^e 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. 2010.- Un nom pour la variété égéenne de l'Orchis papillon. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 15-25.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DESFONTAINES, R.L. 1799.- Flora Atlantica sive historia plantarum, quæ in Atlante, agro Tunetana et Algeriensi crescunt vol. 2: 161-458 + I-III. L.G. Desgranges, Paris.
- DIEMER, E. 1992.- Voyage d'étude de la S.F.O. en Haute-Savoie du 17 au 23 juillet 1990. *L'Orchidophile* 23: 21-27.
- 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.
- GALÁN CELA, P. & GAMARRA, R. 2002.- Check list of the Iberian and Balearic Orchids. 1. *Aceras* R. Br. - *Nigritella* RICH. *Anales Jard. Bot. Madrid* 59: 187-208.
- GENIEZ, P., MELKI, F., PAIN, T. & SOCA, R. 1995.- Une nouvelle Orchidée du sud de la France *Dactylorhiza occitanica*, sp. nov. *L'Orchidophile* 26: 18-27.
- GUIMARÃES, J. 1887.- Orchideographia portuguesa. *Bol. Soc. Brot.* 5: 17-82.
- HEDRÉN, M. 1996a.- The allotetraploid nature of *Dactylorhiza praetermissa* (DRUCE) SOÓ (*Orchidaceae*) confirmed. *Watsonia* 21: 113-118.
- HEDRÉN, M. 1996b.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*): evidence from 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.
- HESLOP-HARRISON, J. 1953.- Microsporogenesis in some triploid Dactylorchid hybrids. *Ann. Bot.* 17: 539-549.
- JACQUET, P. & SCAPPATICCI, G. 2003.- Une répartition des orchidées sauvages de France (3^e éd.) - Troisième mise à jour. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- JEANJEAN, A.-F. 1927.- Les dactylorhidiées de la Gironde et leurs hybrides. *Proc. Verb. Soc. Linn. Bordeaux* 89: 29-42.
- KELLER, G. & VON SOÓ, R. 1931.- Kritische Monographie, enthaltend die Beschreibung der Arten und Unterarten, Rassen, Varietäten, Formen und Bastarde, nebst Literaturangaben und biologischen Anmerkungen. in 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. Nachdruck 1972, Otto Koeltz, Königstein.
- KERGUÉLEN, M. 1993.- Index synonymique de la flore de France: xxviii+196p. Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- KLINGE, J. 1898.- Dactylorchidis, Orchidis subgeneris, monographiæ prodromus. *Acta Hort. Petropol.* 17 (1): 145-202.
- KRETZSCHMAR, H., ECCARIUS, W. & DIETRICH, H. 2007.- The Orchid Genera *Anacamptis*, *Orchis*, *Neotinea*. Phylogeny, Taxonomy, Morphology, Biology, Distribution, Ecology and Hybridation: 544p. EchinoMedia, Bürgel (Germany).
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen - Catalogue of European Orchids: 239p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- LAGASCA, M. & RODRIGUEZ, J. 1803.- De las plantas que el Ciudadano Augusto Brouso net colectó en las costas septentrionales de la Africa y en Canarias *Anales Ci. Nat.* 6 (16): 138-158.
- LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J. 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne.
- LE GALL DE KERLINO, N.J.M. 1852.- Flore du Morbihan: xxiv+839p. J.-M. Galles, Vannes.
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* 146. A.R.G. Gantner Verlag KG.

- DE MARTIN-DONOS, V. 1864.- Florule du Tarn ou énumération des plantes qui croissent spontanément dans le département du Tarn: xxiv+372p, 1 pl. h.-t. Armaing, Toulouse; J.B. Baillières et Fils, Paris.
- MOLINIER, R. 1981.- Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône. Ouvrage publié à titre posthume avec la participation de P. MARTIN: lvi+375p + 1 add. (Orchidaceae: 83-93). Impr. municipale, Marseille.
- NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zürich.
- PEDERSEN H.Æ. 2004.- *Dactylorhiza majalis* s.l. (Orchidaceae) in acid habitats: variation patterns, taxonomy, and evolution. *Nord. J. Bot.* 22: 641-658.
- PIKNER, T. & DELFORGE, P. 2005.- The Dactylorchid of Saaremaa (Estonia), *Dactylorhiza osilensis* sp. nova. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 65-80.
- POIRET, J.L.M. 1789.- Voyage en Barbarie ou lettres écrites de l'ancienne Numidie pendant les années 1785 & 1786, sur la religion, les costumes & les mœurs des Maures & des Arabes-Bédouins; avec un Essai sur l'Histoire Naturelle de ce pays. vol. I: xxiv+363p. J.B.F. Née de la Rochelle, Paris.
- ROBERDEAU, J.-C., TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1998.- Observations sur les *Dactylorhiza* du sud du Loir-et-Cher. *L'Orchidophile* 29: 225-230.
- 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
- SANCHEZ PEDRAJA, Ó. 2005.- *Dactylorhiza* NECK. ex NEVSKI: 94-111 in AEDO, C. & HERRERO, A. [eds].- Flora Iberica XXI. Smilacaceae-Orchidaceae: 366p. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- SCHLECHTER, R. 1927.- 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.
- VON SOÓ, R. 1927.- Orchideæ novæ europææ et mediterraneæ. *Fedde Repert.* 24: 25-37.
- VON SOÓ, R. 1960.- Synopsis generis *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) (Pars II. Conspectus Orchidearum Europæarum et Mediterranearum.). *Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol* 3: 335-357.
- VON SOÓ, R. 1962.- Nomina nova generis *Dactylorhiza* (Combinations novæ ab auctore in Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol 3 (1960) non jure pleno publicatæ): 11p. Ed. R. Soó, Budapest.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grande nature: 340p. Les créations du Pélican, Vilo, Paris.
- STEPHENSON, T. 1928.- Les Dactylorchidées en France et en Grande-Bretagne. *Bull. Soc. Bot. France* 75: 481-495.
- VON STEUDEL, E.G. 1841.- Nomenclator botanicus enumerans ordine alphabetico nomine atque synonyma [...]. 2. ed., 2: 810p. I.G. Cotta. edit., Stuttgart, Tübingen.
- TILLY, B., TILLY, J.-P. & TILLY, J.-J. 1997.- Cartographie des orchidées de la Sarthe: 64p. Conservatoire du patrimoine naturel sarthois, Le Mans.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1988.- Discussion du statut de *Dactylorhiza bremensis* et description de trois hybrides de cette espèce. *L'Orchidophile* 19: 55-61.
- TYTECA, D. 1993.- Le *Dactylorhiza* de Praubert. *L'Orchidophile* 24: 121-126.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1990.- Remarques méthodologiques sur l'étude des populations de *Dactylorhiza*. *L'Orchidophile* 21(91): 63-70.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1993.- On the morphological variability of *Dactylorhiza praetermissa* (DRUCE) Soó (Orchidaceae). *Belg. J. Bot.* 126: 81-99.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2000a.- Morphometric analyses of *Dactylorhiza occitanica* and related populations in eastern France (Orchidaceae). *Belg. J. Bot.* 132 ["1999"]: 158-174.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2000b.- Morphometric analyses of the *Dactylorhiza majalis* group in western Europe - With description of *D. parvimajalis* TYTECA & GATHOYE, sp. nov. *J. Eur. Orch.* 32: 471-511.
- TYTECA, D., GATHOYE, J.-L. & CHAS, E. 1991.- Le *Dactylorhiza* de Lesdiguières. *L'Orchidophile* 22: 155-160.
- VANHECKE, L. 1990.- Intraclonal variation and intercorrelation of morphological characters in *Dactylorhiza praetermissa*: evidence for allometry in Orchidaceae. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 ["1989"]: 65-86.
- WILDENOW, C.L. 1805.- Caroli a Linné Species Plantarum [...]: 4 (1): 629p. Editio quarta post Reichardianum quinta adjectis vegetabilibus [...]. G.C. Nauk, Berlin.

Remarque sur la nomenclature de la Nigritelle robuste du Mont Cenis

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - Remark on the Nomenclature of the robust Vanilla Orchid of Mount Cenis. The correct epithet of the robust Vanilla Orchid of Mount Cenis (Savoie, France) is *cenisia* at the species rank [*Nigritella cenisia* FOELSCHÉ et al. 1998, syn.: *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ et al.) FOELSCHÉ et al. 1999] and at the subspecies rank [*Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia* (FOELSCHÉ et al.) KREUTZ 2005], but *robusta* at the variety rank [*Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE 2003, syn.: *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ 2005]. *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* (FOELSCHÉ et al.) D. WENKER & S. WENKER 2007 is illegitimate under Art. 11.4 of the ICBN.

Key-Words: Orchidaceae, *Gymnadenia*, Section *Nigritella*, *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta*. Flora of France. Nomenclature.

La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France) a été décrite au rang d'espèce sous le nom de *Nigritella cenisia* à deux reprises (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A). Elle a été rapidement transférée par ses descripteurs, à deux reprises également, dans le genre *Gymnadenia* (FOELSCHÉ et al. 1999B; GERBAUD 1999A). *G. cenisia* et *G. rhellicani*, tous deux diploïdes et allogames, sont très proches et fleurissent généralement ensemble sur les mêmes sites. Ils ne se distinguent pratiquement que par des caractères quantitatifs (nombre de feuilles + nombre de fleurs + diamètre de la tige sous l'inflorescence), caractères manifestement corrélés (par exemple VANHECKE 1990) et dont les intervalles de variation se recouvrent largement, de sorte que, fréquemment, la délimitation des deux taxons n'est pas possible, de l'aveu même des descripteurs de *G. cenisia* (FOELSCHÉ et al. 1999A: notamment 483, 485).

Une analyse génétique (HEDRÉN et al. 2000), l'examen de la variation intrapopulationnelle de *Gymnadenia rhellicani* dans d'autres populations de l'arc alpin et à l'extrémité orientale de son aire (Mont Phalakron, Grèce), ainsi que, particulièrement, le changement d'aspect des populations de *G. cenisia* d'une année à l'autre, avec une perte très nette du caractère "robuste" de la plupart des individus lorsque les conditions climatiques sont défavorables, indiquaient que la Nigritelle robuste du Mont Cenis ne représentait qu'une

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

Manuscrit déposé le 16.VIII.2011, accepté le 15.IX.2011.

forme, ou au plus une variété [au sens d'unité évolutivement significative (ESU) de MORITZ 1994, 1996)], de *G. rhellicani* (DELFORGE 2003). Pour formaliser ces conclusions, j'ai décrit *G. rhellicani* var. *robusta* à partir d'un nouvel holotype que j'avais prélevé moi-même au Mont Cenis plutôt que de faire une combinaison nouvelle basée sur l'épithète *cenisia*, c'est-à-dire basée sur un holotype que je n'avais pas pu autopsier, alors qu'il avait été récolté dans une colonie où la présence de taxons voisins et d'hybrides occasionnels supposés complique les identifications (DELFORGE 2003: 127).

Il faut rappeler ici que lorsque j'avais voulu nommer formellement la variété occidentale de *Gymnadenia austriaca* (DELFORGE 1998), j'avais fait une combinaison nouvelle en prenant pour basionyme *Nigritella nigra* subsp. *gallica* E. BREINER & R. BREINER dont le type provient de l'Alpe d'Huez (BREINER & BREINER 1993). Cette combinaison a été rapidement contestée par FOELSCHÉ et FOELSCHÉ (1999: 800-801) et par GERBAUD (1999: 375, note 2) au motif que le type de *Nigritella nigra* subsp. *gallica* représenterait peut-être un individu hybride et que, de ce fait, *Nigritella nigra* subsp. *gallica* devrait probablement être considéré comme un nomen confusum ⁽¹⁾. Pour changer un taxon de rang, il vaut donc parfois mieux procéder, dans le respect des règles du Code International de Nomenclature Botanique (ICBN), à une nouvelle description à partir d'un holotype dont l'identité ne pourra pas être contestée, plutôt que faire une combinaison nouvelle à partir d'une épithète liée à un type que l'on n'a pas pu autopsier.

Lors d'observations effectuées d'autres années, KALTEISEN (2001) et WENKER (2007: 195-197) ont fait, à propos de la Nigritelle robuste du Mont Cenis, des constatations très similaires aux miennes. WENKER a également considéré que cette nigritelle ne constituait qu'une variété et a publié une combinaison nouvelle à ce rang dans l'espèce *Nigritella rhellicani* à partir de l'épithète *cenisia*. Pourtant, KREUTZ (2004: 78) avait déjà procédé correctement à ce transfert [= *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ]. WENKER justifie sa nouvelle combinaison de cette manière: «Die korrekte Rangstufe für "cenisia" ist die einer Varietät von *Nigritella rhellicani*. Die Argumentation von DELFORGE, 2003, mit *Nigritella rhellicani* var. *robusta* eine neuen Namen zu vergeben, ist nicht nachvollziehbar. FOELSCHÉ & GERBAUD, 1999, bilden auf S. 453 den von W. FOELSCHÉ 1997 gesammelten Holotypus ab. Dabei handelt es sich ohne jeden Zweifel zum eine "cenisia". Das gültig beschriebene Epitheton *cenisia* ist damit zwingend für die Rangstufe der Varietät zu verwenden. Die notwendige Urnkombination wird hirmit vorgenommen.

⁽¹⁾ Ce procédé est spécieux parce qu'il consiste à jeter la suspicion sur l'identité d'un holotype puis, sans avoir fait la démonstration que ce spécimen représente effectivement un hybride, à décréter que le nom lié à cet holotype est donc un nomen confusum qui ne peut plus être utilisé. Notons, par ailleurs, qu'après examen de la population-type de l'Alpe d'Huez, WENKER (2007: 200) considère, comme je l'ai fait, que *Nigritella nigra* subsp. *gallica* E. BREINER & R. BREINER représente une variété occidentale de *Gymnadenia austriaca*. Il la nomme *Nigritella nigra* subsp. *austriaca* var. *gallica* (E. BREINER & R. BREINER) D. WENKER & S. WENKER.

Remarquons encore que FOELSCHÉ et GERBAUD ont récemment réutilisé ce procédé. Pour pouvoir décrire l'hybride entre *Gymnadenia bicolor* et *G. rhellicani*, ils ont décidé que *G. xwettsteiniana* ABEI était un nomen confusum (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011: 31), alors que pour pouvoir décrire *G. bicolor*, FOELSCHÉ (2010) avait au contraire affirmé que *G. xwettsteiniana* était bien un hybride (voir également DELFORGE 2011 dans le présent bulletin).

Nigritella rhellicani var. *cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) D. WENKER & S. WENKER [2007]

[...] Syn.: *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE (2003)

Syn.: *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ (2004)» WENKER (2007: 196-197).

Ce refus délibéré de prendre en compte un des principes de base du Code International de Nomenclature Botanique (ICBN), le principe de priorité, est assez surprenant chez un auteur qui vise, ainsi qu'il l'énonce dans le titre de son article, à stabiliser la taxonomie du genre *Nigritella* (WENKER 2007), auteur qui, par ailleurs, critique avec raison ceux qui ne respectent pas ce même principe de priorité dans le genre *Dactylorhiza* (SCZEPANSKI et WENKER 2008A: 63, traduction en français: 2008B: 198).

Les arguments de WENKER pour procéder de la sorte sont tout aussi curieux. Écrire que l'holotype de *Nigritella cenisia* est sans aucun doute un *cenisia* («Dabei handelt es sich ohne jeden Zweifel zum eine "cenisia"») est une tautologie ⁽²⁾, puisque par convention, l'épithète *cenisia* est indissolublement lié à cet holotype. Ajouter que, comme *cenisia* est *cenisia*, son usage est obligé («zwingend») au rang variétal («Das gültig beschriebene Epitheton *cenisia* ist damit zwingend für die Rangstufe der Varietät zu verwenden»), alors qu'il existe déjà un nom validement publié à ce rang, n'est évidemment pas correct. En effet, la dernière version publiée de l'ICBN (MACNEIL et al. 2006, traduit), édicte, comme les précédentes, au Chapitre II (Statut, typification et priorité des noms), Article 11 (Priorité):

« 11.1. Toute famille ou tout taxon de rang inférieur de délimitation, position et rang donnés ne peut porter qu'un seul nom correct [...].

11.2. En aucun cas, un nom n'a priorité en dehors du rang auquel il a été publié [...].

[...].

11.4. Pour tout taxon de rang inférieur au genre, le nom correct est la combinaison de l'épithète finale du plus ancien nom légitime de même rang qui s'applique au taxon, avec le nom correct du genre ou de l'espèce auquel il est attribué [...].»

Les seules exceptions à la règle de priorité, prévue par l'ICBN, sont la conservation d'un nom après procédure ad hoc, les noms de forme des champignons et des morphotaxons des plantes fossiles (plusieurs noms pour un même taxon sont autorisés pour ces organismes) ou encore l'impossibilité de combiner une épithète prioritaire du fait de la présence d'un homonyme antérieur dans le taxon où elle devrait être transférée. Aucune de ces exceptions ne concerne la *Nigritelle* robuste du Mont Cenis.

L'ICBN est donc très clair. Lorsqu'un taxon ne possède pas d'épithète légitime à un rang, par exemple au rang variétal, ce qui était le cas de la *Nigritelle* robuste du Mont Cenis en 2003, celui qui estime que ce taxon représente une variété peut, soit faire une combinaison nouvelle amenant une épithète légitime d'un autre rang au rang variétal, soit faire une description nouvelle de ce taxon au rang variétal à partir d'un nouvel holotype. Si cette description au rang variétal est faite valablement (i.e. notamment avec description latine,

(2) «Vice logique consistant à présenter comme significative une proposition dont le prédicat ne dit rien de plus que le sujet.» (LALANDE 1976: 1103).

désignation d'un holotype, publication dans une revue imprimée suffisamment diffusée), cette épithète est prioritaire au rang variétal et doit être utilisée à ce rang, nonobstant les raisons implicites ou explicites données éventuellement par l'auteur qui a procédé à cette nouvelle description.

Très nombreuses sont les orchidées d'Europe dont des épithètes prioritaires sont différentes suivant les rangs où on les considère. Par exemple, *Epipactis purpurata* G.E. SMITH 1828 nom. cons. doit être nommé *varians* au rang variétal (*Epipactis helleborine* var. *varians* CRANTZ 1769), *Orchis ovalis* F.W. SCHMIDT in J. MAYER 1791 doit être nommé *speciosa* au rang subspécifique [*Orchis mascula* subsp. *speciosa* (W.D.J. KOCH) HEGI 1909] et *signifera* au rang variétal [*Orchis mascula* var. *signifera* (VEST) STEUDEL & HOCHSTETTER 1826], *Serapias lorenziana* H. BAUMANN & KÜNKELE 1989 doit être nommé *mauritanica* au rang variétal (*Serapias pseudocordigera* var. *mauritanica* E.G. CAMLS, BERGON & A. CAMLS 1908), *Ophrys flavicans* VISIANI 1842 doit être nommé *dalmatica* au rang variétal (*Ophrys bertolonii* var. *dalmatica* MURR 1901), *Ophrys mirabilis* GENIEZ & MELKI 1991 doit être nommé *hayekii* au rang subspécifique (*Ophrys fusca* subsp. *hayekii* H. FLEISCHMANN & SOÓ 1928) ou encore le morphe à labelle bicolore sans macule d'*Ophrys apifera* doit être nommé *Ophrys chlorantha* HEGETSCHWEILLER 1840 au rang spécifique, *Ophrys apifera* var. *immaculata* BRÉBISSEON 1849 au rang variétal et *Ophrys apifera* f. *bicolor* (NÄGELI) P.D. SELL 1996 au rang de forme.

Il en va évidemment de même pour la Nigritelle robuste du Mont Cenis dont la synonymie à chaque rang s'établit actuellement comme suit:

Au rang d'espèce:

- Nigritella cenisia* G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD; *L'Orchidophile* 29: 248 (1998).
- ≡ *Nigritella cenisia* "FOELSCHÉ & GERBAUD"; *J. Eur. Orch.* 31: 452 (1999), isonyme.
 - ≡ *Gymnadenia cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD; *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 374 (15.X.1999).
 - ≡ *Gymnadenia cenisia* "FOELSCHÉ & GERBAUD" FOELSCHÉ & GERBAUD"; *L'Orchidophile* 30: 236 (XII.1999), comb. superfl.

Au rang de sous-espèce:

- ≡ *Nigritella rhellicani* subsp. *cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) KREUTZ; *Eurorchis* 17: 107 (2005).
- ≡ *Gymnadenia rhellicani* subsp. *cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) J.-M. TISON; *Microsme Mésog.* 27(4): 127 (2010).

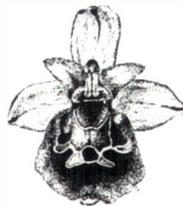
Au rang de variété:

- Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* P. DELFORGE; *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 127 (2003).
- ≡ *Nigritella rhellicani* var. *robusta* (P. DELFORGE) KREUTZ; *Kompendium Eur. Orch.*: 78 (2004).
 - = *Nigritella rhellicani* var. *cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) D. WENKER & S. WENKER; *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 196 (2007), nom. illeg.

Bibliographie

- BREINER, E. & BREINER, R. 1993. - Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 25: 467-487.
- DELFORGE, P. 2003.- La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France). *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 117-132.

- DELFORGE, P. 2011.- *Gymnadenia rubra* WETSTEIN et la taxonomie des nigritelles apomictiques. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 87-116.
- FOELSCHÉ, G. & FOELSCHÉ, W. 1999.- "Une fleur pour la Chanousia" - Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. Br. *J. Eur. Orch.* 31: 795-836.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* 29: 177-178.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* 31: 441-494.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999B.- *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) FOELSCHÉ & GERBAUD, une Nigritelle de France et d'Italie. *L'Orchidophile* 30: 235-240.
- GERBAUD, O. 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 280, 372-386.
- GERBAUD, O. & FOELSCHÉ, W. 2011.- *Gymnadenia xjabornikana*, l'hybride entre *Gymnadenia bicolor* et *Gymnadenia rhellicani* (avec aussi deux nouvelles combinaisons). *Bull. S.F.O.R.A.* 23(2): 29-33.
- HEDRÉN, M., KLEIN, E. & TEPPNER, H. 2000.- Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. *Phyton* (Austria) 40: 239-275.
- KALTEISEN, M. 2001.- Höhenrekord bei *Orchis militaris*. *J. Eur. Orch.* 35: 924-925.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2005.- Korrekturen und Ergänzungen zum Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids, ISBN: 90-806626-4-X. *Eurorchis* 19: 97-128.
- LALANDE, A. 1976.- Vocabulaire technique et critique de la Philosophie. 12^e éd.: 1324p. Presses Universitaires de France, Paris.
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* 146. A.R.G. Gantner Verlag KG.
- MORITZ, C. 1994.- Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 9: 373-375.
- MORITZ, C. 1996.- Uses of molecular phylogenies for conservation: 203-214 in HARVEY, P.H.A., BROUW, J.L., SMITH, J.M. & NEE, S. (eds).- New uses for New Phylogenies. Oxford University Press, Oxford.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008A.- Bemerkungen zum taxonomischen Status von Wirtgens Knabenkraut [*Dactylorhiza xwirtgenii* (HÖPPNER) SOO]. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 24(2) ["2007"]: 60-70.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008B.- Remarques sur le statut taxonomique du "Dactylorhiza de Wirtgen" [*Dactylorhiza xwirtgenii* (HÖPPNER) SOO]. *L'Orchidophile* 39: 195-204.
- VANHECKE, L. 1990.- Intraclonal variation and intercorrelation of morphological characters in *Dactylorhiza praetermissa*: evidence for allometry in *Orchidaceae*. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 ["1989"]: 65-86.
- TISON, J.-M., JAUZEIN, P., GIROD, C. & ESPEUT, M. 2010.- Combinaisons et statuts nouveaux proposés dans la «Flore de la France méditerranéenne continentale». *Biocosme Mésog.* 27: 109-133.
- WENKER, D. 2007.- Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 177-215.



Ophrys ×*duchateauana* nothosp. nat. nova

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P.- *Ophrys* ×*duchateauana*, nothosp. nat. nova. Description of a new natural *Ophrys* hybrid from Laconia (Peloponnese, Greece): *Ophrys* ×*duchateauana* (*O. lacaena* × *O. leptomera*).

Key-Words: *Orchidaceae*, genus *Ophrys*, natural interspecific hybrid, *Ophrys* ×*duchateauana* nothosp. nat. nova, *Ophrys lacaena* × *Ophrys leptomera*. Flora of Greece, Peloponnese.

Lors de prospections effectuées au printemps 2010 sur les contreforts méridionaux du massif du Parnon (Laconie, Péloponnèse, Grèce), quelques hybrides d'*Ophrys* ont été trouvés. L'un d'entre eux a pour parents *O. lacaena* et *O. leptomera*. Cette combinaison n'a jamais été, à ma connaissance, signalée (e.g. DANESCH & DANESCH 1972; BAUMANN & KÜNKELE 1986; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1998; ANTONOPOULOS 2009; BLAICH 2011). *O. lacaena*, décrit des environs de Gytheio, dans le sud de la Laconie (DELFORGE 2004), est un endémique du Péloponnèse, où il a été signalé récemment sous divers noms (cf. DELFORGE 2010A: 122-126). *O. leptomera*, décrit de l'île d'Eubée (DELFORGE 2000) possède une aire de distribution qui comprend aussi les Cyclades centrales (DELFORGE 1995), l'Attique et le Péloponnèse (ANTONOPOULOS 2009; HERTEL & PRESSER 2010). Comme je l'ai déjà écrit à plusieurs reprises (e.g. DELFORGE 1994, 1997, 2006, 2010B; GÉVAUDAN & DELFORGE 2004), la description formelle d'hybrides, autorisée par le Code International de Nomenclature botanique, n'offre pas beaucoup d'intérêts du point de vue scientifique mais, sur le plan humain, elle permet cependant d'honorer nos semblables. Ce sera encore le cas ici pour le nouveau Vice-Président de notre association.

Ophrys ×*duchateauana* P. DELFORGE nothosp. nat. nova

(*Ophrys lacaena* P. DELFORGE × *O. leptomera* P. DELFORGE.)

Descriptio: herba robusta, 21 cm alta. Flores magni, aperti 4, alabastra 4. Sepala ovata, violacea viride suffusa. Petala satis parva, late triangulata, dense villosa, ejusdem coloris quam sepala. Labellum obscure trilobatum, transversaliter convexum, aspectu fucifloroide, lobis lateralibus longe elongatis, lobo mediano subgloboso, cum appendice magna obscure tridentataque ornato.

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 19.VI.2011, accepté le 31.VII.2011.



Planche 1. *Ophrys xduchateauana*.
(Peleta, Laconie, Péloponnèse. 26.IV.2010)

En haut: les parents, à gauche *Ophrys lacaena*, à droite *O. leptomera*.
En bas: *Ophrys xduchateauana*.

(Photos P. DILFORGE)

Holotypus (hic designatus): Graecia, Laconia, prope Peleta (UTM_{WC84}: 34SFG6403), alt. s.m. 560 m, 26.IV.2010. Leg. P. DELFORGE. In herb. Pierre DELFORGE sub n° 11013.

Icones: Pl. 1 p. 16.

Étymologie: notho-espèce très cordialement dédiée à Marc DUCHATEAU (Saint-Martin), Vice-Président de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges.

Ophrys xduchateauana a été trouvé en lisière de broussailles à *Acer sempervirens* et *Quercus coccifera*, dans une population de 32 *O. leptomera* en boutons ou en tout début de floraison et à proximité de 2 pieds de *O. lacaena* en fin de floraison. Outre ces 2 espèces, d'autres *Ophrys* ont également été notés sur le site: *O. cerastes* var. *minuscula*, en fin de floraison, *O. iricolor*, défleuri et *O. speculum*, fructifiant. L'hybride se distinguait immédiatement par le stade de floraison (pleine floraison), la robustesse, la grande taille des fleurs, la couleur violette suffusée de vert des sépales, la présence de gibbosités effilées sur un labelle d'aspect fucifloroïde. Manifestement, *O. lacaena*, seul *Ophrys* fucifloroïde du site comme des zones avoisinantes, était l'un des parents. La grande taille des fleurs de l'hybride, son stade de floraison, la suffusion verte colorant les sépales, les longues gibbosités effilées et sinuées indiquait que le second parent ne pouvait être que *O. leptomera*, dont les sépales étaient majoritairement verts sur le site et qui entamait à peine sa floraison. En effet, un hybride qui aurait eu *O. cerastes* var. *minuscula* comme second parent aurait été en fin de floraison et muni de fleurs bien plus petites, de sépales sans suffusion verte et de gibbosités vraisemblablement moins effilées et moins divergentes.

Bibliographie

- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete, Greece).
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BLAICH, G. 2011.- Europäische Orchideen. <http://www.guenther-blauch.de/>. Site consulté le 16.VI.2011.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden: 271p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DELFORGE, P. 1994.- Faut-il nommer les hybrides d'Orchidées ? Un hommage à Christian Raynaud. *L'Orchidophile* 25(111): 67-70
- DELFORGE, P. 1997.- Nouveaux hybrides naturels d'Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 177-188.
- DELFORGE, P. 2000.- *Ophrys leptomera* sp. nova. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 191-192 + 4 figs.
- DELFORGE, P. 2004.- Un *Ophrys* lacédémonien. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 235-244.
- DELFORGE, P. 2006.- Nouveaux hybrides d'*Ophrys* de l'île de Rhodes (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 217-227.
- DELFORGE, P. 2010a.- *Ophrys xbrigodeana* nothosp. nat. nova. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 26-28.
- DELFORGE, P. 2010b.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- GÉVAUDAN, A. & DELFORGE, P. 2004.- *Epipactis xrobatschii* nothosp. nat. nova. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 72-76.
- HERTEL, S. & PRESSER, H. 2010.- Neue Erkenntnisse zu den Orchideen in Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(1): 146-202.
- KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1998.- Neue *Ophrys*-Hybriden aus Griechenland und der Ägais. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 15(1): 48-56.

Epipactis helleborine var. *castanearum*, une nouvelle variété de la flore de France

par Alain GÉVAUDAN (*), Michel NICOLE (***) et Jean-Philippe ANGLADE (***)

Abstract. GÉVAUDAN, A., NICOLE, M. & ANGLADE, J.-Ph. - *Epipactis helleborine* var. *castanearum*, a new variety of the French flora. A new variety of *Epipactis helleborine* named *Epipactis helleborine* var. *castanearum* is described and delimited versus the other varieties of *Epipactis helleborine* growing in France. The current known distribution area of the new variety is provided.

Key-Words: Orchidaceae, genus *Epipactis*, *Epipactis helleborine*, *Epipactis helleborine* var. *minor*, *Epipactis helleborine* var. *orbicularis*, *Epipactis helleborine* var. *castanearum* var. nov.; flora of France.

Introduction

Depuis une vingtaine d'années, de riches populations d'*Epipactis helleborine* ont été observées à une altitude comprise entre 300 et 450 m, dans des châtaigneraies et des yeuseraies, au lieu-dit Lafigère, sur la commune de Malarce-sur-la-Thines (07), dans les Cévennes ardéchoises (A. GÉVAUDAN, non publié). Ces plantes se distinguent toutefois de *E. helleborine* var. *helleborine* par un faisceau de caractères propres, dont la stabilité au cours du temps ne s'est pas démentie: un port plus grêle, une tige particulièrement fine, des feuilles de taille réduite, subdistiques, une inflorescence pauciflore et laxiflore, une floraison précoce débutant à la fin de mai, synchrone avec celles de *E. microphylla* et de *E. provincialis*. D'autres individus ont pu être identifiés à l'étage de la châtaigneraie dans toute la vallée du Chassezac aux confins des départements du Gard et de l'Ardèche.

Dans la mesure où la présence de ces morphes restait confinée à cette petite région, il n'avait pas paru très important de signaler cette variante chez une

(*) 93, rue Vaillant, F-69100 Villeurbanne, France
E-mail : gevaudan.alain@wanadoo.fr

(**) 5, rue des Trois Teyrans, F- 34820 Teyran, France
E-mail : mnicole@wanadoo.fr

(***) 279, chemin du Pont des îles, F-30000 Nîmes, France
E-mail : anglade@aol.com

Manuscrit déposé le 25.IX.2011, accepté le 15.X.2010.

espèce réputée pour son amplitude écologique et sa plasticité morphologique. Néanmoins, à l'occasion de prospections approfondies conduites dans la région des Avants-Monts (Hérault), plusieurs populations de plantes analogues ont été mises en évidence par deux d'entre nous (ANGLADE & NICOLE 2009). Des individus similaires avaient également déjà été remarqués dans l'ouest du département de l'Hérault (M. DEMANGE, comm. pers. à MN). La concordance des caractères diagnostiques entre les plantes ardéchoises et héraultaises a pu être vérifiée lors d'une visite conjointe des sites de l'Hérault, le 21 juin 2009, au cours de laquelle une cinquantaine d'individus ont pu être minutieusement examinés.

En raison de l'originalité morphologique, écologique et phénologique présentée par ce taxon, qui possède par ailleurs une aire de distribution raisonnablement large, nous proposons de lui attribuer le rang de variété d'*Epipactis helleborine* sous le nom de:

Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *castanearum* A. GÉVAUDAN, M. NICOLE & J.-Ph. ANGLADE var. *nova

Diagnosis: a *Epipactide helleborine* var. *helleborine* differt habitu graciliore, caule tenuissimis (herbae altitudo / caulis crassitudo sub inflorescentia > 300), foliis parvis, subdistichis, inflorescentia laxiflora paucifloraque, florescentia praecoci, a fine Maji incipiens. Insidens acidis substratis, in supramediterraneis castanetis ilicetisque crescit.

Holotypus (hic designatus): Gallia, Ardèche, Malarce-sur-la-Thines, loco dicto Lafigère (UTM 31TEK8208122364), alt. s.m. 420 m, 23.VII.2011. Leg. A. Gévaudan. In herb. Societatis Lugdunumensis sub n° AG2110723

Icones: Fig. 1, p. 35 et pl. 1-2, pp. 40-41 in hoc op.

Étymologie: *castanearum*, des châtaigniers (*castanea*, æ), arbres auxquels cette variété est fréquemment associée.

Diagnose: diffère d'*Epipactis helleborine* var. *helleborine* par le port plus grêle, la tige très fine (rapport hauteur de la plante / épaisseur tige sous l'inflorescence > 300), les feuilles de petite taille, subdistiques, l'inflorescence laxiflore et pauciflore, la floraison précoce, débutant à la fin de mai. Croît sur substrats acides dans les châtaigneraies et les yeuseraies supraméditerranéennes.

Morphologie

Comme toutes les entités infraspécifiques d'*Epipactis helleborine*, la variété *castanearum* possède une amplitude de variation significative. Nos observations ont montré que les caractères permettant de la distinguer sont essentiellement végétatifs. Nous les avons mesuré chez 20 individus de la population-type, à la fin du mois de juillet, après fructification des plantes. Ceci permet d'éviter que les dimensions relevées soient biaisées par la croissance continue des plantes pendant leur floraison.

Description: plante haute de (18-) 20-40 (-53) cm; tige verte, grêle, flexueuse dans sa moitié inférieure, épaisse de 0,4-1,05 mm de diamètre sous l'inflorescence, munie, sur le rachis, d'une pilosité blanche, assez longue; 1 feuille basale en écaille, 4-6 (-7) feuilles caulinaires, vert jaunâtre à vert sombre, plus



Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *castaneorum*
A. GÉVAUDAN, M. NICOLE & J.P. ANGLADE

France, Ardèche, Malarce-sur-la-Thines, lieu-dit
Lafigère. alt. s.m. 420 m, 23.VII.2011.

Fig. A. GÉVAUDAN - N° AG2110723

Fig. 1. Holotype d'*Epipactis helleborine* var. *castaneorum*

longues que leur entrenœud respectif, les (1-) 2 inférieures arrondies à ovales, les suivantes progressivement lancéolées, ± distiques, étalées à légèrement ascendantes, les bords légèrement ondulés; la deuxième feuille 4,5-6,5 (-8) × 2,5-4,2 (-5,2) cm; la troisième feuille la plus longue, (5,7-) 6,0-8,4 (-9,8) × (2,5-) 2,7-4,5 (-5,5) cm; la feuille supérieure bractéiforme; bractées très courtes, l'inférieure dépassant très légèrement l'ovaire, les suivantes plus courtes que l'ovaire; inflorescence haute de (4-) 5,5-12 (-18) cm, assez lâche, subunilatérale; (8-) 10-20 (-26) fleurs allogames, largement ouvertes, subhorizontales, vert rosâtre; sépales vert rosâtre; pétales plus foncés, les bords teintés de rose; hypochile nectarifère, brun rougeâtre luisant en dedans; épichile cordiforme, plus large que long, le sommet rabattu, les bords faiblement nettement dentelés, muni de deux fortes callosités lisses, teintées de rose à la base; anthère jaune; clinandre bien développé; glande rostellaire présente et efficace; pollinies jaune clair, cohérentes; ovaire pyriforme, légèrement papilleux, long de 4-5 mm, aussi long que les fleurs; pédicelle floral assez long, pileux, nettement teinté de pourpre à la base.

Écologie

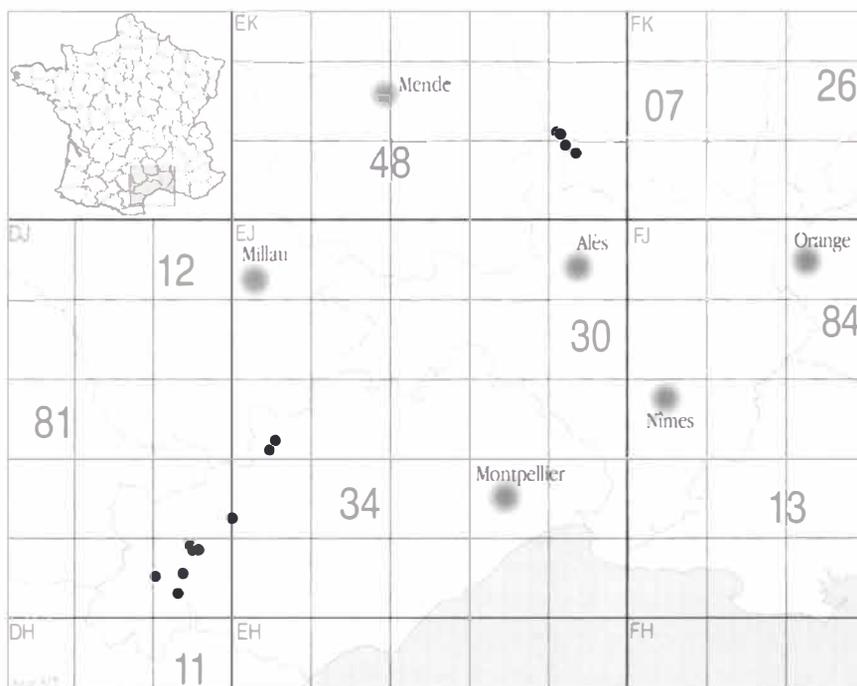
Epipactis helleborine var. *castanearum* colonise les boisements supra-méditerranéens de châtaigniers (*Castanea sativa*), mais également les forêts de chênes verts (*Quercus ilex*) et de pins maritimes (*Pinus pinaster*), sur sol acide humifère frais à légèrement sec avec un substrat gréseux ou schisteux, dans une plage d'altitudes allant de 200 à 700 m. Les plantes croissent généralement en situation ombragée à mi-ombragée, exceptionnellement en plein soleil, dans des sous-bois pauvres, où la concurrence d'autres plantes herbacées est faible. La plante compagne la plus fréquente est *Pteridium aquilinum*.

Répartition

L'aire de répartition actuellement connue pour *Epipactis helleborine* var. *castanearum* (Carte 1), comprend, en Ardèche, la vallée du Chassezac dans le Vivarais Cévenol, et, en Hérault, le sud du Larzac dans le Haut-Minervois et la vallée du Jaur dans le Haut-Languedoc (Liste des sites en annexe; pour l'Hérault, une répartition est publiée sur le site: <http://orchidées-du-languedoc.fr>). Toutefois, en raison de la niche écologique occupée par cette variété, il est légitime de penser que l'ensemble des forêts acidiphiles supraméditerranéennes de châtaigniers ou de chênes verts peuvent lui offrir un habitat adéquat. L'aire pourrait donc s'étendre sur tous les contreforts méridionaux du Massif Central, du sud de l'Ardèche au Tarn, et peut-être également dans les massifs de moyenne altitude des Pyrénées orientales (Albères).

Délimitation vis-à-vis des autres variétés d'*Epipactis helleborine*

En Europe et dans la zone caucasienne, *Epipactis helleborine* occupe une place centrale au sein du genre *Epipactis*. Il constitue en effet l'espèce la plus largement répandue et qui possède l'amplitude écologique la plus grande (GRUBE 1984; LIGHT & MACCONAILL 1994; RIECHELMANN 1997; SALKOWSKI 2002; RYDLO



Carte 1: Répartition actuellement connue d'*Epipactis helleborine* var. *castaneorum*.
 07: Ardèche; 11: Aude; 12: Aveyron; 13: Bouches-du Rhône; 26: Drôme; 30: Gard;
 34: Hérault; 48: Lozère; 81: Tarn; 84: Vaucluse.

2008). Son polymorphisme (WEIJER 1952; EHLERS et al. 2002; TALAJAJ & BRZOSKO 2008) et son polygénotypisme (LANZARA & DE ANGELIS 1987; HOLLINGSWORTH & DICKSON 1997; EHLERS 2000; SQUIRREL et al. 2001; BRZOSKO et al. 2004) sont les plus élevés du genre. Le polymorphisme s'exprime essentiellement au travers des parties végétatives (TYTECA & DUFRÈNE 1994, TYTECA 1995A, B) et de la coloration des fleurs, qui peut varier du vert blanchâtre très pâle au rouge pourpre intense. Les modifications significatives de la structure des parties florales restent limitées à des anomalies qui ne touchent généralement que quelques individus (REINECKE 1988; DELFORGE 1996).

Malgré cette importante amplitude de variations, seules deux variétés sont signalées de France aujourd'hui: *Epipactis helleborine* var. *minor* et *E. helleborine* var. *orbicularis*. Cette situation s'explique probablement par le fait que les variations intra- et inter-populationnelles de *E. helleborine* sont souvent toutes deux importantes, de sorte qu'il est difficile de les appréhender avant de pouvoir isoler une entité infraspécifique. Le positionnement de ces deux variétés est par ailleurs assez dissemblable.

Epipactis helleborine var. *minor*

Décrite en 1984 du nord de l'Alsace (ENGEL 1984), dans le parc des Vosges du Nord, *Epipactis helleborine* var. *minor* a ensuite été élevé par son auteur au rang subsppécifique (ENGEL 1993). Il a fait l'objet de discussions assez nombreuses sur son identité relativement à d'autres taxons et sur sa répartition (WUCHERPFENNIG 2003; AMARDEIHL 2005; DELFORGE 2005). Il se distingue par une petite taille, un port grêle, des feuilles étroitement lancéolées, une inflorescence lâche composée de petites fleurs et une phénologie tardive par rapport à *E. helleborine* var. *helleborine* à la même altitude.

Il paraît actuellement plus prudent de restreindre ce taxon aux quelques populations citées lors de sa description. Celles-ci sont établies sur un petit nombre de lentilles calcaires au sein d'un vaste ensemble cristallin. L'isolement géographique important des populations, la situation écologique précaire, puisqu'il s'agit de stations sur substrat calcaire de surface et d'épaisseur réduites dans un environnement granitique produisant des sols très acides, et le climat très rigoureux régnant dans cette région, peuvent expliquer les particularités morphologiques et phénologiques du taxon, qui constitue probablement un écomorphe d'*Epipactis helleborine*. Ces conditions stationnelles très particulières n'existent pas ailleurs, ce qui réduit les possibilités d'apparition ou de dissémination de ce taxon.

Epipactis helleborine var. *orbicularis*

Epipactis helleborine var. *orbicularis* a fait l'objet de nombreuses controverses concernant sa délimitation par rapport à *E. distans* (DELFORGE 2004; WUCHERPFENNIG 2006). Nous retenons ici la conception qu'en a DELFORGE (2005). Il est par ailleurs maintenant largement accepté que *E. distans* est une espèce qui doit être séparée de *E. helleborine* var. ou subsp. *orbicularis*. WUCHERPFENNIG (2006) propose seulement d'abandonner l'épithète *orbicularis*, car il l'estime source de confusion, en particulier parce que DELFORGE (2004) y aurait, selon lui, intégré des populations ne provenant pas des Alpes occidentales, mais qui correspondraient cependant à *E. distans*.

Dans l'acception de DELFORGE (2005), *Epipactis helleborine* var. *orbicularis* apparaît au sein de populations de *E. helleborine*. Il s'en différencie par des feuilles plus arrondies, plus courtes que leur entrenœud respectif et par une inflorescence plus allongée. Il fleurit 1 à 2 semaines avant *Epipactis helleborine* var. *helleborine* et croît généralement, mais pas exclusivement, dans des situations plus thermophiles et plus héliophiles que celui-ci.

Délimitation d'*Epipactis helleborine* var. *castanearum* vis-à-vis de *E. lusitanica* et *E. tremolsii*

Dès lors que l'on s'intéresse à un taxon du groupe d'*Epipactis helleborine* dans la zone supraméditerranéenne, se pose la question de sa délimitation vis-à-vis de *E. tremolsii* et de *E. lusitanica*, décrit du Portugal (TYTECA 1988). Ce dernier croît sur substrats acidoclives et a fait l'objet de mentions spora-

Tableau 1. Comparaison de quelques caractéristiques d'*Epipactis helleborine* var. *castanearum* avec celles des autres variétés de *E. helleborine* de France.

	<i>E. helleborine</i> var. <i>castanearum</i> ⁽¹⁾	<i>E. helleborine</i> var. <i>helleborine</i> ⁽²⁾	<i>E. helleborine</i> var. <i>orbicularis</i> ⁽³⁾	<i>E. helleborine</i> var. <i>minor</i> ⁽⁴⁾
Port	très grêle	± grêle	± grêle	grêle
Rapport hauteur plante / Épais- seur tige sous inflorescence	313-417	180-274	-	-
Feuilles				
Nombre	4-6(-7)	5-9	-	3-5
Forme	ovale à étroite- ment lancéolée	ovale à large- ment lancéolée	largement ovale	lancéolée
Répartition	subdistique	± spiralée	± spiralée	subdistique
Longueur + grande (cm)	5,7-9,8	8,8-12	-	-
Hauteur inflo- rescence (cm)	(4-)5,5 -12 (-18)	13-25	-	-
Nombre de fleurs	8-26	16-45	-	< 20
Habitat	châtaigneraies et yeuseraies acidicoles	forêts et lisières, parcs, sur sub- strats acidiclinaux	forêts et lisières parcs, sur sub- strats acidiclinaux	hêtraies sur lentilles calcaires
Exigences en lumière	mi-ombre à ombre	mi-ombre	souvent en pleine lumière	mi-ombre à ombre
Floraison	fin V-VI	VI-VIII	VI-VIII	fin VII-VIII
⁽¹⁾ obs. pers.; ⁽²⁾ d'après TYTECA & DUFRÈNE 1994; ⁽³⁾ d'après DELFORGE 2005 et obs. pers.; ⁽⁴⁾ d'après ENGEL 1992 et obs. pers.				

diques dans le sud de la France, notamment dans le Languedoc-Roussillon et en Provence (LEWIN 1996; SOUCHE 2004; TISON et al. 2010). S'il n'est pas possible de trancher ici définitivement le débat sur la présence effective de *E. lusitanica* sur le territoire français, il est en revanche souhaitable de délimiter *Epipactis helleborine* var. *castanearum* par rapport à l'espèce portugaise.

Epipactis tremolsii et les espèces de son groupe, dont fait partie *E. lusitanica* forment une transition entre les groupes de *E. atrorubens* et d'*E. helleborine*, en ce sens qu'ils partagent des caractères propres à *E. atrorubens*, en particulier une tige fortement teintée de pourpre, une pilosité grisâtre couvrant abondamment le rachis et l'ovaire, des feuilles vert grisâtre, des fleurs au labelle muni d'un épichile assez large, orné de callosités assez verruqueuses et dont la jonction avec l'hypochile est assez large. Ces particularités, qui évoquent celles du groupe de *E. atrorubens*, ne se retrouvent pas chez *E. helleborine* var. *castanearum* qui possède au contraire l'ensemble des caractères propres au groupe de *E. helleborine*.



Planche 1. *Epipactis helleborine* var. *castaneorum*.

France, Ardèche, Malarce-sur-la-Thines, lieu-dit Lafigère, 28.VI.2009. À droite en haut: Hérault, Saint-Étienne-d'Albagnan, 21.VI.2009. Notez la teinte pourpre à la base du pédicelle floral.

(photos A. GÉVAUDAN)



Planche 2. *Epipactis helleborine* var. *castaneorum*.

France, Hérault, Saint-Étienne-d'Albagnan, 21.VI.2009. À droite en bas: Ardèche, Malarce-sur-la-Thines, lieu-dit Lafigère, 28.VI.2009.

(photos A. GÉVAUDAN)

Remerciements

Nous remercions Pierre DELFORGE pour avoir amicalement assuré la traduction latine de la diagnose et pour ses conseils toujours avisés.

Bibliographie

- AMARDEIHL, J.-P. 2005.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL, que faut-il en penser ? *L'Orchidophile* 36: 31-37.
- ANGLADE, J.-P. & NICOLE, M. 2009.- Observations remarquables de nos départements. *Bull. Soc. Fr. Languedoc* 6: 6.
- BRZOSKO, E., WROBLEWSKA, A. & TALAJAJ, I. 2004.- Genetic variation and genotypic diversity in *Epipactis helleborine* populations from NE Poland. *Plant. Syst. Evol.* 248 : 57-69.
- DELFORGE, P. 1996.- Note sur deux *Epipactis* de la Région bruxelloise. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 218-223.
- DELFORGE, P. 2004.- Remarques sur *Epipactis distans* ARVET-TOUVET et description d'*Epipactis molochina* sp. nova, une espèce espagnole jusqu'ici méconnue. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 149-187.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- 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.
- EHLERS, B.K. & PEDERSEN, H.Æ. 2000.- Genetic variation in three species of *Epipactis* (Orchidaceae): geographic scale and evolutionary inferences. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 411-430.
- ENGEL, R. 1984.- A propos d'une variété de *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.
- GRUBE, A. 1984.- *Epipactis helleborine* im Hausgarten. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 1(1): 94.
- HOLLINGSWORTH, P.M. & DICKSON, J.H. 1997.- Genetic variation in rural and urban populations of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ (Orchidaceae) in Britain. *Bot. J. Linn. Soc.* 123: 321-331.
- KLEIN, E. 1997.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN comb. nova, eine xerophile Unterart (Orchidaceae-Neottieae). *Phyton* 37: 71-83.
- LANZARA, P. & DE ANGELIS, G. 1987.- Study of electrophoretic variability in *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ and *E. microphylla* (EHRH.) SWARTZ (fam. Orchidaceae). *Genetica* 72: 217-224.
- LEWIN, J.-M. 1996.- Orchidées nouvelles pour la France - 2. *Epipactis lusitanica* TYTECA dans les Pyrénées-Orientales. *L'Orchidophile* 27: 214-217.
- 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 BOUMESTER, D.W. [eds]. - *Eurorchis 92* - Proceedings of the International Symposium on European Orchids held in Nijmegen, The Netherlands on september 26th 1992: 124p. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging & Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Utrecht/Haarlem.
- REINECKE, D. 1988.- Eine kleistogame Sippe von *Epipactis helleborine* s. str. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 196-198.
- RIEHELMANN, A. 1997.- Ein ungewöhnlicher Standort von *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 14 (1): 102-104.
- RYDLO, J. 2008.- *Epipactis helleborine* jako polní plevel; *Epipactis helleborine* as a weed of arable land (South Moravia). *Mus. Roztoky, ser. natur.* 23 : 211- 218.
- SALKOWSKI, H.-E. 2002.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ auf deutschen Friedhöfen - erläutert an zwei Beispielen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 19(1): 119-123.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SQUIRELL, 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.
- TALAJAJ, I. & BRZOSKO, E. 2008.- Selfing potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* (Orchidaceae). *Plant. Syst. Evol.* **276** : 21-29.
- TISON, J.-M., JAUZEIN, P., GIROD, C. & ESPEUT, M. 2010.- Combinaisons et statuts nouveaux proposés dans la «Flore de la France méditerranéenne continentale». *Biocosme Mésog.* **27**: 109-133.
- TYTECA, D. 1988.- Orchidées du Portugal - 15. *Epipactis lusitanica* sp. nov. *L'Orchidophile* **19** (84): 217-222.
- TYTECA, D. 1995A.- Multivariate analyses of western European allogamous populations of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ s.l., with special emphasis on *Epipactis tremolsii* PAU in southeastern France. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **12**(1): 4-49.
- TYTECA, D. 1995B.- New acquisitions in the taxonomy of allogamous species of the *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ group in western Europe. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **48**: 154-175.
- TYTECA, D. & DUFRÈNE, M. 1994.- Biostatistical Studies of Western European Allogamous Populations of the *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ Species Group (Orchidaceae). *Systematic Bot.* **19**(3): 424-442.
- WEIJER, J. 1952.- The colour differences in *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ and the selection of the genetical varieties by environment. *Genetica* **26**: 1-32
- 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. 2006.- Wie nützlich sind merkmale der Habitus für die Bestimmung von *Epipactis*-Arten? - 2. *Epipactis distans* und *Epipactis helleborine* subsp./var. *orbicularis*. *J. Eur. Orch.* **38**: 625-666.

Annexe: Liste des sites d'*Epipactis helleborine* var. *castanearum*

Les sites prospectés sont classés selon leurs coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator) qui ont été déterminées sur le terrain par GPS réglé sur la norme wgs84. La localisation des sites se fait par référence aux coordonnées kilométriques des carrés UTM de 100 km x 100 km dans la zone 31T (les deux lettres définissent le carré de 100 km x 100 km; les deux premiers chiffres indiquent la longitude dans le carré, les deux derniers la latitude). Les distances sont données en ligne droite depuis les localités utilisées comme repères; la mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu, de la date de l'observation et des initiales des observateurs (AG = Alain GÉVAUDAN, GJ = Gérard JOSEPH, JPA = Jean-Philippe ANGLADE, MN = Michel NICOLE). L'état de floraison des plantes observées est indiqué de la manière suivante: dB: très jeunes boutons; B: boutons; ddF: première fleur ouverte; dF: début de floraison; F: floraison; fF: fin de floraison; fff: extrême fin de floraison; FR: fruits.

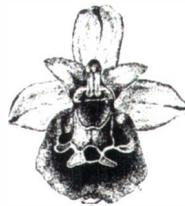
Ardèche (07)

1. EK8222 Malarce-sur-la-Thines, lieu-dit Lafigère. 400 m. Châtaigneraie sur substrat schisteux. Chaque année en juin depuis 1992 (AG): >100 *Epipactis helleborine* var *castanearum* F.
2. EK8222 Malarce-sur-la-Thines, lieu-dit Mourgue. 330 m. Yeuseraie sur substrat schisteux. Chaque année en juin depuis 1992 (AG): >100 *Epipactis helleborine* var *castanearum* F.
3. EK8419 Gravières, route des Eynessès à la D901, 0,6 km NO du croisement avec la D901. 500 m. Bord route et forêt mixte à *Castanea sativa* et *Pinus pinaster* sur substrat schisteux et gréseux. Chaque année en juin depuis 2008: >100 *Epipactis helleborine* var *castanearum* F.

4. EK8617 Gravières, SE du lieu-dit La Chapelle, route menant de la D901 à Brahic, 0,4 km SE du croisement. 360 m. Châtaigneraie et sa lisière 15.VII.2011: >10 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* fF.

Hérault (34)

5. DJ 8010 Saint-Pons-de-Thomières, route forestière vers Sainte-Colombe, NO du lieu-dit Falgayrous. 520 m. Yeuseraie sur substrat gréseux avec *Cephalanthera longifolia*. 28.VI.2009 (F. Bonnet) : 11 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* fF.
6. DJ8606 Saint-Jean-de-Minervois, bord de la D176 vers Coulouma, 0,4 km NE du lieu-dit la Lavagne. 425 m. Yeuseraie sur substrat schisteux. 28.VI.2008 (GJ & MN) : 5 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* fF.
7. DJ8711 400 m N Pardailhan, lieu-dit les Rocs Blancs. 615 m. Châtaigneraie sur substrat schisteux. 28.VI.2008 (GJ & MN): 9 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* fF.
8. DJ8918 Saint-Étienne-d'Albagnan, 0,2 km E de la D176 E2, à proximité du ruisseau du Montahuc. 285 m. Châtaigneraie avec *Cephalanthera rubra* et *Epipactis helleborine* var. *helleborine*. 21.VI.2008 (JPA): 10 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* F.
9. DJ9017 Saint-Étienne-d'Albagnan, bord de la D176 E2, 0,7 km SO du lieu-dit Campels. 350 m. Châtaigneraie. 21.VI.2009 (AG & MN): 2 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* F.
10. DJ9117 Saint-Étienne-d'Albagnan, 700 m SE du lieu-dit Campels. 460 m. Châtaigneraie avec *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* et *Orchis mascula*. 21.VI.2008 (JPA), 21.VI.2009 (AG & MN): > 100 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* F.
11. EJ0025 Colombières-sur-Orb, lieu-dit La Trappe. 350 m. Yeuseraie. 10.VI.2011 (MN): 12 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* F.
12. EJ0942 Avène, bord de la D8, 0,2 km E du Pas de la Lauze. 355 m. Châtaigneraie avec *Cephalanthera longifolia* et *C. rubra*. 28.VI.2008 (GJ & MN): > 30 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* fF.
13. EJ1045 Avène, E des Bains d'Avène, lieu-dit la Picatière. 590 m. Châtaigneraie avec *Cephalanthera rubra* et *Epipactis helleborine* var. *helleborine*. 20.VI.2010 (MN) : 9 *Epipactis helleborine* var. *castanearum* B.



Présence en Belgique d'un \times *Dactyloдения*, hybride intergénérique naturel entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*

par Felix BAETEN (*), Johan DIERCKX (**) et Pierre DELFORGE (***)

Abstract. BAETEN, F., DIERCKX, J. & DELFORGE, P.- Presence in Belgium of a \times *Dactyloдения*, intergeneric natural hybrid between *Dactylorhiza* and *Gymnadenia*. The first certain finding in Belgium of a natural intergeneric hybrid between *Dactylorhiza* and *Gymnadenia* is reported. Particularities and history of the site are evoked. It is the "Tier à la Tombe", a well-known nature reserve located at "Montagne Saint-Pierre" (Province of Liège, Wallonia). The hybrid is described in detail. Its parents are *Gymnadenia conopsea* var. *conopsea* and a member of the *Dactylorhiza maculata* species group difficult to identify. The difficulties to distinguish *D. fuchsii* from *D. maculata* in continental Europe are evoked. After a careful examination of the few individuals present on the site, a chalk grassland, it is concluded that they represent in all likelihood *D. fuchsii* with a more or less 'maculata-like' labellum. The nomenclatural difficulties of naming the hybrid *Dactylorhiza fuchsii* \times *Gymnadenia conopsea* are mentioned. It appears that its correct name is \times *Dactyloдения sancti-quintinii* (GODFREY) J. DUVIGNEAUD. The European distribution and the iconography of \times *Dactyloдения sancti-quintinii* are evoked. Two previous mentions of the presence of \times *Dactyloдения sancti-quintinii* in Belgium are examined; the oldest one is doubtful, the other erroneous.

Key-Words: *Orchidaceae*; *Dactylorhiza maculata* species group, *Dactylorhiza fuchsii*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, \times *Dactyloдения*, \times *Dactyloдения sancti-quintinii*. Flora of Belgium, Wallonia, province of Liège, Montagne Saint-Pierre.

Introduction

Le 28 mai 2011, la 'Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges' (SOENB) et le 'Studiegroep Europese en Mediterraane Orchideeën' (SEMO Vlaanderen) consacraient leur excursion annuelle commune à la visite de plusieurs sites de la partie belge de la Montagne Saint-Pierre (province de

(*) Monnixstraat 19, 3510 Hasselt, Belgique
E-mail: felix.baeten@scarlet.be

(**) Oud Gasthuisstraat 22, 2110 Wijnegem, Belgique
E-mail: johan.dierckx@pandora.be

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

Manuscrit déposé le 25.VI.2011, accepté le 21.IX.2011.

Liège). Guidé par le premier auteur, nous avons abordé, dans la matinée, le Tier à la Tombe (Emael, entité de Bassenge; UTM_{WGS84}: 31UFS8830). Du fait de la chaleur et de la sécheresse tout à fait exceptionnelles du printemps 2011, nous trouvâmes peu de plantes en bon état et en fleurs dans un tapis végétal déjà jaunissant.

Nous déplorions cette situation lorsque le deuxième auteur eut son attention attirée par deux plantes groupées, en tout début de floraison, ayant le port de *Gymnadenia conopsea* mais paraissant aberrantes ou hybridées. Quelques participants suggérèrent également qu'il pouvait s'agir d'un hybride, ce que confirma le troisième auteur après un examen général des deux plantes puis celui, rapproché, du gynostème. Ces deux individus, identiques, représentent certainement un hybride entre un *Dactylorhiza* et un *Gymnadenia* (= *xDactyloдения* GARAY & SWEET), combinaison hybride qui n'a jamais été signalée de manière certaine en Belgique.

Le site

La Montagne Saint-Pierre est un relief allongé d'orientation nord-sud, sur calcaires crétacés, qui longe la rive droite de la Meuse entre Liège (Belgique) et Maastricht (Limburg, Pays-Bas), dans le triangle constitué par les localités belges d'Hallembaye et de Bassenge, au sud, et la ville de Maastricht, au nord. Il comprend une série de collines, de coteaux ('tiers' ou 'thiers')⁽¹⁾ et des falaises de craie et de tuffeau. Dans les années 1930, le creusement du canal Albert a coupé en deux le massif, un peu au sud de la frontière belgo-néerlandaise. Par ailleurs, la frontière allemande ne se situe qu'à une vingtaine de km à l'est de la Montagne Saint-Pierre.

L'exceptionnel intérêt faunistique et floristique de la Montagne Saint-Pierre est connu depuis près de deux siècles grâce aux prospections de J.B.M. BORY DE SAINT-VINCENT (1821). Il 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, parfois qualifiée de provençale, a été maintes fois soulignée depuis (e.g. DUMOULIN 1868; DE WEVER 1913, 1938; HEIMANS 1923, 1938; MARÉCHAL 1941; MARÉCHAL & PETIT 1963; PETIT & RAMAUT 1970, 1985; PUTS 1979, 1984) et la Montagne Saint-Pierre a été logiquement intégrée dans le réseau Natura 2000 (site BE33003).

Le Tier à la Tombe (ou Tier Palmers) est un coteau s'élevant sur le flanc occidental de la partie belge de la Montagne Saint-Pierre, face à la vallée du Geer. Il doit son nom à la présence d'un petit tumulus gallo-romain du II^e siècle qui abrite une sépulture (PUTS 1984). Il s'élève sur la terrasse fluviale

(1) 'Tier' semble l'orthographe correcte (STEIN 1995).

glacière de la Meuse avec une pente variant entre 5° et 22° et est exposé à l'ouest et au sud-ouest. Il est constitué d'un socle de craie maastrichtienne surmonté d'un dépôt composé de sable, de limon éolien et de cailloux roulés acides d'origine ardennaise (PETIT 1986). Le sol de la partie crayeuse est alcalin (pH 7-8) et est colonisé par une variante du *Mesobrometum erecti* (unité CORINE 34.3222, cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1998), tandis que celui du sommet du coteau, sur graviers, est légèrement acide (pH 5-6) et occupé par une nardaie, particulière et très rare, du *Violion caninae* (WILLEMS & BLANCKENBORG 1975; WILLEMS 1982). Cependant, les poussières rejetées par une carrière de marne voisine ont récemment diminué l'acidité des sols, celui du sommet atteignant un pH de 7,2 en 1983. De nouvelles modifications ont ensuite été amenées par des rejets acides provenant de la même carrière; celle-ci avait en effet, cette fois, manipulé, sans autorisation, des déchets industriels fortement acides (pH 4) (BOTTIN 2007, 2011).

Le Tier à la Tombe, propriété communale, avait à l'origine une superficie de 6 ha. Il a été pâturé extensivement comme terre vaine pendant des siècles par des moutons et des chèvres. Il est réduit à environ 2 ha aujourd'hui à la suite de l'exploitation d'une gravière et de la mise en culture des parties les moins pentues. Même ainsi réduit, le site garde un intérêt floristique remarquable, avec la présence, entre autres, d'une Saxifragacée, *Parnassia palustris*, espèce hygrophile, en régression marquée, installée ici, de manière quelque peu inhabituelle, dans une pelouse sur craie (PETIT 1981, 1986; WILLEMS 1982), ou encore d'une gentiane, *Gentianella campestris*, dont c'est aujourd'hui la dernière station belge connue; elle avait déjà été remarquée là par BORY DE SAINT-VINCENT (1821).

La conservation de ce site remarquable a été et reste difficile. Il a failli disparaître à plusieurs reprises du fait de projets d'extension de l'exploitation du gravier ou de mises en culture. En 1974, une convention est signée entre les RNOB (Réserves Naturelles et Ornithologiques de Belgique) et l'Administration communale pour gérer le site, mais pas pour l'ériger en réserve naturelle. Cette convention a été dénoncée par l'Administration communale en 1984 (PETIT 1986). Le site fut enfin classé en 1987, érigé en réserve naturelle privée de Natagora (ex RNOB) en 2002, réserve agréée depuis mai 2007. Le Tier à la Tombe est aujourd'hui intégré dans un ambitieux programme LIFE visant à restaurer et interconnecter les diverses pelouses calcicoles de la Montagne Saint-Pierre (voir, à ce sujet: <http://heliantheme.eu>). Des menaces subsistent cependant encore sur le site à cause de projets récurrents de réexploitation des gravières (BOTTIN 2007, 2011).

À partir de 1976, le Tier à la Tombe a été débroussaillé et fauché régulièrement par des bénévoles sous la direction des RNOB (LEJEUNE & VERBEKE 1984). Depuis 2007, un programme de gestion a été réinstauré, avec, en rotation, débroussaillages, fauchages et pâturage par des ovins. Des membres du SEMO participent chaque année à ces chantiers de gestion.

Les orchidées du Tier à la Tombe

Plusieurs espèces d'Orchidées ont été signalées de longue date au Tier à la Tombe: *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. militaris* et *Platanthera bifolia*. *Orchis mascula* et *O. militaris* n'ont plus été revus sur le site depuis 1956. En 1978, *Dactylorhiza majalis*, espèce assez hygrophile, a fait son apparition sur la pelouse, ce qui, avec la présence de *Parnassia palustris* sur le même site indique que la craie sous-jacente est assez rétentive en eau (PETIT 1979, 1986; PETIT & RAMAUT 1985; COULON 1992).

En 1989, le Tier à la Tombe a été intégré dans la liste des sites sélectionnés par la SOENB pour le 'Suivi de l'environnement wallon par bio-indicateurs' dans le cadre d'une convention avec la Région Wallonne (voir, par exemple, DEVILLERS et al. 2001). Pendant 16 ans, de 1990 à 2005 inclus, les espèces d'Orchidées du Tier à la Tombe et leurs effectifs ont été recensés à plusieurs reprises chaque année par des membres de la SOENB, d'abord J. CLAESSENS et J. KLEYNEN (Geulle, Pays-Bas), puis B. BREUER (Eupen, Belgique). Il ressort de la base de données des observations, gérée par É. WALRAVENS (SOENB), que 8 espèces d'Orchidées ont été recensées sur le site durant cette période (entre parenthèses: effectif maximum de plantes fleuries enregistré pour l'espèce en 16 ans de comptages): *Coeloglossum viride* (1), *Dactylorhiza "maculata"* (4), *D. majalis* (14), *Gymnadenia conopsea* (78), *Neottia ovata* (56), *Orchis anthropophora* (1), *Platanthera bifolia* (94) et *P. chlorantha* (1). Pour chaque espèce, le nombre de plantes fleuries varie fort d'une année à l'autre. Les espèces les moins bien représentées comme les plus abondantes sont susceptibles de ne pas apparaître certaines années.

Lors de notre visite sur le site, le 28 mai 2011, une année défavorable pour les floraisons (cf. supra, Introduction), nous avons noté un individu de *Dactylorhiza majalis* (desséché), 6 *D. maculata* s.l. (en fleurs, les fleurs du bas de l'inflorescence déjà brunissantes, celles du haut encore en boutons), 88 *Gymnadenia conopsea* (la plupart en boutons, ceux-ci se desséchant souvent avant qu'ils ne puissent s'ouvrir), environ 60 *Neottia ovata* (rosettes de feuilles stériles ou en début de floraison, mais alors la tige molle, les plantes, déshydratées, le plus souvent courbées vers le sol ou couchées) ainsi que 2 individus hybrides. Aucun *Platanthera bifolia*, normalement abondant sur le site, n'était visible.

L'hybride

Les deux individus hybrides ont été trouvés à proximité immédiate de *Dactylorhiza maculata* s.l. et de *Gymnadenia conopsea*. Les deux hampes sont presque contiguës, d'aspect similaire; ces deux individus forment vraisemblablement un clone. La hampe la plus robuste, haute de 23,5 cm, est munie d'une inflorescence longuement conique, composée de 34 boutons et de 3 fleurs basales entrouvertes (Pl. 1-2, pp. 56-57). L'inflorescence du second exemplaire, haut de 20,5 cm, est de même forme et porte un nombre équivalent de boutons floraux dont aucun n'est ouvert.

Le 2 juin 2011, à la suite de températures exceptionnellement élevées, presque toutes les fleurs de l'exemplaire le plus petit étaient épanouies, la plante mesurait alors 25 cm de hauteur et l'inflorescence était subcylindrique (Pl. 2). Malheureusement, la hampe du second exemplaire avait été sectionnée à mi-hauteur (repas d'un lapin vorace ou prélèvement par un collectionneur avide?), ce qui n'a pas permis d'en examiner la forme ni les fleurs. À ce moment, les *Dactylorhiza maculata* s.l. étaient déjà complètement défleuris. Le 9 juin 2011, l'hybride était en fin de floraison (Pl. 2).

Le plus grand individu hybride porte 4 grandes feuilles caulinaires implantées dans le bas de la tige et 5 feuilles bractéiformes. Les feuilles basales sont étroitement lancéolées, canaliculées, arquées vers l'extérieur et sinuées, sans macule sur la face supérieure ni teinte grisâtre sur la face inférieure. Leur aspect général est donc proche de celui des feuilles de *Gymnadenia conopsea* chez qui les feuilles sont cependant plus nombreuses, plus étroites, plus ascendantes et moins arquées.

Les boutons floraux de l'hybride sont dressés vers le haut et déjà muni d'un long éperon aigu, violet, égalant presque l'ovaire; il est sinué et manifestement nectarifère au sommet. Ces caractères s'observent chez *Gymnadenia conopsea* chez qui, une fois la fleur épanouie, l'éperon est cependant plus long. Les fleurs sont petites, avec un labelle d'une largeur de 6 mm environ. Elles sont discolores, le casque et les sépales latéraux sont violet soutenu, le labelle est lilas très pâle. C'est cette coloration inhabituelle qui a d'abord attiré l'attention sur les plantes. Le labelle est dépourvu d'ornementation; sa nervuration, sa silhouette et sa découpe sont celles de très petites fleurs de *D. maculata* s.l. Une fois la fleur de l'hybride pleinement épanouie, les sépales latéraux, oblongs, s'étalent vers le haut, en formant un angle de 30° par rapport à l'horizontale, position intermédiaire entre celle des sépales latéraux de *Dactylorhiza maculata* s.l. (angle de 45-70° vers le haut) et de *Gymnadenia conopsea* (angle de 30° vers le bas). À la base du labelle, l'entrée de l'éperon est largement ouverte, bien plus ouverte que chez *G. conopsea*, mais avec un diamètre plus petit que chez *Dactylorhiza maculata* s.l. Le gynostème de l'hybride porte deux pollinies courtes et rapprochées à la base, comme chez *Gymnadenia conopsea*, mais elles sont vert foncé et leur rétinacle est recouvert d'une bursicule comme chez *Dactylorhiza maculata* s.l., alors que les rétinacles sont nus et que les pollinies sont jaunâtre pâle chez *Gymnadenia conopsea*. Enfin, caractéristique propre ou effet de la sécheresse, les fleurs de l'hybride semblent peu odorantes, bien qu'un faible parfum, proche de celui de *Gymnadenia conopsea*, ait été détecté chez les trois fleurs qui commençaient à s'ouvrir le 28 mai.

Les parents de l'hybride

Gymnadenia

Le seul *Gymnadenia* présent sur le site, comme dans toute la Montagne Saint-Pierre d'ailleurs, est *G. conopsea*. Plusieurs taxons infraspécifiques ont

parfois été reconnus au sein de cette espèce, mais il s'agit ici de la var. *conopsea* dans son sens le plus strict. Les caractères provenant de *Gymnadenia* dans l'hybride, particulièrement le port général, l'aspect des feuilles, la couleur des fleurs et la longueur de l'éperon, montrent bien que l'un des deux parents de celui-ci est *G. conopsea* var. *conopsea*.

Dactylorhiza

La couleur du labelle de l'hybride, ainsi que son stade de floraison, très peu avancé, indiquent que le second parent, un *Dactylorhiza*, ne peut pas être *D. majalis*, dont les fleurs sont pourpre foncé et qui est complètement déflori sur le site le 28 mai 2011, quand *Gymnadenia conopsea* et l'hybride entament à peine leur floraison. C'est donc ici clairement *Dactylorhiza maculata* s.l., plus tardif que *D. majalis* et muni de fleurs blanchâtres, qui doit être considéré comme le second parent de l'hybride.

Bien qu'ils croissent sur une pelouse calcicole sur craie, les quelques rares individus du groupe de *Dactylorhiza maculata* du Tier à la Tombe ont souvent été identifiés à *D. maculata* s. str. (par exemple, récemment encore, BOTTIN 2007, 2011). Cette identification se fait généralement sur la base de la morphologie florale, voire même de la seule découpe du labelle. Comme cela a été fréquemment souligné (e.g. HESLOP-HARRISON 1951; BISSE 1963; NELSON 1976; LANDWEHR 1977, 1982; WIEFELSPÜTZ 1977; REINHARD 1985, 1990; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; BATEMAN & DENHOLM 1989; TYTECA & GATHOYE 1990; DUFRÈNE et al. 1991; DELFORGE 1994, 1995A,B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; TYTECA 1998, 2005; KREUTZ & DEKKER 2000; BAUMANN et al. 2005; DELFORGE & KREUTZ 2005), c'est insuffisant pour arriver à discriminer *D. maculata* et *D. fuchsii*, particulièrement lorsque les caractères du labelle sont peu affirmés, ce qui est malencontreusement le cas des plantes du Tier à la Tombe.

Dactylorhiza maculata* versus *D. fuchsii

Dactylorhiza maculata est une espèce tétraploïde ($2n=80$) plus ou moins acidiphile, distincte et dérivée de *D. fuchsii*, espèce ancestrale, généralement diploïde et calcicole ($2n=40$). Cette hypothèse ancienne (e.g. VERMEULEN 1938, 1947; HAGERUP 1944; HESLOP-HARRISON 1949, 1951) a été amplement confirmée par des analyses caryologiques et génétiques utilisant divers marqueurs moléculaires (e.g. HEDRÉN 1996; PRIDGEON et al. 1997; BATEMAN et al. 2003; HEDRÉN et al. 2001; BATEMAN & DENHOLM 2003; DEVOS et al. 2003, 2006), bien que des individus attribués à *D. fuchsii* dans les Alpes et en Europe médiane se soient révélés être tétraploïdes voire triploïdes (e.g. GROLL 1965, 1968; VÖTH & GREILHUBER 1980; REINHARDT 1988; REINHARD et al. 1991; STHÄLBERG 2007). Cependant, l'exactitude de l'identification des échantillons de GROLL a été mise en doute par VERMEULEN (1980).

Dactylorhiza fuchsii a été décrit du Kent, Angleterre (DRUCE 1915); ses fleurs, au moins dans les îles Britanniques et dans les zones continentales proches de l'Atlantique, ont un labelle profondément trilobé, les 3 lobes ayant une

largeur à peu près égale, le médian étant plus allongé que les latéraux, ce qui peut être quantifié par un indice labellaire supérieur à 1,30, et voisinant souvent 1,40, contre environ 1,20 pour *D. maculata* (e.g. HESLOP-HARRISON 1951; BATEMAN & DENHOLM 1989; DUFRÈNE et al. 1991; pour le calcul de l'indice labellaire, voir, par exemple, DELFORGE 2005 & 2006: 229, 2007: 95). Cependant, dans la description latine d'«*Orchis fuchsii*», DRUCE (1915: 106) mentionne d'autres caractères discriminants. Il écrit, notamment, que la feuille basale de cette espèce est élargie et arrondie au sommet, de forme obovale donc, ce qui n'est pas le cas chez «*O. maculata*», qui possède généralement en effet une feuille basale plus allongée, plus large dans la moitié proximale et à sommet aigu, de forme longuement lancéolée donc.

En plus de la découpe du labelle, ce caractère foliaire et d'autres, progressivement mis en évidence, seront repris par divers auteurs pour séparer les deux taxons (e.g. VERMEULEN 1947, 1958; SUMMERHAYES 1951, 1976; ZADOKS 1954; HUNT & SUMMERHAYES 1968; TOURNAY 1968; NELSON 1976; LANDWEHR 1977, 1982; REINHARD 1985, 1990; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; JAGIELLO 1988; BATEMAN & DENHOLM 1989; DUFRÈNE et al. 1991; REINHARD et al. 1991; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; GATHOYE & TYTECA 1994; TYTECA 1998, 2005, 2008; TYTECA & GATHOYE 2005). Il s'agit essentiellement de la forme de l'inflorescence, de celles des feuilles et de leurs macules, de la couleur de la face inférieure des feuilles, de la taille, de l'ornementation et de la couleur de fond du labelle, ainsi que de la forme et de la taille de l'éperon.

Cependant, tous les auteurs qui viennent d'être cités précisent que les variations morphologiques des deux taxons sont importantes, avec un recouvrement de l'intervalle de variation de leurs caractères morphologiques, tant végétatifs que floraux. Aucun des caractères évoqués ici ne sont donc absolument discriminants. En conséquence, il faut s'attendre à trouver parfois des plantes et des populations difficiles à assigner à l'une ou l'autre espèce. Cette variation importante est tantôt attribuée à la variabilité intrinsèque des deux espèces, tantôt à l'influence du milieu, à des phénomènes d'introgression ou à des hybridations. DRUCE (1915: 106), déjà, signalait avoir observé des formes intermédiaires entre «*Orchis maculata*» et «*O. fuchsii*» dans les îles Britanniques; il estimait qu'il s'agissait d'hybrides entre ces deux espèces. Il les a nommés «*Orchis transiens*» (DRUCE 1916: 213).

L'apparente impossibilité de délimiter nettement les deux espèces sur toute leur aire de distribution a été diversement appréciée de sorte que l'acceptation de *Dactylorhiza maculata* et de *D. fuchsii* comme espèces distinctes a été et est encore l'objet de controverses.

En Belgique, *Dactylorhiza fuchsii* a longtemps été considéré comme une sous-espèce de *D. maculata* (sub nom. *D. maculata* subsp. *meyeri*, par exemple, DE LANGHE et al. 1967, 1973; TOURNAY 1968; VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1972; PARENT 1980; BRUYNSEELS 1981; THOEN 1982; MEERTS et al. 1983 et, pour la Montagne Saint-Pierre, PETIT 1979, 1981). La reconnaissance au rang spécifique de *D. fuchsii* par la Flora Europæa (SOO 1980) entraîna celle des auteurs

de la nouvelle Flore de Belgique (DE LANGHE et al. 1983), puis celle de la plupart des botanistes belges. Elle ne s'est pas faite sans réserves (par exemple LAMBINON 1994: 94), notamment parce que *D. maculata* avait été trouvé sur une pelouse calcaire dans le Hainaut (J. DUVIGNEAUD in COULON 1986; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; TYTECA & GATHOYE 1990) et que des formes de transitions entre les deux espèces ou des hybrides avec d'autres *Dactylorhiza* avaient été signalés qui rendaient parfois des identifications de *D. fuchsii* très incertaines (e.g. COULON 1992; PARENT 1993; KERGER et al. 1995).

Des variations semblant liées au milieu ont également été mises en évidence. Ainsi, les plantes des pelouses calcaires de l'Entre-Sambre-et-Meuse, par exemple, paraissent plus variées, avec une découpeure du labelle approchant parfois de celle de *D. maculata*. Cette tendance est encore plus marquée dans les populations forestières de la Calestienne (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986). À la suite d'analyses morphométriques complexes, une variante particulière de *D. fuchsii* est d'ailleurs détectée en Famenne (Wallonie), tandis qu'est illustrée une forme de *D. fuchsii* avec des labelles de type "*maculata*" provenant de Haute-Savoie, en France (TYTECA & GATHOYE 2005). Notons qu'il y a plus d'un siècle déjà, THIELENS (1873) pour des plantes belges, ou encore notamment BRÉBISSON (1879) et CAMUS (1892), pour des plantes françaises, avaient décrit des variétés d'*Orchis maculata* basées sur une liaison plus ou moins explicite entre morphologie et écologie: par exemple, plantes de coteaux arides (var. "*triloba*"), de prairies (var. "*media*"), de marais (var. "*paludosa*", "*palustris*").

Aux Pays-Bas également, *Dactylorhiza maculata* et *D. fuchsii* ont été reconnus comme espèces (e.g. VERMEULEN 1968; LANDWEHR 1977; KREUTZ 1987, 1994, 2001, 2005; KREUTZ & DEKKER 2000). Cette reconnaissance avait été suggérée, d'ailleurs, à partir de l'observation de populations du Zuid-Limburg, où se situe la partie néerlandaise de la Montagne Saint-Pierre (GRÉGOIRE 1946).

En Allemagne, la prise en compte de *Dactylorhiza fuchsii* comme espèce distincte de *D. maculata* a été acceptée par quelques spécialistes (par exemple, SENGHAS 1968; FÜLLER 1972; WIEFELSPÜTZ 1977), mais, plus souvent, les orchidologues allemands ont refusé de distinguer les deux taxons. Par exemple, ALMERS et al. (2001: 150) écrivent que, dans le Land de Rhénanie du Nord-Westphalie, voisin de la Montagne Saint-Pierre, *D. «maculata ssp. maculata»* et *D. «maculata ssp. fuchsii»* ne peuvent être distingués; ils traitent donc, dans leur monographie, ces deux taxons comme un seul ensemble, sous le nom de *D. maculata*. Comme ils estiment également *D. fuchsii* impossible à délimiter, SUNDERMANN (1970, 1975, 1980), BAUMANN et KÜNKELE (1982, 1988), BUTTLER (1986, 1991), KALLMEYER et ZIESCHE (1996) ou encore HAHN et al. (2006: 140-141) le considèrent comme une sous-espèce, une variété, une simple variante, voire un synonyme de *D. maculata*. Paradoxalement, dans une monographie sur les orchidées de Thuringe (ECCARIUS 1997) et dans une monumentale monographie sur les orchidées allemandes (BAUMANN et al. 2005), c'est cette fois à *D. fuchsii* qu'est attribué la quasi totalité des mentions d'Allemagne. *D. maculata* est tenu, dans ces deux ouvrages, pour une espèce

rarissime, difficile à identifier et ne pouvant dès lors pas être prise en compte ou cartographiée.

Le *Dactylorhiza maculata* s.l. du Tier à la Tombe

Au Tier à la Tombe, *Dactylorhiza maculata* s.l. a été représenté jusqu'à présent par 6 individus au maximum. Ceux-ci paraissent garder le même aspect général d'année en année quelles que soient les conditions climatiques, ainsi que l'ont noté ceux qui ont effectué les comptages des orchidées du site pendant 16 ans (B. BREUER, comm. pers à PD le 28.V.2011). Les plantes sont assez petites, munies d'une inflorescence subcylindrique souvent compacte, composée de fleurs elles-mêmes assez petites (largeur du labelle environ 10 mm). Du fait des conditions climatiques défavorables du printemps 2011, seuls 2 individus ont paru suffisamment peu affectés par la sécheresse pour pouvoir être photographiés et examinés en détails (Pl. 1), ce qui ne constitue pas un échantillon statistiquement valable, loin s'en faut. Remarquons que la prise en compte des 6 individus du site ne modifierait pas sensiblement la validité de cet échantillon.

La feuille basale des deux individus examinés est arrondie au sommet, avec une plus grande largeur dans la moitié distale. La couleur de la face inférieure des feuilles est vert grisâtre; elle paraissait légèrement brillante, mais la déshydratation des feuilles les faisaient déjà jaunir et ternir, rendant leur coruscation difficile à évaluer. Par ailleurs, les macules foliaires sont peu nombreuses et pâles. L'examen des feuilles révèle donc au moins une et peut-être deux particularités propres à *Dactylorhiza fuchsii*.

L'inflorescence est subcylindrique chez les deux individus examinés, assez dense chez l'un, très compacte chez l'autre, mais elle s'est mal développée chez ce dernier comme l'indique la mauvaise résupination des fleurs qui sont inclinées en tous sens. Il n'est d'ailleurs pas possible de tirer parti de la forme de l'inflorescence pour déterminer ces plantes, tant ce caractère est variable chez *Dactylorhiza fuchsii* et *D. maculata*. Il est de plus manifestement influencé, en l'occurrence ici, par la sécheresse du printemps 2011.

Les fleurs ont une taille assez réduite, qui entre dans la partie inférieure de l'intervalle de variation morphométrique de *Dactylorhiza fuchsii* comme de *D. maculata*. Leur couleur de fond est blanchâtre, avec une ornementation assez peu marquée, violacée, qui, sur le labelle, ne paraît ni se concentrer clairement autour de l'axe médian (*D. fuchsii*), ni être dispersée plus ou moins régulièrement jusqu'aux bords de celui-ci (*D. maculata*). L'examen de l'éperon ne donne pas un résultat plus tranché. Ceci n'est pas étonnant puisque les fiches descriptives et les clefs de détermination les plus fines précisent, par exemple: 1,4-2,2 (-2,5) mm de diamètre à la base de l'éperon (*D. fuchsii*) versus 1,2-1,8 mm (*D. maculata*), ainsi qu'éperon un peu plus court (3/4) à aussi long que l'ovaire (*D. fuchsii* et *D. maculata*), souvent droit (*D. fuchsii*) ou un peu incurvé vers le bas (*D. maculata*) (e.g. HESLOP-HARRISON

1951; VERMEULEN 1958; LANDWEHR 1977, 1982; BATEMAN & DENHOLM 1985; REINHARD 1985; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; GATHOYE & TYTECA 1994; TYTECA 2005; TYTECA & GATHOYE 2005). Chez les deux individus examinés, la taille de l'éperon entre dans la zone de recouvrement des intervalles de variation morphométrique des deux espèces (diamètre 1,4-1,8 mm); chez le premier individu, l'éperon est relativement droit, chez le second, il est un peu descendant et suit l'ovaire...

Restent donc la découpeure du labelle et l'indice labellaire pour tenter d'identifier précisément les deux plantes. L'examen visuel montre que leurs fleurs possèdent un lobe médian du labelle aussi large et parfois un peu plus large que les lobes latéraux, une configuration attribuée généralement à *Dactylorhiza fuchsii*. Par ailleurs, les fleurs du premier individu ont un lobe médian du labelle aussi long à un peu plus long que les lobes latéraux, tandis que chez le second, le lobe médian est constamment aussi long que les latéraux. L'indice labellaire, calculé par l'un d'entre nous (PD) sur des photographies numériques prises à cet effet et très agrandies, donne 1,18 pour la première plante, 1,15 pour la seconde, ce qui renvoie nettement à *D. maculata* selon TYTECA (2005) et TYTECA et GATHOYE (2005). Notons, cependant, que HESLOP-HARRISON (1949), inventeur de cet indice labellaire, estimait que celui-ci est de 1,2-1,6 pour *D. fuchsii* versus 0,8-1,2 pour *D. maculata*. L'indice labellaire de nos deux exemplaires se situe donc très près de la limite assignée aux deux espèces par HESLOP-HARRISON.

La morphologie des deux individus examinés ne présentant pas un ensemble univoque de caractères tranchés, nous pourrions être tentés de les déterminer en nous basant sur l'écologie, en l'occurrence, calcicole: *Dactylorhiza fuchsii*, acidiphile: *D. maculata*. Certains ouvrages recourent parfois à ce critère au travers de leurs clefs (e.g. LAMBINON et al. 1993, 2004; voir aussi TYTECA 2005: 232). Cet usage ne nous semble cependant pas judicieux du fait du signalement de *D. fuchsii* dans des milieux acides et, inversement, de *D. maculata* sur des pelouses calcaires (cf. supra), sans oublier les problèmes posés par les populations établies sur des substrats neutroclines. Par ailleurs, le Tier à la Tombe, de ce point de vue, est un site particulier, puisque constitué d'un socle de craie, donc alcalin, surmonté d'un dépôt de graviers légèrement acide. Qu'en est-il des eaux qui percolent et qui sont retenues dans la craie? De plus, l'acidité des sols du site, nous l'avons vu, a été modifiée récemment par des rejets industriels, d'abord dans le sens d'une réduction de l'acidité, puis, au contraire, dans le sens de son augmentation.

Les 'moyens ordinaires' ne nous permettent donc pas d'identifier sans aucune réserve les *Dactylorhiza maculata* s.l. du Tier à la Tombe. L'idéal serait d'examiner le caryotype des plantes ou, mieux encore, de recourir à des analyses moléculaires plus fines, puisque certains *D. fuchsii* se sont révélés être tétraploïdes, semble-t-il (cf. supra). En l'absence de ces données génétiques, il nous paraît qu'il y a plus de caractères morphologiques (et, subsidiairement, écologiques) qui incitent à identifier les quelques individus du Tier à

la Tombe à *D. fuchsii* plutôt qu'à *D. maculata*. Sur le terrain, le 28 mai 2011, cette opinion était partagée par P. DEVILLERS (comm. pers. à PD).

Il faut encore noter qu'à la Montagne Saint-Pierre, sur le site d'Heyoul, très voisin du Tier à la Tombe, fleurissent des *Dactylorhiza fuchsii* bien caractérisés, que nous avons vus et photographiés lors de notre excursion. Nous avons aussi observé, le même jour, dans l'oseraie de Lanaye, autre site majeur de la Montagne Saint-Pierre et assez proche du Tier à la Tombe, de nombreux *D. fuchsii* dont certains, très minoritaires, montraient une approche morphologique nette des plantes du Tier à la Tombe, avec de nombreux intermédiaires.

Bien qu'aucun des arguments exposés ici ne nous paraisse décisif, dans l'état actuel des connaissances, nous pensons qu'il faut identifier à *Dactylorhiza fuchsii* les *Dactylorhiza* du groupe de *D. maculata* du Tier à la Tombe.

Le nom de l'hybride

Une fois les parents déterminés, attribuer un nom à l'hybride du Tier à la Tombe devrait être simple; malheureusement, il n'en est rien parce que plusieurs problèmes se posent, pour partie liés aux difficultés de délimitation de *Dactylorhiza fuchsii* vis-à-vis de *D. maculata*, qui viennent d'être exposées.

Le genre hybride *Dactylorhiza* × *Gymnadenia* a, dans un premier temps, été nommé ×*Orchigymnadenia* par CAMUS (1892: 477). Après la séparation des *Dactylorhiza* et des *Orchis*, les noms ×*Dactyloдения* et ×*Dactylogymnadenia* ont été créés la même année, respectivement par GARAY et SWEET (1966) et par SOÓ (in SOÓ & BORSOS 1966). Une confusion s'en est suivi parce que la publication de SOÓ et BORSOS est datée de 1965 bien qu'elle n'ait été effectivement publiée qu'en août 1966. C'est en fait ×*Dactyloдения* GARAY & SWEET, effectivement publié en avril 1966, qui est prioritaire (SENGHAS & SUNDERMANN in POTLČEK 1968: 104, note 2; PEITZ 1972). Pourtant, ×*Dactylogymnadenia* a encore été récemment utilisé (e.g. HAUZINGER 1976; KÜMPEL 1996; ECCARIUS 1997). Suivant la systématique adoptée dans le genre *Dactylorhiza*, une quinzaine à une vingtaine de ×*Dactyloдения* différents ont été reconnus (e.g. PEITZ 1972; AVERYANOV 1990), parmi lesquels *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea*, semble, de beaucoup, la combinaison la moins rare.

Bien avant la description d'*Orchis fuchsii* par DRUCE (1915), un premier hybride entre «*Orchis maculata*» et *Gymnadenia conopsea* a été décrit d'Autriche par REICHARDT (1876) sous le nom d'*Orchis heinziana*. Cette épithète a un temps été utilisée pour nommer les hybrides entre *Dactylorhiza maculata* s.l. et *Gymnadenia conopsea* (e.g. CAMUS 1908; CAMUS & CAMUS 1928-1929; KELLER et al. 1930-1940). Cependant, si *Orchis heinziana* a été accepté comme hybride par CAMUS [1892: = ×*Orchigymnadenia heinziana* (REICHARDT) E.G. CAMUS], par GARAY et SWEET [1966: = ×*Dactyloдения heinziana* (REICHARDT) GARAY & SWEET], par HAUZINGER [1976: = ×*Dactylogymnadenia heinziana* (REICHARDT) HAUZINGER] ou



Planche 1. *x**Dactylodenia sancti-quintinii* au Tier à la Tombe et ses parents.
(28.V.2001. Emael, Montagne Saint-Pierre, province de Liège, Belgique).

En haut: *Dactylorhiza fuchsii*, les deux inflorescences analysées.

En bas à gauche: *Gymnadenia conopsea* var. *conopsea*; à droite: *x**Dactylodenia sancti-quintinii*.

(photos P. DELFORGL)

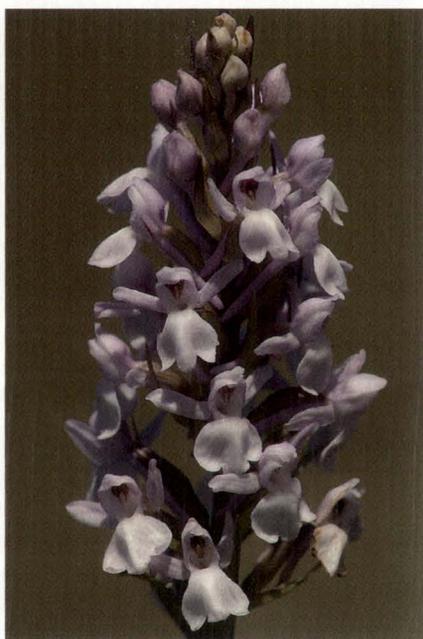


Planche 2. *×Dactyloдения sancti-quintinii* au Tier à la Tombe
(Emael, Montagne Saint-Pierre, province de Liège, Belgique).

En haut à gauche: 28.V.2011; la présence d'une bursicule est visible; à droite; 9.VI.2011; notez la position des sépales latéraux. En bas: 3.VI.2001; une hampe a été sectionnée; l'inflorescence qui subsiste est en pleine floraison.

[photos F. BAETEN (haut) et J. DIERCKX (bas)]

par AVERYANOV (1986: = \times *Dactyloдения heinziana* (REICHARDT) AVERYANOV comb. superfl.), il a par contre été considéré non comme un hybride, mais comme un morphe plus ou moins déviant d'*Orchis maculata* par BECK [1890, = *O. maculata* var. *heinziana* (REICHARDT) BECK], par VERMEULEN [1958: = *Dactylorhiza maculata* f. *heinziana* (REICHARDT) VERMEULEN], par SOÓ [1960, 1962: = *Dactylorhiza maculata* var. *heinziana* (REICHARDT) SOÓ], par PEITZ (1972) ou encore par SUNDERMANN (1970, 1975, 1980). Plus récemment, *Orchis heinziana* a été qualifié de nomen confusum qu'il conviendrait de ne plus utiliser (GATHOYE & TYTECA 1994: 77).

Par ailleurs, E.G. CAMUS (1890: 217) a décrit du Cher (France) un hybride entre «*Orchis maculata*» et *Gymnadenia conopsea* sous le nom de *Gymnadenia \times legrandiana* [= \times *Orchigymnadenia legrandiana* (E.G. CAMUS) E.G. CAMUS, = \times *Dactylogymnadenia legrandiana* (E.G. CAMUS) SOÓ, = \times *Dactyloдения legrandiana* (E.G. CAMUS) PEITZ]. *Dactylorhiza maculata* s. str. est le plus souvent considéré comme étant l'un des deux parents de \times *Dactyloдения legrandiana* (e.g. VERMEULEN 1958; PEITZ 1972; DANESCH & DANESCH 1977; FÜLLER 1978; GATHOYE & TYTECA 1994; PARENT 1995). Récemment, KRETZSCHMAR (2005: 699-700), a affirmé, de manière assez confuse, que, parce qu'il aurait été décrit d'une région calcaire, \times *Dactyloдения legrandiana* aurait pour parent *Dactylorhiza fuchsii* et non *D. maculata* s. str., mais que, en tout état de cause, ce parent est certainement un *D. maculata* s.l. Cette assertion est publiée dans le contexte de la monographie des orchidées d'Allemagne (BAUMANN et al. 2005) où, rappelons-le, la quasi-totalité des *D. maculata* s.l. allemands sont rapportés à *D. fuchsii* tandis que *D. maculata* est considéré comme impossible à déterminer et donc à prendre en considération (cf. supra). En conséquence, selon KRETZSCHMAR (2005) la combinaison *Dactylorhiza maculata* (s. str.) \times *Gymnadenia conopsea* devrait être nommée \times *Dactyloдения legrandiana* n. subsp. *evansii* (DRUCE) GATHOYE & D. TYTECA, taxon qu'il faudrait probablement élever, toujours selon KRETZSCHMAR, au rang de notho-espèce. Rappelons que *Orchis \times evansii* est le nom donné sans ambiguïté par DRUCE (1916) à l'hybride *Dactylorhiza ericetorum* \times *Gymnadenia conopsea* et qu'AVERYANOV (1986) a effectué la combinaison nécessaire au rang spécifique pour amener l'épithète *evansii* dans le genre \times *Dactyloдения* [\times *Dactyloдения evansii* (DRUCE) AVERYANOV].

En 1921, A. CAMUS a décrit de Saint-Martin-Vesubie (Alpes-Maritimes, France) \times *Orchigymnadenia heinziana* (REICHARDT) E.G. CAMUS var. *gracilis* A. CAMUS, hybride entre *Gymnadenia conopsea* et *Orchis maculata* var. *brachystachys* A. CAMUS. (CAMUS 1921: 4). Bien qu'il soit un synonyme de *Dactylorhiza savogienensis*, *Orchis maculata* var. *brachystachys* a d'abord été identifié à *Dactylorhiza fuchsii*. En conséquence, SOÓ (in SOÓ & BORSOS 1966: 318) puis PEITZ (1972: 189) ont effectué les combinaisons nécessaires pour pouvoir nommer, au rang spécifique, l'hybride *Dactylorhiza fuchsii* \times *Gymnadenia conopsea* à partir de la description de A. CAMUS [respectivement \times *Dactylogymnadenia gracilis* (A. CAMUS) SOÓ et \times *Dactyloдения gracilis* (A. CAMUS) PEITZ]. Ce faisant, PEITZ (1972: 189) cite comme basionyme « \times *Orchigymnadenia gracilis* A. CAMUS», ce qui est inexact, ce binôme n'est indiqué que dans la légende de la planche 85 de CAMUS (1921) et non dans la description latine. Cette erreur de PEITZ (1972) peut faire penser que la priorité de l'épithète *gracilis* au rang spécifique date de 1921 et non de

1966. En conséquence probablement, pour nommer la combinaison *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea*, ×*Dactylogymnadenia gracilis* est utilisé par KÜMPEL (1996) et ECCARIUS (1997), tandis que ×*Dactylodenia gracilis* l'est notamment par PROCHÁZKA et VELÍSEK (1983) et par PERKO (2004).

Enfin, GODFERY (1933: 145) a décrit sous le nom de ×*Orchigymnadenia st.-quintinii* un hybride dont les parents sont clairement *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia conopsea*. Cet hybride a, grosso modo, un port proche de celui de *G. conopsea*, mais les rétinacles des pollinies sont recouverts d'une bursicule, comme chez *Dactylorhiza*. C'est aussi le cas de l'hybride du Tier à la Tombe. L'épithète *sancti-quintinii* ayant, au rang spécifique, une priorité de 33 ans sur *gracilis*, J. DUVIGNEAUD effectua la combinaison nécessaire pour l'amener dans le genre ×*Dactylodenia* (in DE LANGHE et al. 1983: 922). ×*Dactylodenia sancti-quintinii* (GODFERY) J. DUVIGNEAUD (souvent orthographié *st.-quintinii*) est utilisé notamment par LAMBINON et al. (1993, 2004), GATHOYE et TYTECA (1994), HENDOUX et al. (1995), FOLEY et CLARKE (2005) ou encore MEIJRINK et ENGELS (2009) pour nommer l'hybride *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea*.

Si l'hybride du Tier à la Tombe a bien pour parent *Dactylorhiza fuchsii*, il découle de ce qui précède que le nom correct qui doit lui être appliqué semble, dans l'état actuel des connaissances, ×*Dactylodenia sancti-quintinii* (GODFERY) J. DUVIGNEAUD.

Les mentions de la présence de ×*Dactylodenia sancti-quintinii* en Belgique

Les mentions de ×*Dactylodenia sancti-quintinii* faites dans les éditions successives de la nouvelle Flore de Belgique (DE LANGHE et al. 1983; LAMBINON et al. 1993, 2004) concernent explicitement le Tertiaire parisien (France), comme d'ailleurs celles de ×*Dactylodenia lawalreei* P. DELFORGE & D. TYTECA, hybride entre *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia odoratissima*, décrit de la région de Laon (DELFORGE & TYTECA 1982).

Un «hybride probable» entre *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia conopsea* a été signalé en Wallonie, de l'Ourthe moyenne (DEMOULIN 1984). Malencontreusement, cette trouvaille n'a pas été documentée par des photographies ou un dépôt d'herbier. Guidé notamment par l'auteur de cette mention, la SOENB a visité, le 29 juin 1985, la carrière de l'Alouette à Hotton, où la plante avait été observée. Bien que l'endroit où elle fleurissait ait été très précisément indiqué et attentivement examiné par les nombreux participants, elle n'a pas été retrouvée (COULON 1986). Par contre, de nombreux *G. conopsea*, parfois très robustes, ont été observés sur le site. En 1989, la carrière de l'Alouette a été intégrée, comme le Tier à la Tombe, dans la liste des sites sélectionnés par la SOENB pour le 'Suivi de l'environnement par bio-indicateurs' en Région Wallonne. Pendant plus de 20 ans, de 1989 à 2010 inclus, les espèces d'Orchidées de la carrière de l'Alouette et leurs effectifs ont été recensés par l'un d'entre nous (PD). Bien que particulièrement recherché lors de chaque visite, l'hybride n'a jamais été revu sur ce site.

Par ailleurs, la présence de *×Dactyloдения sancti-quintinii* en Flandre a été récemment publiée, sans plus de précisions, par MEIJRINK et ENGELS (2009). Cette mention est basée sur une intervention faite dans un forum internet consacré aux Orchidées d'Europe. M. ENGELS y fait part de la découverte, aux Pays-Bas, d'un individu paraissant hybride et demande à ce qu'il soit identifié. W. VAN DEN BUSSCHE détermine correctement la plante comme *×Dactyloдения sancti-quintinii* et ajoute qu'il a déjà vu cet hybride dans la région de Reims (Marne, France) ainsi qu'à Kampenhout (Vlaams-Brabant, Belgique)⁽²⁾. Cette dernière observation aurait été faite le 19 juin 2004, lors d'une excursion conjointe du SEMO et de la SOENB, dans la réserve naturelle du Torfbroek, à Berg, entité de Kampenhout (W. VAN DEN BUSSCHE in litt. FB, 18.VI.2011). Cette visite était guidée par M. LETEN et une trentaine de membres des deux associations y participait.

Dans les comptes rendus publiés pour cette excursion (DELFORGE et al. 2005; MEEUWIS 2005), nulle allusion n'est faite à l'observation d'un hybride entre *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia conopsea*, pas plus d'ailleurs que lors de la présentation du bilan des activités de la SOENB le 30 octobre 2004, alors que W. VAN DEN BUSSCHE participait à cet exposé qu'il avait contribué à illustrer (DELFORGE et al. 2006: 1). Aucune mention non plus d'un *×Dactyloдения* dans la conférence sur les orchidées de Belgique faite le 13 janvier 2007 à la tribune de la SOENB (VAN DEN BUSSCHE in DELFORGE et al. 2008: 5) et où les hybrides avaient pourtant la part belle. Enfin, dans un article qui envisage la variabilité de *Gymnadenia conopsea* (VAN DEN BUSSCHE 2005), étude en partie basée sur les plantes vues et mesurées au Torfbroek lors de l'excursion du 19 juin 2004, aucun hybride n'est cité parmi les nombreuses plantes accompagnant *G. conopsea* (VAN DEN BUSSCHE 2005: 42).

Plusieurs participants à l'excursion du 19 juin 2004, ainsi que M. LETEN, qui la guidait (M. LETEN in litt. FB, 20.VI.2011), se souviennent par contre très bien d'avoir éprouvé des difficultés pour déterminer 3 individus de *Dactylorhiza* paraissant aberrants. Cette péripétie est, elle, rapportée dans les comptes rendus: «Nous pouvons voir une très importante population de *D. fuchsii*, ainsi que 3 individus, éloignés les uns des autres, d'un hybride probable, peut-être *D. fuchsii* \times *D. incarnata* (= *D. ×kerneriorum*), alors que le second parent, *D. incarnata*, n'est pas connu dans la région.» (DELFORGE et al. 2005: 13). Nous avons réexaminé les photographies de ces 3 individus prises par l'un d'entre nous (FB) le 19 juin 2004 au Torfbroek. Nous pouvons confirmer, sans l'ombre d'un doute, qu'il ne s'agit pas d'un *×Dactyloдения*. Remarquons que ce n'est pas la première fois que des *Dactylorhiza* "critiques" du Torfbroek sont mal déterminés. Lors d'une excursion du SEMO dans cette réserve le 15 juin 1996, certains participants avaient déjà suggéré que des plantes aberrantes représentaient peut-être *×Dactyloдения sancti-quintinii*. Cette hypothèse a cependant été considérée comme

⁽²⁾ <http://www.knnv.nl/orchidee/forum/viewtopic.php?f=3&t=400&p=1324&hilit=dactyloдения#p1324/>. Intervention faite le 18.VI.2008; site consulté le 15.VI.2011.

erronée par l'ensemble du groupe après examen approfondi le jour même sur le terrain (MEEUWIS 1997: 11).

La mention de la présence de *×Dactyloдения sancti-quintinii* à Kampenhout, faite le 18 juin 2008 par W. VAN DEN BUSSCHE sur un forum de discussion néerlandais, est donc inexacte. Par conséquent, la présence de *×Dactyloдения sancti-quintinii* en Flandre, publiée par MEIJRINK et ENGELS (2009), est sans fondement: cet hybride n'a pas été, jusqu'à présent, trouvé ni signalé en Flandre, pas plus qu'un autre *×Dactyloдения* d'ailleurs.

Nous ne pouvons évidemment pas démontrer que le signalement de «l'hybride probable» de la carrière de l'Alouette à Hotton résulte également d'une détermination erronée, mais nous ne considérons pas que cette mention soit suffisamment étayée pour qu'elle puisse être tenue pour certaine. Elle n'a d'ailleurs jamais été confirmée malgré de multiples recherches sur le terrain et n'a donc pas été prise en compte par les spécialistes qui ont abordé la répartition des hybrides d'Orchidées en Belgique (e.g. TYTECA 1986; LAMBINON et al. 1993, 2004).

La présence en Belgique d'un hybride entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia* n'avait donc jamais été documentée, démontrée ni confirmée jusqu'à présent.

La distribution de l'hybride

Dactylorhiza fuchsii \times *Gymnadenia conopsea* a été mentionné, sous divers noms, des îles Britanniques, où il est connu d'Angleterre, mais aussi des Hébrides et d'Irlande (e.g. SUMMERHAYES 1976; LANG 1989; ETTLINGER 1997; FOLEY & CLARKE 2005). Il est également signalé de Suisse, d'Autriche, de Pologne, de Tchéquie, de Slovaquie, de Croatie ou encore de Scandinavie (e.g. CAMUS & CAMUS 1928-1929; KELLER et al. 1930-1940; DANESCH & DANESCH 1977; PROCHÁZKA & VELÍSEK 1983; REINHARD et al. 1991; PERKO 2004; KRANČEV 2005). Qu'en est-il des régions limitrophes de la Belgique ?

Bien que d'une grande rareté, *×Dactyloдения sancti-quintinii* est assez fréquemment signalé dans le nord de la France, en particulier dans la région Nord-Pas-de-Calais (HENDOUX et al. 1995); il a été vu et photographié dans cette région lors d'une excursion de la SOENB au Cap Blanc-Nez le 15 juin 1985 (COULON 1986: 134).

En Allemagne, des hybrides entre *Dactylorhiza fuchsii* (ou *D. maculata* s.l.) et *Gymnadenia conopsea* var. *densiflora* ont été mentionnés dans deux marais alcalins de Rhénanie du Nord-Westphalie, pas très éloignés de la Montagne Saint-Pierre, l'un près de Lengerich (SECKEL 1990), l'autre en 1993 près de Cologne (ALMERS et al. 2001). Dans les régions allemandes plus éloignées de la Montagne Saint-Pierre, *Dactylorhiza fuchsii* (ou *D. maculata* s.l.)

× *Gymnadenia conopsea* est également parfois signalé (e.g. KÜMPEL 1968, 1996; FÜLLER 1978; ECCARIUS 1997; BAUMANN et al. 2005).

Aux Pays-Bas, c'est d'abord ×*Dactylodenia legrandiana* (*Dactylorhiza maculata* s. str. × *Gymnadenia conopsea*) qui a été récolté en 1903 et puis qui n'a plus été revu, semble-t-il (VERMEULEN 1958; KREUTZ & DEKKER 2000). Très récemment, comme nous l'avons déjà évoqué, un individu de ×*Dactylodenia sancti-quintinii* a été trouvé entre ses parents sur une pelouse calcaire de la réserve naturelle du Vrakelberg, à Voerendaal, à l'est de Maastricht (Zuid-Limburg), non loin, donc, de la Montagne Saint-Pierre (MEIJRINK & ENGELS 2009). L'un d'entre nous (JD) a pu voir et photographier cet hybride le 20 juin 2009. Par ailleurs, aucun ×*Dactylodenia* ne paraît avoir été signalé du Grand-Duché de Luxembourg (e.g. MANGEN et al. 1993).

L'iconographie de l'hybride

Objet d'observations assez fréquentes, nous venons de le voir, *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* a été également assez souvent représenté, d'abord par des gravures (e.g. CAMUS 1921: pl. 85, f. 5-12, sub nom. ×*Orchigymnadenia gracilis*; GODFERY 1933: pl. 26, sub nom. ×*Orchigymnadenia st.-quintinii*), puis par des photographies [e.g. SUMMERHAYES 1976: pl. 3, sub nom. *Gymnadenia conopsea* × *Orchis fuchsii* (Angleterre); REINHARD et al. 1991: 298, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* (Grisons, Suisse); KÜMPEL 1996: 107, sub nom. ×*Dactylogymnadenia gracilis* nsubsp. *gracilis* (Thuringe, Allemagne); ECCARIUS 1997: 201, sub nom. ×*Dactylogymnadenia gracilis* nssp. *gracilis* (Thuringe, Allemagne); ETLINGER 1998: 198, figs 5 & 6, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* (Angleterre); ALMERS et al. 2001: 94, sub nom. *Dactylorhiza maculata* × *Gymnadenia conopsea* [Rhénanie du Nord-Westphalie, Allemagne]; LANG 2004: 161, fig. 2, sub nom. *Gymnadenia conopsea* × *Dactylorhiza fuchsii* (îles Britanniques); PERKO 2004: 265, sub nom. ×*Dactylodenia gracilis* (Carinthie, Autriche); BAUMANN et al. 2005: 705 & 742; KRTEZSCHMAR 2008: 269, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* (Thuringe et Rhénanie-Palatinat, Allemagne); MEIJRINK & ENGELS 2009, sub nom. ×*Dactylodenia st.-quintinii* (Zuid-Limburg, Pays-Bas)].

Il ressort de l'examen de toutes les illustrations citées ici que l'hybride du Tier à la Tombe est conforme aux *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* illustrés dans la littérature, notamment par l'allure générale des fleurs, la forme et la position des sépales latéraux, la taille relative et la découpeure du labelle, la longueur et la forme de l'éperon, la forme et la taille relative de l'entrée de l'éperon, la présence d'une bursicule enfermant les rétinacles et par le stade de floraison, plus proche de celui de *Gymnadenia conopsea* que de celui de *Dactylorhiza fuchsii*. Il se distingue de toutes les illustrations examinées par l'absence d'ornementation, boucles, tiretés et ponctuations, sur le labelle et les sépales latéraux.

Conclusions

C'est la première fois qu'un *×Dactyloдения* est signalé de manière certaine et documentée en Belgique. Du fait de l'intégration récente et assez généralement acceptée d'*Aceras anthropophorum* dans le genre *Orchis* s. str., les hybrides intergénériques entre *Aceras* et *Orchis* (= *×Orchiaceras* E.G. CAMUS), signalés auparavant de notre pays, notamment à la Montagne Saint-Pierre (par exemple, PETIT & RAMAUT 1985), sont devenus des hybrides intragénérique du genre *Orchis*. En conséquence, le *×Dactyloдения* du Tier à la Tombe est, actuellement, le seul hybride intergénérique naturel d'Orchidées connu de Belgique.

Cette trouvaille s'est faite sur un site étudié par de nombreux botanistes depuis des décennies et qui a même été intégré pendant 15 ans dans un réseau de surveillance ayant pour objet les Orchidées. Les deux *×Dactyloдения sancti-quintinii* du Tier à la Tombe se sont donc certainement établis très récemment sur le site. Comme l'écrivaient il y a peu DUCHATEAU et TYTECA (2009) à propos d'un hybride d'*Ophrys* trouvé au Tienne Breumont, à Nismes (Hainaut, Belgique), ceci montre que des découvertes sont toujours possibles, même dans notre petit pays très parcouru par les naturalistes et où la biodiversité se réduit d'année en année.

Il nous reste à espérer que la présence de *×Dactyloдения sancti-quintinii* au Tier à la Tombe sera un argument supplémentaire, s'il en fallait encore, pour pérenniser la conservation de ce site remarquable.

Remerciements

Le 28 mai 2011, Bruno BREUER (Eupen) nous a donné d'intéressants renseignements sur les *Dactylorhiza maculata* s.l. du Tier à la Tombe, qu'il a observés durant de nombreuses années. Pierre DEVILLERS (Bruxelles) a discuté avec nous de l'identification de ce taxon et a attiré notre attention sur des individus similaires à l'oseraie de Lanaye. Mark LETEN (Gent), Mark MEIJRINK (Hijum, Pays-Bas) et W. VAN DEN BUSSCHE (Nieuwkerken-Waas) nous ont rappelé les circonstances dans lesquelles des orchidées paraissant aberrantes, vues à Kampenhout, avaient été signalées erronément comme *×Dactyloдения sancti-quintinii* sur l'Internet. Éric WALRAVENS (Hamois-en-Condroz) nous a transmis les données des observations effectuées au Tier à la Tombe dans le cadre de la convention «Surveillance et inventaire de la biodiversité en Wallonie: les Orchidées» ainsi que celles effectuées par des membres de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belge après l'interruption de cette convention. À tous nous voudrions exprimer ici notre profonde gratitude.



Bibliographie

- ALMERS, L., BAUM, A., BAUM, H., JANSEN, H., LUWE, M., SINGER, R., THIELE, G., WENKER, D. & WESTPHAL, G. 2001.- Die Orchideen Nordrhein-Westfalens: 335p. Arbeitskreis Heimische Orchideen NRW selbstverlag, s.l.
- AVERYANOV, L.V. 1986.- Taxonomical and nomenclatural changes in the genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Bot. Zurn.* 71: 92-93. [en russe]
- AVERYANOV, L.V. 1990.- A review of the Genus *Dactylorhiza*: 159-206 in ARDITTI, J. [ed.], *Orchid Biology, Reviews and Perspectives*. V. Timber Press, Portland, Oregon.
- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1985.- A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 2. The diploid marsh-orchids. *Watsonia* 15: 321-355.
- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1989.- A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 3. The Spotted-orchids. *Watsonia* 17: 319-349.
- 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 evolutionary relationships. *J. Eur. Orch.* 35: 3-36.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L., & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- 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. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BECK, G. 1890. – Flora von Nieder-österreich I: vii + 430p. C. Gerold's Sohn, Wien.
- BISSE, J. 1963.- Ein Beitrag zur Kenntnis der Deutsche Orchideenflora. *Fedde Rept.* 67: 181-189.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.M. 1821.- Voyage souterrain ou description du Plateau de Saint-Pierre de Maestricht et de ses vastes cryptes: 283p. Paris.
- BOTTIN, G. 2007.- Rapport de gestion "Thier à la Tombe" – 2007: 11p. Natagora, Namur.
- BOTTIN, G. 2011.- <http://biodiversité.wallonie.be/fr/247-thier-a-la-tombe.html>. site consulté le 31.V.2011.
- BOULLET, V. & LAMBINON, J. (coll. L. DELVOSALLE, F. DUHAMEL, J.-M. GÉHU, F. HENDOUX & J.-R. WATTEZ) 1994.- Notes floristiques sur le nord-ouest de la France (Nord, Pas-de-Calais, Somme, Aisne) à l'occasion de la parution de la quatrième édition de la «Nouvelle Flore» de la Belgique et des régions voisines». *Belg. J. Bot.* 126 ["1993"]: 229-252.
- DE BRÉBISSON, A. 1879.- Flore de la Normandie. 5^{ème} éd.: 518p [Orchidées: 384-399]. Le Blanc-Herdel, Caen
- BRUNSEELS, G. 1981.- Nouvelles annotations à l'Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise (éd. 2). *Dumortiera* 18: 11-16.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. 1890.- Plantes de Neuvy-sur-Barangeon (Cher). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 37: 215-218.
- CAMUS, E.G. 1892. - Monographie des Orchidées de France. *J. Bot.* 6: 106-114, 132-140, 147-160, 349-355, 405-411, 413-420, 473-485.
- 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 transcaspianes: 484p + 32 pl. Librairie J. Lechevalier, Paris.
- CAMUS, E.G. (coll. CAMUS, A.) 1921.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Planches 1-122. Explication des planches: 72p. Lechevalier, Paris.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- COULON, F. 1986.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1984-1985. *Natural. belges* 67 (Orchid. 1): 131-138.

- COULON, F. 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1990-1991. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 145-154.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1977.- Tiroler Orchideen: 151p. Verlagsanstalt Athesia, Bozen.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J., LAWALRÉE, A. MULLENDERS, W. & VANDEN BERGHEN, C. 1967.- Flore de la Belgique, du Nord de la France et des Régions voisines: XLIV + 749p, 1 carte. Desoer, Liège.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C. (et coll.) 1973.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes): xcvii + 824p, 1 carte + 20 pl. h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Bruxelles.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C. (et coll.) 1983.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 3^{ème} éd., cviii + 1016p + 1 carte h.-t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- 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. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e 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: 3^e 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. & KREUTZ, C.A.J. 2005.- Remarks on Estonian Orchids. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 21-56.
- DELFORGE, P., LION, J.-P. & MAST DE MAEGHT, J. 2005.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2003-2004. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 1-20.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J., PARVAIS, C. & WALRAVENS, É. 2006.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2004-2005. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 1-15.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2008.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2006-2007. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 1-15.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DEMOULIN, M. 1984.- Les orchidées de l'Ourthe moyenne: bilan de 4 années de prospections. *IFBL feuille contact trim.* 2(3): 5-7.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1998. - Habitats des orchidées de Wallonie. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 219-240.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & VANDER LINDEN, C. 2001.- Les orchidées comme bio-indicateurs de l'état de l'environnement: premières réflexions sur l'expérience menée en Région Wallonne. *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 19-37.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1986.- Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. *Natural. belges* 67(Orchid. 1): 143-155.
- DEVOS, N., TYTECA, D., RASPE, O., WESSELINGH, R.A. & JACQUEMART, A.-L. 2003.- Patterns of chloroplast diversity among western European *Dactylorhiza* species (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 243(1-2): 85-97.
- DEVOS, N., RASPE, O., JACQUEMART, A.-L. & TYTECA, D. 2006.- On the monophyly of *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI (Orchidaceae): is *Coeloglossum viride* (L.) HARTMANN a *Dactylorhiza*? *Bot. J. Linn Soc.* 152: 261-269.
- DE WEVER, A. 1913.- Orchideeën. *Maandbl. Natuurhist. Gen. Limburg* 2: 19-21.
- DE WEVER, A. 1938.- Planten van de Sint-Pietersberg: 187-257 in: VAN SCHAIK, D.C. (réd.) - De Sint-Pietersberg: 396p. Leiter-Nypels, Maastricht.

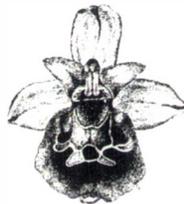
- DUFRENE, M., GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1991.- Biostatistical studies on Western-European *Dactylorhiza* (Orchidaceae).- I. General view and the *D. maculata* group. *Pl. Syst. Evol.* 175: 55-72.
- DUMOULIN, L.J.G. 1868.- Guide du botaniste dans les environs de Maestricht ou indication des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires croissant spontanément dans ces environs: 176p. Hollman, Maestricht.
- DRUCE, G.C. 1915.- *Orchis maculata* L. and *O. Fuchsii*. *Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles* 4: 99-108.
- DRUCE, G.C. 1916.- Notes on *Orchis*. *Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles* 4 ["1915"]: 211-214.
- DUCHATEAU, P. & TYTECA, D. 2009.- Présence d'*Ophrys xdevenensis* RCHB. f. à Nismes (Belgique, province de Namur). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 36-38.
- ECCARIUS, W. [réd.] 1997.- Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- ETTLINGER, D.M.T. 1997.- Notes on British and Irish Orchids: 150p. D.M. Turner Ettlenger, Dorking.
- ETTLINGER, D.M.T. 1998.- Illustrations of British and Irish Orchids: 214p. D.M. Turner Ettlenger, Dorking.
- FOLEY, M. & CLARKE, S. 2005.- Orchids of the British Isles: 390p. Griffin Press and Royal Botanic Garden Edinburgh, Cheltenham and Edinburgh.
- FÜLLER, F. 1972.- Die Orchideen Deutschlands, 3. Teil Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza*: 2. Aufl., 127p. Neue Brehm-Bucherei 286, Wittenberg Lutherstadt.
- FÜLLER, F. 1978.- *Platanthera*, *Gymnadenia*, *Leucorchis*, *Neottianthes* Orchideen Mitteleuropas, 8. Teil: 2. Aufl., 64p. Die Neue Brehm-Bucherei A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- GARAY, L.A. & SWEET, H.R. 1966.- Natural and artificial hybrid generic names of orchids 1887-1965. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 21: 141-211
- GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1994.- Clé et inventaire synonymique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) de France et du Benelux. *Lejeunia* n.s. 143: 1-85.
- GODFERY, M.J. 1933.- Monograph and iconograph of native British Orchidaceae: 259p + 58 pl. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRÉGOIRE, L. 1946.- *Orchis fuchsii* DRUCE in Zuid-Limburg ? *Natuurhist. Maandblad* 35: 68-69.
- GROLL, M. 1965.- Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*. *Österr. Bot. Zeit.* 112: 657-700.
- GROLL, M. 1968.- Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) *maculata* s. lat. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21/22: 98-101.
- HAGERUP, O. 1944.- On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sens. lat. *Dansk Bot. Ark.* 11 (5): 1-25.
- HAHN, W., PASSIN, J. & SALKOWSKI, H.-E. 2006.- Historie und Gegenwart der wildwachsenden Orchideen im Mittelrheintal und in angrenzenden Gebieten – ein Abgleich zwischen Herbarbelegen, Literaturziten und aktuellen Kartierungsnachweisen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Beiheft 6: 70-300
- HAUTZINGER, L. 1976.- Nomenclatorische und systematische Beiträge zur Familie *Orchidaceae*. *Ver. Zool. Bot. Ges. Wien* 115: 40-54.
- HEDRÉN, M. 1996.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers. *Plant Syst. Evol.* 201: 31-55.
- HEDRÉN, M., FAY, M.F. & CHASE, M.W. 2001.- Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1868-1880.
- 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. (réd.) - De Sint-Pietersberg: 396p. Leiter-Nypels, Maastricht.
- HEINRICH, W. 1997.- *Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) SOO: 80-83 in ECCARIUS, W. [réd.] - Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- HENDOUX, F., BOULLET, V. & GÉHU, J.-M. 1995.- L'atlas préliminaire des Orchidées de la région Nord/Pas-de-Calais. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 48(2-3): 25-46.

- HESLOP-HARRISON, J. 1949.- Field studies in *Orchis* L. 1. The structure of Dactylorhynchid populations on certain islands in the Inner and Outer Hebrides. *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 35 ["1948"]: 26-66.
- HESLOP-HARRISON, J. 1951.- A comparison of some Swedish and British forms of *Orchis maculata* L. sens. lat. *Svensk. Bot. Tidskr.* 45 (4): 608-635 + 4 pl.
- HUNT, P.F. & SUMMERHAYES, V.S. 1968.- Die Gattung *Dactylorhiza* auf den Britischen Inseln. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 119-122.
- JACIELLO, M. 1988.- Analysis of population variability and distribution of species from the *Dactylorhiza maculata* group (*Orchidaceae*) in Poland. *Fragm. Flor. Geobot.* 31-32 (3-4): 333-383.
- KALLMEYER, H. & ZIESCHE, H. 1996.- Die Orchideen Sachsen-Anhalts - Verbreitungsatlas: 76p. + 3 cartes h.t. Gustav Fischer, Jena.
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & VON SOO, R. 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert.*, Sonderbeih. Nachdruck 1972, Königstein.
- KERGER, M.-T., PARENT, G.H. & THOEN, D. 1995.- Notes chorologiques et écologiques sur la flore vasculaire de la province de Luxembourg (Belgique) et des régions limitrophes. *Lejeunia* n.s. 145 (1994): 1-88.
- KRANIČEV, R. 2005.- Hrvatske Orchideje: 518p. Agencija za Komercijalnu Djelatnost, Zagreb.
- KRETZSCHMAR, H. 2005.- Systematik, Taxonomie und Nachweis der Hybriden: 693-748 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. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KREUTZ, C.A.J. 1987.- De verspreiding van de inheemse orchideeën in Nederland: 257p. Thieme, Zutphen.
- KREUTZ, C.A.J. 1994.- Orchideeën in Zuid-Limburg. 2^{de} aanvullende druk: 320p. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- KREUTZ, C.A.J. 2001.- Veldgids Nederlandse Orchideeën: II+120p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2005.- Veldgids Nederlandse Orchideeën: 2^{de} ed., 143p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. & DEKKER, H. 2000.- Die Orchideeën van Nederland. Ecologie, verspreiding, bedreiging, beheer: 512p. B.J. Seckel & C.A.J. Kreutz, Raalte & Landgraaf.
- KÜMPEL, H. 1968.- *Dactylorhiza maculata* (L.) VERM. × *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR., ein Gattungsbastard aus Südwesthüringen. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 107-108.
- KÜMPEL, H. 1996.- Die wildwachsenden Orchideen der Rhön. Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 141p. G. Fischer, Jena.
- LAMBINON, J. (coll. DUVIGNEAUD, J., KERGUÉLEN, M. & VANNEROM, H.) 1994.- Notes taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques relatives à la quatrième édition de la «Nouvelle Flore» de la Belgique et des régions voisines - I. Introduction. Données taxonomiques et nomenclaturales. *Dumortiera*, 55-56-57: 62-95.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J. (et coll.) 1993.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4^{ème} éd. ["1992"]: CXX+1092p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LAMBINON, J., DUVIGNEAUD, J., DELVOSALLE, L. (et coll.) 2004.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 5^{ème} éd.: CXXX+1167p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J. 1982.- Les Orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne, La Bibliothèque des Arts, Paris.
- LANG, D. 1989.- A Guide to the Wild Orchids of Great Britain and Ireland: 2^d ed., 233p + 49 pl. Oxford University Press, Oxford, New York.
- 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.

- LEJEUNE, M. & VERBEKE, W. 1984.- Floristische notities en de invloed van beheersmaatregelen op de Kalkgraslanden van de Sint-Pietersberg (provincie Luik, België). I. Inleiding en beschrijving van enkele hellingen te Eban-Emael (Bassenge). *Natuurhist. Maanbl.* 6: 123-130.
- MANGEN, J.-M., COLLING, G., MASSARD, J.A. & MEDERNACH, E. 1993.- Die Orchideen Luxemburgs: 143p. Ministère des Affaires Culturelles, Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, Société des Naturalistes luxembourgeois a.s.b.l., Luxemburg.
- MARÉCHAL, A. 1941.- La Montagne Saint-Pierre. Îlot biologique de plantes remarquables et rares. *Lejeunia* 5: 37-57.
- MARÉCHAL, P. & PETIT, J. 1963.- Botanique et Entomologie. in La vallée du Geer. *Publ. Commission scient. belgo-néerlandaise Protect. Mont. Saint-Pierre* 7: 89-132.
- MEERTS, P., HARMEGNIES, H., BRUYNSEELS, G. & SAINTENOY-SIMON, J. 1983.- Compléments à l'Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise (éd. 2). *Dumortiera* 25: 22-34.
- MEEUWIS, R. 1997.- Excursieverslagen. Torfbroek en Vorsdonkbos-Turfputten. 15 juni 1996. *Liparis* 3: 10-15.
- MEEUWIS, R. 2005.- Excursieverslag van de SEMO - excursie naar Torfbroek en Vorsdonkbos-Turfputten (19 juni 2004). *Liparis* 11: 21-26.
- MEIJRINK, M. & ENGELS, M. 2009.- *xDactyloдения st-quintinii*. Een nieuwe hybride voor Nederland: 7p. <http://sites.google.com/site/markmeijrink/downloads>. Site consulté le 16.VI.2011.
- NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zürich.
- PARENT, G.H. 1980.- Quelques observations floristiques récentes dans les réserves naturelles d'Ardenne et Gaume. *Parcs Nationaux* 35: 13-25.
- PARENT, G.H. 1993.- Les Orchidées du terrain militaire de Stockem-Lagland (Arlon, Belgique). *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 86-92.
- PARENT, G.H. 1995.- Études écologiques et chorologiques sur la Flore lorraine. Note 9: Quelques taxons cormophytiques nouveaux ou méconnus de Lorraine française. Données rassemblées depuis 1972. *Inst. Gr.-Ducal, Sect. Sci. Nat., Phys., Math.* NS **XLI**: 117-175.
- PEITZ, E. 1972.- Zusammenstellung aller bisher bekannten Bastarde der in Deutschland verbreitete Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 25:167-200.
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.
- PETIT, J. 1979.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre II - Une liste rouge de plantes menacées. *Rev. Ver. Hist. Nat.* 36 (7-9): 54-57.
- PETIT, J. 1981.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre - Un hybride *Dactylorhiza praetermissa* × *D. maculata meyeri* à Lanaye. *Rev. Ver. Hist. Nat.* 38 (7-9): 64-66.
- PETIT, J. 1986.- Le Thier à la Tombe à Emael, encore un site exceptionnel menacé de destruction. *Natura Mosana* 38 ["1985"]: 121-137.
- 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. 1978.- La vallée du Bas-Geer. Prolongement des richesses naturelles de la Montagne Saint-Pierre. *Natural. belges* 59: 8-9.
- PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1985.- Montagne Saint-Pierre 1985 - Un bilan des acquis floristiques et faunistiques récents. *Natural. belges* 66: 129-161.
- POTUČEK, O. 1968.- Intergenerische Hybriden der Gattung *Dactylorhiza*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21/22: 102-106.
- PRIDGEON, A.M., BATEMAN, R.M., COX, A.V., HAPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*. 12 (2): 89-109.
- PROCHÁZKA, F. & VELÍSEK, V. 1984.- Orchideie naší přírody: 281p. Ceskoslovenska Akademie Ved, Praha.
- 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.
- REICHARDT, H.W. 1876. - *Orchis heinzliana*, eine neue Orchideen-Hybride. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 26: 464-465.
- REINHARD, H.R. 1985.-Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten (Orchidaceae). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchl. Baden-Württ.* 17: 321-416.

- REINHARD, H.R. 1990.- Kritische Anmerkungen zu einigen *Dactylorhiza*-Arten (Orchidaceae) Europas. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 1-72.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- REINHARDT, J. 1988.- Zur Zytotaxonomie einiger *Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) SOO Sippen im Eichsfeld. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR.* 17: 14-18 + 1 Fig.
- VAN ROMPAEY, E. & DELVOSALLE, L. (et coll.) 1972.- Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise. Ptéridophytes et Spermatophytes: 1530 cartes. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- SECKEL, B.J. 1990.- Neufund eines bigenerischen Orchideenbastards in Westfalen. *Natur Heimat* 50: 91-94.
- SENGHAS, K.-H. 1968.- Taxonomische Übersicht der Gattung *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 32-67.
- VON SOÓ, R. 1960.- Synopsis generis *Dactylorhiza* (Dactylorchis) (Pars II. Conspecti Orchidearum Europæarum et Mediterraneorum.). *Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol* 3: 335-357.
- VON SOÓ, R. 1962.- Nomina nova generis *Dactylorhiza* (Combinations novæ ab auctore in Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol 3 (1960) non jure pleno publicatæ): 11p. Ed. R. Soó, Budapest.
- VON SOÓ, R. 1980.- *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI: 333-335 in TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A.- Flora Europaea: vol. 5, xxxvii+452p, 5 maps. Cambridge University Press, Cambridge.
- VON SOÓ, R. & BORSOS, O. 1966.- Geobotanische Monographie der Orchideen der Pannonischen und Karpatischen Flora IX. Intragenerische Bastarde von *Dactylorhiza*, *Limodorum*, *Neottia*. *Ann. Univ. Scient. Budapest, Rol. Eötvös Nom., Sect. Biol.* 8 ["1965"]: 316-336.
- STÄHLBERG, D. 2007.- Introduction and background: 5-26 in STÄHLBERG, D.- Systematics, phylogeography and polyploid evolution in the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae): 189p. Doct. Thesis. Department of Ecology, Lund University, Lund (Sweden).
- STEIN, J. 1995.- Préambule: 12-13 in Le grand Livre de la Nature en Wallonie: 243p. Ministère de la Région wallonne et Casterman, Tournai.
- SUMMERHAYES, V.S. 1951.- Wild orchids of Britain: 1st ed., xvii+366p. Collins, London.
- SUMMERHAYES, V.S. 1976.- Wild orchids of Britain with a key to the species: 2nd ed., 366p. + 48 + xxii pl. Collins, London.
- SUNDERMANN, H. 1970.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora mit Berücksichtigung der Ökologie: 224 p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hannover.
- SUNDERMANN, H. 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 2. Aufl., 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- THIELENS, A. 1873.- Les orchidées de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 12: 26-108.
- THOEN, D. 1982.- La flore et la végétation des mardeles et d'une pelouse sur marne keupérienne à Thiaumont (Attent). *Parcs Nationaux* 37: 31-40.
- TOURNAY, R. 1968.- Note brève - *Dactylorhiza maculata* (L.) SOO en Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 101: 323-326.
- TYTECA, D. 1986.- Observations orchidologiques en Belgique et dans les territoires voisins: bilan 1981-1985. *Dumortiera* 34-35: 107-111.
- TYTECA, D. 1998.- Genre *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI 1937: 152-192 in BOURNÉRIAS, M. [éd.] - Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- TYTECA, D. 2005.- Genre *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI 1937: 194-235 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds.] - Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- TYTECA, D. 2008.- Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme: 216p. Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Série «Faune-Flore-Habitats» n°3, Gembloux.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1990.- Contribution à l'étude biostatistique des *Dactylorhiza* d'Europe Occidentale. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 (1989): 43-64.

- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2005.- Morphometric analyses of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo group in western Europe. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 21 (1) ["2004"]: 4-35.
- VAN DEN BUSSCHE, W. 2005.- *Gymnadenia conopsea*: wie licht een tip van de sluier?. *Liparis* 11: 35-50.
- VERBEKE, W. 1990.- Expériences de gestion dans un milieu naturel. Les pelouses calcaires de la partie belge de la Montagne-Saint-Pierre. *Actes du Colloque «Gérer la Nature ?», Anseremme 1989 T.1*: 113-126.
- VERMEULEN, P. 1938.- Chromosomes in orchids. *Chron. Bot.* 4: 107-108.
- VERMEULEN, P. 1947.- Studies on dactylorchids: 180p + 8pl. Schotanus & Jens, Utrecht.
- VERMEULEN, P. 1958.- Orchidaceae: 127p in VAN SOEST, J.L. et al. [eds].- *Flora neerlandica*, Vol. 1(5). Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam.
- VERMEULEN, P. 1980.- Einige kritische Probleme in der Monographie der Orchideengattung *Dactylorhiza* (DeNecker) Nevski von E. Nelson. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 33: 168-174.
- VÖTH, W. & GREILHÜBER, J. 1980.- Zur Karyosystematik von *Dactylorhiza maculata* s.l. und ihrer Verbreitung, insbesondere in Niederösterreich. *Linzer Biol. Beitr.* 12(2): 415-468.
- WIEFELSPUTZ, W. 1977.- Über einige *Dactylorhiza*-Sippen in Großbritannien und Irland. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 29 ["1976"]: 41-51.
- WILLEMS, J.H. 1982.- Het *Brachypodio-Sieglingietum* WILL. & BLANCK. 1975 in Zuid-Limburg. *Gortiera* 11 : 99-106.
- WILLEMS, J.H. & BLANCKENBORG, F.G. 1975.- Kalkgraslanden vegetaties van de Sint-Pietersberg ten zuiden van Maastricht. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 25: 1-24.
- ZADOCKS, J.C. 1954.- Quelques observations sur les Dactylorchidées du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. Natural. Luxembourg* 59: 101-132.



Le *Dactylorhiza* de Haute-Marne (52, France): *Dactylorhiza devillersiorum* sp. nova

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *The Dactylorhiza of Haute-Marne (52, France): Dactylorhiza devillersiorum* sp. nova. Since 1911, the allotetraploid *Dactylorhiza* growing in a dozen particular Davall sedge fens with tufa of the Langres Plateau (Champagne-Ardenne, department Haute-Marne, France) was traditionally named *D. traunsteineri* (s.l.) or, more recently, *D. wirtgenii*. *D. traunsteineri* s.s., described from an Austrian fen, seems to be a strictly Alpine species; its origin and main characters do not fit well the *Dactylorhiza* of Haute-Marne. *D. wirtgenii* is one of the numerous occasional hybrids *D. incarnata* × *D. maculata* s.l. described from marshes of Rhineland-Palatinate one century ago by HÖPPNER; this name is not suitable for the *Dactylorhiza* of Haute-Marne. As no other name seems available, the *Dactylorhiza* of Haute-Marne is described here as *Dactylorhiza devillersiorum* sp. nova.

Key-Words: Orchidaceae, *Dactylorhiza*, *Dactylorhiza traunsteineri* species group, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Dactylorhiza wirtgenii*, *Dactylorhiza devillersiorum* P. DELFORGE sp. nova. Flora of France, Champagne-Ardenne, Haute-Marne.

Dactylorhiza traunsteineri s.l.

Comme les groupes de *Dactylorhiza majalis* et de *D. praetermissa*, le groupe de *D. traunsteineri* est composé d'espèces allotétraploïdes et allohexaploïdes, issues d'événements de spéciation récurrents mais distincts, hybridations anciennes dans lesquelles sont intervenus, comme parents, *D. incarnata*, *D. fuchsii*, ainsi, probablement que d'autres taxons (e.g. HEDRÉN 1996A, B, 2001, 2003; BATEMAN et al. 2003; PEDERSEN 2004). Résultant d'hybridations assez similaires, ces espèces ont souvent une morphologie globale voisine. De plus, des essaims hybrides et des micropopulations clonales de formule *D. incarnata* [× *D. majalis* s.l.] × *D. maculata* s.l. peuvent évidemment leur ressembler, ce qui peut amener des déterminations erronées. KLINGE (1898, 1899A, B) considérait que *D. traunsteineri* (qu'il nommait *Orchis angustifolia* RCHB.) n'existait que dans quelques tourbières alcalines des Alpes et que toutes les plantes qui lui ressemblaient en Europe, hors de l'arc alpin, repré-

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

Manuscrit déposé le 6.VIII.2011, accepté le 15.IX.2011.

sentaient en fait des espèces voisines et des essais hybrides entre ces espèces et d'autres *Dactylorhiza*.

Cette position fut reprise par FUCHS (1919) puis par FUCHS et ZIEGENSPECK (1924, 1925) qui tenaient "*Orchis traunsteineri*" non pas pour une espèce mais pour une collection d'hybrides ne représentant pas, pour la majeure partie, des hybrides primaires, ce qui semblait cependant difficile, selon eux, de démontrer. Ces essais, isolés dans différentes localités, forment à la longue, s'ils sont capables de se maintenir, des endémismes qui diffèrent notablement les uns des autres. Comme parents de ces hybrides plus ou moins stabilisés, FUCHS et ZIEGENSPECK citaient, à la suite de leurs études cytologiques, *Dactylorhiza incarnata*, *D. majalis*, *D. maculata* et même *D. sambucina* (CAMUS & CAMUS 1928-1929; DELFORGE 1994).

VERMEULEN (1958), NELSON (1976), LANDWEHR (1977, 1982) ou encore REINHARD et al. (1991) adopteront plus ou moins explicitement la position de KLINGE. Pour eux, *Dactylorhiza traunsteineri* est une espèce représentée uniquement dans quelques tourbières alcalines de Bavière, de Suisse et d'Autriche. L'opinion d'autres auteurs a parfois été plus fluctuante. BAUMANN et KÜNKELE, par exemple, considèrent dans un premier temps *D. traunsteinerioides*, *D. curvifolia* et une partie de *D. lapponica* comme synonymes de *D. traunsteineri*, ce qui entraîne la présence de ce *D. traunsteineri* s.l. dans les îles Britanniques et en Scandinavie (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 98). Dans un deuxième temps, ces auteurs traiteront, eux aussi, *D. traunsteineri* comme une espèce strictement alpine (BAUMANN & KÜNKELE 1988; BAUMANN 2005), puis ils élargiront à nouveau un peu son aire de répartition (BAUMANN et al. 2006).

La polémique à propos de la présence de *Dactylorhiza traunsteineri* s. str. en dehors de l'arc alpin est ancienne. Elle est due aux nombreuses confusions taxonomiques et nomenclaturales dont ce taxon a été l'objet. Il y a 25 ans, P. et J. DEVILLERS-TERSCHUREN avaient remarquablement résumé la situation en écrivant: «Le complexe de *Dactylorhiza traunsteineri* regroupe des plantes à tige mince, à feuilles peu nombreuses et étroites, tachetées ou non, à fleurs grandes dont le labelle est légèrement plié au centre et légèrement relevé aux bords, et dont l'épéron, [...] long et droit [...] ne se courbe habituellement pas sous l'ovaire. Elles fleurissent chronologiquement entre le groupe de *majalis* et les tétraploïdes tardifs [= groupe de *D. praetermissa*]. *D. traunsteineri* est principalement lié aux tourbières de l'arc alpin [...], *D. russowii* le remplace dans les tourbières alcalines de la région baltique. *D. traunsteinerioides* est caractéristique des tourbières alcalines des îles Britanniques [...]. À côté de ces trois groupes bien caractérisés et écologiquement spécialisés, un certain nombre de populations plus ou moins similaires posent depuis longtemps de difficiles problèmes systématiques. Collectivement elles représentent la mouvance de "*D. pseudotraunsteineri*" et peuvent se diviser en deux groupes: 1. Des populations périalpines ressemblant à *D. traunsteineri* mais habitant des milieux acides (*Scheuchzerion*, Baden-Württemberg, BUSSMANN et RIEKS 1985; Vosges; Jura). Il est probable qu'elles représentent des écotypes de *D. traunsteineri*. 2. Des populations planitiaires de bas-marais alcalins

(nord et est de la France, ouest de l'Allemagne), pour la plupart disparues à la suite du drainage et de la mise en culture des milieux qu'elles occupaient (*D. "wirtgenii"*). [...] une population de ce type au moins existe en Haute-Marne (TYTECA 1981).» (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986: 152-153).

Le *Dactylorhiza "traunsteineri"* de Haute-Marne

Le département de la Haute-Marne (Champagne-Ardenne) est situé à l'est du Bassin parisien, aux confins de la Lorraine et de la Bourgogne. Plusieurs régions naturelles y sont distinguées. La Montagne chatillonnaise forme la partie sud-ouest du Plateau de Langres, qui s'élève à une altitude de 400 à 500 m; son climat est froid et pluvieux, de sorte qu'il abrite de nombreuses espèces médio-européennes et submontagnardes établies sur des calcaires et des marnes du Bajocien et du Bathonien. Cette région est réputée, également, pour ses marais tufeux (PARRET 1994). Au sud-est du département, le pays d'Apance-Amance, au climat tout aussi rude, correspond aux affleurements triasiques; il est plus varié géologiquement mais les marais alcalins y sont encore bien représentés. La Vallée est le prolongement de la Woèvre lorraine; elle correspond à la dépression callovo-oxfordienne qui coupe le département de part en part et est parsemée de bas-marais alcalins (Groupe Orchidophile de la SSNAHM 1991).

«La présence de *Dactylorhiza traunsteineri* est mentionnée en Haute-Marne dès 1911 (HOUDARD & THOMAS 1911: tourbières de Chézeaux et de Coiffy). Une troisième station est trouvée soixante ans plus tard à Germaines, dans le marais Vaucher (RAMEAU & ROYER 1971). En réalité, *D. traunsteineri* est présent dans une bonne douzaine de marais alcalins, plus ou moins tufeux, de la Montagne chatillonnaise, de l'Apance-Amance (Coiffy) et de la Vallée (Marault). Présent en général en petite quantité, il peut être abondant localement. Dans certaines stations, les populations sont hybridées avec *D. incarnata*, voire *D. majalis*, et présentent de nombreuses formes intermédiaires» (Groupe Orchidophile de la SSNAHM 1991: 6).

Le *Dactylorhiza* des marais alcalins de Haute-Marne a traditionnellement été nommé *D. traunsteineri*, explicitement (par exemple RAMEAU & ROYER 1971, 1979; TYTECA 1981; COULON 1985; Groupe Orchidophile de la SSNAHM 1991; TYTECA & GATHOYE 1992, 1994, 2000A, B; TYTECA & DUFRÈNE 1993; ROYER & DIDIER 1996; ROYER et al. 1997, 2009; CHIFFAUT 2007; HELITAS 2011; NARDIN 2011; ROYER 2011) ou implicitement, c'est-à-dire noyé dans la répartition de tous les *D. cf. traunsteineri* de France (par exemple JACQUET 1983, 1988; TYTECA in BOURNÉRIAS 1998; SOUCHE 2004; DUSAK et al. 2009). Cependant, en faisant le compte rendu de l'excursion de la Section Orchidées d'Europe du 12 juin 1995, consacrée aux orchidées de Haute-Marne, F. COULON, qui guidait, constate: «que la plupart des plantes rappelant plus ou moins *Dactylorhiza traunsteineri* dans le Marais Vaucher possédaient des caractères indiquant une introgression par *D. incarnata*, de plus en plus forte au fur et à mesure que l'on se rapproche de la station de celui-ci». Et d'ajouter: «Nous avons

retenu 13 plantes qui se rapprochent morphologiquement de *D. traunsteineri*, 9 au Marais Vaucher, 4 au marais des Marats. Nous les avons étudiées attentivement et comparées aux exemplaires de *D. traunsteineri* s. str. que beaucoup de participants avaient pu voir dans les grands marais d'Éttal et de Murnau, en Bavière, lors d'un voyage que la Section a organisé en juillet 1989 (COULON 1990). De cette comparaison détaillée, il résulte qu'aucune des 13 plantes ne correspond bien aux *D. traunsteineri* bavarois. Les plantes observées en Haute-Marne sont plus robustes, leur tige est plus épaisse, leurs feuilles inférieures nettement trop larges, leurs feuilles supérieures ne sont bractéiformes que dans 50% des cas, leurs bractées sont généralement plus longues que les fleurs, leur inflorescence est plus dense, composée de plus de fleurs munies d'un labelle à centre rarement blanc et orné de dessins moins complets; l'éperon, enfin, est souvent moins important, moins conique et fréquemment dirigé moins horizontalement. Il semble que nous ne soyons donc pas en présence de *D. traunsteineri* mais d'un taxon voisin [... que nous] préférons nommer *D. wirtgenii* plutôt que *D. traunsteineri*.» (COULON 1996: 105).

Ces conclusions avaient été élaborées le 21 octobre 1995, lors d'une séance de conférences à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges. Le statut du "*Dactylorhiza traunsteineri* de Haute-Marne" avait été discuté de manière approfondie, à la lumière d'observations réalisées lors d'excursions faites les 10 juin 1984 et 12 juin 1995 en Haute-Marne (COULON 1985, 1996), du 2 au 4 juillet en Bavière (COULON 1990), mais aussi de prospections effectuées ailleurs en Europe, notamment dans les îles Britanniques (P. DEVILLERS, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & M. WALRAVENS in COULON 1997). Il apparut nettement à cette occasion que ce *Dactylorhiza* n'était pas identifiable à *D. traunsteineri*, spécialiste étroit de certaines tourbières alcalines de l'arc alpin. Afin de ne pas créer de noms nouveaux dans un groupe où HÖPPNER (1916A, B, 1925, 1927) et FUCHS (1919) avaient déjà considérablement compliqué la nomenclature, il fut préconisé d'utiliser *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ pour nommer le taxon de Haute-Marne, ainsi que le recommandait SAHLIN (1978) pour les populations rhénanes. Ceci impliquait notamment que les populations de Rhénanie du Nord et de Haute-Marne étaient conspécifiques, ce qu'aucun des participants à ce débat n'avait vérifié.

Dactylorhiza xwirtgenii (HÖPPNER) SOÓ

Dactylorhiza wirtgenii a été décrit par HÖPPNER (1916A) à partir d'individus récoltés le 3 juin 1911 dans une prairie marécageuse près d'Ückerath (Neuss, Rhénanie du Nord) où fleurissaient également de nombreux hybrides entre *D. incarnata*, *D. majalis* et *D. maculata* s.l. HÖPPNER (1916A: 57-58) présente son "*Orchis wirtgenii*" à la fois comme une nouvelle espèce («Beschreibung der neuen Art») et comme un hybride entre *Dactylorhiza incarnata* et *D. maculata* qui donne l'impression d'être une espèce («Die neue Hybride macht durchaus den Eindruck einer selbständigen Art»). HÖPPNER (1925: 270-273) décrira du même marais «*Orchis rigidus* m[ihi] = *O. (maculatus + incarnatus) + incarnatus*», *Orchis* × «*Steegeri* m. = (*O. incarnatus* form. × *maculatus* form.) × *latifolius* form.» et *Orchis* «*wirtgenii*

× *O. Steegeri* m.» (HÖPPNER 1925), ainsi qu'*Orchis* × «*rhenanus* m.» (HÖPPNER 1916B), *Orchis* × «*Beckerianus* m. = (*O. incarnatus* forma × *maculatus* forma) × *latifolius* forma», *Orchis* × «*gracilis* m. = (*O. incarnatus* form. × *maculatus* form.)» ou encore *Orchis* × «*sphagnicolus* m.» (HÖPPNER 1925, 1927), taxons qui proviennent d'autres marais rhénans. À la suite de la mise au point de WIEFELSPÜTZ (1968), *Orchis* × *sphagnicolus* HÖPPNER a assez généralement été accepté comme "bonne espèce" que nous connaissons sous le nom de *Dactylorhiza sphagnicola* (HÖPPNER) SCO. Les autres taxons décrits par HÖPPNER ont été le plus souvent considérés comme des hybrides primaires (e.g. KELLER et al. 1930-1940; SENGHAS 1968; KRETZSCHMAR 2005: 696) ou des essais hybrides plus ou moins stabilisés. Leur examen et l'évaluation de leur validité sont d'autant plus difficiles à réaliser que ces taxons, ainsi que les colonies et les milieux dont ils proviennent, ont, pour la plupart, depuis longtemps disparu. C'est le cas de la prairie marécageuse d'Ückerath, locus typicus de *D. wirtgenii* (VOLLMAR & WENKER 2001; SCZEPANSKI & WENKER 2008A).

Cependant, en étudiant une colonie de *Dactylorhiza*, provenant d'un marais entre Wahn et Spich (Rhénanie du Nord) où HÖPPNER (1925) avait récolté des plantes qu'il avait déterminées comme proches d'*Orchis pseudotraunsteineri* FUCHS, SAHLIN (1978) arriva à la conclusion que *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SCO et la plupart des hybrides décrits de Rhénanie du Nord par HÖPPNER (1916A, B, 1925, 1927) constituaient en fait une espèce. BUTTLER (1986 & 1991: 86) suggéra que *D. wirtgenii* (HÖPPNER 1916) SCO 1962 et *D. sphagnicola* (HÖPPNER 1927) SCO 1962 pouvaient être conspécifiques, auquel cas l'épithète prioritaire au rang spécifique était *wirtgenii*. Dans un premier temps, BAUMANN (2005: 344) fut d'avis que *D. sphagnicola* et *D. wirtgenii* se différenciaient à la fois par la morphologie et par l'écologie et ne devaient donc pas être considérés comme des synonymes. Mais un an plus tard, en contradiction avec la règle de priorité édictée par le Code International de Nomenclature Botanique (MACNEILL et al. 2006), il plaça, sans justification, *D. wirtgenii* dans la synonymie de *D. sphagnicola* (BAUMANN et al. 2006: 314).

Après quelques prospections dans les marais tufeux du plateau de Langres les 7 juin 1997 et 22 et 23 mai 2001, j'ai été convaincu de la singularité du *Dactylorhiza* de Haute-Marne et je l'ai présenté sous le nom de *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SCO dans diverses éditions du 'Guide...' (DELFORGE 2001 & 2002: 188, 2005 & 2006: 203, 2007: 109). Cette position a été suivie notamment par KREUTZ (2004, sub nom. *D. traunsteineri* subsp. *wirtgenii*), par VAN DE VIJVER (2006), ainsi que par TYTECA (in BOURNÉRIAS & PRAT 2005) et DUSAK et PRAT (2010), mais, dans ces deux derniers cas, avec intégration dans *D. wirtgenii* de la plupart des populations du Jura et du Doubs dont certaines proviennent parfois de tourbières acides. C'est également souvent sous le nom de *D. wirtgenii* que des populations de Haute-Marne ou du nord-est de la France sont présentées sur l'Internet (par exemple DURBIN 2011; HELITAS 2011; MOINGEON 2011; THIERY 2011; WATKIN 2011).

L'identification des populations de Haute-Marne avec *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ de Rhénanie du Nord a cependant été contestée avec raison par SCZEPANSKI et WENKER (2008A, traduction en français: 2008B) qui ont revu les exsiccata d'*Orchis wirtgenii* collectés par HÖPPNER et les photographies en noir et blanc que celui-ci avait prises pour ce taxon. SCZEPANSKI et WENKER relèvent que les feuilles d'*Orchis wirtgenii* sont lancéolées, souvent cucullées, vert clair, non maculées, avec la face inférieure brillante, que le rachis et les bractées ne sont pas teintés de violet, que les fleurs sont petites, claires, peu ornées, que le labelle est plan, ovale, 7 × 10 mm, avec un éperon plus court que l'ovaire. Ces caractères évoquent en effet nettement un hybride primaire entre *D. incarnata* et *D. maculata*.

Au lieu de cela, notent SCZEPANSKI et WENKER dans un tableau synoptique (2008A: 64), les photographies publiées pour "*Dactylorhiza wirtgenii* sensu DELFORGE" montrent que les feuilles de ce taxon sont linéaires-lancéolées, non cucullées, vert foncé, maculées, que le rachis et les bractées sont teintés de violet, que les fleurs sont assez grandes, assez foncées, fortement ornées, que le labelle, 9-12 × 9-14 mm, est légèrement plié longitudinalement, les bords un peu récurvés vers l'avant et enfin que l'éperon est souvent horizontal et environ aussi long que l'ovaire. De plus, les milieux ne sont pas les mêmes, prairie marécageuse pour *Orchis* ×*wirtgenii* en Rhénanie, tourbières alcalines pour le *Dactylorhiza* de Haute-Marne.

Il s'ensuit, d'après SCZEPANSKI et WENKER (2008A), que le *Dactylorhiza* de Haute-Marne ne peut certainement pas être identifié à *Orchis* ×*wirtgenii* HÖPPNER 1916. Ce nom désigne selon eux un hybride occasionnel de formule *Dactylorhiza incarnata* s. str. × *D. maculata* s. str. C'est un synonyme postérieur d'*Orchis* ×*maculatiformis* ROUY 1912, nom valable le plus ancien au rang spécifique pour cette combinaison hybride. N'ayant pas observé personnellement le taxon de Haute-Marne, SCZEPANSKI et WENKER (2008A, B) ne prennent pas position à son sujet mais considèrent qu'il s'agit probablement d'un taxon hybridogène d'origine obscure.

Dactylorhiza wirtgenii* auctorum non (HÖPPNER) SOÓ: *Dactylorhiza devillersiorum

La mise au point de SCZEPANSKI et WENKER (2008A) renvoie dans l'anonymat le *Dactylorhiza* de Haute-Marne. Il a en effet toujours été appelé soit *D. traunsteineri*, soit *D. wirtgenii*, deux noms qui ne lui conviennent pas, nous venons de le voir. La récente description de *Dactylorhiza traunsteineri* subsp. *vosagiaca* (KREUTZ 2011), taxon qui rassemble artificiellement un certain nombre d'essaims hybrides peu ou non stabilisés de Lorraine française et de Rhénanie du Nord-Palatinat (ENGEL 1959; PARENT 1996; WOLFF 1998), ne concerne le *Dactylorhiza* de Haute-Marne ni par l'origine, ni par la morphologie florale, ni par l'écologie, puisqu'il s'agit d'hybrides croissant dans des tourbières acides.

Depuis un siècle (HOUDARD & THOMAS 1911), le *Dactylorhiza* de Haute-Marne est connu de marais tufeux du plateau de Langres, milieu submontagnard très particulier et isolé. Il possède encore aujourd’hui des populations stables dans une douzaine de ces marais où il se cantonne généralement dans les parties régulièrement mouillées des schœnaies et des jonçaias sur tuf (= *Carici Davallianae-Schoenetum intermediae* in ROYER & DIDIER 1996, association végétale à affinités montagnardes, la plus caractéristique du Plateau de Langres selon ROYER 2011). Les quelques rares mentions de *Dactylorhiza majalis* et de *D. majalis* × *D. traunsteineri*, faites de ces marais, concernent très vraisemblablement le *Dactylorhiza* de Haute-Marne. Les 3 données de quelques individus “peu typiques” (ROYER & DIDIER 1996) et sporadiques de *D. praetermissa*, provenant des mêmes marais (Groupe Orchidophile de la SSNAHM 1991; É. WALRAVENS in DELFORGE et al. 2006) doivent, très vraisemblablement toutes, être rapportées à des hybrides occasionnels entre le *Dactylorhiza* de Haute-Marne et *D. incarnata* (obs. pers. 2001).

Dactylorhiza praetermissa est en effet principalement inféodé aux zones atlantique et subatlantique (par exemple BAUMANN & KÜNKELE 1982; TYTECA & GATHOYE 1993; BAUMANN et al. 2005). Son signalement en Haute-Marne, sur le Plateau de Langres, repris encore récemment dans l’Atlas des Orchidées de France (DUSAK & PRAT 2010), repose plus que vraisemblablement sur quelques déterminations erronées. C’est fréquemment le cas avec cette espèce, comme l’ont relevé notamment CHARPIN et JORDAN (1990), TYTECA et al. (1991), DIEMER (1992), TYTECA (1993), ANDRÉ et al. (1998), ROBERDEAU et al. (1998), TYTECA et GATHOYE (2000A), VOLLMAR et WENKER (2001) ou encore PIKNER et DELFORGE (2005).

Par ailleurs, la délimitation et l’échantillonnage du *Dactylorhiza* de Haute-Marne est relativement simple à effectuer puisqu’il est le seul tétraploïde du genre présent sur les sites où il fleurit et où il n’est en contact régulier qu’avec deux espèces diploïdes très distinctes, fréquemment *D. incarnata*, beaucoup plus rarement *D. fuchsii*, qui, moins hygrophile, se cantonne en périphérie des marais. Il suffit d’écarter les hybrides occasionnels que le *Dactylorhiza* de Haute-Marne forme avec *D. incarnata*, voire avec *D. fuchsii*, pour être assuré de ne prendre en compte que des individus qui le concernent. Cette configuration est bien plus claire que celle qui prévaut avec une espèce allotétraploïde polymorphe de vaste distribution, *D. elata*, chez qui les tentatives de distinguer quelques populations périphériques divergentes se heurtent à la présence d’individus indiscernables de *D. elata* s. str. dans les populations étudiées ou à l’existence d’essais hybrides non stabilisés difficiles à discriminer même s’ils impliquent d’autres espèces. C’est le cas pour *D. elata* var. *brennensis* (obs. pers.; DELFORGE 2007: 115) ou pour *D. elata* var. *occitanica* (DELFORGE 2011). La délimitation du *Dactylorhiza* de Haute-Marne est aussi beaucoup moins délicate que celle de *D. parvimajalis*, qui apparaît, aux yeux-mêmes de ses descripteurs, comme une forme de transition entre *D. majalis* et *D. lapponica*, souvent syntopiques (TYTECA & GATHOYE 2000B: 500).

Un échantillon de 16 individus du *Dactylorhiza* de Haute-Marne, provenant du marais Vaucher à Germaines, a été mesuré par J.-L. GATHOYE en 1989. Cet échantillon a ensuite été utilisé, sous le nom de *D. traunsteineri*, pour diverses analyses statistiques (TYTECA & DUFRÈNE 1993; TYTECA & GATHOYE 2000A, B). Dans un phénogramme repris dans deux de ces études (TYTECA & GATHOYE 2000A: 165, B: 483), l'échantillon de Germaines apparaît bien séparé des autres *D. "traunsteineri" s.l.*, du *Dactylorhiza* "de Praubert" (TYTECA 1993), ainsi que de *D. traunsteineri* s. str. de Bavière, pour autant évidemment que cet échantillon ne soit pas incorporé, ce qui est souvent le cas, dans un ensemble comprenant des échantillons de populations du Jura et du Doubs, voire de tout l'arc alpin.

Les 5 et 6 juin 2010, j'ai pu observer à nouveau près de 350 individus en début de floraison du *Dactylorhiza* de Haute-Marne au marais des Marats (Chameroy), cette fois en compagnie de J. et P. DEVILLERS-TERSCHUREN et de R.-M. LAFONTAINE. Nous avons aussi noté 5 *D. incarnata* en fleurs et une dizaine d'hybrides. L'originalité et la stabilité morphologique du *Dactylorhiza* de Haute-Marne, que nous avons évaluée alors, n'évoque pas une homogénéité clonale résultant d'une hybridation très récente. Une certaine amplitude de variation est visible qui dénote une combinaison unique de caractères morphologiques et génétiques provenant très vraisemblablement d'un événement d'hybridation local assez ancien, ayant suscité l'apparition d'un taxon allotétraploïde nouveau qui a prospéré en colonisant un milieu particulier, avantage dont sont parfois dotés les allotétraploïdes (HEDRÉN 2002).

Ce phénomène n'est pas fréquent. Il semble en effet que les allotétraploïdes se développent rarement avec succès à partir des espèces parentales (HEDRÉN et al. 2001: 1880), probablement parce que la première génération d'allotétraploïdes subit d'abord une dépression de fertilité due à la consanguinité (GILL 1991), souvent suivie par un second épisode d'infertilité suscité par des croisements fréquents avec un des parents diploïdes (STACE 1975). Le *Dactylorhiza* de Haute-Marne représente donc une entité locale originale, rare, qui nécessite des mesures de conservation au même titre que les espèces ancestrales diploïdes ou que les espèces tétraploïdes de plus large distribution (HEDRÉN et al. 2001: 1868). Dans ce but, il paraît nécessaire de donner au *Dactylorhiza* de Haute-Marne un rang taxonomique formel puisqu'il n'appartient pas à un taxon déjà décrit. Dans une perspective phylogénétique, seul le rang d'espèce paraît adapté ici.

Je souhaite dédier cette espèce à Jean et Pierre DEVILLERS-TERSCHUREN, en hommage à leurs apports inestimables à la connaissance et à la systématique des Orchidées d'Europe, conceptions généreusement partagées depuis plus de 30 ans maintenant au cours d'innombrables entretiens, exposés et sorties sur le terrain, en hommage également à leurs importantes contributions à la conservation de la nature en général, au travers de nombreux travaux et projets qui concernent notamment les Orchidées, les Oiseaux, les Chéiroptères, les grands Mammifères, études où la gestion et la protection des milieux qui

les abritent, tant aux niveaux belge qu'européen ou mondial, sont également prises en compte et élaborées. D'où la description:

***Dactylorhiza devillersiorum* P. DELFORGE sp. nova.**

Descriptio: herba 31 cm alta; caulis paulum cavus infra inflorescentiam, viridis, violaceo tinctus in parte superiora; folia 6, linearia-lanceolata, 7,16plo longiora quam latiora, carinata, leviter maculata, infimum 10,1 × 1,6 cm, secundum 9,2 × 1,4 cm, tertium 7,8 × 0,9 cm, quartum 4,5 × 0,55 cm, quintum sextumque bracteiformata; inflorescentia densa; bractea inferiora purpurea suffusa, flores paulum superans; flores 22, aperti 13, alabastra 9, violacei; sepalia lateralia erecta, 8,9 mm longa in statu vivo; labellum 8,7 mm longum, trilobatum, violaceum, candidum ad basin, lineolis punctisque in centro ornatum; calcar violaceum, rectum, 9,8 mm longum. Floret a fine Maji ad finem Junii, in Castillionis montis paludibus cum Carice davalliana Shoenu intermediaque.

Holotypus (hic designatus): Gallia, Haute-Marne, Chameroy, in palude "Marais des Marats" (UTM: 31TFN9960), alt. s.m. 380 m, 7.VI.1997. Leg. P. DELFORGE. In herb. P. DELFORGE sub n°09713.

Icon holotypi: fig. 1 p. 80 in hoc op.

Synonyma: - *Dactylorhiza wirtgenii* auctorum non (HÖPPNER) SOO
- *Dactylorhiza traunsteineri* auctorum non (SAUTER ex REICHENBACH pat.) SOO

Icones: sub nom. *Dactylorhiza devillersiorum*: pl. 1 p. 81 in hoc op.; DELFORGE 2012: 119. Sub nom. *Dactylorhiza wirtgenii*: DELFORGE 2001 & 2002: 188; DELFORGE 2005 & 2006: 203; VAN DE VIJVER 2006: 39; DELFORGE 2007: 109. Sub nom. *Dactylorhiza traunsteineri*: TYTECA in COULON 1985: 12; TYTECA & GATHOYE 1992: pl. 10; GATHOYE & TYTECA 1994: fig. 12 p. 32).

Étymologie: espèce dédiée à Jean et Pierre DEVILLERS-Terschuren (Bruxelles), en hommage à leur importante contribution à la compréhension des Orchidées d'Europe et à la conservation de la nature en général.

Description⁽¹⁾: plante élancée assez robuste, haute de 20-45 cm (\bar{x} = 34,77 cm (s.d. 7,519)); tige un peu compressible sous l'inflorescence, lavée de violet au sommet; 4-7 feuilles caulinaires (\bar{x} = 4,813 (s.d. 0,834)) peu à nettement maculées, canaliculées, linéaires-lancéolées, larges de 1,3-2,8 (-4) cm, un peu plus larges en moyenne que celles de *Dactylorhiza traunsteineri* (s. str.), la plus grande largeur vers le centre; feuille inférieure (\bar{x} = 10,859 cm (s.d. 2,501) × 1,653 cm (s.d. 0,322)), deuxième feuille (\bar{x} = 12,581 cm (s.d. 2,673) × 1,634 cm (s.d. 0,375)); bractées teintées de violet, les inférieures plus longues que la fleur; inflorescence assez dense à dense, ovoïde à subcylindrique; jusqu'à 28 fleurs (\bar{x} = 14,0 (s.d. 4,32)) de dimensions comparables à celles de *D. traunsteineri* (s. str.); labelle moins plié longitudinalement, long de (8-) 9-12 mm, large de (9,2-) 11-14,5 mm (\bar{x} = 8,512 mm (s.d. 0,755) × 10,406 mm (s.d. 1,480)), les bords des lobes latéraux souvent un peu récurvés, le centre rarement blanchâtre, ornés de dessins assez épais; éperon conique, parfois courbé, subhorizontal à, souvent, dirigé obliquement vers le bas, long de (6-) 8-11 mm (\bar{x} = 10,056 mm (s.d. 0,782)), un peu plus court, moins horizontal et croisant moins souvent l'ovaire que celui de *D. traunsteineri* (s. str.).

Floraison: de fin mai à juin.

⁽¹⁾ entre crochets, moyennes (\bar{x}) et déviations standard (s.d.) publiées pour un échantillon de 16 individus du marais Vaucher à Germaines par TYTECA et GATHOYE (2000b: 498, Tab. 5).



Fig. 1. Holotype de *Dactylorhiza devillersiorum*.

France, Haute-Marne, Chameroi, Marais des Marats. Herb. P. DELFORGE n°09713.



Planche 1. *Dactylorhiza devillersiorum*
(Plateau de Langres, Haute-Marne, Champagne-Ardenne, France).
En haut: Chameroy, Marais des Marats (loc. typ.), 7.VI.1997.
En bas: Germaines, Marais Vaucher, 23.V.2001.

(d'après P. DELFORGE)

Habitat: surtout en pleine lumière, dans les parties régulièrement mouillées de marais alcalins, spécialement de marais tufeux, principalement dans les cariçaies-schœnaies submontagnardes à *Carex davalliana* et *Schoenus intermedia*, de 300 à 420 m d'altitude.

Répartition: les populations des marais tufeux du plateau de Langres sont certainement conspécifiques et constituent *Dactylorhiza devillersiorum*. Les observations permettent d'attester la pérennité de ces populations depuis un siècle. Comme l'exposé l'a rappelé plus haut, ces populations ont souvent été rapprochées de populations du Jura et du Doubs, départements qui ne sont pas limitrophes de la Haute-Marne, et parfois même de l'Ain et de l'Isère. Cet ensemble a été et est encore souvent attribué à *D. traunsteineri* s.l. ou à *D. wirtgenii*.

L'examen de l'iconographie disponible pour les plantes du Doubs indiquent cependant des différences morphologiques assez importantes avec *Dactylorhiza devillersiorum*, au point qu'après avoir conduit des analyses statistiques, TYTECA et GATHOYE (2000b) estimaient qu'il serait envisageable de décrire formellement un des taxons du Doubs, représentés dans les marais de Bouverans et de "La Tourbière vivante" à Frasnès. Effectivement, sur le plan morphologique, ce taxon du Doubs diffère significativement de *D. devillersiorum* par la largeur plus importante des feuilles, une tige plus épaisse, des bractées plus grandes, un plus grand nombre de fleurs et un labelle plus large, ce qui apparaît bien dans l'iconographie disponible et dans le tableau publié par TYTECA et GATHOYE (2000b: 498, Tab. 5).

Ces derniers caractères sont peut-être corrélés et dus aux conditions stationnelles qui auraient permis un meilleur développement des plantes. Ces populations du Doubs sont en effet établies dans des marais alcalins plus eutrophes que ceux de Haute-Marne ou de Bavière. Mais ces disparités morphologiques peuvent, tout aussi bien, indiquer également une origine hybride différente de celle de *D. devillersiorum*, ce qui, dans une perspective phylogénétique, ne permettrait pas de considérer que ces populations du Doubs appartiennent à *D. devillersiorum*. Il vaut donc mieux, provisoirement, admettre qu'il n'est pas encore démontré que tout ou partie des populations de Franche-Comté appartiennent à *D. devillersiorum*. Ce dernier semble, de ce fait, à ce stade, endémique des marais tufeux du Plateau de Langres.

Bibliographie

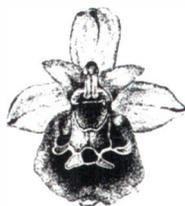
- ANDRÉ, M., MOINGEON, S. & MOINGEON, J.-M. 1998.- Un *Dactylorhiza* problématique dans un marais du Doubs. *L'Orchidophile* 29: 35-37.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BAUMANN, H. 2005.- *Dactylorhiza traunsteineri*: 348-353 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., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- 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: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BUSSMAN, R. & RIEKS, R. 1985. - Orchideenkartierung auf den Meßtischblättern 8126 (Leutkirch-Ost) und 8225 (Kisslegg). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 186-303.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- CHIFFAUT, A. 2007.- Les plantes sauvages remarquables de la région Champagne-Ardenne: 115p. Ministère de l'Environnement, Direction générale de l'Environnement de Champagne-Ardenne, Châlons-sur-Marne.
- COULON, F. 1985.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1983-1984. *Natural. belges* 66: 5-16.
- COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* 71 (Orchid. 4): 65-74.
- COULON, F. 1996.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1994-1995. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 97-109.
- COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 65-74.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e 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: 3^e 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. 2011.- Le Dactylorhiza d'Occitanie: statut et nomenclature. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 43-53.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., MAST DE MÆGHT, J., PARVAIS, C. & WALRAVENS, É. 2006.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2004-2005. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 1-15.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1986.- Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. *Natural. belges* 67 (Orchid. 1): 143-155.
- DUFRENE, M., GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1991.- Biostatistical studies on Western-European *Dactylorhiza* (Orchidaceae).- I. General view and the *D. maculata* group. *Pl. Syst. Evol.* 175: 55-72.

- DURBIN, Ph. 2011.- <http://perso.numericable.fr/~durbphil/Dactylorhiza/Dactylowirtgenii.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- 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 Pathénopé, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- ENGEL, R. 1959.- Observations sur quelques orchidées critiques d'Alsace et des Vosges. *Bull. Soc. Bot. France* **106**: 155-161.
- FUCHS, A. 1919.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. Monographie I. Teil. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg* **42**: 7-174.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1924.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. Monographie II. Teil. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg* **43**: 1-118.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1925.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. *Fedde Repert.* **21**: 102-106.
- GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1994.- Clé et inventaire synonymique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) de France et du Benelux. *Lejeunia* n.s. **143**: 1-85.
- GILL, B.S. 1991.- Nucleocytoplasmic interaction (NCI) hypothesis of genome evolution and speciation in polyploid plants: 48-53 in SASAKUMA T. & KINOSHITA T [eds].- Proceedings of the Kihara Memorial International Symposium on Cytoplasmic Engineering in Wheat. Yokohama.
- Groupe Orchidophile de la SsNAHM 1991.- Cartographie des Orchidées de la Haute-Marne: 40p. Supplément au n°99 de l'Orchidophile, Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- HEDRÉN, M. 1996A.- The allotetraploid nature of *Dactylorhiza praetermissa* (DRUCE) SOÓ (Orchidaceae) confirmed. *Watsonia* **21**: 113-118.
- HEDRÉN, M. 1996B.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from 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., FAY, M.F. & CHASE, M.W. 2001.- Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **88**: 1868-1880.
- HELITAS, N. 2011.- http://pagesperso-orange.fr/nicolas.helitas/autres_dactylorhiza.htm (site consulté le 5.VIII.2011).
- HÖPPNER, H. 1916A.- *Orchis Wirtgenii*, ein konstant gewordener Bastard vom Niederrhein. *Abh. Ver. Natw. Erforsch. Niederrhein* **2**: 55-61.
- HÖPPNER, H. 1916B.- Beiträge zur Flora des Niederrhein. I. Neue *Orchis*-Formen vom Niederrhein. *Abh. Ver. Natw. Erforsch. Niederrhein* **2**: 62-82.
- HÖPPNER, H. 1925.- Kleine Beiträge zur Orchidaceen-Flora der Rheinprovinz. *Verh. Nath. Ver. Preuss. Rheinl. Westf.* **81** [“1924”]: 259-273.
- HÖPPNER, H. 1927.- *Orchis Beckerianus* H. HÖPPNER und sein Formenkreis nebst Bemerkungen zu verwandten Formenkreisen. *Sitzungsber. Naturhist. Vereins Preuss. Rheinl. Westf. Abt D*: 1-26.
- HOUDARD, J. & THOMAS C. 1911.- Catalogue des plantes vasculaires de la Haute-Marne: 203p. Saint-Dizier.
- JACQUET, P. 1983.- Une répartition des Orchidées sauvages de France: 64p. *L'Orchidophile*, n° hors série (s.d.).
- JACQUET, P. 1988.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. 2^{ème} éd. mise à jour: 75p. S.F.O. Éditeur, Paris.
- KLINGE, J. 1898.- *Dactylorchidis*, *Orchidis* subgeneris, monographiæ prodromus. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (1): 145-202.
- KLINGE, J. 1899A.- Zur orientierung der *Orchis*-bastarte und zur Polymorphie der *Dactylorchis*-Arten. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (2,5): 1-65.
- KLINGE, J. 1899B.- Die homo- und polyphyletischen Formenkreise des *Dactylorchis*-Arten. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (2,6): 67-146.

- KRETZSCHMAR, H. 2005.- Systematik, Taxonomie und Nachweis der Hybriden: 693-748 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. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2011.- Beitrag zur Kenntnis europäischer, mediterraner und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(2) [“2010”]: 171-236.
- LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J. 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne.
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* 146. A.R.G. Gantner Verlag KG.
- MOINGEON, J.-M. 2011.- <http://www.pharmanatur.com/dactylwirt.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- NARDIN, P. 2011.- <http://monamiph.chez.com/orchidoubs/orcdoubs.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zürich.
- PARENT, G.H. 1996.- Matériaux pour un catalogue de la Flore lorraine (départ. 54, 55, 57, 88). Note 1. Les Orchidées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle* 47: 119-204.
- PARRET, S. 1994.- Les marais tufeux, un patrimoine à préserver. *La Garance voyageuse* 25: 21-24.
- PEDERSEN H.Æ. 2004.- *Dactylorhiza majalis* s.l. (Orchidaceae) in acid habitats: variation patterns, taxonomy, and evolution. *Nord. J. Bot.* 22: 641-658.
- PIKNER, T. & DELFORGE, P. 2005.- The Dactylorchid of Saaremaa (Estonia), *Dactylorhiza osilensis* sp. nova. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 65-80.
- RAMEAU, J.-C. & ROYER, J.-M. 1971.- Contribution à la flore de la Haute-Marne. *Rev. Féd. Fr. Soc. Sc. Nat.*, 3ème série, 42-43: 1-22.
- RAMEAU, J.-C. & ROYER, J.-M. 1979.- Étude botanique et phytosociologique du marais Vaucher à Germaines. *Bull. Soc. Sci. Nat. Arch. Haute-Marne* 21: 163-181.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fototorar, Egg (Switzerland).
- ROBERDEAU, J.-C., TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1998.- Observations sur les *Dactylorhiza* du sud du Loir-et-Cher. *L'Orchidophile* 29: 225-230.
- 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
- ROYER, J.M. 2011.- Les marais tufeux du plateau de Langres (Haute-Marne). *L'Écho des Tourbières* N° 19: 5-6.
- ROYER, J.-M. & DIDIER, B. 1996.- Flore et végétation des marais tufeux du Plateau de Langres: 112p. *Bull. Soc. Sc. Nat. Archéol. Hte-Marne*, Mémoire 2. Chaumont.
- ROYER, J.-M., BEHR, R., BIZOT, A., DIDIER, B., LANFANT, P., MISSET, C., THEVENIN, S., WORMS, C., COLLET, D., AMON-MOREAU, D., RABATEL, J. 1997.- Répartition régionale des espèces végétales protégées de Champagne-Ardenne. 2ème éd. entièrement revue et corrigée: 163p. Ministère de l'Environnement, Direction générale de l'Environnement de Champagne-Ardenne, Chaumont.
- ROYER, J.-M., FELZINES, J.C., MISSET, C. & THEVENIN, S. 2009 – Synopsis commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest*, n° spécial 6 : 1-352 .
- SAHLIN, C.I. 1978.- *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SOO, eine echte Art. *Orchidee* 29: 268-269.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008A.- Bemerkungen zum taxonomischen Status von Wirtgens Knabenkraut [*Dactylorhiza* × *wirtgenii* (HÖPPNER) SOO]. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* Beiheft 24(2) [“2007”]: 60-70.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008B.- Remarques sur le statut taxonomique du “*Dactylorhiza* de Wirtgen” [*Dactylorhiza* × *wirtgenii* (HÖPPNER) SOO]. *L'Orchidophile* 39: 195-204.

- SENGHAS, K.-H. 1968.- Taxonomische Übersicht der Gattung *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 32-67.
- Société de Sciences naturelles et d'Archéologie de la Haute-Marne 1991. Les marais du Plateau de Langres (Haute-Marne): 97p. Ministère de l'Environnement, Direction générale de l'Environnement de Champagne-Ardenne, Châlons-sur-Marne.
- VON SOÓ, R. 1962.- Nomina nova generis *Dactylorhiza* (Combinations novæ ab auctore in Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol 3 (1960) non jure pleno publicatæ): 11p. Ed. R. Soó, Budapest.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican, Vilo, Paris.
- STACE, C.A. [ed.] 1975.- Hybridization and the Flora of the British Isles: XIII+626p. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- THIERY, F. 2011.- Les orchidées sauvages de Franche Comté et d'ailleurs... http://franz90.blog4ever.com/blog/photos-cat-13739-8748-dactylorhiza_ope_majalis.htm (site consulté le 5.VIII.2011).
- TYTECA, D. 1981.- Observations sur quelques *Dactylorhiza* de Belgique et du Nord de la France. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 114: 15-30.
- TYTECA, D. 1993.- Le *Dactylorhiza* de Praubert. *L'Orchidophile* 24: 121-126.
- TYTECA, D. 2005.- Genre *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI 1937: 194-235 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2 éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- TYTECA, D. & DUFRÈNE, M. 1993.- On the use of distances in the taxonomic study of critical plant groups - Case studies of western European Orchidaceae. *Annals of Botany* 71 (3): 257-277.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1992.- Clé des *Dactylorhiza* de France: 14p + 24 pl. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1993.- On the morphological variability of *Dactylorhiza praetermissa* (DRUCE) Soó (Orchidaceae). *Belg. J. Bot.* 126: 81-99.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2000A.- Morphometric analyses of *Dactylorhiza occitanica* and related populations in eastern France (Orchidaceae). *Belg. J. Bot.* 132 ["1999"]: 158-174.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2000B.- Morphometric analyses of the *Dactylorhiza majalis* group in western Europe - With description of *D. parvimajalis* TYTECA & GATHOYE, sp. nov. *J. Eur. Orch.* 32: 471-511.
- TYTECA, D., GATHOYE, J.-L. & CHAS, E. 1991.- Le *Dactylorhiza* de Lesdiguières. *L'Orchidophile* 22: 155-160.
- VAN DE VIJVER, B. 2006.- Excursieverslag Dijonweekend (04-06 juni 2006). *Liparis* 12: 26-50.
- VERMEULEN, P. 1958.- Orchidaceae: 127p in: VAN SOEST, J.L. et al. [eds], Flora neerlandica, Vol. 1(5). Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam.
- VOLLMAR, J. & WENKER, D. 2001.- Hybridpopulationen von *Dactylorhiza* in NRW: 95-106 in ALMERS, L., BAUM, A., BAUM, H., JANSSEN, H., LUWE, M., SINGER, R., THIELE, G., WENKER, D. & WESTPHAL, G.- Die Orchideen Nordrhein-Westfalens: 335p. Arbeitskreis Heimische Orchideen NRW selbstverlag, s.l.
- WATKIN, P. 2011.- http://orchid.univ-lille1.fr/pdc_orch.fr/listjava.htm#..voyage/list_voy.htm (site consulté le 5.VIII.2011).
- WOLFF, P. 1998.- Die hybridogenen *Dactylorhiza*-Formenschwarme in Mooren der Pfalz und der Nordvogesen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 15(1): 63-78.



Gymnadenia rubra WETTSTEIN 1889 et la taxonomie des nigritelles apomictiques

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN 1889 and the taxonomy of apomictic *Vanilla* Orchids. The history and context of the description of the Red Vanilla Orchid, *Gymnadenia rubra*, apomictic, and its allied, *G. stiriaca*, *G. dolomitensis*, *G. minor*, *G. bicolor*, and *G. hygrophila*, all apomictic too, are evoked. The descriptions of the last 4 species, recently published, are based almost exclusively on the subjective evaluation of some morphological characters without explanation of the basis for these statements nor attempts to investigate the extent to which these characters might be prone to environmentally induced variation. Furthermore, the morphological characters used for the delimitation of these 4 species do not work in many cases in the field. Taxonomy of agamous complexes present in 47 families of Angiosperms has always been considered as very difficult. Surveys of apomictic species in numerous genera have found significant levels of intrapopulation genetic diversity, frequently a paradoxically high level, which is not significantly different from those of congeneric sexual relatives. As a result, the morphological intrapopulation plasticity of apomictic species can be larger than specific differences between two closely related species, because of differential responses among genotypes to a temporally and spatially fluctuating environment. This mechanism contributes to the maintenance of within-population genetic diversity and renders determination very difficult. More objective interpretations of morphological and genetical data of apomictic species complexes have led to grant species status to groups of related apomictic or partly apomictic variants rather than to individual morphotypes. As it seems that *G. minor*, *G. bicolor*, and *G. hygrophila* constitute only morphotypes (or ecomorphs) of *G. rubra*, they are better treated as forms. They are formally named here *G. rubra* f. *minor*, *G. rubra* f. *rosea*, and *G. rubra* f. *hygrophila* respectively. As the rank of variety seems more appropriate for *G. dolomitensis*, it is named *G. rubra* var. *dolomitensis*.

Key-Words: Orchidaceae, *Gymnadenia*, *Gymnadenia* sectio *Nigritella*, *Gymnadenia rubra*, *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) P. DELFORGE comb. et stat. nov., *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) P. DELFORGE comb. et stat. nov., *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *rosea* (C. BOILLAT & V. BOILLAT) P. DELFORGE comb. nov., *Gymnadenia rubra* var. *dolomitensis* (TRIPPNER & KLEIN) P. DELFORGE comb. nov. Taxonomy, apomixis.

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

Manuscrit déposé le 15.IX.2011, accepté le 15.X.2011.

Aux débats dont les nigritelles ont toujours été l'objet au niveau du genre, avec pour conséquence une nomenclature complexe notamment dans les genres *Nigritella* et *Gymnadenia* (cf. DELFORGE 2011A, B), s'ajoutent des difficultés taxonomiques qui leur sont propres et qui sont dues au mode de reproduction de beaucoup d'entre elles. La plupart des espèces de nigritelles récemment décrites sont en effet des allopolyploïdes apomictiques dont la morphologie est très voisine, de sorte que leur statut est controversé. En effet, chez un taxon apomictique, chaque individu constitue une lignée évolutive indépendante et ce taxon fonctionne donc plus comme une collection de lignées évolutives indépendantes juxtaposées que comme une unité évolutive simple et cohérente (HEDRÉN et al. 2000). Par l'apomixie, la moindre variation génétique affectant un caractère morphologique chez un individu peut donner naissance à une population clonale, plantes toutes identiques à la plante-mère portant cette particularité. Faut-il nommer toutes ces variations, au point que chaque sommet alpin pourrait bientôt abriter son ou ses espèces apomictiques endémiques? La question a été posée dans les milieux orchidologiques européens (par exemple PRESSER 2002: 172; ZELESNY 2008: 591). La présente mise au point découle de ces constatations. Elle envisagera le statut de nouvelles espèces apomictiques récemment décrites et qui semblent très proches de la Nigritelle rouge.

1. Les avatars de la Nigritelle rouge

Le nom de la Nigritelle rouge

Dans la littérature récente, deux épithètes ont été utilisées pour désigner la Nigritelle rouge au rang spécifique, soit *miniata* (basionyme: *Orchis miniata* CRANTZ 1769), soit, bien plus fréquemment, *rubra*, (basionyme: *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN 1889). "Miniatus" signifie "vermillon", donc rouge, mais, dans la description d'*Orchis miniata*, les caractères explicitement retenus par CRANTZ (1769: 487) et les références qu'il fait aux figures et aux polynomes notamment de BAUHIN (1623), de SÉGUIER (1745) ou encore de HALLER (1768) concernent quasi toutes les espèces de nigritelles délimitées aujourd'hui, qu'elles soient à fleurs rouges, roses ou pourpre noirâtre. De ce fait, *Orchis miniata* est un indéniable nomen confusum. Il n'est en effet pas possible de désigner, dans les matériaux originaux cités par CRANTZ, un lectotype liant l'épithète *miniata* à la Nigritelle rouge plutôt qu'à la Nigritelle noire sans contredire fortement le protologue. Pour les mêmes raisons, la désignation d'un épitype n'est pas possible non plus. WETTSTEIN (1889) a donc considéré que la Nigritelle rouge n'était pas valablement nommée et il l'a décrite. Comme sa description paraissait concerner, elle aussi, plusieurs espèces à fleurs rouges ou roses, BAUMANN et al. (2002: 176-178) ont désigné un "iconolectotype" qui ne contredit pas le protologue de WETTSTEIN tout en liant définitivement *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN à la Nigritelle rouge. Cependant, l'épithète *miniata* est encore parfois utilisée (par exemple LÜNSMANN 2002; BATEMAN et al. 2003; REDL 2003).

Les caractères de la Nigritelle rouge

Selon WETTSTEIN, *Gymnadenia rubra* fleurit de 8 à 14 jours avant *G. "nigra"*. Son inflorescence est allongée, les fleurs rouges à roses, les pétales aussi larges que les sépales, le labelle ovale, graduellement contourné vers le sommet tandis que la base est enroulée en cornet («Lippe [...] eiförmig mit allmählich ausgeschweifter Spitze, dabei gegen den Grund zu lütenartig eingerollt» WETTSTEIN 1889: 314). Par la suite, d'autres caractères morphologiques ont été précisés pour cette espèce par d'autres botanistes. Il est généralement admis aujourd'hui que, chez *G. rubra*, la couleur de l'inflorescence est uniformément rouge rubis lumineux, avec souvent décoloration des fleurs inférieures après l'anthèse, et que les bords des bractées sont généralement glabres. De plus, cette espèce semble inféodée aux pelouses alpines alcalines (calcaires et calcschistes) sèches à fraîches, plus particulièrement au *Seslerio-Sempervirentum*.

La répartition reconnue pour *Gymnadenia rubra* comprend la moitié orientale de l'arc alpin, à l'ouest à partir de la Suisse, ainsi que les Carpates (par exemple BAUMANN & KÜNKELE 1982; BUTTLER 1986, 1991; REINHARD et al. 1991). Par ailleurs, il a été établi que *Gymnadenia rubra* est une espèce allotétraploïde ($2n=80$) à reproduction apomictique (TEPPNER & KLEIN 1985A), qui résulte probablement d'une hybridation ancienne entre une espèce diploïde ($2n=40$) dont les gamètes femelles étaient normalement haploïdes ($n=20$) et une hypothétique espèce triploïde ($2n=60$), ancestrale et disparue, aux gamètes mâles non réduits (HEDRÉN et al. 2000).

La nigritelle rouge de Styrie

En 1906, K. RECHINGER décrit du massif du Salzkammergut (Styrie, Autriche), sous le nom de *Gymnadenia rubra* var. *stiriaca*, une variété précoce de nigritelle rouge à fleurs rose un peu bleuté, dont la base des divisions du périanthe est plus colorée que le sommet (RECHINGER & RECHINGER 1906: 148). Ayant démontré que ce taxon est tétraploïde et apomictique, TEPPNER et KLEIN (1985A) considérèrent qu'il s'agissait d'une espèce. Ils l'ont placée dans le genre *Nigritella* [= *Nigritella stiriaca* (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN], puis transférée dans le genre *Gymnadenia* [= *Gymnadenia stiriaca* (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN] (TEPPNER & KLEIN 1998). L'analyse des alloenzymes révéla ensuite que *G. stiriaca* était porteur d'un allèle particulier, indiquant un événement de spéciation différent de celui ayant donné naissance à *G. rubra*, mais provenant également d'une hybridation ancienne, impliquant une autre espèce diploïde ($2n=40$), dont les gamètes femelles étaient normalement haploïdes ($n=20$), et la même hypothétique espèce triploïde ($2n=60$), ancestrale et disparue, aux gamètes mâles non réduits (HEDRÉN et al. 2000).

Gymnadenia stiriaca, dont les caractères sont stables et qui est aisément déterminable sur le terrain par sa coloration très particulière, a ensuite été signalé de plusieurs massifs autrichiens (par exemple BRENDICKE 1987; WITTMANN et al. 1988; FOELSCH 1990; BAUM & BAUM 1996; SCHMID & SCHMID 1998, 2000; VÖTH 2004). Il est assez généralement considéré comme une espèce, sauf par quelques auteurs prônant une nomenclature très conservatrice et une taxo-

nomie basée sur un concept morphologique large de l'espèce. Dans les ouvrages de ces derniers, la nigritelle rouge de Styrie apparaît sous le nom de *Nigritella rubra* subsp. *stiriaca* (BAUMANN & LORENZ 2005; BAUMANN et al. 2006; KRETZSCHMAR 2008). Des points de vue biologique, phylogénétique et évolutif, cette taxonomie est inadéquate parce qu'elle ne rend pas compte de l'origine hybridogène de la Nigritelle rouge de Styrie, origine dans laquelle, de surcroît, *Gymnadenia rubra* n'est pas intervenu (voir aussi DELFORGE 2011A).

La nigritelle rouge des Dolomites

À partir de deux populations dont la principale se situe au Col Bechei (Passo de Limo, Bolzano, Italie), TEPNER et KLEIN (1998) ont décrit, avec un grand luxe de détails, une nouvelle nigritelle rouge, tétraploïde et apomictique, *Gymnadenia dolomitensis*, qui ne se distinguerait de *G. rubra*, absent des 2 sites, que par des bractées bordées de papilles coniques, une inflorescence s'allongeant plus fort pendant la fructification, une coloration parfois légèrement teintée de violet, des fleurs basales se décolorant souvent après l'anthèse et un labelle plus ouvert, moins enroulé à la base. Malencontreusement, un échantillon de cette nouvelle espèce n'a pas été intégré dans l'étude des alloenzymes des nigritelles (HEDRÉN et al. 2000), de sorte que l'on ne sait toujours pas si *G. dolomitensis* se distingue de *G. rubra* sur ce point, c'est-à-dire si ces deux taxons semblent issus de deux événements de spéciation distincts ou s'ils paraissent conspécifiques lorsque des allèles présents dans leur génotype sont mis en évidence.

Gymnadenia dolomitensis a été ensuite signalé de divers massifs des Dolomites, dans des colonies où, toujours, *G. rubra* semblait absent (HAAS & HAAS 2003). LORENZ et PERAZZA (2004) ont étudié en détail *G. dolomitensis* au locus typicus et l'ont comparé à des individus de *G. rubra* provenant de nombreuses populations du Trentin-Haut-Adige (Italie), mais aussi de Suisse et d'Autriche, observées différentes années. Au locus typicus, ils ont trouvé, parmi des *G. dolomitensis* typiques, des plantes munies d'une inflorescence assez courte, entièrement rouge rubis, sans décoloration des fleurs basales après l'anthèse, qui ne pouvaient être identifiées, selon eux, qu'à *G. rubra*. Les deux taxons peuvent donc être syntopiques, ce que des auteurs confirmeront sur d'autres sites (par exemple HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010: 23). Ceci peut indiquer que l'aspect des populations de *G. rubra* s.l. varie avec les conditions climatiques qui prévalent chaque année. De plus, il est apparu que l'enroulement de la base du labelle n'est pas en l'occurrence un caractère constant, mais plutôt un caractère à variation graduelle sur toute l'aire de *G. rubra*, les plantes à labelle ouvert étant plus fréquentes au centre de l'aire qu'en périphérie. Quant à la présence de denticules au bord des bractées, elle semble aléatoire, des plantes munies de bractées lisses ou bordées de denticules fleurissant sur toute l'aire, constat déjà fait également par TIMPE et MRKVICKA (1991) et BRÜTSCH (2000). Par ailleurs, *G. dolomitensis* lui-même peut être parfois muni de bractées à bords lisses (DWORSCHAK 2002).

LORENZ et PERAZZA (2004) estiment donc que l'enroulement du labelle et la denticulation du bord des bractées, caractères mis en exergue lors de la description, ainsi que la couleur de l'inflorescence ne permettent pas de distinguer *Gymnadenia rubra* de *G. dolomitensis* sur le terrain lorsque les variations inter- et intrapopulationnelles de *G. rubra* sont envisagées sur une aire vaste. De plus, les deux taxons ont la même phénologie et la même écologie. LORENZ et PERAZZA considèrent que TEPPNER et KLEIN (1998) ont utilisé des individus aux caractères extrêmes de *G. rubra* pour délimiter *G. dolomitensis* («Anche questo carattere si è dunque rivelato instabile e inefficace per una netta separazione tra i due taxa. A questo proposito si può constatare che le foto 2,4 e 5 del protologo sono fuorvianti perché mostrano i dettagli dei fiori di un esemplare con caratteri estremi.» LORENZ & PERAZZA 2004: 4). En conclusion, LORENZ et PERAZZA estiment que la Nigritelle rouge des Dolomites ne représente, au plus, qu'une variété de *G. rubra* et ils effectuent la combinaison nomenclaturale nécessaire pour la nommer à ce rang [= *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) R. LORENZ & PERAZZA]. Cette conclusion est partagée par ZELESNY (2008: 593) et jusqu'à un certain point par WENKER (2007: 194-195) au départ de constatations similaires faites indépendamment d'autres années.

Il est clair que la distinction de *Gymnadenia dolomitensis* vis-à-vis de *G. rubra* s'est faite à partir de prémisses et de raisonnements assez semblables à ceux qui ont amené la description de *G. cenisia* (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A; voir, par exemple, KALTEISEN 2001; DELFORGE 2003, 2011B; WENKER 2007) L'examen de la validité et de la stabilité des caractères dits diagnostiques effectué d'autres années au locus typicus ainsi que sur une aire vaste montre qu'une délimitation suffisamment stable et nette de *G. dolomitensis* ou de *G. cenisia* n'est pas possible et que ces taxons font manifestement partie de la variation de *G. rubra* et de *G. rhellicani* respectivement. Ce qui conduit à considérer que *G. dolomitensis* et *G. cenisia* ne constituent, au plus, que des variétés de ces deux espèces.

La petite nigritelle rouge

Une nouvelle espèce de nigritelle à fleurs rouges, tétraploïde et apomictique, est ensuite décrite de Styrie (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007), selon le protocole habituel, c'est-à-dire une publication extrêmement détaillée qui ne révèle, après examen, que peu de caractères diagnostiques utilisables, caractères paraissant n'appartenir parfois qu'à des individus extrêmes. De surcroît, dans la comparaison avec *Gymnadenia rubra*, les caractères précisés dans le protologue par WETTSTEIN (1889) sont principalement utilisés, mais pas ceux, plus variés, relevés notamment par LORENZ et PERAZZA (2004) à partir d'observations plus étendues. Paradoxalement, FOELSCHÉ précisera pourtant plus tard (in FOELSCHÉ & HEIDTKE 2010: 153-154) qu'il n'est pas de bonne pratique, dans une comparaison, de n'utiliser que les caractères délimités pour l'holotype ou la population-type.

Même de cette manière, le nouveau taxon, nommé *Nigritella minor* et récemment transféré dans le genre *Gymnadenia* (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011), ne se

distingue de *G. rubra*, souvent syntopique, que par des fleurs de couleur légèrement plus pâle et de dimensions plus petites («**Diagnosis:** Planta Nigritellae rubrae subsp. rubrae similis sed colore florum paululum clariore et dimensionibus minoribus differt.» FOELSCHÉ & ZERNIG 2007: 10). De plus, les bractées semblent, en moyenne également, moins colorées que celles de *G. rubra*. Mais, par exemple, les hauteurs de tige publiées pour les deux espèces [5-17 (-20) cm versus 10-25 cm] ont des intervalles qui se recouvrent largement, comme le font aussi les dimensions de la plupart des autres caractères pris en compte. L'examen d'une population importante de *G. minor* montre, de plus, que les plantes dépassant 20 cm de hauteur ne sont pas rares (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010: 23). Ce caractère n'a donc pas été bien pris en compte lors de la description.

Un moment, dans leur discussion de *Gymnadenia minor*, FOELSCHÉ et ZERNIG (2007: 17) se demandent si leur nouvelle espèce ne rassemblerait pas en fait simplement des individus de *G. rubra* à petites fleurs. Ce n'est pas le cas, selon eux, répondent-ils, parce qu'il n'y pas d'individus intermédiaires entre le taxon à petites fleurs et le taxon à grandes fleurs. Comme il s'agit de deux taxons apomictiques qui forment des clones, est-ce bien étonnant? Et est-ce, de ce fait, un argument recevable?

Les nigritelles rouges du col Pordoi

En avril 2010, paraît un article de HERR-HEIDTKE et HEIDTKE qui complète des observations antérieures (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2006). Ces auteurs délimitent provisoirement 5 taxons, selon eux des morphotypes de *Gymnadenia rubra*, au col Pordoi (Groupe de la Sella, Dolomites, à la limite du Trentin-Haut-Adige et de la Vénétie, Italie). En suivant leur nomenclature, il s'agit de *Nigritella rubra* subsp. *rubra*, qui est rare, *N. rubra* var. *dolomitensis*, qui fleurit 3 jours après la subsp. *rubra*, ainsi que *N. rubra* "Typ 3", qui paraît être une forme de transition entre entre *N. rubra* et *N. widderi*, *N. rubra* "Typ 4", plante robuste, à l'inflorescence de couleur identique à celle de *N. rubra* "Typ 3" mais dont les fleurs ont la même structure que celle de *N. rubra* subsp. *rubra* et enfin *N. rubra* "Typ 5", plantes plus grêles mais à fleurs assez grandes, trouvées dans les zones bordant les ruissellets, et qui fleurit 3 jours après *N. rubra* "Typ 3". Ces taxons semblent chacun liés à des conditions stationnelles particulières et des individus intermédiaires entre ces 5 taxons ont été notés (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010).

Beaucoup d'orchidologues européens ont plaidé pour la prise en compte d'une certaine amplitude de variation chez les espèces apomictiques dont, en l'occurrence, *Gymnadenia rubra*. Il est nécessaire de le faire, selon eux, au moins pour deux raisons. D'une part, parce qu'il a été démontré que l'apomixie pouvait ne pas être absolue et que des reproductions sexuées allogames pouvaient exceptionnellement intervenir chez *G. rubra* (TEPPNER 1996), ce qui pourrait maintenir un certain niveau d'hétérozygotie, et donc de variation. D'autre part, parce que le propos du systématicien ne serait pas de considérer le moindre clone comme une espèce (par exemple KRETZSCHMAR 2008: 180; ZELESNY 2008: 591; WUCHERPFENNIG 2009 in FOELSCHÉ 2010A: 68).

Cependant les taxons désignés par “Typ 4” et “Typ 5” chez HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) vont être décrits au rang d'espèce, le premier sous le nom de *Nigritella bicolor* (FOELSCHÉ 2010A), le second sous le nom de *Nigritella hygrophila* (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011).

La nigritelle rouge bicolore

Des 51 pages denses de la description (FOELSCHÉ 2010A) auxquelles s'ajoutent les 31 pages d'un article annexe, téléchargeable sur l'Internet (FOELSCHÉ 2010B), il ressort que la Nigritelle rouge bicolore se distingue de *Gymnadenia rubra*, dont elle est fort proche morphologiquement, par la coloration rouge un peu plus claire de l'inflorescence, avec les fleurs basales décolorées, des sépales environ 2 fois plus larges que les sépales et un éperon long de 1,0-1,8mm. *G. rubra* aurait une inflorescence totalement rouge rubis, des sépales et des pétales de largeurs semblables, un éperon de 0,9-1,1 mm de longueur. *G. bicolor*⁽¹⁾ fleurirait quelques jours après *G. rubra* et quelques jours avant *G. rhellicani*. La distinction de *G. bicolor* n'est pas très compliquée: lorsque l'on se trouve face à une nigritelle dont l'inflorescence est bicolore, il suffit de vérifier si l'on n'est pas en présence d'une espèce allogame à inflorescence bicolore (i.e. *G. corneliana*, *G. lithopolitana* ou une forme peu colorée de *G. rhellicani*) et l'on sait alors que l'on a à faire à *G. bicolor* («Die Unterscheidung von *Nigritella rubra* und *N. bicolor* ist nicht so schwierig, wie das gelegentlich dargestellt wird. Wenn man es mit Pflanzen mit einem zweifarbigen Blütenstand zu tun hat, und lassen sich die sexuellen Arten *N. corneliana*, *N. lithopolitana* oder eine farbliche Varietät von *N. rhellicani* ausschließen, dann kann es sich nur um *N. bicolor* handeln.» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 153). Ce raisonnement est certainement un peu court, parce que plusieurs autres nigritelles apomictiques, dont *G. dolomitensis*, peuvent aussi présenter des inflorescences bicolores.

Par ailleurs, selon FOELSCHÉ (2010A,B), *Gymnadenia bicolor* serait présent sur la quasi-totalité de l'aire de *G. rubra*, au point que ce dernier paraît si rare qu'il faut se demander où il est possible d'encore le trouver. FOELSCHÉ (2010A, B) publie en effet une impressionnante liste de sites pour *G. bicolor* qui va de la Suisse à la Slovénie et atteint les Carpates en Roumanie, ceci à partir d'observations personnelles, mais surtout de déterminations faites sur des photographies publiées sur des sites de l'Internet et dans la littérature. Il apparaît à cette occasion que la plupart des auteurs qui ont voulu illustrer *G. rubra* ont en fait utilisé des clichés montrant *G. bicolor*. Sont dans ce cas, selon FOELSCHÉ (2010A: 36), notamment SUNDERMANN (1980), BUTTLER (1986), DANESCH et DANESCH (1989), RAVNIK (1990), REINHARD et al. (1991), PERAZZA (1992), KLEIN et KERSCHBAUMSTEINER (1996), PRESSER (2000), DWORSCHAK (2002), KREUTZ (2002), LORENZ et PERAZZA (2004), PERKO (2004), BAUMANN et al. (2006),

⁽¹⁾ Le transfert de *Nigritella bicolor* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière invalide par GERBAUD (2010), qui n'a pas cité de basionyme. Le seul nom valide au rang spécifique de la Nigritelle bicolore au moment où le présent article a été rédigé était donc *Nigritella bicolor* W. FOELSCHÉ. Cependant, une rectification avec cette combinaison correctement effectuée vient d'être publiée (GERBAUD 2011).

BOILLAT et BOILLAT (2007) KRETZSCHMAR (2008) ou encore GRIEBL (2009) et GRÜNANGER (2009), c'est-à-dire presque tous les auteurs qui ont illustré les nigritelles ou traité d'orchidées alpines. (Je m'empresse de préciser ici, avec soulagement, que je ne figure heureusement pas dans cette longue liste).

Il en va de même, souvent, pour ceux qui ont pensé illustrer *Gymnadenia dolomitensis* ou des hybrides entre *G. rhellicani* et *G. rubra*: ils ont montré, selon FOELSCHÉ, *G. bicolor* (dans le cas de l'hybride, sont cités par FOELSCHÉ notamment KÜMPEL 1973; REINHARD 1976; PRESSER 1995; REINHARD et al. 1991, GERBAUD & SCHMID 1999). Ce dernier point soulève au moins un problème nomenclatural.

Le nom de la nigritelle rouge bicolore

Si les quelques auteurs qui ont cru déterminer et/ou illustrer le rarissime *Gymnadenia rubra* × *G. rhellicani* se trouvaient en fait face à *G. bicolor*, pourquoi, alors, ne pas utiliser l'épithète de cet hybride, dont l'antériorité au rang spécifique est de 121 ans, pour nommer la Nigritelle bicolore? Si l'on suit FOELSCHÉ (2010A, B), *G. rubra* s. str. est en effet très rare. Le croisement entre une espèce tétraploïde apomictique très rare et une espèce diploïde allogame doit être vraiment rarissime. Pourtant ABEL (1897) décrit du Schneeberg viennois *G. xwettsteiniana* (selon lui *G. rubra* × *G. "nigra"*) à partir de 9 exemplaires, provenant de 2 sites différents. Certains individus hybrides «sont fort proches de *G. rubra*, mais semblables à *G. "nigra"* pour la forme du labelle et des pétales» (ABEL 1897: 609, traduit). ABEL précise également que les fleurs du bas de l'inflorescence de l'hybride sont plus claires que celles du sommet.

Par ailleurs, il semble qu'au locus typicus de *Gymnadenia xwettsteiniana* et dans les alpages limitrophes, ce soit non pas *G. rhellicani* mais bien *G. austriaca*, tétraploïde et apomictique, qui est présent (GERBAUD & SCHMID 1999: 15; FOELSCHÉ 2010B: 20). *G. xwettsteiniana* serait donc issu de deux espèces tétraploïdes apomictiques, dont une est très rare. Ce croisement doit être plus que rarissime, si tant est qu'il soit possible entre deux espèces apomictiques dont aucune, théoriquement, ne peut servir de plante-mère lors d'une éventuelle reproduction sexuée, parce que leurs ovosphères dégénèrent (e.g. TEPPNER & KLEIN 1985A, B; TEPPNER 1996).

De manière étonnante, le même hybride est à nouveau décrit, cette fois sous le nom de *Gymnadenia xbornmuelleri*, par DALLA TORRE et SARTHEIN (1906: 531), à partir d'une plante récoltée par J. BORNMÜLLER en 1903 dans le massif du Catinaccio (= Rosengarten), près de Bolzano (Dolomites). Si cet hybride quasi impossible est si fréquent, ne s'agit-il pas plutôt de la nigritelle rouge bicolore, puisque la plupart des hybrides supposés de combinaison *G. rubra* × *G. "nigra"*, déterminés et illustrés récemment, représenteraient en fait, selon FOELSCHÉ, des *G. bicolor*? Lorsque j'ai posé la question à W. FOELSCHÉ, celui-ci m'a répondu qu'il tenait *G. xbornmuelleri* pour un synonyme de *G. xwettsteiniana*, donc pour un hybride, et il m'a renvoyé à la page 58 de son

article (FOELSCHÉ 2010A) où les noms de DALLA TORRE et SARTHEIN sont simplement cités (W. FOELSCHÉ comm. pers., in litt. 19.VII.2011).

Cependant, si FOELSCHÉ (2010A) considère que *Gymnadenia xwettsteiniana* est un hybride lorsqu'il s'agit de décrire *G. bicolor*, il n'en va plus de même lorsqu'il décide de décrire peu après l'hybride entre ce même *G. bicolor* et *G. rhellicani*, combinaison qui pourrait être celle nommée *G. xwettsteiniana* par ABEL (1897) ou *G. xbornmuelleri* par DALLA TORRE et SARTHEIN (1906): «Cet hybride [*Gymnadenia bicolor* × *G. rhellicani*...] peut-il correspondre à celui décrit sous *Gymnadenia xwettsteiniana* (*Gymnadenia nigra* × *Gymnadenia rubra*) par O. ABEL en 1897? C'est sinon impossible à l'affirmer [sic], du moins peu probable à l'admettre [sic]: en effet, le typus d'O. ABEL provient du Schneeberg viennois, un site sur lequel se rencontre certes de nos jours *G. rubra* et aussi *G. bicolor* (FOELSCHÉ 2010B: 20), mais pas *G. rhellicani*, le seul partenaire potentiel à reproduction sexuée du Nord-Est de l'Autriche, et partenaire indispensable pour obtenir un tel hybride [...]. Aussi considérons-nous *Gymnadenia xwettsteiniana* comme un nomen confusum et proposons-nous de décrire l'hybride de la Seiser Alm sous *Gymnadenia xjabornikana* [sic]» (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011: 31).

Si l'on veut bien suivre GERBAUD et FOELSCHÉ ici, il n'est pas possible que *Gymnadenia xwettsteiniana* soit un hybride parce que pour qu'une hybridation réussisse avec une espèce tétraploïde apomictique, il faut obligatoirement un partenaire diploïde sexué qui n'est pas présent au Schneeberg. Mais alors, si *G. (x)wettsteiniana* n'est pas un hybride, que peut-il être d'autre que *G. bicolor*? De surcroît, rien n'est dit par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011), ici non plus, de *G. xbornmuelleri*, lacune regrettable puisque *G. xjabornikana* et *G. xbornmuelleri* représentent une combinaison hybride très proche, si pas identique, et qu'ils sont tous deux décrits de massifs voisins qui forment un ensemble dans les Dolomites, respectivement l'Alpe di Siusi (Seiser Alm) et le Catinaccio (Rosengarten).

La Nigritelle bicolore toute rouge

FOELSCHÉ aborde lui-même, à plusieurs reprises (par exemple 2010A: 70), l'éventualité de l'existence d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge. En effet, comme la plupart des orchidées d'Europe, les nigritelles peuvent avoir des fleurs de couleurs variées. Des espèces "bicolores" forment parfois des populations d'individus à inflorescence foncée, rouge, unicolore même après l'anthèse. C'est le cas de *Gymnadenia corneliana* avec sa f. *bourneriasii*. À l'inverse, des nigritelles "unicolores" à inflorescence pourpre noirâtre, par exemple *G. rhellicani*, peuvent présenter des individus à inflorescence orangée (= *fulva* KELLER), jaune (= *flava* JACCARD), rose (= *rosea* VISIANI & SACCARDO ex GOIRAN, = *carnea* E.G. CAMUS), blanche (= *alba* KELLER) ou bicolore rouge/rose (= *ustulata* KELLER) (voir, par exemple, les photographies in KLEIN 1978: 72-73 et in BOILLAT & BOILLAT 2007: II-III).

FOELSCHÉ (2010A: 70-71) estime que la question de l'existence d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge n'est pas encore clarifiée, mais soupçonne que quelques illustrations publiées pour *G. rubra* repré-

sentent en fait des *G. bicolor* à inflorescence unicolore rouge. Ce pourrait être le cas, selon lui, notamment chez REDL (1996, 2003) ou encore BAUMANN et al. (2005). Mais alors, comment séparer ces morphes unicolores de *G. rubra*? Uniquement par la largeur relative des pétales, qui sont deux fois moins larges que les sépales chez *G. bicolor*, environ aussi larges que les sépales chez *G. rubra*. Ce caractère ne doit cependant pas être pris au pied de la lettre; il doit être évalué en faisant une moyenne dans une population (clonale, rappelons-le!) et 3 caractères doivent être utilisés conjointement dans le cas de plantes "critiques": «Die verkürzte Angabe "etwa halb so breit wie die Sepalen" bei FOELSCH (2010A: 48 Tab.1) sollte also nicht zu wörtlich genommen werden! [...] Wie immer bei kritischen Taxa wird es notwendig sein, mehrere Pflanzen zu untersuchen und unter Berücksichtigung einer möglichen Variabilität zumindest drei Merkmale zu verifizieren.» (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 153-154). En l'occurrence, dans le cas éventuels d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge, FOELSCH n'indique cependant pas quels sont les 3 caractères diagnostiques qui pourraient être utilisés pour les distinguer de *G. rubra*.

La Nigritelle bicolor rose

En décembre 2010, Ch. BOILLAT et V. BOILLAT décrivent, sous le nom de *Nigritella rubra* f. *rosea*, une forme de *Gymnadenia rubra* qu'ils ont observée de 2001 à 2009 dans le massif de la Bernina (Grisons, Suisse). Sa floraison est quasi contemporaine de celle de *G. rubra*, présent sur le site, mais «la couleur de l'inflorescence est dans l'ensemble plus claire que la normale et dégradée de rose à rose pâle vers le bas» (BOILLAT & BOILLAT 2010: 488). La parution de cet article a été retardée par le comité de rédaction de la revue où il avait été soumis afin que les auteurs puissent, éventuellement, le remanier: la description de *Nigritella bicolor* par FOELSCH (2010A) était en effet sous presse dans la même revue (BOILLAT & BOILLAT 2010: 488). Les auteurs précisent donc: «Ces plantes ne sont pas identiques à celles présentées sous le nom de *Nigritella bicolor* (FOELSCH 2010) car elles diffèrent de ces dernières entre autres par un rapport des largeurs pétales/sépales de 80% (environ 50% pour *Nigritella bicolor*), par son éperon de 1,1 mm et par sa période de floraison plus précoce de 10 à 15 jours par rapport à *N. rhellicani*» (BOILLAT & BOILLAT 2010: 490). Notons que la longueur de l'éperon de la f. *rosea*, 1,1 mm, se place exactement dans la zone de recouvrement des longueurs des éperons de *Gymnadenia rubra* et de *G. bicolor* précisés par FOELSCH (2010A: 48, Tab.1: 0,9-1,1 mm versus 1,0-1,8 mm) et que la différence constatée dans la phénologie entre la f. *rosea* et *G. bicolor* est de l'ordre de 3-4 jours, ceci dans des sites alpins de haute altitude. Le seul caractère vraiment diagnostique permettant de distinguer les 2 taxons semble donc être la largeur relative des pétales et des sépales, caractère qu'il ne faut pas envisager trop strictement selon FOELSCH et HEIDTKE (2011: 153), nous venons de le voir. Les excellents clichés de plantes entières, d'inflorescences, d'une fleur isolée et d'analyses florales, qui illustrent la description de *Nigritella rubra* f. *rosea*, paraissent, à tout le moins, extrêmement proches de ceux choisis par FOELSCH (2010A, B) pour illustrer *Gymnadenia bicolor*.

D'ailleurs, lorsqu'il fait la liste des très nombreux sites de *Gymnadenia bicolor* sélectionnés majoritairement en déterminant des dizaines de plantes sur photographies, FOELSCHÉ (2010B: 25) y a intégré des sites de Ch. BOILLAT et V. BOILLAT au vu d'une photographie que ceux-ci ont prise dans le massif de la Bernina, au Val Minor (BOILLAT & BOILLAT 2007: IV, Pontresina, 10.VII.2001). Ce même cliché est utilisé par BOILLAT et BOILLAT (2010: 495, Fig. 2, «Suisse, col de la Bernina, 10.07.2001») pour illustrer *Nigritella rubra* f. *rosea*. Mais FOELSCHÉ écrit alors (in FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 150) qu'il ne voit pas très bien ce que représente cette f. *rosea* par rapport à *Gymnadenia bicolor* et *G. rubra* parce que, dans leur description, écrit-il, BOILLAT et BOILLAT n'ont pas donné de mesures détaillées de la largeur des diverses parties du périanthe, que les données sur les dimensions de l'inflorescence et la forme du labelle manquent également, et que la façon de prendre les mesures est différente [«Auf die Neubeschreibung von *Nigritella rubra* f. *rosea* (BOILLAT & BOILLAT 2010: 487-496) und auf die Unterschiede dieser *forma* zur Nominatart bzw. zu *N. bicolor* kann hier nicht näher eingegangen werden, weil erstens die Messmethoden unterschiedlich sind — vergleichbare detaillierte Breitenangaben der Perianthblätter fehlen — und weil Angaben zur Größe des Blütenstandes und zur Lippenform fehlen.» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 150)].

La nigritelle bicolore fantôme

Cependant, au cours de l'été 2010, V. BOILLAT et Ch. BOILLAT ont visité des sites suisses où fleurissent des nigritelles à inflorescences bicolores, dont des sites de *Gymnadenia bicolor* publiés par FOELSCHÉ (2010B). Sur 4 sites des Grisons, ils ont mesuré en détail au total 60 (4 × 15) fleurs de nigritelles bicolores (BOILLAT & BOILLAT 2011) ⁽²⁾. Il ressort de ces observations:

- que les longueurs d'éperon (en moyenne 1,1 mm sur 2 sites, 1,2 mm sur les 2 autres) excèdent parfois de 0,1 mm les longueurs admises par FOELSCHÉ pour *Gymnadenia rubra* et entrent dans la partie inférieure de celles qu'il donne pour *G. bicolor*;

- que le rapport largeur des pétales/largeur des sépales est de 70% ou 82% selon les sites, ce qui renvoie nettement à *Gymnadenia rubra* et non à *G. bicolor* chez qui il devrait se situer aux environs de 50% si l'on suit, même avec une certaine souplesse, la description de FOELSCHÉ (2010A). C'est en effet le seul caractère quantifié, donné explicitement par FOELSCHÉ, qui permette de distinguer *G. rubra* d'éventuelles formes rouges de *G. bicolor* et donc, inversement, de distinguer *G. bicolor* d'éventuelles formes roses de *G. rubra*.

Et Ch. BOILLAT et V. BOILLAT (2011) de conclure avec raison qu'ils n'ont jusqu'à présent vu en Suisse que *Gymnadenia rubra* (f. *rosea*) et de demander si un collègue orchidologue a eu plus de chance qu'eux et a déjà pu observer *G. bicolor* dans ce pays.

⁽²⁾ le nombre de fleurs mesurées n'est pas précisé dans le texte mais il est déterminable sur le graphique publié par BOILLAT et BOILLAT (2011: 31).

La nigritelle rouge hygrophile

À peu près au même moment, FOELSCHÉ et HEIDTKE (2011) décrivent le *Gymnadenia rubra* "Typ 5" du col Pordoi (HERR-HEIDTKE et HEIDTKE 2010) sous le nom de *Nigritella hygrophila*, dans un article à nouveau très détaillé mais où les caractères diagnostiques sont difficiles à cerner. Cette espèce tétraploïde apomictique ne se distinguerait de *Gymnadenia rubra* et de *G. bicolor* que par des gradations différentes dans des caractères à variation continue, par exemple: labelle cintré, mais pas aussi enroulé que celui de *G. rubra* [«Lippen tailliert, aber nicht so stark eingerollt wie bei *N. rubra*» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 142)], une affirmation qui, mise en rapport avec l'étude de LORENZ et PERAZZA (2004, cf. supra, la Nigritelle rouge des Dolomites), est évidemment peu significative. De même, l'inflorescence serait plus courte que celle de *G. rubra*, environ aussi haute que large, mais elle peut parfois être allongée; elle serait unicolore, rouge, mais les fleurs basales peuvent parfois être décolorées, etc. Au final, en l'absence apparente de caractères discontinus, il est probable que les déterminations de ce taxon se feront sur les conditions stationnelles et tous les *G. rubra* trapus fleurissant dans des suintements ou au bords des ruissellets des alpages pourront être considérés comme appartenant à *Nigritella hygrophila*.

Malgré des difficultés évidentes pour déterminer ce taxon sur le terrain et, a fortiori, sur photographies, FOELSCHÉ et HEIDTKE (2011: 142) parviennent à mener à bien ici cet exercice difficile et à esquisser, à partir de détermination de clichés publiés ou mis en ligne, une répartition qui part des Dolomites pour aboutir en Slovénie en passant par des massifs autrichiens. La présence de la Nigritelle rouge hygrophile est également suggérée sur le versant français du Mont Cenis par FOELSCHÉ (ibid.: 147), information reprise par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011: 32) à l'occasion du transfert de *Nigritella hygrophila* dans le genre *Gymnadenia* [= *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD, comb. inval. (3)].

2. Apomixie et taxonomie

Depuis 1841, date de sa première observation chez une Euphorbiacée australienne cultivée dans les jardins botaniques de Kew, l'apomixie, en fait ici l'agamospermie, c'est-à-dire la reproduction asexuée par graines, a été mise en évidence dans environ 130 genres d'Angiospermes appartenant à 47 familles, avec une fréquence particulièrement élevée chez les Asteracées, les Poacées et les Rosacées (e.g. ASKER & JERLING 1992; CARMAN 1997; VAN DIJK & VIJVERBERG 2005; CARNEIRO et al. 2006; SAVIDAN 2007; LO 2008; WHITTON et al. 2008). La taxonomie des genres comportant beaucoup d'espèces apomictiques (e.g. *Amelanchier*, *Antennaria*, *Crataegus*, *Hieracium*, *Panicum*, *Potentilla*,

(3) Le transfert de *Nigritella hygrophila* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière incomplète par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011), qui n'ont pas précisé la page où est publié le basionyme. Cette omission rend la combinaison invalide (ICBN, art. 33.4). Cependant, une rectification avec cette combinaison correctement effectuée vient d'être publiée (GERBAUD 2011).

Rubus, *Taraxacum*...) est considérée comme particulièrement ardue (e.g. LAMBINON et al. 1993; 2004; CAMPBELL & WRIGHT 1996; RICHARDS et al. 1996; JUDD et al. 2002; BICKNELL & KOLTUNOW 2004; FEHRER et al. 2009) et nécessite un concept de l'espèce approprié (e.g. HÖRANDL 1998; DICKINSON 1999), qui devra parfois être adapté en fonction des particularités du complexe agame étudié (HÖRANDL & GUTERMANN 1998; STACE 1998; RICHARDS 2003; DICKINSON et al. 2007; HÖRANDL et al. 2009).

L'apomixie et le concept biologique de l'espèce

Le concept biologique de l'espèce, basé sur l'isolement reproductif, a été défini en vue de délimiter des organismes supérieurs à reproduction sexuée, souvent des Vertébrés, dont l'isolement reproductif, total ou partiel, semblait pouvoir être facilement mis en évidence par le biais de l'étude de l'hybridation (e.g. MAYR 1969; DOBZHANSKY et al. 1977). Les organismes à reproduction uniparentales (par multiplication végétative, autogamie, apomixie ou parthénogénèse) sortent évidemment du champ d'application du concept biologique de l'espèce (e.g. GRANT 1981; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Pour que ces organismes puissent être classifiés, des adaptations de la notion d'espèce sont nécessaires comme, par exemple, la notion de "macrospécies" (ZAHN 1921-1923, 1922-1930), le concept écologique de l'espèce (VAN VALEN 1976), l'"agamospécies concept" (RICHARDS 1973; ERICSSON 1992) ou celui de GRANT (1981) qui modifia, pour les espèces agames, le concept d'espèce évolutive de SIMPSON (1961). En effet, les autres concepts de l'espèce, qui ont été développés récemment pour rendre compte le plus objectivement possible de l'évolution naturelle du vivant, sont eux aussi difficilement applicables sans adaptations aux complexes agames (e.g. DE QUEIROZ 1998, 2005; JUDD et al. 2002; COYNE & ORR 2004)

Par ailleurs, si, chez les espèces autogames, un certain brassage génétique s'effectue encore lors de l'autofécondation, il semble, au premier abord, qu'il n'en va pas de même chez les taxons apomictiques où la production asexuées de graines se fait parfois sans méiose ni recombinaison génétique, ce qui induit l'apparition de clones. Dans ce contexte, à la limite, il ne paraît pas y avoir d'obstacle conceptuel qui empêcherait de reconnaître chaque individu apomictique comme une espèce biologique (COYNE & ORR 2004: 18-20). Mais cette position extrême se heurte évidemment et notamment à une impossibilité pratique: il n'est pas possible de nommer tous les individus apomictiques, pas même tous les clones, parce que certains de ceux-ci ne sont représentés que dans un espace extrêmement réduit.

Théoriquement, 45 types d'agamospermies sont possibles (GUSTAFFSON 1947; MARSHALL & BROWN 1981; MOGIE 1992), qui ont été classés en 2 groupes (GUSTAFFSON 1948; NOCLER 1984; KOLTUNOW 1993). Dans le premier, l'embryon provient du développement du sac embryonnaire, c'est-à-dire du mégagamétophyte haploïde (diplosporie); une dizaine de diplospories différentes ont été décrites (KOLTUNOW et al. 1998). Dans le second groupe, l'embryon provient de la division mitotique de cellules nucellaires ou chalazales de l'ovule

diploïde (aposporie) (ASKER & JERLING 1992; GRIMANELLI et al. 2001; SAVIDAN et al. 2001). De surcroît, une troisième catégorie d'agamospermie a été décrite, dans laquelle l'embryon se développe à partir d'une cellule végétative de l'ovule diploïde (NAUMOVA 1993). Le type d'agamospermie prévalant dans un genre où le nombre d'espèces apomictiques est important influence évidemment les relations évolutives entre taxons et donc leur approche systématique (e.g. DICKINSON 1999; UHLEMANN 2001; NOYES 2007A). Comme il existe parfois des possibilités d'agamospermies aposporique et diplosporique chez un même taxon (CZAPIK 1996), la décision taxonomique peut déjà se révéler très délicate sur ce seul plan (KOLTUNOW & GROSSNIKLUS 2003).

Chez *Gymnadenia nigra*, l'embryon se forme à partir d'une cellule de l'épiderme nucellaire (AFZELIUS 1928, VEYRET 1967, 1974). Cette forme d'aposporie est également à l'œuvre, semble-t-il, chez les autres nigritelles apomictiques (TEPPNER 1996), mais des développements complets du sac embryonnaire ont été observés occasionnellement chez *G. austriaca* (TEPPNER & KLEIN 1985A, 1993), *G. rubra* (TEPPNER 1996) et *G. widderi* (ROSSI et al. 1985), ce qui indique que la double fécondation de cellules du sac embryonnaire par les 2 noyaux génératifs du tube pollinique est possible et que des reproductions sexuées normales peuvent avoir cours, probablement très rarement, chez ces espèces. De plus, le pollen des espèces apomictiques est généralement fonctionnel (e.g. GADELLA 1982; CHAPMAN & BICKNELL 2000; KRAHULCOVÁ & KRAHULEC 2000; FEHRER et al. 2007) et peut donc intervenir comme parent paternel dans une hybridation. Ce fut notamment le cas lors de l'événement de spéciation qui a donné naissance à *G. runei* (TEPPNER & KLEIN 1989; HEDRÉN et al. 2000; voir aussi DELFORGE 2011A).

L'importance de la sexualité résiduelle dans le maintien de la variabilité et donc de l'adaptabilité des espèces apomictiques a été maintes fois soulignée (e.g. GRANT 1981; NOIROT 1993; KRAHULCOVÁ et al. 2004). Cette sexualité résiduelle apparaît dans pratiquement tous les complexes agames étudiés (e.g. VAN DIJK et al. 1999; VAN DER HULST et al. 2000; SAVIDAN 2007; ALIYU et al. 2010). Dans ces complexes, elle induit forcément une certaine variabilité morphologique et fréquemment une réticulation des lignées évolutives.

L'apomixie et le concept morphologique de l'espèce

Le concept morphologique (ou phénétypique) de l'espèce, souvent encore utilisé dans une approche basée sur la similitude générale ("overall similarity") par beaucoup d'orchidologues contemporains (voir, par exemple, DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000), est manifestement celui auquel il est fait recours, implicitement, lors des descriptions de *Gymnadenia minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007; FOELSCHÉ 2010A; FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011). Ce concept, dans cette acception, a montré clairement ses limites pour la classification des complexes agames (e.g. WEBER 1996). Comme l'écrivait par ailleurs VEYRET (1982: 183-184) à propos de la description au rang d'espèce de diverses formes d'une orchidée guyanaise apomictique: «Quand on lit que telle espèce est voisine ou semblable à *Epidendrum nocturnum* mais qu'elle est plus petite ou que ses fleurs sont colorées

un peu différemment, ou pire que certains caractères n'ont pas été reconnus tels qu'ils sont en réalité, [...] on ne peut pas accepter des statuts spécifiques basés sur d'aussi faibles particularités».

En Amérique du Nord, la complexité taxonomique du genre *Crataegus* (Rosaceae) est bien documentée (e.g. PHIPPS & MUNIYAMMA 1980). Elle provient pour partie d'environ 2.000 noms publiés par les taxonomistes américains dans la période 1896-1910 à partir de la variation morphologique montrée par le genre dans une palette assez limitée de spécialisation écologique (RICHARDS 1973). L'attention de ces taxonomistes était focalisée sur le moindre détail permettant une distinction morphologique alors que les informations concernant le type d'apomixie et les niveaux de ploïdie et d'hétérozygotie manquaient (TALENT & DICKINSON 2007). Il en va de même dans le genre *Rubus* (Rosaceae) où la taxonomie a été longtemps basée quasi exclusivement sur l'évaluation subjective de caractères morphologiques divers. Les descriptions mentionnent comment les espèces diffèrent ou sont identiques pour certains caractères sans aucune justification de la valeur taxonomique de ces formulations. En particulier, aucune tentative sérieuse n'a été faite pour examiner l'influence de l'environnement dans la variation morphologique des taxons apomictiques (DICKINSON & PHIPPS 1985; KRAFT & NYBOM 1985). Comme c'était prévisible dans ce contexte, les nouvelles techniques d'investigation génétique ont invalidé, souvent radicalement, les arrangements taxonomiques échafaudés pour les complexes agames à partir de caractères morphologiques non diagnostiques (e.g. KIRSCHNER et al. 2003; TALENT & DICKINSON 2005; VAN DIJK & VIJVERBERG 2005; NOYES 2007b).

Apomixie et variabilité

Les sources de la variabilité dans les complexes agames paraissent souvent difficiles à établir (KRAHULCOVÁ et al. 2000). Dans la majorité des nombreux groupes de végétaux où l'apomixie est présente, elle est associée à l'alloploïdie et à l'hétérozygotie (e.g. STEBBINS 1980; NOCLER 1984; RICHARDS 2003; GUO et al. 2005; DICKINSON et al. 2007). C'est aussi le cas chez les nigritelles (e.g. TEPPNER & KLEIN 1998; HEDRÉN et al. 2000).

On a pensé un temps que la diversité génétique est moindre chez les taxons apomictiques que chez les taxons sexués et que les taxons apomictiques de type aposporique sont engagés dans des "impasses évolutives" s'ils n'ont plus aucune possibilité de reproduction sexuée (e.g. STEBBINS 1950; CLAUSEN 1954; DARLINGTON 1958; GRANT 1981). En effet, en absence de recombinaison génétique, les génomes des taxons obligatoirement apomictiques accumulent les mutations récessives désavantageuses (KONDRASHOV 1993; JUDSON & NORMARK 1996; RICHARDS 2003), alors que chez les espèces sexuées, cette accumulation n'est pas possible à cause du brassage génétique provoqué par la méiose (e.g. ARKHIPOVA & MESELSON 2005).

Cependant, dans le genre *Panicum* (Poaceae), la caractéristique principale du pool génétique des taxons apomictiques est un polymorphisme similaire à celui des taxons diploïdes sexués (MARSHALL & WEIR 1979; ASSIENAN & NOIROT

1995). Cette équivalence a été aussi observée dans d'autres complexes agames, comme, chez les Astéracées, dans les groupes des *Antennaria* (BAYER 1991), de *Taraxacum officinale* (LYMAN & ELLSTRAND 1984; FORD 1985) d'*Eupatorium altissimum* (YAHARA et al. 1991) ou de *Hieracium echinoides* (PECKERT et al. 2005). En utilisant diverses techniques moléculaires d'investigation, il a été démontré qu'à l'intérieur de populations purement apomictiques de *Taraxacum*, avec des types de morphologies similaires, les clones montraient une importante diversité génétique (VAN DER HULST et al. 2000, 2003, MES et al. 2002) et que ces populations étaient elles-mêmes fortement polyclonales (VAN DIJK 2003). Des constatations similaires ont été faites dans un grand nombre de complexes agames (e.g. ELLSTRAND & ROOSE 1987; BAYER 1990; WATKINSON & POWELL 1993; WIDEN et al. 1994; MENKEN et al. 1995; NOYES & SOLTIS 1996; RICHARDS 1996; GABRIELSEN & BROCHMANN 1998; CARINO & DAEHLER 1999; CAMPBELL et al. 1999; DURAND et al. 2000; PERSSON-HOVMALM & GUSTAVSSON 2001; KJOLNER et al. 2004; D'SOUZA et al. 2005; BARCACCIA et al. 2007).

De ce fait, une première approche phénétique d'un complexe agame est problématique parce que la similitude morphologique des clones n'est indicative, ni d'un ancêtre commun, ni d'une histoire évolutive commune. Inversement, des hybrides polyploïdes provenant du croisement de deux espèces sexuées peuvent s'être séparés dans la génération F_2 ou dans les générations suivantes, ce qui crée un large éventail de morphotypes (HÖRANDL et al. 2009). D'après les informations disponibles actuellement, l'apomixie ne survient pas chez les hybrides de la première génération (F_1), mais requiert plusieurs générations ou s'opèrent des entrecroisements récurrents et des polyploïdisations (VAN DIJK & VIJVERBERG 2005). L'acquisition de l'apomixie "gèle" alors l'importante diversité des essais hybrides (HÖRANDL et al. 2009) qui proviennent cependant tous du même événement de spéciation.

L'évolution réticulée semble la meilleure explication de la distribution en mosaïque des caractères morphologiques dans un complexe agame (FRÖHNER 1990; KIRSCHNER & ŠTĚPÁNEK 1996). Dans ce contexte, il peut être taxonomiquement cohérent de considérer que l'ensemble des morphotypes issus du même événement de spéciation forment une espèce biologique, phylogénétique ou évolutive (WEBER 1996; STACE 1998; HÖRANDL 1998; HÖRANDL & GUTERMANN 1998; HÖRANDL et al. 2009). Le traitement comme sous-espèce de l'ensemble des morphotypes ou de chacun d'entre eux ne paraît pas adéquat parce qu'il ne rend pas compte de l'évolution réticulée (HÖRANDL et al. 2009).

La description de chaque morphotype apomictique au rang d'espèce, qui a été pratiquée sur une base phénétique principalement au siècle passé, est généralement considérée aujourd'hui comme une impasse taxonomique. Ainsi, les morphotypes de *Ruderalia diploides* (Asteraceae), décrits autrefois de Tchécoslovaquie comme taxons indépendants, paraissent de bons exemples d'une évaluation erronée sur le terrain (DEN NIJS et al. 1990; BATTJES et al. 1992). Il en va de même dans la plupart des genres où les complexes agames sont dominants.

À la fin du XIX^e siècle, de nombreux morphotypes de *Rubus* suédois de distribution très réduite ont été décrits au rang d'espèce. WEBER (1985) proposa de classer les taxons apomictiques de *Rubus* en 4 catégories taxonomiques différentes 1. les espèces de vaste distribution, dont l'aire dépasse 500 km de diamètre; 2. les espèces régionales dont la distribution mesurait de 20 à 500 km de diamètre; 3. les espèces locales ayant une distribution de moins de 20 km de diamètre; et 4. les espèces constituées de quelques plantes clonales. Il estimait que, seules, les 2 premières catégories méritaient l'attention du taxonomiste. Ultérieurement, à la suite notamment d'analyses génétiques, beaucoup de *Rubus* suédois ont été regroupés, parfois avec des espèces britanniques ou allemandes, ce qui a alimenté d'intenses débats chez les rubologues (KRAFT & NYBOM 1995).

Les *Crataegus* nord-américains, dont 2.000 espèces morphologiques avaient été décrites il y a un siècle, ont également subi une révision systématique fondamentale parce que les taxonomistes spécialisés dans ce genre basent aujourd'hui leur opinion sur des approches multidisciplinaires et n'accordent plus le statut d'espèce qu'à des groupes de variantes apomictiques ou partiellement apomictiques plutôt qu'à chaque morphotype, ce qui a réduit à environ 200 le nombre d'espèces de *Crataegus* pour le monde entier (PHIPPS & al. 2003; TALENT & DICKINSON 2007).

Aspect et dynamique des populations de taxons apomictiques

Les taxons apomictiques se reproduisant par clones, leurs caractères sont très constants au sein des populations. Ils ne sont influencés que par les conditions environnementales, mais cependant au point que la plasticité morphologique d'un taxon peut surpasser les différences spécifiques entre deux espèces étroitement apparentées (HÖRANDL & PAUN 2007; HÖRANDL et al. 2008). Le maintien de la diversité chez les espèces apomictiques est primordial parce que les possibilités d'introduction de nouveaux génotypes dans une population sont extrêmement limitées et que certains génotypes, s'ils parviennent à échapper à l'accumulation des mutations délétères (cf. supra), pourraient à la longue être éliminés par l'effet de la sélection, induite notamment par des changements dans l'environnement (STEBBINS 1950). Il s'avère cependant que c'est par le biais de l'hétérogénéité de l'environnement que la diversité génétique des espèces apomictiques semble préservée (HEDRICK et al. 1976; SEBENS & THORNE 1985; HÖRANDL & PAUN 2007; HÖRANDL 2011). Il a été démontré que la diversité génétique des espèces strictement apomictiques se maintient par des différences et des variations dans les conditions de germination (VAN LOENHOUD & DUYTS 1981), dans les nutriments (OOSTERVELD 1983), dans les conditions climatiques saisonnières (SOLBRIG & SIMPSON 1974), dans la configuration spatiale d'un site (FORD 1981) ou dans l'apparition séquentielle d'espèces végétales compétitrices (MØLGAARD 1977; SOLBRIG & SIMPSON 1977; VAVREK 1998; VELLEND 2006; VELLEND et al. 2009).

Cette dynamique des populations apomictiques avait déjà été très bien perçue par PERNES (1972: 150) qui étudia les *Panicum* agames africains (Poaceae):

«L'apomixie absolue n'exclut pourtant pas nécessairement le polymorphisme quand le milieu est spatialement ou temporellement hétérogène; dans le cas d'une hétérogénéité topographique, l'observation peut directement révéler les niches écologiques préférentielles de chaque génotype. Des polymorphismes stables peuvent avoir lieu également dans un environnement homogène. dans le cas de structures particulières des effets de compétition entre génotypes. Lorsque les valeurs adaptatives propres de chaque génotype sont voisines [...], l'évolution de la population peut avoir lieu vers un polymorphisme stable. Toutes les populations construites dans des milieux équivalents à partir des mêmes génotypes évolueront dans ce cas vers une même structure». Certains clones sont géographiquement répandus, vraisemblablement grâce à la plasticité de leur phénotype. Ils représentent probablement des génotypes "généralistes" (VAN DIJK 2003; HOULISTON & CHAPMAN 2004).

Cependant, les résultats des études génétiques utilisant, par exemple, les isoenzymes, contredisent ceux utilisant d'autres marqueurs, notamment les RAPDS et AFLPS (GRIMANELLI et al. 2001; HÖRANDL et al. 2008). Les premiers suggèrent que les génotypes de distribution étendue ont une faible variabilité sans disjonction sur une aire vaste (e.g. KRAFT et al. 1996; GORNALL 1999; HÖRANDL et al. 2001), les seconds que la diversité génétique des plantes apomictiques est essentiellement distribuée au sein des populations (PALACIOS et al. 1999; PAUN et al. 2006A). Les analyses génétiques ne livrent donc jusqu'à présent que des résultats contradictoires ou ambigus sur la délimitation, la variation et la distribution des espèces apomictiques (e.g. HÖRANDL et al. 2008, 2011). Néanmoins, si les analyses génétiques ne permettent pas encore de comprendre tous les aspects du polymorphisme des taxons apomictiques, elles peuvent cependant révéler des histoires évolutives compliquées. L'étude du polymorphisme de séquences de l'ITS chloroplastiques révèle des scénarios biogéographiques complexes pour certains taxons agames, avec fragmentations anciennes de l'aire de distribution, recolonisations, réisolements, ainsi qu'occupations de refuges pendant la dernière glaciation (DOBES et al. 2004A, B; GUO et al. 2005; PAUN et al. 2006A, B; HÖRANDL et al. 2011). Ces incertitudes et cette complexité ne facilitent évidemment pas la tâche du systématicien.

3. Les nigritelles rouges apomictiques: un point de vue taxonomique

Ces brefs rappels, d'une part du contexte de la mise en évidence des diverses nigritelles rouges et de leur description formelle, d'autre part de l'évolution du traitement systématique des complexes agames dans divers genres d'Angiospermes, permettent de faire au moins deux constatations.

L'un des écueils principaux qui guettent le taxonomiste qui aborde la classification d'un complexe agame est l'interprétation de la variation morphologique des populations, particulièrement difficile dans ce cas. Il s'agit en effet dans un premier temps, de distinguer la variation due à l'environnement, qui provoque l'apparition de morphotypes, d'écomorphes au sens de LABOREL (1970) et de VÉRON et PICHON (1976), ou de "morphological expressions" au sens d'ERICSSON (1992, 2001), de celle indicatrice d'une histoire évolutive commune partagée par les divers clones et écomorphes, qui permet de les regrouper en

espèces monophylétiques, puis en taxons supraspécifiques naturels. L'approche doit donc être, particulièrement ici, pluridisciplinaire, avec recours notamment à une analyse cladistique des caractères morphologiques et à des analyses génétiques et moléculaires multiples au moyen de marqueurs divers. Sans négliger l'aspect biogéographique, qui paraît souvent compliqué, nous l'avons vu. Un protocole en 10 points, récemment publié, décrit les procédures successives qui permettent, réunies, d'améliorer l'investigation des complexes agames (FEHRER et al. 2007: 363-364). Force est de constater que les diverses opérations préconisées par ce protocole n'ont été que très partiellement envisagées lors de la description de *Gymnadenia dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN 1998) et qu'aucune d'entre elles n'a été complètement effectuée préalablement aux descriptions de *G. minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007; FOELSCHÉ 2010; FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011).

Il semble d'autre part peu productif, au XXI^e siècle, d'aborder la taxonomie des complexes agames comme le faisaient habituellement les botanistes à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle, sur la seule base de l'évaluation subjective de caractères morphologiques minimes dont la valeur diagnostique n'est pas établie, qui plus est sans se documenter sur les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les complexes agames ni sur les diverses solutions taxonomiques élaborées par les systématiciens qui les ont étudiés. Cette pratique devient contreproductive si, de surcroît, les caractères morphologiques justifiant la description des espèces ne permettent ni de les délimiter sur le terrain, ni d'établir des clés basées sur des discontinuités qui rendraient possible leur détermination. C'est malencontreusement le cas dans une certaine mesure pour *Gymnadenia dolomitensis* et totalement pour *G. minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (cf. supra, Les avatars de la Nigritelle rouge).

L'examen de la morphologie des nigritelles rouges, l'observation de l'aspect de leurs populations et de leur distribution, la prise en compte de l'instabilité de la structure de ces populations, qui peut varier d'une année à l'autre, permettent cependant de penser, à la lumière de ce que l'on comprend actuellement sur la variabilité au sein des espèces agames, que *Gymnadenia minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* sont des écomorphes de *G. rubra*. En effet, par exemple, la distribution de *G. bicolor*, esquissée par FOELSCHÉ (2010b), coïncide assez bien avec celle de *G. rubra*, vraisemblablement non pas à la suite de deux disséminations parallèles de graines aposporiques qui auraient constitué des aires similaires pour les deux taxons de la Suisse à la Roumanie, mais parce que, comme l'écrivait PERNÈS (1972: 150) à propos de *Panicum* apomictiques: «Toutes les populations construites dans des milieux équivalents à partir des mêmes génotypes évolueront vers une même structure.», un mécanisme confirmé ultérieurement chez les *Taraxacum* par VAVREK (1998) et VELLEND et al. (2009). Notons d'ailleurs qu'au col Pordoi, HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) avaient, avec perspicacité, signalé non pas 5 espèces mais une seule, polytypique: '*Nigritella rubra* subsp. *rubra*', '*N. rubra* var. *dolomitensis*' et 3 morphotypes de '*N. rubra*', liés chacun à des microvariations du milieu. De plus, HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) précisaient bien qu'ils avaient observé dans les écotones des formes de transitions entre ces 5 variantes.



Planche 1. Une variété et trois formes de la Nigritelle rouge, *Gymmadenia rubra*.
En haut à gauche: *Gymmadenia rubra* var. *dolomitensis*. Italie, Bolzano (loc. typ.), 24.VII.1998;
à droite: *Gymmadenia rubra* f. *hygrophila*. Italie, Belluno, col Pordoi (loc. typ.), 13.VII.1987. En
bas à gauche: *Gymmadenia rubra* f. *minor*. Autriche, Styrie, Trenchtling (loc. typ.), 27.VI.2001;
à droite: *Gymmadenia rubra* f. *rosea*. Autriche, Styrie, Traweng, 18.VII.1998.

(Photos P. DELFORCA)

Deux des écomorphes du col Pordoi ont depuis été décrits au rang d'espèce (FOELSCHÉ 2010; FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011), alors que pour des écomorphes, le rang de forme eut été plus adapté (e.g. STACE 1998; REDURON 2010). En décrivant *Nigritella rubra* f. *rosea*, c'est le parti qu'ont pris, avec raison, BOILLAT et BOILLAT (2010) pour la nigritelle rouge bicolore. Le cas de *Gymnadenia dolomitensis* est peut-être un peu différent. Certains de ses caractères, son écologie et sa distribution semblent moins liés à ceux de *G. rubra* (WENKER 2007; obs. pers.), ce qui peut justifier qu'il soit traité, provisoirement, comme une variété (au sens de DELFORGE 2010) de *G. rubra*, ainsi que l'ont proposé formellement LORENZ et PERAZZA (2004), mais, en l'occurrence, dans un contexte phénétique.

Les autres nigritelles apomictiques, *Gymnadenia rumei*, *G. nigra*, *G. austriaca*, *G. widderi*, *G. archiducis-joannis*, *G. stiriaca* et *G. buschmanniae*, possèdent, quant à elles, des caractères morphologiques et caryologiques qui permettent réellement leur distinction. Elles ont, de plus, été l'objet d'investigations génétiques (HEDRÉN et al. 2000) qui ont montré une origine particulière pour chacune d'entre elles, même si plusieurs questions sur leur généalogie restent ouvertes. Leur statut d'espèce biologique, phylogénétique ou évolutive peut donc se justifier.

Nomenclature

Les dispositions nomenclaturales qui suivent découlent des conclusions qui viennent d'être énoncées:

Gymnadenia rubra WETTSTEIN; Ber. Deutsch. Bot. Ges. 7: 312 (1889) var. *rubra*

- ≡ *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER; Pl. Eur. 1: 278 (1890).
- ≡ *Nigritella nigra* subsp. *rubra* (WETTSTEIN) BEAUVERD; Bull. Soc. Bot. Genève 17: 337 (1926).
- ≡ *Gymnadenia nigra* subsp. *rubra* (WETTSTEIN) SUNDERMANN; Eur. Med. Orchid. 3: 41 (1980).
- = ? *Orchis miniata* CRANTZ Stirp. Austr. Fasc. 2(4): 487 (1769) p.p.
 - ≡ *Gymnadenia miniata* (CRANTZ) HAYEK; Fl. Steierm. 2(2): 133 (1956).
 - ≡ *Nigritella miniata* (CRANTZ) JANČEN; Cat. Fl. Austr. 1(4): 866 (1959).

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

- Basionyme:** *Nigritella hygrophila* W. FOELSCHÉ & HEIDTKE; J. Eur. Orch. 43: 143-144 (2011).
- ≡ *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD; Bull. S.F.O.R.A. 11(n°23): 32 (2011), comb. inval. (bas. non rite cit., ICBN Art. 33.4).
- ≡ *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD; Bull. S.F.O.R.A. 11(n°24): 23 (2011).

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

- Basionyme:** *Nigritella minor* W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG; Joannea Bot. 6: 10-11 (2007).
- ≡ *Nigritella rubra* var. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) H. KRETZSCHMAR; Orch. Deutsch.: 20 (2008).
- ≡ *Gymnadenia minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) W. FOELSCHÉ, K. ZERNIG & O. GERBAUD; Bull. S.F.O.R.A. 11(n°23): 32 (2011).
- ≡ *Gymnadenia minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) W. FOELSCHÉ, K. ZERNIG & O. GERBAUD; Bull. S.F.O.R.A. 11(n°24): 23 (2011), comb. superfl.

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *rosea* (C. BOILLAT & V. BOILLAT) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Nigritella rubra* var. *rubra* f. *rosea* C. BOILLAT & V. BOILLAT; *J. Eur. Orch.* 42: 491 (2010).

- = ? *Gymnadenia xwettsteiniana* ABEL; *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 47: 609 (1897).
- = *Nigritella xwettsteiniana* (ABEL) ASCHERSON & GRABNER; *Syn.* 3: 811 (1907).
- = *Nigritella xwettsteiniana* (ABEL) SCHLECHTER; *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 16: 271 (1919), comb. superfl.
- = ? *Gymnadenia xborrmuelleri* DALLA TORRE & SARTHEIN; *Fl. Tir.* 6(1): 531 (1906).
- = *Nigritella bicolor* W. FOELSCH; *J. Eur. Orch.* 42: 60-61 (2010).
- = *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCH) O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 10(n°22): 69 (2010), comb. inval. (bas. non cit.).
- = *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCH) O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 11(n°24): 23 (2011).

Gymnadenia rubra var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Gymnadenia dolomitensis* TEPPNER & KLEIN; *Phyton (Horn)* 29: 163 (1989).

- = *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDREN, TEPPNER & KLEIN; *Phyton (Horn)* 40: 243 (2000).
- = *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) R. LORENZ & PERAZZA; *GIROS Not.* 27: 8 (2004).
- = *Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) KREUTZ; *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 24(1): 164 (IV.2007).
- = *Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER; *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 195 (IX.2007), comb. superfl.

Bibliographie

- ABEL, O. 1897.- Zwei für Niederösterreich neue hybride Orchideen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 47: 609-615.
- AFZELIUS, K. 1928. - Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. *Svensk bot. Tidskr.* 22: 82-91.
- ALIVU, O.M., SCHRANZ, M.E. & SHARBEL, T.F. 2010.- Quantitative variation for apomictic reproduction in the genus *Boechera* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 97: 1719-1731.
- ARKHIPOVA, I. & MESELSON, M. 2005.- Deleterious transposable elements and the extinction of asexuals. *BioEssays* 27: 76-85.
- ASKER, S.E. & JERLING, L. 1992.- Apomixis in Plants: 298p. CRC Press, Boca Raton, (Liechtenstein).
- ASSIENAN, B. & NOIROT, M. 1995.- Isozyme polymorphism and organization of the agamic complex of the *Maximae* (*Panicum maximum* JACQ., *P. infestum* ANDERS, and *P. trichocladium* K. SCHUM.) in Tanzania. *Theor. Appl. Genet.* 91: 672-680.
- BARCACCIA, G., ARZENTON, F., SHARBEL, T., VAROTTO, S., PARRINI, P. & LUCCHIN, M. 2007.- Genetic diversity and reproductive biology in ecotypes of the facultative apomict *Hypericum perforatum* L. *Heredity* 96: 322-334.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BATTJES, J., MENKEN, S.B.J. & DEN NIJS, H.J.C.M. 1992.- Clonal diversity of some microspecies of *Taraxacum* sect. *Palustria* (LINDEB. fil.) DAHLST. from Czechoslovakia. *Bot. Jahrb. System.* 114: 315-328.
- BAUHIN, G. 1623.- Pinax theatri botanici sive index in Theophrasti Dioscoridis Plinii et botanicorum qui à seculo scripserunt opera plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibitarum nomina cum earundem synonymiis & differentiis methodice secundum genera & species proponens. Jannis Regis, Basileæ.
- BAUM, A. & BAUM, H. 1996.- Ein neuer Fund von *Nigritella archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN und *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPPNER & KLEIN im Gosau-Gebiet. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 13(2): 31-33.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. 2005.- Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* 37: 705-743.

- 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. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* 34: 129-206.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAYER, R.J. 1990.- Patterns of clonal diversity in the *Antemaria rosea* (Asteraceae) polyploid agamic complex. *Am. J. Bot.* 77: 1313-1319.
- BAYER, R.J. 1991.- Allozymic and morphological variation in *Antemaria* (Asteraceae, Inuleae) from the low arctic of northwestern. *North Am. Syst. Bot.* 16:492-506.
- BICKNELL, R.A. & KOLTUNOW, A.M. 2004.- Understanding apomixis: Recent advances and remaining conundrums. *Plant Cell* 16: S228-S245
- BOILLAT, Ch. & BOILLAT, V. 2010.- Une forme *rosea* pour *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER. *J. Eur. Orch.* 42: 487-496
- BOILLAT, V. & BOILLAT, Ch. 2007.- *Nigritella*. *AGEO Mitteilung*. 4/2007: 12-13, I-VIII.
- BOILLAT, V. & BOILLAT, Ch. 2011.- *Nigritella bicolor* W. FOLLSCH in der Schweiz. Wo finden wir in der Schweiz diese Art? *AGEO Mitteilung*. 1/2011: 29-31.
- BRENDICKE, K. 1987.- *Nigritella stiriaca* am Schafberg im Salzkammergut. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 4(2): 300.
- BRÜTSCH, J.-P.J. 2000.- Die Gattung *Nigritella* RICH. *Bauhiniana* 14: 21-32.
- BUTTNER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTNER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMPBELL, C.S. & WRIGHT, W.A. 1996.- Apomixis, hybridization, and taxonomic complexity in eastern North American *Amelanchier* (Rosaceae). *Folia Geobot.* 31: 345-354.
- CAMPBELL, C.S., ALICE, L.A. & WRIGHT, W.A. 1999. Comparisons of within-population genetic variation in sexual and agamosperous *Amelanchier* (Rosaceae) using RAPD markers. *Pl. Syst. Evol.* 215: 157-167.
- CARINO, D.A. & DAEHLER, C.C. 1999. Genetic variation in an apomictic grass, *Heteropogon contortus*, in the Hawaiian Islands. *Mol. Ecol.* 8: 2127-2132.
- CARMAN, J.G. 1997.- Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. *Biol. J. Linn. Soc.* 61: 51-94.
- CARNEIRO, V.T.C., DUSI, D.M.A. & ORTIZ, J.P.A. 2006.- Apomixis: Occurrence, applications and improvements: 564-571 in TEIXEIRA DA SILVA J.A. [ed.] - Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: Advances and Topical Issues. 1st ed., Vol 1. Global Science Books, Isleworth, UK.
- CHAPMAN, H.M. & BICKNELL, R.A. 2000.- Recovery of a sexual and an apomictic hybrid from crosses between the facultative apomicts *Hieracium caespitosum* and *H. praealtum*. *New Zeal. J. Ecol.* 24: 81-85.
- CLAUSEN, J. 1954.- Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. *Caryologia* 6: 469-479.
- COYNE, J.A. & ORR, H.A. 2004.- Speciation: 545p. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- VON CRANTZ, H.J.N. 1769.- De Orchidum ordine, generibus discursus 443-508 in VON CRANTZ, H.J.N. *Stirpium Austriacarum ...*, pars II, fasc. VI J.P. Kraus, Wien.
- CZAPIK, R. 1996.- Problems of Apomictic Reproduction in the Families Compositae and Rosaceae. *Folia Geobot.* 31: 381-387.
- D'SOUZA, T.G., STORHAS, M., SCHULENBURG, H., BEUKEBOOM, L.W. & MICHIELS N.K. 2004.- Occasional sex in an 'asexual' polyploid hermaphrodite. *Proc. Royal Soc. B (Biol. Sci.)* 271: 1001-1007.
- DALLA TORRE, K.W. & SARTHEIN, L.G. 1906.- Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Voralberg und des Fürstentumes Liechtenstein vol. VI (Pteridophyta et Siphonogama), t. 1. Wagner'schen Universität-Buchhandlung, Innsbruck
- DANESCH, E. & DANESCH, O. 1989.- Orchideen Kompaß. Die wildwachsenden Orchideen Mitteleuropas sicher bestimmen: 79p., 94 figs. Gräfe & Unzer.
- DARLINGTON, C.D. 1958.- Evolution of genetic systems. Oliver and Boyd, Edinburgh.

- DELFORGE, P. 2003.- La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France). *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 117-132.
- DELFORGE, P. 2010.- Un nom pour la variété égéenne de l'Orchis papillon. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 15-25.
- DELFORGE, P. 2011A.- *Gymnadenia*, *Gymnigritella* ou *Nigritella*? Comment classer la Gymnigritelle de Rune? *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 117-123.
- DELFORGE, P. 2011B.- Remarque sur la nomenclature de la Nigritelle robuste du Mont Cenis. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 25-29.
- DEN NIJS, J.C.M., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. & VAN DER HULST, A. 1990.- Distribution of diploid sexual plants of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in east-central Europe, with special reference to Czechoslovakia. *Pl. Syst. Evol.* 170: 71-84.
- 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. 2000.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 298-322.
- DICKINSON, T.A. & PHIPPS, J.B. 1985.- Degree and pattern of variation in *Crataegus* section *Crus-galli* in Ontario. *Syst. Bot.* 10: 322-337.
- DICKINSON, T.A. 1999.- Species concepts in agamic complexes: 319-339 in VAN RAAMSDONK, L.W.D. & DEN NIJS, J.C.M. [eds]- Plant Evolution in Man-Made Habitats. Proceedings of the viith Symposium. IOPB, Amsterdam.
- DICKINSON, T.A., LO, E. & TALENT, N. 2007.- Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. *Pl. Syst. Evol.* 266: 59-78
- DOBZHANSKY, Th., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. 1977.- Evolution: 572p. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- DURAND, J., GARNIER, L., DAJOZ, L., MOUSSET, S. & VEUILLE, M. 2000.- Gene flow in a facultative apomictic Poaceae, the savanna grass *Hyparrhenia diplandra*. *Genetics* 156: 823-831.
- DWORSCHAK, W. 2002.- *Nigritella dolomitensis*, neu für Bayern. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 19(1): 93-96.
- ELLSTRAND, N.C. & ROOSE, M.L. 1987.- Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.* 74: 123-131.
- ERICSSON, S. 1992.- The microspecies of the *Ranunculus auricomus* complex treated at the species level. *Ann. Bot. Fenn.* 29: 123-158.
- ERICSSON, S. 2001.- 8. *Ranunculus auricomus* complex : 237-255 in JONSELL, B. & KARLSSON, T. [eds], Flora Nordica, vol. 2, Chenopodiaceae to Fumariaceae. The Bergius Foundation and The Swedish Royal Academy of Sciences, Stockholm.
- FEHRER, J., KRAHULCOVA, A., KRAHULEC, F., CHRTEK, J. jr., ROSENBAUMOVA, R. & BRÄUTIGAM, S. 2007.- Evolutionary aspects in *Hieracium* subgenus *Pilosella*: 359-390 in GROSSNIKLAKUS, U., HÖRANDL, E., SHARBEL, T. & VAN DIJK, P. [eds]- Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. *Regnum Vegetabile* 143, Koeltz, Königstein.
- FEHRER, J., KRAK, K. & CHRTEK, J. Jr 2009.- Intra-individual polymorphism in diploid and apomictic polyploid hawkweeds (*Hieracium*, Lactuceae, Asteraceae): disentangling phylogenetic signal, reticulation and noise. *BMC Evol. Biol.* 9: 239
- FOELSCHÉ, W. 1990.- Ein Vorkommen der Steirischen Kohlröschen, *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPFNER & KLEIN, im Grazer Bergland. *Not. Fl. Steierm.* 11: 7-21.
- FOELSCHÉ, W. 2010A.- *Nigritella bicolor*, ein neues apomiktisches Kohlröschen der Alpen, des Diraischen Gebirges und der Karpaten. *J. Eur. Orch.* 42: 31-82.
- FOELSCHÉ, W. 2010B.- Die Fundstellen von *Nigritella bicolor*. *J. Eur. Orch.* 42: (1. supplement): 1-41.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* 29: 177-178.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* 31: 441-494.
- FOELSCHÉ, W. & HEIDTKE, U.H.J. 2011.- *Nigritella hygrophila* spec. nov. und die roten Kohlröschen am Pordoihoch in den östlichen Dolomiten. *J. Eur. Orch.* 43: 131-160.
- FOELSCHÉ, W. & ZERNIG, K. 2007.- *Nigritella minor* sp. nova (Orchidaceae), ein neues Kohlröschen aus der Steiermark. *Joanna Bot.* 6: 5-22.
- FORD, H. 1981.- Competitive relationships amongst apomictic dandelions. *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 355-368.

- FRÖHNER, S. 1990.- *Alchemilla*: 13-242 in CONERT, H.J., HEGI, G. & KRAMER K.U. [eds] - Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 3. Aufl., Vol. IV 2B. Paul Parey, Berlin.
- GABRIELSEN, T.M. BROCHIMANN, C. 1998.- Sex after all: high levels of diversity detected in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers. *Mol. Ecol.* 7: 1701-1708.
- GADELLA, T.W.J. 1982.- Cytology and reproduction of *Hieracium pilosella* L. and some related diploid species. *Acta Bot. Neerl.* 31: 140-141.
- GERBAUD, O. 2010.- *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCHÉ) O. GERBAUD. comb. nov. *Bull. S.F.O.R.A.* 10 (22): 69.
- GERBAUD, O. 2011.- Combinaisons nouvelles dans le genre *Gymnadenia*: une mise au point. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* 11 (24): 23.
- GERBAUD, O. & FOELSCHÉ, W. 2011.- *Gymnadenia xjabornikana*, l'hybride entre *Gymnadenia bicolor* et *Gymnadenia rhellicani* (avec aussi deux nouvelles combinaisons). *Bull. S.F.O.R.A.* 23(2): 29-33.
- GERBAUD, O. & SCHMID, W. 1999.- Les hybrides des genres *Nigritella* et/ou *Pseudorchis* - Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis*: 132p. *Cah. Soc. Franç. Orchidophilie* 5.
- GORNALL, R.J. 1999.- Population genetic structure in agamosperous plants: 118-138 in HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN, R.M. & GORNALL, R.J. [eds].- Molecular systematics and plant evolution. Taylor & Francis, London.
- GRANT, V. 1981.- Plant speciation. 2nd ed.: 563p. Columbia University Press, New York.
- GRIEBL, N. 2009.- Die Gattung *Nigritella* in Österreich *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 26(1): 76-105.
- GRIMANELLI, D., LEBLANC, O., PEROTTI, E. & GROSSNIKLAKUS, U. 2001.- Developmental genetics of gametophytic apomixis. *Trends Gen.* 17: 597-604.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.
- GUO, Y.-P., SAUKEL, J., MITTERMAYR, R. & EHRENDORFER, F. 2005.- AFLP analyses demonstrate genetic divergence, hybridization, and multiple polyploidization in the evolution of *Achillea* (Asteraceae-Anthemidae). *New Phytol.* 166: 273-290.
- GUSTAFSSON, Å. 1947.- Apomixis in higher plants. Part I. The mechanisms of apomixis. *Lunds Univ. Arsskrift* 42: 1-66.
- GUSTAFSSON, Å. 1948.- Apomixis in higher plants. Part II. The causal aspect of apomixis. *Lunds Univ. Arsskrift* 43: 69-179.
- HAAS, M. & HAAS, J. 2003.- Neue Funde vom Dolomiten-Kohlöschen *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDRÉN, TEPPNER & KLEIN. *J. Eur. Orch.* 35: 419-427.
- VON HALLER, A. 1768.- *Historia stirpium indigenarum Helvetiæ inchoata...*: 3 vol. Berna.
- HEDRÉN, M., KLEIN, E. & TEPPNER, H. 2000.- Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. *Phyton (Austria)* 40: 239-275.
- HEDRICK, P. W., GINEVAN, M.E. & EWING E.P. 1976.- Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 1-32.
- HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2006.- *Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN in den Dolomiten und *xDactylitella "toursensis"* (GODFERY) JANCHEN in Osttirol. *J. Eur. Orch.* 38: 195-202.
- HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2010.- Zur Variabilität von *Nigritella rubra* am Pordoijoch (Dolomiten, Italien). *J. Eur. Orch.* 42: 21-30.
- HÖRANDL, E. 1998.- Species concepts in agamic complexes: Applications in the *Ranunculus auricomus* complex and general perspectives. *Folia Geobot.* 3: 335-348.
- HÖRANDL, E. 2009.- A combinational theory for maintenance of sex. *Heredity* 103: 445-457.
- HÖRANDL, E. 2011.- Evolution and biogeography of alpine apomictic plants. *Taxon* 60: 390-402.
- HÖRANDL, E., COSENDI, A.-C. & TEMSCH, E. 2008.- Understanding the geographic distributions of apomictic plants: a case for a pluralistic approach. *Plant Ecol. Divers.* 2: 309-320.
- HÖRANDL, E., DOBEŠ, Ch., SUDA, J., VIT, P., URFUS, T., TEMSCH, E., COSENDI, A.-C., WAGNER, J. & LADINIG, U. 2011.- Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. *Ann. Bot.* 108: 381-390.
- HÖRANDL, E., GREILHUBER, J., KLIMOVA, K., PAUN, O., TEMSCH, E., EMADZADE, K. & HODALOVA, I. 2009.- Reticulate evolution and taxonomic concepts in the *Ranunculus auricomus* complex (Ranunculaceae): insights from analysis of morphological, karyological and molecular data. *Taxon* 58: 1194-1215.

- HÖRANDL, E. & GUTERMANN, W. 1998.- Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Österreich. 1. Methodik. Gruppierung der mitteleuropäischen Sippen. *Bot. Jahrb.* 120(1): 1-44
- HÖRANDL, E., JAKUBOWSKY, G. & DOBEŠ, Ch. 2001.- Isozyme and morphological diversity within apomictic and sexual taxa of the *Ranunculus auricomus* complex. *Pl. Syst. Evol.* 226: 165-185.
- HÖRANDL, E. & PAUN, O. 2007.- Patterns and sources of genetic diversity in apomictic plants: implications for evolutionary potentials and ecology: 169-194 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds].- Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).
- HOULISTON, G.J. & CHAPMAN, H.M. 2004.- Reproductive strategy and population variability in the facultative apomict *Hieracium pilosella* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 91: 37-44.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, Ch.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P. 2002.- Botanique systématique - Une perspective phylogénétique: 467p. De Boeck Université, Paris & Bruxelles.
- JUDSON, O.P. & NORMARK, B.B. 1996.- Ancient asexual scandals. *Trends Ecol. Evol.* 11: A41-46.
- KALTEISEN, M. 2001.- Höhenrekord bei *Orchis militaris*. *J. Eur. Orch.* 35: 924-925.
- KIRSCHNER, J. & ŠTĚPÁNEK, J. 1996.- Modes of speciation and evolution of the sections in *Taraxacum*. *Folia Geobot.* 31: 415-426
- KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J., MES, T.H.M., DEN NIJS, J.C.M., OOSTERVELD, P., ŠTORCHOVA, H. & KUPERUS, P. 2003.- Principal features of the cpDNA evolution in *Taraxacum* (Asteraceae, Lactuceae): a conflict with taxonomy. *Pl. Syst. Evol.* 239: 231-255.
- KJOLNER, S., SASTAD, S.M., TABERLET, P. & BROCHMANN, C. 2004.- Amplified fragment length polymorphism versus random amplified polymorphic DNA markers: clonal diversity in *Saxifraga cernua*. *Mol. Ecol.* 13: 81-86.
- KLEIN, E. 1978.- Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. *Orchidee* 29: 71-78.
- KLEIN, E. & KERSCHBAUMSTEINER, H. 1996.- Die Orchideen der Steiermark. Eine Ikonographie und Verbreitungübersicht: 148p. Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Referat Botanik, Graz.
- KOLTUNOW, A.M. 1993.- Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *Plant Cell* 5: 1437-1452.
- KOLTUNOW, A.M. & GROSSNIKLAUS, U. 2003.- Apomixis, a developmental perspective. *Ann. Rev. Plant Biol.* 54: 547-574.
- KOLTUNOW, A.M., JOHNSON, S.D. & BICKNELL, R.A. 1998.- Sexual and apomictic development in *Hieracium*. *Sex. Pl. Reprod.* 11: 213-230.
- KONDRASHOV, A.S. 1993.- Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *J. Hered.* 84: 372-387.
- KRAFT, T. & NYBOM, H. 1995.- DNA fingerprinting and biometry can solve some taxonomic problems in apomictic blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*). *Watsonia* 20: 329-343.
- KRAFT, T., NYBOM, H. & WERLEMARK, G. 1996.- DNA fingerprint variation in some blackberry species (*Rubus* subg. *Rubus*, Rosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 199: 93-108.
- KRAHULCOVÁ, A. & KRAHULEC, F. 2000.- Offspring diversity in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): new cytotypes from hybridisation experiments and from open pollination. *Fragm. Flor. Geobot.* 45: 239-255.
- KRAHULCOVÁ, A., KRAHULEC, F. & CHAPMAN, H.M. 2000.- Variation in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): what do we know about its sources? *Folia Geobot.* 35: 319-338.
- KRAHULCOVÁ, A., PAPOUŠKOVÁ, S. & KRAHULEC, F. 2004.- Reproduction mode in the allopolyploid facultatively apomictic hawkweed *Hieracium rubrum* (Asteraceae, *H.* subgen. *Pilosella*). *Hereditas* 141: 19-30.
- 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.
- KÜMPEL, H. 1973.- Über den Fund der intragenerischen Hybride *Nigritella nigra* (L.) RCHB. × *N. rubra* (WETTST.) RICH. im Bucegi-Gebirge. *Rev. Roum. Biol.-Bot.* 18 (6): 319-322.
- LABOREL, J. 1970.- Madréporaires et hydrocoralliaries récifaux des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique. *Résult. Scient. Campagnes "Calypso"* (Paris) 9(5):171-229.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J. (et coll.) 1993.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions

- voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4^{ème} éd. [“1992”]: CXX+1092p + 1 carte h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LAMBINON, J., DUVIGNEAUD, J., DELVOSALLE, L. (et coll.) 2004.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 5^{ème} éd.: CXXX+1167p + 1 carte h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LO, E.Y.Y. 2008.- Global and fine scale molecular studies of polyploid evolution in *Crataegus* L. (Rosaceae). Ph.D. Thesis: 325p. University of Toronto, Toronto.
- LORENZ, R. & PERAZZA, G. 2004.- Studio sulla sistematica delle Nigritelle rosse nelle Dolomiti. *Giros Notizie* 27: 1-9.
- LÜNSMANN, U. 2002.- Die Gattung *Nigritella* – Eine Übersicht. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 303-307.
- LYMAN, J.C. & ELLSTRAND, N.C. 1984.- Clonal diversity in *Taraxacum officinale* (Compositae), an apomict. *Heredity* 53: 1-10.
- MARSHALL, D.R. & BROWN, A.H.D. 1981.- The evolution of apomixis. *Heredity* 47: 1-15.
- MARSHALL, D.R. & WEIR, B.S. 1979.- Maintenance of genetic variation in apomictic plant population. I. Single-lauss models. *Heredity* 42: 159-172.
- MAYR, E. 1969.- Principles of systematic zoology: 428p. McGraw-Hill, New York.
- MENKEN, S.B.J., SMIT, E. & DEN NIJS, J.C.M. 1995.- Genetical population structure in plants: gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia*). *Evolution* 49: 1108-1118.
- MES, T.H.M., KUPERUS, P., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J., ŠTORCHOVA, H., OOSTERVELD, P. & DEN NIJS, J.C.M. 2002.- Detection of genetically divergent clones mates in apomictic dandelions. *Mol. Ecol.* 11: 253-265.
- MOCIE, M. 1992.- The evolution of asexual reproduction in plants. Chapman and Hall, London (UK).
- MØLGAARD, P. 1977.- Competitive effect of grass on establishment and performance of *Taraxacum officinale*. *Oikos* 29: 376-382.
- NAUMOVA, T. 1993.- Apomixis in Angiosperms: Nucellar and Integumentary Embryony: 144p. CRC Press, Boca Raton, (Lichtenstein).
- NOGLER, G.A. 1984.- Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*: V. Conclusion. *Bot. Helv.* 94: 411-423
- NOIROT, M. 1993.- Allelic ratios and sterility in the agamic complex of the *Maximae* (Panicoidae): evolutionary role of the residual sexuality. *J. Evol. Biol.* 6:95-101
- NOYES, R.D. & SOLTIS, D.E. 1996.- Genotypic variation in agamospermous *Erigeron compositus* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 83: 1292-1303.
- NOYES, R.D. 2007A.- Apomixis in the *Asteraceae*: diamonds in the rough. *Functional Plant Sc. Biotech.* 1: 207-222.
- NOYES, R.D. 2007B.- The evolutionary genetics of apomixis in *Erigeron* sect. *Phalacrocoma* (Asteraceae): 337-358 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds].- Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).
- PALACIOS, C., KRESOVICH, S. & GONZALEZ-CANDELAS, F. 1999.- A population genetic study of the endangered plant species *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP). *Molec. Ecol.* 8: 645-657.
- PALIN, O., GREILHUBER, J., TEMSCH, E. & HÖRANDL, E. 2006A.- Patterns, sources and ecological implications of clonal diversity in apomictic *Ranunculus carpaticola* (*Ranunculus auricomus* complex, Ranunculaceae). *Mol. Ecol.* 15: 897-910.
- PALIN, O., STUESSY, T.F. & HÖRANDL, E. 2006B.- The role of hybridization, polyploidization and glaciation for the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex. *New Phytol.* 171: 223-236.
- PECKERT, T., CHRTEK, J. Jr. & PLAČKOVA, I. 2005.- Genetic variation in agamospermous populations of *Hieracium echinoides* in southern Slovakia and northern Hungary (Danube Basin). *Preslia* 77: 307-315.
- PERAZZA, G. 1992.- Orchidee spontanee in Trentino-Alto Adige - Riconoscimento e diffusione: 183p. Manfrini editori, Calliano (Trento).
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.

- PERNES, J. 1972.- Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique: la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées): 177p. Thèse doctorale, Université de Paris-Sud, Centre scientifique d'Orsay, Paris.
- PERSSON-HOVMALM, H.A. & GUSTAVSSON, B.A. 2001.- The extent of clonality and genetic diversity in lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. *Mol. Ecol.* 10: 1385-1397.
- PHIPPS, J.B. & MUNIYAMMA, M. 1980.- A taxonomic revision of *Crataegus* (Rosaceae) in Ontario. *Can. J. Bot.* 58: 1621-1699.
- Phipps, J.B., O'Kennon, R.J. & Lance, R.W. 2003.- Hawthorns and medlars. Timber Press, Portland (Oregon).
- PRESSER, H. 1995.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Variabilität, Biotope, Gefährdung: 222p. Ecomed, Landsberg.
- PRESSER, H. 2000.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung: 374p. Ecomed, Landsberg/Lech.
- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Aufl.: 374p. Nikol, Hamburg.
- DE QUEIROZ, K. 1998.- The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations: 57-75 in HOWARD, D.J. & BERLOCHER, S.H. [eds]- *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, England.
- DE QUEIROZ, K. 2005.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 56: 196-215.
- RAVNIK, V. 1990.- Rod *Nigritella* L.C. RICHARD v jugovzhodnih apnenoskih alpah. Die Gattung *Nigritella* L.C. RICHARD in den südöstlichen Kalkalpen. - *Razprave IV. Razreda Sazu (Ljubljana)* 31(18): 271-290.
- RECHINGER, K. & RECHINGER, L. 1906.- Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm.* 42: 142-169.
- REDL, K. 1996.- Wildwachsende Orchideen in Österreich. Faszinierend und schützenswert: 281p. K. Redl Eigenverlag, Altenmarkt.
- REDL, K. 2003.- Wildwachsende Orchideen in Österreich. Faszinierend und schützenswert. 3. Aufl. : 309p. K. Redl Eigenverlag, Altenmarkt.
- REDURON, J.-P. 2010.- Remarques conclusives suite à la parution de la monographie pluridisciplinaire "*Ombellifères de France*". Séance de la Société Botanique de France, Vendredi 11 décembre 2009.
- REINHARD, H.R. 1976.- Aspekte der Orchideenflora Graubündens. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württemberg* 8: 104-117.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- RICHARDS, A.J. 1973.- The origin of *Taraxacum* agamospecies. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 189-211.
- RICHARDS, A.J. 1996.- Genetic variability in obligate apomicts of the genus *Taraxacum*. *Fol. Geobot. Phytotax.* 31: 405-414.
- RICHARDS, A.J. 2003.- Apomixis in flowering plants: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1085-1093.
- RICHARDS, A.J., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. & MARHOLD, K. 1996.- Apomixis and taxonomy: an introduction. *Folia Geobot.* 31: 281-282.
- ROSSI, W., CAPINERI, R., TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1987.- *Nigritella widderi* in the Apennines. *Phyton* 27: 129-138.
- SAVIDAN, Y. 2007.- Apomixis in higher plants: 5-22 in GROSSNIKLAS, U., HÖRANDL, E., SHARBEL, T. & VAN DIJK, P. [eds.] - *Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. Regnum Vegetabile* 143, Koeltz, Königstein.
- SAVIDAN, Y., CARMAN, J.G. & DRESSLHAUS, T. [eds] 2001.- Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering. CIMMYT, Mexico; IRD, European Commission DG VI, Brussels.
- SCHMID H.-E. & SCHMID, T. 1998.- Zwei neue Fundorte des Steirischen Kohlröschens, *Nigritella stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & E. KLEIN, in der Steiermark. *Not. Fl. Steierm.* 15: 55-56.
- SCHMID H.-E. & SCHMID, T. 2000.- Die Verbreitung von *Nigritella stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & E. KLEIN in Österreich. *Not. Fl. Steierm.* 16: 35-36.

- SEBENS, K.P. & THORNE, B.L. 1985.- Coexistence of clones, clonal diversity and the effects of disturbance: 357-398 in JACKSON, J.B.C. & COOK, R.E. [eds.] - Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven.
- SÉGUIER, J.F. 1745.- *Plantae Veronenses*. 2 vol. Verona.
- SIMPSON, G.G. 1961.- Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- SOLBRIG, O.T. & SIMPSON, B.B. 1974.- Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.* 62:473-486.
- SOLBRIG, O.T. & SIMPSON, B.B. 1977.- A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (*Taraxacum officinale*). *J. Ecol.* 65: 427-430.
- STACE, C.A. 1998.- Species recognition in agamosperms - the need for a pragmatic approach. *Folia Geobot.* 33: 319-326.
- STEBBINS, G.L. 1950.- Variation and evolution in plants: 643p. Columbia University Press, New York.
- STEBBINS, G.L. 1980.- Polyploidy in plants: Unsolved problems and prospects: 495-520 in LEWIS W.H. [ed.] - Polyploidy: biological relevance. Plenum Press, New York.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 3. Aufl.: 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TALENT, N. & DICKINSON, T.A. 2005.- Polyploidy in *Crataegus* and *Mespilus* (Rosaceae, Maloideae): evolutionary inferences from flow cytometry of nuclear DNA amounts. *Canadian J. Bot.* 83: 1268-1304.
- TALENT, N. & DICKINSON, T.A. 2007.- Apomixis and hybridization in Rosaceae subtribe *Pyrinae* DUMORT.: a new tool promises new insights: 301-316 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds.] - Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985a.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. *Phyton* 25: 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985b.- *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* 25: 317-326.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1989.- *Gymnigritella runei* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae) aus Schweden. *Phyton* 29: 161-173.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1993.- *Nigritella gabasiana* spec. nov., *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie. *Phyton* 33: 179-209.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* (Austria) 38: 220-224.
- TEPPNER, H. & STER, T. 1996.- *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine Buschmann. *Phyton* 36: 277-294.
- TEPPNER, H. 1996.- Adventitious Embryony in *Nigritella* (Orchidaceae). *Folia Geobot.* 31: 323-331.
- TIMPE, W. & MRKVICKA, A.C. 1991.- Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* (L.) RCHB. fil. subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN und *Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN anhand makroskopischer Merkmale. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 23: 449-466.
- TYLER, T. & JONSSON, J. 2009.- Ploidy level analysis of apomictic *Hieracium* (Asteraceae) reveal unexpected patterns and variation. *Nord. J. Bot.* 27: 490-502.
- UHLEMANN, I. 2001.- Distribution of reproductive systems and taxonomical concepts in the genus *Taraxacum* F.H. WIGG. (Asteraceae, Lactuceae) in Germany. *Feddes Repert.* 112: 15-35.
- VAN DER HULST, R.G.M., MES, T.H.M., DEN NIJS, J.C.M. & BACHMANN, K. 2000.- AFLP markers reveal that population structure of triploid dandelion (*Taraxacum officinale*) exhibits both clonality and recombination. *Mol. Ecol.* 9: 1-9.
- VAN DER HULST, R.G.M., MES, T.H.M., FALQUE, M., STAM, P., DEN NIJS, J.C.M. & BACHMANN, K. 2003.- Genetic structure of a population sample of apomictic dandelions. *Heredity* 90: 326-335.
- VAN DIJK, P.J. & VIJVERBERG, K. 2005.- The significance of apomixis in the evolution of the angiosperms: a reappraisal: 101-116 in BAKKER F, CHATROU, L., GRAVENDEEL, B. & PELSERS, P.B. [eds.] - Plant species-level systematics: new perspectives on pattern and process. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).

- VAN DIJK, P.J. 2003.- Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London [Biol.]* 358: 1113-1120
- VAN DIJK, P.J., TAS, I.C.Q., FALQUE, M. & BAKX-SCHOTMAN, T. 1999.- Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*): II. The breakdown of apomixis. *Heredity* 83: 715-721.
- VAN LOENHOUD, P. J. & DUYS, H. 1981.- A comparative study of the germination ecology of some microspecies of *Taraxacum* WIGG. *Acta Bot. Neerl.* 30: 161-182.
- VAN VALEN, L. 1976.- Energy and Evolution. *Evolutionary Theory* 1:179-229.
- VAVREK, M. 1998.- Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): differential genotype response and effect on interspecific competition. *Am. J. Bot.* 85: 947-954.
- VAVREK, M.C., MCGRAW J.B. & YANG, H.S. 1996.- Within-Population Variation in Demography of *Taraxacum Officinale*: Maintenance of Genetic Diversity. *Ecology* 77: 2098-2107.
- VELLEND, M. 2006.- The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 87: 304-311.
- VELLEND, M., DRUMMOND, E.B.M. & MUIR, J.L. 2009.- Ecological Differentiation among Genotypes of Dandelions (*Taraxacum officinale*). *Weed Sci.* 57:410-416
- VÉRON, J.E.N. & PICHON, M. 1976.- *Scleractinia* of Eastern Australia. I. Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *AIMS Monograph Series* 1: 1-86.
- VEYRET, Y. 1967.- L'apomixie chez le *Cynosorchis lilacina* RIDLEY (Orchidacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 265: 1713-1716.
- VEYRET, Y. 1974.- Development of the Embryo and the Young Seedling Stages of Orchids: 223-264 in WITHNER, C.L. [ed.] - The Orchids. Scientific Studies. John Wiley & Sons, New York, London, Sidney, Toronto.
- VEYRET, Y. 1982.- Apomixie et variation chez *Epidendrum nocturnum* JACQ. (Orchidacées). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4e sèr., *Adansonia* 8: 183-192.
- VON WETTSTEIN, R. 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.» *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 7: 306-317 + 1 pl.
- VÖTH, W. 2004.- Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *Gymnigritella*-, *Pseudadenia*- und *Pseuditella*-Arten (Orchidaceae). *Linzer Biol. Beitr.* 36: 493-519.
- WATKINSON, A.R. & POWELL, J.C. 1993.- Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations - a computer simulation of *Ranunculus repens*. *J. Ecol.* 81: 707-717.
- WEBER, H.E. 1985.- *Rubi Westfalici*. Abhandlungen Wesfälicher Museum für Naturkunde, No. 47.
- WEBER, H.E. 1996.- Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex. *Folia Geobot.* 31: 373-380.
- WENKER, D. 2007.- Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 177-215.
- WHITTON, J., SEARS, C.J., BACCK, E.J. & ΟΓΙΟ, S.P. 2008.- The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 169: 169-182.
- WIDEN, B., CRONBERG, N. & WIDEN, M. 1994.- Genotypic diversity, molecular markers, and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobot.* 29: 245-263.
- WITTMANN, H., TÜRK, R. & ÜBLAGGER, J. 1988.- *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPFNER & KLEIN – neu für Oberösterreich und Salzburg. *Linzer biol. Beitr.* 20: 79-82.
- YAHARA, T., ITO, M., WATANABE, K. & CRAWFORD, D.J. 1991.- Very low genetic heterozygosity in sexual and agamosperous populations of *Eupatorium altissimum* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 78: 706-710.
- ZELESNY, H. 2008.- *Nigritella rubra* subsp. *archiducis-joannis* in Slowenien und Bemerkungen zu *Nigritella rubra*. *J. Eur. Orch.* 40: 587-598.
- ZAHN, K.H. 1921-1923.- Compositae - *Hieracium*. in ENGLER, A. [ed.] - Das Pflanzenreich IV/280. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- ZAHN, K.H. 1922-1930. *Hieracium*: 1-472 in ASCHERSON, P. & GRÄBNER, K. [eds] - Synopsis der Mitteleuropäischen flora 12(1). Bornträger, Leipzig.

Gymnadenia, *Gymnigritella* ou *Nigritella* ? Comment classer la *Gymnigritelle* de Rune ?

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Gymnadenia*, *Gymnigritella* or *Nigritella* ? How to classify the Rune's *Gymnigritella* ? The genus *Nigritella* was created by RICHARD (1817) to separate the Vanilla Orchids from the *Gymnadenia*. However, on the basis of morphological analysis, REICHENBACH f. (1856), WETTSTEIN (1889) or SUNDERMANN (1980), among others, have concluded that the Vanilla Orchids are *Gymnadenia*. In 1997, phylogenetics based on nuclear ITS sequences has shown that the Vanilla Orchids (*Nigritella*) are nested within *Gymnadenia* and thus that *Nigritella* must be synonymized with *Gymnadenia* to achieve the monophyly of the latter. As further analysis, based on allozyme data, seemed not to have corroborated the nuclear ITS sequences analysis, numerous authors have carried on using *Nigritella* in spite of the existence of a newly described species joining up the 2 genera: *Gymnigritella runei*. If one considers that the Vanilla Orchids are part of the genus *Gymnadenia* in which they form the section *Nigritella* beside the section *Gymnadenia*, a new section must be created for *Gymnigritella runei* which possesses morphological and genetical characters from both *Gymnadenia* and *Nigritella*. It is described here as *Gymnadenia* sectio *Junctura* P. DELFORGE sect. nova.

Key-Words: *Orchidaceae*, *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Gymnadenia* sectio *Gymnadenia*, *Gymnadenia* sectio *Nigritella*, *Gymnadenia* sectio *Junctura* sect. nova, *Gymnigritella runei* TEPPER & KLEIN. Taxonomy.

Le genre *Gymnadenia* a été créé par R. BROWN (in AITON 1813: 191), qui considérait cependant que la seule nigritelle reconnue à son époque, décrite par LINNÉ (*Satyrium nigrum* L. 1753), appartenait au genre *Habenaria* au même titre que *Pseudorchis albida* ou que *Coeloglossum viride* [respectivement sous les noms de *Habenaria nigra* (L.) R. BROWN, *H. albida* (L.) R. BROWN et *H. viridis* (L.) R. BROWN]. Quatre ans plus tard, RICHARD (1817) plaça *Pseudorchis albida* et *Coeloglossum viride* dans le genre *Gymnadenia* [respectivement sous les noms de *G. albida* (L.) L.C.M. RICHARD et de *G. viridis* (L.) L.C.M. RICHARD] et décrivit le genre *Nigritella* parce que, pensait-il après examens d'exsiccata, les nigritelles étaient pourvues d'une bursicule enveloppant plus ou moins complètement les viscidies de leurs pollinies tandis que les *Gymnadenia* ne possé-

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

Manuscrit déposé le 26.VIII.2011, accepté le 25.IX.2011.

daient pas de bursicules (d'où le nom de "glande nue" donné à ce genre par BROWN).

Comme d'autres botanistes, dont son père, REICHENBACH fil. (1851) accepta le genre *Nigritella*, puis se rendit compte, en examinant des plantes fraîches, que les nigritelles ne possédaient pas de bursicules et qu'elles étaient très proches, pour la plupart des caractères, des *Gymnadenia*. Il n'existait pas de différences, selon lui, entre les gynostèmes des deux genres: «Säulenbau von *Satyrium nigrum* L. in keinem punkte auch nur entfernt von der *Gymnadenien* verschieden.» (REICHENBACH fil. 1856). En conséquence, il plaça la Nigritelle noire de LINNÉ, toujours la seule reconnue à l'époque, dans le genre *Gymnadenia* [*G. nigra* (L.) REICHENBACH fil.]. Plus tard, WETTSTEIN (1889) décrivit une deuxième nigritelle qu'il plaça également dans le genre *Gymnadenia* (*G. rubra* WETTSTEIN). L'intégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia* a été également accepté notamment par SCHULZE (1894), RECHINGER et RECHINGER (1906), HAYEK (1933) ou encore SUNDERMANN (1975, 1980), mais dans leur très grande majorité, les botanistes du xx^e siècle ont préféré rassembler les nigritelles dans le genre *Nigritella*. C'est généralement dans ce genre que les descriptions de nouvelles espèces, sous-espèces ou variétés de nigritelles ont été faites au siècle passé (par exemple BEAUVERD 1925; RAVNIK 1978; TEPPNER & KLEIN 1985A, B, 1990, 1993; TEPPNER & STER 1996; FOELSCHÉ et al. 1998) ou que les nigritelles ont été présentées dans les articles spécialisés, les guides et les monographies.

Le débat a été relancé par les analyses moléculaires basées sur des séquences ITS de l'ADN ribosomal (BATEMAN et al. 1997, 2003; PRIDGEON et al. 1997). Le cladogramme le plus parcimonieux généré à partir des matrices résultant de ces analyses a montré que les 3 nigritelles prises en compte (*nigra* s. str., *rubra* et *austriaca*) formaient un clade très groupé qui se branchait au sein des *Gymnadenia*. Cette position des nigritelles dans les cladogrammes vient d'être à nouveau confirmée (STARK et al. 2011). Dans cette configuration, distinguer un genre *Nigritella* rend *Gymnadenia* paraphylétique, tandis que l'inclusion des nigritelles dans *Gymnadenia* rend ce genre monophylétique. Les réactions à ces travaux ont été diverses. Quelques auteurs ont plaidé pour le maintien de la ségrégation entre *Nigritella* et *Gymnadenia* en insistant explicitement sur la prééminence des caractères morphologiques ou chimiques qui doivent guider le systématicien dans ce cas (par exemple BREINER 1999; GRÜNANGER 1999, 2001; WUCHERPFENNIG 1999, 2002; BREINER & BREINER 2000; VÖTH 2000; BUTTLER 2001). D'autres auteurs ont accepté la réintégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia* et ont procédé aux combinaisons nomenclaturales qui semblaient nécessaires (par exemple ERICSSON 1997; DELFORGE 1998), parfois cependant à contrecœur (TEPPNER & KLEIN 1998). D'autres enfin ont adopté une position plus indécise, présentant quelques nigritelles sous *Nigritella* et une autre sous *Gymnadenia* dans le même ouvrage (PRESSER 2002), ou décrivant une nouvelle espèce de nigritelle dans un des deux genres tout en annonçant qu'ils la transféreraient bientôt dans l'autre (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A, B; GERBAUD 1999).

De nouvelles études génétiques sur les nigritelles, basées cette fois sur les alloenzymes (HEDRÉN et al. 2000), aboutirent par deux fois à des «résultats assez décevants», c'est-à-dire qui confirmaient plus ou moins ceux de BATEMAN et al. (E. KLEIN, fide GERBAUD 2004: 17, note 5). Dans un troisième temps, quelques conclusions, formulées avec beaucoup de réserves, semblèrent indiquer que, par le biais de ces analyses, le cladogramme de BATEMAN et al. (1997) justifiant l'intégration des nigritelles dans *Gymnadenia* n'était, semble-t-il, plus confirmé et que donc, avec les seules différences morphologiques, il était encore possible de considérer que les nigritelles formaient un genre particulier: «Our data indicated that *Gymnadenia* and *Nigritella* may indeed be sister groups, and that it is not necessary to unite the genera in order to reflect the phylogenetic pattern. We regard the morphological differences between genera large enough to treat *Nigritella* as a separate genus. However, the findings by PRIDGEON & al. 1997 are thought-provocative and it should be of interest to perform extended studies on the relationship between the genera. In order to get more precise informations from allozyme data, it would be necessary to characterise other populations of *Gymnadenia* over the entire distribution area. It would also be necessary to examine the allozyme composition of a relevant outgroup and to perform strict cladistic analyses of these data» (HEDRÉN et al. 2000: 262-263). Malgré ces importantes réserves sur la validité de leurs conclusions, les auteurs de cette étude ont immédiatement transféré dans le genre *Nigritella* une nigritelle récemment décrite dans le genre *Gymnadenia* par deux d'entre eux (TEPPNER & KLEIN 1998) [= *N. dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDRÉN, TEPPNER & KLEIN: HEDRÉN et al. 2000: 243]. Par ailleurs, les nombreuses et diverses analyses complémentaires qui semblaient nécessaires à HEDRÉN et al. (2000) pour affiner ou confirmer leurs conclusions n'ont toujours pas été effectuées 11 ans plus tard.

Beaucoup d'auteurs ont néanmoins continué à utiliser le genre *Nigritella* (par exemple KREUTZ 2004, PERKO 2004; VÖTH 2004; BAUMANN 2005; BAUMANN et al. 2006; WENKER 2007; GRIEBL 2009), tout en acceptant parfois, paradoxalement, le genre *Anacamptis* élargi proposé par BATEMAN et al. (1997, 2003) où se cotoient des espèces aussi différentes par la morphologie et la caryologie que "*Orchis*" *coriophora*, "*Orchis*" *palustris* et "*Orchis*" *collina* (par exemple KREUTZ 2005, 2010; KRETZSCHMAR 2008; GRÜNANGER 2009; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Par ailleurs, pour marquer les différences qui séparent les nigritelles au sein des *Gymnadenia*, deux auteurs ont proposé de les rassembler dans un sous-genre *Nigritella* (O. GERBAUD & QUENTIN in GERBAUD 1999), puis dans une section *Nigritella* ("*Nigritellae*" O. GERBAUD & QUENTIN in BOURNÉRIAS & PRAT 2005)⁽¹⁾.

(1) La combinaison du nom de genre *Nigritella* L.C.M. RICHARD 1817 au rang subgénérique a été effectuée correctement par GERBAUD (1999: 374). La combinaison au rang de section est boiteuse dans la mesure où le nom cité est «Section *Nigritellae* O. GERBAUD & P. QUENTIN» avec cependant un basionyme: «Basionyme: Subgenus *Nigritella* (L.C.M. RICHARD) O. GERBAUD & P. QUENTIN 1999 *Natural. belges* 80: 374.» à la suite duquel le basionyme correct n'apparaît que comme synonyme «[*Nigritella* L.C.M. RICHARD 1817 *Orch. Eur. Annot.*: 19, 26, 34. » (BOURNÉRIAS & PRAT 2005: 478). Le nouvel article 33.6 de l'ICBN₂₀₀₆ (MACNEILL et al. 2006) permet cependant de considérer que ces erreurs n'affectent pas la validité de cette combinaison. La citation correcte du nom de cette section est: *Gymnadenia* R. BROWN 1813 sectio *Nigritella* (L.C.M. RICHARD) O. GERBAUD & QUENTIN 2005. (ICBN₂₀₀₆: article 21.2).

Cependant, O. RUNE découvrait en 1961 en Laponie suédoise une nigritelle curieuse par la couleur bordeaux des fleurs et la morphologie, puisque le labelle est ouvert et les sépales latéraux étalés. Il l'identifia à "*Nigritella nigra*" (RUNE in CURRY-LINDAHL 1963). Lorsqu'ils furent en mesure d'étudier ce taxon sur le terrain, TEPPNER et KLEIN (1989) se rendirent compte qu'il ne s'agissait pas de *Gymnadenia nigra*, qui est triploïde ($2n=60$) et apomictique, mais d'un taxon allotétraploïde apomictique ($2n=80$) dont ils supposèrent que 60 chromosomes provenaient du pollen non réduit de *G. nigra* et 20 d'un gamète femelle normalement haploïde de *G. conopsea*. Cette hypothèse a été pleinement confirmée ultérieurement par l'analyse des isoenzymes (HEDRÉN et al. 2000). TEPPNER et KLEIN ont décrit ce taxon sous le nom de *Gymnigritella runei*, tout en reconnaissant que le placement de cette nouvelle espèce dans un nothogénère conçu pour rassembler les hybrides occasionnels non stabilisés entre *Gymnadenia* et *Nigritella* posait un problème taxonomique qu'ils se proposaient de discuter ultérieurement (TEPPNER & KLEIN 1989: 172). À ma connaissance, cette clarification n'a jamais été publiée.

Cependant, BREINER et BREINER (1996), ainsi qu'ERICSSON (1997), contestèrent, à tort, la nature hybridogène de cette espèce. Comme ce dernier auteur était partisan de l'intégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia*, il effectua la combinaison nécessaire pour placer la Gymnigritelle de Rune dans ce genre [ERICSSON 1997: 142, = *Gymnadenia runei* (TEPPNER & KLEIN) ERICSSON].

La présence plus ou moins fréquente d'hybrides occasionnels non stabilisés entre espèces appartenant à deux genres différents est souvent un des arguments avancés, parfois péremptoirement, pour réunir ces genres. Cela a été notamment le cas pour justifier l'intégration d'*Aceras* dans *Orchis* (s. str.) ou celle de groupes d'*Orchis* s.l. dans un genre *Anacamptis* amplifié (par exemple BATEMAN et al. 1997; KRETZSCHMAR et al. 2007; KRETZSCHMAR 2008). Inversement, l'absence d'hybrides occasionnels avérés entre groupes d'espèces est un des arguments invoqués pour scinder un genre (par exemple la séparation *Orchis* s.str. — *Androrchis* par TYTECA & KLEIN 2008, 2009). Paradoxalement, l'existence de très nombreux hybrides occasionnels et d'une espèce hybridogène stabilisée entre *Gymnadenia* et *Nigritella* n'a pas poussé certains de ces auteurs à tirer des conséquences taxonomiques similaires, ce qui diminue certainement la cohérence systématique de leurs travaux. En effet, KLEIN et KRETZSCHMAR, par exemple, restent partisans de séparer *Gymnadenia* et *Nigritella*.

De même, considérer la Gymnigritelle de Rune comme une espèce de *Nigritella* (KREUTZ 2004) ou une sous-espèce de *Nigritella nigra* (BAUMANN & LORENZ 2005; BAUMANN et al. 2006) n'est justifiable que dans un concept d'espèce morphologique très approximatif, qui ne tient pas compte de la part évidente qui provient de *Gymnadenia conopsea* dans le génotype et le phénotype de la Gymnigritelle de Rune. WENKER (2007: 204) relève très bien cette inadéquation, tout en n'en tirant pas, lui non plus, les conséquences taxonomiques nécessaires: «Da DELFORGE alle Taxa zu *Gymnadenia* einordnet, ist in seinem Konzept der name *Gymnadenia runei* korrekt. BAUMANN und LORENZ kombinieren zu *Nigritella*

nigra subsp. *runei* um, KREUTZ zu *Nigritella runei*. Beide Kombinationen werden dem hybridogenen Charakter des Taxons nicht gerecht. Der Name *Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN ist beizubehalten.» WENKER (2007: 204).

Si, comme GERBAUD et QUENTIN (in BOURNÉRIAS & PRAT 2005), on considère que le genre *Gymnadenia* doit être divisé en deux sections monophylétiques, *Gymnadenia* section *Gymnadenia* et *Gymnadenia* section *Nigritella*, il est tout aussi évident que, pour les raisons qui viennent d'être exposées, la *Gymnigritelle* de Rune ne peut appartenir ni à l'une, ni à l'autre section et que la cohérence systématique impose de définir une troisième section dans le genre, intermédiaire entre les deux premières, où cette espèce hybridogène pourrait être adéquatement placée. D'où la description:

Gymnadenia R. BROWN sectio ***Junctura*** P. DELFORCE sectio nova

Descriptio: Herba hybridae originis, Nigritellae habitu, sed flores cum sepalis lateralibus patulis et labelli parte basali valde aperta ut in *Gymnadeniarum* sectionis speciebus.

Description: Plante d'origine hybride, ayant l'aspect d'une nigritelle, mais fleurs avec les sépales latéraux étalés et la base du labelle largement ouverte, comme chez les espèces de la section des *Gymnadenia*.

Typus (hoc loco selectus): *Gymnigritella runei* TEPPNER & KLEIN, *Phyton* 29: 163 (1989).

Étymologie: *junctura*, a: nom féminin signifiant jointure, assemblage. Allusion au fait que les espèces de cette section, actuellement monospécifique, ont une origine hybride qui joint ou assemble des caractères morphologiques et des chromosomes provenant d'une espèce de la section *Gymnadenia* et d'une espèce de la section *Nigritella*.

Bibliographie

- AITON, W.T. 1813.- Hortus Kewensis; or, a catalogue of the plants cultivated in the Royal botanic garden at Kew. By the late William Aiton. The second edition enlarged by William Townsend Aiton, gardener to his Majesty. vol 5: iii+568p (*Orchidaceae*: 188-220). Longman, Hurst, Rees, Orme and Brown, London.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BATEMAN, R.M., PRIDGEON, A.M., & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassifications to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana*. 12 (3): 113-143.
- BAUMANN, H. 2005.- *Nigritella* RICH.: 516 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. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. 2005.- Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* 37: 705-743.
- BEAUVERD, G. 1925.- Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. *Bull. Soc. Bot. Genève sér. 2* 17: 336-338.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

- BREINER, R. 1999.- Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* RECH. fil., *xGymnadenia intermedia* PETERM. und der Gattung *Nigritella* L.C. RICH. *J. Eur. Orch.* 31: 423-440.
- BREINER, E. & BREINER, R. 1996.- Auf der Suche nach der schönsten und der seltensten europäischen Orchidee (*Calypso bulbosa* und *Lysilla oligantha*). *Ber. Naturw. Ver. Schwaben* 100: 31-41.
- BREINER, E. & BREINER, R. 2000.- Some new results of taxonomic research on *Nigritella nigra* s.l. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* 14: 77-80.
- BUTTLER, K.P. 2001.- Taxonomy of Orchidaceae tribus Orchidaea, a traditional approach. *J. Eur. Orch.* 33: 7-32
- CURRY-LINDAHL, K. 1963.- Natur i Lappland 1. Bokförlaget Svensk Natur, Uppsala. [n.v.]
- DELFORGE, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (Orchidaceae). *Natural. belges* 79: 251-256.
- ERICSSON, S. 1997.- Om brudkullan, *Gymnadenia runei*, och dess ursprung. *Sven. Bot. Tidskr.* 91: 139-142.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* 29: 177-178.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* 31: 441-494.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999B.- *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) FOELSCHÉ & GERBAUD, une Nigritelle de France et d'Italie. *L'Orchidophile* 30: 235-240.
- GERBAUD, O. 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 280, 372-386.
- GERBAUD, O. 2004.- Les Nigritelles diploïdes de France. Nouvelles observations et considérations taxonomiques. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* 9: 10-26.
- GRIEBL, N. 2009.- Die Gattung *Nigritella* in Österreich. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 26(1): 76-105.
- GRÜNANGER, P. 1999.- Ricente novità in materia di Nigritelle. *A.I.G.B.A. Notes* 1999: 16-20.
- GRÜNANGER, P. 2001.- Orchidacee d'Italia. *Quad. Bot. Ambientale Appl.* 11 ["2000"]: 3-80.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.
- VON HAYEK, A. 1933.- Prodrömus floræ peninsulæ Balcanicæ. *Fedde Repert., Beih.* 30(3): 371-416 (Orchidaceae).
- HEDRÉN, M., KLEIN, E. & TEPPNER, H. 2000.- Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. *Phyton* 40: 239-275.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KRETZSCHMAR, H., ECCARIUS, W. & DIETRICH, H. 2007.- The Orchid Genera *Anacamptis*, *Orchis*, *Neotinea*. Phylogeny, Taxonomy, Morphology, Biology, Distribution, Ecology and Hybridation: 544p. EchinoMedia, Bürgel (Germany).
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchidee – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2005.- Korrekturen und Ergänzungen zum Kompendium der Europäischen Orchidee – Catalogue of European Orchids, ISBN: 90-806626-4-X. *Eurorchis* 19: 97-128.
- KREUTZ, C.A.J. 2010.- Ergänzungen zur Kenntnis der europäischen, mediterranen und vorderasiatischen Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 26(2) ["2009"]: 25-61.
- KREUTZ, K. & ÇOLAK, A.H. 2009.- Türkiye Orkideleri – Botanik Özellikleri, Ekolojik İstekleri, Doğal Yayılış Alanları, Yaşam Tehditleri, Koruma Önlemleri: 848p. Rota Yayınları, İstanbul. [en turc]
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOC, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* 146. A.R.G. Gantner Verlag KG.
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.

- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas un der Alpen, Variabilität - Biotope – Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Aufl.: 374p. Nikol, Hamburg.
- PRIDGEON, A.M., BATEMAN, R.M., COX, A.V., HAPPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*. 12 (2): 89-109.
- RAVNIK, V. 1978.- Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* RICH. IV *Nigritella lithopolitanica* V. RAVNIK spec. nov. *Acta Bot. Croat.* 37: 225-228.
- RECHINGER, K. & RECHINGER, L. 1906.- Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm.* 42: 142-169.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1851.- Icones Floræ Germanicæ et Helveticæ simul Pedemontanæ, Lombardoveneticæ, Istriacæ, Dalmaticæ, Hungaricæ, Transsylvanicæ, Borussicæ, Danicæ, Belgicæ, Hollandicæ, Alsaticæ ergo Mediæ Europæ. Vol. XIII-XIV: 194p + 170pl. F. Hofmeister, Lipsia.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1856.- Über *Nigritella* RICH. *Bonplandia* 4 (20/21): 320-321.
- RICHARD, L.C. 1817.- De orchideis Europæis annotationes præsertim ad genera dilucidanda spectantes: 39+2p + 1 pl. A. Belin, Paris.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera-Untermhaus. Fr. Eugen Kuhler's Verlag, Berlin.
- STARK, Ch., MICHALSKI, S.G., BABIK, W., WINTERFELD, G. & DURKA, W. 2011.- Strong genetic differentiation between *Gymnadenia conopsea* and *G. densiflora* despite morphological similarity. *Plant Syst. Evol.* 293: 213-226
- SUNDERMANN, H. 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 2. Aufl.: 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 3. Aufl.: 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985A.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. *Phyton* 25: 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985B.- *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* 25: 317-326.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1989.- *Gymnigritella rumei* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae) aus Schweden. *Phyton* 29: 161-173.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1990.- *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* s. str. *Phyton* 31: 5-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1993.- *Nigritella gabasiana* spec. nov., *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie. *Phyton* 33: 179-209.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* (Austria) 38: 220-224.
- TEPPNER, H. & STER, T. 1996.- *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine BUSCHMANN. *Phyton* 36: 277-294.
- TYTECA, D. & KLEIN, E. 2008.- Genes, morphology and biology – The systematics of *Orchidinae* revisited. *J. Eur. Orch.* 40: 501-544.
- TYTECA, D. & KLEIN, E. 2009.- Genes, morphology and biology – The systematics of *Orchidinae* revisited: a reappraisal. *J. Eur. Orch.* 41: 473-480.
- VÖTH, W. 2000.- *Gymnadenia*, *Nigritella* und ihre Bestäuber. *J. Eur. Orch.* 32: 547-573.
- VÖTH, W. 2004.- Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *Gymnigritella*-, *Pseudadenia*- und *Pseuditella*-Arten (Orchidaceae). *Linzer Biol. Beitr.* 36: 493-519.
- WENKER, D. 2007.- Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 177-215.
- VON WETTSTEIN, R. 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.». *Ber. Deut. Bot. Ges.* 7: 306-317 + 1 pl.
- WUCHERPFENNIG, W. 1999.- Gedanken zu einer Neuordnung der Gattung *Orchis* L. - Nachtrag. *J. Eur. Orch.* 31: 329-346.
- WUCHERPFENNIG, W. 2002.- *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 46-61.

Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Contribution to the knowledge of the Orchids of the island of Kea (Western Cyclades, Greece).* After a presentation of the tectonics, the geology, the geomorphology, the vegetation, the history, and the human impact on the landscape of the island of Kea, a review of the past and present studies and research about its orchids is made. It appears that 18 orchids species were known for Kea before 2011 (Table 1). Research in Kea in March and April 2011 has revealed 26 orchid species for the island, bringing their number up to 29 (Table 1). Among the 29 species known at present for the island, 3, not seen in 2011, are sporadic or extinct (*Neotinea maculata*, *Ophrys aesculapii*, and *Orchis provincialis*), and 4 are represented in 2011 by one or few grouped individuals (*Ophrys attica*, *O. speculum*, *Orchis italica*, and *Serapias parviflora*). Two species, *Serapias orientalis* var. *semmii* and *S. vomeracea*, are present in only 2/130 squares of 1 km × 1 km. A discussion is made for each species observed or listed in the island of Kea, following order and nomenclature used in DELFORGE (2006^Λ, 2009^Λ, 2010^B, 2012).

The genus *Dactylorhiza* is represented only by *D. romana* (very local, first mention for Kea).

The genus *Serapias* is species-rich in the island and comprises 5 species and one interspecific hybrid. (1) *S. parviflora* is extremely local (first mention for Kea), (2) *S. bergonii* widespread (3) *S. vomeracea* extremely local, (4) *S. orientalis* var. *semmii* extremely local, first mention of *S. orientalis* for Kea, and (5) *S. lingua* local.

All of the *Anacamptis pyramidalis* seen in 2011 belong to *A. pyramidalis* var. *brachystachys*, very local.

The former genus *Orchis* s.l. is represented in Kea by 8 species belonging to 5 genus:

a.- *Orchis* s. str. with (1) *O. italica* (extremely local, only a group of 6 individuals seen on 1 site in 2011, first mention for Kea), (2) *O. provincialis* (extremely local, seen in 1991, not confirmed in 2011, probably extinct), (3) *O. quadripunctata* (extremely local);

b.- *Neotinea* with (4) *N. maculata* (extremely local, seen one time in 1968, not confirmed in 1991 and 2011, probably extinct), (5) *N. lactea* (rather widespread),

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 18.IX.2011, accepté le 10.X.2011.

Les Naturalistes belges, 2011, 92, hors-série - spécial Orchidées n°24 [ISSN: 0028-0801]: 124-201

- c.- *Herorchis* with (6) *H. boryi* (extremely local),
- d.- *Anteriorchis* with (7) *A. fragrans* (very local, first mention for Kea),
- e.- *Vermeulenia* with (8) *V. papilionacea* var. *aegaea* (local, with 2 quite different waves of flowering).

The genus *Ophrys* is represented by 14 species in Kea.

The sectio *Pseudophrys* GODFREY comprises 7 species in the island which belong to 5 species groups:

- a.- the *Ophrys iricolor* group with (1) *O. iricolor* (local);
- b.- the *Ophrys funerea* group with (2) *O. leucadica* (local, previously recorded as *O. nigroaenea fusca*);
- c.- the *Ophrys attaviria* group with (3) *O. parosica* var. *parosica* (very local, first mention for Kea) and (4) *O. pelinaea* (extremely local, first mention for the Cyclades);
- d.- the *Ophrys lutea* group with (5) *O. sicula* (very widespread), (6) *O. phryganae* (very local, first mention for Kea);
- e.- the *Ophrys omegaifera* group with (7) *O. omegaifera* (very local).

The section *Ophrys* (= *Euophrys* GODFREY nom. nudum) in Kea comprises 7 species which belong to 4 species groups:

- a.- the *Ophrys speculum* group with (1) *O. speculum* var. *orientalis* (extremely local, only a group of 3 individuals seen on 1 site in 2011, first mention for Kea, second for the Cyclades);
- b.- the *Ophrys tenthredinifera* group with (2) *O. bombyliflora* (widespread, with medium-sized flowers), (3) the large-flowered *O. leochroma* (rather widespread, previously recorded as *O. tenthredinifera*);
- c.- the *Ophrys umbilicata* group with (4) *O. attica* (extremely local, 3 individuals seen in 1991, only 1 in 2011);
- d.- the *Ophrys mammosa* group with (5) *O. ferrum-equinum* (rather widespread, with not very varied flowers: majority of f. *ferrum-equinum* and some individuals of f. *subtriloba*), (6) probably *O. icariensis* (very local, previously recorded as *O. ferrum-equinum* "Kea type"), (7) *O. aesculapii* (one dot in a distribution map published by KALOPISSIS 1988 without references; species not seen in 1991 and 2011).

A list of 29 species and 1 hybrid, and 31 distribution maps, based on the presence in 130 UTM_{WGS84} squares of 1 km × 1 km, are provided as well as a list of 196 sites prospected during the spring 2011, from March 29 to April 17.

Key-Words: Flora of Greece, flora of Aegean, flora of Cyclades, flora of Kea (= Tzia); Orchidaceae, *Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys*, *Anteriorchis fragrans*, *Dactylorhiza romana*, *Herorchis boryi*, *Neotinea lactea*, *N. maculata*, *Ophrys aesculapii*, *O. attica*, *O. bombyliflora*, *O. ferrum-equinum*, *O. icariensis*, *O. iricolor*, *O. leochroma*, *O. leucadica*, *O. omegaifera*, *O. parosica*, *O. pelinaea*, *O. phryganae*, *O. sicula*, *O. speculum* var. *orientalis*, *Orchis italica*, *O. provincialis*, *O. quadripunctata*, *Serapias bergonii*, *S. orientalis* var. *semmii*, *S. parviflora*, *S. vomeracea*, *Vermeulenia papilionacea* var. *aegaea*.



Sommaire

Introduction	129
Géomorphologie et géologie	131
Histoire	132
Occupation humaine	135
Climat et végétation	135
Position phytogéographique	136
Historique des études botaniques concernant les Orchidées à Kéa	136
Tableau 1. Liste chronologique des mentions d'Orchidées publiées pour Kéa	138
Matériel et méthode	139
Conditions climatiques de l'hiver et du printemps 2011 à Kéa	140
Remarques sur les espèces observées ou mentionnées de Kéa	141
<i>Dactylorhiza</i>	
<i>Dactylorhiza romana</i>	142
<i>Orchis</i>	
Section <i>Orchis</i>	
Groupe d' <i>Orchis militaris</i>	
<i>Orchis italica</i>	142
Section <i>Masculae</i>	
Groupe d' <i>Orchis mascula</i>	
<i>Orchis provincialis</i>	145
<i>Orchis quadripunctata</i>	146
<i>Neotinea</i>	
<i>Neotinea lactea</i>	146
<i>Serapias</i>	
Groupe de <i>Serapias parviflora</i>	
<i>Serapias parviflora</i>	147
Groupe de <i>Serapias vomeracea</i>	
<i>Serapias bergonii</i>	148
<i>Serapias vomeracea</i>	148
<i>Serapias orientalis</i> var. <i>sennii</i>	150
Groupe de <i>Serapias lingua</i>	
<i>Serapias lingua</i>	151
<i>Anacamptis</i>	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> var. <i>brachystachys</i>	154

<i>Herorclis</i>	
<i>Herorclis boryi</i>	154
<i>Anteriorclis</i>	
<i>Anteriorclis fragrans</i>	155
<i>Vermeulenia</i>	
<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i>	157
<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i> taxon précoce	157
<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i> taxon tardif	158
<i>Ophrys</i>	159
Section <i>Pseudophrys</i>	
Groupe d' <i>Ophrys iricolor</i>	
<i>Ophrys iricolor</i>	159
Groupe d' <i>Ophrys fumerea</i>	
<i>Ophrys leucadica</i>	160
Groupe d' <i>Ophrys attaviria</i>	
<i>Ophrys parosica</i>	161
<i>Ophrys pelinaea</i>	161
Groupe d' <i>Ophrys lutea</i>	
<i>Ophrys sicula</i>	164
<i>Ophrys phryganae</i>	164
Groupe d' <i>Ophrys omegaifera</i>	
<i>Ophrys omegaifera</i>	165
Section <i>Ophrys</i> (<i>Euophrys</i> nom. nud.)	
Groupe d' <i>Ophrys speculum</i>	
<i>Ophrys speculum</i> var. <i>orientalis</i>	167
Groupe d' <i>Ophrys tenthredinifera</i>	
<i>Ophrys bombyliflora</i>	167
<i>Ophrys leochroma</i>	168
Groupe d' <i>Ophrys umbilicata</i>	
<i>Ophrys attica</i>	170
Groupe d' <i>Ophrys mammosa</i>	
<i>Ophrys ferrum-equinum</i> (f. <i>ferrum-equinum</i> , f. <i>triloba</i>)	170
<i>Ophrys icariensis</i>	172
<i>Ophrys aesculapii</i>	176
Tableau 2. Liste des espèces de Kéa et leur fréquence en 2011	177
Fréquence et rareté des espèces observées	178
Conclusions	179
Remerciements	180
Bibliographie	181

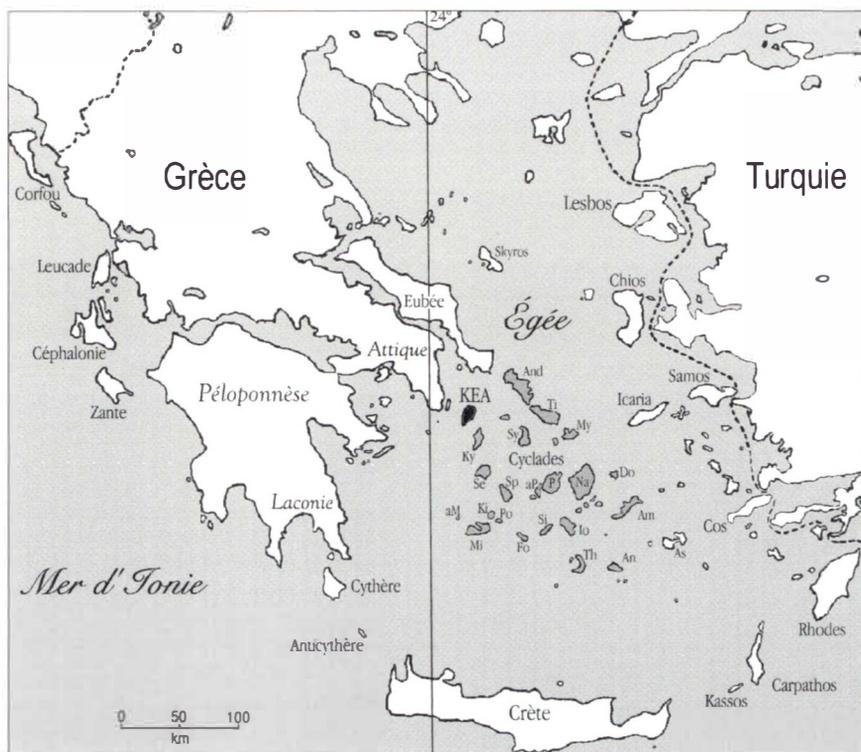
Annexes

Annexe 1. Observations par espèce	188
Annexe 2. Observations par site	190

Planches et figures

Figure 1. Vue de Kéa	137
Figure 2. <i>Quercus aegilops</i>	137
Planche 1. <i>Dactylorhiza romana</i> , <i>Orchis italica</i>	143
Planche 2. <i>Orchis quadripunctata</i> , <i>Neotinea lactea</i> , <i>Serapias parviflora</i>	144
Planche 3. <i>Serapias bergonii</i> , <i>S. vomeracea</i>	149
Planche 4. <i>Serapias orientalis</i> var. <i>semmii</i> , <i>S. lingua</i>	152
Planche 5. <i>Anacamptis pyramidalis</i> var. <i>brachystachys</i> , <i>Herorchis boryi</i>	153
Planche 6. <i>Anteriorchis fragrans</i> , <i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i> taxon précoce, <i>V. papilionacea</i> var. <i>aegaea</i> taxon tardif	156
Planche 7. <i>Ophrys iricolor</i> , <i>O. leucadica</i> ; <i>O. parosica</i> , <i>O. pelinaea</i>	163
Planche 8. <i>Ophrys sicula</i> , <i>O. phryganae</i> , <i>O. omegaifera</i>	166
Planche 9. <i>Ophrys speculum</i> , <i>O. bombyliflora</i> , <i>O. leochroma</i>	169
Planche 10. <i>Ophrys attica</i> , <i>O. ferrum-equinum</i> , <i>O. icariensis</i>	171
Planche 11. <i>Ophrys icariensis</i>	174





Carte 1. Situation de l'île de Kéa.

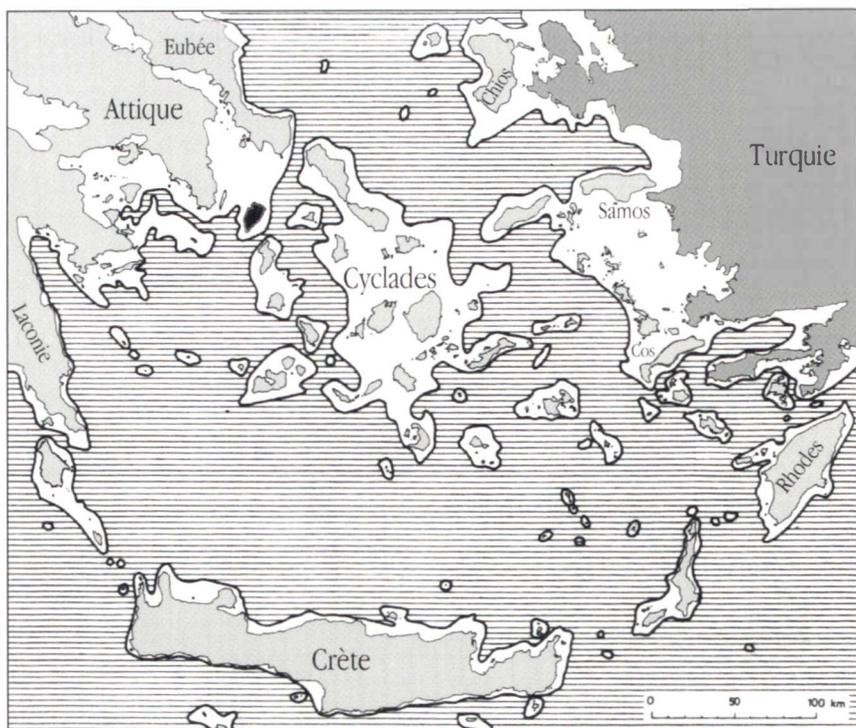
L'archipel des Cyclades, au sens administratif, est en grisé.

aM: Antimilos; Am: Amorgos; An: Anaphi; And: Andros; aP: Antiparos; As: Astypaléa; Do: Donoussa; Fo: Folegandros; Io: Ios; Ki: Kimolos; Ky: Kythnos; Mi: Milos; My: Mykonos; Na: Naxos; P: Paros; Po: Polyaigos; Se: Sérifhos; Si: Sikinos; Sp: Siphnos; Sy: Syros; Th: Santorin (Théra); Ti: Tinos.

Introduction

L'archipel des Cyclades, au sens géologique, est formé aujourd'hui de plusieurs dizaines d'îles éparpillées sur un plateau sous-marin qui s'étend sur 24.000 km², à une profondeur variant de 200 à 500 m et auquel appartient aussi le sud de l'Attique et le tiers sud-est de l'île d'Eubée. L'archipel mesure 150 km dans sa plus grande largeur, soit d'Antimilos, petite île au nord-ouest de Milos, à Donoussa, petite île à l'est de Naxos, et 220 km dans sa plus grande longueur, soit d'Andros à Astypaléa, qui fait partie administrativement du Dodécanèse, mais géologiquement et phytogéographiquement des Cyclades (Carte 1). La surface totale des terres émergées qui constituent l'archipel est d'environ 2.700 km², soit grosso modo 11% de la surface du plateau sous-marin qui occupe le centre du bassin égéen méridional.

Il y a environ 13 millions d'années (Ma), un continent égéen, constitué autour du vieux massif cristallin des Cyclades, reliait l'Anatolie aux Balkans



Carte 2. L'isobathe de 200 m en Égée centrale et méridionale montrant les lignes côtières résultant d'un abaissement de 200 m du niveau de la Méditerranée. L'île de Kéa est en noir, les terres actuellement émergées sont en gris. L'isolement de la Crète au sud, des Cyclades au centre, apparaît nettement. Kéa est attachée à l'Attique et à l'île d'Eubée; elle est séparée des autres Cyclades. Un abaissement de 120 m du niveau de la mer donne des résultats similaires.

(d'après GREUTER 1979, modifié)

(CREUTZBURG 1963; MEULENKAMP 1971, 1985; BIJU-DUVAL et al. 1977; LE PICHON 1981, 1982). Depuis le Miocène, cette masse continentale égéenne a été soumise à divers mouvements tectoniques dus à la subduction de la plaque africaine sous la plaque eurasiennne, provoquant notamment l'orogénèse alpine, et à l'extrusion de la plaque anatolienne à la suite de la poussée vers le nord de la plaque arabe (BURCHFIELD 1980; ROBERTSON & DIXON 1984; DEMETS et al. 1994; KAHLE et al. 1998; VAN HINSBERGEN et al. 2009). Cette géodynamique complexe entraîna globalement l'expansion de la masse continentale égéenne vers le sud et sa fragmentation progressive (LE PICHON & ANGELIER 1979; MEULENKAMP 1985; ROBERTSON et al. 1991; MEULENKAMP et al. 1994; FASSOULAS 2001). Ce processus aboutit, après l'Oligocène inférieur, à la formation de groupes d'îles qui se répartissent en un arc méridional, comprenant Elaphonissos, Cythère, Anticythère, la Crète, Kassos, Karpathos et Rhodes, et un ensemble septentrional, correspondant aux Cyclades actuelles (CREUTZBURG 1963).

À la fin du Miocène, les canaux reliant la Méditerranée à l'Atlantique se tarirent périodiquement, y compris le canal du Rif marocain et le canal bétique. Pendant le Messinien, le niveau de la mer varia considérablement, la Méditerranée s'asséchant parfois complètement à plusieurs reprises (MEULENKAMP et al. 1979). Les îles étaient alors séparées par de vastes zones salées, abiotiques. Cette "crise messinienne de salinité" se déroula entre 5,96 et 5,33 Ma (HSÜ et al. 1977; KRIJGSMAN et al. 2002). Comme il n'y a pas eu de changements climatiques importants pendant cette période, les extinctions régionales et les migrations de végétaux qui ont eu lieu à l'époque semblent uniquement dues à l'accroissement de la salinité de l'environnement à la suite de la dessiccation de la Méditerranée (FAUQUETTE et al. 2006).

Il y a environ 5,3 Ma, la réouverture du détroit de Gibraltar entraîna le retour de l'eau dans le bassin méditerranéen, une inondation qui se déroula en un millénaire environ. Durant le Quaternaire (~1Ma), des refroidissements successifs firent s'accumuler une grande quantité d'eau sous la forme de glaciers sur le continent, provoquant des régressions marines importantes ainsi que l'extinction de la flore tropicale du Tertiaire. Pendant certains interglaciaires, les transgressions marines, par contre, ont parfois haussé le niveau de la mer jusqu'à 35 m au-dessus du niveau actuel, anéantissant les végétaux des parties basses des îles et des îlots (GREUTER 1970, 1971, 1979).

Seule, l'ampleur de la régression marine de Würm a été précisément mesurée: il y a 18.000 ans, le niveau de la Méditerranée était inférieur de 121 m \pm 5 m par rapport au niveau actuel (MILLER et al. 1987). De ce fait, beaucoup d'îles égéennes orientales (e.g. Chios, Samos, Cos) sont restées fusionnées à l'Anatolie jusqu'à cette époque encore, comme se fut également le cas de Kéa, qui était reliée à l'Attique et à l'Eubée, une situation unique dans les Cyclades. (Carte 2)

Les conclusions des géologues concernant l'isolement plus ou moins récent des îles et archipels égéens ont été corroborées notamment par des études paléontologiques (e.g. KUSS 1967; SONDAAR 1971; DERMITZAKIS & SONDAAR 1979; DOUKAS & ATHANASSIOU 2003) et biogéographiques (e.g. RECHINGER 1943, 1949, 1950; GREUTER 1970, 1971, 1979, 1991; STRID 1970, 1972; BEERLI et al. 1994).

Géomorphologie et géologie

Kéa (130 km²)⁽¹⁾ est, par la superficie, la sixième île des Cyclades, un peu plus petite que Milos (161 km²), à peine plus grande qu'Amorgos (123 km²). Elle est séparée de l'extrémité de l'Attique par un détroit d'environ 23 km

(1) l'île a été appelée également Kéos, Gia ou, fréquemment encore aujourd'hui, Tzia. La superficie qui lui est attribuée est assez fluctuante. PHILIPPSON (1959: 66), qui a fait longtemps autorité pour la description physique de la Grèce, lui accorde 103 km², une coquille typographique pour 130 km², précisément 130,6 km², la superficie réelle de l'île selon la carte la plus récente (carte 301 Tzia 1:25.000 éd. 2009 de Terrain & Skai, Neo Faliro). Les 103 km² erronés publiés par PHILIPPSON ont été repris notamment par KOCYAN et JOSHI (1992: 459). ΜΑΛΑΚΑΤΗΣ (1927: 193) pensait, quant à lui, que Kéa s'étend sur environ 150 km².

ainsi que par une petite île très allongée, Macronisos, proche de l'Attique. Kéa est l'île la plus septentrionale des Cyclades occidentales qui se situent dans le prolongement de l'Attique et qui comprennent, du sud au nord, Milos et son archipel, (DELFORGE 2002A), Siphnos (83 km²), Seriphos (75 km²), ainsi que Kythnos (99 km²), qui est séparée de Kéa par un détroit de 11 km de largeur et de 300 m de profondeur.

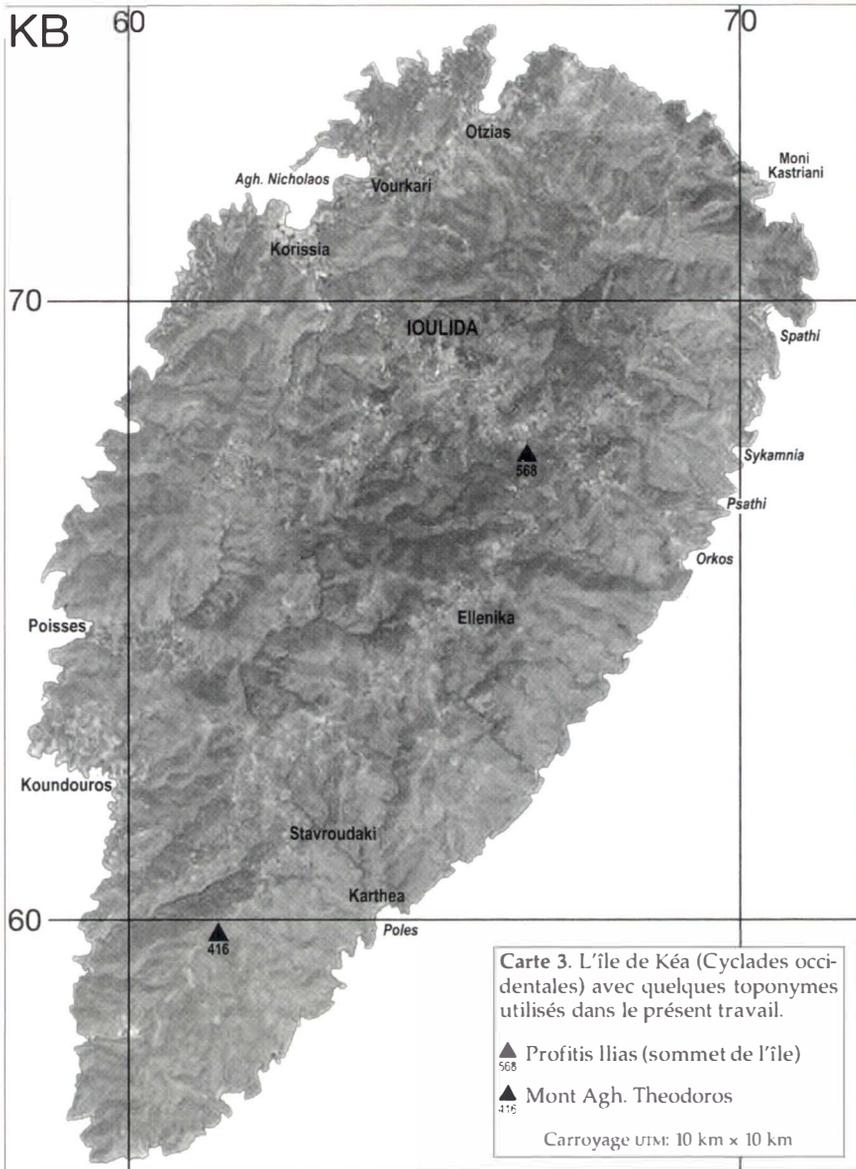
Kéa a une silhouette d'amande dont le grand axe, orienté sud-sud-ouest — nord-nord-est, est long de 19,6 km. Sa plus grande largeur est d'environ 9,5 km. Elle culmine à 568 m au Profitis Ilias. C'est une île montagneuse en forme de dôme assez aplati profondément entaillé par de nombreuses vallées encaissées où coulent des oueds (Fig. 1 p. 137). Le relief de l'île est si tourmenté qu'il n'a pas été possible d'y placer un aéroport et qu'elle ne dispose que d'un hélicoptère. Il n'y a qu'un seul bon mouillage à Kéa, bien protégé du vent du nord, la baie d'Agh. Nicholaos, au nord de l'île, et quelques plaines fertiles peu étendues, qui bordent de petites baies, notamment à Otzias, Spathi, Poles, Poisses et Korissia (Carte 3). Les côtes, sinon, sont fréquemment formées de falaises abruptes.

La géologie de Kéa est typique des Cyclades et fortement tributaire des mouvements tectoniques déjà évoqués. La structure la plus ancienne, que l'on retrouve dans le soubassement de la plupart des Hellénides, constitue la majeure partie de l'île. Elle est composée de roches métamorphiques préalpines, généralement acides, d'une épaisseur d'environ 400 m, principalement des chloritoschistes, des phyllites et des quartzites, qui affleurent dans les deux tiers occidentaux de l'île, avec de rares intercalations de roches carbonatées et de gneiss felsiques. Dans la partie orientale de Kéa principalement, ce soubassement a été surmonté tectoniquement par les nappes de marbres calcitiques bleus ou gris, bien lités, dont l'épaisseur varie de 30 à 150 m, et qui comportent parfois des lentilles de gneiss ou de schistes (PHILIPPSON 1959; DAVIS 1972, MÜLLER et al. 2007; VOIT 2008; IGLSEDER et al. 2009).

Histoire

Kéa fut habitée dès le Néolithique supérieur, vers 3300 A.C., et des établissements florissants de l'Âge du Bronze ont été mis à jour dans le nord de l'île. Ces derniers constituaient un haut-lieu de l'ancienne civilisation cycladique. Vers 2000 A.C., l'influence minoenne commença à s'imposer à Kéa comme dans les autres Cyclades. Par sa position, Kéa fut ensuite un carrefour d'échanges entre le monde minoen et la puissance mycénienne naissante. Mais au moment de sa première apogée socio-économique, au XV^e siècle A.C., Kéa fut ravagée par le tremblement de terre et le tsunami liés à l'explosion du volcan qui constitue l'île de Santorin.

Trois siècles plus tard, Kéa fut colonisée par des Ioniens d'Attique emmenés par leur chef, Kéos, qui donna son nom à l'île. Après une longue période d'autarcie, Kéa développa, vers le VIII^e siècle A.C., des relations avec l'Attique,



l'Eubée et les Cyclades voisines et contribua de manière importante à faire évoluer les institutions tribales vers un système de Cité-État qui a fait l'admiration des autres peuples grecs. Quatre cités se constituèrent à Kéa aux ^{viii} et ^{vi} siècle A.C., Korissia, Ioulis (aujourd'hui Ioulida), Poisses et Karthéa. Leur bonne entente fit régner une grande prospérité dans l'île qui intervint comme un interlocuteur très important dans la ligue de Délos et participa constamment aux Jeux olympiques.

Au ^{ve} siècle, le développement du port du Pirée par les Athéniens donna un nouveau coup de fouet aux activités maritimes des Kéotes, qui exportèrent leurs vins, leurs tissus et des minerais de fer (arcannes), utilisés dans la décoration des poteries et dans la pharmacopée, notamment. Kéa devint tributaire d'Athènes et subit les aléas des guerres menées par celle-ci contre la Perse et contre Sparte. Le déclin de Kéa s'accrut à la période hellénistique. Après 267 P.C., elle servit de base navale aux Ptolémées et les pillages se succédèrent. Kéa passa ensuite sous le joug de Rhodes, puis sous celui des Macédoniens. La domination romaine mit un terme durant 2 siècles aux exactions des pirates mais dès le ^{III}^e siècle de notre ère, le déclin de l'empire romain, qui permit la recrudescence de la piraterie, ainsi que des séismes dévastateurs, ruinèrent l'île dont la population décru considérablement. Pendant la période byzantine, la crainte des pirates confina les habitants dans l'intérieur de l'île. Kéa fut conquise par les Francs en 1207, puis fut brièvement reconquise par les Byzantins pour devenir ensuite possession des Vénitiens en 1296. Faute de moyens militaires, ceux-ci ne purent empêcher des pirates catalans et génois de s'installer durablement dans le nord de l'île qu'ils pillèrent continuellement au point qu'en 1470, celle-ci ne comptait plus que 200 habitants.

Kéa est prise par l'armada turque en 1537. L'occupation ottomane, qui dura jusqu'en 1821, fut particulièrement tolérante dans l'île. Cependant, pour la repeupler, les Ottomans encouragèrent l'immigration de nombreux Albanais, ce qui bouleversa les traditions kéotes. Pendant la période ottomane, le peuple vivait éparpillé dans les campagnes, malgré les destructions provoquées par les guerres incessantes entre Vénitiens et Turcs. En 1668, par exemple, l'île fut complètement ravagée par les Turcs pour punir les Kéotes qui avaient apporté un temps leur appui aux Vénitiens.

Au ^{XVIII}^e siècle, Kéa connut un nouvel essor économique. Le produit d'exportation le plus important de l'île est alors constitué par les cupules du Chêne vélani (*Quercus aegilops* L., syn.: *Q. macrolepis* KOTSCHY), dont le tanin était très recherché comme colorant par les tanneries de l'époque. La plantation de nombreux chênes va profondément modifier la couverture végétale de l'île. Les rivalités franco-britanniques en Égée permirent en outre à Kéa de jouer également un rôle important dans le commerce maritime. En 1780, Kéa connut à nouveau une apogée socio-économique. L'île comptait alors plus de 5.000 habitants. Les Kéotes s'engagèrent ensuite dans de multiples révoltes contre l'occupant ottoman et leur île fut, dès 1821, une des premières provinces indépendantes qui participa à l'édification du jeune État grec. En 1823, des milliers de réfugiés, fuyant les massacres de l'île de Chios, débarquèrent à Kéa; il s'ensuivit une terrible épidémie de peste qui fit environ 2.000 victimes.

À la fin du ^{XIX}^e siècle, la production de substituts chimiques au tanin végétal mit un terme au commerce des cupules de chêne. Le trafic maritime se ralentit. Les Kéotes se rabattirent alors principalement sur l'économie agricole et exportèrent du vin, du lait, du miel et de la viande, produits dont la qualité

est encore réputée aujourd'hui en Grèce. Cette conversion réductrice d'emploi provoqua une émigration massive. L'île ne comptait plus que 1.797 habitants permanents en 1991 (ATANASSIOU 2007).

Occupation humaine

Du fait de sa petite taille, ainsi que de l'absence de grandes plages, de monuments historiques importants et d'aéroport, Kéa est aujourd'hui peu tournée vers le tourisme de masse et ses capacités hôtelières sont faibles. Cependant, la proximité avec Athènes fait de l'île une destination dépayssante, qui convient bien à de petites croisières en voilier au départ de la capitale, et, surtout, une zone recherchée pour la construction de résidences secondaires destinées aux Athéniens. Comme dans toutes les régions de Grèce, la surface bâtie à Kéa a environ doublé ces 10 dernières années pour les besoins des Kéotes eux-mêmes. À ces constructions nouvelles s'ajoutent environ 6.000 résidences secondaires bâties ou en cours de réalisation et dont l'achèvement est compromis par la crise financière grecque. Ces maisons, souvent entourées de jardins clos et groupées en lotissements, ont été implantées quasiment partout et très généralement au mépris des règlements urbanistiques, ceci même dans les zones Natura 2000 de l'est de l'île. Quantité d'entre elles, qui resteront longtemps inachevées, constituent actuellement des chancres qui défigurent nombre de paysages de l'île. Beaucoup de sites intéressants pour la flore sauvage sont ainsi ensevelis sous les déblais, les carcasses de bétons, les engins de chantiers et les matériaux de constructions abandonnés. De nombreuses voiries, généralement de mauvaises pistes, relient les résidences et les chantiers aux routes principales. Ces chemins sont souvent tracés sur des terrains floristiquement intéressants qu'ils contribuent à détruire.

Les activités agro-pastorales sont encore importantes à Kéa. Néanmoins nous avons trouvé peu de zones où le surpâturage et la nitrification qui en découle affectaient la végétation. Si les herbicides à longue rémanence sont assez généralement utilisés dans les quelques vignobles qui parsèment l'île, ils ne le sont pas ou peu dans les olivaias et nombreuses sont les pâtures et les friches ombragées par les chênes qui sont abondamment fleuries au printemps.

Climat et végétation

Le climat de Kéa est celui des Cyclades, humide et doux l'hiver, avec une pluviométrie annuelle moyenne de l'ordre de 650 mm. L'été est sec et aride, avec des vents du nord-est en juillet et août. Du fait de la faible altitude générale, la plus grande partie de l'île est située à l'étage thermoméditerranéen. Comme dans toute la zone égéenne, les friches sont généralement colonisées par la phygana à *Sarcopoterium spinosum* accompagné notamment par *Calicotome villosa*, *Cistus* div. sp., *Genista sphacelata*, ainsi que par *Lavandula stoechas* dans les zones acides. Sur quelques pentes calcaires de l'est de l'île subsistent encore des broussailles à *Euphorbia dendroides*.

La plupart des îles des Cyclades ne possèdent pas de forêts, mais le plus souvent quelques arbres isolés, parfois de petits bosquets dans les cimetières et les jardins. Kéa offre la particularité, unique dans l'archipel, d'être très boisée. *Quercus aegilops*, planté massivement au XVIII^e siècle, est en effet encore présent sur la plupart des plateaux et terrasses de l'île (Fig 2). Il donne aux paysages de Kéa un caractère forestier verdoyant, unique en Égée centrale. MALAKATÉS (1927) évaluait à plus d'un million le nombre de chênes à Kéa.

Position phytogéographique

Lors de ses tentatives de découpage du territoire égéen, RECHINGER (1943, 1949, 1950) a intégré Kéa dans un ensemble phytogéographique rassemblant toutes les îles des Cyclades, malgré la proximité de Kéa avec l'Attique et son manque d'isolement fréquent au cours des temps avec celle-ci et avec l'île d'Eubée. GREUTER (1971, 1979) associa également Kéa aux autres Cyclades lorsqu'il émit l'hypothèse d'un territoire cardégéen, regroupant les Cyclades et les îles de l'Arc Hellénique à l'exclusion de Rhodes et de Cythère. STRID (1972, 1991) maintint Kéa dans le district phytogéographique des Cyclades lorsqu'il procéda au découpage finalement retenu pour le «Flora hellenica Project».

Historique des études botaniques concernant les Orchidées à Kéa

Bien qu'assez facile d'accès, du fait de sa proximité avec l'Attique et Athènes, Kéa semble avoir été peu parcourue par les botanistes et, avant 1992, les mentions d'Orchidées sont particulièrement rares pour l'île. Par exemple, aucune orchidée n'est mentionnée de Kéa dans la *Flora Aegaea* de RECHINGER (1943). B. TUNTAS, en octobre 1896, et Th. VON HELDREICH, en mai 1898, ont herborisé à Kéa et y ont récolté 117 espèces de plantes, dont certaines furent publiées par HALÁCSY (1900-1901, 1902). Aucune de ces mentions ne concerne les Orchidées. MALAKATÉS (1927) visita lui-même Kéa en 1926. Il a publié la liste de ses observations qui comporte 181 espèces, dont certaines déjà récoltées auparavant, selon lui, par TOURNEFORT, BOISSIEU, TUNTAS et HELDREICH. Dans la publication de MALAKATÉS, nulle trace non plus d'Orchidées.

Plus récemment, en 1968 et 1969, Kéa a reçu la visite de botanistes scandinaves, M. GUSTAFSSON, H. RUNEMARK, B. SNOGERUP, S. SNOGERUP et A. STRID, qui ont été impliqués dans la préparation de la *Flora Hellenica* (e.g. STRID 1991, 1996). Ils n'ont pas publié leurs observations d'Orchidées mais celles-ci apparaissent sous la forme de pointages présence/absence dans l'île dans la monographie de KALOPISSIS (1988) où elles constituent, à ma connaissance, les premières mentions publiées pour les orchidées de Kéa. Ces mêmes observations été reprises dans le travail de KOCYAN et JOSHI (1992), où elles apparaissent dans des carrés UTM de 10 km × 10 km. Dans leurs cartes, KALOPISSIS (1988), ainsi que KOCYAN et JOSHI (1992), retiennent 6 espèces provenant des observations de 1968-69: *Neotinea maculata* (récolté par SNOGERUP & SNOGERUP en 1968), *Ophrys bombyliflora*, *O. ferrum-equinum*, *O. tenthredinifera*, *Serapias lingua* et *S. vomeracea* (ces 5 derniers récoltés par GUSTAFSSON, RUNEMARK



Fig. 1. Une partie du sud-ouest de l'île de Kéa. La vue est prise d'Agh. Constantinos (390 m d'alt.) le 9.IV.2011. Elle montre le relief tourmenté de l'île, avec ses collines terrassées, plantées de chênes. Au-delà du détroit maritime de 23 km de largeur, on distingue dans le lointain d'abord l'île de Macronisos puis l'Attique, avec le cap Sounion à son extrémité (dans le coin supérieur gauche de la photo).

(Photo C. DELFORGE-ONCKELINX)



Fig. 2. Le Chêne vélani, *Quercus aegilops*, abondamment planté à partir du XVIII^e siècle, donne à Kéa un aspect boisé, unique dans les Cyclades. Agh. Panteleimonas, 9.IV.2011.

(Photo C. DELFORGE-ONCKELINX)

Tableau 1. Liste chronologique des mentions d'Orchidées publiées pour Kéa

année de publication	nom	auteur (s) de la publication	nom dans le présent travail (si différent)
1. 1988	<i>Neotinea maculata</i>	KALOPISSIS	
2.	<i>Ophrys aesculapii</i>	KALOPISSIS	
3.	– <i>bombyliflora</i>	KALOPISSIS	
4.	– <i>ferrum-equinum</i>	KALOPISSIS	
5.	– <i>tenthredinifera</i>	KALOPISSIS	<i>Ophrys leochroma</i>
6.	<i>Serapias lingua</i>	KALOPISSIS	
7.	– <i>vomeracea</i>	KALOPISSIS	
8. 1992	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Anacamptis pyramidalis</i> var. <i>brachystachys</i>
9.	<i>Ophrys ferrum-equinum</i> "Typ Kéa"	KOCYAN & JOSHI	<i>Ophrys icariensis</i>
10.	– <i>iricolor</i>	KOCYAN & JOSHI	
11.	– <i>lutea</i> subsp. <i>galilaea</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Ophrys sicula</i>
12.	– ' <i>nigroaenea fusca</i> '	KOCYAN & JOSHI	<i>Ophrys leucadica</i> ou 2 autres spp. possibles
13.	– <i>omegaifera</i>	KOCYAN & JOSHI	
14.	– <i>umbilicata</i> subsp. <i>attica</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Ophrys attica</i>
15.	<i>Orchis boryi</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Herorchis boryi</i>
16.	– <i>lactea</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Neotinea lactea</i>
17.	– <i>papilionacea</i> subsp. <i>heroica</i>	KOCYAN & JOSHI	<i>Vermeulia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i>
18.	– <i>provincialis</i>	KOCYAN & JOSHI	
19.	<i>Serapias bergonii</i>	KOCYAN & JOSHI	
20. 2011	<i>Anteriorchis fragrans</i>	DELFORGE	<i>Anteriorchis fragrans</i>
21.	<i>Dactylorhiza romana</i>	DELFORGE	
	<i>Ophrys ferrum-equinum</i> f. <i>subtriloba</i>	DELFORGE	
22.	– <i>parosica</i> var. <i>parosica</i>	DELFORGE	
23.	– <i>pelmaea</i>	DELFORGE	
24.	– <i>phryganae</i>	DELFORGE	
25.	– <i>speculum</i> var. <i>orientalis</i>	DELFORGE	
26.	<i>Orchis italica</i>	DELFORGE	
27.	– <i>quadripunctata</i>	DELFORGE	
28.	<i>Serapias orientalis</i> var. <i>semmii</i>	DELFORGE	
29.	– <i>parviflora</i>	DELFORGE	

& STRID EN 1969). KALOPISSIS ajoute un pointage à Kéa pour une septième espèce, *Ophrys aesculapii*, pointage basé sur une récolte dont on ne connaît ni l'auteur, ni la localisation dans l'île (Tableau 1).

KOCYAN et JOSHI (1992) ont publié le premier travail consacré aux Orchidées de Kéa. Ils y ont joint une cartographie. Cette étude est basée sur 2 voyages totalisant 11 jours, respectivement du 9 au 15 mars et du 2 au 5 avril 1991. Au cours de leurs prospections, KOCYAN et JOSHI ont observés 16 espèces, une variante et un hybride interspécifique d'Orchidées sur des sites répartis dans 31 carrés UTM de 1 km × 1 km. Parmi les 7 espèces signalées par KALOPISSIS (1988), 2 n'ont pas été revues par KOCYAN et JOSHI: *Neotinea maculata* et *Ophrys aesculapii*. Comme nouvelles espèces pour l'île, KOCYAN et JOSHI (1992: 462) mentionnent *Anacamptis pyramidalis*, *Ophrys (nigroaenea) fusca*, *O. iricolor*, *O. lutea* subsp. *galilaea*, *O. omegaifera*, *O. umbilicata* subsp. *attica*, *Orchis boryi*, *O. lactea*, *O. papilionacea* subsp. *heroica*, *O. provincialis* et *Serapias bergonii*.

Dans la monographie sur les *Ophrys* de Grèce d'ANTONOPoulos (2009), 4 photographies ont été prises à Kéa le 15 mars 2009, 3 montrant *O. iricolor* (p. 45)

et une *O. leochroma* (p. 123), espèce signalée auparavant de Kéa sous le nom d'*O. tenthredinifera*. Dans ce même ouvrage, les très petites cartes de répartition comprenant toute la Grèce indiquent, par la couleur, la présence à Kéa de 33 espèces d'*Ophrys*, soit plus que la totalité des espèces d'Orchidées connues pour l'île. En fait, dans cet ouvrage, lorsqu'une espèce est présente dans plusieurs Cyclades, c'est la totalité de l'archipel qui est coloré. De ce fait, ces cartes de répartition ne peuvent pas être retenues pour repérer de nouvelles mentions d'Orchidées à Kéa.

Après avoir longuement séjourné notamment dans les îles Ioniennes, les Cyclades, à Cythère, en Crète, ainsi que dans les îles égéennes orientales de Rhodes, Chios, Icaria, Samos et Cos pour y observer et cartographier les Orchidées (DELFORGE 1992A, 1993A, 1994A, B, 1995A, B, C, 1997A, B, 2002A, 2005B, C, D, 2006B, C, 2008A, B, 2009A, 2010B; DELFORGE & SALIARIS 2007), il a paru intéressant de renouveler cette expérience cette fois à Kéa, une des dernières Cyclades paraissant relativement peu abordée par les auteurs actuels. Un séjour de 3 semaine en mars et avril 2011 à Kéa a permis de documenter 26 espèces d'Orchidées, une variété remarquable et un hybride interspécifique. Parmi les espèces observées, 11 paraissent nouvelles pour Kéa, ce qui porte le nombre d'espèces à 29 pour l'île (Tableau 1).

Matériel et méthode

Du 28 mars au 17 avril 2011, plus de 900 km ont été parcourus à Kéa en compagnie de C. DELFORGE-ONCKELINX et de E. DELFORGE. 196 sites répartis sur 130 carrés UTM de 1 km × 1 km, ont été répertoriés et situés sur le terrain au moyen d'un GIS réglé sur la norme UTM_{WGS84}. Un échantillon de plantes a été récolté, d'autres photographiés au moyen d'un boîtier NIKON D300s pourvus d'un objectif AF-S Micro NIKKOR 60mm 1:2,8G ED, d'un flash annulaire SIGMA EM-140DG, ainsi que d'un appareil NIKON COOLPIX L16. Les fichiers graphiques ont été enregistrés respectivement au format RAW+JPEG haute résolution et au format JPEG haute résolution.

Les matériaux récoltés ont été comparés à ceux rassemblés au cours d'observations effectuées en avril 1974 (Grèce continentale et Péloponnèse), avril 1982 (Crète), avril 1983 (Grèce continentale et Péloponnèse), fin de février et début de mars 1990 (Crète), début de mai et fin de juin 1990 (Grèce continentale), mai et juin 1990 (Anatolie), avril 1991 (Grèce continentale, île de Céphalonie, île de Lesbos, Péloponnèse), avril 1992 (îles Ioniennes de Corfou, Leucade, Céphalonie, Grèce continentale et Péloponnèse), avril 1993 (îles Ioniennes de Zante, Ithaque, Céphalonie et Grèce continentale), avril 1994 (îles d'Andros et de Tinos, Cyclades, île d'Eubée et Grèce continentale), avril 1995 (Cyclades: îles de Paros, Antiparos, Ios et Naxos et Grèce continentale), avril 1997 (îles d'Astypaléa, Dodécannèse, d'Amorgos, Cyclades, et Grèce continentale), avril 1998 (Cyclades: îles de Milos, Kimolos, Polyaiagos et Grèce continentale), mars 2005 (île de Carpathos, Dodécannèse), avril et mai 2005 (Crète), mars et avril 2006 (île de Rhodes, Dodécannèse), mai et juin 2006 (Grèce continentale), mars, avril et mai 2007 (îles de Chios, Inousses et Psara), mars 2008 (île d'Icaria), mars, avril et mai 2008 (île de Samos), fin de février, mars, avril et mai 2009 (île de Cos, Dodécannèse), mars, avril 2010 (île de Cythère), avril 2010 (Péloponnèse) ainsi que mars 2011 (île d'Eubée et Attique) et fin d'avril 2011 (Péloponnèse). Ces observations ont fait l'objet de plusieurs exposés à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges et de diverses publications.

Au total, plusieurs milliers d'individus d'Orchidées ont été dénombrés, des hampes florales complètes et des fleurs ont été prélevées; ces dernières ont ensuite été examinées sur le terrain au moyen d'une loupe de grossissement 10x, réticulée et à éclairage incorporé. Les matériaux d'herbier ont été éventuellement revus après dessiccation avec une loupe

binoculaire VIKING de grossissement 20x et 30x, réticulée et munie d'un éclairage bleuté orienté de face, obliquement à 45°.

Pour les Orchidées, la nomenclature utilisée est celle de DELFORGE (2005A, B, 2006A, D, 2007A, 2008A, C, 2009A, B, 2010B, 2012), pour les autres plantes à fleurs, BLAMEY et GREY-WILSON (2000) ont été le plus souvent suivis. Pour la translittération des toponymes grecs, la graphie est généralement celle d'ANASTASSIOU (2007). Sur le terrain, la carte 301 Tzia 1:25.000 éd. 2009 de Terrain & Skai, Neo Faliro, a été utilisée.

Conditions climatiques de l'hiver et du printemps 2011 à Kéa

L'hiver 2010-2011 a été caractérisé, dans le bassin égéen, par une période normalement froide mais assez sèche, suivie dès la fin de février par un épisode très froid et anormalement pluvieux. Le 9 mars, des chutes de neiges abondantes, accompagnées de rafales de vents du nord-est de 100 km/h ont bloqué Athènes, l'autoroute Athènes-Lamia, et empêché la circulation des bateaux dans les Cyclades. Pendant tous les mois de mars et d'avril, les températures et l'ensoleillement ont été nettement inférieurs à la normale et la pluviométrie nettement supérieure. Lors de notre séjour à Kéa, il a plu par petites averses le 29 mars et les 2, 15 et 18 avril, abondamment le 31 mars et les 1^{er}, 2, 14 et 17 avril.

Ces conditions météorologiques ont retardé de 2-3 semaines les floraisons et les ont concentrées. Les plantes fleuries des espèces précoces comme tardives ont été assez nombreuses du fait, probablement, de la forte humidité des sols. Le décalage phénologique entre taxons précoces et tardifs a été réduit. De la fin de mars à la mi-avril, la plupart des espèces ont fleuri, les plus tardives étaient déjà déterminables, les précoces l'étaient encore. Il n'a donc pas été nécessaire de multiplier les passages sur les sites ni de prolonger les prospections dans l'île au-delà du 18 avril pour observer la totalité des espèces printanières tardives en 2011. Un séjour commençant au début de mars n'aurait pas, par ailleurs, permis d'observer d'autres espèces plus précoces. Cependant, il reste possible, du fait de la présence de nombreux arbres, que des espèces de *Cephalanthera* ou d'*Epipactis* fleurissent à Kéa au mois de mai ou de juin. Nous n'avons néanmoins trouvé aucune rosette de feuilles qui aurait permis de déceler ces espèces en avril.

Avec 196 sites visités en 2011 (Annexe 2), le nombre de sites que nous avons répertoriés dépasse de beaucoup ce qui était connu jusqu'à présent pour les orchidées de Kéa, puisque KOCYAN et JOSHI (1992), qui avaient produit la seule étude publiée consacrée aux orchidées de l'île, n'avaient relevé que 31 sites en 1991. Nos prospections ont évidemment permis d'amplifier, considérablement parfois, la fréquence de certaines espèces et de préciser ou compléter les rares cartes de répartition déjà parues pour la Grèce en général (par exemple KALOPISSIS 1988; ANTONOPOULOS 2009) ou pour Kéa en particulier (KOCYAN & JOSHI 1992).

Remarques sur les espèces observées ou mentionnées de Kéa

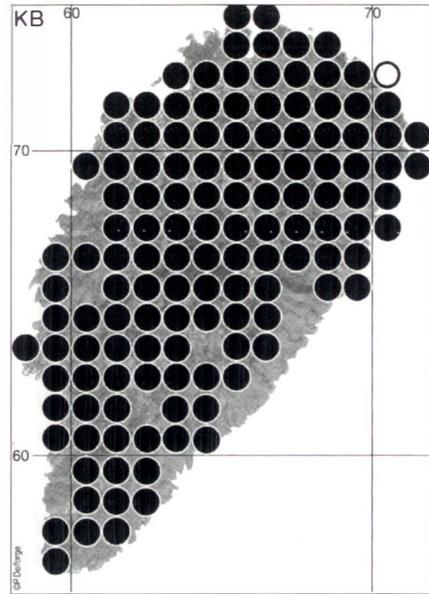
Toutes les espèces observées en 2011 à Kéa sont commentées ci-après; elles sont classées selon l'ordre systématique de DELFORGE (2009A, 2012). Le cas échéant, l'historique des mentions pour chaque espèce est évoqué et comparé à la situation actuelle telle qu'elle ressort de nos observations de 2011. Enfin, les mentions d'Orchidées qui paraissent douteuses et qui ont été citées pour Kéa dans des publications sont discutées. Avant le commentaire sont précisés, pour chaque espèce:

1) Le nombre de sites sur 196 (cf. annexe 2) sur lesquels l'espèce a été notée en 2011 dans l'île de Kéa.

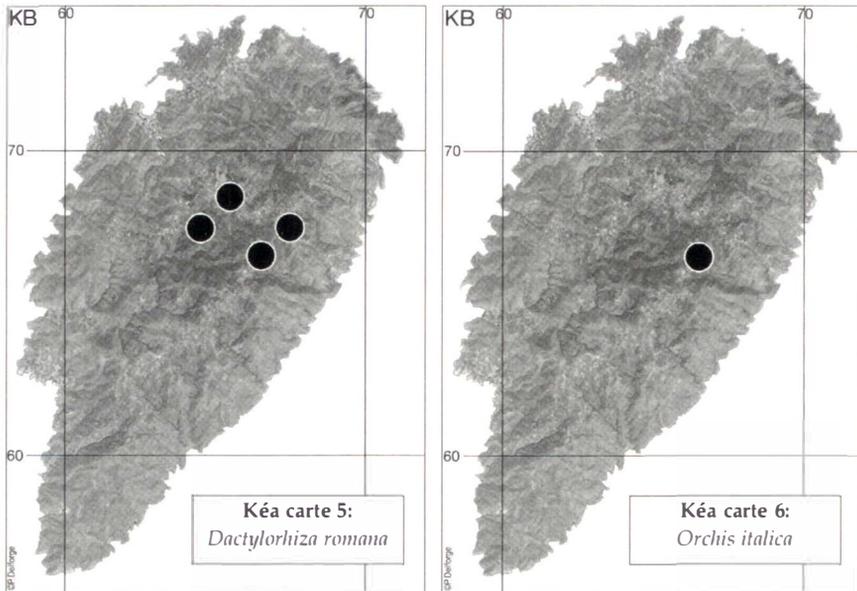
2) Le nombre de carrés UTM de 1 km \times 1 km sur 130 (Carte 4) qui correspondent à ces sites et qui est souvent différent du nombre de sites, un site vaste pouvant être à cheval sur 2 carrés, plusieurs sites différents pouvant se situer dans un même carré. Ce nombre de carrés correspond aux pointages 2011 (●) sur les cartes de répartition de chaque espèce.

3) Le nombre de carrés supplémentaires dus à des mentions provenant d'observations de KOCYAN et JOSHI (1992) et qui n'ont pas été recoupées par nos prospections en 2011. Ces mentions ont généré des pointages qui ont été ajoutés dans les cartes et sont figurées par le signe (○). Ces signes sont équivalents, eux aussi, à un cercle de 1 km de diamètre.

Il faut encore noter que le carroyage UTM publié par KOCYAN et JOSHI (1992) pour Kéa ne correspond pas exactement à la norme WGS84 utilisée très largement aujourd'hui et notamment dans le présent travail. En effet, le carroyage UTM de 100 km \times 100 km, utilisé à l'époque, était tracé sur d'anciennes cartes militaires au 1:500.000. Il a été reporté sur des cartes de Kéa peu précises, les seules disponibles en 1991. Ce carroyage diffère donc un peu de celui utilisé dans le présent travail. De plus, en 1991, les sites n'ont pas été repérés sur le terrain au moyen de GPS, dont l'usage n'était pas aussi répandu qu'aujourd'hui. Le repositionnement des sites publiés par KOCYAN et JOSHI (1992) dans des carrés UTM_{WGS84} de 1 km \times 1 km du présent travail est donc parfois imprécis, d'autant plus que les cartes publiées par KOCYAN et JOSHI (1992) sont basées sur des pointages dans des carrés UTM de 10 km \times 10 km, ce qui est trop peu détaillé pour visualiser des répartitions dans une île dont la largeur est inférieure à 10 km.



Carte 4. L'île de Kéa et les 130 pointages correspondant aux observations de 2011 sur lesquelles est fondé le présent travail. Chaque point a un diamètre de 1 km et indique la présence en 2011 d'au moins une espèce d'Orchidées dans le carré UTM de 1 km \times 1 km correspondant. Zone 34S, carroyage UTM_{WGS84} de 10 km \times 10 km.



Dactylorhiza NECKER ex NEVSKI

Dactylorhiza romana (SEBASTIANI) SOÓ

5 sites sur 196, 4 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 4.

Dactylorhiza romana n'avait jamais été mentionné de Kéa. Au début d'avril 2011, nous avons trouvé *D. romana* en pleine floraison ou en fin de floraison sur 5 sites du centre de l'île, à des altitudes comprises entre 360 et 500 m, sur sol acide, en compagnie de *Lavandula stoechas* et, souvent, de *Cistus* div. sp. Une population comportait plus d'une centaine d'individus fleuris (Annexe 2, site 114). Au total, plus de 150 plantes ont été vues, qui portaient des fleurs violacées, à l'exception d'un individu à fleurs jaunâtres qui a été noté au site 131. À Cos (DELFORGE 2009A), comme à Cythère (DELFORGE 2010B), aucun individu à fleurs jaunes n'avait été observé. Dans les Cyclades, *D. romana* est connu de Milos (RENZ in RECHINGER 1943), d'Ios (RECHINGER 1949), de Naxos (VÖTH 1981), d'Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989) et d'Amorgos (DELFORGE 1997A).

Orchis L.

Section *Orchis*

Groupe d'*Orchis militaris*

Orchis italica POIRET

1 site sur 196, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 6.

Orchis italica est une espèce sténo-méditerranéenne de large répartition, qui est très bien représentée en Grèce et, notamment, sur le pourtour du bassin égéen,



Planche 1. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Dactylorhiza romana*. Agh. Stylianos, 8.IV.2011; Agh. Ioannis (Tholos), 15.IV.2011.

En bas: *Orchis italica*. Agh. Constantinos. 15.IV.2011.

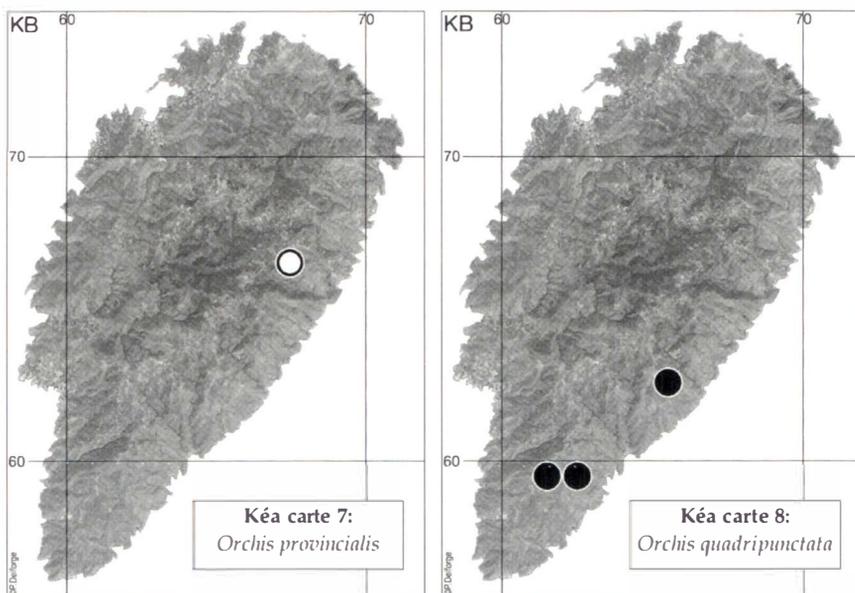
(Photos P. DELFORGE)



Planche 2. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Orchis quadripunctata*. Mont Agh. Theodoros, 5.IV.2011; mont Phokino, 2.IV.2011.
En bas à gauche: *Neotinea lactea*. Moni Kastriani, 29.III.2011; à droite: *Serapias parviflora*.
Lyghia, 17.IV.2011

(Photos P. DELFORGE)



où il peut former de très importantes populations, sauf à Cos (DELFORGE 2009B). Il manque cependant à Icaria (BAUMANN & BAUMANN 1990, HIRTH & SPAETH 1990; CHRISTODOULAKIS 1996; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE 2008B) et est par ailleurs rarissime dans les Cyclades, où il n'a été mentionné, jusqu'à présent, que de l'île de Milos (un seul individu in DELFORGE 1998, 2002A). Le 9 avril 2011, nous avons trouvé un petit groupe de *O. italica* en boutons, sur un talus bordant une route du centre de Kéa, à 390 m d'alt. (Annexe 2, site 132). Les premières fleurs se sont ouvertes le 15 avril (Pl. 1, p. 143).

Section *Masculae* LINDLEY

Groupe d'*Orchis mascula*

Orchis provincialis BALBIS ex LAMARCK & DC.

0 site sur 196, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 7.

Bien qu'il ne soit jamais répandu, *Orchis provincialis* est connu de quelques Cyclades, Syros (SOÓ 1929), Naxos (RENZ in RECHINGER 1943), Andros et Tinos (DELFORGE 1994B), Amorgos (DELFORGE 1997A), ainsi que de la plupart des grandes îles égéennes orientales (par exemple BIEL 1998: 168 mentions pour Lesbos; KRETZSCHMAR et al. 2001, 2004; KREUTZ 2002; DELFORGE & SALIARIS 2007; DELFORGE 2008A; DELFORGE 2009A), Icaria exceptée (CHRISTODOULAKIS 1996; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE 2008B). Trois exemplaires de *O. provincialis* en pleine floraison le 5 avril 1991 ont été trouvés à Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992: 468) dans une pâture du centre de l'île. Nous n'avons pas revu cette espèce à Kéa en 2011.

Groupe d'*Orchis quadripunctata*

Orchis quadripunctata CYRILLO ex TENORE

4 sites sur 196, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 8.

Orchis quadripunctata est une espèce méditerranéenne dont la répartition va de l'Italie péninsulaire à la Crète. Il n'avait jamais été signalé à Kéa. En 2011, nous avons trouvé de belles populations de cette espèce sur 4 sites de collines du sud de l'île (Annexe 2, sites 29, 30, 51 et 101) dans des phrygas calcicoles situées à des altitudes allant de 290 à 400 m. *O. quadripunctata* est très rare dans les Cyclades. Il est présent à Kythnos et Sérifos (BIEL 2008), îles voisines de Kéa. Il a été mentionné également de Naxos (RENZ in RECHINGER 1943) mais il n'a semble-t-il plus été revu récemment dans cette île (DELFORGE 1995A: 187; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996).

Neotinea REICHENBACH fil.

Section *Neotinea*

Neotinea maculata (DESFONTAINES) STEARN

0 site sur 196, 0 carré UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: +1 carré.

Neotinea maculata est une espèce méditerranéo-atlantique, discrète, mais facilement déterminable en boutons, en fleurs ou en fruits. Il est connu du Péloponnèse, de la plupart des grandes îles grecques, ainsi que de nombreuses Cyclades, Naxos (VÖTH 1981), Andros et Tinos (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), Paros (DELFORGE 1995A), Santorin (BIEL 2001), Sérifos, Siphnos et Sikinos (BIEL 2008).

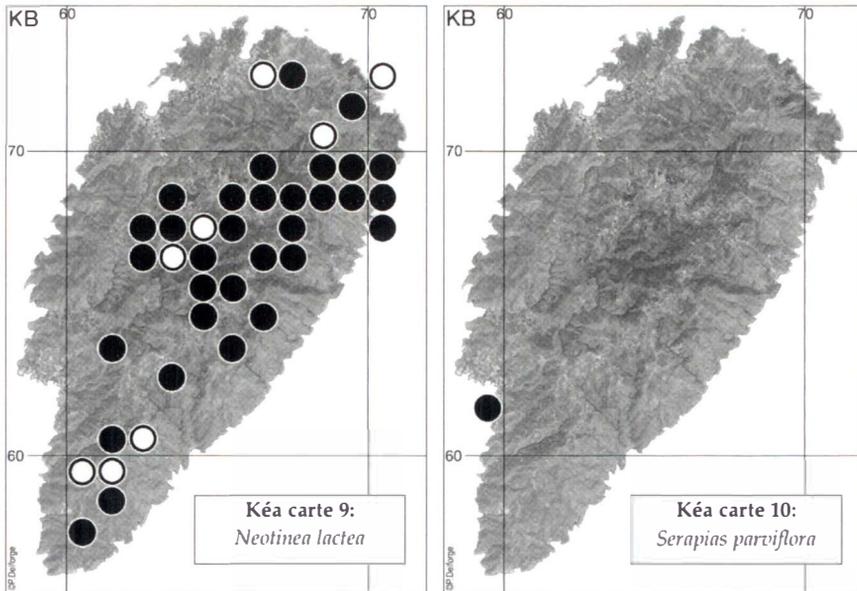
Neotinea maculata n'a été vu à Kéa que par B. et S. SNOGERUP, le 1^{er} juin 1968, dans le carré KB66, probablement au centre de l'île donc. Cette mention est peu précise et ne peut être située sur les cartes présentées dans le présent travail. KOCYAN et JOSHI (1992: 464), qui rapportent cette observation, n'ont pas vu eux-mêmes cette espèce en 1991. Nous ne l'avons pas observée non plus en 2011.

Section *tridentatae* H. KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H. DIETRICH

Neotinea lactea (POIRET) R.M. BATEMAN, PRIDGEON & M.W. CHASE

36 sites sur 196, 32 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 8 carrés. Carte 9.

Neotinea lactea, souvent nommée auparavant *Orchis lactea*, est une espèce méditerranéenne dont la distribution est fragmentée. En Grèce, il est très peu fréquent dans les Cyclades et présent à Naxos (VÖTH 1981), à Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989) et à Paros (DELFORGE 1995C). Il est un peu plus fréquent dans le sud du Péloponnèse (e.g. BAYER et al. 1978; DELFORGE 1996A), à Cythère (DELFORGE 2010B) et en Crète (e.g. RENZ in RECHINGER 1943, sub nom. *Orchis tridentata* subsp. *lactea*; ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989; MANUEL 1996; ALIBERTIS 1998; KRETZSCHMAR et al. 2001, 2004).



Neotinea lactea a été observé à Kéa sur 13 sites, en mars 1991, par KOCYAN et JOSHI (1992: 467-468). Nous avons retrouvé cette espèce en 2011 sur plusieurs sites signalés par KOCYAN et JOSHI, mais pas sur tous. Nous pouvons cependant confirmer la relative abondance de *N. lactea* à Kéa, exceptionnelle pour les Cyclades, puisque nous avons vu de nombreux individus en fleurs de cette espèce sur 36 sites en 2011.

Serapias L.

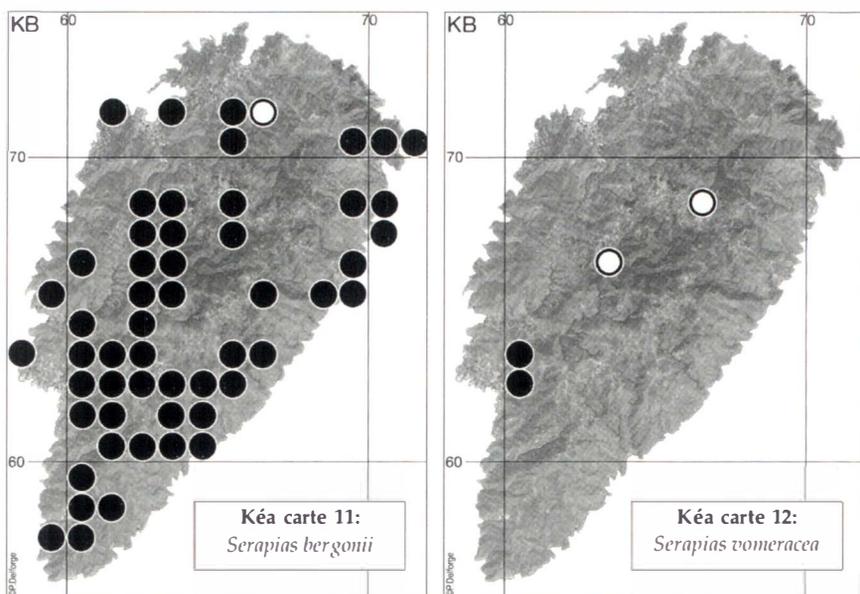
Groupe de *Serapias parviflora*

Serapias parviflora PARLATORE

1 site sur 196, 1 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 10.

Avec ses petites fleurs très généralement autogames, aux pétales en forme de goutte, *Serapias parviflora* est une des espèces de *Serapias* le plus facile à déterminer. Son aire de distribution va de l'archipel des Canaries, à l'ouest, aux îles de l'Égée orientale et à Chypre à l'est. Il n'avait jamais été signalé de Kéa.

En 2011, nous avons observé à la fin de notre séjour un petit groupe de *Serapias parviflora* sur un site littoral du sud-ouest de l'île (Annexe 2, site 5). Dans les Cyclades, *S. parviflora* a été mentionné d'Andros et de Tinos (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), de Paros (DELFORGE 1995c), d'Amorgos (DELFORGE 1997a), de Milos et de Kimolos (DELFORGE 1998, 2002a) et de Kythnos (BIEL 2008), île voisine de Kéa.



Groupe de *Serapias vomeracea*

Serapias bergonii E.G. CAMUS (pro hybr.)

62 sites sur 196, 53 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: +1 carré. Carte 11.

Serapias bergonii est souvent l'espèce du genre le mieux représentée dans les îles égéennes et ioniennes (par exemple GÖLZ & REINHARD 1981, sub nom. *S. vomeracea* subsp. *laxiflora*; DELFORGE 1994A, B, 1995A, 2001, 2008A, 2010B; MANUEL 1996; BIEL 1998, 2008, sub nom. *S. vomeracea* subsp. *laxiflora*; KRETZSCHMAR et al. 2001, 2002, 2004; KREUTZ 2002; DELFORGE & SALIARIS 2007). Cette relative abondance est confirmée à Kéa où, en 2011, nous avons observé *S. bergonii* sur 62 sites répartis dans 53 carrés UTM de 1 km × 1 km. *S. bergonii* a été mentionné à Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992: 468), mais d'un seul site, sur lequel nous ne l'avons pas retrouvé.

Serapias vomeracea (N.L. BURMAN) BRIQUET

2 sites sur 196, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 2 carrés. Carte 12.

La répartition de *Serapias vomeracea* s. str. est controversée. Sa présence dans le bassin égéen et sur ses marges est fréquemment acceptée (e.g. RENZ in RECHINGER 1943; NELSON 1968; LANDWEHR 1977, 1982; VÖTH 1981; BAUMANN & KÜNKELE 1982; HAHN & PASSIN 1997; BIEL 2008; DELFORGE 2008A, 2009A), parfois refusée (e.g. LORENZ 2001; BAUMANN et al. 2006) ou admise seulement dans l'île de Lesbos (par exemple GÖLZ & REINHARD 1981; BIEL 1998). Une revue plus détaillée des problèmes nomenclaturaux et taxonomiques liés à *S. vomeracea* et sa répartition en Grèce a été publiée in DELFORGE (2008A: 117-120).



Planche 3. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Serapias bergonii*. Gialiskari, 5.IV.2011; Panaghia (Spathi), 6.IV.2011.

En bas: *Serapias vomeracea*. Koundouros, 14 & 15.IV.2011

(Photos P. DELFORGE)

En 2011, à Kéa, nous avons trouvé des plantes nettement attribuables à *Serapias vomeracea* sur 2 sites proches de Koundouros, dans le sud-est de l'île (Annexe 2, sites 19 & 20) où il fleurissait en compagnie de *S. bergonii*. La distinction entre les 2 espèces était nette tant du point de vue morphométrique que de celui de la phénologie. Nous n'avons pas observé, en effet, à Kéa, d'intermédiaires entre les 2 espèces. Les individus de *S. vomeracea*, de très haute taille et munis de grandes fleurs, entamaient leur floraison quand *S. bergonii* était en pleine floraison ou déjà défleuri, un décalage phénologique que nous avons déjà constaté à Cythère (DELFORGE 2010B), à Cos (DELFORGE 2009B) et à Samos (DELFORGE 2008A), notamment. BIEL (2008) mentionne *S. vomeracea* dans 3 Cyclades occidentales: Kythnos, Sériphos et Siphnos.

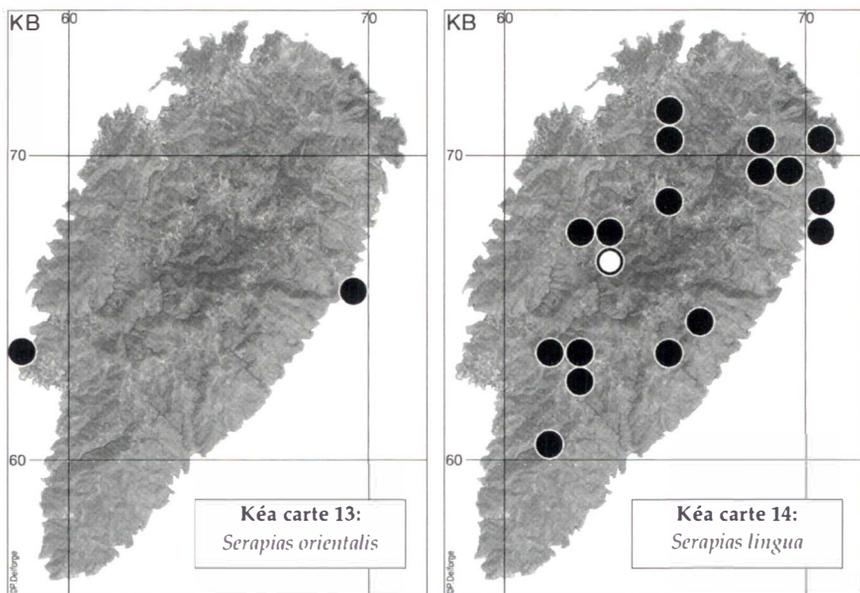
KOCYAN et JOSHI (1992: 469) ont observé *Serapias vomeracea* le 4 avril 1991 sur 2 sites du centre de Kéa où nous ne l'avons pas retrouvé. Ils rapportent aussi des mentions de GUSTAFSSON, RUNEMARK et STRID faites du 15 au 18 avril 1969 dans pratiquement toute l'île. Il est probable que ces mentions concernent *S. bergonii*, beaucoup plus fréquent à Kéa. En 1969, en effet, beaucoup de botanistes généralistes ne distinguaient pas *S. bergonii* de *S. vomeracea*.

Serapias orientalis (GREUTER) H. BAUMANN & KÜNKELE **var. sennii** (RENZ) P. DELFORGE
2 sites sur 196, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 13.

Serapias sennii a été décrit de Cythère par RENZ (1928: 238). C'est une plante robuste, munie d'une inflorescence assez allongée formée de 6 grandes fleurs (RENZ 1928, Taf. LXII: Fig. 1). Les bractées sont grandes (l'inférieure longue de 35 mm), le labelle mesure 36 mm de longueur, il est de teinte foncée et muni, en son centre, d'une pilosité blanchâtre très dense. RENZ (in RECHINGER 1943), va ensuite considérer *S. sennii* comme une forme de *S. vomeracea*, au même rang que *S. orientalis*. Un segment de plantes intermédiaires entre *Serapias orientalis* et *S. vomeracea*, traitées comme représentant des *S. orientalis* robustes, de port élané, va ensuite être signalé à plusieurs reprises du Péloponnèse et des îles Ioniennes. Il apparaît notamment parmi les échantillons des îles Ioniennes Corfou et Zante utilisés par GÖLZ et REINHARD (1993, 1994A, 1995).

J'ai observé à de nombreuses reprises ce taxon dans le Péloponnèse, où je l'ai identifié à *Serapias orientalis* (par exemple DELFORGE 1996A) et des plantes entières, qui le représentent, photographiées en Messénie le 21 avril 1991, illustrent *S. orientalis* dans les premières (DELFORGE 1994C & 1995D, E 208A), deuxièmes (DELFORGE 2001 & 2002B: 244A) et troisièmes éditions (DELFORGE 2005A & 2006A: 257A) du 'Guide des Orchidées d'Europe'.

Ce taxon a ensuite été redécrit sous le nom de *Serapias orientalis* subsp. *moreana* (BAUMANN & LORENZ 2005: 732); selon ses descripteurs, l'aire de distribution de cette sous-espèce "nouvelle" comprendrait les îles Ioniennes, le Péloponnèse et l'île de Cythère. Dans une révision de *Serapias orientalis* (DELFORGE 2008C), je suis arrivé à la conclusion que le taxon décrit par RENZ



était une variété de *S. orientalis* (DELFORGE 2008C; pour une définition du concept de variété, voir DELFORGE 2010A).

En 2011, nous avons trouvé à Kéa 2 stations de *Serapias orientalis* var. *sennii* situées de part et d'autre de l'île et proches de la mer (Annexe 2, sites 1 & 173; carte 9). Le seul autre *Serapias* présent sur ces sites étant *S. bergonii*, l'identification de *S. orientalis* var. *sennii* était aisée. *S. orientalis* s.l. n'avait jamais été signalé de Kéa, *S. orientalis* var. *sennii* ne l'avait pas été jusqu'à présent des Cyclades, semble-t-il.

Groupe de *Serapias lingua*

Serapias lingua L.

19 sites sur 196, 17 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 14.

Serapias lingua est très distinct notamment par la callosité en forme de grain de café luisant de la base du labelle. C'est une espèce méditerranéo-atlantique dont la distribution s'arrête, vers l'est, en Crète et non à l'île de Rhodes, comme il est parfois indiqué erronément dans des monographies (contra e.g. BAUMANN & KÜNKELE 1982, KALOPISSIS 1988; DELFORGE 2005A, 2006A; BAUMANN et al. 2006). *S. lingua* a été signalé de plusieurs Cyclades, Milos (WEISS 1869), Andros (MALAKATÈS 1933), Syros (RENZ in RECHINGER 1943), Kythnos (NELSON 1968), Tinos (HÖLZINGER & KÜNKELE 1989), Amorgos (DELFORGE 1997A) et Sériphos (BIEL 2008).

KOCYAN et JOSHI (1992: 468) ont signalé 2 exemplaires de *Serapias lingua* en fleurs le 4 avril 1991 sur un site du centre de Kéa où nous ne l'avons pas revu



Planche 4. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Serapias orientalis* var. *semii*. Baie d'Orkos, 1.IV.2011; cap Makryopounda, 14.IV.2011. En bas à gauche: *S. lingua* à fleurs foncées. Agh. Ioannis Prodromos, 7.IV.2011; à droite: *S. lingua* à fleurs rose clair. Sykamnia, 13.IV.2011;

(Photos P. DELFORGE)



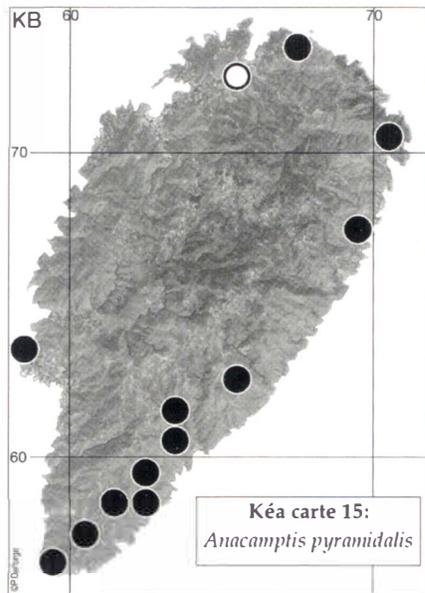
Planche 5. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys*. Laouti, 2.IV.2011; Nikoleri, 5.IV.2011.

En bas: *Herorchis boryi*. Agh. Ioannis (Tholos), 8.IV.2011.

(Photos P. DELFORGE)

en 2011. Ils rapportent également 2 mentions de GUSTAFSSON, RUNEMARK et STRID qui ont vu *S. lingua* les 16 et 18 avril 1969 dans les carrés KB 66 et 77. Cette dernière localisation correspond probablement à notre site 192. Pour notre part, nous avons trouvé en 2011 *S. lingua* sur 19 sites répartis principalement dans les zones intérieures de l'île, souvent sur substrats acides. Nous avons noté une assez grande diversité dans la coloration des fleurs, dont l'épichile était fréquemment bordeaux foncé, plus rarement rose ou jaunâtre (Pl. 4). Ces différents morphes formaient des populations pures, sans intermédiaires. Nous avons en outre observé sur 2 sites (Annexe 2, sites 118 & 188) des hybrides entre *S. lingua* et *S. bergonii* (= *S. xdemadesii* RENZ). KOCYAN et JOSHI (1992: 469), quant à eux, avaient trouvé l'hybride *S. lingua* × *S. vomeracea* à Kéa en 1991.



Anacamptis L.C.M. RICHARD

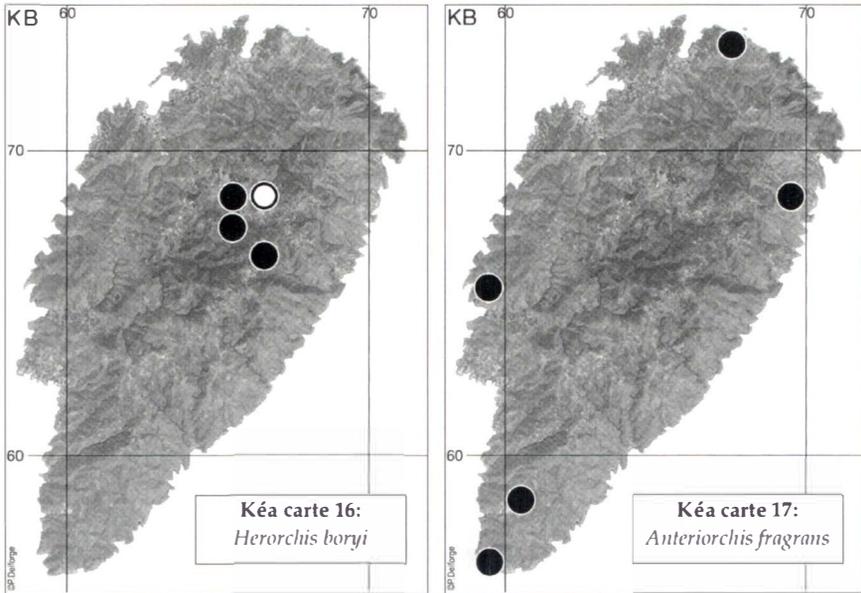
Anacamptis pyramidalis L.C.M. RICHARD **var. brachystachys** (D'URVILLE) BOISSIER
12 sites sur 196, 12 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 15.

Anacamptis pyramidalis var. *brachystachys* a été décrit des Cyclades, précisément de l'île de Milos, par DUMONT D'URVILLE (1822, sub nom. *Orchis brachystachys*). Cette variété est présente dans la plupart des îles de l'archipel comme dans tout le bassin égéen. KOCYAN et JOSHI (1992: 464) l'ont trouvé sur 2 sites à Kéa au début d'avril 1991. En 2011, nous l'avons vu sur 12 sites, essentiellement répartis sur la façade orientale de l'île (Carte 15), où les affleurements calcaires sont plus nombreux.

Herorchis D. TYTECA & E. KLEIN

Herorchis boryi (REICHENBACH fil.) D. TYTECA & E. KLEIN
3 sites sur 196, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 16.

Herorchis boryi, généralement nommé jusqu'à une époque récente *Orchis boryi*, est une espèce endémique grecque, présente de l'île de Skiathos, au nord (LIEBERTZ 1981) à la Crète au sud (RENZ 1930, 1932) avec quelques populations dans le centre du Péloponnèse et en Phocide, sur la rive nord de golfe de Corinthe. Un individu unique a également été signalé dans l'île de Chios (HERTEL & HERTEL 2005: 454), mais il n'a pas été retrouvé ensuite (DELFORGE



& SALIARIS 2007). *Herorchis boryi* a été mentionné dans les Cyclades à Kythnos (KALOPISSIS 1988), présence confirmée, mais par un seul individu, en 2003 (BIEL 2008); HÖLZINGER et KÜNKELE (in BAUMANN & KÜNKELE 1989) l'ont également observé dans l'île d'Andros, où il forme des populations de plusieurs centaines d'individus (DELFORGE 1994A).

KOCYAN et JOSHI (1992: 467) ont trouvé le 4 avril 1991 à Kéa une petite population d'une vingtaine de plantes d'*Herorchis boryi* à 470 m d'altitude, sur un site dominant la capitale, Ioulida, et qui paraît aujourd'hui urbanisé et donc détruit. En 2011, nous avons observé *H. boryi* sur 3 sites dans la même région de l'île (Annexe 2, sites 111, 114, 130), mais nous n'avons vus, en tout, que 7 individus fleuris, 5 sur le site 114, et un individu solitaire sur les 2 autres sites. La survie de cette espèce est donc très précaire à Kéa comme à Kythnos.

Anteriorchis E. KLEIN & STRACK

Anteriorchis fragrans (POLLINI) SZLACHETKO

5 sites sur 196, 5 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 17.

Anteriorchis fragrans est une espèce méditerranéenne calcicole, assez tardive, dont la répartition atteint l'Iran vers l'est. Il n'avait jamais été signalé de Kéa. À la fin de notre séjour en 2011, nous l'avons observé, en boutons ou avec quelques fleurs ouvertes, sur 5 sites d'assez basse altitude, proches du littoral. *A. fragrans* a été signalé de plusieurs Cyclades sous divers noms, le plus souvent *Orchis fragrans* ou *O. coriophora* subsp. vel var. *fragrans*. C'est le cas à Milos et



Planche 6. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

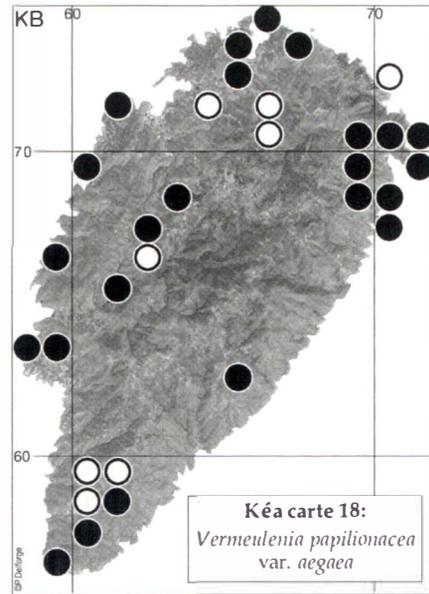
En haut à gauche: *Anteriorchis fragrans*. Baie de Vatala, 13.IV.2011; à droite: *Vermentenia papilionacea* var. *aegaea*, taxon précoce. Otzias, 30.III.2011. En bas: *V. papilionacea* var. *aegaea*, taxon tardif. Panaghia (Baie de Spathi), 6.IV.2011.

(Photos P. DUFORGE)

(DUMONT D'URVILLE 1822), Tinos (WEISS 1869), Syros (RENZ in RECHINGER 1943), Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), Paros et Antiparos (DELFORGE 1995A), Amorgos (DELFORGE 1997A), Polyaiigos (DELFORGE 1998, 2002A), Kythnos, Sériphos et Siphnos (BIEL 2008).

Par ailleurs, nous n'avons pas trouvé à Kéa, en 2011, de plantes en boutons ni même de rosettes de feuilles qui auraient pu indiquer la présence d'*Anteriorchis sancta* (= *Orchis sancta*) dans l'île. Cette espèce orientale fleurit pourtant dans la plupart des Cyclades occidentales, Milos et Kimolos (DELFORGE 1998, 2002A), Kythnos, Sériphos, Siphnos, Folégandros et Sikinos (BIEL 2008), ainsi que dans l'île d'Eubée (RECHINGER 1961).

Il est donc possible que des prospections à la fin d'avril ou au mois de mai permettent de trouver *A. sancta* à Kéa, où les habitats qui lui conviennent ne manquent pas.



Vermeuleniana Á. LOVE & D. LÖVE

Vermeuleniana papilionacea (L.) Á. LOVE & D. LÖVE var. *aegaea* P. DELFORGE

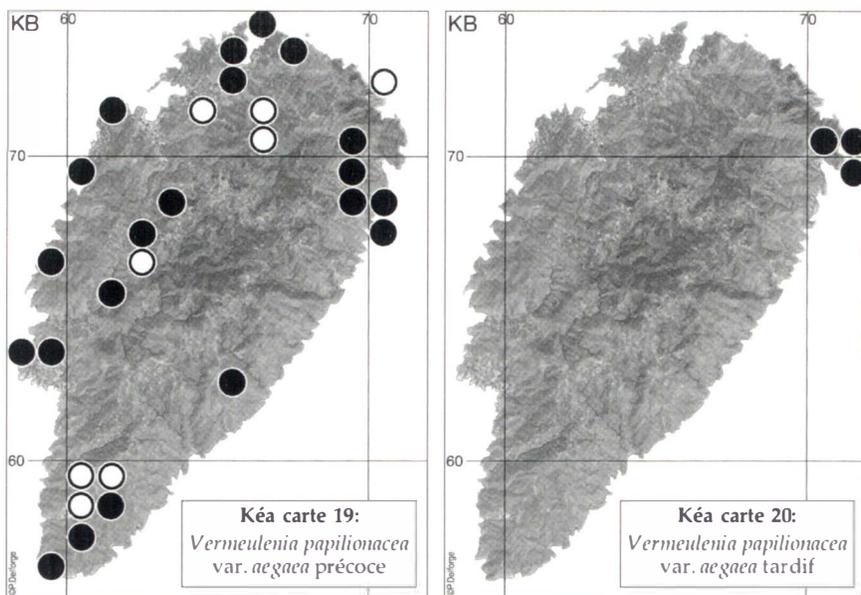
28 sites sur 196, 24 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 8 carrés. Carte 18.

Ce taxon a longtemps été nommé *Orchis papilionacea* var. (ou subsp.) *heroica*. Pour les changements nomenclaturaux qui aboutissent ici à *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*, voir DELFORGE (2009A, 2010A) et ECCARIUS (2010). *V. papilionacea* est une espèce méditerranéenne dont la distribution atteint l'Atlantique à l'ouest, la Caspienne à l'est. *V. papilionacea* var. *aegaea* est la variété dominante dans le bassin égéen. Elle est assez répandue à Kéa, où nous l'avons vue sur 28 sites majoritairement situés dans les zones de basse altitude sur le pourtour de l'île. KOCYAN et JOSHI (1992: 468) la mentionnent de 8 sites, souvent d'altitude plus élevée, dont aucun, curieusement, n'a pu être confirmé en 2011. Il est possible que la froidure exceptionnelle du mois de mars 2011 ait inhibé les floraisons de *V. papilionacea* sur les sites les plus exposés.

Vermeuleniana papilionacea var. *aegaea*: taxon précoce

25 sites sur 196, 21 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 19.

Dès 1928, RENZ (1928: 243) a distingué 2 variétés d'«*Orchis papilionacea*» à Cythère qu'il a finalement désignées sous les noms d'*O. papilionacea* var. *rubra* LDL. et *O. papilionacea* var. *grandiflora* BOISSIER (RENZ 1943: 835). Le second



taxon est certainement celui qui a été généralement appelé, depuis 1986, *O. papilionacea* var. ou subsp. *heroica* (BAUMANN 1986; DELFORGE 2010A). Nous avons observé les deux taxons à Kéa où le taxon précoce est, de beaucoup, le plus fréquent. Du fait que la majeure partie de leurs prospections se sont faites en mars, c'est probablement seulement le taxon précoce que KOCYAN et JOSHI (1992) ont pu observer.

Vermeulenian papilionacea var. *aegaea*: taxon tardif

3 sites sur 196, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 20.

En 2011, nous avons trouvé le taxon tardif sur 3 sites à Kéa, où il fleurissait en population pure. J'avais déjà observé, discuté et publié le taxon tardif qui fleurit à Zante (DELFORGE 1993A: 127 & 147, fig. 11), ainsi que celui de Crète (DELFORGE 2005D). Pour Zante, j'avais noté que le taxon précoce et le taxon tardif sont peu distincts du point de vue morphométrique, avec des labelles mesurant de 13 à 19 mm de longueur, le taxon précoce ayant en moyenne des fleurs un peu plus grandes que le taxon tardif. Ce dernier se distingue, en moyenne également, par des labelles d'un rose plus soutenu, dont l'ornementation est bien moins marquée que celle du taxon précoce. Ceci explique que le taxon tardif avait été appelé, à Zante, «*Orchis papilionacea* var. *rubra* LDL. 1835 (= var. *parviflora* WILLD.)» par RENZ (1928, 1943) et par RONNIGER (1940).

GÖLZ et REINHARD (1995, 1997) ont étudié en détail le taxon tardif de Crète. Sur la base d'analyses morphométriques, ils l'ont comparé à divers taxons grecs, dont ceux de Zante, du Péloponnèse et de Cythère, et ont conclu que les différences morphologiques comme phénologiques entre les taxons précoces et les taxons tardifs sont si faibles, à Zante, à Cythère comme en Crète,

qu'elles ne nécessitent pas d'octroyer formellement un statut particulier aux taxons tardifs. Ceux-ci sont d'ailleurs, d'après les résultats statistiques obtenus par GÖLZ et REINHARD, aussi différents entre eux qu'ils le sont des autres taxons envisagés ('*papilionacea*' de Croatie, '*heroica*' de Zante, de Crète et du Péloponnèse, '*messenica*' du Péloponnèse).

Sans faire référence aux mesures et analyses publiées par GÖLZ et REINHARD (1995, 1997), ni fournir les leurs propres, KRETZSCHMAR et KRETZSCHMAR (2001) ont décrit le taxon tardif de Crète sous le nom d'*Orchis papilionacea* subsp. *alibertis*. Cependant, au regard des mesures publiées par GÖLZ et REINHARD (1995, 1997) ou selon mes observations, qui portent sur un échantillon crétois important (DELFORGE 2005D), le taxon tardif crétois ne se différencie pas du taxon précoce crétois (= *aegaea* = *heroica* auctorum) par des caractères morphométriques ni phénologiques tranchés et je l'ai donc traité comme variété (DELFORGE 2004A, 2005A, D, 2006A; pour la notion de variété: DELFORGE 2010A). Par ailleurs, certains botanistes, par exemple HERTEL et PRESSER (2010: 198), ont regroupé les taxons tardifs de Zante, de Cythère et de Crète en une «subsp. *alibertis*». Ce regroupement a pour seule base une phénologie un peu plus tardive. Sur le plan morphologique, en effet, il n'est pas justifiable. Il l'est encore moins d'un point de vue évolutif parce que les disparités morphologiques constatées entre la Crète, Cythère et Zante indiquent très probablement des événements de différenciation séparés, qui nécessitent, si ces taxons doivent être nommés, des noms différents. Pour ma part, j'estime la position de GÖLZ et REINHARD (1995, 1997) en l'occurrence adéquate et je préfère ne pas nommer formellement le taxon tardif de Kéa que je considère comme une simple variante de *Vermeulenia papilionacea* var. *aegaea*.

Ophrys L.

Le bassin égéen, avec sa multitude d'îles séparées par de profonds bras de mer, est fort probablement le principal centre d'endémisme et de radiation du genre *Ophrys* (par exemple NELSON 1962; DELFORGE 1996B; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2004A, 2009, 2010; PAULUS 2007), ce qui peut expliquer que près de la moitié des espèces d'Orchidées présentes à Kéa soient des *Ophrys* et que, comme souvent, c'est dans ce genre que les problèmes paraissent les plus nombreux. L'analyse des *Ophrys* de Kéa, développée ci-dessous, est basée sur les groupes utilisés par DELFORGE (2005A, B, 2006A), à partir de caractères diagnostiques codifiés principalement par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1994, 2000, 2004A, B, 2009).

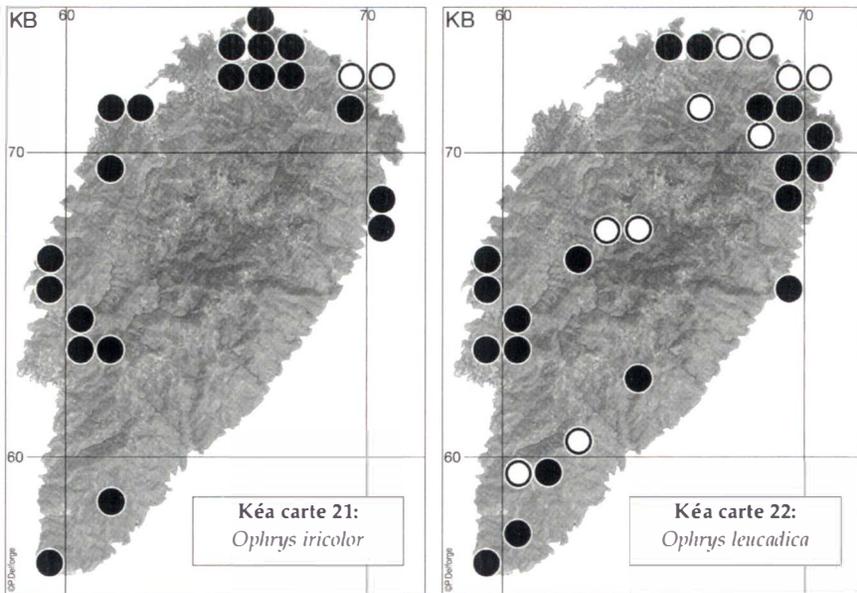
Section *Pseudophrys* GODFREY

Groupe d'*Ophrys iricolor*

Ophrys iricolor DESFONTAINES

22 sites sur 196, 20 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 2 carrés. Carte 21.

En Grèce, *Ophrys iricolor*, espèce sténo-méditerranéenne orientale, est connu notamment du Péloponnèse et de toutes les îles égéennes et ioniennes



(e.g. ANTONOPOULOS 2009); il est généralement assez répandu dans la plupart de celles-ci. Dans les Cyclades, il a été mentionné de Milos (LEONIS ex RENZ in RECHINGER 1943, sub nom. *O. fusca*), de Syros et de Naxos (VÖTH 1981), d'Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), de Tinos (DELFORGE 1994 A), de Paros et d'Antiparos (DELFORGE 1995A), d'Ios (DELFORGE 1995B), d'Amorgos (DELFORGE 1997A), d'Astypaléa (DELFORGE 1997B), de Santorin (BIEL 2001), ainsi que de Kythnos, Sérifos, Siphnos, Folégandros et Sikinos (BIEL 2008).

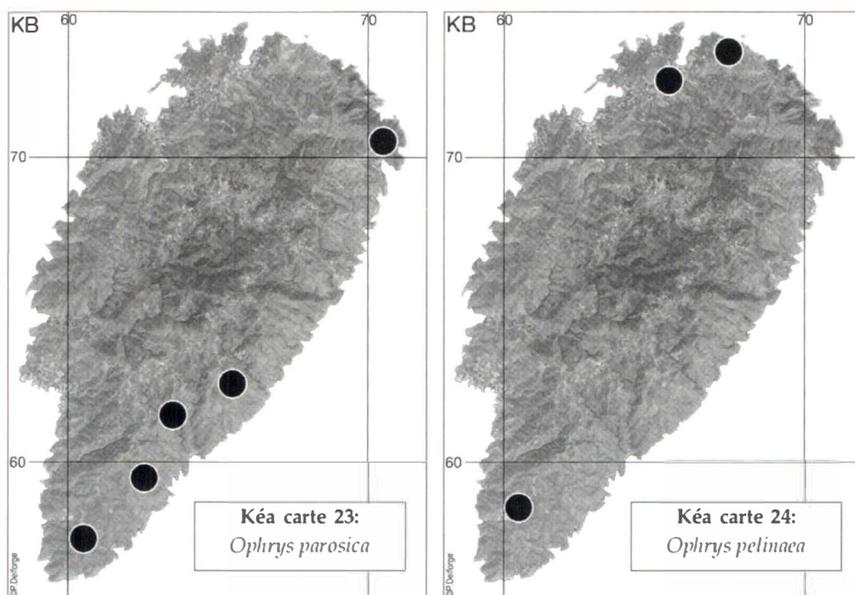
Ophrys iricolor a été signalé de 5 sites à Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992: 466). Pour notre part, en 2011, nous l'avons vu en fleurs sur 22 sites répartis sur le pourtour peu élevé de l'île, avec toutefois une absence dans le quart sud-est (Carte 21). Deux sites répertoriés par KOCYAN et JOSHI (1992: 466) n'ont pas pu être confirmés au cours de notre séjour.

Groupe d'*Ophrys funerea*

Ophrys leucadica RENZ (pro hybr.)

20 sites sur 196, 19 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 10 carrés. Carte 22.

Ophrys leucadica, espèce à fleurs de taille moyenne, répandue dans les îles Ioniennes et dans le Péloponnèse notamment, a probablement déjà été récolté à Kéa, mais mentionné sous le nom de *O. (nigroaenea) fusca* par KOCYAN et JOSHI (1992: 465-466) qui pensent avoir vu ce taxon sur 16 sites. Mais l'un d'entre eux au moins concerne *O. pelinaea* (cf. infra). En 2011, nous l'avons observé sur 21 sites concentrés sur le pourtour de l'île, généralement à assez basse altitude. De nombreuses stations répertoriées par KOCYAN et JOSHI en



1991 n'ont pas été confirmées en 2011. Elles sont souvent localisées dans des zones aujourd'hui construites. C'est probablement, en grande partie, l'accroissement de l'urbanisation de l'île au cours des 20 dernières années qui a donc détruit ces sites.

Groupe d'*Ophrys attaviria*

Ophrys parosica P. DELFORGE var. *parosica*

5 sites sur 196, 5 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 23.

Décrit de l'île de Paros, dans les Cyclades (DELFORGE 1995A), *Ophrys parosica* a ensuite explicitement été signalé ailleurs dans l'archipel, Amorgos (DELFORGE 1997A) et Astypaléa (DELFORGE 1997B), ainsi que d'autres îles égéennes, Chios (SALIARIS 2002), Samos (DELFORGE 2008A), Icaria (DELFORGE 2008B), Cos (DELFORGE 2009A) et Cythère (ANTONOPOULOS 2009; DELFORGE 2010B). En 2011, nous avons trouvé à Kéa des populations d'*O. parosica* var. *parosica* sur 5 sites proches du littoral, sur la façade orientale de l'île, qui est tournée vers Paros (Annexe 2, sites 12, 49, 72, 102, 192). Sur 3 sites, il était la seule espèce du complexe d'*O. fusca*.

Ophrys pelinaea P. DELFORGE

3 sites sur 196, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 24.

Ophrys pelinaea a l'aspect général et les caractères diagnostiques de *O. attaviria* s.l. (voir, par exemple, DELFORGE & SALIARIS 2007; DEVILLERS & DEVILLERS-

TERSCHUREN 2009), mais son labelle, plus grand en moyenne, possède parfois une convexité transversale assez importante chez les fleurs âgées; de plus, la macule de celui-ci est généralement limitée, au sommet, par un large oméga pâle bien marqué. En décrivant *O. pelinaea* à Chios (DELFORGE in DELFORGE & SALIARIS 2007), j'avais tenté de séparer d'*O. leucadica*, décrit de l'île ionienne de Leucade (RENZ 1928), les populations égéennes orientales d'*O. fusca* s.l. dont les fleurs sont pollinisées par l'abeille *Andrena flavipes*, comme l'espèce ionienne (PAULUS 1998; PAULUS & GACK 1999; PAULUS 2002). L'analyse morphologique montre en effet qu'*Ophrys leucadica* appartient au groupe d'*O. funerea* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000, 2004b), tandis que le taxon oriental appartient à celui d'*O. attaviria* (DELFORGE in DELFORGE & SALIARIS 2007; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009; DEVILLERS et al. 2010); ce taxon oriental apparaît, de plus, comme nettement séparé d'*O. leucadica* dans les analyses génétiques combinées (SCHLÜTER et al. 2006a, b, 2007; PAULUS & SCHLÜTER 2007).

Nos observations à Kéa en 2011 compliquent un peu la situation d'*Ophrys pelinaea* par rapport à *O. leucadica* dans la mesure où nous avons observé *O. pelinaea* sur 3 sites de l'île, situés aux extrémités méridionale et septentrionale de celle-ci (Annexe 2, sites 28, 120, 157). Dans les 3 cas, *O. pelinaea* était le seul *O. fusca* s. latissimo présent sur le site. KOCYAN et JOSHI l'ont également vu à Kéa et l'on figuré (1992: 475a, b; c), sur un site sur lequel ou près duquel nous l'avons retrouvé en 2011 (Annexe 2, site 120). À l'époque, KOCYAN et JOSHI avaient rassemblé tous les *O. fusca* s.l. qu'ils avaient observés sous le nom de *O. (nigroaenea) fusca*, comme la plupart des botanistes le faisait alors.

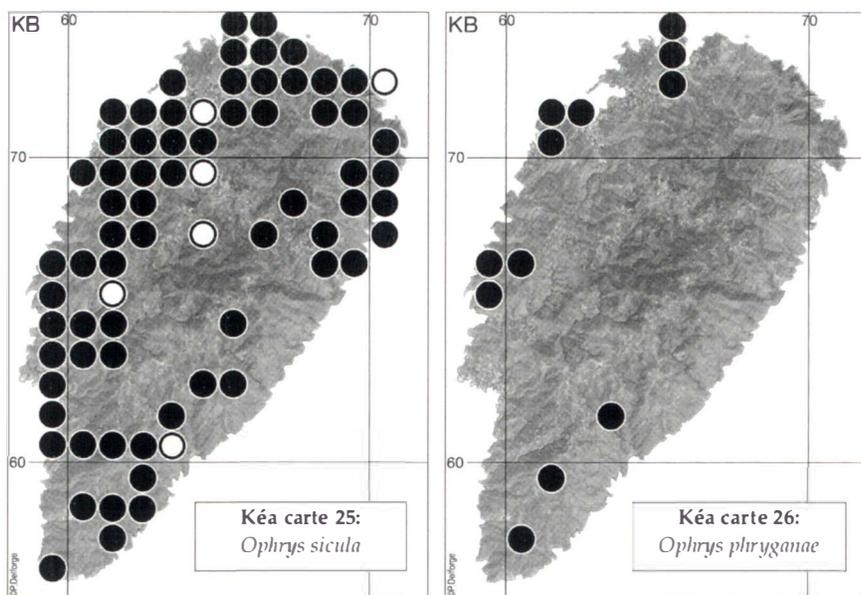
Ces observations posent un problème. *Ophrys pelinaea* et *O. leucadica* attirent apparemment le même pollinisateur, *Andrena flavipes*, et ont des phénologies qui se recouvrent. Théoriquement, ils ne devraient pouvoir se maintenir sans s'hybrider largement ou totalement que s'ils sont strictement allopatriques. La présence simultanée à Kéa des 2 espèces montre que leur distribution se recouvre probablement dans les Cyclades, bien qu'il s'agisse à Kéa plus d'une parapatric que d'une réelle sympatrie puisque les 2 espèces n'ont pas été trouvées ensemble sur un site. Des situations où 2 espèces d'*Ophrys* synchrones partagent, sur les mêmes sites, le même pollinisateur qui se place sur le labelle dans la même position ont déjà été signalées dans les Cyclades (présence simultanée de *O. leucadica* et de *O. israelitica* à Andros et à Tinos, cf. DELFORGE 1994a). Des situations similaires ont été étudiées, y compris par des analyses génétiques combinées, en Sardaigne, (GÖGLER et al. 2009) et aux Baléares (STÖKL et al. 2005, 2009). Elles ont montré, en Sardaigne, l'absence de flux de gènes entre *O. normanii* et *O. chestermanii*, syntopiques et quasi synchrones, et qui partagent le même pollinisateur, *Bombus vestalis*. Dans ce cas de figure, l'existence de barrières postzygotiques isolant ces espèces sont supposées, mais non encore étudiées ou mises en évidence. Ce processus pourrait être plus fréquent que ce qui est généralement admis pour le genre *Ophrys* et être à l'œuvre également à Kéa où il pourrait maintenir l'isolement entre *O. leucadica* et *O. pelinaea*.



Planche 7. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut à gauche: *Ophrys iricolor*. Baie de Vatala, 13.IV.2011; à droite: *O. leucadica*. Otzias, 30.III.2011. En bas à gauche: *O. parosica*. Panaghia (Baie de Spathi), 6.IV.2011; à droite: *O. pelinaea*. Mont Agh. Theodoros, 5.IV.2011.

(Photos P. DELFORGLI)



Groupe d'*Ophrys lutea*

Ophrys sicula TINEO

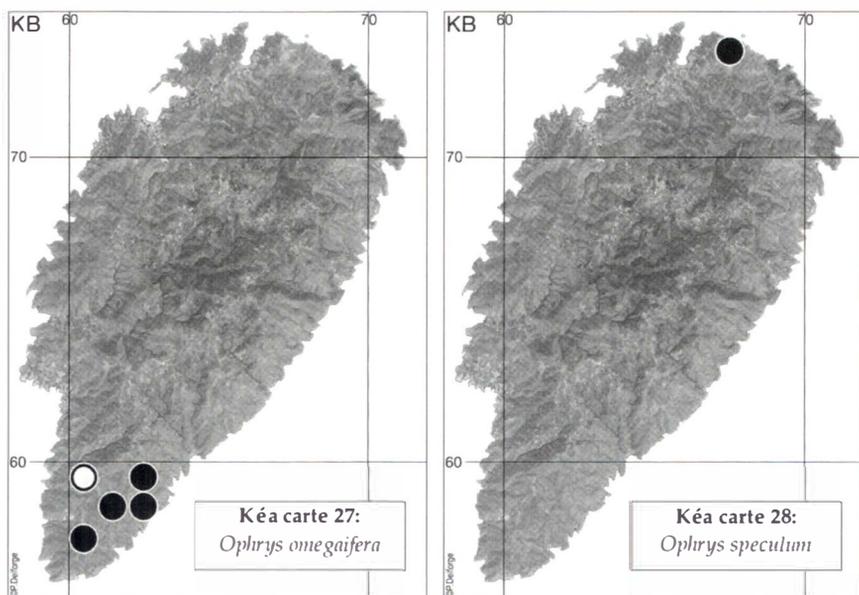
88 sites sur 196, 68 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 6 carrés. Carte 25.

Ophrys sicula est une espèce répandue dans les Cyclades (DELFORGE 1994A, 1995A, B, 1997A, B, 2002A; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996; BIEL 2001, 2008) comme dans le bassin égéen méridional et central (e.g. RENZ in RECHINGER 1943, sub nom. *O. lutea* f. *sicula*; KRETZSCHMAR et al. 2004; ANTONOPOULOS 2009; DELFORGE 2010B; DEVILLERS et al. 2010; tabl. 2 p. 177 in hoc op.). KOCYAN et JOSHI (1992: 466) le signalent, sous le nom de *O. lutea* subsp. *galilaea*, de 17 sites répartis dans toute l'île en 1991. En 2011, nous l'avons observé sur 88 sites concentrés sur le pourtour de l'île. *O. sicula* est absent du centre de l'île, c'est-à-dire des parties les plus élevées et les plus acides. Par ailleurs, nous n'avons pas constaté, à Kéa, que *O. sicula* fleurissait en plusieurs vagues de floraison séparées, comme à Cos en 2009, par exemple (DELFORGE 2009A).

Ophrys phryganae J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS

13 sites sur 196, 12 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 26.

En Grèce, *Ophrys phryganae* est présent dans la plupart des îles égéennes méridionales, dans les îles Ioniennes et sur les marges continentales de ces deux bassins (e.g. DELFORGE 1992A, 1993A; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; ANTONOPOULOS 2009). Il n'a pas été signalé à Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992) dont les prospections ont été effectuées en mars 1991, avant la description de cette espèce (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN in DELFORGE et al. 1991). À Kéa en 2011, nous avons trouvé *O. phryganae* sur 13 sites répartis principa-



lement dans les zones littorales de la moitié occidentale de l'île. Comme pour *O. sicula*, nous n'avons pas constaté, à Kéa, de disparités dans la phénologie et la morphologie florale entre les diverses populations, ainsi que nous l'avons relevé à Cos en 2009 (DELFORGE 2009A).

Groupe d'*Ophrys omegaifera*

Ophrys omegaifera H. FLEISCHMANN

4 sites sur 196, 4 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 27.

Ophrys omegaifera est une espèce égéenne de floraison assez précoce, présente en Crète (e.g. MANUEL 1996; ALIBERTIS 1998, 2006; KRETZSCHMAR et al. 2002), dans beaucoup de Cyclades (e.g. PAULUS & GACK 1992; DELFORGE 1995A, 1997A; 2002A; BIEL 2001, 2008), dans le Dodécanèse (e.g. GÖLZ & REINHARD 1981; DELFORGE 1997B, 2008A, 2009A; KREUTZ 2002; SALIARIS 2002; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE & SALIARIS 2007), dans l'île de Skyros (BIEL et al. 1998), ainsi qu'en Anatolie égéenne (KREUTZ 1998, 2002, 2003; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Dans ces îles et régions, il est rare à très rare, sauf en Crète, où il est assez répandu.

Trois individus en pleine floraison d'*Ophrys omegaifera* ont été trouvés à Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992: 467) le 14 mars 1991 dans une phrygana de l'extrémité méridionale de l'île, à 190 m d'altitude. Nous n'avons pas pu confirmer ce site en 2011, probablement parce qu'il n'a pas été positionné correctement dans le carroyage UTM en 1991. En effet, en 2011, nous avons trouvés 4 stations de *O. omegaifera* en fin de floraison dans la même région,



Planche 8. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut à gauche: *Ophrys sicula*. Baie de Vatala, 13.IV.2011; à droite: *O. phryganae*. Otzias, 30.III.2011. En bas: *O. omegaifera*. Panaghia (Baie de Spathi), 6.IV.2011; Otzias, 30.III.2011.

(Photos P. DELFORGE)

dans des habitats similaires à celui signalé par KOCYAN et JOSHI (Annexe 2, sites 14, 28, 47, 49). Un seul site (site 28) comportait une petite population de 34 plantes fleuries. Sur les autres sites, *O. omegaifera* n'était représenté que par 1 à 3 individus. Ceci confirme la rareté de cette espèce, déjà constatée ailleurs dans le bassin égéen.

Section *Ophrys* L. (Section *Euophrys* GODFREY nom. nud.)

Groupe d'*Ophrys speculum*

***Ophrys speculum* LINK (nom. cons.) var. *orientalis* (H.F. PAULUS) KREUTZ**

1 site sur 196, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: —. Carte 28.

En 2011, nous avons trouvé un groupe de 5 plantes d'*Ophrys speculum* dans une phygana littorale du nord de l'île. Cette espèce n'avait jamais été signalée de Kéa. *O. speculum* est rarissime dans les Cyclades, d'où il n'a jusqu'à présent été mentionné que de l'île de Syros (OCTAVE & DENIS ex RENZ in RECHINGER 1943) et plus récemment d'un seul site à Milos (DELFORGE 1998, 2002A).

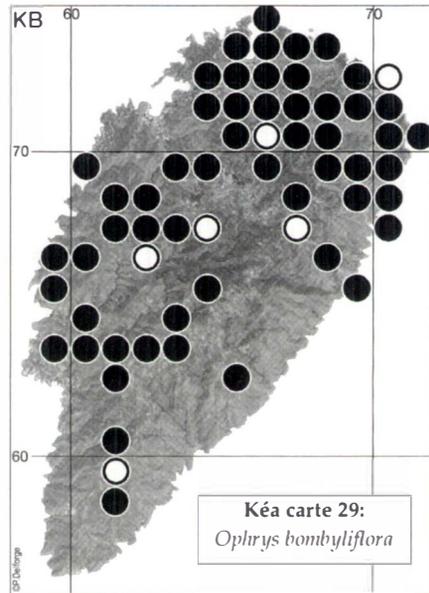
Groupe d'*Ophrys tenthredinifera*

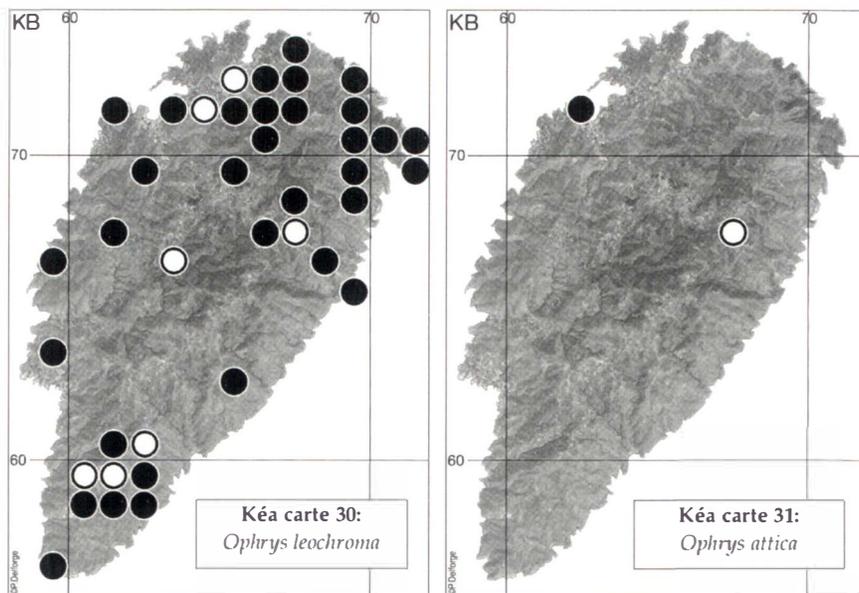
***Ophrys bombyliflora* LINK**

66 sites sur 196, 55 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 6 carrés. Carte 29.

Ophrys bombyliflora est une espèce sténo-méditerranéenne qui montre souvent une hygrophilie assez marquée; il se raréfie dans les régions où le captage des sources et la mise en culture des zones humides sont importants, ce qui est le cas de la plupart des îles grecques. Dans le bassin égéen oriental, *O. bombyliflora* est rarissime à Lesbos, d'où il n'est pas mentionné par GÖLZ et REINHARD (1981, 1989), mais bien par BIEL (1998: 1 site); il est absent d'Icaria (CHRISTODOULAKIS 1996; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE 2008B), est rarissime à Chios, où il n'a été découvert qu'en 2008 (DELFORGE 2008D), très localisé à Samos et à Cos (DELFORGE 2008A, 2009A), absent de l'archipel qui s'étend de Samos à Cos (HIRTH & SPAETH 1994), assez localisé à Rhodes et en Anatolie

égéenne (KREUTZ 1998, 2003; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Il est plus fréquent à Carpathos et en Crète (HILLER & KALTEISEN 1988; MANUEL 1996; KRETZSCHMAR et al. 2002), ainsi que dans certaines Cyclades (e.g. Andros et Tinos, DELFORGE 1994A; Paros, DELFORGE 1995A; Milos, DELFORGE 2002A), à Cythère (DELFORGE 2010B) et dans certaines parties du Péloponnèse (HÖLZINGER et al. 1985).





Ophrys bombyliflora a été récolté à Kéa le 15 avril 1969 par GUSTAFSSON, RUNEMARK et STRID, puis observé sur 15 sites en 1991 par KOCYAN et JOSHI (1992: 464). En 2011, nous avons trouvé *O. bombyliflora* sur 66 sites répartis essentiellement dans les deux tiers septentrionaux de l'île, une fréquence remarquable pour cette espèce, qui confirme celle relevée 20 ans auparavant par KOCYAN et JOSHI. Nous n'avons pas constaté de différences morphométriques entre les individus des diverses populations que nous avons répertoriées, comme nous l'avons noté entre autres à Cythère (DELFORGE 2010B); tous les individus observés à Kéa portaient des fleurs de taille moyenne pour l'espèce.

Ophrys leochroma P. DELFORGE

40 sites sur 196, 33 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 7 carrés. Carte 30.

Ophrys tenthredinifera s.l. a fait, récemment, l'objet de clarifications (DEVILLERS et al. 2003; DELFORGE 2005B, 2006B). Bien que beaucoup d'auteurs aient relevé depuis longtemps des disparités morphologiques, morphométriques ou phénologiques parmi les *O. tenthredinifera* s.l. du bassin égéen (par exemple RENZ in RECHINGER 1943; NELSON 1962; GÖLZ & REINHARD 1978, 1995; HIRTH & SPAETH 1989, 1994, 1998; MANUEL 1996; DELFORGE 1997A, B; KREUTZ 1998, 2002; KRETZSCHMAR et al. 2002), cet ensemble oriental restait nébuleux. J'ai proposé la distinction d'au moins 4 espèces en Grèce dont l'une, *O. leochroma*, de vaste distribution grecque, est munie de fleurs grandes, généralement très colorées, le taxon à très petites fleurs étant identifié à *O. villosa*.



Planche 9. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut: *Ophrys speculum* var. *orientalis*. Ladou, 29.III.2011.

En bas à gauche: *O. bombyliflora*. Pera Meria 1.IV.2011 à droite: *O. leochroma*. Ioulida, 30.III.2011.

(Photos P. DELFORGE)

Ophrys tenthredinifera à été récolté les 15 et 18 avril sur 2 sites à Kéa par GUSTAFSSON, RUNEMARK et STRID, puis observé sur 14 sites en 1991 par KOCYAN et JOSHI (1992: 467). En 2011, nous n'avons trouvé dans l'île que *O. leochroma*, mais, comme nos prédécesseurs, avec une fréquence assez importante, puisque nous l'avons vu sur 40 sites répartis sur le pourtour de l'île, avec une plus forte concentration dans le nord. Comme nous n'avons pas trouvé *O. villosa* à Kéa, nous pensons que toutes les mentions de *O. tenthredinifera* faites KOCYAN et JOSHI (1992) doivent être rapportées à *O. leochroma*.

Groupe d'*Ophrys umbilicata*

Ophrys attica (BOISSIER & ORPHANIDES) B.D. JACKSON

1 site sur 196, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 31.

Dans les Cyclades, *Ophrys attica* n'est pas fréquent. Il n'a été signalé que d'Andros (DELFORGE 1994A), de Paros (DELFORGE 1995A) et de Milos (DELFORGE 1998, 2002A), îles où il est chaque fois rarissime. *O. attica* est également rarissime à Kéa où il est la seule espèce du complexe de *O. fuciflora* à avoir jamais été signalée.

Deux exemplaires en fleurs d'*Ophrys attica* ont été trouvés le 4 avril 1991, dans le centre de l'île, à la limite d'une pâture et d'un champ, à 480 m d'altitude, par KOCYAN et JOSHI (1992: 467, sub nom. *O. umbilicata* subsp. *attica*). Nous n'avons pas pu confirmer ce site en 2011 mais nous avons cependant trouvé un seul pied de *O. attica* dans une phrygana littorale du nord-ouest de l'île, près de Korissia (Annexe 2, site 68). Cette espèce est donc rarissime à Kéa. L'absence de tout représentant des groupes de *O. bormuelleri*, de *O. oestriifera* et de *O. heldreichii* dans l'île est, par ailleurs, remarquable.

Groupe d'*Ophrys mammosa*

Ophrys ferrum-equinum DESFONTAINES

42 sites sur 196, 36 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 8 carrés. Carte 32.

Ophrys ferrum-equinum est une espèce orientale polymorphe, sténo-méditerranéenne, de floraison assez précoce, dont la distribution est centrée sur l'Égée. Il est assez répandu en Grèce continentale méditerranéenne, dans la plupart des Cyclades et des autres îles égéennes, à l'exception d'Icaria et de la Crète, notamment (e.g. NELSON 1962; HIRTH & SPAETH 1990; BAUMANN & KÜNKELE 1982; DELFORGE 2005A, 2006A, 2008B; ANTONOPOULOS 2009).

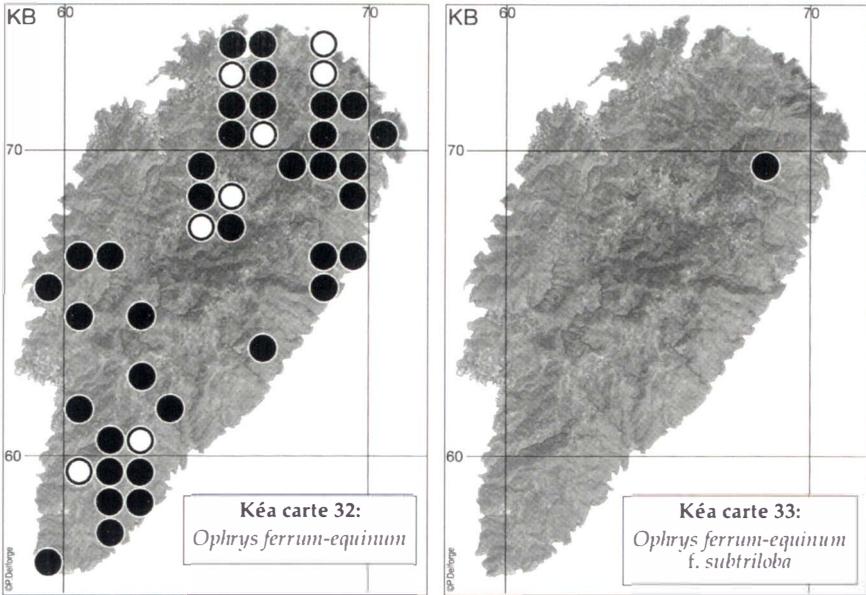
Ophrys ferrum-equinum a été observé à Kéa du 15 au 18 avril 1969 par GUSTAFSSON, RUNEMARK et STRID sur plusieurs sites répartis dans toute l'île, puis mentionné sur 9 sites en 1991 par KOCYAN et JOSHI (1992: 465). Ces sites n'ont, pour la plupart, pas été confirmés par nos recherches en 2011, probablement à cause de l'extension de l'urbanisation dans l'île et, très probablement aussi, à cause d'imprécisions dans leur localisation. En 2011, nous avons trouvé *O. ferrum-equinum* sur 42 sites répartis dans presque toute l'île



Planche 10. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce).

En haut à gauche: *Ophrys attica*. Korissia, 3.IV.2011; à droite: *O. ferrum-equinum*. Agh. Marina, 4.IV.2011. En bas *O. icariensis*. Agh. Nicholasos, 9.IV.2011; Agh. Ioannis (Tholos), 15.IV.2011.

(Photos P. DELFORGE)



à des altitudes basses ou moyennes, une fréquence elle-aussi remarquable pour cette espèce, qui confirme celle relevée 20 ans auparavant par KOCYAN et JOSHI.

D'autre part, nous avons constaté à Kéa une variation relativement faible de la morphologie florale d'*Ophrys ferrum-equinum*, bien moindre que celle que l'on peut observer en Égée orientale, à Samos, notamment (HIRTH & SPAETH 1989; DELFORGE 2008A). La plupart des individus de Kéa représentaient la forme nominative, avec un labelle assez grand, entier, convexe, rarement bordé de jaune, orné d'une macule centrale réduite, mais souvent muni d'un appendice obscurément trilobé. Quelques individus de la f. *subtriloba* HAYEK caractérisée un labelle trilobé, le lobe médian non amenuisé, orné d'une macule centrale pourvue de ramifications vers les parois de la cavité stigmatique ont été noté au site 166 (carte 33); c'est probablement la forme qui est parfois nommée *O. gottfriediana* ailleurs qu'à Céphalonie (DELFORGE 2005A & 2006A: 547).

Ophrys icariensis HIRTH & SPAETH

6 sites sur 196, 5 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: + 1 carré. Carte 33.

RENZ (in RECHINGER 1943: 820) a mentionné la présence d'*Ophrys spruneri* dans l'île égéenne orientale d'Icaria, à partir d'une récolte qu'il y avait effectuée. Lors de prospections à Icaria de 1988 à 1990, HIRTH et SPAETH (1990) n'ont pas retrouvé *O. spruneri*, mais bien un taxon qui lui ressemblait superficiellement et qu'elles ont décrit sous le nom d'*Ophrys icariensis*. D'après elles, cette nouvelle espèce est endémique d'Icaria et aurait probablement une origine hybride dans laquelle *O. oestrifera* s.l., présent dans l'île, et *O. fer-*

rum-equinum, qu'elles n'ont pas trouvé à Icaria, pourraient être intervenus.

La description d'*Ophrys icariensis* n'est pas accompagnée d'une diagnose vis-à-vis des espèces voisines. Les caractères diagnostiques, qui auraient permis de mieux comprendre ses affinités avec les autres *Euophrys*, n'apparaissent pas parmi ceux mis en avant par HIRTH et SPAETH (1990) lorsqu'elles décrivent *O. icariensis*. En l'absence d'observations personnelles de ce taxon, son positionnement dans un groupe monophylétique, au vu des quelques photographies publiées par HIRTH et SPAETH (1990), n'était pas évident. Dans un premier temps, je l'ai placé dans le groupe de *O. bornmuelleri* (DELFORGE 1994C, 1995D, E).

Cette interprétation a été contestée par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1994: 356) qui, sans avoir vu *O. icariensis* sur le terrain, ont pensé, sur la base des photographies publiées par HIRTH et SPAETH (1990), qu'il était plutôt un représentant du groupe de *O. argolica*. Ils notent cependant que des caractères de *O. icariensis* évoquent aussi ceux de *O. ferrum-equinum*, comme le fait *O. argolica* lui-même, qui a quelquefois été considéré comme une sous-espèce de *O. ferrum-equinum* (SOÓ 1927, KELLER et al. 1930-1940). L'opinion de DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1994) a ensuite été parfois suivie (DELFORGE 2001, 2002B, 2005A, 2006A; KREUTZ 2004, sub nom. *O. argolica* subsp. *icariensis*; ANTONOPOULOS 2009).

Ophrys icariensis a ensuite été signalé dans les Cyclades, d'un site du centre de la façade orientale de l'île de Naxos, qui fait face à Icaria (DELFORGE et al. 1998). Dans la note consacré à cette mention, nous avons écrit: «La découverte, en 1996, d'une station d'*Ophrys icariensis* à Naxos semble donc bien être la première mention d'un représentant du groupe de *O. argolica* dans l'île et probablement aussi dans les Cyclades, la seule petite incertitude à ce niveau restant, éventuellement, les quelques individus atypiques dans une population de *O. ferrum-equinum* signalés de l'île de Kéa par KOCYAN et JOSHI (1992) et dont, à notre connaissance, il n'a plus été question depuis» (DELFORGE et al. 1998: 111-112).

À Kéa, en 1991, KOCYAN et JOSHI (1992: 465) mentionnent en effet la présence de 6 exemplaires atypiques d'*Ophrys ferrum-equinum* dans une population d'une cinquantaine d'individus "typiques" de cette espèce. Ils notent (ibid. 463) que ces exemplaires tendent vers *O. gottfriediana* parce que les fleurs sont assez petites, le labelle est fort convexe et trilobé, mais les lobes latéraux ont tendance à être en forme de gibbosités coniques. Cependant, C. GACK et H.R. REINHARD, consultés, estiment, sur photographies, qu'il s'agit

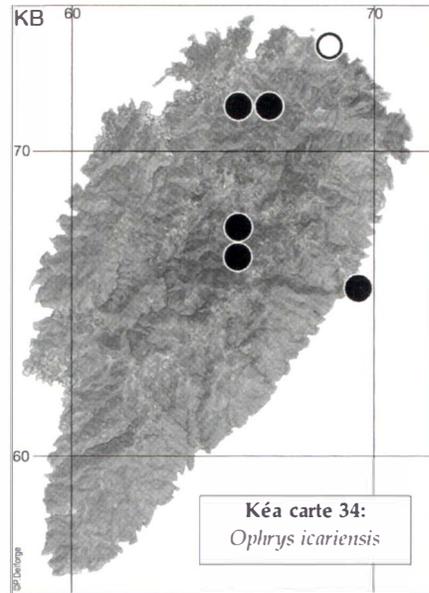




Planche 11. Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce): *Ophrys icariensis*.
 En haut à gauche: Agh. Ioannis Prodromos, 7.IV.2011; à droite: Fotimari, 7.IV.2011. En bas
 à gauche: Otzias (Kalamos), 30.III.2011; à droite: baie d'Orkos, 1.IV.2011.

(Photos P. DELFORGE)

plutôt de *O. ferrum-equinum*. En conséquence, KOCYAN et JOSHI (1992: 463) distinguent ce morphe sous le nom de «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"». Les photographies qu'ils publient montrent cependant des fleurs qui paraissent très proches de celles de *O. icariensis* (KOCYAN & JOSHI 1992: 473f, g)

Lors d'un séjour de 2 semaines à Icaria en mars 2008 (DELFORGE 2008b), nous avons eu l'occasion de voir et de documenter 7 populations d'*Ophrys icariensis*. Au total, 320 individus ont été examinés, 62 d'entre eux photographiés et mesurés. Il ressort de ces observations que *O. icariensis* ne présente que très rarement des pétales ou une cavité stigmatique ayant une structure proche de celle du groupe de *O. argolica* et que la pilosité marginale du labelle n'est jamais celle de ce groupe, ainsi que le pensaient DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1994).

Ophrys icariensis combine très clairement les caractères du groupe de *O. mammosa*, en particulier ceux de *O. ferrum-equinum*, avec un labelle brièvement mais densément velouté au centre et parfois sur la quasi-totalité de la moitié distale; sa couleur est généralement noirâtre, comme la cavité stigmatique, et muni quelquefois des gibbosités arrondies marquées, comme en possèdent plusieurs espèces du groupe de *O. mammosa*. L'appartenance de *O. icariensis* à ce groupe est oblitérée par des caractères en provenance vraisemblablement d'une espèce du groupe de *O. oestrifera* que nous n'avons pas vu en fleurs au cours de notre séjour. Cette influence se marque par une pilosité marginale blonde souvent complète qui n'est ni plus longue ni blanchâtre sur les épaulements, par une tendance des gibbosités à s'allonger, par un appendice parfois important, fréquemment trilobé et inséré dans une ébauche d'échancrure, par des pseudo-yeux propres à ce groupe, ainsi que par une très grande variation dans la forme, souvent triangulaire, des pétales.

Si, malgré son évidente origine hybride, il faut classer *Ophrys icariensis* dans un groupe, c'est plutôt dans celui de *O. mammosa* qu'il vaut mieux le faire, tant les caractères de *O. ferrum-equinum* restent marquants dans l'aspect des fleurs. Pour des raisons semblables, *O. delphinensis*, espèce combinant nettement des caractères de *O. argolica* et de *O. oestrifera* s.l., est placée dans le groupe de *O. argolica* (e.g. DELFORGE 1994c, 1995d, e, 2001, 2002b, 2005a, 2006a; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; ANTONOPOULOS 2009) ou à proximité immédiate de celui-ci (e.g. SUNDERMANN 1980; BUTTLER 1986, 1991).

À Kéa en 2011, nous avons trouvé «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"» sur 6 sites (Annexe 2, sites 109, 112, 118, 119, 151, 173), dont 3 où il fleurissait en population pure, en l'absence de *O. ferrum-equinum* s. str. (sites 109, 151, 173). Les fleurs combinent de la même façon que chez *O. icariensis* à Icaria les caractères de *O. ferrum-equinum* et ceux de *O. oestrifera* s.l., mais elles sont parfois grandes et le labelle peut être moins convexe, ce qui montre alors clairement les sinus qui séparent les 3 lobes (Pl. 11-12). Il faut encore remarquer que, si à Icaria, c'est *O. ferrum-equinum* qui semble avoir été totalement

absorbé dans les hybridations qui ont produit *O. icariensis*, cela paraît être l'inverse à Kéa où *O. ferrum-equinum* est abondant et les représentants du groupe de *O. oestriifera* totalement absents.

Les situations ne sont donc pas identiques à Icaria et à Kéa. Deux hypothèses peuvent être émises à propos «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"»:

– les populations kéotes représentent effectivement *Ophrys icariensis* dans l'île. Sa présence serait due à une colonisation, des graines en provenance d'Icaria s'étant dispersée par anémochorie. L'effet fondateur et les hybridations avec *O. ferrum-equinum*, fréquent à Kéa, expliquent les quelques différences morphologiques mineures avec les individus de *O. icariensis* d'Icaria.

– «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"» est issu d'un événement de spéciation local, différent de celui d'Icaria, dans lequel interviennent *O. ferrum-equinum* d'une part, et, d'autre part, un taxon du groupe de *O. oestriifera* qui a été totalement absorbé et qui n'est peut-être pas le même qu'à Icaria. La stabilisation de ce processus n'est peut-être pas aussi achevée qu'à Icaria non plus. Dans ce cas, «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"» ne peut pas être identifié à *O. icariensis*.

En absence d'analyses génétiques combinées et de connaissance des pollinisateurs, puisque celui de *O. icariensis* comme celui de «*Ophrys ferrum-equinum* "Typ Kea"» ne sont pas encore connus, il n'est pas possible de trancher entre ces deux scénarios. Ce n'est donc qu'avec réserves que nous mentionnons la présence de *O. icariensis* à Kéa.

Ophrys aesculapii RENZ

0 sites sur 196, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 130; litt.: 1 pointage imprécis.

Comme évoqué dans l'historique des études botaniques à Kéa, KALOPISSIS (1988) indique par un pointage la présence d'*Ophrys aesculapii* dans l'île, mais il ne donne aucune information sur l'origine de cette mention qui ne semble pas provenir des prospections de M. GUSTAFSSON, H. RUNEMARK, B. SNOGERUP, S. SNOGERUP et A. STRID en 1968 et 1969. KOCYAN et JOSHI (1992: 462) citent la mention de KALOPISSIS et ajoutent qu'ils n'ont pas trouvé *O. aesculapii* à Kéa en 1991. Nous ne l'avons pas vu en 2011 non plus. ANTONOPOULOS (2009) ne retient ni les Cyclades ni Kéa dans la carte de répartition de cette espèce. La présence (sporadique ?) de *O. aesculapii* n'est cependant pas invraisemblable puisqu'il possède de belles populations en Attique et dans l'île d'Eubée, proches de Kéa (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995c).



Tableau 2. Les espèces de Kéa et leur fréquence en 2011, comparée à celle d'autres îles des Cyclades, de l'Égée orientale, ainsi que de l'île de Cythère

Espèces	Kéa		autres Cyclades						îles orientales			
	Kéa	%	Par	Ant	Ios	Amo	Ast	Mil	Cyth	Cos	Sam	Chi
1. <i>Anacamptis pyramidalis</i>	12	9,2	69,6	71,0	13,8	33,7	73,4	8,0	29,4	33,8	46,3	40,5
2. <i>Anteriorchis fragrans</i>	5	3,8	4,3	32,3	-	20,2	4,5	17,4	32,8	37,2	30,8	9,8
3. <i>Dactylorhiza romana</i>	4	3,1	-	-	10,3	1,9	-	1,4	1,0	2,2	7,6	-
4. <i>Herorchis boryi</i>	3	2,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0
5. <i>Neotinea lactea</i>	32	24,6	3,6	-	-	-	-	-	1,0	3,0	-	0,0
6. <i>Neotinea maculata</i>	0	0,0	3,6	-	3,4	1,0	-	2,2	-	12,6	12,1	6,8
7. <i>Ophrys aesculapii</i>	0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8. <i>Ophrys attica</i>	1	0,8	1,5	-	-	-	-	0,8	-	-	-	?
9. <i>Ophrys bombyliflora</i>	55	42,3	12,3	9,7	-	7,7	6,3	27,5	9,5	0,7	1,5	0,2
10. <i>Ophrys ferrum-equinum</i>	36	27,7	29,7	-	3,4	42,3	41,8	21,0	25,0	1,5	10,1	6,4
11. <i>Ophrys icanensis</i>	5	3,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12. <i>Ophrys iricolor</i>	20	15,4	25,3	9,7	3,4	13,5	2,5	30,4	15,9	21,2	25,8	26,9
13. <i>Ophrys leochroma</i>	33	25,4	3,6	9,7	-	4,8	69,6	14,5	2,0	43,1	0,7	3,6
14. <i>Ophrys leucadica</i>	19	14,6	-	-	-	-	-	??	4,7	-	-	-
15. <i>Ophrys omegaifera</i>	4	3,1	21,0	6,5	6,9	12,5	46,8	10,9	0,0	0,4	0,2	6,2
16. <i>Ophrys parosica</i>	5	3,8	10,9	-	-	1,0	1,2	-	2,4	13,8	14,5	14,6
17. <i>Ophrys pelinaea</i>	3	2,3	-	-	-	5,8	5,0	??	-	13,0	2,9	9,7
18. <i>Ophrys phryganae</i>	12	9,2	6,5	-	-	55,7	-	5,1	34,1	31,2	0,5	5,2
19. <i>Ophrys sicula</i>	68	52,3	66,7	22,6	20,7	39,4	68,4	56,5	35,1	35,7	40,9	52,8
20. <i>Ophrys speculum</i>	1	0,8	-	-	-	-	-	0,7	-	46,5	14,3	0,0
21. <i>Orchis italica</i>	1	0,8	-	-	-	-	-	0,7	62,2	5,2	35,7	37,8
22. <i>Orchis provincialis</i>	0	0,0	-	-	-	1,0	-	-	-	0,7	3,2	1,1
23. <i>Orchis quadripunctata</i>	3	2,3	-	-	-	-	-	12,8	-	-	-	0,0
24. <i>Serapias bergonii</i>	53	40,8	8,7	12,9	20,7	-	-	23,9	13,2	12,6	28,1	23,6
25. <i>Serapias lingua</i>	17	13,1	4,6	-	-	1,9	1,5	6,1	-	-	-	-
26. <i>Serapias orientalis</i>	2	1,6	1,5	29,0	31,0	9,6	3,8	10,1	29,7	47,2	13,0	0,0
27. <i>Serapias parviflora</i>	1	0,8	0,7	-	-	-	-	5,8	24,0	26,4	6,9	0,2
28. <i>Serapias vomeracea</i>	2	1,6	-	-	-	-	-	5,1	3,4	3,0	2,5	?
29. <i>Vermeulenia papilionacea</i> ..	24	18,5	6,5	29,0	20,7	15,4	25,3	34,8	48,9	33,1	6,6	6,2

La liste comprend toutes les espèces qui ont été observées à Kéa. Dans la colonne "Kéa", figure le nombre de carrés UTM de 1 km x 1 km où l'espèce a été notée en 2011. La colonne "%" indique la fréquence en pourcent par rapport au nombre total de carrés où a été observée en 2011 au moins une espèce d'Orchidées (carrés orchidopositifs). Nombre total de carrés orchidopositifs à Kéa: 130.

Le pourcentage est également donné pour d'autres Cyclades (Paros, Antiparos, Ios, Amorgos, Astypaléa, Milos, cf. DELFORGE 1995A, 1995B, 1997A, 1997B, 2002A), pour l'île de Cythère (DELFORGE 2010B) et pour des îles égéennes orientales (Cos, Samos, Chios, cf. DELFORGE & SALIARIS 2007; DELFORGE 2008A, 2008D, 2009A).

Ces pourcentages sont basés sur le nombre de carrés orchidopositifs suivants: Paros (= Par): 138, Antiparos (= Ant): 138, Ios (29), Amorgos (= Amo): 104, Astypaléa (= Ast): 79, Milos (= Mil): 138, Cythère (= Cyth): 296, Cos (269), Samos (= Sam): 406 et Chios (= Chi): 439.

« ? » indique que l'espèce est douteuse pour l'île considérée. « ?? » indique que l'espèce est probable dans l'île mais mentionnée comme *Ophrys fusca* s.l. Mention à confirmer.

Dans la colonne "Kéa", « 0 » (zéro) signifie que l'espèce, souvent représentée par un ou quelques individus, était vraisemblablement présente à Kéa il y a peu mais qu'elle n'a pas été revue en 2011 et qu'elle est peut-être éteinte dans l'île. Dans les colonnes des autres îles, « 0,0 » indique que l'espèce n'a pas été vue lors de mes prospections et qu'elle est peut-être éteinte dans l'île considérée; « - » indique que l'espèce n'a jamais été signalée ou confirmée dans ces îles.

Fréquence et rareté des espèces observées

La fréquence relative des orchidées de Kéa peut être aisément déduite de l'examen du tableau 2 et visualisée par les cartes de répartition.

La comparaison des fréquences, exprimées en pourcentage de présence dans les 130 carrés orchidopositifs de l'île de Kéa en 2011, fait apparaître, parmi les espèces observées, 6 groupes assez comparables à ceux délimités pour les îles Ioniennes (DELFORGE 1994B) et les Cyclades [i.e. Andros et Tinos (DELFORGE 1994A), Paros et Antiparos (DELFORGE 1995A), Amorgos (DELFORGE 1997A) et Astypaléa (DELFORGE 1997B), Milos et Kimolos (DELFORGE 2002A)], ainsi que pour Cythère (DELFORGE 2010B) et pour les îles égéennes orientales de Chios (DELFORGE & SALIARIS 2007), de Samos (DELFORGE 2008A) et de Cos (DELFORGE 2009A) :

1.- Espèce très répandue (> 50%):

O. sicula (52,3%)

2.- Espèces répandues (45-40%):

Ophrys bombyliflora (42,3%), *Serapias bergonii* (40,8%).

3.- Espèces assez répandues (28 à 24%):

Ophrys ferrum-equinum (27,7%), *O. leochroma* (25,4%), *Neotinea lactea* (24,6%).

4.- Espèces localisées (19 à 13%):

Vermeulenia papilionacea var. *aegaea* (18,5%), *Ophrys iricolor* (15,4%), *O. leucadica* (14,6%), *Serapias lingua* (13,1%).

5.- Espèces très localisées (10 à 3%):

Anacamptis pyramidalis var. *brachystachys* et *Ophrys phryganae* (9,2%), *Anteriorchis fragrans*, *Ophrys icariensis* et *O. parosica* (3,8%), *Dactylorhiza romana* et *Ophrys omegaifera* (3,1%).

6.- Espèces extrêmement localisées, présentes dans moins de 4 carrés, parfois représentées par quelques individus sporadiques sur 1 seul site:

Herorchis boryi, *Ophrys pelinaea*, *Orchis quadripunctata* (3 carrés), *Serapias orientalis* et *S. vomeracea* (2 carrés), *Ophrys attica*, *O. speculum*, *Orchis italica* et *Serapias parviflora* (1-5 individus sur 1 site), *Neotinea maculata*, *Ophrys aesculapii* et *Orchis provincialis* (sporadiques ou éteints).

Le classement ainsi effectué montre que seule 1 espèce sur 29, *Ophrys sicula*, est très répandue à Kéa, 2 sur 29, *Ophrys bombyliflora* et *Serapias bergonii* sont répandues, tandis que deux tiers des orchidées de l'île sont très localisées ou moins fréquentes encore, 3 d'entre elles n'étant en effet représentées que par une ou quelques plantes groupées sur un site. Trois autres espèces signalées jadis de l'île, mais non vues en 2011, sont soit sporadiques, soit éteintes.

Les disparités et les convergences avec les flores orchidéennes d'autres îles de l'ouest, du centre ou de l'est du bassin égéen médian, dont la fréquence des espèces a été récemment quantifiée de manière semblable, sont par ailleurs remarquables (Tableau 2). Six espèces sont représentées dans toutes les îles envisagées: *Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys*, *Ophrys iricolor*, *O. omegaifera*, *O. sicula*, *Serapias orientalis* et *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*. Parmi celles-ci, une seule semble être constamment assez répandue à très répandue dans toutes les régions de Grèce déjà étudiées quelles que soient les années: *Ophrys sicula* (cf. par exemple KÜNKELE & PAYSAN 1981; HÖLZINGER et al. 1985; DELFORGE 1994A, B, 1995A, C, 1997A, B, 2002A, 2008A, 2009A, 2010B; KRETZSCHMAR et al. 2001, 2002; KREUTZ 2002; DELFORGE & SALIARIS 2007). Ceci se vérifie également à Kéa. Des cinq espèces restantes, trois possèdent des fréquences relativement équivalentes dans la plupart des îles de l'Égée médiane (*Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys*, *Ophrys iricolor*, *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*), une est mieux représentée dans les Cyclades que sur le pourtour de l'Égée (*O. omegaifera*) et une dernière (*Serapias orientalis*) montre des fréquences disparates qui ne permettent pas de délimiter une aire de distribution cohérente. Les 6 espèces qui ne sont présentes dans toutes les îles envisagées au tableau 2, mais bien dans la plupart d'entre elles, montrent également, dans leur fréquence, de grandes disparités qui paraissent aléatoires. Il s'agit d'*Anteriorchis fragrans*, *Ophrys bombyliflora*, *O. ferrum-equinum*, *O. leochroma*, *O. phryganae* et *Serapias bergonii*. Enfin, 2 espèces ne sont représentées dans les Cyclades que par un ou quelques individus, alors qu'elles peuvent être répandues dans les îles du pourtour de l'Égée médiane, *Orchis italica* et, dans une certaine mesure, *Ophrys speculum*.

Remarquons encore l'absence à Kéa d'espèces par ailleurs relativement bien représentées dans les Cyclades et dans les autres îles égéennes retenues ici, par exemple *Limodorum abortivum*, *Ophrys mammosa*, *O. ceto*, des espèces du groupe de *O. heldreichii*, comme *O. calypsus*, ou encore *Vermeuleniana collina*. Ce type de distribution, qui paraît due au hasard, ainsi que la présence sporadique, à Kéa, comme dans les autres îles grecques, d'espèces représentées par un ou quelques individus, est conforme aux théories et aux observations des effets de l'isolement sur les ensembles insulaires, hypothèses émises notamment pour les archipels du bassin égéen par exemple par RECHINGER (1950), RUNEMARK (1969, 1971) ou encore GREUTER (1971).

Conclusions

Le présent travail, basé sur 3 semaines de prospections systématiques au printemps 2011, permet d'avoir une idée plus précise de la flore orchidéenne de Kéa. Nos prospections ont révélé 26 espèces d'Orchidées déterminables auxquelles doivent être ajoutées 3 espèces supplémentaires, sporadiques ou éteintes, *Neotinea maculata*, *Ophrys aesculapii* et *Orchis provincialis*. Au stade actuel, la flore orchidéenne de l'île de Kéa comporte donc 29 espèces, dont la moitié appartient au genre *Ophrys*.

D'autre part, la présence de quelques taxons qui ont été mentionnés de l'île de Kéa a pu être clarifiée, confirmée ou infirmée. Les mentions qu'il convient de rejeter sont celles d'*Ophrys tenthredinifera* (s. str.), qui concernent *O. leochroma*, ainsi que celles de *O. (nigroaenea) fusca*, qui peuvent concerner 3 espèces de *Pseudophrys* appartenant à 2 groupes, *O. leucadica* (groupe de *O. funerea*), *O. parosica* et *O. pelinaea* (groupe de *O. attaviria*). La présence simultanée à Kéa de *O. leucadica* et de *O. pelinaea*, qui partagent le même pollinisateur, pose la question des mécanismes qui isolent ces deux espèces.

Les prospections de 2011 ont également amené à reconnaître et à mentionner, pour la première fois à Kéa, 11 espèces, *Anteriorchis fragrans*, *Dactylorhiza romana*, *Ophrys icariensis*, *O. parosica*, *O. pelinaea*, *O. phryganae*, *O. speculum*, *Orchis italica*, *O. quadripunctata*, *Serapias orientalis* et *S. parviflora*.

Avec 29 espèces réparties sur 130 km², dont 26 vues en 2011, la flore orchidéenne de l'île de Kéa atteint proportionnellement la richesse des autres îles grecques de l'Égée. Malgré l'accroissement récent de l'urbanisation qui affecte toutes les régions de Grèce, et particulièrement Kéa où les constructions de résidences secondaires destinées aux Athéniens sont omniprésentes, l'île reste peu peuplée et n'est pas tournée vers le tourisme de masse. De ce fait, il n'y a pas de grand complexes hôteliers sur les zones littorales et, par ailleurs, le niveau des activités agro-pastorales, qui est souvent fonction de la densité de population, est relativement bas. De plus, Kéa a la particularité, unique dans les Cyclades, d'être boisée, ce qui influence certainement la qualité des habitats où les plantes herbacées peuvent s'établir et prospérer. Enfin, par sa position géographique, Kéa ne nécessite pas de présence militaire, ce qui n'est pas le cas dans les îles proches de la Turquie, où d'importantes superficies sont réservées aux activités de l'armée grecque.

Cependant, comme partout dans le bassin méditerranéen, les changements climatiques perturbent à Kéa les cycles saisonniers avec des épisodes de sécheresses et de températures trop douces en hiver, de pluviosité et de variations thermiques irrégulières au printemps et de canicules prolongées en été, ce qui peut induire un appauvrissement important de la biodiversité de l'île. En l'absence de politique de conservation assortie de mesures réellement appliquées sur le terrain, la terrible crise financière qui affecte aujourd'hui la Grèce a d'ores et déjà mis un évident coup d'arrêt à l'urbanisation de Kéa. Une conséquence bénéfique paradoxale, qui laissera probablement quelques répités à la faune et à la flore kéotes.

Remerciements

Colleta DELFORGE-ONCKELINX et Elsa DELFORGE ont participé, pendant trois semaines, aux pérégrinations sur des pistes peu carrossables et aux prospections sur le terrain, apportant, par leur présence attentive, de nombreuses observations intéressantes. Je voudrais leur dire ici ma profonde et tendre gratitude.

Bibliographie

- ALIBERTIS, A. 1998.- Orchidées de Crète et de Karpathos: 159p. A. Alibertis, Héraklion.
- ALIBERTIS, A. 2006.- The orchidales of Crete: endemic species and *Ophrys*. *J. Eur. Orchid.* 38: 397-414.
- ALIBERTIS, Ch. & ALIBERTIS, A. 1989.- Orchidées sauvages de Crète: n^olle éd. rénovée 176p. Ch. & A. Alibertis, Héraklion.
- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- ANASTASSIOU, T. 2007. – Kéa. Évocation du passé. Tourisme: 151p. Association culturelle l'Archipel. Hermoupolis.
- BAUMANN, H. 1986.- Zur Polymorphie von *Orchis papilionacea* L. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 39: 87-97.
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H. 1990.- Orchideenfunde von der ostägäischen Insel Ikaria (Nördliche Sporaden, Griechenland) *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 22: 730-735.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1989.- Die Gattung *Serapias* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 701-946.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. 2005.- Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* 37: 705-743.
- BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E. 1978.- Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 10: 114-216.
- BEERLI, P., HOTZ, H., TUNNER, H., HEPPICH, S. & UZZELL, T. 1994.- Two new water frog species from the Aegean islands Crete and Karpathos. (Amphibia, Salientia, Ranidae). *Notulae Nat.* (Philadelphia) 470: 1-9.
- BIEL, B. 1998.- Die Orchideenflora der Insel Lesbos (Griechenland). *J. Eur. Orch.* 30: 251-443.
- BIEL, B. 2001.- Zur Orchideenflora der Inseln Santorin (Thira) und Anafi, südliche Kykladen, Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 87-127.
- BIEL, B. 2008.- Ergänzungen zur Orchideenflora der Kykladen (Griechenland) – Kythnos, Serifos, Sifnos, Folegandros und Sikinos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 25(1): 195-253.
- BIEL, B., KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1998.- Zur Orchideenflora der Insel Skyros (Sporaden). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 15(1): 27-47.
- BIJU-DUVAL B., DECOURT J. & LE PICHON X. 1977.- From the Tethys ocean to the Mediterranean sea: a plate tectonic model of the evolution of the western Alpine system: 143-164 in BIJU-DUVAL, B. & MONTADERT, L. [eds] Structural history of the Mediterranean basins. xxv^e Congrès de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Méditerranée, Split, Yougoslavie, 25-29 October.
- BLAMEY, M. & GREY-WILSON, Ch. 2000.- Toutes les fleurs de Méditerranée: 560p. Delachaux & Niestlé, Lausanne - Paris.
- BURCHFIELD, B.C. 1980.- Eastern European Alpine system and Carpathian orocline as example of collision tectonics. *Tectonophysics* 63: 31-61.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CREUTZBURG, N. 1963.- Die paläogeographische Entwicklung der Insel Kreta von Miozän bis zur Gegenwart. *Kritika Chronika* 15/16: 336-344.
- CHRISTODOULAKIS, D. 1996.- The flora of Ikaria (Greece, E Aegean Islands). *Phyton (Austria)* 36: 63-91.
- DAVIS, E.N. 1972.- Geological structure of Kea Island. *B. Geol. Soc. Greece* 9(2): 252-265.
- DELFORGE, P. 1992A.- Les Orchidées de l'île de Leucade (Nomos Lefkada, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 155-176.
- DELFORGE, P. 1993A.- Les Orchidées de l'île de Zante (Nomos Zakynthos, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et cartographie. *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 113-172.

- DELFORGE, P. 1994A.- Les Orchidées des îles d'Andros et de Tinos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys andria*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys borjniuelleri*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 109-170.
- DELFORGE, P. 1994B.- Les Orchidées des îles de Céphalonie et d'Ithaque (Nomos Kefallinia, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 219-272.
- DELFORGE, P. 1994C.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1995A.- Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce) - Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 144-221.
- DELFORGE, P. 1995B.- Note sur les Orchidées de l'île d'Ios (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 291-304.
- DELFORGE, P. 1995C.- Quelques observations sur les Orchidées de l'île d'Eubée (Nomos Euboia, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 128-143.
- DELFORGE, P. 1995D.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P. 1995E.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C Gads Forlag, København.
- 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.- Europe, North Africa, and the Near East: 80-85 in HAGSATER, E. & DUMONT, V. [eds], Orchids - Status Survey and Conservation action Plan: 153p. + 8 pl. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- DELFORGE, P. 1997A.- Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 103-152.
- DELFORGE, P. 1997B.- Les Orchidées de l'île d'Astypaléa (Dodécane, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 189-222.
- DELFORGE, P. 1998.- Note préliminaire sur les Orchidées du sud-ouest des Cyclades (Grèce). *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 114-116.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002A.- Les Orchidées des îles de Milos, Kimolos et Polyaios (sud-ouest des Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 83 (Orchid. 15): 67-120.
- DELFORGE, P. 2002B.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. 2004A.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 250-252.
- DELFORGE, P. 2005A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2005B.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-140.
- DELFORGE, P. 2005C.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys blitopertha* en Crète. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 141-146.
- DELFORGE, P. 2005D.- Note sur *Orchis papilionacea* var. *alibertis*. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 81-90.
- 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 données sur la distribution d'espèces du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen oriental (Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 23-35.
- DELFORGE, P. 2006C.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Rhodes (Dodécane, Grèce): *Ophrys colossaea* sp. nova. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 201-216.
- DELFORGE, P. 2006D.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 258-261.
- DELFORGE, P. 2007A.- Coéditions en anglais de la troisième édition du "Guide des Orchidées d'Europe...": modifications nomenclaturales et rédactionnelles ainsi que quelques remarques sur la traduction. *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 229-244.
- DELFORGE, P. 2008A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.

- DELFORGE, P. 2008b.- Note préliminaire sur les Orchidées de l'île d'Icaria (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 16-18.
- DELFORGE, P. 2008c.- Remarques sur *Serapias orientalis* dans le bassin égéen. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 19-38.
- DELFORGE, P. 2008d.- Note complémentaire sur les Orchidées de l'île de Chios (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 62-70.
- DELFORGE, P. 2009a.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. 2009b.- *Orchis* et monophylie. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 15-35.
- DELFORGE, P. 2010a.- Un nom pour la variété égéenne de l'*Orchis* papillon. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 15-25.
- DELFORGE, P. 2010b.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* 72: 99-101.
- DELFORGE, P., JOUKOFF, Ch. & JOUKOFF, A. 1998.- *Ophrys icariensis* HIRTH et SPAETH dans l'île de Naxos (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 107-113.
- DELFORGE, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DEMETTS, C., GORDON, R.G., ARGUS, D.F. & STEIN, S. 1994. Effect of recent revisions to the geomagnetic reversal time scale on estimates of current plate motions. *Geophys. Res. Lett.* 21(20): 2191-2194.
- DERMITZAKIS, M.D. & SONDAAR, P.Y. 1979.- The importance of fossil mammals in reconstruction paleogeography with special reference to the Pleistocene Aegean Archipelago. *Ann. Géol. Pays Hell.* 46: 808-840.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOG, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2010.- Orchids of Lesbos: Distributional and Biogeographical Notes. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 206-245.
- 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. 2000.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 298-322.
- 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.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & TYTECA, D. 2003.- Notes on some of the taxa comprising the group of *Ophrys tenthredinifera* WILDENOW. *J. Eur. Orchl.* 35: 109-161.
- DOUKAS, C.S. & ATHANASSIOU, A. 2003.- Review of the Pliocene and Pleistocene Proboscidea (Mammalia) from Greece: 97-110 in REUMER, J.W.F., DE VOS, J. & MOL, D. [eds.] - Advances in mammoth research (Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16-20 1999). *DEINSEA* 9.
- DUMONT D'URVILLE J.S.C. 1822.- Enumeratio plantarum quas in insulis Archipelagi aut littoribus Ponti-Euxini annis 1819 et 1820 collegit atque detexit J. Dumont d'Urville. *Mém. Soc. Linn. Paris* 1: 255-387.
- ECCARIUS, W. 2010.- Was ist unter *Orchis heroica* E.D. CLARKE zu verstehen? Eine Entgegnung. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchl.* 27 (1): 203-221.
- FASSOULAS, C. 2001.- The tectonic development of a Neogene basin at the leading edge of the active European margin: the Heraklion basin, Crete, Greece. *J. Geodynamics* 31: 49-70.
- FLAUQUETTE, S., SUC, J.-P., BERTINI, A., POPESCU, S.-M., WARNY, S., BACHIRI TAOUFIQ, N., PEREZ VILLA, M.-J., CHIKHI, H., FEDDI, N., SUBALLY, D., CLAUZON, G. & FERRIER, J. 2006.- How much

- did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **238**: 281-301.
- GÖGLER, J., STOKL, J., SRAMKOVA, A., TWELE, R., FRANCKE, W., COZZOLINO, S., CORTIS, P., SCRUGLI, A. & AYASSE, M. 2009.- Ménage à trois - Two endemic species of deceptive orchids and one pollinator species. *Evolution* **63**: 2222-2234.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1978.- Orchideen auf Kos, Samos und Chios. *Orchidee* **29**: 103-106.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1981.- Die Orchideenflora der ostägäischen Inseln Kos, Samos, Chios und Lesvos (Griechenland). *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Baden-Württ.* **19**: 5-127.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1989.- Zur Orchideenflora von Lesvos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 1-87.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1993.- *Serapias*-Probleme unter besonderer Berücksichtigung der Serapiasflora der Insel Kerkira (Korfu) 1. Teil. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **25**: 1-58.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1994a.- *Serapias*-Probleme unter besonderer Berücksichtigung der Serapiasflora von Kerkira (Korfu) ergänzt durch Untersuchungen an der Serapiasflora Zyperns - 2. Teil. *J. Eur. Orch.* **26**: 365-425.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1995.- Die Orchideenflora der ionischen Inseln Kefallinia und Zakynthos: Neue Beobachtungen und Erkenntnisse. *J. Eur. Orch.* **27**: 555-621.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (coll. ALIBERTIS, Ch., ALIBERTIS, A., GACK, C. & PAULUS, H.F.) 1997.- Gestaltwandel innerhalb kretischer Orchideen-aggregate im Verlauf der Monate Januar bis Mai. *J. Eur. Orch.* **28** [“1996”]: 641-701.
- GREUTER, W. 1970.- Zur Paläogeographie und Florengeschichte der südlichen Ägäis. *Fedde Repert.* **81**: 233-242.
- GREUTER, W. 1971.- Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. *Op. bot.* (Lund) **30**: 49-64.
- GREUTER, W. 1979.- The Origins and Evolution of Islands Flora as Exemplified by the Aegean Archipelago: 87-106 in BRAMWELL, D. [ed.]- *Plants and Islands*, Academic Press.
- GREUTER, W. 1991.- Botanical diversity, endemism, rarity and extinction in the Mediterranean area: an analysis based on the published volumes of Med-checklist.- *Botanika Chron.* **10**: 63-93.
- HAHN, W. & PASSIN, J. 1997.- Orchideenfunde in Karien (Südwestturkei). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **14** (1): 41-61.
- VON HALÁCSY, E. 1900-1901.- *Conspectus Floræ Græcæ*: 1: 825p. Engelmann, Lipsiae [Leipzig].
- VON HALÁCSY, E. 1902.- *Conspectus Floræ Græcæ*: 2: 612p. Engelmann, Lipsiae [Leipzig].
- HERTEL, S. & HERTEL, K. 2005.- Orchideenreise durch die Inselwelt der Ostägäis. *J. Eur. Orch.* **37**: 419-466.
- HERTEL, S. & PRESSER, H. 2010.- Neue Erkenntnisse zu den Orchideen in Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27** (1): 146-202.
- HILLER, W. & KALTEISEN, M. 1988.- Die Orchideen der Insel Karpathos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **20**: 443-518.
- VAN HINSBERGEN, D. J. J., EDWARDS M.A. & GOVERS, R. 2009.- Geodynamics of collision and collapse at the Africa–Arabia–Eurasia subduction zone – an introduction. *Geol. Soc. London, Special Publications 2009*, **311**: 1-7.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1989.- Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* **21**: 1068-1135.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1990.- Beitrag zur Orchideenflora der Insel Ikaría — *Ophrys icariensis*, eine neue *Ophrys*-art. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* **22**: 693-729.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1994.- Beitrag zur Orchideenflora der ostägäischen Inseln Arkoi, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* - eine neue *Ophrys*-art, *Serapias patmia* - eine neue *Serapias*-art. *J. Eur. Orch.* **26**: 426-621.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1998.- Zur Orchideenflora von Chios - *Ophrys homeri* - eine neue *Ophrys*-art. *J. Eur. Orch.* **30**: 3-80.
- HÖLZINGER, J., KÜNKELE, A & KÜNKELE, S. 1985.- Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 1-101.

- Hsü, K.J., MONTADERT, L., BERNOULLI, D., CITA, M.B., ERICKSON, A., GARRISON, R.E., KIDD, R.B., MELIERÉS, F., MÜLLER C. & WRIGHT, R. 1977.- History of Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- ICLSEDER, C., GRASEMANN, B., SCHNEIDER, D., LENAUER, I., RICE, A.H.N., NIKOLAKOPOULOS, K.G., TSOMBOS, P.I., MÜLLER, M. & VOIT, K. 2009.- Characteristics of low-angle normal fault formation on Kea (Western Cyclades, Greece). *Trab. Geol. (Oviedo)* 29: 372-374.
- KAHLE, H.-G., STRAUB, C., REILINGER, R., MCCLUSKY, S., KING, R., HURST, K., VEIS, G., KASTENS, K. & CROSS, P. 1998.- The strain rate field in the eastern Mediterranean region, estimated by repeated GPS measurements. *Tectonophysics* 294: 237-252.
- KALOPISSIS, Y. 1988.- The Orchids of Greece - Inventory and Review: 40p. + 130 maps. Museum of Cretan Ethnology, Iraklio.
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & VON SOO, R. 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert., Sonderbeih.* Nachdruck 1972, Königstein.
- KOCYAN, A. & JOSHI, J. 1992.- Die Orchideen von Kea. Ein Beitrag zum Optima-Projekt zur Kartierung der Orchideen des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 24: 457-486.
- KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1996.- Orchideen der Insel Naxos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 13 (1): 4-30.
- KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 2001.- *Orchis papilionacea* subsp. *alibertis*, eine neue Unterart aus Kreta. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 18 (1): 128-132.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2001.- Orchideen auf Rhodos: 240p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2002.- Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos: 416p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2004.- Orchids Crete & Dodecanese. The orchid flora of the islands of Crete, Kasos, Karpathos and Rhodes: 240p. Mediterraneo Editions, Rethymno (Crete, Greece).
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkei - Beschreibung, Ökologie, Verbreitung Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreutz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Iconographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreutz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2003.- Feldführer der türkischen Orchideen: 204p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen - Catalogue of European Orchids: 239p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, K. & ÇOLAK, A.H. 2009.- Türkiye Orkideleri - Botanik Özellikleri, Ekolojik İstekleri, Doğal Yayılış Alanları, Yaşam Tehditleri, Koruma Önlemleri: 848p. Rota Yayınları, İstanbul. [en turc]
- KRIJGSMAN, W., BLANC-VALLERON, M.-M., FLECKER, R., HILGEN, F.J., KOUWENHOVEN, T.J., MERLE, D., ORSZAG-SPERBER, F., ROUCHY, J.M. 2002.- The onset of the Messinian salinity crisis in the eastern Mediterranean (Pissouri Basin, Cyprus). *Earth Planet. Sc. Lett.* 194: 299-310.
- KÜNKELE, S. & PAYSAN, K. 1981.- Die Orchideenflora von Euböa (Griechenland). *Beih. Veröff. Naturschutz. Landschaftspf. Baden-Württ.* 23: 7-138.
- KUSS, S.E. 1967.- Pleistozäne Säugetierfunde auf den ostmediterranen Inseln Kythera und Karpathos. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* 57: 207-216.
- LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J. 1982.- Les Orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne, La Bibliothèque des Arts, Paris.
- LE PICHON, X. 1981.- Subduction and tectonic pattern in the eastern Mediterranean area. *Terra Abstract* 1, 105-108.
- LE PICHON, X. 1982.- Landlocked oceanic basins and continental collision: the eastern Mediterranean as a case example: 201-211 in Hsü, K.J. [ed.]- Mountain Building Processes. Academic Press, London.

- LE PICHON, X. & ANGELIER, J. 1979.- The Hellenic Arc and Trench System: a key to the neotectonic evolution of the Eastern Mediterranean, *Tectonophysics* 60: 1-42
- LIEBERTZ, J. 1981.- Die Orchideen der Insel Skiáthios. *Orchidee* 32(2): 59.
- LORENZ, R. 2001.- Die gattung *Serapias* in Italien: Arten und Verbreitung. *J. Eur. Orch.* 33: 235-368.
- MALAKATÉS, S. 1927.- Die Flora von Kea. *Fedde Repert.* 24: 193-197.
- MALAKATÉS, S. 1933.- Die Flora von Andros. *Fedde Repert.* 33: 81-101.
- MANUEL, R. 1996.- Orchidées de Crète - Une compilation de mentions récentes. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 137-170.
- MEULENKAMP, J.-E. 1971.- The Neogene in the Southern Aegean Area. Evolution in the Aegean. *Opera botanica* (Lund) 30: 5-12.
- MEULENKAMP, J.E. 1985.- Aspects of the late Cenozoic evolution of the Aegean region: 307-321 in: STANLEY, D.J. & WEZEL F.C. [eds]: Geological evolution of the Mediterranean basin. Springer, New York.
- MEULENKAMP, J. E., DERMITZAKIS, M., GEORGIADOU DICEOULIA, E., JONKERS, H.A. & BEÖGER, H. 1979.- Field Guide to the Neogene of Crete: 32p. Department of Geology and Paleontology, Series A, University of Athens, Athens.
- MEULENKAMP, J.E., VAN DER ZWAAN, G.J. & VAN WAMEL, W.A. 1994.- On Late Miocene to Recent vertical motions in the Cretan segment of the Hellenic arc. *Tectonophysics* 234: 53-72.
- MILLER, K.G., FAIRBANKS, R.G. & MOUNTAIN, G.S. 1987.- Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history and continental margin erosion. *Paleoceanography* 2: 1-19.
- MÜLLER, M., GRASEMANN, B., EDWARDS, M.A. & TEAM ACCEL 2007.- New evidence of bidirectional extension in the Cyclades: SSW-directed low-angle normal faulting on the island Kea, W. Aegean. *Geophys. Res. Abstr.* 9: 8769.
- NELSON, E. 1962.- Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*: 250p + 58 pl. + 8 cartes. E. Nelson, Chermex, Montreux.
- NELSON, E. 1968.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*: 79p + 42 pl. E. Nelson, Chermex, Montreux.
- PAULUS, H.F. (coll. C. GACK) 1998.- Der *Ophrys fusca* s. str. -Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibung von *O. blitopertha*, *O. creberrima*, *O. cinereophila*, *O. cressa*, *O. thripiensis* und *O. cretica* spp. nov. (Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* 30: 157-201.
- PAULUS, H.F. 2002.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) II. Über *Ophrys holoserica* s. lat.: *Ophrys episcopalis*, *Ophrys maxima* und *Ophrys halia* spec. nov. (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(2) ["2001"]: 46-63.
- 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. & GACK, C. 1992.- Die Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) auf der Kykladeninsel Naxos: Daten zur Bestäubungsbiologie und zur Floristik. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 24: 403-449.
- 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.
- PAULUS, H.F. & SCHLÜTER, Ph. 2007.- Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der *Ophrys fusca*-Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* PAULUS nov. sp., *Ophrys pallidula* PAULUS nov. sp. und *Ophrys kedra* PAULUS nov. sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 101-151.
- PHILIPSON, A. 1959.- Die griechischen Landschaften. Band IV: Das Aegaeische Meer und seine Inseln: 412p + 5 Karten. Vittorio Klostermann, Frankfurt-am-Main.
- RECHINGER, K.H. 1943.- Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105: 1-924.
- RECHINGER, K.H. 1949.- Flora Aegaea Supplementum. *Phyton* (Austria) 1: 194-228.

- RECHINGER, K.H. 1950.- Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I-III. *Vegetatio* 2: 55-119, 239-308, 365-386.
- RECHINGER, K.H. 1961.- Die Flora von Euböa. *Bot. Jahrb.* 80: 294-465.
- RENZ, J. 1928.- Zur Kenntnis der griechischen Orchideen. *Fedde Repert.* 25: 225-270, Taf. XL-LXX.
- RENZ, J. 1930.- Beiträge zur Orchideenflora der Insel Kreta. *Fedde Repert.* 28: 241-262.
- RENZ, J. 1932.- Die Orchideenflora von OstKreta. *Fedde Repert.* 30: 97-118.
- RENZ, J. 1943.- Orchidaceae: 809-845 in RECHINGER, K.H.: Flora Aegaea. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105.
- ROBERTSON, A.H.F., CLIFT, P.D., DEGNAN, P. & JONES, G. 1991.- Paleocyanography of the eastern Mediterranean Neotethys. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 87: 289-343.
- ROBERTSON, A.H.F. & DIXON, J.E. 1984.- Introduction: aspects of the geological evolution of the eastern Mediterranean: 1-74 in ROBERTSON, A.H.F. & DIXON, J.E. [eds] The geological evolution of the eastern Mediterranean. Geological society of London, special publication 17, London.
- RONNIGER, K. 1940.- Flora der Insel Zante. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 88-89: 13-108.
- RUNEMARK, H. 1969.- Reproductive drift, a neglected principle in reproductive biology. *Bot. Not.* 122: 90-129.
- RUNEMARK, H. 1971.- The phytogeography of the Central Aegean. *Evolution in the Aegean. Op. bot. (Lund)* 30: 20-28.
- SALIARIS, P.A. 2002.- Wild orchids of Chios: 212p. Ekdose Demoy Kardamylon, Chios [en grec].
- SCHLÜTER, P.M., KOHL, G., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. 2007.- A screen of low copy nuclear genes reveals the *LFY* gene as phylogenetically informative in closely related species of orchids (*Ophrys*). *Taxon* 56: 493-504.
- SCHLÜTER, P.M., RUAS, P.M., KOHL, G., RUAS, C.F., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. in prep.-e. Genetic structure of the Aegean *Ophrys leucadica* and *O. cinereophila* (Orchidaceae) and related taxa. Manuscript for *Molecular Ecology* in SCHLÜTER, P.M. 2006a.- Pollinator-driven evolution in *Ophrys fusca* s.l. (Orchidaceae): Insights from molecular studies with DNA fingerprint and sequence markers. Doctoral dissertation: 182p. Fakultät für Lebenswissenschaften der Universität Wien, Wien.
- SCHLÜTER, P.M., RUAS, P.M., KOHL, G., RUAS, C.F., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. 2006b.- Reproductive isolation in the *Ophrys omegaifera* complex (Orchidaceae). Manuscript for *Plant Syst. Evol.*: 21-41 in SCHLÜTER, P.M. 2006.- Pollinator-driven evolution in *Ophrys fusca* s.l. (Orchidaceae): Insights from molecular studies with DNA fingerprint and sequence markers. Doctoral dissertation: 182p. Fakultät für Lebenswissenschaften der Universität Wien, Wien.
- SONDAAAR, P.Y. 1971.- Paleozoogeography of the Pleistocene Mammals from the Aegean. *Op. bot. (Lund)* 30: 65-69.
- VON SOÓ, R. 1927.- Orchideae novae europeae et mediterraneae. *Fedde Repert.* 24: 25-37.
- VON SOÓ, R. 1929.- Orchideologische Mitteilungen I-III. *Fedde Repert.* 26: 273-280.
- STÖKL, J., PAULUS, H.F., DAFNI, A., SCHULZ, C.M., FRANCKE, W. & AYASSE, M. 2005.- Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. *Plant Syst. Evol.* 254: 105-120.
- STÖKL, J., SCHLÜTER, P.M., STUESSY, T.F., PAULUS, H.F., FRABERGER, R., ERDMANN, D., SCHULZ, C. 2009. Speciation in sexually deceptive orchids: pollinator-driven selection maintains discrete odour phenotypes in hybridizing species. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 439-451.
- STRID, A. 1970.- Studies in the Aegean flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non adaptative radiation *Op. bot. (Lund)* 28: 1-169.
- STRID, A. 1972.- Some evolutionnary and phytogeographical problems in the Aegean: 289-300 in VALENTINE, D.H. [ed.], Taxonomy, phytogeography and evolution. Academic Press, London & New York.
- STRID, A. 1991.- The "Flora Hellenica" Project. *Botanika Chronika.* 10: 81-94.
- STRID, A. 1996.- Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 (B Suppl.): 279-289.

- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- VOIT, K. 2008.- Structural Geology and Geomorphology of Northern Kea – A crustal scale Viscous-frictional Shear Zone (Western Cyclades, Greece): 179p. University of Vienna, Vienna (Austria).
- VÖTH, W. 1981.- Fundorte griechischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 13: 1-89.
- WEISS, E. 1869.- Beiträge zur Flora von Griechenland und Creta. *Ver. Zool. Bot. Ges. Wien* 19: 37-54; 741-758.

Annexes

Annexe 1. Observations par espèce

1. *Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys* (*An. pyra*)
Sites: 1, 2, 14, 28, 47, 50, 69, 73, 105, 157, 175, 193.
2. *Anteriorchis fragrans* (*At. frag*)
Sites: 2, 10, 15, 157, 178.
3. *Dactylorhiza romana* (*Da. roma*)
Sites: 94, 114, 130, 131, 146.
4. *Herorchis boryi* (*He. bory*)
Sites: 111, 114, 130.
5. *Neotinea lactea* (*Ne. lact*)
Sites: 12, 28, 30, 37, 54, 58, 60, 78, 80, 91, 92, 93, 106, 108, 110, 112, 114, 115, 127, 128, 132, 134, 135, 145, 146, 147, 148, 164, 165, 167, 177, 180, 183, 184, 188, 190.
6. *Ophrys attica* (*Op. atti*)
Site: 68.
7. *Ophrys bombyliflora* (*Op. bomb*)
Sites: 7, 10, 11, 20, 22, 25, 26, 28, 30, 32, 35, 37, 41, 42, 54, 60, 61, 75, 78, 82, 92, 96, 99, 100, 101, 102, 117, 118, 119, 120, 121, 123, 124, 135, 137, 139, 140, 141, 144, 148, 150, 151, 153, 154, 156, 157, 158, 161, 162, 167, 169, 170, 172, 173, 176, 179, 180, 183, 185, 186, 188, 190, 191, 192, 194, 196.
8. *Ophrys ferrum-equinum* (*Op. ferr*)
Sites: 2, 10, 18, 22, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 40, 47, 49, 51, 53, 56, 70, 72, 73, 95, 97, 112, 117, 118, 119, 121, 126, 137, 139, 141, 149, 160, 161, 166, 168, 169, 170, 174, 176, 179, 184, 192.
Ophrys ferrum-equinum f. *subtriloba* (*Op. ferr subt*)
Site: 166.
9. *Ophrys icariensis* (*Op. icar*)
Sites: 109, 112, 118, 119, 151, 173, .
10. *Ophrys iricolor* (*Op. iric*)
Sites: 2, 10, 11, 20, 21, 28, 35, 43, 44, 65, 120, 123, 139, 140, 143, 144, 153, 156, 157, 158, 183, 188.
11. *Ophrys leochroma* (*Op. leoc*)
Sites: 2, 7, 11, 15, 28, 30, 41, 46, 47, 49, 63, 85, 103, 116, 118, 119, 133, 136, 137, 139, 140, 142, 148, 149, 152, 153, 154, 156, 157, 158, 161, 173, 178, 179, 182, 183, 185, 192, 195, 196.

12. *Ophrys leucadica* (*Op. leuc*)
Sites: 2, 8, 10, 11, 12, 14, 20, 22, 29, 58, 101, 122, 143, 170, 173, 179, 183, 184, 190, 192.
13. *Ophrys omegaifera* (*Op. omeg*)
Sites: 14, 28, 47, 49.
14. *Ophrys parosica* var. *parosica* (*Op. paro*)
Sites: 12, 49, 72, 102, 192.
15. *Ophrys pelinaea* (*Op. peli*)
Site: 28, 120, 157.
16. *Ophrys phryganaea* (*Op. phry*)
Sites: 10, 11, 14, 25, 29, 44, 45, 46, 68, 70, 120, 123, 144.
17. *Ophrys sicula* (*Op. sici*)
Sites: 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 15, 17, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 35, 38, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 52, 59, 61, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 70, 72, 81, 83, 85, 86, 89, 90, 98, 102, 103, 104, 107, 119, 120, 121, 122, 123, 125, 133, 138, 139, 140, 141, 143, 144, 148, 153, 156, 157, 158, 161, 163, 170, 171, 174, 176, 178, 179, 183, 184, 185, 188, 190, 192, 193.
18. *Ophrys speculum* var. *orientalis* (*Op. spec*)
Site: 157.
19. *Orchis italica* (*Or. ital*)
Site: 132.
20. *Orchis quadripunctata* (*Or. quad*)
Sites: 29, 30, 51, 101.
21. *Serapias bergonii* (*Se. berg*)
Sites: 1, 3, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 22, 25, 28, 30, 31, 33, 36, 37, 46, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 62, 69, 71, 73, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 84, 87, 88, 89, 90, 102, 106, 110, 111, 114, 115, 117, 118, 119, 126, 129, 159, 173, 174, 178, 181, 188, 192, 196.
22. *Serapias lingua* (*Se. ling*)
Sites: 30, 34, 37, 53, 54, 60, 78, 106, 113, 114, 117, 118, 128, 167, 169, 180, 187, 188, 192.
23. *Serapias orientalis* var. *sennii* (*Se. orie*)
Sites: 1, 173.
24. *Serapias parviflora* (*Se. parv*)
Site: 5.
25. *Serapias vomeracea* (*Se. vome*)
Sites: 19, 20.
26. *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea* (*Ve. papi*)
Sites: 1, 2, 7, 11, 13, 14, 26, 28, 39, 46, 60, 80, 102, 118, 120, 122, 123, 144, 157, 178, 179, 182, 188, 189, 192, 193, 195, 196.

taxon précoce (*Ve. papi*)
Sites: 1, 2, 7, 11, 13, 14, 26, 28, 39, 46, 60, 80, 102, 118, 120, 122, 123, 144, 157, 178, 179, 182, 188, 189, 192.

taxon tardif (*Ve. papi* 2)
Sites: 193, 195, 196.

Hybride

1. *Serapias bergonii* × *S. lingua* [*S. ×demadesii* RE&Z]
Sites: 118, 188.

Annexe 2. Liste des sites

Les sites prospectés sont classés par coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator), employées dans les travaux de cartographie et de répartition des plantes européennes, notamment dans le cadre du projet OPTIMA. Les coordonnées des sites ont été déterminées sur le terrain à l'aide d'un GPS réglé sur la norme UTM_{WGS84}. La localisation des sites se fait par référence aux coordonnées kilométriques du carré UTM_{WGS84} de 100 km × 100 km dans la zone 34S [les deux lettres (KB) définissent le carré de 100 km × 100 km, les deux premiers chiffres indiquent la longitude dans le carré, les deux derniers la latitude]. Le cas échéant, les distances sont données en ligne droite depuis le centre des localités utilisées comme repères. Pour chaque site, la mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu, de la date de l'observation et de l'énumération des espèces d'orchidées observées.

1. KB5863 0,4-0,5 km NE du cap Makryopounda. 60 m. Garrigue basse à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec quelques *Asphodelus aestivus*. 14.IV.2011: *An. pyra*, *Se. berg*, *Se. orie senn*, *Ve. papi*.
2. KB5956 0,5 km E baie de Platy Gialos. 140 m. Phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Phlomis fruticosa*, *Satureja thymbra*. 5.IV.2011: *An. pyra*, *At. frag*, *Op. ferr*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
3. KB5957 0,75 km SO Panaghia Petroussa. 190 m. Pâturage enclose, très eutrophe, avec *Asphodelus aestivus* très abondant, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*. 5.IV.2011: *Se. berg*.
4. KB5960 0,2 km S Kabi. 20 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
5. KB5961 0,2 km SO Lyghia. 20 m. Olivaie avec suintements et phrygana claire, herbeuse, à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*. 31.III, 17.IV.2011: *Op. sicu*, *Se. parv*.
6. KB5962 0,3 km SO Koundouros. 10 m. Garrigue littorale à *Astragalus* sp. 31.III.2011: *Op. sicu*.
7. KB5963 1 km S Poisses. 110 m. Garrigue pâturée à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 31.III.2011: *Op. bomb*, *Op. leoc*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
8. KB5963 1 km SSE Poisses. 100 m. Talus rocheux moussu avec *Anemone pavonina*, *Sarcopoterium spinosum*. 31.III.2011: *Op. leuc*, *Op. sicu*.
9. KB5964 0,2 km ESE Poisses. 10 m. Sommet de talus rocheux moussu avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Medicago arborea*, *Phlomis fruticosa*, *Spartium junceum*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
10. KB5965 0,5 km NO Paralia Poisses. 50 m. Sur affleurements de marbre, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 4.IV.2011: *At. frag*, *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. iric*, *Op. leuc*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Se. berg*.
11. KB5966 Alentours de la chapelle ruinée du cap Kalogyros. 130-150 m. Anciennes terrasses de culture colonisées par phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*. 4 & 15.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
12. KB6057 0,3 km SO Panaghia Petroussa. 190 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum* avec *Asphodelus aestivus* très abondant, *Urginea maritima*. 5.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. leuc*, *Op. paro*, *Se. berg*.
13. KB6057 0,8 km SE Panaghia Petroussa. 120 m. Ourlet de phrygana très pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 5.IV.2011: *Se. berg*, *Ve. papi*.

14. KB6057 Nikoleri. 130-170 m. Phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 5.IV.2011: *An. pyra*, *Op. leuc*, *Op. omeg*, *Op. phry*, *Se. berg*, *Ve. papi*.
15. KB6058 0,8 km N Panaghia Petroussa. 250 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Urginea maritima*. 5 & 17.IV.2011: *At. frag*, *Op. leoc*, *Op. sicu*, *Se. berg*.
16. KB6059 1 km SO sommet du mont Agh. Theodoros. 300 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Urginea maritima*. 5.IV.2011: *Se. berg*.
17. KB6060 0,5 km SE Kabi. 100 m. Talus rocailleux et moussu avec *Sarcopoterium spinosum*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
18. KB6061 0,1 km S Agh. Georgios (Koundouros). 30 m. Anciennes terrasses de culture en jachère, très eutrophes, avec quelques grands *Quercus aegilops* et *Asphodelus aestivus*, *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *Op. ferr*, *Se. berg*.
19. KB6062 0,25 km NE Baie de Koundouros. 10 m. Dans lotissement, phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum* avec *Calicotome villosa*, *Psoralea bituminosa* abondant, *Pyrrhus amygdaliformis*, *Satureja thymbra*. 14.IV.2011: *Se. berg*, *Se. vom*.
20. KB6063 1,4-1,5 km NE Koundouros. 280 m. Sur affleurements calcaires, vaste phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Satureja thymbra*. 15.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leuc*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Se. vom*.
21. KB6064 0,8 km E Poisses. 20 m. Sommet de talus rocheux moussu avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Medicago arborea*, *Phlomis fruticosa*. 31.III.2011: *Op. iric*.
22. KB6064 1,2 km O Kato Meria. 200 m. Dans lotissement sur une crête, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Genista sphacelata*. 31.III.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leuc*, *Op. sicu*, *Se. berg*.
23. KB6064 1,5 km NNE Koundouros. 200 m. Phrygana herbeuse, claire, à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum* avec *Asphodelus aestivus*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
24. KB6066 0,9 km ONO Agh. Marina. 280 m. Pente rocailleuse avec *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 4.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. sicu*.
25. KB6066 1,3 km O Agh. Marina. 220-260 m. Anciennes terrasses de culture colonisée par phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Spartium junceum*. 4.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Se. berg*.
26. KB6069 2,6 km O Mylopotamos. 50 m. Phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Pistacia lentiscus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
27. KB6157 Rive N de la baie de Schinos. 20 m. Phrygana eutrophe à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus* abondant. 5.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. sicu*.
28. KB6158 Versant O du mont Dichales. 230-260 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 5.IV.2011: *An. pyra*, *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. omeg*, *Op. peli*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Ve. papi*.
29. KB6159 1,2 km SE-SSE sommet du mont Agh. Theodoros. 290 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*. 2.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. leuc*, *Op. phry*, *Or. quad*.
30. KB6160 Mont Agh. Theodoros. 380 m. Phrygana herbeuse, claire, pâturée, à *Sarcopoterium spinosum*. 31.III, 5.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leoc*, *Op. sicu*, *Or. quad*, *Se. berg*, *Se. ling*.
31. KB6161 Kokkinada. 240 m. Talus dans pâture avec *Asphodelus aestivus*. 2.IV.2011: *Se. berg*.

32. KB6162 0,5 km NNO Chabouna. 300 m. Pâture avec quelques *Sarcopoterium spinosum* et *Asphodelus aestivus* abondant. 31.III.2011: *Op. bomb.*
33. KB6162 1,2 km NE Koundouros. 220 m. Anciennes terrasses de culture abandonnées, eutrophes, avec quelques grands *Quercus aegilops* ainsi que *Asphodelus aestivus* et *Echium vulgare* abondants. 15.IV.2011: *Se. berg.*
34. KB6163 0,1 km ENE émetteurs au NE de Koundouros. 280 m. Ourlet de phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 15.IV.2011: *Se. ling.*
35. KB6163 1,5 km NE Koundouros. 280 m. Phrygana herbeuse à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*. 31.III.2011: *Op. bomb.*, *Op. iric*, *Op. sicu.*
36. KB6163 1,6 km NE Koundouros. 220 m. Pente avec *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 15.IV.2011: *Se. berg.*
37. KB6163 2,3 km ENE Koundouros. 350 m. Pâture avec *Acer sempervirens*, *Asphodelus aestivus*, *Linaria pelisseriana*, *Quercus macroplepis*, *Sarcopoterium spinosum*. 31.III, 15.IV.2011: *Ne. lact.*, *Op. bomb.*, *Se. berg.*, *Se. ling.*
38. KB6164 1,4 km E-ENE Poisses. 100 m. Sommet de talus rocheux moussu avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Phlomis fruticosa*. 31.III.2011: *Op. sicu.*
39. KB6165 0,3 km O Plaghia. 190-200 m. Pâture enclose, très eutrophe, avec *Asphodelus aestivus*, *Thymus capitatus* et quelques jeunes *Quercus aegilops*. 4.IV.2011: *Ve. papi.*
40. KB6166 0,8 km ONO Agh. Marina. 280 m. Pente rocailleuse avec *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 4.IV.2011: *Op. ferr.*, *Op. sicu.*
41. KB6167 Agh. Nicholaos ("Nuxi"). 260 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. bomb.*, *Op. leoc.*, *Op. sicu.*
42. KB6168 0,1 km NNE Agh. Nicholaos ("Nuxi"). 260 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. bomb.*, *Op. sicu.*
43. KB6169 2,1 km O-ONO Mylopotamos. 90 m. Sur terrain en cours de lotissement, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*. 3.IV.2011: *Op. iric.*, *Op. sicu.*
44. KB6170 1,6 km OSO Korissia. 80 m. Phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Satureja thymbra*. 3.IV.2011: *Op. iric.*, *Op. phry.*, *Op. sicu.*
45. KB6171 1,3 km O Korissia. 15 m. Phrygana littorale à *Astragalus* sp., *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. phry.*, *Op. sicu.*
46. KB6171 Cap Sklabos. 40 m. Phrygana littorale à *Astragalus* sp., *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. leoc.*, *Op. phry.*, *Op. sicu.*, *Se. berg.*, *Ve. papi.*
47. KB6258 0,8 km O Laouti. 210 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*. 2.IV.2011: *An. pyra.*, *Op. ferr.*, *Op. leoc.*, *Op. omeg.*, *Op. sicu.*
48. KB6258 0,8 km S sommet du mont Phoniko. 250 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*. 2.IV.2011: *Op. sicu.*
49. KB6259 0,5 km S sommet du mont Phoniko. 250 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*. 2.IV.2011: *Op. ferr.*, *Op. leoc.*, *Op. omeg.*, *Op. paro.*, *Op. sicu.*

50. KB6259 1,3 km SE-SSE sommet du mont Agh. Theodoros. 260 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*. 2.IV.2011: *An. pyra*.
51. KB6259 Flanc E du mont Phoniko. 300 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*. 2.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. sicu*, *Or. quad*.
52. KB6260 0,6 km E sommet du mont Agh. Theodoros. 300 m. Sur affleurements de marbre, pâture avec *Asphodelus aestivus* abondant, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*. 2.IV.2011: *Op. sicu*, *Se. berg*.
53. KB6262 1 km SO Kato Meria. 280 m. Pâtture oligotrophe avec quelques grands *Quercus aegilops* et, par places, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *Op. ferr*, *Se. berg*, *Se. ling*.
54. KB6263 2,25 km ENE Koundouros. 350 m. Pâtture avec *Acer sempervirens*, *Asphodelus aestivus*, *Linaria pelisseriana*, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 31.III, 15.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Se. berg*, *Se. ling*.
55. KB6264 0,1 km OSO Moni Aghii Anarghyri. 150 m. Terrasse de culture pâturée avec olivaie et quelques *Quercus aegilops* colonisée par broussailles à *Phlomis fruticosa*. 14.IV.2011: *Se. berg*.
56. KB6264 0,5 km SO-OSO Moni Aghii Anarghyri. 40 m. Rive gauche de la rivière Agh. Anarghyron. Terrasses de culture abandonnées avec broussailles à *Acer sempervirens*, *Quercus aegilops* et garrigue herbeuse à *Lavandula stoechas*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 14.IV.2011: *Op. ferr*, *Se. berg*.
57. KB6265 En contrehaut de Moni Aghii Anarghyri. 150 m. Terrasse de culture pâturée avec olivaie et quelques *Quercus aegilops* colonisée par broussailles à *Phlomis fruticosa*. 14.IV.2011: *Se. berg*.
58. KB6266 0,4 km E Agh. Marina. 200 m. Talus rocheux, moussu, avec *Sarcopoterium spinosum* et anciennes terrasses de culture avec broussailles à *Spartium junceum*, *Pyrrhus amygdaliformis* avec quelques *Quercus aegilops*. 2.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. leuc*, *Se. berg*.
59. KB6267 0,5 km E Agh. Nicholaos ("Nuxi"). 200 m. Anciennes terrasses de culture incendiées, herbeuses, avec quelques *Spartium junceum*. 3.IV.2011: *Op. sicu*.
60. KB6267 0,5 km OSO hélicoptère. 250 m. Sur anciennes terrasses de culture, phrygana claire, moussue, à *Sarcopoterium spinosum* avec *Pyrrhus amygdaliformis* et quelques *Quercus aegilops*. 3.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Se. berg*, *Se. ling*, *Ve. papi*.
61. KB6268 0,2 km NNE Agh. Nicholaos ("Nuxi"). 250 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. sicu*.
62. KB6268 0,35-0,5 km S Agh. Kyriaki (Mylopotamos). 170-190 m. Anciennes terrasses de culture abandonnées, eutrophes, herbeuses, pâturées, avec *Asphodelus aestivus*, *Chrysanthemum coronarium*, *Spartium junceum*. 15.IV.2011: *Se. berg*.
63. KB6269 Chondri Rachi. 120 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus* et *Tordylium apulum* abondants. 3.IV.2011: *Op. leoc*, *Op. sicu*.
64. KB6270 1,1 km ONO Mylopotamos. 140 m. Phrygana eutrophe à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus* et *Tordylium apulum* abondants. 3.IV.2011: *Op. sicu*.
65. KB6271 0,25 km O embarcadère de Korissia. 60 m. Sur schistes, phrygana très pâturée à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus* abondant. 31.III.2011: *Op. iric*, *Op. sicu*.

66. KB6271 0,5 km OSO embarcadère de Korissia. 40 m. Talus herbeux en bord de piste avec *Tordylium apulum* abondant. 31.III.2011: *Op. sicu*.
67. KB6271 0,8 km OSO embarcadère de Korissia. 40 m. Ourlet de broussailles à *Genista sphacelata*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
68. KB6271 1,3 km O Korissia. 15 m. Phrygana littorale à *Astragalus* sp., *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 3.IV.2011: *Op. atti*, *Op. phry*, *Op. sicu*.
69. KB6360 1,7 km SE Stavroudaki. 60 m. Talus rocheux abrupt avec *Acer sempervirens*, *Euphorbia dendroides*, *Quercus coccifera*, *Salvia triloba*, *Sarcopoterium spinosum*. 12.IV.2011: *An. pyra*, *Se. berg*.
70. KB6361 0,7 km SE Stavroudaki. 200 m. Talus rocheux avec *Salvia triloba*. 12.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. phry*, *Op. sicu*.
71. KB6361 0,9 km SE Stavroudaki. 180 m. Pente rocheuse, herbeuse, avec *Briza maxima* abondant, *Euphorbia dendroides*, *Salvia triloba*, *Sarcopoterium spinosum*. 12.IV.2011: *Se. berg*.
72. KB6361 1,2 km SE Stavroudaki. 120 m. Pente rocheuse avec *Acer sempervirens*, *Euphorbia dendroides*, *Quercus coccifera*, *Salvia triloba*, *Sarcopoterium spinosum*. 12.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. paro*, *Op. sicu*.
73. KB6361 1,4 km SE Stavroudaki. 100 m. Pente rocheuse avec *Acer sempervirens*, *Euphorbia dendroides*, *Quercus coccifera*, *Salvia triloba*, *Sarcopoterium spinosum*. 12.IV.2011: *An. pyra*, *Op. ferr*, *Se. berg*.
74. KB6362 0,2 km SE Agh. Georgios (Kato Meria). 270 m. Bord de terrasse de culture nitrifiée avec amandiers et quelques *Quercus aegilops*. 12.IV.2011: *Se. berg*.
75. KB6363/4 0,2-0,3 km SE Aghii Apostoli. 380-400 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*. 12.IV.2011: *Op. bomb*.
76. KB6365 0,8 km NNE Moni Aghii Anarghyri. 200 m. Pente rocheuse avec *Acer sempervirens*, *Phlomis fruticosa*, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 14.IV.2011: *Se. berg*.
77. KB6366 0,5 km SSO hélicoptère. 280 m. Talus rocheux avec *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 14.IV.2011: *Se. berg*.
78. KB6367 0,3 km O hélicoptère. 290 m. Sur anciennes terrasses de culture, phrygana claire, moussue, à *Sarcopoterium spinosum* avec *Pyrrhus amygdaliformis* et quelques *Quercus aegilops*. 3.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Se. berg*, *Se. ling*.
79. KB6368 0,15 km S Agh. Kyriaki (Mylopotamos). 160 m. Anciennes terrasses de culture abandonnées, eutrophes, pâturées, avec *Chrysanthemum coronarium*, *Spartium junceum*. 15.IV.2011: *Se. berg*.
80. KB6368 0,65 km SE Agh. Kyriaki (Mylopotamos). 220 m. Broussailles à *Spartium junceum* et phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *Ne. lact*, *Se. berg*, *Ve. papi*.
81. KB6369 0,2 km S Mylopotamos. 30 m. Bord de terrasse de culture avec *Anemone pavoniina*. 30.III.2011: *Op. sicu*.
82. KB6369 0,45 km E Mylopotamos. 80 m. Anciennes terrasses de culture abandonnées avec *Phlomis fruticosa*, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 4.IV.2011: *Op. bomb*.
83. KB6370 0,5 km OSO embarcadère de Korissia. 20 m. Ourlet de phrygana eutrophe à *Sarcopoterium spinosum* avec *Chrysanthemum coronarium*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
84. KB6371 0,3 km S Gialiskari. 10 m. Pente 'anthropisée' avec *Calicotome villosa*, *Chrysanthemum coronarium*, *Sarcopoterium spinosum*, *Trapogon porrifolius* abondant. 10.IV.2011: *Se. berg*.

85. KB6371 1,1 km E-ESE embarcadère de Korissia. 60 m. Ourlet de phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*. 7.IV.2011: *Op. leuc*, *Op. sicu*.
86. KB6372 0,6 km NO Gialiskari (Cap Agh. Nicholaos). 10 m. Phrygana dense littorale à *Astragalus* sp. 30.III.2011: *Op. sicu*.
87. KB6460 0,25 km E temple d'Appolon (Poles). 10 m. Broussailles littorales à *Euphorbia dendroides*. 12.IV.2011: *Se. berg*.
88. KB6461 0,6 km S Agh. Athanasios. 300 m. Sur schistes, talus de chemin avec *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum* entre pâtures. 11.IV.2011: *Se. berg*.
89. KB6462 0,25 km S Agh. Athanasios. 300 m. Sur schistes, talus de chemin avec *Sarcopoterium spinosum* entre pâtures surpâturées. 11.IV.2011: *Op. sicu*, *Se. berg*.
90. KB6462 0,45 km S Agh. Athanasios. 290 m. Sur schistes, talus de chemin avec *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum* entre pâtures surpâturées. 11.IV.2011: *Op. sicu*, *Se. berg*.
91. KB6464 Chimoniki. 450 m. Pâtture avec *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 9.IV.2011: *Ne. lact*.
92. KB6465 0,4 km N-NNE Agh. Panteleimonas. 450 m. Jeune chênaie claire à *Quercus aegilops* avec phrygana moussue à *Sarcopoterium spinosum* et *Spartium junceum*. 9.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*.
93. KB6466 0,3 km SO Agh. Georgios. 360 m. Terrasses de culture abandonnées, colonisées par cistaie à *Cistus salvifolius* avec *Lavandula stoechas* abondant, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum* et quelques grands *Quercus aegilops*. 8.IV.2011: *Ne. lact*.
94. KB6467 1,5 km SSO parking d'entrée de loulida. 360 m. Terrasses de culture abandonnées, incendiées, colonisées par cistaie à *Cistus salvifolius* avec *Lavandula stoechas* abondant, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum* et quelques grands *Quercus aegilops*. 8.IV.2011: *Da. roma*.
95. KB6468 0,8 km OSO loulida. 320 m. Talus dégagé dans broussailles eutrophes à *Spartium junceum*. 3.IV.2011: *Op. ferr*.
96. KB6469 0,5 km E Mylopotamos. 80 m. Anciennes terrasses de culture abandonnées avec *Phlomis fruticosa*, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 4.IV.2011: *Op. bomb*.
97. KB6469 0,6 km O loulida. 280 m. Talus schisteux de route avec *Sarcopoterium spinosum*. 30.III.2011: *Op. ferr*.
98. KB6470 0,75 km OSO embarcadère de Korissia. 20 m. Ourlet de phrygana eutrophe à *Sarcopoterium spinosum* avec *Chrysanthemum coronarium*. 31.III.2011: *Op. sicu*.
99. KB6471 0,2 km ESE embarcadère de Korissia. 130 m. Phrygana dense à *Astragalus* sp., *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Spartium junceum*. 7.IV.2011: *Op. bomb*.
100. KB6472 Kokka. 60 m. Phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum* avec *Astragalus* sp., *Calicotome villosa*. 30.III.2011: *Op. bomb*.
101. KB6562 0,2 km O Agh. Symeon. 360 m. Sur calcaires compact gris, phrygana incendiée, herbeuse, à *Sarcopoterium spinosum* avec *Lupinus hirsutus*. 11.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. leuc*, *Or. quad*.
102. KB6562 0,2 km SE Agh. Symeon. 360 m. Pâtture incendiée avec régénérescence de phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 11.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. paro*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Ve. papi*.

103. KB6562 0,25 km E Agh. Symeon. 330 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Lupinus hirsutum*, *Satureja thymbra*. 11.IV.2011: *Op. leoc*, *Op. sicu*.
104. KB6562 0,3 km NE Agh. Symeon. 340 m. Terrasse de culture herbeuse, colonisée par phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 11.IV.2011: *Op. sicu*.
105. KB6562 0,4 km S Agh. Symeon. 360 m. Sur marbre, pâture avec *Asphodelus aestivus*, *Phlomis fruticosa*, *Urginea maritima*. 11.IV.2011: *An. pyra*.
106. KB6563 0,25 km E Agh. Phanourios. 340 m. Terrasses de culture abandonnées, eutrophes, pâturées par des vaches, avec quelques grands *Quercus aegilops* et *Asphodelus aestivus*, *Lupinus hirsutum*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 11.IV.2011: *Ne. lact*, *Se. berg*, *Se. ling*.
107. KB6564 0,3 km ONO Agh. Stephanos. 420 m. Talus rocheux avec *Lupinus hirsutum*, *Sarcopoterium spinosum*. 11.IV.2011: *Op. sicu*.
108. KB6565 0,2 km S Agh. Ioannis (Ellenika). 320 m. Pâture enclose avec quelques grands *Quercus aegilops* et phrygana herbeuse à *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *Ne. lact*.
109. KB6566 0,3 km E-ESE Agh. Nicholaos. 270 m. Bord de terrasse de culture avec quelques amandiers et *Phlomis fruticosa*, *Spartium junceum*. 9.IV.2011: *Op. icar*.
110. KB6567 0,5 km SSE Agh. Ioannis (Tholos). 420 m. Pâture herbeuse enclose, terrassée, avec quelques grands *Quercus aegilops*, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* ainsi que *Lupinus hirsutum* abondant. 15.IV.2011: *Ne. lact*, *Se. berg*.
111. KB6567 0,6 km SSE Agh. Ioannis (Tholos). 400 m. Talus avec *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *He. bory*, *Se. berg*.
112. KB6567 0,8 km SSE Agh. Ioannis (Tholos). 380 m. Pâture herbeuse enclose, terrassée, avec quelques grands *Quercus aegilops*, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* ainsi que *Lupinus hirsutum* abondant. 15.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. ferr*, *Op. icar*.
113. KB6568 0,2 km SSE Agh. Ioannis (Tholos). 420 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 15.IV.2011: *Se. ling*.
114. KB6568 0,2-0,4 km SO-SSO Agh. Ioannis (Tholos). 450 m. Terrasses de culture abandonnées, colonisées par cistaie à *Cistus salvifolius* avec *Lavandula stoechas*, *Spartium junceum* et quelques grands *Quercus aegilops*. 8 & 16.IV.2011: *Da. roma*, *He. bory*, *Ne. lact*, *Se. berg*, *Se. ling*.
115. KB6568 Flanc O du mont Tholos. 460 m. Talus avec *Sarcopoterium spinosum*. 8.IV.2011: *Ne. lact*, *Se. berg*.
116. KB6569 0,2 km SO Ioulida. 300 m. Talus schisteux avec *Anemone pavonina*, *Muscari comosum*, *Sarcopoterium spinosum*. 30.III.2011: *Op. leoc*.
117. KB6570 0,5 km SSE Agh. Ioannis Prodromos. 200 m. Terrasses de culture abandonnées, colonisées par phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum* et broussailles à *Spartium junceum* avec quelques *Quercus aegilops*. 7.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Se. berg*, *Se. ling*.
118. KB6571 0,1 km NE Agh. Ioannis Prodromos. 140 m. Terrasses de culture abandonnées colonisées par phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Spartium junceum* et *Quercus aegilops*. 7.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. icar*, *Op. leoc*, *Se. berg*, *Se. ling*, *Se. berg* x *Se. ling*, *Ve. papi*.
119. KB6571 Entrée O de Fotimari. 110 m. Terrasses de culture abandonnées colonisées par phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Spartium junceum* et *Quercus aegilops*. 7.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. icar*, *Op. leoc*, *Op. sicu*, *Se. berg*.

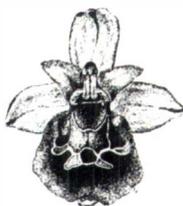
120. KB6572 0,6 km NO Otzias. 80 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum* incendiée en 2009 avec *Asphodelus aestivus*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. peli*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
121. KB6573 0,6 km N-NNO Otzias. 30 m. Sur terrain en cours de lotissement, phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Satureja thymbra*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. sicu*.
122. KB6573 1 km NE Vourkari. 80 m. Relique de phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* ayant échappé à un vaste incendie récent. 30.III.2011: *Op. leuc*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
123. KB6573 1 km NNO Otzias. 70 m. Phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Cistus albidus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Linum arboreum*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
124. KB6573 Tsourt. 100 m. Relique de phrygana dense à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* ayant échappé à un vaste incendie récent. 30.III.2011: *Op. bomb*.
125. KB6574 0,5 km SO du cap Pervelos. 20 m. Phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 30.III.2011: *Op. sicu*.
126. KB6663 0,3 km ENE Agh. Seris. 350 m. Dans enclos, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Acer sempervirens*, *Quercus aegilops*. 11.IV.2011: *Op. ferr*, *Se. berg*.
127. KB6664 1 km ESE Ellenika. 440 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec nombreux jeunes *Quercus aegilops*. 11.IV.2011: *Ne. lact*.
128. KB6664 1,4 km SSE Ellenika. 380 m. Sur terrasse de culture, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec nombreux jeunes *Quercus aegilops* et *Lupinus hirsutum* abondant. 11.IV.2011: *Ne. lact*, *Se. ling*.
129. KB6665 0,6 km E Ellenika. 450 m. Terrasses de culture encloses avec quelques grands *Quercus aegilops* et phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Cistus salvifolius*, *Genista sphacelata*. 11.IV.2011: *Se. berg*.
130. KB6666 0,2 km SSO sommet du Prophitis Ilias. 500 m. Dans ancien enclos, jeune chênaie à *Quercus aegilops* colonisée par phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Lavandula stoechas* abondant. 8.IV.2011: *Da. roma*, *He. bory*.
131. KB6666 0,3 km NNO Agh. Constantin. 340 m. Cistaie à *Cistus salvifolius* avec quelques jeunes *Quercus aegilops*. 9.IV.2011: *Da. roma* (dont 1 ind. à fleurs jaune pâle).
132. KB6666 0,5 km E Agh. Constantin. 390 m. Talus avec *Cistus salvifolius*, *Pyrrhus amygdaliformis*. 9 & 15.IV.2011: *Ne. lact*, *Or. ital*.
133. KB6667 2 km ESE-SE Ioulida. 400 m. Sur psammites, talus moussu avec *Ornithogalum* sp. abondant, *Sarcopoterium spinosum*. 1.IV.2011: *Op. leoc*, *Op. sicu*.
134. KB6668 1 km ESE parking d'entrée de Ioulida. 400 m. Talus avec *Sarcopoterium spinosum* bordant une pâture. 7.IV.2011: *Ne. lact*.
135. KB6669 0,1-0,3 km SE Agh. Dimitrios. 300-320 m. Terrasses de culture pâturées, eutrophes, avec quelques grands *Quercus aegilops* ainsi que *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 7.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*.
136. KB6670 0,1-0,2 km O Agh. Prokopios. 240 m. Terrasses de culture avec oliviers et amandiers en cours de réaménagement et broussailles à *Cistus* div. sp. avec *Cupressus sempervirens*, *Quercus aegilops*, *Spartium junceum*. 7.IV.2011: *Op. leoc*.
137. KB6671 1,3 km SSE Otzias. 150 m. Sur schistes, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Calicotome villosa* et quelques petits *Quercus aegilops*. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leoc*.

138. KB6671 1,5 km SE-SSE Otzias. 170-180 m. Sur schistes, terrasses de culture abandonnées colonisées par phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec quelques grands *Quercus aegilops*. 29.III.2011: *Op. sicu*.
139. KB6672 0,7 km SSE Otzias. 80 m. Sur affleurements de schistes moussus, broussailles à *Spartium junceum* avec *Anemone pavonina* abondant, *Asphodelus aestivus*, *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
140. KB6672/3 0,6 km ENE Otzias. 80 m. Sur psammites, terrasses de culture terreuses colonisées par phrygana claire à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
141. KB6673 0,7 km N-NO Otzias. 30 m. Sur terrain en cours de lotissement, phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Satureja thymbra*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. sicu*.
142. KB6673 0,9 km NE-NNE Otzias. 60 m. Relique de garrigue à *Calicotome villosa*, *Thymus capitatus* en contrehaut de la route. 29.III.2011: *Op. leoc*.
143. KB6673 1 km NE-NNE Otzias. 60 m. Phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista acanthoclada*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 29.III.2011: *Op. iric*, *Op. leuc*, *Op. sicu*.
144. KB6674 Cap Pervelos. 40 m. Phrygana dense à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec quelques *Astragalus* sp. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. phry*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
145. KB6766 0,25 km SO Panaghia. 430 m. Jeune chênaie à *Quercus aegilops* avec *Spartium junceum*. 1.IV.2011: *Ne. lact*.
146. KB6767 0,1 km NO Agh. Stylianos. 490 m. Enclos avec quelques *Quercus aegilops* et cistaie à *Cistus salvifolius*. 8.IV.2011: *Da. roma*, *Ne. lact*.
147. KB6767 0,5 km O Panaghia. 460 m. Cistaie avec quelques *Quercus aegilops* et *Spartium junceum*. 1.IV.2011: *Ne. lact*.
148. KB6768 0,4 km NE Pigi Sotiras. 400 m. Sur terrasses, chênaie claire à *Quercus aegilops* avec cistaie à *Cistus* div. sp. et phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 6.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
149. KB6769 1 km ONO Agh. Triada. 260 m. Chênaie à *Quercus aegilops* avec garrigue à *Cistus* div. sp., *Sarcopoterium spinosum*. 13.IV.2011: *Op. ferr*.
150. KB6770 Agh. Vassilios. 260 m. Anciennes terrasses de culture eutrophes, herbeuses, avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* et de nombreux jeunes *Quercus aegilops*. 30.III.2011: *Op. bomb*.
151. KB6771 1,7-1,8 km ESE Otzias (Kalamos). 180 m. Sur anciennes terrasses de culture, phrygana herbeuses claires à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Pyrrhus amygdaliformis*, *Quercus aegilops*, *Spartium junceum*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. icar*, *Op. leoc*.
152. KB6772 0,5 km E Otzias. 70 m. Phrygana herbeuse claire à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*. 30.III.2011: *Op. leoc*.
153. KB6772 0,7 km ENE Otzias. 80 m. Sur psammites, terrasses de culture terreuses, colonisées par phrygana claire à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
154. KB6772 1,7 km SE-ESE Otzias (Kalamos). 200 m. Sur anciennes terrasses de culture, phrygana herbeuse très claire à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Pyrrhus amygdaliformis*, *Quercus aegilops*, *Spartium junceum*. 30.III.2011: *Op. bomb*, *Op. leoc*.

155. KB6772 Agh. Spiridonon (Otzias). 150 m. Terrasses de culture avec *Asphodelus aestivus*, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 30.III.2011: *Ne. lact.*
156. KB6773 0,8 km ENE Otzias. 100 m. Sur psammites, terrasses de culture terreuses, colonisées par phrygana claire à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
157. KB6773 Ladou. 100 m. Phrygana à *Calicotome villosa*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus* 29.III, 17.IV.2011: *An. pyra*, *At. frag*, *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. peli*, *Op. sicu*, *Op. spec*, *Ve papi*.
158. KB6773 Paouras. 160-180 m. À proximité d'une petite carrière de marbre abandonnée, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
159. KB6865 0,6 km SO Agh. Nicholaos (Orkos). 10 m. Sur colluvions, broussailles à *Spartium junceum* avec *Ferula communis* abondant. 1.IV.2011: *Se. berg*.
160. KB6865 1 km SO Agh. Nicholaos (Orkos). 40 m. Ourlet moussu de broussailles à *Euphorbia dendroides*, *Salvia triloba*, *Spartium junceum*. 1.IV.2011: *Op. ferr*.
161. KB6866 2,25 km S Pera Meria. 250 m. Sur affleurements de marbre, garrigue à *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Acer sempervirens*. 1.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
162. KB6866 Grikou. 320 m. Pâturage avec *Asphodelus aestivus* abondant, *Genista sphacelata*, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*. 13.IV.2011: *Op. bomb*.
163. KB6867 1,5 km SSO Pera Meria. 380 m. Talus herbeux avec *Sarcopoterium spinosum* et *Spartium junceum*. 1.IV.2011: *Op. sicu*.
164. KB6868 0,3 km SO Agh. Nicholaos. 400 m. Sur terrasses, pâturage et chênaie claire à *Quercus aegilops* avec cistaie et phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 6.IV.2011: *Ne. lact.*
165. KB6868 0,5 km SO Pera Meria. 350 m. Terrasses de cultures avec *Cistus* sp., *Lupinus hirsutum* abondant, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 1.IV.2011: *Ne. lact.*
166. KB6869 0,1 km SO Agh. Constantinos. 340 m. Terrasses de culture abandonnées, herbeuses, pâturées, avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum* et quelques *Pyrrhus amygdaliformis*. 1.IV.2011: *Op. ferr subt.*
167. KB6869 0,5 km ONO Agh. Triada. 300 m. Anciennes terrasses de culture colonisées par phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Acer sempervirens*. 13.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Se. ling*.
168. KB6869 0,7 km ONO Agh. Triada. 270 m. Ourlet de broussailles à *Acer sempervirens*, *Quercus aegilops*, *Spartium junceum*. 13.IV.2011: *Op. ferr*.
169. KB6870 1 km SE-ESE Agh. Phanourios. 240 m. Phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum* avec quelques grands *Quercus aegilops* et petits *Acer sempervirens*. 13.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Se. ling*.
170. KB6871 0,75 km ENE Agh. Theodori (Soros). 280 m. Phrygana dense, par places incendiée, à *Sarcopoterium spinosum* avec *Calicotome villosa*, *Spartium junceum*. 10.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leuc*, *Op. sicu*.
171. KB6872 2,2 km E Otzias. 190 m. Phrygana claire, herbeuse, à *Asrtragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*. 10.IV.2011: *Op. sicu*.
172. KB6873 0,8 km E sommet du Paouras. 160-170 m. Sur affleurement de marbre, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp. 29.III.2011: *Op. bomb*.

173. KB6965 Rive S de la baie d'Orkos. 5 m. Sur marbre et psammite, phrygana dense à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec quelques *Euphorbia dendroides*. 1.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. icar*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Se. berg*, *Se. orie senn*.
174. KB6966 0,4 km N Agh. Nicholaos (Orkos). 80-120 m. Ourlet de phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*. 1.IV.2011: *Op. ferr*, *Op. sicu*, *Se. berg*.
175. KB6967 0,3 km ONO Baie de Sykamnia. 10 m. Sur marbre, garrigue eutrophe pâturée à *Calicotome villosa*, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum* avec 2 grands oliviers. 13.IV.2011: *An. pyra*.
176. KB6968 0,1 km E Agh. Christos. 220 m. Sur affleurements rocheux en pente, garrigue claire et moussue, par places phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Asphodelus aestivus*. 1.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. sicu*.
177. KB6968 0,3 km ENE Pera Meria. 280 m. Terrasses de cultures avec *Cistus* sp., *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 1.IV.2011: *Ne. lact*.
178. KB6968 0,5 km NO Baie de Vatala. 160 m. Phrygana pâturée à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Asphodelus aestivus*, *Satureja thymbra*. 13.IV.2011: *At. frag*, *Op. leoc*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Ve. papi*.
179. KB6968/9 0,4 km E Agh. Christos. 200 m. Dans une zone de contact entre marbre et psammites, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 1.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Op. sicu*, *Ve. papi*.
180. KB6969 0,4 km ENE Pera Meria. 280 m. Terrasses de culture avec *Cistus* sp., *Lupinus hirsutum* abondant, *Quercus aegilops*, *Sarcopoterium spinosum*. 1.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Se. ling*.
181. KB6970 0,3 km E Agh. Georgios (Vallée du Spathi). 50 m. Sur affleurements de schistes, broussailles à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 6.IV.2011: *Se. berg*.
182. KB6970 1,3 km OSO-SO Moni Kastriani. 280 m. Sur affleurements de marbre, phrygana claire à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Fumana arabica*. 6.IV.2011: *Op. leoc*, *Ve. papi*.
183. KB6971 0,5 km ONO Moni Kastriani. 140-150 m. Phrygana à *Astragalus* sp., *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Gynandris sisyrinchium*. 29.III.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Op. sicu*.
184. KB6971 1 km O Moni Kastriani. 280 m. Anciennes terrasses de culture colonisées par phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Cistus albidus*, *C. salvifolius*. 6.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. ferr*, *Op. leuc*, *Op. sicu*.
185. KB6972 1 km NO-ONO Moni Kastriani. 160 m. Sur affleurement de marbre, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp., *Gynandris sisyrinchium*. 29.III.2011: *Op. bomb*, *Op. leoc*, *Op. sicu*.
186. KB6972 Sklavou. 190 m. Sur affleurement de marbre, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp., *Gynandris sisyrinchium*. 29.III.2011: *Op. bomb*.
187. KB7067 Cap Sykamnia. 60 m. Anciennes terrasses de culture en cours de lotissement avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 13.IV.2011: *Se. ling*.
188. KB7067/8 0,4-0,6 km N-NNO Baie de Sykamnia. 120 m. Anciennes terrasses de culture en cours de lotissement avec phrygana par places dense à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 13.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Se. ling*, *Se. berg* × *Se. ling*, *Ve. papi*.

189. KB7068 0,5 km SO Paralia Psili Ammos. 100 m. Anciennes terrasses de culture en cours de lotissement avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 13.IV.2011: *Ve. papi*.
190. KB7069 0,5 km SE Panaghia (Baie de Spathi). 60 m. Sur affleurements de marbre, phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 6.IV.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. leuc*, *Op. sicu*.
191. KB7070 1 km SSE Moni Kastriani. 150 m. Sur affleurements de schistes, ourlet de phrygana à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 6.IV.2011: *Op. bomb*.
192. KB7070 1,3-1,4 km SSE Moni Kastriani. 100 m. Sur affleurements de marbre, vastes pâtures encloses, terrassées, colonisées par phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Cistus albidus*, *C. salvifolius*, *Pistacia lentiscus*. 6.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. ferr*, *Op. leoc*, *Op. leuc*, *Op. paro*, *Op. sicu*, *Se. berg*, *Se. ling*, *Ve. papi* 2.
193. KB7070 1,8 km SSE Moni Kastriani. 100 m. Sur affleurements de marbre, vastes pâtures encloses, terrassées, colonisées par phrygana à *Calicotome villosa*, *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Cistus albidus*, *C. salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 6.IV.2011: *An. pyra*, *Op. sicu*, *Ve. papi* 2.
194. KB7071 0,2 km NNO Moni Kastriani. 130 m. Sur affleurement de marbre, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone pavonina*, *Asphodelus aestivus*, *Astragalus* sp., *Gynandrisis sisyriuchium*. 29.III.2011: *Op. bomb*.
195. KB7169 0,8 km E Panaghia (Baie de Spathi). 90 m. Phrygana à *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Pistacia lentiscus*. 6.IV.2011: *Op. leoc*, *Ve. papi* 2.
196. KB7170 0,6 km ENE Panaghia (Baie de Spathi). 100 m. Phrygana à *Genista sphacelata*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Olea europaea* subsp. *oleaster*, *Pistacia lentiscus*. 6.IV.2011: *Op. bomb*, *Op. leoc*, *Se. berg*, *Ve. papi* 2.



Nouvelles contributions nomenclaturales aux Orchidées d'Europe

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *New nomenclatural and taxonomical contributions to European Orchids.* Some new combinations for European Orchids are formally made.

Key-Words: Orchidaceae; nomenclature, European and Mediterranean flora. *Dactylorhiza fuchsii* var. *fuchsii* f. *meyeri*, *Dactylorhiza incarnata* var. *lobelii* f. *dunensis*, *Dactylorhiza maculata* var. *maculata* f. *arduennensis*, *Epipactis helleborine* var. *moratoria*, *Neotinea lactea* var. *corsica*, *Ophrys samia*, *Vermeuleniana papilionacea* var. *papilionacea* f. *rubra*.

La préparation d'une quatrième édition française revue et augmentée du «Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient» ainsi que la parution prochaine d'une deuxième édition mise à jour du «Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux» nécessitent, pour des raisons de cohérence systématique, de changer le rang de quelques taxons. La justification taxonomique de ces changements apparaîtra évidemment dans ces ouvrages.

***Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) SOÓ var. *fuchsii* f. *meyeri* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE
comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Orchis maculata* var. *meyeri* REICHENBACH. Icon. Fl. Germ. Helv. 13/14: 67 (1851).

***Dactylorhiza incarnata* (L.) SOÓ var. *lobelii* (VERMEULEN) SOÓ f. *dunensis* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE comb. nov.**

Basionyme: *Orchis latifolia* var. ["a"] *lapponica* LAESIEDIUS ex REICHENBACH fil. f. ["bb"] *dunensis* REICHENBACH fil. Icon. Fl. Germ. Helv. 13/14: 59 (1851).

Typus: Bat. Pays-Bas, dunes de Wassenaar.

***Dactylorhiza maculata* (L.) SOÓ var. *maculata* f. *arduennensis* (ZADOCKS) P. DELFORGE comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Dactylorhiza arduennensis* ZADOCKS. Bull. Soc. Naturalistes Luxemb. 59: 37 (1954).

***Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) P. DELFORGE comb. et stat. nov.**

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

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

Manuscrit déposé le 31.VII.2011, accepté le 1.X.2011.

Les Naturalistes belges, 2011, 92, hors-série - spécial Orchidées n°24 [ISSN: 0028-0801]: 202-203

Neotinea lactea (POIRET) R.M. BATEMAN, PRIDGEON & M.W. CHASE var. *corsica* (VIVIANI)
P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Orchis corsica* VIVIANI. Fl. Cors. Prodr.: 16. (1824).

Ophrys samia (P. DELFORGE) P. DELFORGE **comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Ophrys episcopalis* POIRET var. *samia* P. DELFORGE. *Natural. belges* 89 (Orchid 21):
205 (2008).

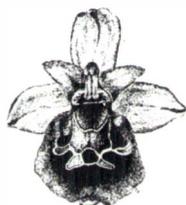
Serapias cordigera L. var. *mauritanica* (E.G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS) E. NELSON ex
P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Serapias pseudocordigera* (SEBASTIANI) MORIC var. *mauritanica* E.G. CAMUS, BERGON
& A. CAMUS. *Monogr. Orchid.*: 51 (1908).

Synonyme: *Serapias cordigera* (SEBASTIANI) MORIC var. *mauritanica* ["mauretanic"] (E.G. CAMUS,
BERGON & A. CAMUS) E. NELSON. *Monogr. Serapias.*: 24 (1968), **comb. inval.** (**basion. non rite cit.**).

Vermeulenia papilionacea (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *papilionacea* f. *rubra*
(JACQUIN) P. DELFORGE **comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Orchis rubra* JACQUIN *Icon. Pl. Rar.* 1: 18, tab. 183 (1786).



Index des nouveautés nomenclaturales de ce numéro

[Index of nomenclatural novelties in *Natural. belges* 92, h-s (Orchid. 24): 2011]

Orchidaceae

Dactylorhiza devillersiorum P. DELFORGE sp. nova: 79.

Dactylorhiza elata (POIRET) SOO var. *occitanica* (GENIEZ, MELKI, PAIN & SOCA) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 21.

Dactylorhiza fuchsii (DRUCE) SOO var. *fuchsii* f. *meyeri* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 202.

Dactylorhiza incarnata (L.) SOO var. *lobelii* (VERMEULEN) SOO f. *dunensis* (RCHB. fil.) P. DELFORGE comb. nov.: 202.

Dactylorhiza maculata (L.) SOO var. *maculata* f. *arduemensis* (ZADOKKS) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 202.

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *castanearum* A. GÉVAUDAN, M. NICOLE & J.-Ph. ANGLADE var. nova: 34.

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 202.

Gymnadenia R. BROWN sectio *Junctura* P. DELFORGE sectio nova: 121.

Gymnadenia rubra var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE comb. nov.: 108.

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 107.

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIC) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 107.

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *rosea* (C. BOILLAT & V. BOILLAT) P. DELFORGE comb. nov.: 108.

Neotinea lactea (POIRET) R.M. BATEMAN, PRIDGEON & M.W. CHASE var. *corsica* (VIVIANI) P. DELFORGE comb. nov.: 202.

Ophrys xduchateauana P. DELFORGE nothosp. nat. nova: 30, 32.

Ophrys samia (P. DELFORGE) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 203.

Serapias cordigera L. var. *mauritanica* (E.G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS) E. NELSON ex P. DELFORGE comb. nov.: 203.

Vermeuleniana papilionacea (L.) Å. LÖVE & D. LÖVE var. *papilionacea* f. *rubra* (JACQUIN) P. DELFORGE comb. et stat. nov.: 203.

Prix de vente du numéro 24

(port inclus pour l'Europe / *shipping for Europe included*) = 30 euros

Liste de prix de vente des numéros précédents

(port inclus / *shipping included*)

orchid n°1 (1986)	10 euros	orchid n°12 (1999)	20 euros
orchid n°2 (1988)	10 euros	orchid n°13 (2000)	20 euros
orchid n°3 (1989)	10 euros	orchid n°14 (2001)	20 euros
orchid n°4 (1990)	10 euros	orchid n°15 (2002)	20 euros
orchid n°5 (1992)	10 euros	orchid n°16 (2003)	20 euros
orchid n°6 (1993)	10 euros	orchid n°17 (2004)	25 euros
orchid n°7 (1994)	15 euros	orchid n°18 (2005)	25 euros
orchid n°7s (1994)	15 euros	orchid n°19 (2006)	25 euros
orchid n°8 (1995)	15 euros	orchid n°20 (2007)	25 euros
orchid n°9 (1996)	15 euros	orchid n°21 (2008)	25 euros
orchid n°10 (1997)	15 euros	orchid n°22 (2009)	30 euros
orchid n°11 (1998)	15 euros	orchid n°23 (2010)	30 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: BE82 6115 5489 8068; BIC: BDCHBE22
de DELFORGE - ON, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Étranger

Par **virement** SEPA au compte IBAN: BE82 6115 5489 8068; BIC: BDCHBE22 de «DELFORGE-ON», avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique, en précisant "sans frais pour le destinataire" (ou en envoyant de l'argent cash dans une enveloppe opaque en courrier prioritaire, non recommandé).

Foreign payments: by SEPA Giro "our costs" into the account IBAN: BE82 6115 5489 8068; BIC: BDCHBE22 of «DELFORGE - ON», avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgium (or by sending cash by priority landmail not registred).





Sommaire

DELFORGE, P., ÉVRARD, D. & MAST DE MAEGHT, M. - Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2009-2010	1
DELFORGE, P. - Le <i>Dactylorhiza</i> d'Occitanie: statut et nomenclature	14
DELFORGE, P. - Remarque sur la nomenclature de la Nigritelle du Mont Cenis	25
DELFORGE, P. - <i>Ophrys x duchateauana</i> nothosp. nat. nova	30
GÉVAUDAN, A., NICOLE, M. & ANGLADE, J.-Ph. - <i>Epipactis helleborine</i> var. <i>castaneorum</i> une nouvelle variété pour la flore de France	33
BAETEN, F., DIERCKX, J. & DELFORGE, P. - Présence en Belgique d'un <i>x Dactyloдения</i> , hybride intergénérique naturel entre <i>Dactylorhiza</i> et <i>Gymnadenia</i>	45
DELFORGE, P. - Le <i>Dactylorhiza</i> de Haute-Marne (52, France): <i>Dactylorhiza devillersiorum</i> sp. nova	71
DELFORGE, P. - <i>Gymnadenia rubra</i> WETSHEN et la taxonomie des nigritelles apomictiques	87
DELFORGE, P. - <i>Gymnadenia</i> , <i>Gymnigritella</i> ou <i>Nigritella</i> ? Comment classer la Gymnigritelle de Rune ?	117
DELFORGE, P. - Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce)	124
DELFORGE, P. - Nouvelles contributions nomenclaturales aux Orchidées d'Europe	202
Index des nouveautés nomenclaturales	204

Date de publication: 25.X.2011

En couverture: silhouette d'Orchis mâle [*Orchis mascula* (L.) L.] par Eliza KLOPFENSTEIN.