

Orchis et monophylie

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Orchis and monophyly*. Even after the creation, around 1950, of the distinct genus *Dactylorhiza* gathering the 'Orchis' with palmated root tubers, the rest of the genus *Orchis* remained species rich, comprising 7 species groups and seeming still heterogeneous. As a result, *Vermeulenia* was created in 1972 for the species of the *Orchis papilionacea* group, *Anteriorchis* in 1989 for the species of the *Orchis coriophora* group. More recently, genetic research has confirmed that *Orchis* is polyphyletic and an extensive taxonomic revision was published. Four monophyletic groups, based on *O. palustris*, *O. papilionacea*, *O. coriophora*, and *O. morio* respectively were placed in an expanded *Anacamptis*, whilst the *Orchis tridentata* group was placed in an expanded *Neotinea*. Consequently, *Orchis* s. str. comprises the *O. mascula* and the *O. militaris* species groups, with *Aceras anthropophorum*. This arrangement has not received an unanimous approval notably because of the conflicting results obtained by other approaches, mainly genetic, karyological and morphological, to the phylogenetics of *Orchidinae*, particularly for *Anacamptis pyramidalis*. The splitting of *Orchis* s.l. remains justified, but other fusions, incorporations, and separations were advocated.

In 2008, a formal proposition for another classification was made. *Anacamptis* and *Neotinea* remain monospecific, whilst *Orchis* s.l. is divided into 4 genera: (i) *Orchis* s. strictissimo consisting of the *O. militaris* group and *Aceras anthropophorum*, (ii) *Androrchis* gen. nov. consisting of the *O. mascula* group, (iii) *Odontorchis* gen. nov. consisting of the *O. tridentata* group, and (iiii) *Herorchis* gen. nov. gathering the species of the *Orchis palustris* - *papilionacea* - *coriophora* - *morio* complex. This new classification was rapidly criticized mainly because (i) the splitting of *Orchis* s. str., which seems monophyletic, create a taxon apparently polyphyletic: *Androrchis*, (ii) *Herorchis* seems paraphyletic, and, furthermore, (iii) the name *Vermeulenia* (1972) has priority over *Herorchis* (2008) if *Orchis papilionacea* (= *Vermeulenia papilionacea*) is inserted into *Herorchis*.

Nevertheless, another classification is possible, which respects the geneticists' requirement of monophyly, shows a strong correlation with the morphological and karyological evidences, and does not need numerous new names. (i) *Neotinea* expanded and *Orchis* s. str. comprising the *Orchis mascula* and the *O. militaris* species groups, with *Aceras anthropophorum*, are accepted, (ii) *Anacamptis* remains monospecific, (iii) the *Orchis palustris* - *papilionacea* - *coriophora* - *morio* complex is divided into *Anteriorchis* (monophyletic, 3 species, the former *Orchis coriophora* group), *Herorchis* (monophyletic, restricted to the 7 species of the former *Orchis morio* group), *Paludorchis* gen. nov. (monophyletic, comprising the 5 species of the former *Orchis palustris* group), and *Vermeulenia* (monophyly uncertain, comprising 3 species: the former *Orchis papilionacea*, *O. collina*, and *O. cyrenaica*). The nomenclatural changes necessitated by this classification are formally made. A list of nothogenus and nothospecies subsequent to this changes is provided.

Key-Words: *Orchidaceae*, Systematics, Phylogenetics, *Orchis* s.l., *Anacamptis*, *Anteriorchis*, *Herorchis*, *Paludorchis* gen. novum, *Vermeulenia*.

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 1.XI.2009, accepté le 12.XI.2009.

Les Naturalistes belges, 2009, 90, hors-série - spécial Orchidées n°22 [ISSN: 0028-0801]: 15-35

Introduction

Depuis sa création par LINNÉ (1753), le genre *Orchis* a été considéré comme hétérogène et a connu des traitements taxonomiques divers. LINNÉ basait en grande partie sa classification des Orchidées sur la longueur de l'épéron du labelle. Il tenait donc notamment *Limodorum abortivum* et *Platanthera bifolia* pour des *Orchis* (= respectivement *O. abortiva* L. et *O. bifolia* L.), ce qui permet de comprendre le travail d'élagage que les systématiciens ont effectué en 250 ans environ pour tenter, essentiellement à partir d'analyses morphologiques, de faire du genre *Orchis* un taxon de plus en plus naturel, c'est-à-dire tendant à être formé de tous les descendants d'un ancêtre commun à l'exclusion de tout autre. Outre *Limodorum* et *Platanthera*, ont été séparés d'*Orchis* notamment les espèces composant les genres *Anacamptis*, *Barlia*, *Coeloglossum*, *Comperia*, *Gymnadenia* (sans les Nigritelles, que LINNÉ avait intégrés au genre *Satyrium*), *Habenaria*, *Himantoglossum*, *Neotinea*, *Steveniella*, *Traunsteinera* et, au milieu du siècle dernier, *Dactylorhiza* [séparation en l'occurrence initiée par KLINGE (1898) et achevée par VERMEULEN (1947), sub nom. *Dactylorchis*].

Plus récemment, au départ d'analyses caryologiques, enzymatiques ou chimiques, certains autres groupes d'espèces ont été détachés d'*Orchis* et érigés en genres distincts, par exemple le groupe d'*O. papilionacea* (sensu DELFORGE 2005, 2006A) devient le genre *Vermeulenia* (LÖVE & LÖVE 1972), celui d'*Orchis coriophora* le genre *Anteriorchis* (STRACK et al. 1989), tandis qu'au contraire, *Aceras anthropophorum*, que LINNÉ considérait comme un *Ophrys*, est assez souvent incorporé dans le genre *Orchis*.

La "classification BPC"

Ce sont bien entendu les résultats des analyses génétiques et moléculaires qui ont, ces dernières années, profondément bouleversé la conception de ce qui restait vers 1990 du genre *Orchis* de LINNÉ. Les premières études génétiques (notamment BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997) ont été basées sur le séquençage de l'ADN ribosomal, technique appliquée pour la première fois aux Orchidacées comme aux Monocotylédones, d'ailleurs. Au vu des résultats, les promoteurs de ces analyses ont proposé, pour réaliser la monophylie du genre *Orchis*, d'intégrer le groupe d'*Orchis tridentata* (sensu DELFORGE 1994) dans un genre *Neotinea* agrandi et de transférer la constellation des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea* dans un genre *Anacamptis* lui aussi considérablement amplifié (Fig. 1). Ne resteraient dans le genre *Orchis* que les groupes d'*O. mascula* et d'*O. militaris*, avec *Aceras anthropophorum* (BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997). Des études ultérieures, basées sur la même technique, mais néanmoins confrontée à d'autres approches, semblent confirmer ces propositions initiales (par exemple, BATEMAN et al. 2003).

L'approche génétique étant considérée par ses promoteurs comme la plus efficace pour établir des phylogénies robustes, l'un d'entre eux va tenter d'imposer les résultats obtenus, qu'il tient pour des «évidences explicites»

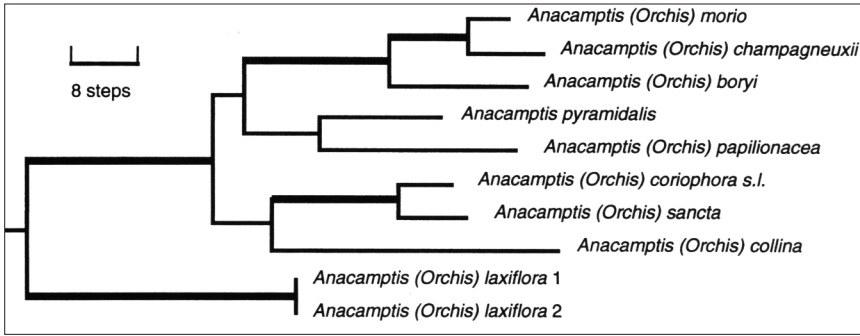


Fig. 1. Cladogramme publié par BATEMAN et al. (1997: 119) qui a été à la base de l'expansion du genre *Anacamptis*. *Orchis laxiflora* forme un clade clairement séparé des autres; *O. coriophora* et *O. sancta* un autre, *O. boryi*, *O. morio* et *O. champagneuxii* un troisième. Le positionnement d'*Anacamptis pyramidalis*, d'*Orchis collina* et d'*O. papilionacea* est moins robustement établi et va fluctuer (voir fig. 2, ci-dessous).

ou de la «science réelle», en utilisant un 'discours d'autorité' (au sens de BOURDIEU 1982) dans lequel sont dénigrées toutes les autres approches et classifications. Celles-ci sont qualifiées, au mieux, d'intuitives ou traitées de «spéculation autoritaires non-scientifiques» (BATEMAN 2001, 2009). Il s'agit bien entendu d'appliquer l'intégralité des vues proposées par BATEMAN et al. (1997, 2003), nullement de faire un choix dans leurs propositions, ni de les confronter à d'autres faits ou d'autres approches et d'en tirer d'autres conclusions taxonomiques: «Other, less enthusiastic authors have simply 'cherry picked' selected portion of the BPC [= Bateman, Pridgeon & Chase] classification that they found convenient [...]. I would prefer the BPC classification to be wholly rejected [...] than partly accepted on the grounds that some parts of the classifications 'feel right' to the authors and other parts do not.» (BATEMAN 2009: 294).

En d'autres termes, la "classification BPC" est à prendre ou à laisser.

La technique génétique qui a suscité la "classification BPC", peut sembler efficace pour les taxons supérieurs au genre, mais elle paraît souvent incapable de discriminer clairement les espèces (Fig. 2) et donc de placer avec certitude certains genres monospéc-

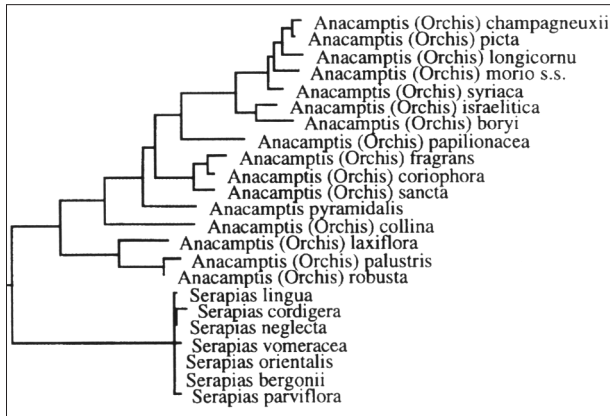


Fig. 2. Partie du phylogramme publié par BATEMAN et al. (2003: 9). La mauvaise discrimination des espèces composant le genre *Serapias* est bien visible. Dans le clade *Anacamptis*, les positions d'*A. pyramidalis*, d'*A. collina* et d'*A. papilionacea* ne sont plus les mêmes que dans le cladogramme publié par BATEMAN et al. (1997: 119), reproduit à la fig. 1 ci-dessus.

fiques dans les arbres généalogiques. De plus, il est bien connu que les arbres généalogiques basés sur les gènes ('gene trees') ne sont pas congruents avec les arbres généalogiques des espèces ('species trees') pour de multiples raisons (cf. par exemple NICHOLS 2001, SCHAAL & LEVERICH 2001; SCHLÜTER 2006). La technique utilisée par BATEMAN et al. est donc de plus en plus critiquée, délaissée ou complétée par de nouvelles approches génétiques, notamment celle du LEAFY (SCHLÜTER et al. 2007), considérée comme prometteuse par BATEMAN lui-même (2009: 266), alors qu'elle parvient à discriminer les "micro-espèces" d'*Ophrys* pourtant bien trop nombreuses à ses yeux (par exemple DEVEY et al. 2008; BATEMAN 2009: 268).

Les incohérences et le manque apparent de fiabilité de certains résultats des premières analyses génétiques conduites par BATEMAN et al. (1997, 2003), appliquées aux Orchidées, et plus particulièrement au genre *Orchis*, n'ont évidemment pas échappés aux orchidologues et des critiques sur la méthode comme sur les résultats ont été publiées (par exemple BUTTLER 2001; WUCHERPENNIG 2002; KLEIN 2004; PAULUS & SCHLÜTER 2007), sans que la proposition initiale de BATEMAN et al. (1997) et de PRIDGEON et al. (1997) de scinder le genre *Orchis* entre *Anacamptis*, *Orchis* et *Neotinea*, avec les transferts d'espèces que cela implique, ne soit remise en cause. Tout au plus, ainsi que le regrette BATEMAN (2009: 294), certains auteurs ont-ils cru bon de n'utiliser qu'une partie de cette proposition (par ex. LAMBINON et al. 2004, qui acceptent un genre *Neotinea* agrandi au groupe d'*Orchis tridentata*, mais conservent le genre *Anacamptis* monospécifique).

Plus récemment, une critique plus développée de la "classification BPC" a paru qui tire d'autres conclusions taxonomiques et nomenclaturales pour le genre *Orchis* (TYTECA & KLEIN 2008). TYTECA et KLEIN notent, entre autres, que les cladogrammes générés par le traitement statistique des données génétiques sont instables et peuvent varier, parfois fortement, par exemple en fonction (1) de l'échantillonnage des taxons analysés, (2) de la technique génétique mise en œuvre, (3) des algorithmes utilisés dans le traitement statistique des matrices obtenues, ou encore (4) de la modification du groupe externe permettant l'enracinement du cladogramme. Et de citer le cas de *Coeloglossum viride*, qui s'insère parmi les *Dactylorhiza* dans les cladogrammes de BATEMAN et al. (1997, 2003) et de PRIDGEON et al. (1997), mais qui reste en dehors du clade formé par les *Dactylorhiza* dans les analyses génétiques conduites par DEVOS et al. (2006).

Un autre exemple, particulièrement révélateur, mais non relevé par TYTECA et KLEIN (2008), est celui du positionnement d'*Anacamptis pyramidalis*. Dans une première analyse (BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997), *A. pyramidalis* forme un clade avec *Orchis papilionacea* dans un ensemble où figurent, d'une part un clade composé d'espèces du groupe d'*O. morio*, d'autre part un clade formé d'*O. collina* puis d'*O. coriophora* s.l. et d'*O. sancta*. Cet ensemble est sœur d'un clade très séparé, composé par 2 échantillons d'*O. laxiflora* (Fig. 1 p. 17). Avec l'adjonction de nouvelles espèces dans l'analyse, la situation évolue un peu (Fig. 2 p. 17) mais confirme le branchement d'*Anacamptis*

pyramidalis au cœur de l'ensemble des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea* (BATEMAN et al. 2003). Ceci permet à BATEMAN d'écrire (2009: 258): «*Anacamptis pyramidalis* is undoubtedly deeply embedded within the remainder of the expanded genus.» et (ibid.: 293): «And I agree with TYTECA & KLEIN (2008) regarding "the necessity of avoiding hasty conclusions" [...]. But the generic re-circumscriptions of BPC have since been supported by many subsequent data-based studies [...].». Ces affirmations ne sont pas exactes.

En effet, dans leur analyse phylogénétique du genre *Orchis* à partir de l'ADN chloroplastique, COZZOLINO et al. (1998) obtiennent, dans leurs deux cladogrammes les plus parcimonieux (Fig. 3, p. suivante), une toute autre configuration: *Anacamptis pyramidalis* y forme un clade avec *Serapias vomeracea*, tandis que l'ensemble des *Orchis* s. str. (= sensu BATEMAN et al.) en constitue un autre avec *Dactylorhiza saccifera*. Un dernier clade est constitué par des espèces de la constellation des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea*. Appliquant l'analyse par bootstrapping à leurs matrices, COZZOLINO et al. (1998) obtiennent un «majority rule consensus tree» assez semblable à leurs deux cladogrammes. Si l'on suit les résultats de COZZOLINO et al. et la volonté souvent affirmée de BATEMAN et al. de réduire le nombre de genres monospécifiques, il faudrait incorporer *Anacamptis* L.C.M. RICHARD 1818 dans *Serapias* L. 1753. Il existe d'ailleurs des caractères morphologiques communs à *Anacamptis pyramidalis* et aux *Serapias* et un hybride a été décrit (*Serapicamptis forbesii* GODFREY 1921). *Serapias pyramidalis* donc ?

Contrairement à ce qu'affirme BATEMAN (2009), les travaux de COZZOLINO et al., qu'il considère par ailleurs comme importants, ne confirment donc pas le positionnement d'*Anacamptis pyramidalis* dans l'ensemble des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea*, ce qui montre qu'une partie des résultats obtenus jusqu'à présent par BATEMAN et al. restent entachés d'incertitudes. Il s'agit donc bien de probabilités et d'hypothèses qui doivent être, à ce stade, confirmées par d'autres approches basées sur l'analyse d'autres faits et données, intrinsèques et extrinsèques. C'est ce que j'ai écrit à plusieurs reprises [par exemple: « La systématique est donc, comme toute science, un travail de recherches en perpétuel progrès, ensemble d'hypothèses menant à des conclusions provisoires, d'autant plus aujourd'hui que les techniques d'investigations évoluent très vite.» (DELFORGE 2005: 17)]. Ce passage du 'Guide des Orchidées d'Europe...' est cité par BATEMAN (2009: 294) pour démontrer, selon lui, que sa "classification BPC" est supérieure parce que fondée, non sur des hypothèses, mais sur des faits...

Il y aurait encore beaucoup à écrire sur les imprécisions et les vérités approximatives qui peuvent être relevées dans les publications de BATEMAN et de ses collaborateurs. Certaines ont déjà été relevées notamment par TYTECA et KLEIN (2008). Il reste cependant que l'approche génétique de la phylogénie des *Orchidaceae* en général et du genre *Orchis* en particulier est un outil encore un peu juvénile sans doute mais potentiellement puissant et que les informations qu'elle apporte méritent d'être prises en compte si elles sont confirmées par d'autres approches basées, elles aussi, sur l'analyse de

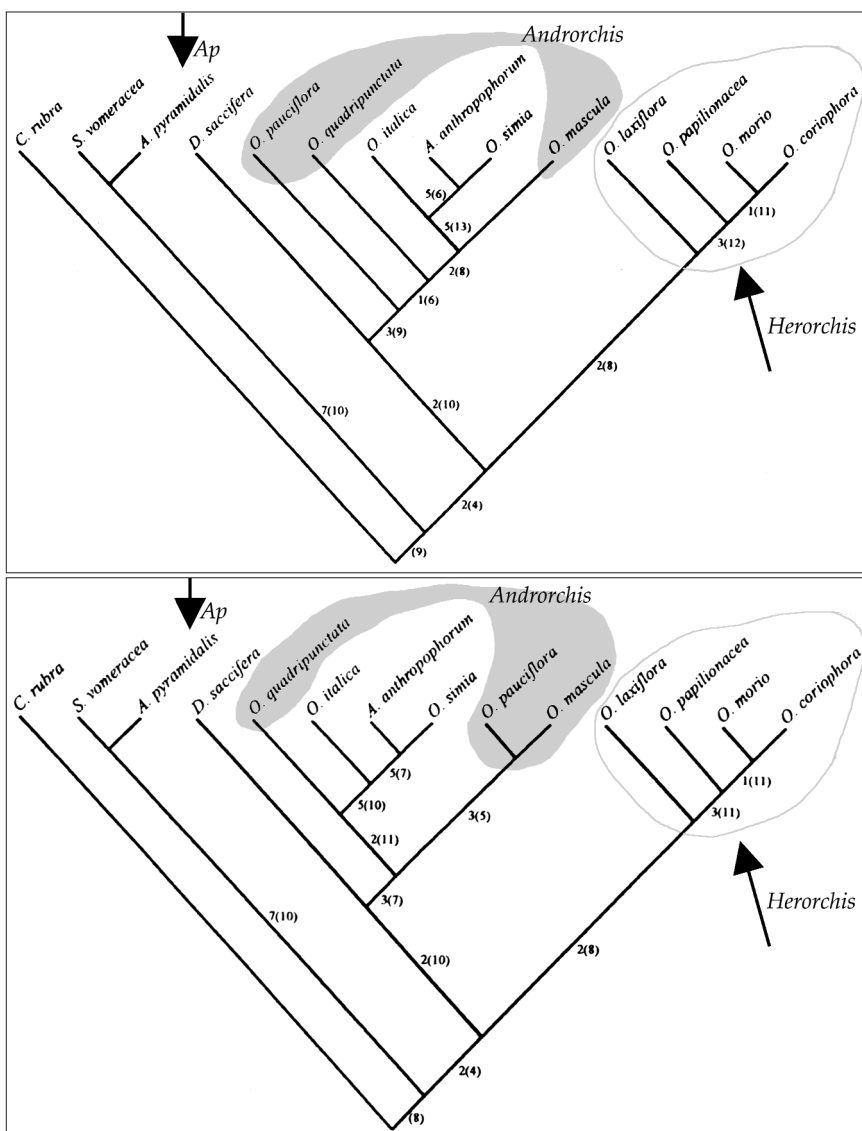


Fig. 3. Les 2 cladogrammes les plus parcimonieux publiés par COZZOLINO et al. (1998: 83) à partir d'une analyse basée sur l'ADN chloroplastique, avec *Cephalanthera rubra* comme groupe externe. Dans les 2 cas, *Anacamptis pyramidalis* (Ap) forme un clade avec *Serapias vomeracea*, sœur d'un ensemble composé par *Orchis* s.l. et *Dactylorhiza saccifera*. Dans cet ensemble, *Orchis laxiflora*, *O. papilionacea*, *O. morio* et *O. coriophora* forment un clade très séparé, rendant *Herorchis* monophylétique, mais ce genre doit alors être nommé *Vermeulenia*. Dans le clade réunissant les espèces restantes, *Dactylorhiza saccifera* occupe une position basale; il est sœur du reste des espèces; celles-ci sont rassemblées dans le genre *Orchis* par BATEMAN et al. (1997, 2003). Dans le cladogramme inférieur, *O. pauciflora* forme un clade avec *O. mascula*, ce qui n'est pas le cas dans le cladogramme supérieur. Dans les 2 cas, cependant, *Androrchis*, représenté en gris, est polyphylétique tandis qu'*Orchis* sensu BATEMAN et al. est monophylétique dans les 2 cladogrammes de COZZOLINO et al. comme dans ceux de BATEMAN et al.

faits. Par exemple, il ressort aussi bien des travaux de BATEMAN et al. (1997, 2003) que de ceux de COZZOLINO et al. (1998, 2001, 2004) que le genre *Orchis* s.l., tel qu'il est encore parfois présenté (par exemple KREUTZ 2004; BAUMANN et al. 2005, 2006; DELFORGE 2005, 2006A, 2007) est polyphylétique et qu'il convient de le scinder si l'on désire obtenir des taxons (plus) naturels. Cependant, comme nous venons de le voir, l'incorporation des *Orchis palustris - morio - coriophora - papilionacea* dans un genre *Anacamptis* agrandi, tel qu'elle est proposée fermement par BATEMAN et al. (1997, 2003) ne paraît pas suffisamment fondée actuellement, même du seul point de vue génétique.

La "classification S"

En partant de l'analyse cladistique de la structure du gynostème, SZLACHETKO (2001) est arrivé à des conclusions semblables et a réutilisé les genres *Anteriorchis* (pour le groupe d'*Orchis coriophora*) et *Vermeulenia* (pour le groupe d'*Orchis papilionacea* sensu DELFORGE 1994). Il a aussi transféré dans le genre *Barlia* les espèces de la Section *Robustocalcare* délimitée par HAUZINGER (1978), c'est-à-dire les espèces du groupe d'*Orchis spitzelii* (sensu DELFORGE 2005, 2006A), auxquelles est joint *O. collina*. Cette dernière option paraît en contradiction complète avec toutes les analyses génétiques publiées pour les genres *Orchis* s.l. et *Himantoglossum* s.l.

La "classification TK"

Sur la base notamment d'analyses morphologiques et caryologiques, TYTECA et KLEIN (2008) refusent l'incorporation des *Orchis palustris - morio - coriophora - papilionacea* dans le genre *Anacamptis* comme celui du groupe d'*Orchis tridentata* dans le genre *Neotinea*. Ils estiment devoir conserver les genres *Anacamptis* et *Neotinea* monospécifiques, mais scindent le genre *Orchis* en quatre genres, (1) *Odontorchis* gen. novum où sont rassemblées les espèces du groupe d'*Orchis tridentata*, (2) *Androrchis* gen. novum où sont rassemblées celles du groupe d'*Orchis mascula*, (3) *Orchis* formé par les seules espèces du groupe d'*Orchis militaris* et enfin (4) *Herorchis* gen. novum composé des espèces de la constellation des *Orchis palustris - morio - coriophora - papilionacea*.

Cette dernière option est malheureuse au moins du point de vue nomenclatural. En effet, si *Orchis coriophora* fait partie des *Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN 2008, le nom prioritaire du genre est *Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK 1989 et si *Orchis papilionacea* fait partie des *Herorchis*, ce qui est le cas, le nom prioritaire du genre est alors *Vermeulenia* Á. LÖVE & D. LÖVE 1972, ce qui nécessite d'abandonner *Herorchis* et de refaire de nombreuses combinaisons nomenclaturales dans le genre *Vermeulenia*, un nouveau bouleversement nomenclatural auquel KLEIN et TYTECA ne veulent pas procéder (D. TYTECA in litt.).

La solution taxonomique proposée par TYTECA et KLEIN (2008) pour réaliser la monophylie du genre *Orchis* s.l. en conservant les genres monospécifiques *Anacamptis* et *Neotinea* a provoqué une forte réaction de BATEMAN (2009) qui,

certain du positionnement d'*Anacamptis pyramidalis* au cœur de l'ensemble des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea*, considère qu'en créant le genre *Herorchis*, TYTECA et KLEIN (2008) ont formalisé un genre paraphylétique, ce qui n'est cependant pas le cas selon les cladogrammes de COZZOLINO et al. (1998, cf. fig. 3 p. précédente). BATEMAN (2009: 258-259) affirme encore que, plutôt que de diviser 'son' genre *Anacamptis* s.l. en deux, il eut mieux valu que TYTECA et KLEIN le scindent en 6 genres distincts et monophylétiques, soit le genre *Anacamptis*, monospécifique, auquel s'ajouteraient les genres correspondant respectivement aux clades d'*O. laxiflora*-*O. palustris*, d'*O. coriophora*, d'*O. papilionacea*, monospécifique, d'*O. collina*, monospécifique, et d'*O. morio*-*O. boryi*.

Selon BATEMAN et al. (1997: 118), le clade formé par *Orchis laxiflora* et ses alliés paraît en effet suffisamment distinct sur le plan génétique pour justifier la séparation au rang générique (Fig. 1), une conclusion confortée, ajoutent BATEMAN et al. (ibid.), par les études caryologiques de D'EMERICO et al. (1996) ainsi que par des particularités uniques dans le genre *Orchis* s.l. comme l'hygrophilie ou la répartition des feuilles le long de la tige et non en rosette basilaire. Un autre clade pourrait aussi constituer un genre selon BATEMAN et al. (1997: 118): celui formé par *Orchis coriophora* et ses alliés, distinct aussi bien par l'analyse génétique que par la structure des allozymes (ROSSI et al. 1994) ou encore par des caractères morphologiques particuliers, mis en évidence depuis longtemps, comme le casque sépalaire acuminé et l'éperon nectarifère. Pour des raisons similaires, un genre distinct, composé d'*Orchis morio* et de ses alliés, dont *O. boryi* fait partie, pourrait également être envisagé, tandis que les positionnements d'*O. papilionacea* et d'*O. collina* semblent moins solidement définis par l'analyse génétique basée sur le séquençage de l'ADN ribosomal (BATEMAN et al. 1997: 118-119).

Ce découpage à l'intérieur du genre *Anacamptis* s.l. est confirmé ensuite par des analyses génétiques intégrant un échantillonnage plus important d'espèces (BATEMAN et al. 2003, fig. 2 in hoc op.) ou en y associant l'apport de nouvelles études génétiques, moléculaires et cytologiques complétées parfois par des analyses morphologiques (par exemple celles d'ACETO et al. 1999, CAFASSO et al. 2001; COZZOLINO et al. 2001; D'EMERICO et al. 2001). Il est conforme aussi aux cladogrammes publiés par COZZOLINO et al. (1998), position d'*Anacamptis pyramidalis* évidemment exceptée (fig. 3 in hoc op.). Cependant, les positionnements d'*A. collina* et d'*A. papilionacea* au sein d'*Anacamptis* s.l. restent ambigus selon BATEMAN (et al. 2003: 12, comparer aussi les figs 1 et 2 in hoc op.), tandis que de nouvelles évidences génétiques amènent BATEMAN à élever les sous-espèces *fragrans*, *picta* et *robusta* au rang d'espèce (BATEMAN et al. 2003: 12), une tendance au 'splitting' assez remarquable dans son chef.

Réaliser la monophylie du genre *Orchis*: une proposition alternative

Je considère comme solides les arguments développés par BATEMAN et al. (1997, 2003), PRIDGEON et al. (1997) et BATEMAN (2009) pour intégrer les

espèces du groupe d'*Orchis tridentata* dans un genre *Neotinea* étendu. En associant *Neotinea maculata* au groupe d'*Orchis tridentata* (Delforge 2001, 2002, 2005, 2006A, sub nom. *O. intacta*), j'avais déjà, d'une certaine manière, accepté ce regroupement. Je ne suivrai donc pas la proposition de rassembler les espèces du groupe d'*Orchis tridentata* dans le genre *Odontorchis* comme le suggèrent Tyteca et Klein (2008).

Je ne trouve pas justifié non plus, sur la base essentiellement des évidences morphologiques et de l'absence apparente d'hybridations certaines, de scinder le genre *Orchis* s. str. (sensu Bateman et al.) en deux genres distincts, *Androrchis* et *Orchis*, comme le préconisent Tyteca et Klein (2008). En effet, ainsi que le remarque Bateman (2009: 257-258) à partir des résultats de ses analyses génétiques, le genre *Orchis* de la "classification BPC" est clairement monophylétique et les branches qui séparent les clades qui apparaissent en son sein ne semblent pas suffisamment robustes pour élever ceux-ci au rang de genre. J'ajouterai que les résultats des analyses génétiques de Cozzolino et al. (1998) font apparaître le genre *Androrchis* comme polyphylétique puisque, dans le cladogramme supérieur publié par Cozzolino et al. (Fig. 3), *Orchis pauciflora*, *O. mascula* et *O. quadripunctata* (= 3 *Androrchis*) forment avec les espèces à labelle anthropomorphiques (= *Orchis* s. strictissimo sensu Tyteca et Klein) un clade qui ne peut être résolu en taxons monophylétiques plus petits qu'en élevant *Orchis pauciflora*, *O. mascula* et *O. quadripunctata* chacun au rang de genre, tandis que dans l'autre cladogramme publié par Cozzolino et al. (1998), le clade *Orchis pauciflora*-*O. mascula* (= 2 *Androrchis*) est sœur d'un clade composé par *O. quadripunctata* (= 1 *Androrchis*) et par les espèces à labelle anthropomorphiques (= des *Orchis* sensu Tyteca et Klein) (Fig. 3). Cette imbrication dans les cladogrammes d'espèces censées appartenir à deux genres différents ne plaide évidemment pas en faveur de la scission d'*Orchis* s. str. (= sensu Bateman et al.) dès à présent, telle qu'elle est préconisée par Tyteca et Klein (2008). Il paraît donc plus prudent, ainsi que le suggère Bateman (2009: 257), d'attendre les résultats d'analyses complémentaires avant de procéder aux ajustements systématiques au sein du genre *Orchis* s. str. (= sensu Bateman et al.) et d'effectuer les inévitables combinaisons nomenclaturales que ces changements nécessitent.

Les errements dans le positionnement d'*Anacamptis pyramidalis*, suscités par les analyses génétiques (cf. supra) ainsi que l'étude des caractères morphologiques et caryologiques, qui séparent cette espèce de l'ensemble des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea*, rappelés par Tyteca et Klein (2008: 516, tab. 5), m'ont toujours incité à conserver le genre *Anacamptis* monospécifique, séparé des autres *Orchis* s.l. Je suis donc en accord avec Tyteca et Klein sur ce point.

Reste l'ensemble des *Orchis palustris* - *morio* - *coriophora* - *papilionacea*. Bateman (2009), considère qu'il vaut mieux scinder cet ensemble en plusieurs genres, ce qui respecterait en gros les résultats de ses analyses génétiques, plutôt que de le rassembler un seul, *Herorchis*, selon lui paraphylétique, nous

l'avons vu. De plus, et malencontreusement, ce genre *Herorchis*, tel que délimité par TYTECA et KLEIN (2008), est invalide sur le plan nomenclatural.

Au final, BATEMAN (2009: 258) voit deux inconvénients majeurs à la division du genre *Anacamptis* s.l. en plusieurs genres. D'une part la nécessité d'effectuer de nombreuses combinaisons nomenclaturales, ce qui contrevient à une règle qu'il s'est lui-même fixée: créer le moins de bouleversements nomenclaturaux possibles (son 'Rule 5'), d'autre part la création de plusieurs genres monospécifiques, ce qui contrevient à une autre contrainte qu'il s'impose: en créer le moins possible également (son 'Rule 4'). Il me paraît que ces deux objections ne sont plus valables aujourd'hui si l'on veut scinder le genre *Anacamptis* s.l.

En effet, un nom de genre et des noms d'espèces existent déjà pour le clade d'*Orchis coriophora* (3 espèces): *Anteriororchis* E. KLEIN & STRACK 1989. D'autre part, TYTECA et KLEIN (2008: 539) ont choisi *Orchis morio* comme type de leur genre *Herorchis*. Si un genre ne comprend plus qu'*Orchis morio* et ses alliés (7 espèces), à l'exclusion d'*O. papilionacea* et d'*O. coriophora*, le nom *Herorchis* est correct pour le nommer et la plupart des combinaisons nécessaires au rang spécifique dans *Herorchis* ont déjà été effectuées par TYTECA et KLEIN (2008: 539). Par ailleurs, le genre *Vermeulenina* A. LÖVE & D. LÖVE 1972 a été créé pour séparer *Orchis papilionacea* et *O. collina* des autres *Orchis* s.l. Étant donné l'ambiguïté qui règne encore autour du positionnement de ces deux espèces dans les cladogrammes des généticiens, je suggère de les placer toutes les deux, provisoirement au moins, dans le genre *Vermeulenina* avec une troisième espèce, *Orchis cyneraica*, dont les gènes n'ont pas encore été séquencés et qui intégrerait *Vermeulenina* sur la base d'évidences morphologiques.

Reste le clade formé par *Orchis palustris* et ses alliés (5 espèces), qui est probablement celui pour qui le rang de genre est le plus justifié aux yeux de BATEMAN et al. (1997, 2003) et de BATEMAN (2009), mais qui ne possède apparemment pas de nom à ce rang. Je propose de le nommer *Paludorchis*, par référence à l'autécologie de toutes les espèces qui le composent:

Paludorchis P. DELFORGE gen. novum

Descriptio: Herba perennis, hygrophila. Duo tubercula subterranea rotundata, integra. Folia caulina, producta, anguste lanceolata, sine maculis. Inflorescentia laxa. Saltem inferiorae bractee foliosae. Flores ianthini vel lilacini, raro rosei, rarissimo candidi, nunquam lutei. Sepala lateralia erecta; sepalum dorsalum cum petalis supra gynostemium galeam formans. Labellum trilobatum, lobo mediano parvo. Labelli calcar non nectariferum. Stigmata conjugata infra gynostemium locata. Duo retinacula disjuncta in singula bursicula inclusa. $2n=36, 42$.

Description: Plante pérenne, hygrophile. Deux tubercules souterrains arrondis, entiers. Feuilles caulinaires (c'est-à-dire réparties le long de la tige et non rassemblées en rosettes basilaires), allongées, étroitement lancéolées, sans macules. Inflorescence lâche. Au moins les bractées inférieures foliacées. Fleurs violettes ou lilas, rarement roses, très rarement blanches, jamais jaunes. Sépales latéraux dressés; sépales dorsal formant avec les pétales un casque au-dessus du gynostème. Labelle trilobé, avec un lobe médian petit. Éperon du labelle non nectarifère. Surfaces stigmatiques réunies sous le gynostème. Deux rétinacles séparés enfermés dans une bursicule. $2n=36, 42$.

Typus (hoc loco selectus): *Orchis palustris* JACQUIN, *Collectanea* 1: 75 (1787).

Étymologie: *palus, paludis*: le marais; *-orchis*: le genre *Orchis* s.l. Allusion d'une part à l'autécologie de toutes les espèces du genre, dont les lieux marécageux constituent l'habitat principal sinon exclusif, d'autre part au fait que ces espèces ont été très longtemps considérées comme des *Orchis*.

Combinaisons nouvelles au rang spécifique résultant de la scission du genre *Anacamptis* s.l.

Les combinaisons nomenclaturales effectuées ci-dessous permettent de présenter, dans les genres adoptés ici, chaque taxon au rang spécifique qui lui est attribué dans DELFORGE (2005, 2006A). Par rapport à ces publications, le rang de deux taxons, appartenant maintenant l'un au genre *Herorchis*, l'autre au genre *Paludorchis*, ont été modifiés. Ils sont considérés comme des variétés; il s'agit d'*Orchis albanica* (DELFORGE 2006B) et d'*O. elegans* (DELFORGE 2008: 129). Les combinaisons qui les concernent sont effectuées à l'annexe 1.

Herorchis picta (LOISELEUR) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis picta* LOISELEUR, *Mém. Soc. Linn. Paris* 6: 431 (1827).

Paludorchis dinsmorei (SCHLECHTER) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis laxiflora* var. *dinsmorei* SCHLECHTER, *Monogr. Iconogr. Orchid. Eur.* 1: 191 (1927).

Paludorchis laxiflora (LAMARCK) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis laxiflora* LAMARCK, *Fl. France* 3: 504 (1779).

Paludorchis palustris (JACQUIN) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis palustris* JACQUIN, *Collectanea* 1: 75 (1787).

Paludorchis pseudolaxiflora (CZERNIAKOWSKA) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis pseudolaxiflora* CZERNIAKOWSKA, *Fl. Uzbekistana* 1: 525, 545 (1941).

Paludorchis robusta (STEPHENSON) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis palustris* var. *robusta* STEPHENSON, *J. Bot. (London)* 69: 179 (1931).

Vermeulenia collina (BANKS & SOLANDER ex RUSSELL) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis collina* BANKS & SOLANDER ex RUSSELL, *Nat. Hist. Aleppo* éd.2, 2: 264 (1794).

Synonymes: *Vermeulenia chlorotica* (WORONOW) Á. LÖVE & D. LÖVE.

Vermeulenia fedtschenkoi (CZERNIAKOWSKA) Á. LÖVE & D. LÖVE.

Vermeulenia saccata (TENORE) Á. LÖVE & D. LÖVE.

Vermeulenia cyrenaica (E.A. DURAND & BARATTE) P. DELFORGE comb. nov.

Basionyme: *Orchis cyrenaica* E.A. DURAND & BARATTE, *Fl. Libyc. Prodr.*: 226 (1910).

Conclusions

La scission d'*Orchis* s.l., et en particulier celle d'*Anacamptis* s.l., présentée ici respecte certainement, pour 6 des 7 genres proposés, l'exigence de monophylie, telle qu'elle ressort aussi bien des cladogrammes publiés par

BATEMAN et al. (1997, 2003) que de ceux de COZZOLINO et al. (1998), ainsi que des approches caryologiques, enzymatiques ou chimiques initiées par d'autres auteurs, comme cela a déjà été évoqué à plusieurs reprises. Par ailleurs, les genres délimités ici sont congruents avec les analyses morphologiques élaborées plus traditionnellement, approches elles aussi basées sur des faits et qui ne peuvent donc être simplement rejetées au prétexte qu'elles ne seraient qu'intuitives et donc non scientifiques.

Seule, la monophylie du genre *Vermeulenia* (3 espèces) n'est pas démontrée par les généticiens, du fait que *V. cyrenaica* n'a pas fait l'objet d'analyses génétiques jusqu'à présent et que *V. collina* n'a été étudié de ce point de vue, à ma connaissance, que par BATEMAN et al. qui n'ont pas pu élucider avec suffisamment de certitude son positionnement.

Par ailleurs, un seul genre sur les sept, *Anacamptis*, est monospécifique et le nombre de combinaisons nomenclaturales nouvelles au rang spécifique est réduit à 8 grâce à l'utilisation de noms d'espèces déjà disponibles dans les genres *Anacamptis*, *Neotinea* et *Orchis*, mais aussi *Anteriorchis*, *Herorchis* et *Vermeulenia*. La classification proposée ici respecte donc les exigences de monophylie et les contraintes spécifiées par la plupart des systématiciens dont les travaux ont été évoqués dans la présente contribution.

Les disposition nomenclaturales nécessaires pour les taxons infraspécifiques ainsi que pour les nouveaux genres hybrides qui découlent des réarrangements nomenclaturaux proposés ici sont rassemblées aux annexes 1 à 4.

Bibliographie

- ACETO, S., CAPUTO, P., COZZOLINO, S., GAUDIO, L. & MORETTI, A. 1999.- Phylogeny and evolution of *Orchis* and allied genera based on ITS DNA variation: morphological gaps and molecular continuity. *Mol. Phylog. Evol.* **13**: 67-76.
- BATEMAN, R.M. 2001.- Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. *J. Eur. Orch.* **33**: 33-119.
- BATEMAN, R.M. 2009.- Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation. *J. Eur. Orch.* **41**: 243-318.
- 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., 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. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BOURDIEU, P. 1982.- Ce que parler veut dire. Fayard, Paris.
- BUTTLER, K.P. 2001.- Taxonomy of *Orchidaceae* tribus *Orchidaea*, a traditional approach. *J. Eur. Orch.* **33**: 7-32

- CAFASSO, D., PELLEGRINO, G., MUSACCHIO, A., WIDMER, A. & COZZOLINO, S. 2001.- Characterization of a minisatellite repeat locus in the chloroplast genome of *Orchis palustris* (Orchidaceae). *Curr. Genetics* **39**: 394–398.
- COZZOLINO, S., ACETO, S., CAPUTO, P., GAUDIO, L. & NAZZARO, R. 1998.- Phylogenetic relationships in *Orchis* and some related genera: an approach using chloroplast DNA. *Nord. J. Bot.* **18**: 79–87.
- COZZOLINO, S., ACETO, S., CAPUTO, P., WIDMER, A. & DAFNI, A. 2001.- Speciation processes in Eastern Mediterranean *Orchis* s.l. species: molecular evidence and the role of pollination biology. *Isr. J. Plant Sci.* **49**: 91–103.
- COZZOLINO, S., D'EMERICO, S. & WIDMER, A. 2004.- Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **271** (Suppl. 254): 259–262
- 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. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 258–261.
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2008.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* **89** (Orchid. 21): 71–249.
- D'EMERICO, S., PIGNONE, D. & BIANCO, P. 1996.- Karyomorphological analyses and heterochromatin characters disclose phyletic relationships among $2n = 32$ and $2n = 36$ species of *Orchis* (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* **200**: 111–124.
- D'EMERICO, S., PIGNONE, D. & SCRUGLI, A. 2001.- Karyomorphology and relationships between three genera within Orchidinae (Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* **33**: 391–394.
- DEVEY, D.S., BATEMAN, R.M., FAY, M.F. & HAWKINS, J.A., 2008. – Friends or Relatives? Phylogenetics and Species Delimitation in the Controversial European Orchid genus *Ophrys*. *Ann. Bot.* **101**: 385–402.
- 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.
- HAUTZINGER, L. 1978.- Genus *Orchis* L. (Orchidaceae); Sectio *Robustocalcare* Hautzinger. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **81**: 31–73.
- KLEIN, E. 2004.- Das intersektionale und intergenerische Hybridisierungsgeschehen in der Gattung *Orchis* (Orchidaceae, Orchidinae) und seine Relevanz für die systematische Gliederung dieser Gattung. *J. Eur. Orch.* **36**: 637–659.
- KLINGE, J. 1898.- Dactylorchidis, Orchidis subgeneris, monographiae prodromus. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (1): 145–202.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreutz Publishers, 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 + 1.167p. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LINNÉ, C. VON 1753.- Species Plantarum. Editio 1: 1.200p. Holmiæ [Stockholm].
- LÖVE, Á. & LÖVE, D. 1972.- *Vermeulenia* - a new genus for orchids. *Act. Bott. Neerl.* **21** (5): 553–554.
- NICHOLS, R. 2001.- Gene trees and species trees are not the same. *Trends Ecol. Evol.* **16**: 358–364.
- 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.
- 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.
- ROSSI, W., CORRIAS, B., ARDUINO, P., CIANCHI, R., & BULLINI, L. 1994.- Multilocus electrophoresis and European orchid systematics: the genus *Orchis* and related genera: 78-83 in PRIDGEON, A.M. [éd.], *Proc. 14th World Orchid Conference*. HMSO, Edinburgh.
- SCHAAL, B.A. & LEVERICH, W.J. 2001.- Plant population biology and systematics. *Taxon* **50**: 679-695.
- 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.
- SCHLÜTER, P.M., KOHL, G., STUCESSY, 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.
- STRACK, D., BUSCH, E. & KLEIN, E., 1989. - Anthocyanin patterns in European orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance. *Phytochemistry*, **28** (8): 2127-2139.
- SZLACHETKO, D.L. 2001.- Genera et Species Orchidacearum 5. *Polish Bot. J.* **46**(2): 127-129
- TYTECA, D. & KLEIN, E. 2008.- Genes, morphology and biology – The systematics of *Orchidinae* revisited. *J. Eur. Orch.* **40**: 501-544.
- VERMEULEN, P. 1947.- Studies on dactylorchids: 180p + 8pl. Schotanus & Jens, Utrecht.
- WUCHERPENNIG, W. 2002.- *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **55**: 46-61.

Annexes. Dispositions nomenclaturales diverses

Annexe 1. Combinaisons nouvelles: taxons infraspécifiques

- Anteriorchis coriophora* (L.) E. KLEIN & STRACK var. *carpetana* (WILLKOMM) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis coriophora* L. var. *carpetana* WILLKOMM, *Prodrom. Fl. Hispan* 1 (1): 166 (1861).
- Anteriorchis coriophora* (L.) E. KLEIN & STRACK var. *martrinii* (TIMBAL-LAGRAVE) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis martrinii* TIMBAL-LAGRAVE, *Bull. Soc. Bot. France* **3**: 92 (1856).
- Anteriorchis fragrans* (POLLINI) SZLACHETKO var. *fragrans* f. *apricorum* (DUFFORT) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis fragrans* POLLINI var. *apricorum* DUFFORT, *Bull. Soc. Bot. France* **45**: 435 (1898).
- Herorchis champagneuxii* (BARNÉOUD) D. TYTECA & E. KLEIN var. *champagneuxii* f. *mesomelana* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis morio* L. var. *mesomelana* REICHENBACH fil., *Icon. Flor. Germ. Helv.* 13/14: 182 (1851).
- Herorchis picta* (LOISELEUR) P. DELFORGE var. *albanica* (GÖLZ & H.R. REINHARD) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis albanica* GÖLZ & H.R. REINHARD, *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **16**: 223 (1984).
- Herorchis picta* (LOISELEUR) P. DELFORGE var. *caucasica* (K. KOCH) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis morio* L. var. *caucasica* K. KOCH, *Linnaea* **22**: 280 (1849).

- Herorchis picta* (LOISELEUR) P. DELFORGE var. *skorpilii* (VELENOVSKY) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis skorpilii* VELENOVSKY, *Oesterr. Bot. Z.* **32**: 267 (1886).
- Paludorchis palustris* (JACQUIN) P. DELFORGE var. *elegans* (HEUFFEL) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis elegans* HEUFFEL, *Flora* **18**: 250 (1835).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *alibertis* (G. KRETZSCHMAR & H. KRETZSCHMAR) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Ophrys papilionacea* L. subsp. *alibertis* G. KRETZSCHMAR & H. KRETZSCHMAR, *Ber. Arbeitsk. Heim. Orchid* **18**(1): 130 (2001).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *bruhnsiana* (GRUNER) SZLACHETKO f. *palaestina* (H. BAUMANN & R. LORENZ) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis papilionacea* L. subsp. *palaestina* H. BAUMANN & R. LORENZ, *J. Eur. Orch.* **37**: 960 (2005).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *grandiflora* (BOISSIER) SZLACHETKO f. *morgetiana* (H. BAUMANN & R. LORENZ) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis papilionacea* L. subsp. *grandiflora* (BOISSIER) H. BAUMANN & R. LORENZ var. *morgetiana* H. BAUMANN & R. LORENZ, *J. Eur. Orch.* **37**: 959 (2005).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *messenica* (RENZ) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis papilionacea* L. var. *messenica* RENZ, *Rep. Spec. Nov. Regni Veg.* **25**: 243 (1928).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *papilionacea* f. *balcanica* (H. BAUMANN & R. LORENZ) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis papilionacea* L. subsp. *balcanica* H. BAUMANN & R. LORENZ, *J. Eur. Orch.* **37**: 954-955 (2005).
- Vermeuleniana papilionacea* (L.) Á. LÖVE & D. LÖVE var. *vexillifera* (TERRACIANO) P. DELFORGE comb. nov.
Basionyme: *Orchis papilionacea* L. var. *vexillifera* TERRACIANO, *Boll. Soc. Bot. Ital.* 1910: 23 (1910).

Annexe 2. Combinaisons nouvelles: nothoespèces

- Anteriorchis xkallithea* (E. KLEIN) P. DELFORGE comb. nov.
(*Anteriorchis fragrans* x *Anteriorchis sancta*)
Basionyme: *Orchis xkallithea* E. KLEIN, *Die Orchidee* **24**: 210 (1973).
- Herorchis xcortesii* (E.G. CAMUS & A. CAMUS) P. DELFORGE comb. nov.
(*Herorchis longicornu* x *Herorchis morio*)
Basionyme: *Orchis xcortesii* E.G. CAMUS & A. CAMUS, *Iconogr. Orchid. Eur.*: 4 (1921).
- Herorchis xheraclea* (VERGUIN) P. DELFORGE comb. nov.
(*Herorchis morio* x *Herorchis picta*)
Basionyme: *Orchis xheraclea* VERGUIN, *Bull. Soc. Bot. Fr.* **54**: 602 (1908).
- Herorchis xsciathia* (BIEL) P. DELFORGE comb. nov.
(*Herorchis boryi* x *Herorchis picta*)
Basionyme: *Orchis xsciathia* BIEL, *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **20**(1): 74 (2003).

Paludorchis xllloydiana (ROUY) P. DELFORGE **comb. nov.**

(*Paludorchis laxiflora* × *Paludorchis palustris*)

Basionyme: *Orchis xllloydiana* ROUY, Fl. France 13: 171 (1912).

Vermeulenia xdafnii (R. LUZ & W. SCHMIDT) P. DELFORGE **comb. nov.**

(*Vermeulenia collina* × *Vermeulenia papilionacea*)

Basionyme: *Orchis xdafnii* R. LUZ & W. SCHMIDT, Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 13: 451 (1981).

Annexe 3. Nothogenres nouveaux

×*Anacampaludorchis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anacamptis* L.C.M. RICHARD (1817) × *Paludorchis* P. DELFORGE (2009)]

×*Anacampterorchis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anacamptis* L.C.M. RICHARD (1817) × *Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN (2008)]

×*Anacampteulenias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anacamptis* L.C.M. RICHARD (1817) × *Vermeulenias* Á. LÖVE & D. LÖVE (1972)]

×*Anteriorcamptis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK (1989) × *Anacamptis* L.C.M. RICHARD (1817)]

×*Anteriorherorchis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK (1989) × *Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN (2008)]

×*Anteriormeulenias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK (1989) × *Vermeulenias* Á. LÖVE & D. LÖVE (1972)]

×*Anteriorpaludorchis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK (1989) × *Paludorchis* P. DELFORGE (2009)]

×*Anteriorserapias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Anteriorchis* E. KLEIN & STRACK (1989) × *Serapias* L. (1753)]

×*Heromeulenias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN (2008) × *Vermeulenias* Á. LÖVE & D. LÖVE (1972)]

×*Heropaludorchis* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN (2008) × *Paludorchis* P. DELFORGE (2009)]

×*Herorchiserapias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Herorchis* D. TYTECA & E. KLEIN (2008) × *Serapias* L. (1753)]

×*Paludomeulenias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Paludorchis* P. DELFORGE (2009) × *Vermeulenias* Á. LÖVE & D. LÖVE (1972)]

×*Paludorchiserapias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Paludorchis* P. DELFORGE (2009) × *Serapias* L. (1753)]

×*Serapimeulenias* P. DELFORGE **nothogen. novum**

[*Serapias* L. (1753) × *Vermeulenias* Á. LÖVE & D. LÖVE (1972)]

Annexe 4. Combinaison nouvelles dans les nothogenres nouveaux

- ×*Anacamptodorchis duquesneyi* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Paludorchis palustris*)
Basionyme: *Aceras duquesneyi* REICHENBACH fil., *Icon. Fl. Germ. Helv.* 13/14: 171 (1851).
- ×*Anacamptodorchis larzacensis* (H. KURZE & O. KURZE) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: ×*Anacamptorchis larzacensis* H. KURZE & O. KURZE, *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 742 (1990).
- ×*Anacamptorchis laniccaae* (BRAUN-BLANQUET) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Herorchis morio*)
Basionyme: ×*Anacamptorchis laniccaae* BRAUN-BLANQUET, *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden.* 60: 127 (1921).
- ×*Anacampteulenia vanlookenii* (C. BERNARD & G. FABRE) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Vermeulenla papilionacea*)
Basionyme: ×*Anacamptorchis vanlookenii* C. BERNARD & G. FABRE, *L'Orchidophile* 78: 1345 (1987).
- ×*Anteriocamptis lesbiensis* (BIEL) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Anteriorchis sancta*)
Basionyme: ×*Anacamptorchis lesbiensis* BIEL, *J. Eur. Orch.* 30: 276 (1998).
- ×*Anteriocamptis simorrensis* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anacamptis pyramidalis* × *Anteriorchis fragrans*)
Basionyme: ×*Anacamptorchis simorrensis* E.G. CAMUS, *Monogr. Orchid.*: 95 (1908).
- ×*Anterioherorchis eccarii* (H. KRETZSCHMAR & B. KRETZSCHMAR) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis fragrans* × *Herorchis boryi*)
Basionyme: *Anacamptis* ×*eccarii* H. KRETZSCHMAR & B. KRETZSCHMAR, *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 22(2): 9-13. (2005).
- ×*Anterioherorchis olida* (BRÉBISSON) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Herorchis morio*)
Basionyme: *Anacamptis* ×*olida* BRÉBISSON, *Fl. Normandie*, éd. 2: 257. (1849).
- ×*Anterioherorchis paparisti* (GÖLZ & H.R. REINHARD) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Herorchis picta*)
Basionyme: *Orchis* ×*paparisti* GÖLZ & H.R. REINHARD, *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 16: 451 (1984).
- ×*Anterioherorchis pauliana* (MALINVAUD) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis fragrans* × *Herorchis picta*)
Basionyme: *Orchis* ×*pauliana* MALINVAUD, *Bull. Soc. Bot. France* 36: 267 (1889).
- ×*Anterionaludorchis bicknellii* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis fragrans* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: *Orchis* ×*bicknellii* E.G. CAMUS, *Monogr. Orchid.*: 230 (1908).
- ×*Anterioneulenia menosii* (C. BERNARD & G. FABRE) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Vermeulenla papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*menosii* C. BERNARD & G. FABRE, *L'Orchidophile* 78: 1345 (1987).
- ×*Anterionaludorchis parviflora* (CHAUBARD) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: *Orchis* ×*parviflora* CHAUBARD, in SAINT-AMAND, *Fl. Agen.*: 369 (1821).
- ×*Anterioserapias andaluciana* (B. BAUMANN & H. BAUMANN) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis fragrans* × *Serapias parviflora*)
Basionyme: ×*Orchiserapias andaluciana* B. BAUMANN & H. BAUMANN, *J. Eur. Orch.* 38: 542-544 (2006).

- ×*Anterioserapias duffortii* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Serapias lingua*)
Basionyme: ×*Orchiserapias duffortii* E.G. CAMUS, [Monogr. Orch.: 68 (1908), nom. altern.]
emend. E.G. CAMUS, Icon. Orch. Eur. Text. 1: 109 (1927) (pro ngen.).
- ×*Anterioserapias tommasinii* (A. KERNER) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Anteriorchis coriophora* × *Serapias vomeracea*)
Basionyme: ×*Serapias tommasinii* A. KERNER, Ver. Zool. Bot. Ges. Wien **15**: 231 (1865).
- ×*Heromeulenia bornemannii* (ASCHERSON) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis longicornu* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*bornemannii* ASCHERSON, Oesterr. Bot. Z. **15**: 70 (1865).
- ×*Heromeulenia choirokitiana* (KREUTZ & SCRATON) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis syriaca* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*choirokitiana* KREUTZ & SCRATON, J. Eur. Orch. **34**: 816 (2002).
- ×*Heromeulenia feinbruniae* (H. BAUMANN & DAFNI) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis israelitica* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*feinbruniae* H. BAUMANN & DAFNI, Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 266 (1979).
- ×*Heromeulenia gennarii* (REICHENBACH fil.) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*gennarii* REICHENBACH fil., Icon. Fl. Germ. Helv. 13/14: 172 (1851).
- ×*Heromeulenia orienteucasica* (B. BAUMANN, H. BAUMANN, R. LORENZ & R. PETER)
P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*orienteucasica* B. BAUMANN, H. BAUMANN, R. LORENZ & R. PETER, J. Eur. Orch. **35**: 192 (2003).
- ×*Heromeulenia lassithica* (RENZ) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis boryi* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*lassithica* RENZ, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. **28**: 241 (1930).
- ×*Heromeulenia murgiana* (MEDAGLI, D'EMERICO, RUGGIERO & BIANCO) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Vermeulenia collina*)
Basionyme: *Orchis* ×*semi-saccata* nsubsp. *murgiana* MEDAGLI, D'EMERICO, RUGGIERO & BIANCO, Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **25**: 349 (1993).
- ×*Heromeulenia santomariotae* (GALESÌ & M.P. GRASSO) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis longicornu* × *Vermeulenia collina*)
Basionyme: *Orchis* ×*santomariotae* GALESÌ & M.P. GRASSO, Natural. belges **73** (Orchid. 5): 106 (1992).
- ×*Heromeulenia semi-saccata* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis champagneuxii* × *Vermeulenia collina*)
Basionyme: *Orchis* ×*semi-saccata* E.G. CAMUS, Monogr. Orchid.: 217 (1908).
- ×*Heromeulenia subpapilionacea* (R. LOPES) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis champagneuxii* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*subpapilionacea* R. LOPES, Bol. Soc. Brot. **54**: 306 (1981).
- ×*Heropaludorchis alata* (FLEURY) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: *Orchis* ×*alata* FLEURY pro spec., Orchid. Rennes: 17 (1819).

- ×*Heropaludorchis genevensis* (CHENEVARD) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Paludorchis palustris*)
Basionyme: *Orchis* ×*genevensis* CHENEVARD, *Bull. trav. Soc. Bot. Genève* **9**: 119 (1898).
- ×*Heropaludorchis gerakarionis* (FALLER & KREUTZ) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis boryi* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: *Orchis* ×*gerakarionis* FALLER & KREUTZ, *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 365 (1990).
- ×*Heropaludorchis sarcidani* (SCRUGLI & M.P. GRASSO) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis longicornu* × *Paludorchis laxiflora*)
Basionyme: *Orchis* ×*sarcidani* SCRUGLI & M.P. GRASSO, *Webbia* **40**: 290 (1986).
- ×*Herorchiserapias bevilacqua* (PENZIG) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Serapias neglecta*)
Basionyme: ×*Orchiserapias bevilacqua* PENZIG, *Atti Soc. Ligust. Sci. Nat.* **20**: 104 (1909).
- ×*Herorchiserapias capitata* (LARAMBERGUE ex E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Serapias lingua*)
Basionyme: ×*Orchiserapias capitata* LARAMBERGUE [in TIMBAL-LAGRAVE, *Mém. Hybr. Orchid.*: 36 (1887) cum descr.] ex E.G. CAMUS, *J. Bot. (Paris)* **6**: 33 (1892).
- ×*Herorchiserapias correvonii* (A. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Serapias lingua*)
Basionyme: ×*Orchiserapias correvonii* A. CAMUS, *Riviera Sci.* **11**: 61 (1924).
- ×*Herorchiserapias dhiorii* (M. ACKERMANN & Ma. ACKERMANN) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis syriaca* × *Serapias levantina*)
Basionyme: ×*Orchiserapias dhiorii* M. ACKERMANN & Ma. ACKERMANN, *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 335 (1990).
- ×*Herorchiserapias ducoroniae* (P. DELFORGE) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Serapias apulica*)
Basionyme: ×*Orchiserapias ducoroniae* P. DELFORGE, *Natural. belges.* **73** (Orchid. 5): 127 (1992).
- ×*Herorchiserapias erhardtiana* (K. LORENZ & R. LORENZ) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Serapias bergonii*)
Basionyme: ×*Orchiserapias erhardtiana* K. LORENZ & R. LORENZ, *J. Eur. Orch.* **39**: 531 (2007).
- ×*Herorchiserapias fontanae* (RIGO & GOIRAN) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis morio* × *Serapias vomeracea*)
Basionyme: ×*Serapias fontanae* RIGO & GOIRAN, *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* **15**: 32 (1883).
- ×*Herorchiserapias garbariorum* (MURR) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Serapias vomeracea*)
Basionyme: ×*Serapias garbariorum* MURR, *Deutsche Bot. Monatsch.* **19**: 117 (1901).
- ×*Herorchiserapias maura* (SCHRENK) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis champagneuxii* × *Serapias neglecta*)
Basionyme: ×*Orchiserapias maura* SCHRENK, *Senckenb. Biol.* **52**: 453 (1971).
- ×*Herorchiserapias rana* (FROSCH) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis longicornu* × *Serapias lingua*)
Basionyme: ×*Orchiserapias rana* FROSCH, *Die Orchidee.* **40**: 227-228 (1980).
- ×*Herorchiserapias sonii* (HIRTH & SPAETH) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Herorchis picta* × *Serapias orientalis*)
Basionyme: ×*Orchiserapias sonii* HIRTH & SPAETH, *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **23**: 506-507 (1991).

- ×*Paludomeulenia albuferensis* (BATEMAN & HOLLINGSWORTH) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis robusta* × *Vermeulenia fragrans*)
Basionyme: *Orchis* ×*albuferensis* BATEMAN & HOLLINGSWORTH, *Taxon* **53**: 53 (2004).
- ×*Paludomeulenia barlae* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis palustris* × *Vermeulenia fragrans*)
Basionyme: *Orchis* ×*barlae* E.G. CAMUS, *J. Bot. (Paris)* **6**: 406 (1892).
- ×*Paludomeulenia caccabaria* (VERGUIN) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: *Orchis* ×*caccabaria* VERGUIN, *Bull. Soc. Bot. Fr.* **54**: 603 (1908).
- ×*Paludomeulenia timbali* (VELENOVSKY) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis palustris* × *Vermeulenia coriophora*)
Basionyme: *Orchis* ×*timbali* VELENOVSKY, *Sitzb. Böhm. Ges. Wiss.* **1**: 254 (1882).
- ×*Paludorchiserapias anatolica* (RENZ & TAUBENHEIM) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Serapias feldwegiana*)
Basionyme: ×*Orchiserapias anatolica* RENZ & TAUBENHEIM, *Die Orchidee*. **32**: 148 (1981).
- ×*Paludorchiserapias mutata* (BERGON & E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis palustris* × *Serapias neglecta*)
Basionyme: ×*Orchiserapias mutata* BERGON & E.G. CAMUS [Monogr. Orchid.: 64 (1908), nom. altern.] emend. E.G. CAMUS, *Icon. Orchid. Eur., Texte* **1**: 105 (1927) (pro ngen.).
- ×*Paludorchiserapias nouletii* (LLOYD ex ROUY) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Serapias cordigera*)
Basionyme: ×*Serapias nouletii* LLOYD, [Fl. Loire-Inf. éd. **1**: 255 (1844), cum descr. sub nom. *triloba*] ex ROUY, *Bull. Soc. Bot. France* **36**: 342 (1889).
- ×*Paludorchiserapias pisanensis* (GODFERY) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Serapias neglecta*)
Basionyme: ×*Orchiserapias pisanensis* GODFERY, *Orchid. Rev.* **33**: 326 (1915).
- ×*Paludorchiserapias rousii* (DUPUY) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Serapias vomeracea*)
Basionyme: ×*Serapias rousii* DUPUY, *Mém. Bot.*: 256 (1868).
- ×*Paludorchiserapias timbalii* (K. RICHTER) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Paludorchis laxiflora* × *Serapias feldwegiana*)
Basionyme: ×*Serapias timbalii* K. RICHTER [“*Timbali*”], *Pl. Eur.* **1**: 275. (1890).
- ×*Serapimeulenia barlae* (BARLA ex K. RICHTER) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Serapias lingua* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: ×*Serapias barlae* BARLA [Fl. Illustr. Nice: 34 (1868), sine nom., cum descr.] ex K. RICHTER, *Fl. Eur.* **1**: 276 (1890) (nom.).
- ×*Serapimeulenia cytherea* (KALOPISSIS & APERGHIS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Serapias bergonii* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: ×*Orchiserapias cytherea* B. BAUMANN & H. BAUMANN, *J. Eur. Orch.* **38**: 544-545 (2006).
- ×*Serapimeulenia debeauxii* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Serapias cordigera* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: ×*Orchiserapias debeauxii* E.G. CAMUS, *J. Bot. (Paris)* **6**: 34 (1892).
- ×*Serapimeulenia ligustica* (E.G. CAMUS) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Serapias vomeracea* × *Vermeulenia papilionacea*)
Basionyme: ×*Orchiserapias ligustica* E.G. CAMUS, *Monogr. Orchid.*: 65 (1908).

×*Serapimeulenia myrtoa* (B. BAUMANN & H. BAUMANN) P. DELFORGE **comb. nov.**
(*Serapias bergonii* × *Vermeulenia papilionacea*)

Basionym: ×*Orchiserapias myrtoa* KALOPISSIS & APERGHIS, *J. Eur. Orch.* **28** ["1996"]: 738
(1997).

×*Serapimeulenia nelsoniana* (BIANCO, D'EMERICO, MEDAGLI & RUGGIERO) P. DELFORGE
comb. nov.

(*Serapias parviflora* × *Vermeulenia collina*)

Basionym: ×*Orchiserapias nelsoniana* BIANCO, D'EMERICO MEDAGLI & RUGGIERO, *Webbia* **44**: 319
(1990).

×*Serapimeulenia triloba* (VIVIANI) P. DELFORGE **comb. nov.**

(*Serapias neglecta* × *Vermeulenia papilionacea*)

Basionym: ×*Serapias triloba* VIVIANI, *Ann. Bot. (Genua)* **1**, 2: 186 (1804).

