

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* (= *×Dactylodenia* 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 reconnu 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 défloré 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 découpeure du labelle. Comme cela a été fréquemment souligné (e.g. HESLOP-HARRISON 1951; BISE 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; STHÅLBERG 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 découpure 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'introgresion 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 (SOÓ 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 ×*Dactylodenia* 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 ×*Dactylodenia* GARAY & SWEET, effectivement publié en avril 1966, qui est prioritaire (SENGHAS & SUNDERMANN in POTUČEK 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 ×*Dactylodenia* 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 heinzeliiana*. 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 heinzeliiana* a été accepté comme hybride par CAMUS [1892: = ×*Orchigymnadenia heinzeliiana* (REICHARDT) E.G. CAMUS], par GARAY et SWEET [1966: = ×*Dactylodenia heinzeliiana* (REICHARDT) GARAY & SWEET], par HAUZINGER [1976: = ×*Dactylogymnadenia heinzeliiana* (REICHARDT) HAUZINGER] ou



Planche 1. \times *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: \times *Dactylodenia sancti-quintinii*.

(photos P. DELFORGE)



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 *Dactylodenia heinzliana* (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. *heinzliana* (REICHARDT) BECK], par VERMEULEN [1958: = *Dactylorchis maculata* f. *heinzliana* (REICHARDT) VERMEULEN], par SOÓ [1960, 1962: = *Dactylorhiza maculata* var. *heinzliana* (REICHARDT) SOÓ], par PEITZ (1972) ou encore par SUNDERMANN (1970, 1975, 1980). Plus récemment, *Orchis heinzliana* 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 *Dactylodenia legrandiana* (E.G. CAMUS) PEITZ]. *Dactylorhiza maculata* s. str. est le plus souvent considéré comme étant l'un des deux parents de \times *Dactylodenia 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 *Dactylodenia 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 *Dactylodenia 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 *Dactylodenia* [\times *Dactylodenia evansii* (DRUCE) AVERYANOV].

En 1921, A. CAMUS a décrit de Saint-Martin-Vésubie (Alpes-Maritimes, France) \times *Orchigymnadenia heinzliana* (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 savogien-sis*, *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 *Dactylodenia 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 $\times Dactylodenia\ sancti-quintinii$ 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 $\times Dactylodenia\ sancti-quintinii$ 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 $\times Dactylodenia$ 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 péripiétie 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. \times 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 $\times Dactylodenia$. 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 $\times Dactylodenia\ sancti-quintinii$. Cette hypothèse a cependant été considérée comme

(2) <http://www.knnv.nl/orchideeenforum/viewtopic.php?f=3&t=400&p=1324&hilit=dactylodenia#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 *×Dactylodenia 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 *×Dactylodenia 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 *×Dactylodenia* 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 *×* *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, *×Dactylodenia 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 ×*Dactyloдения 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 ×*Dactyloдения 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 ×*Dactyloдения* 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*; GODFREY 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* n. subsp. *gracilis* (Thuringe, Allemagne); ECCARIUS 1997: 201, sub nom. ×*Dactylogymnadenia gracilis* n. sp. *gracilis* (Thuringe, Allemagne); ETTLINGER 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. ×*Dactyloдения 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. ×*Dactyloдения 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 découpe 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 \times *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* (= \times *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 \times *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 \times *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 \times *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 \times *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 Repert.* **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 BRÉBISSE, A. 1879.- Flore de la Normandie. 5^{ème} éd.: 518p [Orchidées: 384-399]. Le Blanc-Herdel, Caen
- BRUYNSEELS, 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 transcaspiennes: 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 BERGHEM, 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 BERGHEM, 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 BERGHEM, 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.- Planchen van de Sint-Pietersberg: 187-257 in: VAN SCHAÏK, D.C. (éd.) - 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 Ettliger, Dorking.
- ETTLINGER, D.M.T. 1998.- Illustrations of British and Irish Orchids: 214p. D.M. Turner Ettliger, 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, Literaturzitaten 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 SCHAİK, 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.
- JAGIELLO, 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 SOÓ, 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.
- KRANČEV, R. 2005.- Hrvatske Orhideje: 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.- *Dactylorhynchis maculata* (L.) VERM. × *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., ein Gattungsbastard aus Südwestthüringen. *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., Luxembourg.
- 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.- *x*Dactylodenia *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. Verv. Hist. Nat.* **36** (7-9): 54-57.
- PETIT, J. 1981.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre - Un hybride *Dactylorhiza praetermissa* \times *D. maculata meyeri* à Lanaye. *Rev. Verv. 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. Československa 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. Orch. 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) SOÓ 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 NEWSKI: 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 mardelles et d'une pelouse sur marne keupérienne à Thiaumont (Attert). *Parcs Nationaux* **37**: 31-40.
- TOURNAY, R. 1968.- Note brève - *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó 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.
- WIEFELSPÜTZ, W. 1977.- Über einige *Dactylorhiza*-Sippen in Großbritannien und Irland. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **29** ["1976"]: 41-51.
- WILLEMS, J.H. 1982.- Het *Brachypodio-Siegingietum* 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.

