

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

par Pierre DELFORGE (*)

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

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

Dactylorhiza traunsteineri s.l.

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

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

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

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

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

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

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

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

Le *Dactylorhiza "traunsteineri"* de Haute-Marne

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

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

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

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

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

Dactylorhiza × *wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Floraison: de fin mai à juin.

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

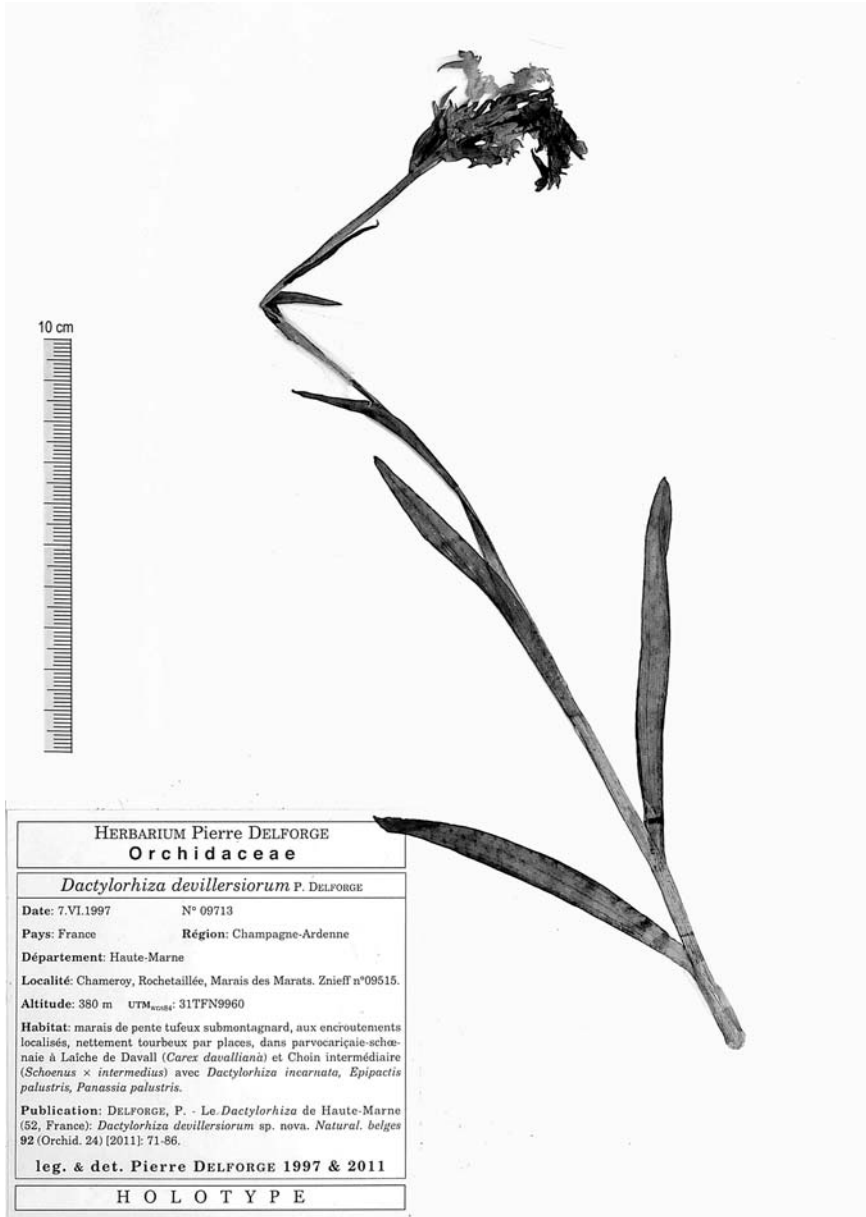


Fig. 1. Holotype de *Dactylorhiza devillersiorum*.

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



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

(dias P. DELFORGE)

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

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

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

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

Bibliographie

- ANDRÉ, M., MOINGEON, S. & MOINGEON, J.-M. 1998.- Un *Dactylorhiza* problématique dans un marais du Doubs. *L'Orchidophile* **29**: 35-37.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* **142**: 1-40.
- BAUMANN, H. 2005.- *Dactylorhiza traunsteineri*: 348-353 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.

- BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BUSSMAN, R. & RIEKS, R. 1985. - Orchideenkartierung auf den Meßtischblättern 8126 (Leutkirch-Ost) und 8225 (Kisslegg). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 186-303.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- CHIFFAUT, A. 2007.- Les plantes sauvages remarquables de la région Champagne-Ardenne: 115p. Ministère de l'Environnement, Direction générale de l'Environnement de Champagne-Ardenne, Châlons-sur-Marne.
- COULON, F. 1985.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1983-1984. *Natural. belges* 66: 5-16.
- COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* 71 (Orchid. 4): 65-74.
- COULON, F. 1996.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1994-1995. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 97-109.
- COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 65-74.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2011.- Le *Dactylorhiza* d'Occitanie: statut et nomenclature. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 43-53.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J., PARVAIS, C. & WALRAVENS, É. 2006.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2004-2005. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 1-15.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1986.- Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. *Natural. belges* 67 (Orchid. 1): 143-155.
- DUFRENE, M., GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1991.- Biostatistical studies on Western-European *Dactylorhiza* (Orchidaceae).- I. General view and the *D. maculata* group. *Pl. Syst. Evol.* 175: 55-72.

- DURBIN, Ph. 2011.- <http://perso.numericable.fr/~durbphil/Dactylorhiza/Dactylowirtgenii.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénopé, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- ENGEL, R. 1959.- Observations sur quelques orchidées critiques d'Alsace et des Vosges. *Bull. Soc. Bot. France* **106**: 155-161.
- FUCHS, A. 1919.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. Monographie I. Teil. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg* **42**: 7-174.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1924.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. Monographie II. Teil. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg* **43**: 1-118.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1925.- *Orchis Traunsteineri* SAUT. *Fedde Repert.* **21**: 102-106.
- GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1994.- Clé et inventaire synonymique des *Dactylorhiza* (Orchidaceae) de France et du Benelux. *Lejeunia* n.s. **143**: 1-85.
- GILL, B.S. 1991.- Nucleocytoplasmic interaction (NCI) hypothesis of genome evolution and speciation in polyploid plants: 48-53 in SASAKUMA T. & KINOSHITA T [eds].- Proceedings of the Kihara Memorial International Symposium on Cytoplasmic Engineering in Wheat. Yokohama.
- Groupe Orchidophile de la SNAHM 1991.- Cartographie des Orchidées de la Haute-Marne: 40p. Supplément au n°99 de l'Orchidophile, Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- HEDRÉN, M. 1996A.- The allotetraploid nature of *Dactylorhiza praetermissa* (DRUCE) SOÓ (Orchidaceae) confirmed. *Watsonia* **21**: 113-118.
- HEDRÉN, M. 1996B.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers. *Plant Syst. Evol.* **201**: 31-55.
- HEDRÉN, M. 2001.- Conservation priorities in *Dactylorhiza*, a taxonomically complex genus. *Lindleyana* **16**: 17-25.
- HEDRÉN, M. 2002.- Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (Orchidaceae): evidence from molecular markers. *J. Eur. Orch.* **34**: 707-731.
- HEDRÉN, M. 2003.- Plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex and the origin of allotetraploid *D. sphagnicola*. *Molec. Ecol.* **12**: 2669-2680.
- HEDRÉN, M., FAY, M.F. & CHASE, M.W. 2001.- Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **88**: 1868-1880.
- HELITAS, N. 2011.- http://pagesperso-orange.fr/nicolas.helitas/autres_dactylorhiza.htm (site consulté le 5.VIII.2011).
- HÖPPNER, H. 1916A.- *Orchis Wirtgenii*, ein konstant gewordener Bastard vom Niederrhein. *Abh. Ver. Natw. Erforsch. Niederrhein* **2**: 55-61.
- HÖPPNER, H. 1916B.- Beiträge zur Flora des Niederrhein. I. Neue *Orchis*-Formen vom Niederrhein. *Abh. Ver. Natw. Erforsch. Niederrhein* **2**: 62-82.
- HÖPPNER, H. 1925.- Kleine Beiträge zur Orchidaceen-Flora der Rheinprovinz. *Verh. Nath. Ver. Preuss. Rheinl. Westf.* **81** ["1924"]: 259-273.
- HÖPPNER, H. 1927.- \times *Orchis Beckerianus* H. HÖPPNER und sein Formenkreis nebst Bemerkungen zu verwandten Formenkreisen. *Sitzungsber. Naturhist. Vereins Preuss. Rheinl. Westf. Abt D*: 1-26.
- HOUDARD, J. & THOMAS C. 1911.- Catalogue des plantes vasculaires de la Haute-Marne: 203p. Saint-Dizier.
- JACQUET, P. 1983.- Une répartition des Orchidées sauvages de France: 64p. *L'Orchidophile*, n° hors série (s.d.).
- JACQUET, P. 1988.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. 2^{ème} éd. mise à jour: 75p. S.F.O. Éditeur, Paris.
- KLINGE, J. 1898.- *Dactylorhizis, Orchidis subgeneris, monographiæ prodromus. Acta. Hort. Petropol.* **17** (1): 145-202.
- KLINGE, J. 1899A.- Zur orientierung der *Orchis*-bastarte und zur Polymorphie der *Dactylorhizis*-Arten. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (2,5): 1-65.
- KLINGE, J. 1899B.- Die homo- und polyphyletischen Formenkreise des *Dactylorhizis*-Arten. *Acta. Hort. Petropol.* **17** (2,6): 67-146.

- KRETZSCHMAR, H. 2005.- Systematik, Taxonomie und Nachweis der Hybriden: 693-748 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Compendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2011.- Beitrag zur Kenntnis europäischer, mediterraner und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27(2)** [“2010”]: 171-236.
- LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J. 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne.
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* **146**. A.R.G. Gantner Verlag KG.
- MOINGEON, J.-M. 2011.- <http://www.pharmanatur.com/dactylwirt.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- NARDIN, P. 2011.- <http://monamiph.chez.com/orchidoubs/orcdoubs.htm> (site consulté le 5.VIII.2011).
- NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zürich.
- PARENT, G.H. 1996.- Matériaux pour un catalogue de la Flore lorraine (dép. 54, 55, 57, 88). Note 1. Les Orchidées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle* **47**: 119-204.
- PARRET, S. 1994.- Les marais tufeux, un patrimoine à préserver. *La Garance voyageuse* **25**: 21-24.
- PEDERSEN H.Æ. 2004.- *Dactylorhiza majalis* s.l. (Orchidaceae) in acid habitats: variation patterns, taxonomy, and evolution. *Nord. J. Bot.* **22**: 641-658.
- PIKNER, T. & DELFORGE, P. 2005.- The Dactylorchid of Saaremaa (Estonia), *Dactylorhiza osiliensis* sp. nova. *Natural. belges* **86** (Orchid. 18): 65-80.
- RAMEAU, J.-C. & ROYER, J.-M. 1971.- Contribution à la flore de la Haute-Marne. *Rev. Féd. Fr. Soc. Sc. Nat.*, 3ème série, **42-43**: 1-22.
- RAMEAU, J.-C. & ROYER, J.-M. 1979.- Étude botanique et phytosociologique du marais Vaucher à Germaines. *Bull. Soc. Sci. Nat. Arch. Haute-Marne* **21**: 163-181.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- ROBERDEAU, J.-C., TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1998.- Observations sur les *Dactylorhiza* du sud du Loir-et-Cher. *L'Orchidophile* **29**: 225-230.
- ROUY, G. 1912.- Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace. XIII: 562p. Société des Sciences Naturelles de Charente-Inférieure, Paris
- ROYER, J.M. 2011.- Les marais tufeux du plateau de Langres (Haute-Marne). *L'Écho des Tourbières* N° 19: 5-6.
- ROYER, J.-M. & DIDIER, B. 1996.- Flore et végétation des marais tufeux du Plateau de Langres: 112p. *Bull. Soc. Sc. Nat. Archéol. Hte-Marne*, Mémoire 2. Chaumont.
- ROYER, J.-M., BEHR, R., BIZOT, A., DIDIER, B., LANFANT, P., MISSET, C., THEVENIN, S., WORMS, C., COLLET, D., AMON-MOREAU, D., RABATEL, J. 1997.- Répartition régionale des espèces végétales protégées de Champagne-Ardenne. 2ème éd. entièrement revue et corrigée: 163p. Ministère de l'Environnement, Direction générale de l'Environnement de Champagne-Ardenne, Chaumont.
- ROYER, J.-M., FELZINES, J.C., MISSET, C. & THEVENIN, S. 2009 – Synopsis commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest*, n° spécial **6**: 1-352.
- SAHLIN, C.I. 1978.- *Dactylorhiza wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ, eine echte Art. *Orchidee* **29**: 268-269.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008A.- Bemerkungen zum taxonomischen Status von Wirtgens Knabenkraut [*Dactylorhiza* × *wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ]. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* Beiheft **24(2)** [“2007”]: 60-70.
- SCZEPANSKI, S. & WENKER, D. 2008B.- Remarques sur le statut taxonomique du “*Dactylorhiza* de Wirtgen” [*Dactylorhiza* × *wirtgenii* (HÖPPNER) SOÓ]. *L'Orchidophile* **39**: 195-204.

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

