

Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Himantoglossum* (Orchidaceae)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. P. DELFORGE. - *Nomenclatural and taxonomical contribution to the genus Himantoglossum* (Orchidaceae). The mediterranean and submediterranean *Barlia-Comperia-Himantoglossum* constellation, formed of few robust species, globose tubered, with large flowers, is usually divided into three genera. A taxonomic revision well supported by morphological, Caryological, and recent molecular data suggest that it forms a single clade. *Barlia* has generally been considered as very closely related to *Himantoglossum*, the main reason to maintain *Barlia* as a genus seems to be the long nomenclatural uncertainties around *Aceras-Loroglossum-Himantoglossum* as generic name for the «Lizard orchis», solved in 1972 by conservation of *Himantoglossum* W.D.J. KOCH 1837. *Comperia comperiana*, a very rare oriental species, is considered since 1849 as the single species of an isolated genus, mainly because of the spectacular lengthening of the labellum lobes and the presence of 2 separated viscidia, as among *Orchis*, against one single viscidium among *Himantoglossum-Barlia*. In fact, that structure does not seem constant: personal observations of *Comperia* fresh flowers have revealed that the 2 viscidia are most often so close that they work as a single viscidium, unlike the *Comperia* description by K. KOCH (1849), reproduced by most authors. Thus, the *Comperia* column feature does not always differ structurally from *Himantoglossum-Barlia*. Consequently, the maintain of the genus *Comperia* is not justified. New combinations are made for *Himantoglossum robertianum*, *Himantoglossum metlesicsianum*, and *Himantoglossum comperianum*. A parcimonious arrangement of the monophyletic genus *Himantoglossum* is attempted, with definition of the limits of 2 natural species groups based on consideration of features resolvable into discrete character states. The first, comprised *Himantoglossum robertianum*, *H. metlesicsianum*, and *H. comperianum*, has stigmatic cavity higher than wide, oblong stigmatic surface, glabrous maculated labellum with a middle lobe as long as the side lobes, or somewhat longer. It is probably derived from a taxon of the *Orchis spitzelii* species group, morphologically very similar. The second *Himantoglossum* species group, corresponding to *Himantoglossum* Sectio *Euhimantoglossum* SCHLECHTER 1918, has stigmatic cavity wider than high, squarred or hemispheric stigmatic surface, and labellum with middle lobe much longer than the side lobes. Into that species group, a subgroup, most derived, comprising of *Himantoglossum caprinum*, *H. adriaticum*, and *H. hircinum*, has a labellum center ornated with brushes of purple pilosity; the 2 other species of the group, *H. affine* and *H. formosum*, closer to *H. robertianum*, are characterized by a glabrous white labellum center with a less long middle lobe. The group is also probably reticuled by one or two hybrid taxa with controversial status: *H. montis-tauri* and *H. samariense*, intermediary between *H. affine* and *H. caprinum*.

Key-Words: Flora of western Palearctic. *Orchidaceae*, *Orchidoideae*, *Serapiadinae*. Genus *Himantoglossum*, *Barlia*, *Comperia*. *Himantoglossum robertianum* comb. nov., *Himantoglossum metlesicsianum* comb. nov., *Himantoglossum comperianum* comb. nov.

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

Manuscrit déposé le 8.III.1999, accepté le 30.IV.1999.

Introduction

Pour les botanistes qui élaborent la systématique des *Orchidaceae* du monde, les Orchidées d'Europe, étudiées depuis longtemps, semblent avoir été subdivisées trop finement, avec de nombreux genres mono- ou paucispécifiques, basés sur des différences de structure qui paraissent parfois infimes. La validité de certains genres européens doit donc être réévaluée, afin d'arriver à une systématique plus cohérente avec celle des grands genres tropicaux, qui regroupent des taxons aux structures plus variées. Une telle révision devrait vraisemblablement entraîner une réduction du nombre de genres pour les Orchidées européennes (DRESSLER 1993: 142-143), d'autant plus que le progrès de l'analyse moléculaire a montré que quelques mutations ponctuelles affectant des gènes floraux homéotiques pouvaient amener d'importantes modifications de la morphologie florale, avec pour conséquence que des structures florales remarquablement différentes pouvaient apparaître chez des taxons étroitement apparentés (COEN & MEYEROWITZ 1991; WEIGEL & MEYEROWITZ 1994).

La prédiction de DRESSLER est en train de se réaliser. La multiplication des approches systématiques avec notamment l'irruption, dans le champ de l'orchidologie européenne, des analyses cladistique, chimique, enzymatique, moléculaire et génétique, a déjà entraîné plusieurs regroupements de genres, dont certains avaient parfois été préconisés jadis, comme celui de *Lysiella* dans *Platanthera* (par exemple LUER 1975; SUNDERMANN 1980; DELFORGE 1994), celui d'*Aceras* dans le groupe d'*Orchis militaris* (ROSSI et al. 1994; COZZOLINO et al. 1996, 1998; BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997), ou encore celui de *Nigritella* dans *Gymnadenia* (par exemple WAHLENBERG 1826; REICHENBACH fil. 1856; WETTSTEIN 1889; SCHULZE 1894; HAYEK 1933; SUNDERMANN 1975; BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997; DELFORGE 1998; TEPPNER & KLEIN 1998).

Dans le même temps et pour les mêmes raisons, plusieurs tentatives d'établir de nouveaux genres mono- ou paucispécifiques n'ont pas eu beaucoup de succès, par exemple celles qui visaient à créer un genre distinct pour *Epipactis muelleri* (*Parapactis* ZIMMERMANN 1922), pour le groupe d'*Orchis papilionacea* (*Vermeuleniana* A. & D. LÖVE 1972) ou encore pour le groupe d'*Orchis coriophora* (*Anteriorchis* KLEIN & STRACK 1989). La validité des deux derniers genres, d'ailleurs, ne semble pas être confirmée par les analyses moléculaires (BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997; COZZOLINO et al. 1998). Nous assistons donc, depuis une dizaine d'années, à une évolution apparemment paradoxale de la systématique des Orchidées d'Europe avec, simultanément, une réduction du nombre de genres et un accroissement important du nombre d'espèces, particulièrement dans les genres *Epipactis*, *Gymnadenia* (*Nigritella*) et *Ophrys*.

Parmi les genres monospécifiques qui appellent un réexamen, figurent certainement *Barlia* PARLATORE 1858 ⁽¹⁾ et *Comperia* K. KOCH 1849, qui partagent avec *Himantoglossum* W.D.J. KOCH 1837 (syn. *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1818 pro parte) un grand nombre de caractères.

(1) *Barlia* n'a été doté d'une seconde espèce que récemment, avec la distinction, qui ne fait pas l'unanimité, du taxon de Tenerife, Canaries (TESCHNER 1982, 1983)

Caractères communs à *Barlia*, *Comperia* et *Himantoglossum*

Les espèces des trois genres ont en commun de gros tubercules ovoïdes surmontés de fibres radicales épaisses et nombreuses, une tige épaisse, glabre, blanchâtre à la base, souvent colorée de violacé ou de brun verdâtre au sommet. Il s'agit généralement de plantes robustes de grande taille, formant l'ensemble des plus grandes orchidées d'Europe, avec des hauteurs maximales allant de 70 cm (*Comperia*) à 112 cm (*Barlia*, aussi appelé Orchis géant). Les feuilles sont grandes et nombreuses, lancéolées, non maculées, souvent fanées à la floraison, particulièrement chez les espèces tardives (*Comperia*, *Himantoglossum*). L'inflorescence est généralement composée de grandes fleurs nombreuses (jusqu'à 110 chez *H. hircinum*) de couleur vert grisâtre, vert jaunâtre ou pourpre violacé plus ou moins foncé, ces teintes se mélangeant souvent en un pourpre brunâtre sordide. Certaines espèces (*Barlia robertiana*, *Comperia comperiana*, *Himantoglossum hircinum*) présentent fréquemment, à côté de plantes à fleurs colorées de pigments violets, d'autres qui en sont dépourvues et qui montrent une coloration verte dominante.

Les bractées, membraneuses, dépassent au moins les fleurs de la base de l'inflorescence, même chez *Comperia* (voir par exemple les analyses florales de NELSON 1968A: Taf. XXXVI et les figures de KREUTZ 1998), contrairement à ce qui est parfois affirmé dans la littérature et dans les clés (par exemple celle de TUTIN et al. 1980).

Les sépales et les pétales sont rabattus en casque plus ou moins serré, parfois campanulé (*Comperia*, *Himantoglossum* [*Loroglossum*] *hircinum* f. *tipuloides* (GALLÉ) E.G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS), et strié ou ponctué, au moins en dedans. Le labelle est profondément trilobé; les lobes latéraux, souvent falciformes et munis de bords externes ondulés-crispés, sont généralement plus courts que le lobe médian, sauf chez *Comperia* où ils sont longuement filiformes. Le lobe médian est divisé en deux lobules relativement courts (*Barlia*), longuement filiformes (*Comperia*) ou plus ou moins longuement rubané et incisé (*Himantoglossum*); ces lobes et lobules sont généralement enroulés en spires dans le bouton floral, sauf chez *Comperia*, où ils peuvent parfois paraître tassés sans ordre à l'ouverture des fleurs (TAUBENHEIM 1980). Le centre du labelle est plus clair que les bords, parfois glabre et blanc immaculé (*Himantoglossum affine*, *H. formosum*) ou maculé de taches colorées pourpres (*Barlia*, *Comperia*, *Himantoglossum montis-tauri*), parfois parsemé de houppes de poils purpurins (*H. hircinum*, *H. adriaticum*, *H. caprinum*). Le labelle est toujours muni d'un éperon descendant, blanchâtre, peu nectarifère. Les fleurs sont odorantes, avec un parfum agréable (*Barlia*), agréable mais faiblement perceptible (*Comperia*), ou désagréable (*Himantoglossum*); cependant *H. hircinum* et *H. adriaticum* peuvent avoir une odeur désagréable dans certaines populations et un parfum agréable dans d'autres (BAUMANN 1978; BOURNÉRIAS 1998).

Les fleurs attirent un nombre important de pollinisateurs divers, surtout des hyménoptères, principalement des genres *Apis*, *Andrena*, *Bombus*, *Eucera*, *Osmia* et *Xylocopa*, mais aussi des diptères, des hétéroptères, des lépidoptères et des coléoptères, notamment cérambycidés et scarabéidés (par exemple CAMUS & CAMUS 1921-1929; TESCHNER 1976, 1977, 1980; VÖTH 1990; CINGEL 1995; obs. pers.). Enfin, chez toutes les espèces, les ovaires, généralement vert

blanchâtre, sont contournés et munis d'un pédicelle très court, lui-même un peu tordu.

Le nombre de chromosomes, $2n=36$, semble identique pour les espèces dont la caryologie a été bien étudiée, *Barlia robertiana*, *Himantoglossum hircinum* et *H. adriaticum* (par exemple KLIPHUIS 1963; RAYNAUD 1971; STRÖHLEIN & SUNDERMANN 1972; MAZZOLA et al. 1982; CAUWET-MARC & BALAYER 1986; BIANCO et al. 1987; CARPINERI & ROSSI 1987; D'EMERICO et al. 1992). L'examen caryologique justifie le rapprochement des genres *Barlia* et *Himantoglossum* (CAUWET-MARC & BALAYER 1986: 268). Le nombre chromosomique $2n=36$ est courant chez les *Serapiadinae*: c'est celui de la plupart des *Ophrys* et des *Serapias* ainsi que de beaucoup d'*Orchis*.

Certains comptages ont cependant donné des résultats divergents, $2n=36+1B$ pour *H. hircinum* (CARPINERI & ROSSI 1987) et surtout $2n=60$ pour *Barlia robertiana* (STRÖHLEIN & SUNDERMANN 1972), comptage considéré aujourd'hui comme erroné, ne correspondant à aucun multiple exact d'un des nombres de base possible (CAUWET-MARC & BALAYER 1986). Pour les mêmes raisons, le seul comptage chromosomique connu pour *Comperia comperiana*, $2n=30$, lui aussi publié par STRÖHLEIN et SUNDERMANN (1972), est également douteux. Ce nombre, de l'aveu même de ces auteurs, est incompatible avec ceux des genres apparentés à *Orchis* (2); il nécessite donc une confirmation qui n'a pas encore été faite, semble-t-il. Les études caryologiques donnent en effet des résultats parfois surprenants et contradictoires, en partie probablement par suite du manque de puissance des microscopes parfois utilisés lors des comptages. La fiabilité des comptages chromosomiques est d'ailleurs souvent mise en question et leur réexamen général semble nécessaire (voir par exemple DRESSLER 1993: 71; BATEMAN et al. 1997: 135-136).

L'analyse moléculaire de séquences de nucléotides de l'ADN ribosomal montre que *Barlia* et *Himantoglossum* forment un clade, section sœur d'une constellation rassemblant *Ophrys*, *Serapias*, *Anacamptis* et les *Orchis* ayant $2n=36$ comme nombre chromosomique (BATEMAN et al. 1997). Au sein de ce clade, *Barlia* est la section sœur d'*Himantoglossum*, un ensemble certainement monophylétique, la distance entre *Barlia* et le groupe formé par *Himantoglossum adriaticum*, *H. caprinum* et *H. hircinum* n'apparaissant relativement importante que parce que, probablement, manquent les études moléculaires d'*H. affine* et d'*H. formosum*, qui se rapprochent morphologiquement de *Barlia* (PRIDGEON et al. 1997) et, ajouterai-je, celle de *Comperia*.

Toutes les espèces des trois genres sont héliophiles et calcicoles; elles fleurissent sur substrats alcalins à neutres, maigres et secs, en pleine lumière (pelouses, garrigues, talus, terrasses de cultures), ou dans la lumière tamisée des pinèdes claires et des lisières; elles semblent strictement liées aux zones méditerranéenne (*Barlia*) et subméditerranéenne, des îles Canaries (Ténérife, *Barlia metlesicsiana*) à l'ouest de la mer Caspienne (*Himantoglossum formosum*).

(2) Les seules orchidées d'Europe possédant régulièrement $2n=30$ chromosomes semblent être les *Spiranthes* européens, *Goodyera repens* et *Malaxis monophyllos*; soit des espèces qui ne font pas partie des *Orchidoideae* et ne sont pas des parents proches de *Comperia*.

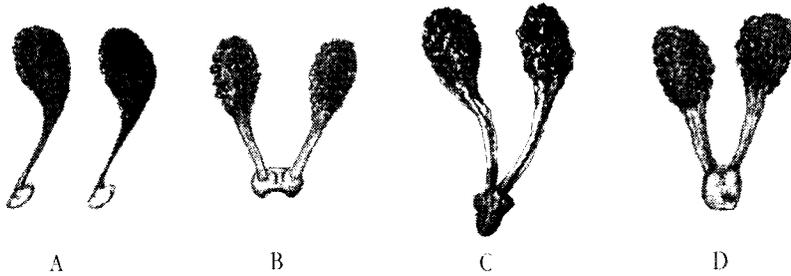


Fig. 1. **A.** *Orchis spitzelii*: pollinies bien séparées, chaque caudicule muni, à la base, d'un rétinacle indépendant (structure présente notamment chez *Orchis* et *Dactylorhiza*). **B.** *Anacamptis pyramidalis*. **C.** *Himantoglossum hircinum* et **D.** *Barlia robertiana*: pollinies à caudicules réunis, à la base, par un seul rétinacle parfois constitué de deux rétinacles intimement soudés.

(A & C: d'après KLOPFENSTEIN 1994; B: d'après KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1986; D: d'après KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1985)

***Barlia* et *Himantoglossum*, deux genres ?**

En plus des nombreux caractères communs qui viennent d'être évoqués, *Barlia* et *Himantoglossum* partagent une structure de gynostème identique, avec 2 pollinies munies de caudicules relativement courts réunis par un rétinacle unique enfermé dans une bursicule (Fig. 1); la cavité stigmatique est un peu plus haute chez *Barlia* que chez *Himantoglossum* (Fig. 2). La séparation des deux genres n'est donc justifiée que par un décalage phénologique (floraison précoce: *Barlia*, tardive: *Himantoglossum*) et par la longueur du lobe médian du labelle (court: *Barlia*, allongé: *Himantoglossum*).

Des temps de floraison séparés ne justifient évidemment pas une distinction au rang générique; au sein du genre *Ophrys*, notamment, de tels écarts existent pour des espèces parfois syntopiques (par exemple, en Crète, *O. mesaritica*: décembre-février, *O. apifera*: fin avril-mai), voire même entre taxons appartenant à une même espèce (par exemple, dans

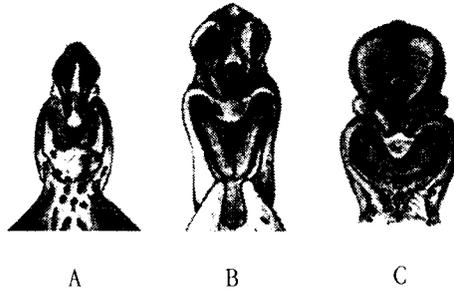


Fig. 2. **A.** *Orchis spitzelii* et **B.** *Barlia robertiana*: cavité stigmatique plus haute que large; surface stigmatique oblongue-arrondie. **C.** *Himantoglossum hircinum*: cavité stigmatique plus large que haute; surface stigmatique brièvement oblongue-arrondie à hémisphérique.

(A: d'après KLOPFENSTEIN 1994; B & C: d'après NELSON 1968A)

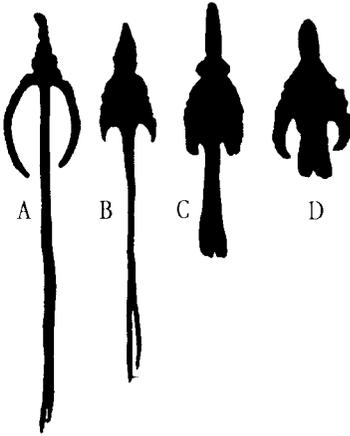


Fig. 3. Labelles. A. *Himantoglossum hircinum*. B. *H. affine*. C. *H. formosum*. D. *Barlia robertiana*. *Himantoglossum formosum* fait, avec son lobe médian brièvement rubané, la transition entre *H. affine* et *Barlia robertiana*

(d'après NELSON 1968A)

la péninsule ibérique, *O. tenthredinifera* var. *praecox*: janvier-mars, *O. tenthredinifera* var. «ronda»: mai-juin). D'autre part, il n'y a pas d'hiatus entre *Barlia* et *Himantoglossum* pour la longueur du lobe médian du labelle, qui diminue de manière progressive d'*H. hircinum* à *Barlia*, *Himantoglossum formosum*, qui vient d'être redécouvert et bien documenté (RÜCKBRODT et al. 1994; MARK 1998), faisant, avec son lobe médian brièvement rubané, la transition entre *H. affine* et *Barlia* (Fig. 3).

La séparation au rang générique de *Barlia* et *Himantoglossum* paraît donc très difficile à justifier aujourd'hui. La plupart des auteurs contemporains ont souligné la grande parenté entre les deux genres, mais ils les ont maintenus distincts sans toujours percevoir, qu'en réalité, cette situation est due essentiellement à un problème no-

menclatural resté sans solution pendant plus de 150 ans.

En effet, notamment du fait de leur similitude générale avec *Orchis*, particulièrement avec *O. spitzelii* ⁽³⁾, *Barlia* et plusieurs *Himantoglossum* ont été décrits dans le genre *Orchis*, qui avait jadis une acception très large. *Barlia robertiana* a d'abord été nommé *Orchis longibracteata* BIVONA-BERNARDI 1806, des espèces d'*Himantoglossum* furent décrites comme *Orchis formosa* STEVEN 1813 ou encore *O. caprina* MARSCHALL VON BIEBERSTEIN 1819.

Cependant, l'attention accordée à la structure du gynostème par les systématiciens du début du XIX^{ème} siècle pour classer les orchidées allait entraîner le retrait du genre *Orchis* des espèces dont les pollinies sont reliées par un rétinacle unique recouvert d'une bursicule. Le genre *Orchis* ne rassemble plus, alors, que les espèces munies d'un gynostème avec deux rétinacles recouverts par une bursicule unique, grosso modo *Dactylorhiza* et les espèces encore considérées comme des *Orchis* aujourd'hui, sauf, essentiellement, par BATEMAN et al. (1997) et PRIDGEON et al. (1997). Pour réunir les espèces à rétinacle unique, RICHARD créa le genre *Loroglossum* en 1817, SPRENGEL le genre *Himantoglossum* en 1826, dans lesquels ils intégrèrent malheureusement *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*. De ce fait, *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1818 et *Himantoglossum* SPRENGEL 1826 devenaient des noms de genre illégitimes, car synonymes d'*Aceras* R. BROWN in AITON fil. 1813.

⁽³⁾ Une affinité qui n'est pas confirmée à ce jour par l'analyse moléculaire, aucune étude d'espèce du groupe d'*Orchis spitzelii* n'ayant encore été effectuée et publiée dans ce domaine (PRIDGEON et al. 1997).

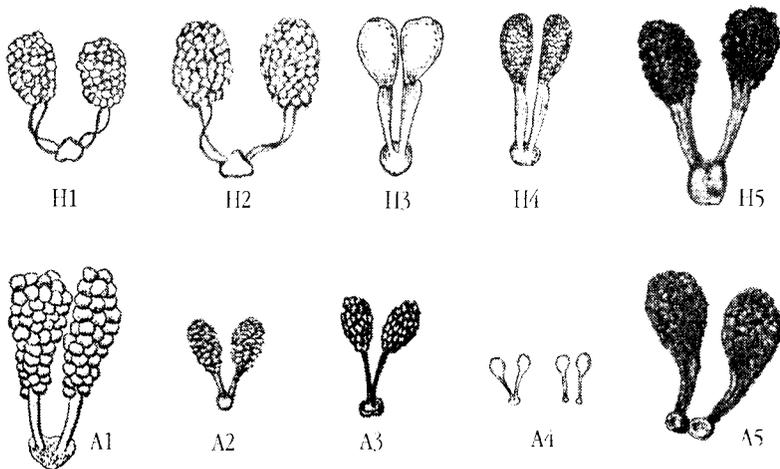


Fig. 4. Pollinies. **H.** *Himantoglossum*. **A.** *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*.

H. Les pollinies des *Himantoglossum* ont généralement été correctement représentées avec leurs caudicules réunis, à la base, par un seul rétinacle. **H1.** *H. hircinum* (REICHENBACH fil. 1851); **H2.** *H. hircinum* (BARLA 1868); BARLA et REICHENBACH ont manifestement utilisé un même dessin, établi à partir d'une fleur sèche. **H3.** *H. affine* et **H4.** *H. formosum* (KELLER & SCHLECHTER 1928); les représentations de KELLER et SCHLECHTER, bien que correctes dans ces cas, sont néanmoins très schématiques. **H5.** *H. hircinum* (KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1985); la grande qualité du travail de KLOPFENSTEIN est évidente, malgré une reproduction faite ici en basse résolution et en noir et blanc.

A. Les pollinies d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* ont souvent été représentées avec leurs caudicules réunis, à la base, par un seul rétinacle, ce qui n'est pas exact. **A1.** REICHENBACH fil. (1851); **A2.** BARLA (1868); **A3.** CAMUS et CAMUS (1921-1929). **A4.** MOSSBERG (in MOSSBERG & NILSSON 1980) présente deux possibilités: caudicules réunis par un seul rétinacle ou séparés, avec un rétinacle chacun. **A5.** KLOPFENSTEIN (in KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1984) montre bien l'étroite juxtaposition des deux rétinacles qui peuvent parfois se séparer lorsqu'ils sont touchés.

***Aceras*: un ou deux rétinacles ?**

La position systématique d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* a connu en effet de nombreuses fluctuations parce que son port, la découpure de son labelle, anthropomorphique, ses parties souterraines et ses facultés d'hybridation le rapprochent nettement du groupe d'*Orchis militaris*. Cependant le labelle, dépourvu d'éperon, et le nombre de rétinacles semblaient infirmer cette parenté.

La plupart des auteurs, en effet, attribuaient à *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* des pollinies reliées par un rétinacle unique ou par deux rétinacles soudés en un seul. C'est la description et/ou la représentation qu'en donnent par exemple REICHENBACH fil. (1851: CCCLVII, 29), BARLA (1868: pl. 23, 10), CAMUS et al. (1908: pl. 16), CAMUS et CAMUS (1921-1929: pl. 16, 9) (Fig. 4) ou encore KELLER et SCHLECHTER (1928: 139). Chez beaucoup de ces auteurs, la description du rétinacle des pollinies est, au mot près, la même pour *Aceras*, *Barlia*

et *Himantoglossum-Loroglossum*, ainsi que, parfois, pour *Anacamptis* (voir fig. 1B) (4). Aujourd'hui encore, des auteurs attribuent à *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* des pollinies à caudicules reliés par un rétinacle unique (par exemple BOURNÉRIAS 1998; COZZOLANO et al. 1998) ou par deux rétinacles soudés en un seul (REINHARD et al. 1991). De ce fait, toutes les espèces d'*Aceras*, *Barlia* et *Himantoglossum-Loroglossum* sont placées soit dans le même genre (par exemple *Aceras* chez REICHENBACH fil. 1851) soit dans des genres voisins formant, quelquefois avec *Anacamptis*, un ensemble particulier au sein des *Ophrydeae* (par exemple BARLA 1868; CAMUS et al. 1908; CAMUS & CAMUS 1921-1929; KELLER & SCHLECHTER 1928; NELSON 1968A; MOSSBERG & NILSSON 1980; BOURNÉRIAS 1998).

Par ailleurs, NELSON (1968A: 46), repris par SUNDERMANN (1980), note que dans certaines populations d'*Aceras*, le gynostème possède ce qui paraît être un seul rétinacle, alors que dans d'autres parties de l'aire, il y en a nettement deux; MOSSBERG (in MOSSBERG & NILSSON 1980: 86) représente ces deux possibilités (Fig. 4, A4). Cependant, DARWIN (1877), GODFERY (1933) et ZIEGENSPECK (1936), entre autres auteurs, ont bien montré qu'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* possède en réalité deux rétinacles très proches, plus ou moins concrescents, qui, assez souvent, se séparent lorsqu'ils sont touchés ou lorsque l'on enlève les pollinies. C'est la représentation que fait aussi KLOPFENSTEIN (Fig. 4, A5), qui est certainement un des auteurs d'illustrations botaniques le plus fiables. *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* possède donc, pour les rétinacles, une position intermédiaire entre *Orchis* et *Dactylorhiza* d'une part (2 rétinacles bien séparés enveloppés dans une bursicule, fig. 1A), et *Anacamptis*, *Barlia* et *Himantoglossum* d'autre part (un rétinacle unique ou 2 rétinacles intimement soudés enveloppés dans une bursicule, fig. 1B-D).

Ce point de morphologie, facilement vérifiable puisqu'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* est heureusement encore une espèce assez courante, est largement admis, notamment par VERMEULEN (1958), MAIRE (1959), SUMMERHAYES (1968), FÜLLER (1970, 1979), VERMEULEN in LANDWEHR (1977, 1982), LANG (1980, 1989), DELFORGE (1994), CLAESSENS et KLEYNEN (1995, 1998), ECCARIUS (1997). Il s'agit donc plutôt de la même structure que celle d'*Orchis*, une parenté confirmée par les approches systématiques biochimiques et moléculaires, qui ne justifie pas le regroupement d'*Aceras* avec *Barlia* et *Himantoglossum-Loroglossum*.

***Barlia* et *Himantoglossum*, deux genres pour un problème nomenclatural ?**

Ce regroupement persistera pourtant longtemps, et avec lui le problème nomenclatural des noms de genre *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1818 et *Himantoglossum* SPRENGEL 1826, synonymes d'*Aceras* R. BROWN in AITON fil. 1813. Ce problème nomenclatural fut diversement traité et chacun des trois noms de genre eut ses partisans; ils furent tous trois utilisés de manière interchangeable pendant

(4) «Masses polliniques lobulées. Caudicules courts. Glande commune subbilobée et renfermée dans une bursicule.» (BARLA 1868); «Masses polliniques à caudicules courts, à rétinacles soudés en un seul [qui est] renfermé dans une bursicule uniloculaire.» (CAMUS et al. 1908; CAMUS & CAMUS 1921-1929); «Pollinia clavata, stipibus brevibus viscidio rotundato communi affixa» (KELLER & SCHLECHTER 1928).

plus de 150 ans, ce qui créa une synonymie et une instabilité nomenclaturale importantes.

Lorsqu'en 1967, GREUTER s'aperçut que l'épithète *longibracteata* BIV. 1806 était illégitime pour nommer l'Orchis géant (non *Orchis longibracteata* F.W. SCHMIDT in J. MAYER 1791) et qu'*Orchis robertiana* LOISELEUR 1807 devenait l'épithète prioritaire pour cette espèce, il effectua la combinaison nouvelle nécessaire dans le genre *Barlia* PARLATORE 1858 plutôt que dans *Himantoglossum* ou *Loroglossum*, la seule manière, selon lui, d'éviter les problèmes nomenclaturaux liés à ces deux noms de genre (GREUTER & RECHINGER 1967) (5).

Pour sortir de l'imbroglio nomenclatural *Aceras-Himantoglossum-Loroglossum*, NELSON (1968B) proposa la conservation du nom de genre *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1818, en l'émendant de telle manière que *Loroglossum anthropophorum* (L.) L.C.M. RICHARD en soit exclu. L'édition 1972 du Code International de Nomenclature Botanique ne devait cependant pas suivre cette proposition et retint, dans sa liste des «Nomina generica conservanda», *Himantoglossum* [SPRENGEL 1826 emend.] W.D.J KOCH 1837, dont *Himantoglossum anthropophorum* (L.) SPRENGEL est exclu (STAFLEU 1972: 291). Ceci mit un terme à l'incertitude nomenclaturale affectant le nom de genre des Orchis bouc et, par conséquent aussi, de l'Orchis géant. Néanmoins, tous les botanistes continuèrent à utiliser le binôme *Barlia robertiana* et la description au rang spécifique de l'Orchis géant des Canaries se fit aussi dans le genre *Barlia* (TESCHNER 1982, 1983). La plupart des auteurs, cependant, soulignent la grande parenté entre les deux genres.

Le maintien du genre *Barlia* n'étant plus justifié, ni du point de vue taxonomique, ni du point de vue nomenclatural, comme nous venons de le voir, je propose ci-après, dans les dispositions nomenclaturales, les combinaisons nouvelles nécessaires pour intégrer (ou réintégrer) les deux espèces de *Barlia* dans le genre *Himantoglossum*, auquel elles appartiennent.

Comperia* et *Himantoglossum

Les nombreuses convergences entre *Comperia* et *Himantoglossum* (*Barlia* inclus) ayant déjà été rappelées, reste à envisager ce qui pourrait justifier la séparation de ces deux genres, notamment par l'examen des caractères mis en avant par KOCH (1849) pour créer le genre *Comperia*. KOCH distingue *Comperia* d'*Himantoglossum* par trois caractères: les pétales parfois dentés, le labelle à lobes et lobules longuement et étroitement filiformes, le gynostème identique à celui d'*Orchis*, avec une anthère brièvement apiculée et deux rétinacles libres, séparés, enveloppés dans une bursicule réniforme (ou biloculaire). KOCH invoque encore le rabattement des pétales et des sépales en un casque, disposition que l'on retrouve évidemment aussi chez *Himantoglossum*, comme chez beaucoup de *Serapiadinae* (*Serapias*, groupes d'*Orchis militaris*, d'*Orchis tridentata*, *Neotinea*, *Steveniella*...)

(5) «ANMERKUNG. Solange *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1817 oder *Himantoglossum* SPRENGEL 1826, beides illegitime Ersatznamen für *Aceras* R. BR. 1813, nicht geschützt sind, bleibt wohl nichts anders übrig, als auf *Barlia* PARLAT. 1858 zurückzugreifen. Gr.» (GREUTER in GREUTER & RECHINGER 1967: 192).

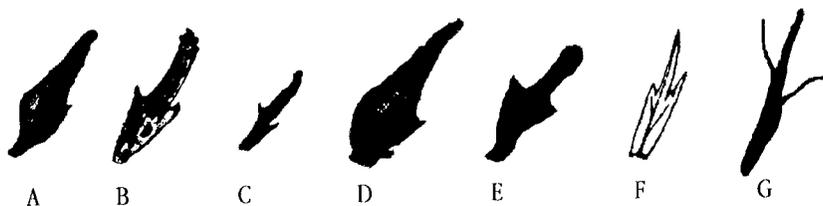


Fig. 5. Indentations occasionnelles des pétales chez les espèces des genres *Himantoglossum* et *Comperia*. A-B. *Himantoglossum hircinum*. C. *H. adriaticum*. D. *H. caprinum*. E. *H. formosum*. F-G. *Comperia comperiana*.

(A, E & G: d'après NELSON 1962; B: d'après KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1985; C: herb. P. DELFORGE; D d'après NELSON 1968; F: d'après CAMUS & CAMUS 1921-1929).

La présence de dents, parfois de petits rubans, sur les bords des pétales, assez fréquente mais non constante chez *Comperia*, est courante également chez beaucoup d'espèces d'*Himantoglossum* (Fig. 5). NELSON (1962: 39) avait déjà souligné cette particularité qu'il interprétait comme une tendance évolutive du genre à la «labellisation» des pétales.

L'allongement filiforme des lobes et lobules du labelle est évidemment spectaculaire chez *Comperia*, mais il s'agit d'une différence essentiellement quantitative et non structurelle par rapport à la découpeure des labelles dans le genre *Himantoglossum*: les lobes latéraux sont plus allongés chez *Comperia*, le lobe médian plus étroit et un peu plus longuement incisé (Fig. 6). Ceci ne justifie pas une distinction au rang générique, sinon, par exemple, *Orchis simia* (lobe médian à deux lobules étroits) pourrait être placé dans un autre genre qu'*O. purpurea* (lobe médian à deux lobules larges) ou, plus clairement encore, il faudrait créer de nouveaux genres au sein des *Cypripediaceae*, dont certaines espèces ont des sépales spectaculairement rubanés. Il n'en est bien entendu jamais question.

***Comperia*: un ou deux rétinacles ?**

Pour séparer *Comperia* d'*Himantoglossum*, reste donc uniquement, comme caractère morphologique tranché, la structure du gynostème, avec deux rétinacles pour le premier, comme chez *Orchis* et *Dactylorhiza*, contre un seul au second.

La structure du gynostème de *Comperia* est, pour les rétinacles, vraisemblablement aussi difficile à décrire que celle d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*, et la position taxonomique de ce taxon semble en avoir été également affectée. La description du gynostème faite par KOCH (1849), avec deux rétinacles libres, séparés, enveloppés dans une bursicule réniforme, semble avoir été reprise par la plupart des auteurs sans avoir été vérifiée sur le frais (par exemple CAMUS & CAMUS 1921-1929; KELLER & SCHLECHTER 1928; LANDWEHR 1977, 1982), ce qui n'est pas étonnant, *Comperia comperiana* étant bien moins accessible à l'observation qu'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*.

De ce fait, *Comperia comperiana* a été considéré jusqu'à présent, soit comme une espèce d'*Orchis* difficilement classable, seul représentant d'une section ou

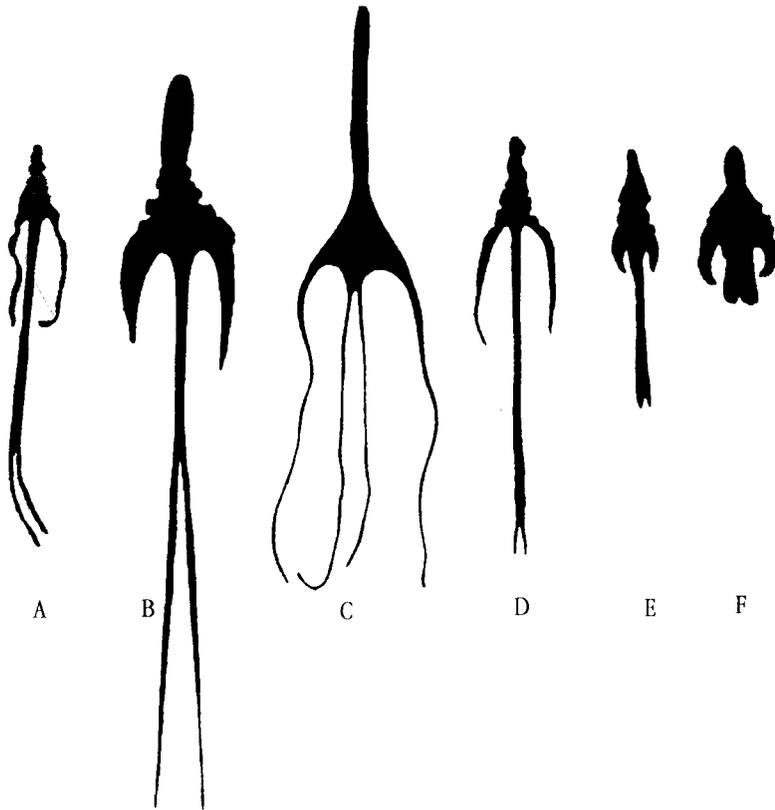


Fig. 6. A. *Himantoglossum adriaticum*. B. *H. caprinum*. C. *Comperia comperiana*. D. *Himantoglossum hircinum*. E. *H. affine*. F. *H. robertianum*. L'examen des labelles montre que *Comperia comperiana* s'insère bien dans le dessin de base et la variation morphologique des labelles du genre *Himantoglossum* (voir aussi la fig. 9).

(d'après NELSON 1968 sauf A: herb. P. DELFORGE; C: NELSON 1962)

d'une sous-section, placé quelque part entre les *Orchis* munis d'un casque séparable (groupes d'*O. militaris*, d'*O. tridentata*, d'*O. coriophora* ou d'*O. morio*) ou dans le voisinage des *Orchis* à fleurs de structure et coloration similaires (groupe d'*O. spitzelii*) (par exemple BOISSIER 1884, ASCHERSON & GRAEBNER 1907; CAMUS & CAMUS 1921-1929; SOÓ 1929; KELLER et al. 1930-1940; RENZ in RECHINGER 1943; SUNDERMANN 1972), soit, ainsi que l'avait proposé KOCH, comme espèce d'un genre monospécifique généralement situé non loin du genre *Orchis*, au côté de *Steveniella satyrioides*, autre espèce orientale difficilement classable d'un genre lui aussi monospécifique (par exemple WILLIAMS et al. 1979; MOSSBERG & NILSSON 1980; DAVIES et al. 1983, 1988; RENZ & TAUBENHEIM 1984; BUTTLER 1986, 1991). Quelquefois aussi, *Comperia* est encore classé par ordre alphabétique entre *Coeloglossum* et *Corallorrhiza*, une solution antitaxonomique regrettable dans des ouvrages botaniques récents (par exemple BAUMANN & KÜNKELE 1982, 1988; SEZIK 1984; KREUTZ 1998).

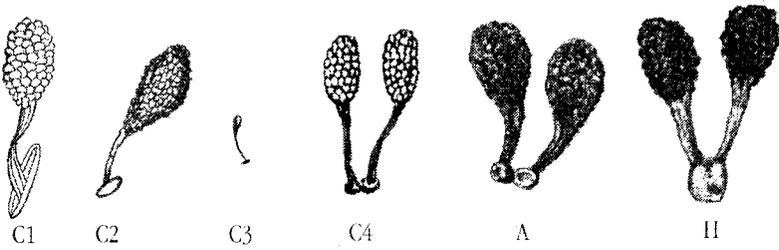


Fig. 7. Pollinies. C. *Comperia comperiana*. A. *Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*. H. *Himantoglossum hircinum*.

C. Les représentations de pollinies de *Comperia comperiana* sont rares et vraisemblablement toutes effectuées à partir d'exsiccatas. Souvent, une seule pollinie est montrée. C1. REICHENBACH fil. (1851). C2. KELLER et SCHLECHTER (1928). C3. MOSSBERG (MOSSBERG & NILSSON 1980). C4. CAMUS et CAMUS (1921-1929) représentent, assez exactement semble-t-il, 2 pollinies avec 2 rétinacles très proches, aussi proches que ceux d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* (A) peints par KLOPFENSTEIN (in KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1984).

(H d'après KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1985)

Seul, apparemment, LANDWEHR (1977, 1982) rassemble *Barlia*, *Himantoglossum* et *Comperia* et les place entre *Anacamptis* et *Serapias* c'est-à-dire dans un ensemble proche d'*Orchis*, mais dont tous les taxons sont munis d'un gynostème à rétinacle unique, à l'exception de *Comperia*. C'est d'autant plus curieux que la systématique adoptée par LANDWEHR doit beaucoup à VERMEULEN, qui a collaboré étroitement à l'élaboration de sa monographie et qui accorde une grande importance à la structure du gynostème pour classer les Orchidacées (par exemple VERMEULEN 1958: 11, 1966). La description des gynostèmes de chaque genre par VERMEULEN forme d'ailleurs un chapitre particulier de l'ouvrage de LANDWEHR (1977: 552-554, 1982: 559-560), celui de *Comperia* y étant simplement signalé comme identique à *Orchis*, avec référence à la description de KOCH (1849).

Les représentations de pollinies de *Comperia comperiana* sont très rares (Fig. 7). REICHENBACH fil. (1851: DX 9, 10) montre une seule pollinie avec un rétinacle ovale allongé, mais il précise que c'est ce qu'il voit sur les exsiccatas⁽⁶⁾. Son dessin est repris, en très petit, par MOSSBERG (MOSSBERG & NILSSON 1980: 44). C'est aussi ce que représentent très schématiquement KELLER et SCHLECHTER (1928: Taf. 27). CAMUS et CAMUS (1921-1929: pl. 31, 15) montrent 2 pollinies avec 2 rétinacles très proches, aussi proches que ceux d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora* peints par KLOPFENSTEIN (KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1984). Paradoxalement, dans leur description, les CAMUS ne donnent aucun renseignement sur le ou les rétinacles mais précisent, comme REICHENBACH fil., qu'ils n'ont examiné que des «échantillons secs» et, de plus, «en mauvais état» (CAMUS & CAMUS 1921-1929: 177-178). Pourtant, la représentation des CAMUS semble exacte.

(6) «in sicca saltem planta [= du moins chez la plante sèche]». REICHENBACH fil. (1851: 20)

Lorsqu'en 1990, j'ai eu l'occasion, au cours d'un voyage en Anatolie, d'examiner des fleurs fraîches de *Comperia comperiana*, j'ai constaté, contrairement à ce qui est généralement admis dans la littérature, que, d'une part, la bursicule de cette espèce n'est pas bilobée ou réniforme mais simple, ainsi que le précise d'ailleurs SOO (in TUTIN et al. 1980: 337) et que, d'autre part, il était le plus souvent très difficile de retirer les pollinies séparément parce que leurs rétinacles sont très proches ⁽⁷⁾, paraissant parfois soudés presque aussi intimement que chez *Himantoglossum* et *Barlia*, et non comme chez *Orchis*, où les pollinies sont munies chacune d'un rétinacle indépendant. J'ai bien précisé ce point dans ma diagnose du genre *Comperia* (DELFORGE 1994: 284) et j'ai, en conséquence, présenté *Comperia* aux côtés d'*Himantoglossum* et de *Barlia*.

Il est probable que KOCH (1849) n'a pas établi sa description du gynostème de *Comperia* sur l'observation d'exemplaires frais, comme c'était souvent le cas à son époque; il est clair que la dessiccation du gynostème rend son autopsie particulièrement difficile et qu'il est aléatoire, dans ces conditions, de rendre compte de la constitution du ou des rétinacles. La description de KOCH nécessitait donc une confirmation *in vivo*, sur des plantes provenant de plusieurs populations, travail qui ne semble pas avoir été effectué pendant près d'un siècle et demi. Mais *C. comperiana*, de distribution orientale, est fort rare (TAUBENHEIM 1980; RENZ & TAUBENHEIM 1984; BEYER 1995; KREUTZ 1998) et sa survie est aujourd'hui menacée par l'exploitation des tubercules d'orchidées pour la fabrication du salep (DELFORGE 1996; KREUTZ 1998), ce qui peut expliquer que la confirmation de la description de KOCH n'ait pas été effectuée, faute d'exemplaires accessibles et, surtout, de botanistes attentifs à vérifier ce détail.

D'ailleurs, même pour une espèce aussi répandue qu'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*, les spécialistes se contredisent encore aujourd'hui en ce qui concerne le nombre de rétinacles, nous l'avons vu, parce qu'effectivement les deux rétinacles très proches paraissent parfois quasi-soudés chez cette espèce, ce qui semble aussi le cas chez *Comperia comperiana*.

En raison de ces variations la question de la validité du nombre de rétinacles et de bursicules comme caractère pouvant déterminer les regroupements systématiques est évidemment posée.

Valeur systématique du nombre de rétinacles et de bursicules

Tout en remarquant que dans certaines populations d'*Orchis* (= *Aceras*) *anthropophora*, le gynostème possède ce qui paraît être un seul rétinacle, alors que dans d'autres parties de l'aire, il y en a nettement deux, NELSON (1968A, 1976), note aussi que la présence d'une bursicule unique n'est pas constante chez les *Dactylorhiza* (ou *Dactylorchis*), certaines espèces orientales en ayant deux, ce qui l'amène à se demander si les nombres de rétinacles et de bursicules méritent la grande valeur taxonomique que beaucoup de systématiciens leur attribuent. DRESSLER (1993), pour sa part, est d'avis que, chez les *Orchidinae*, la reconstruction phylogénétique doit s'appuyer en premier lieu sur la forme entière ou

(7) Observation confirmée, en 1999, par Jean CLAESSENS (comm. pers.).

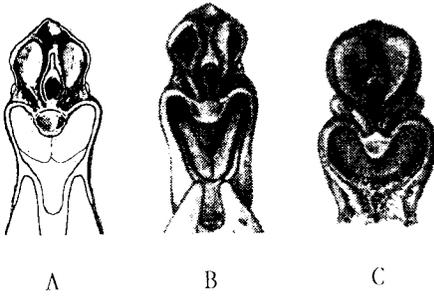


Fig. 8. Cavité stigmatique. **A.** *Himantoglossum* (= *Comperia*) *compertianum* et **B.** *Himantoglossum* (= *Barlia*) *robertianum*: cavité stigmatique plus haute que large; surface stigmatique oblongue-arrondie. **C.** *H. hircinum*: cavité stigmatique plus large que haute; surface stigmatique brièvement oblongue-arrondie à hémisphérique.

(B & C d'après NELSON 1968A)

morio et d'*O. papilionacea*, tous munis sans conteste de deux rétinacles bien séparés.

Le nombre de rétinacles et de bursicules chez les *Orchidoïdæ* ne semble donc plus avoir la valeur primordiale qui lui a été attribuée parfois jadis par les systématiciens (et qui l'est encore souvent).

Conséquence pour le genre *Comperia*

Que chez *Comperia* le gynostème soit effectivement doté de deux rétinacles séparés et libres, de deux rétinacles étroitement soudés en un seul ou que sa structure montre tantôt l'une, tantôt l'autre de ces deux conditions, ne semble plus avoir une très grande importance taxonomique. Le maintien d'un genre séparé pour ce seul caractère n'est pas justifié eu égard aux nombreux autres caractères de structure que *Comperia* partage avec *Himantoglossum*, notamment la cavité stigmatique, plus haute que large, munie d'un stigmate haut placé et oblong, quasiment identiques à ceux d'*Himantoglossum* (= *Barlia*) *robertianum* et d'*H.* (= *Barlia*) *metlesicsianum* (Fig. 8), ainsi que la structure, la coloration et l'ornementation du labelle, le port et les similitudes très grandes entre les parties végétatives. Cet ensemble de caractères partagés aussi, en grande partie, avec les autres *Himantoglossum* indique qu'il n'est pas approprié de classer *Comperia comperiana* dans un genre distinct d'*Himantoglossum*, d'où la combinaison nouvelle effectuée ci-après.

palmée-atténuée des tubercules. C'est en effet ce qui permet de classer les *Orchis* et les *Dactylorhiza* dans deux alliances différentes, alors que leurs gynostèmes sont identiques (8), ce qui avait déjà été mis en pratique par VERMEULEN (1947), pourtant très attentif à la structure du gynostème comme caractère diagnostique.

Par ailleurs, BATEMAN et al. (1997) et PRIDGEON et al. (1997) n'hésitent pas, sur la base des résultats de leurs analyses moléculaires, à transférer dans le genre *Anacamptis* (un seul rétinacle) les *Orchis* des groupes d'*O. coriophora*, d'*O. palustris*, d'*O.*

(8) Ou le plus souvent identiques, si l'on tient compte des remarques de NELSON.

Dispositions nomenclaturales

Himantoglossum robertianum (LOISELEUR) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Orchis robertiana* LOISELEUR, Fl. Gallica 1807 ("1806"): 606.

Synonymes: = *Orchis longibracteata* BIVONA-BERNARDI 1806 nom. illeg. (non *O. longibracteata* F.W. SCHMIDT in J. MAYER 1791) = *Aceras longibracteatum* (BIVONA-BERNARDI 1806) REICHENBACH fil. 1851 nom. illeg. = *Barlia longibracteata* (BIVONA-BERNARDI 1806) PARLATORE 1858 nom. illeg. = *Loroglossum longibracteatum* (BIVONA-BERNARDI 1806) MORIS ex ARDOINO 1867 nom. illeg. = *Himantoglossum longibracteatum* (BIVONA-BERNARDI 1806) SCHLECHTER 1914 nom. illeg.
= *Orchis fragrans* TENORE 1811 nom. illeg. (non *O. fragrans* POLLINI 1811).
= *Barlia robertiana* (LOISELEUR 1807) GREUTER 1967.

Himantoglossum metlesicsianum (TESCHNER) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Barlia metlesicsiana* TESCHNER, *Die Orchidee* 33: 117 (1982).

Himantoglossum comperianum (STEVEN) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Orchis comperiana* STEVEN, *Mém. Soc. Nat. Mosc.* 8: 259 (1829).

Synonymes: = *Comperia taurica* K. KOCH 1849.
= *Comperia karduchorum* BORNMÜLLER & KRÄNZLIN 1895.
= *Comperia comperiana* (STEVEN 1829) ASCHERSON & GRAEBNER 1907.

Discussion

Ainsi constitué, le genre *Himantoglossum* est monophylétique, fort probablement formé de deux sections sœurs. La première, monophylétique, rassemble *H. robertianum*, son espèce sœur *H. metlesicsianum*, endémique de Ténérife, et *H. comperianum*; ces espèces partagent une cavité stigmatique bien plus haute que large, munie d'un stigmate haut placé et oblong-arrondi, un labelle dont la structure, la coloration et l'ornementation rappellent beaucoup *Orchis spitzelii*.

Si ces caractères peuvent être interprétés comme des plésiomorphies, ce groupe apparaît comme le plus proche d'*Orchis*; les trois espèces qui le forment se sont probablement individualisées par isolement géographique (*Himantoglossum metlesicsianum*), écologique et phénologique (précoce et méditerranéen: *H. robertianum*, tardif et subméditerranéen: *H. comperianum*). *H. robertianum*, de vaste distribution et morphologiquement le plus proche d'*Orchis spitzelii*, peut apparaître comme la figure centrale de ce groupe. L'isolement géographique, écologique et phénologique presque total de ces trois taxons empêche l'apparition d'hybrides entre eux et avec les espèces du second ensemble, malgré les nombreux pollinisateurs communs.

Le second ensemble, lui aussi monophylétique, correspond à *Himantoglossum* Section *Euhimantoglossum* SCHLECHTER 1918 et est formé par les 5 autres espèces qui, grosso modo, se remplacent géographiquement, avec des zones de recouvrements importantes, notamment en Europe centrale où apparaissent des formes de transition comme *Himantoglossum «calcaratum»* (voir, par exemple,

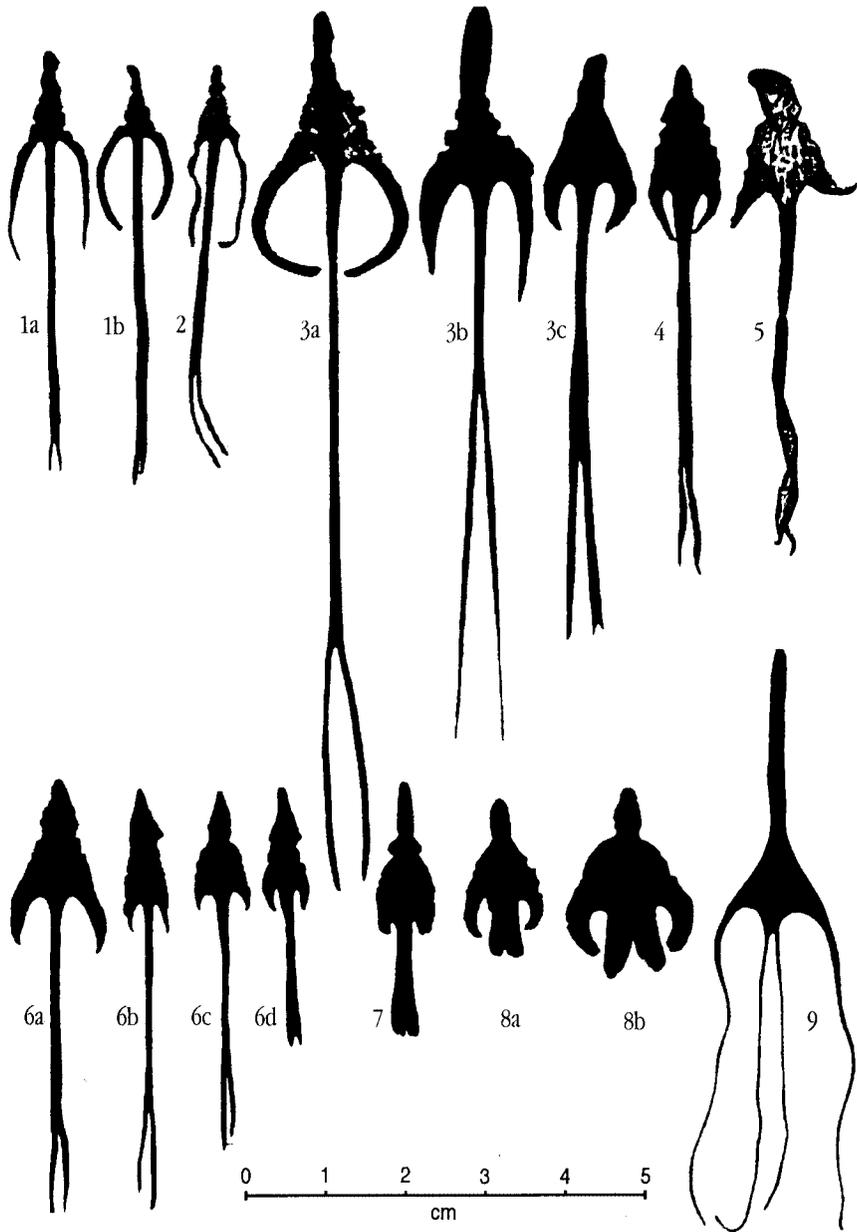


Fig. 9. Labelles des espèces du genre *Himantoglossum* classées dans l'ordre systématique du présent travail. **1.** *H. hircinum*: **a.** Florence (Italie), **b.** Vienne (Autriche). **2.** *H. adriaticum*: Castrovillari (Italie). **3.** *H. caprinum*: **a.** Peç (Yougoslavie), **b.** Sarajevo (Bosnie-Herzégovine), **c.** Samsun (Anatolie pontique). **4.** *H. ?samariense*: Crète. **5.** *H. montis-tauri*: Antalya (Anatolie méridionale). **6.** *H. affine*: **a-c.** Izmir (Anatolie occidentale), **d.** Erbil (Kurdistan méridional, Iraq). **7.** *H. formosum*: Daghestan. **8.** *H. robertianum*: **a.** Attique (Grèce), **b.** Corfou (Grèce). **9.** *H. comperianum*.

(d'après NELSON 1968 sauf 2: herb. P. DELFORGE; 5: KREUTZ 1997; 9: NELSON 1962)

SUNDERMANN 1973; DYKYJOVÁ 1980). Elles possèdent en commun un stigmate moins oblong, parfois hémisphérique et une cavité stigmatique un peu moins haute, divergeant plus de celle d'*Orchis spitzelii*. Elles partagent également un labelle à lobes latéraux fortement ondulés-crispés, nettement plus courts que le lobe médian rubané (Fig. 9), plus ou moins longuement incisé, enroulé en spire dans le bouton floral. Ces caractères, qui n'ont pas d'équivalent dans le genre *Orchis* ni parmi les *Serapiadinae*, peuvent peut-être s'interpréter comme des synapomorphies, ce qui ferait de ce clade un ensemble dérivé du premier.

L'analyse moléculaire, au stade actuel, confirme ce point de vue en faisant apparaître *Himantoglossum hircinum*, *H. adriaticum* et *H. caprinum*, comme des espèces très voisines, plus éloignées des *Orchis* (s.str. et *Neotinea*) qu'*Himantoglossum robertianum* (PRIDGEON et al. 1997). *H. hircinum*, *H. adriaticum* et *H. caprinum* forment une section monophylétique sœur de l'espèce *H. affine*, ces quatre espèces constituant vraisemblablement à leur tour une section monophylétique sœur de l'espèce *H. formosum* qui, avec un labelle à lobe médian plus court, relie morphologiquement le groupe à *H. robertianum*; des populations orientales d'*H. affine* semblent d'ailleurs avoir des fleurs de dimensions comparables à celles d'*H. formosum* (Fig. 9: 6d). L'analyse moléculaire assigne à *Himantoglossum hircinum* la position d'espèce la plus dérivée, proche d'*H. adriaticum*, ce qui pourrait être confirmé par la distribution d'*H. hircinum*, qui atteint des régions plus septentrionales que les autres espèces du genre et qui peut donc apparaître comme un taxon récent, capable de coloniser les zones xériques d'Europe médiane atlantique après la dernière glaciation.

Cependant, ce regroupement implique une réversion. En effet, *Himantoglossum hircinum*, *H. adriaticum* et, moins régulièrement, *H. caprinum*, possèdent un labelle muni au centre de houppes de poils colorés, alors que les autres espèces du genre ont un labelle glabre. La présence de houppes de poils au centre du labelle est commune chez beaucoup d'*Orchis* (groupe d'*O. militaris* et d'*O. tridentata*) et de *Serapias* notamment, et ne peut pas être interprétée comme une apomorphie, mais bien comme une réversion.

Il semble néanmoins difficile d'être plus parcimonieux dans la reconstruction de la phylogénèse du genre. En effet, si l'on fait du sous-groupe formé par *Himantoglossum hircinum*, *H. adriaticum* et *H. caprinum* l'ensemble primitif du genre en le rapprochant du groupe d'*Orchis militaris*, ce qui n'est confirmé que superficiellement par la morphologique et infirmé par l'analyse moléculaire, trois réversions apparaissent, constituées par la disparition des houppes de poils du centre du labelle, qui devient glabre (comme dans le groupe d'*Orchis spitzelii* ou chez *Anacamptis*), la structure de la cavité stigmatique, qui revient à celle du groupe d'*Orchis spitzelii* et, enfin, la réduction de la longueur du lobe médian du labelle chez *Himantoglossum robertianum* et *H. metlesicianum*, qui reviendraient eux aussi à une structure proche de celle des groupes d'*Orchis spitzelii*, d'*O. mascula* et d'*O. morio*, notamment.

Le groupe d'*Himantoglossum formosum* comporte également une ou deux réticulations, dues à des taxons vraisemblablement hybridogènes, peut-être stabilisés, entre *H. caprinum* et *H. affine*: *H. samariense* («*samariensis*»), représenté

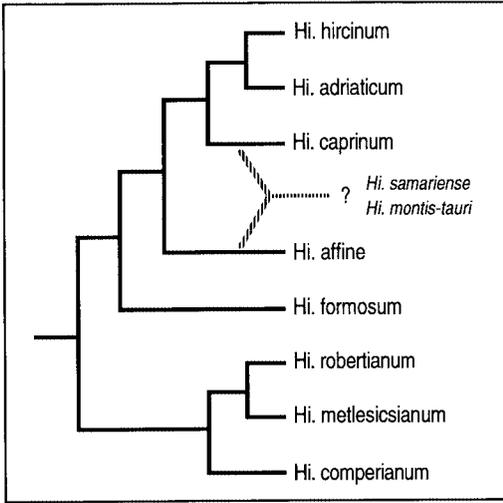


Fig. 10. Hypothèse phylogénétique pour les espèces du genre *Himantoglossum*.

par très peu d'individus en Crète (RÜCKBRODT & RÜCKBRODT 1987; ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989A, B; ALIBERTIS 1998) et *H. montis-auri*, décrit d'Anatolie (KREUTZ 1997, 1998), mais présent également à Lesbos, entre les parents, semble-t-il (GÖLZ & REINHARD 1989; KREY et al. 1989; BIEL 1998). Le statut de ces deux taxons est controversé. Leur similitude morphologique est frappante (Fig. 9: 4-5), malgré un polymorphisme important, habituel pour des taxons d'origine hybridogène (supposée).

Un essai d'organisation systématique du genre *Himantoglossum* peut donc être tenté (Fig. 10) et une clef naturelle du genre établie.

Clé du genre *Himantoglossum* W.D.J. KOCH 1837 nom. conserv.

◆ Cavité stigmatique plus haute que large, munie d'une surface stigmatique haut placée et oblongue-arrondie; labelle glabre, orné ordinairement de macules violet pâle, lobes latéraux à bords externes non ou peu ondulés-crispés, lobe médian aussi long ou un peu plus long que les lobes latéraux. Groupe d'*Himantoglossum robertianum* (\neq *Himantoglossum* Section *Barlia* (PARLATORE 1856) SCHLECHTER 1918): 3 espèces.

✦ Lobes latéraux du labelle longuement filiformes, à peu près aussi longs que les lobules filiformes du lobe médian. 1 espèce: *Himantoglossum comperianum*.

✦ Lobes latéraux du labelle falciformes, un peu plus courts que le lobe médian; lobe médian divisé en 2 lobules secondaires obtus et divergents: 2 espèces.

✦ toutes les grandes feuilles au bas de la tige: *Himantoglossum robertianum*.

✦ feuilles réparties le long de la tige: *Himantoglossum metlesicsiana*.

◆ Cavité stigmatique aussi haute à moins haute que large, munie d'une surface stigmatique brièvement oblongue à hémisphérique; labelle muni de lobes latéraux à bords externes nettement ondulés-crispés, lobe médian beaucoup plus long que les lobes latéraux, rubané, échanuré plus ou moins profondément au sommet. Groupe d'*Himantoglossum formosum* (= *Himantoglossum* Section *Euhimantoglossum* SCHLECHTER 1918): 5 espèces et, peut-être, 1(-2) espèces hybridogènes plus ou moins stabilisées.

✦ Centre du labelle glabre, non maculé: 2 espèces.

✦ lobe médian du labelle long de 13-17 mm: *Himantoglossum formosum*.

✦ lobe médian du labelle long de 25-55 mm: *Himantoglossum affine*.

✦ Centre du labelle muni de macules colorées; taxons morphologiquement intermédiaires entre *Himantoglossum caprinum* et *H. affine*: *H. (?×)samariense* et *H. (?×)montis-tauri*.

✦ Centre du labelle muni de houppes de poils colorés, souvent purpurins. Sous-groupe d'*Himantoglossum caprinum*: 3 espèces.

✦ inflorescence lâche, de teinte dominante violacée; sommet du lobe médian du labelle profondément incisé; sépales latéraux longs de 13-18,5 mm: *Himantoglossum caprinum*.

✦ inflorescence lâche, de teinte dominante violacée; sommet du lobe médian du labelle profondément incisé; sépales latéraux longs de 8-11,5 mm: *Himantoglossum adriaticum*.

✦ inflorescence dense, de teinte dominante verdâtre; sommet du lobe médian du labelle peu incisé: *Himantoglossum hircinum*.

Bibliographie

- AITON fil., W.T. 1813.- Hortus Kewensis vol. 5, éd. II. London
- ALIBERTIS, A. 1998.- Orchidées de Crète et de Karpathos: 159p. A. Alibertis, Héraklion.
- ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A. 1989A.- La Crète n'a pas fini de livrer ses secrets aux Orchidophiles. *L'Orchidophile* **20** (86): 79-83.
- ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A. 1989B.- Orchidées sauvages de Crète: nouvelle éd. rénovée 176p. C. & A. Alibertis, Héraklion.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. 1907.- Synopsis der Mitteleuropäischen Flora III (Monocotyledones). Engelmann, Leipzig. (*Orchidaceae*: 612-925).
- BATEMAN, R.M., PRIDGEON, A.M., & CHASE M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassifications to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana*. **12** (3): 113-143.
- BAUMANN, H. 1978.- *Himantoglossum adriaticum* sp. nov. - eine bislang übersehene Riemenzunge aus dem zentralen nördlichen Mittelmeergebiet. *Orchidee* **29**: 165-172.
- 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.
- BEYER, R. 1995.- Mit dem Trabant nach Jalta/Krim zur Suche nach *Comperia comperiana* (STEV.) ASCHERS. et GRAEBN. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **12**(1): 68-76.
- BIANCO, P., MEDAGLI, P., D'EMERICO, S. & RUGGIERO, L. 1987.- Numeri cromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* **19**: 322-332.
- BIEL, B. 1998.- Die Orchideenflora der Insel Lesbos (Griechenland). *J. Eur. Orch.* **30**: 251-443.
- BIVONA-BERNARDI, A. DE 1806.- Sicularum Plantarum Centuria prima. Palermo.
- BOISSIER, E. 1884.- Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Græcia et Ægypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Genève & Bâle, Lyon (*Orchidaceae* **5**: 51-94).
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- 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. 1921-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 133 pl., 559+72p. Lechevalier, Paris.
- CARPINERI, R. & ROSSI, W. 1987.- Numeri cromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* **19**: 314-318.

- CAUWET-MARC, A.-M. & BALAYER, M. 1986.- Contribution à l'étude caryologique des espèces des Pyrénées-Orientales (France) et contrées limitrophes. II: Tribu des *Ophrydae* LINDL. pro parte. *Bull. Soc. Bot. Fr., Lettres Bot* **133**: 256-277.
- CINGEL, N.A. VAN DER 1995.- An Atlas of Orchid pollination - European Orchids: 175p + 123 pl. AA. Balkema, Rotterdam.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1995.- Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. *Jour. Eur. Orch.* **27**: 93-124.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1998.- Die Säulchenstruktur des europäischen Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **51**: 23-42.
- COEN, E.S. & MEYEROWITZ, E.M. 1991.- The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31-37.
- COZZOLINO, S., ACETO, S., CAPUTO, P., GAUDIO, L. & NAZZARO, R. 1998.- Phylogenetic relationships in *Orchis* and some related genera: an approach using chloroplast DNA. *Nord. J. Bot.* **18**: 79-87.
- COZZOLINO, S., CAPUTO, P., ACETO, S., ROSSI, W. & DE LUCA, P. 1996.- Testing the usefulness of ITS1 sequence as a tool to infer relationships in *Orchis* L. *Delpinoia* n.s. **33-34** (1991-1992): 77-85.
- D'EMERICO, S., BIANCO, P. & MEDAGLI, P. 1992.- Karyological studies on *Orchidaceae*. Tribe *Ophrydeae*, subtribe *Serapiadinae*. *Caryologia* **45**: 301-311.
- DARWIN, C. 1877.- The various contrivances by which orchids are fertilized by insects: 2nd ed., 365p. London.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1983.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p. Chatto & Windus, London.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p. The Hogarth Press, London.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1996.- Europe, North Africa, and the Near East: 80-85 in HÁGSATER, E. & DUMONT, V. [eds], Orchids - Status Survey and Conservation action Plan: 153p. + 8 pl. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- DELFORGE, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **79**: 251-256.
- DRESSLER, R.L. 1993.- Phylogeny and classification of the orchid family: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- ECCARIUS, W. [red.] 1997.- Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- FÜLLER, F. 1970.- Die Orchideen Deutschlands, 9. Teil *Aceras* und *Anacamptis*: 50p. Neue Brehm-Bucherei 431. Wittenberg Lutherstadt.
- FÜLLER, F. 1979.- *Aceras*, *Anacamptis*, *Serapias*: Orchideen Mitteleuropas, 9. Teil: 2. Aufl., 60p. Die Neue Brehm-Bucherei A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- GODFREY, M.J. 1933.- Monograph and iconograph of native British *Orchidaceae*: 259p. Cambridge University Press, Cambridge.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1989.- Zur Orchideenflora von Lesbos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 1-87.
- GREUTER, W. & RECHINGER, K.H. 1967.- Flora der Insel Kythera, gleichzeitig Beginn einer nomenklatorischen Überprüfung der griechischen Gefäßpflanzenarten. *Boissiera* **13**: 11-206 (*Orchidaceae*: 184-193).
- HAYEK, A. VON 1933.- Prodrromus floræ peninsulæ Balcanicæ. *Fedde Repert., Beih.* **30** (3): 371-416 (*Orchidaceae*).
- KELLER, G. & SCHLECHTER, R. 1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304p. + 38 Taf. *Fedde Repert., Sonderbeih.*
- KLIPHUIS, E. 1963.- Cytological observations in relation to the taxonomy of the Orchids of the Netherlands. *Acta. Bot. Neerl.* **12** (2): 172-194.
- KLOPFENSTEIN, E. 1994.- West European Orchids: 5x12pl. National Botanic garden of Belgium, Meise.
- KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT, P. 1984.- *Orchidaceae Belgicae* 2: 25p + 12 pl. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT, P. 1985.- *Orchidaceae Belgicae* 3: 25p + 12 pl. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT, P. 1986.- *Orchidaceae Belgicae* 4: 25p + 12 pl. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- KOCH, K. 1849.- Beiträge zu einer Flora des Orientes. *Linnaea* **22**: 177-336.

- KOCH, W.D.J. 1837.- Synopsis Floræ Germanicæ et Helvetiæ: 840p. F. Wilmans, Francofurti ad Moenum.
- KREUTZ, C.A.J. 1997.- Drei neue Orchideenarten aus der Südwestturkei: *Himantoglossum montis-tauri*, *Ophrys hygrophila* und *Ophrys labiosa*. *Jour. Eur. Orch.* **29**: 653-698.
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkei - Beschreibung, Ökologie, Verbreitung Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreutz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- KREY, W.-D., HEISE, K., SEIZ, W. & RAPP, E. 1989.- Tagebuch einer Mai-Reise zu den Orchideen von Lesbos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 88-102.
- 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.
- LANG, D. 1980.- Orchids of Britain - A field guide: 213p. Oxford University Press, Oxford.
- LANG, D. 1989.- A Guide to the Wild Orchids of Great Britain and Ireland: 233p. Oxford University Press, Oxford, New York.
- LOISELEUR DESLONGCHAMPS, J.L.A. 1806-1807.- Flora Gallica seu enumeratio plantarum Gallia sponte nascentium: éd. 1, 742p. M. Migneret, Lutetia.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. 1972.- *Vermeuleniana* - a new genus for orchids. *Act. Bot. Neerl.* **21** (5): 553-554.
- LUER, C.A. 1975.- The Native Orchids of the United States and Canada excluding Florida: 361p. New York Botanical Garden, New York.
- MAIRE, R. 1959.- Flore de l'Afrique du Nord. Vol. 6: 397p. Lechevalier, Paris.
- MARK, C. 1998.- Contribution à la connaissance des orchidées de la flore du Caucase. *L'Orchidophile* **29**: 153-163.
- MARSCHALL VON BIEBERSTEIN, F.A. 1819.- Flora Taurico-Caucasica exhibens stirpes phænogamas, in chersoneso taurica et regionibus caucasicis sponte crescentes. vol. 3. Charkoviæ.
- MAZZOLA, P., GRISAFI, F. & ROMANO, S. 1992.- Numeri cromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* **14**: 115-123.
- MOSSBERG, B. & NILSSON, S. 1987.- Orkidéer: Europas vildväxande arter: 254p. Walhström & Widstrand, Stockholm.
- NELSON, E. 1962.- Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*: 250p + 58 pl. + 8 cartes. E. Nelson, Chernex, Montreux.
- NELSON, E. 1968A.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*: 79p + 42 pl. E. Nelson, Chernex, Montreux.
- NELSON, E. 1968B.- Proposal for the conservation of the generic name 1399. *Loroglossum* L.C.M. RICHARD 1817 (Orchidaceae). *Taxon* **17**: 446-447.
- NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zürich.
- PARLATORE, P. 1858.- Flora Italiana III. Firenze.
- 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.
- RAYNAUD, C. 1971.- I.O.P.B. Chromosome numbers. Reports XXXIV. *Taxon* **29**: 785-797.
- RECHINGER, K.H. 1943.- Flora Aegaea. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* **105**: 1-924.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1856.- Über *Nigritella* RICH. *Bonplandia* **4** (20/21): 320-321.
- RENZ, J. & TAUBENHEIM, G. 1984.- *Orchidaceae*: 450-552 in DAVIS, P.H. [éd.]- Flora of Turkey. Vol. 8. University Press, Edinburgh.
- RICHARD, L.C.M. 1818.- De orchideis Europæis annotationes. *Mém. Mus. Hist. Nat.* **4**: 23-61.
- ROSSI, W., CORRIAS, B., ARDUINO, P., CIANCHI, R., & BULLINI, L. 1994.- Multilocus electrophoresis and European orchid systematics: the genus *Orchis* and related genera: 78-83 in PRIDGEON, A.M. [éd.], *Proc. 14th World Orchid Conference*. HMSO, Edinburgh.
- RÜCKBRODT, D., RÜCKBRODT, U. GÜGEL, E. & ZAISS, H.-W. 1994.- Bemerkungen zu Orchideen des Kaukasusgebietes. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **11** (2): 46-56
- RÜCKBRODT, U. & RÜCKBRODT, D. 1987.- *Himantoglossum affine* (BOISS.) SCHLTR. auf Kreta ? *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **4**(2): 314-321.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera, Berlin.

- SEZIK, E.E. 1984.- Orkidlerimiz: 166p. Sandoz Kültür Yayinlari 6.
- SOÓ, R. VON 1929.- Revision der Orchideen Südsteuropas und Südwestasiens. *Bot. Arch.* **23**: 1-196.
- SPRENGEL, C. 1826.- Caroli Linnæi systema vegetabilium. vol. 3. Librariæ Dietrichianæ, Gottingæ.
- STAFLEU, F.A. [éd.] 1972.- International Code of Botanical Nomenclature Adopted by the 11th International Botanical Congress, Seattle, August 1969: 426p. IAPT, Utrecht.
- STEVEN, C. VON 1809.- Decas plantarum nondum descriptorum Iberiæ et Rossia Meridionalis. *Mém. Soc. Impér. Natural. Moscou* **2**: 175-183.
- STEVEN, C. VON 1813.- Stirpes rariores in itinere Caucasio. *Mém. Soc. Impér. Natural. Moscou* **4**: 66.
- STRACK, D., BUSCH, E. & KLEIN, E. 1989.- Anthocyanin patterns in European Orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance. *Phytochemistry* **28**: 2127-2139.
- STRÖHLEIN, H. & SUNDERMANN, H. 1972.- Chromosomenzählungen bei Erdorchideen. Ein historischer Überblick und Mitteilung neuer Ergebnisse. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 75-80.
- SUNDERMANN, H. 1973.- *Himantoglossum (Loroglossum) hircinum-caprinum-calcaratum-affine*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **19**: 367-374.
- 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.
- TAUBENHEIM, G. 1980.- Die Verbreitung der Orchideen in der Turkey IV/2. *Orchidee* **31**: 5-10.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* **38**: 220-224.
- TESCHNER, W. 1976.- Über die Bestäubung von *Barlia robertiana* (LOISELEUR) W. GREUTER (1. Teil). *Orchidee* **27**: 261-267.
- TESCHNER, W. 1977.- Über die Bestäubung von *Barlia robertiana* (LOISELEUR) W. GREUTER (2. Teil). *Orchidee* **28**: 58-65.
- TESCHNER, W. 1980.- Sippendifferenzierung und Bestäubung bei *Himantoglossum* KOCH. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 104-115.
- TESCHNER, W. 1982.- *Barlia metlesicsiana* spec. nov.- ein Endemit der Kanareninsel Tenerife. *Orchidee* **33**: 116-119.
- TESCHNER, W. 1983.- Eine endemische *Barlia* - Art auf Tenerife. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 33-36.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. 1980.- Flora Europaea: vol. 5, XXXVII+452p, 5 maps. Cambridge University Press, London.
- VERMEULEN, P. 1947.- Studies on dactyloorchids: 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. 1966.- The system of the Orchidales. *Acta Bot. Neerl.* **14**: 224-253.
- VÖTH, W. 1990.- Effektive und potentielle Bestäuber von *Himantoglossum* SPR. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 337-351.
- WAHLENBERG, G. 1826.- Flora suecica pars posterior. Upsaliæ.
- WEIGEL, D. & MEYEROWITZ, E.M. 1991.- The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* **78**: 203-209.
- WETTSTEIN, R. VON 1889. - Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.» *Ber. Deut. Bot. Ges.* **7**: 306-317 + 1 pl.
- WILLIAMS, J.G., WILLIAMS, A.E. & ARLOTT, N. 1979.- Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 192p. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel - Paris.
- ZIEGENSPECK, H. 1936.- Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band I, 4, *Orchidaceae*: VII+840p. E. Ulmer, Stuttgart.
- ZIMMERMANN, W. 1922.- *Parapactis* W. ZIMM. nov. gen., eine übersehene Orchidaceengattung. *Fedde Repert.* **18** (9): 283-287.