### www.orchidelforge.eu

Natural. belges 81 (Orchid. 13) (2000): 176-190 + 8 figs

# Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Orchis* L. 1753: remarques sur la validité du genre *Steveniella* Schlechter 1918

par Pierre DELFORGE (\*)

**Abstract.** *P. Delforge.- Nomenclatural and taxonomical contribution to the genus* Orchis *L. 1753: remarks on the validity of the genus* Steveniella *Schlechter 1918.* A taxonomic revision, well supported by morphological and caryological data, suggests that *Steveniella satyrioides* (Steven 1809 vel Sprengel 1826) Schlechter 1918 (= *S. caucasica* Garay 1997) is in fact a member of the *Orchis coriophora* species group. Unfortunately, the return of the epithet *satyrioides* (Steven 1809 vel Sprengel 1826) in the genus *Orchis* is not possible because of the earlier homonyme *O. satyrioides* L. 1760; for a similar reason the transfer of *Steveniella caucasica* (Garay 1997) to the genus *Orchis* is neither allowed because of the earlier *Orchis caucasica* Regel 1869. Consequently, a new name is proposed: *Orchis prosteveniella*.

**Key-Words:** Orchidaceae, Orchidoideae, Serapiadinae. Genus Orchis, Steveniella. Orchis prosteveniella nom. nov.

#### Introduction

Une tendance actuelle de la systématique, présente aussi bien en botanique qu'en entomologie, consiste à s'interroger sur la validité de nombreux genres mono- ou paucispécifiques créés jadis en Europe avec une certaine générosité. Beaucoup de ces genres semblent en effet fondés sur des différences morphologiques minimes et, souvent, ils ne sont pas confirmés par les analyses cladistiques, phénétiques, génétiques ou biochimiques modernes. Ces remises en question sont généralement sous-tendues par un souci de cohérence visant à faire coïncider la classification des êtres vivants avec leur arbre généalogique et de faire donc du genre un taxon naturel (voir, par exemple, DELFORGE 1994: 18-20).

Comme l'avait prédit Dressler (1993: 142-143), une telle révision a entraîné une réduction du nombre de genres pour les Orchidées d'Europe avec des regroupements souvent déjà préconisés jadis, entre autres ceux de *Lysiella* dans

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

Manuscrit déposé le 15.II.2000, accepté le 12.VII.2000

Les Naturalistes belges, 2000, 81, 3- spécial Orchidées n°13: 176-190 + 8 figs

176

Copyright © 2000 P. Delforge. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

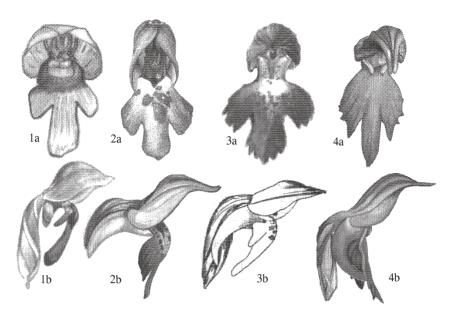


Fig. 1. Comparaison de la morphologie florale des espèces du groupe d'Orchis coriophora: O. fragrans (2), O. coriophora (3) et O. sancta (4), avec celle de Steveniella satyrioides (1). De face comme de profil, les analogies de structure sont frappantes, ainsi que l'ont noté tous les botanistes qui ont étudié cette dernière espèce. Rappelons qu'Orchis coriophora et ses alliés sont les seuls orchis munis d'un labelle trilobé avec le lobe médian entier, plus long que les lobes latéraux, qui sont tronqués. C'est le cas aussi chez Steveniella satyrioides.

1a. P. Delforge; 1b. d'après Mossberg & Nilsson 1983; 2, 4. d'après Landwehr 1977; 3a. d'après Klopfenstein 1994; 3b. d'après Vermeulen 1958.

Platanthera (par exemple Luer 1975; Sundermann 1980; Delforge 1994), d'Aceras dans le groupe d'Orchis militaris (par exemple Allioni 1785; Darwin 1891: 18, note 1; Rossi et al. 1994; Cozzolino et al. 1996, 1998; Bateman et al. 1997; Pridgeon et al. 1997), d'Hammarbya dans Malaxis (par exemple Keller et al. 1930-1940; Luer 1975; Dressler 1993), 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; Gerbaud 1999), ou encore de Barlia et de Comperia dans Himantoglossum (Delforge 1999).

Parmi les genres monospécifiques encore acceptés pour les Orchidées d'Europe figure *Steveniella* Schlechter 1918, dont l'unique espèce, connue sous le nom peut-être invalide (Garay 1997; Quentin 1999; Baumann et al. 2000) de *Steveniella satyrioides*, a été parfois considérée comme la plante la plus rare du monde (¹); effectivement peu de botanistes ont pu examiner des plantes fraîches de cette espèce. Décrite du Caucase géorgien par Steven (1809), elle n'a été

<sup>(</sup>¹) «Den seltensten Pflanzen der Welt. [...]. Planta ubique inter raras rarissima» (KRÄNZLIN 1931: 46).

signalée en Transcaucasie et en Perse que bien plus tard (Boissier 1884), puis trouvée en Anatolie pontique, aux environs de Samsun, par Bornmüller en 1889 (Schlechter 1918). Sa répartition actuellement connue révèle une distribution pontique et caucasienne, avec de rares stations très dispersées dans les massifs calcaires bordant l'est et le sud de la mer Noire, du Bosphore à la Crimée, et, plus à l'est, quelques localités en Trauscaucasie et dans les massifs bordant le sud de la Caspienne, en Iran, où elle fleurit jusqu'à 2100 m d'altitude (par exemple Soó 1929; Kränzlin 1931; Nevski in Komarov 1935; Sundermann 1972; Renz 1978; Taubenheim 1980; Buttler 1986, 1991; Baumann et al. 2000). Elle paraît gravement menacée au moins en Anatolie, où ses populations semblent en régression importante ces dernières années (Kreutz 1998).

#### Un curieux Orchis

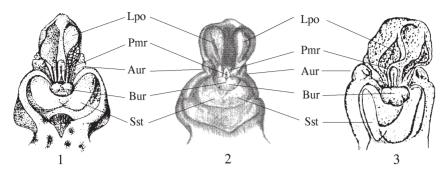
L'unique espèce du genre Steveniella est une plante singulière, munie de tubercules ovoïdes relativement petits, haute de 15 à 40 cm, le plus souvent entièrement colorée de rouge vineux ou de violacé, feuilles comprises, ce qui lui donne un aspect très inhabituel pour un Orchis s.l. Il existe cependant des individus chez qui cette coloration pourprée s'exprime beaucoup moins, voire pas du tout; ces plantes possèdent des feuilles, une tige et des sépales verts, la coloration rouge ou violette visible se limitant alors à la base du labelle (voir, par exemple les figures 120-121 in DAVIES et al. 1988). Les feuilles sont peu nombreuses, 1 ou 2 grandes feuilles basilaires dressées puis étalées et 2 feuilles caulinaires longuement embrassantes. Les bractées sont membraneuses, très courtes à aussi longues que l'ovaire. Les fleurs, rassemblées en une inflorescence cylindrique assez lâche, possèdent 3 sépales coalescents, libres au sommet seulement, formant un casque serré dans lequel sont entièrement cachés les pétales petits, sublinéaires, appressés contre la base du gynostème. Le labelle est trilobé (Fig. 1), le lobe médian, allongé, étant plus long que les lobes latéraux; l'extrémité des 3 lobes est généralement colorée de jaune verdâtre vif. Le labelle est prolongé par un éperon court et épais, nettement bilobé au sommet (2). Le gynostème est court, avec une anthère à loges subparallèles entre lesquelles le rostellum forme un pli à sommet légèrement cucullé; il y a 2 rétinacles enfermés dans une bursicule plus ou moins bilobée (Fig. 2). La cavité et la surface stigmatiques sont celles des Orchis, selon SCHLECHTER (1918).

Ces caractères indiquent une appartenance aux *Serapiadinae*. Par le port, la morphologie, la coloration et les dimensions florales ainsi que par la structure du gynostème, *Steveniella satyrioides* est très proche d'*Orchis coriophora* (Fig. 2 et pl. 10, p. 202), une similitude notée par STEVEN (1809) dans sa description (<sup>3</sup>) et réaffirmée ensuite (STEVEN 1829) (<sup>4</sup>). Cette ressemblance sera

<sup>(2)</sup> Il ne s'agit pas d'un double éperon, tel que le suggère LANDWEHR (1977: 50), qui n'a pas vu de plantes fraîches et qui a dessiné l'éperon d'après photo.

<sup>(3) «[...]</sup> racemus [...] vigintiflorus, floribus [...] magnitudinae O. coriophorae.» (STEVEN 1809: 176). [racème de 20 fleurs, aux fleurs de la dimension d'*Orchis coriophora*].

<sup>(4) «</sup>Flos sordide rufescens, labello virifusca. O. coriophorae comparanda.» (STEVEN 1829). [Fleur roux sordide, au labelle vert foncé, comparable à *Orchis coriophora*].



**Fig. 2.** Comparaison des gynostèmes d'*Orchis tridentata* (1), de *Steveniella satyrioides* (2) et d'*Orchis militaris* (3): **Lpo.** Loge pollinique; **Pmr.** Pli médian du rostellum; **Aur.** Auricule; **Bur.** Bursicule; **Sst.** Surface stigmatique. Chez *Steveniella satyrioides*, la bursicule enveloppant les rétinacles est bien présente; le pli médian du rostellum, entre les loges polliniques, est une structure très petite, de l'ordre de 1-3 mm de hauteur, qui ne semble pas différente, chez *S. satyrioides*, de celle des *Orchis*, au point de justifier la création d'un genre.

1. d'après Klopfenstein in Delforge 1994; 2. P. Delforge; 3. d'après Vermeulen 1972.

généralement soulignée, y compris par des auteurs qui transféreront *Orchis satyrioides* Steven dans d'autres genres.

Travaillant à partir d'un seul exsiccatum probablement en mauvais état (Schlechter 1918), Reichenbach fil. ne voit pas, chez *Orchis satyrioides*, de bursicule enveloppant les rétinacles et il le transfère de ce fait dans des genres caractérisés par des rétinacles [glande = -αδην] sans bursicules, «nus [γυμν-]» (= *Gymnadeniinae*), d'abord dans *Peristylus* Lindley (Reichenbach fil. 1849), puis dans *Platanthera* L.C.M. Richard (Reichenbach fil. 1851), tout en reconnaissant fort honnêtement qu'il n'a pas entièrement percé à jour le statut de cette plante mais qu'il doit bien la classer quelque part dans sa monographie. La disposition des feuilles et la structure du gynostème (de la plante sèche) l'inclinent à penser qu'il s'agit d'une platanthère, mais, par les bractées, écrit-il, c'est plutôt un orchis (5).

Un peu plus tard, NYMAN (1855) transfère *Orchis satyrioides* dans le genre *Coeloglossum* Hartmann qui, avec ses ébauches de bursicules, semble faire la transition entre les *Gymnadeniinae* et les *Serapiadinae* (rétinacles enveloppés dans une bursicule); cette nouvelle combinaison peut certainement être qualifiée de tentative de compromis taxonomique. Elle n'eut que peu d'échos.

Dans sa *Flora Orientalis*, BOISSIER (1884: 83-84) reprend la position de REICHENBACH fil. tout en la critiquant puisqu'il note que *Platanthera satyrioides* a des fleurs qui rappellent celles d'*Orchis coriophora*, que les bractées sont celles d'un *Orchis*, que les affinités avec *O. coriophora* et *O. sancta* sont manifestes

<sup>(5) «</sup> **Obs.** Id quidem non tacebo, plantam hanc nondum omnino explicatam. Non inspecto alabastro maturo non contendam, bursiculas non occurere. Monographi autem est officium, et illas plantas afferre, quas nondum bene congnovit. Indoles phyllorum lateralium internodum et gynostemii potius Platantherae, bracteae potius Orchidis! » (REICHENBACH fil.1851: 132).

mais que, comme les plantes vivantes sont très rares, REICHENBACH fil. n'a pu étudier qu'un exsiccatum et qu'il n'a pas vu de bursicule (6).

SCHLECHTER a l'occasion d'examiner des plantes fraîches rapportées d'Anatolie par BORNMÜLLER en 1889 et constate que les rétinacles sont bien enveloppés dans une bursicule. Tout en reconnaissant lui aussi la grande similitude d'*Orchis satyrioides* avec *O. coriophora* (7), SCHLECHTER (1918) estime que la plante décrite par STEVEN n'est pas un *Orchis* et crée pour elle le genre *Steveniella* à partir des caractères particuliers suivants:

- 1.- Les sépales de *Steveniella* ne sont pas «collés» (verklebt) jusqu'au sommet comme chez certains *Orchis*. Le sommet des sépales est donc libre.
- 2.- Les pétales sont très petits, étroits, et leur base est appressée contre le gynostème.
- 3.- L'éperon sacciforme est nettement bilobé au sommet.
- 4.- Le pli médian du rostellum, entre les loges polliniques, est plus large que chez *Orchis* et un peu cucullé au sommet. Un peu plus tard, cependant, SCHLECHTER (in KELLER et SCHLECHTER 1928) reconnaît que le gynostème de *Steveniella* est très proche de celui d'*Orchis* (Fig. 2).

La position de SCHLECHTER a été généralement suivie depuis 1918. La plupart des auteurs ont repris le genre monospécifique *Steveniella* dans leurs publications; celui-ci sera même redécrit sous le nom de *Stevenorchis* par Wankov et Kränzlin (in Kränzlin 1931) qui insistent pourtant, à leur tour, sur l'identité complète des gynostèmes de *Stevenorchis satyrioides* et d'*Orchis* (8).

# Examen des caractères invoqués par Schlechter pour décrire le genre Steveniella

On peut se demander si les 4 particularités morphologiques relevées par SCHLECHTER (1918) suffisent pour créer un genre distinct d'*Orchis* ou si le genre *Steveniella* n'est pas un bon exemple de cet éparpillement en genres monospécifiques artificiels propre aux Orchidées d'Europe et que DRESSLER (1993) dénonce. Il faut constater, en effet, que les particularités morphologiques retenues par SCHLECHTER pour décrire un genre nouveau peuvent s'observer chez certaines espèces de *Serapiadinae* appartenant à un même genre, voire chez des individus au sein d'une espèce, ce qui affaiblit considérablement leur validité diagnostique.

<sup>(6) «[...]</sup> flores eos *Orchidis coriophoræ* referentes et submajores. Planta rarissima viva iterum observanda. Bracteæ ex cl. Rchb. fil. potius *Orchidis* quam *Platantheræ* et affinitas cum *Orchis coriophorâ* et *sanctâ* manifesta sed bursicula non adesse videtur.» (BOISSIER 1884: 84).

<sup>(7) «</sup> Die Ähnlichkeit der Blüte [de *Steveniella satyrioides*] mit der von *Orchis coriophora* L. ist augenscheinlich [...].» (SCHLECHTER 1918: 294).

<sup>(8) «[</sup>Stevenorchis satyrioides] ist vor allen Dingen eine deutliche, ziemlich dickwandige und auch nach Entfernung der Pollenmassen am Gynostemium bleibende Bursicula vorhanden, wie Orchis sie hat, und die Pollenmassen samt ihren Stielchen, Klebscheiben oder Drüssen sind ganz wie bei Orchis gestaltet.» (KRÄNZLIN 1931: 46).

#### 1.- Les sépales coalescents.

Beaucoup d'espèces de *Serapiadinae*, munies d'un casque sépalaire très serré, peuvent avoir, au sein d'un genre, soit des sépales libres, soit des sépales coalescents (9) jusqu'à leur extrémité ou presque. C'est le cas, par exemple, de *Serapias orientalis* et ses alliés (sépales coalescents) et de l'espèce affine *S. neglecta* (sépales libres). Il est d'ailleurs à noter que dans le groupe d'*Orchis* 



Fig. 3. Représentation des sépales coalescents de *Steveniella satyrioides* (St) et d'*Orchis coriophora* (Co) avant leur séparation. On remarquera que cette disposition est fort semblable chez les 2 espèces; chez *O. fragrans*, elle est identique à celle d'*O. coriophora*.

St1. d'après Keller & Schlechter 1928; St2. P. Delforge; Co. d'après Barla 1868.

*coriophora*, les sépales sont longuement coalescents comme chez *Steveniella satyrioides* (Fig. 3), alors qu'ils sont libres dans le groupe voisin d'*Orchis palustris*.

- **2.-** La petite taille des pétales. Chez pratiquement tous les *Serapiadinae* dotés d'un casque sépalaire très serré, il y a une très nette réduction de la taille et de la largeur des pétales qui ont tendance à être filiformes et à être appressés contre la base du gynostème. C'est évidemment spectaculairement le cas chez les *Serapias*, mais aussi chez bon nombre d'espèces des groupes d'*Orchis militaris* et d'*O. tridentata* ainsi que chez les *Himantoglossum* (Fig. 4). La petite taille des pétales n'est donc pas, en l'occurrence, un caractère discontinu, propre à *Steveniella* au sein des *Serapiadinae*.
- 3.- L'éperon bilobé au sommet. Constante et spectaculaire chez Steveniella satyrioides parce que l'éperon est très court, cette disposition est assez fréquente chez beaucoup de Serapiadinae et même chez des espèces plus éloignées (Fig. 5). Elle est cependant rarement mise en évidence parce que les éperons sont souvent représentés de profil, pour mettre en valeur leur longueur. L'atténuation du sommet de l'éperon avec l'apparition de 2 lobes distincts est généralement prolongée par une nervure plus ou moins visible sur la paroi externe, jusqu'à la base de l'éperon. Cette nervure correspond à un parenchyme hypertrophié sur la paroi interne de l'éperon, pouvant former des nectaires chez les espèces émettant du nectar, ou portant leurs vestiges chez celles ne produisant plus de sucre. Les tensions créées par le développement de ce tissu provoquent souvent l'apparition de 2 lobes séparés par un sillon plus ou moins profond au sommet de l'éperon. La figure 5 montre que l'éperon est fréquemment bilobé notamment chez Orchis morio et ses alliés, chez O. palustris et ses alliés, chez O. mascula et ses alliés et parfois chez O. collina et chez Himantoglossum, mais aussi chez des Gymnadeniinae comme Platanthera chlorantha par exemple. Lorsque l'éperon est gros et court, les 2 lobes peuvent être aussi marqués que chez Steveniella satyrioides; c'est le cas, notamment, chez Gennaria diphylla ou chez Epipogium aphyllum. Même spectaculaire, la présence de 2 lobes au sommet de l'éperon n'est donc pas un caractère diagnostique à variation discontinue permettant de justifier la description d'un nouveau genre.

<sup>(9)</sup> Coalescents: qualifie des organes de même nature qui adhèrent entre eux.

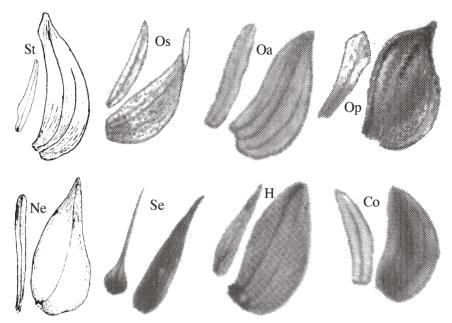


Fig. 4. Taille relative des pétales et des sépales latéraux chez des espèces du genre *Orchis* et de genres apparentés, munies d'un casque sépalaire serré. St. *Steveniella satyrioides*; Os. *Orchis simia*; Oa. *Orchis anthropophora*; Op. *Orchis purpurea*; Ne. *Neotinea maculata*; Se. *Serapias bergonii*; H. *Himantoglossum hircinum*; Co. *Coeloglossum viride*. La nette réduction de la taille et surtout de la largeur des pétales qui ont tendance à être filiformes est bien visible par cette comparaison; cette réduction est relativement forte chez *Steveniella* sans être en rupture avec ce qui se passe dans les genres apparentés (pour mieux visualiser cette convergence de la réduction des pétales, les tailles des sépales des diverses espèces ont été égalisées).

St, Ne. d'après Keller &Schlechter 1928; Os, Oa, Co. d'après Barla 1868; Op. d'après Klopfenstein & Toussaint 1984; Se, H. d'après Nelson 1968.

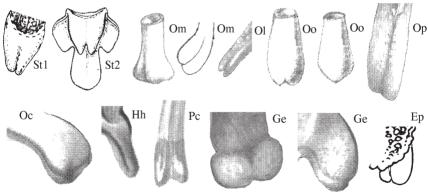


Fig. 5. Sommet d'éperon bilobé constamment ou occasionnellement chez les *Serapiadinae* et chez des espèces de genres plus éloignés. St. *Steveniella satyrioides*; Om *Orchis morio*; Ol. *Orchis laxiflora*; Oo. *Orchis olbiensis* (sommet arrondi ou bilobé); Op. *Orchis pallens*; Oc. *Orchis collina*; Hh. *Himantoglossum hircinum*; Pc. *Platanthera chlorantha*; Ge. *Gennaria diphylla*; Ep. *Epipogon aphyllum*.

St1. d'après Keller & Schlechter 1928; St2. d'après Vermeulen in Bruggen 1979; Om, Oo. d'après Barla 1868; Ol, Op, Oc, Ge. d'après Klopfenstein 1994; Hh. d'après Nelson 1968; Ep. d'après Laux & Keller 1984.

**4.-** La forme du pli médian du rostellum. La très petite différence de forme du rostellum, mise en avant par SCHLECHTER (1918) (10), semble avoir été minimisée plus tard par SCHLECHTER lui-même (in KELLER & SCHLECHTER 1928) puis même mise en doute par KELLER et Soó (in KELLER et al. 1930-1940: 128, 411). La largeur et l'aspect concave et cucullé du pli du rostellum ne m'ont d'ailleurs pas paru très évidents sur les exemplaires que j'ai examinés sur le terrain en 1990 (Fig. 2; voir aussi les belles illustrations de KREUTZ 1998). Au sein du genre *Orchis*, il y a d'ailleurs des différences plus marquées pour ce caractère, même entre espèces proches.

Après examen, il semble donc bien que le genre *Steveniella* soit fondé sur 4 différences morphologiques minimes et non diagnostiques qui peuvent être observées au sein d'une espèce (le sommet de l'éperon bilobé ou non bilobé chez *Orchis olbiensis*) ou d'un même genre (les sépales coalescents ou libres chez les *Serapias* bilamellaires). La création d'un genre distinct pour *Orchis satyrioides* ne se justifie donc pas, d'autant moins que les points communs avec les espèces du groupe d'*O. coriophora* sont très nombreux.

#### Orchis satyrioides, une espèce du groupe d'Orchis coriophora

Comme cela a déjà été souligné, la plupart des auteurs qui ont étudié *Orchis satyrioides* ont noté sa grande similitude avec *O. coriophora* et ses alliés, particulièrement celle des fleurs, qui sont très semblables par les dimensions, le port, la forme des pièces du périanthe et la coloration (Figs 2-3 et pl. 10-11, pp. 202-203); Même SCHLECHTER (1918) était de cet avis.

Il n'y a malheureusement pas encore, à ce jour, d'études biochimiques publiées qui permettraient de corroborer cette analyse morphologique. Cependant, une donnée caryologique est disponible: *Orchis satyrioides* possède 2n=38 chromosomes, résultat publié par Sundermann et Bank (1977) à partir d'exemplaires anatoliens. Avec les différences morphologiques, ce nombre chromosomique écarte, écrivent ces auteurs, *Steveniella satyrioides* du genre *Orchis*, puisque, dans ce genre, seul *O. coriophora* possède 2n= (36) 38 chromosomes (11).

Une autre conclusion paraît cependant s'imposer: le nombre chromosomique de *Steveniella satyrioides* confirme, avec les nombreux points communs morphologiques, qu'il est un membre du groupe d'*Orchis coriophora*. En effet, le nombre chromosomique 2n=38 est assez rare chez les *Serapiadinae*, où les nombres les plus fréquents sont 2n=36, 40 et 42 (voir par exemple VERMEULEN 1972;

<sup>(10) «...</sup>die Form des Rostellums [...]. Dieser stellt bei *Orchis* stets eine fleischige vorn zuweilen gefurchte Lamelle dar, hier ist er dagegen ziemlich breit, stark konkav und an der Spitze helmförmig eingebogen, wie ich es bei keiner *Orchis*-Art kenne.» (SCHLECHTER 1918: 294).

<sup>(11) «</sup>Bei 18 Präparaten von Pflanzen aus der nördlichen Türkei konnte di Chromosomenzahl mit 2n=38 ermittelt werden. Damit steht auch diese Gattung in zytologischer Hinsicht mit einiger Wahrscheinlichkeit außerhalb der Gattung *Orchis*, von der sie sich auch morphologisch erheblich unterscheidet. Lediglich für *Orchis coriophora* werden Werte von 2n=36 bzw. 38 angegeben.» (SUNDERMANN & BANK 1977: 146).

Cauwet-Marc & Balayer 1986; Mrkvicka 1992; Pridgeon et al. 1997). Seuls, *Orchis coriophora* et son espèce sœur, *O. fragrans*, possèdent régulièrement 2n=38 chromosomes (Heusser 1938; Soó 1972; Vermeulen 1972; Scrugli et al. 1976; Cauwet-Marc & Balayer 1984; Bianco et al. 1987) (12). Au stade actuel des connaissances, paraît s'imposer la réintégration de *Steveniella* dans le genre *Orchis*, plus précisément dans le clade d'*Orchis coriophora*, formés d'espèces très proches et particulières.

Ce retour de *Steveniella* dans le genre *Orchis* facilite d'ailleurs la présentation systématique des *Serapiadinae* que j'avais tenté d'affiner par un graphique (Delforge 1994: 38). Il faut en effet constater qu'une fois séparé du groupe d'*Orchis coriophora*, il n'est pas possible d'assigner à *Steveniella* une place suffisamment proche d'*Orchis* dans une présentation linéaire, ainsi que le préconisait pourtant Schlechter (1918). Cette difficulté peut être mise en évidence par les divergences dans le positionnement de *Steveniella* chez la plupart des auteurs qui ont dû le classer (13). Par exemple:

- 1. Orchis, Dactylorhiza, Steveniella, Neotinea, Ophrys (CAMUS & CAMUS 1921-1929);
- 2. Anacamptis, Neotinea, <u>Steveniella</u>, Orchis (papilionacea) (KELLER & SCHLECHTER 1928, KELLER et al. 1930-1940);
- 3. Anacamptis, Neotinea, Steveniella, Chamorchis, Nigritella (Soó 1929);
- 4. Dactylorhiza, <u>Steveniella</u>, Comperia, Neotinea, Traunsteinera, Orchis (papilionacea) (SUNDERMANN 1975, 1980, mais dans l'ordre inverse; Moore in Tutin et al. 1980, Mossberg & Nilsson 1987);
- 5. Neotinea, Neottianthe, <u>Steveniella</u>, Traunsteinera, Chamorchis, Dactylorhiza (Landwehr 1977, 1982, 1983);
- 6. Neotinea, Orchis (laxiflora), Comperia, <u>Steveniella</u>, Dactylorhiza, Traunsteinera (WILLIAMS et al. 1979);
- 7. Dactylorhiza, <u>Steveniella</u>, Comperia, Traunsteinera, Neotinea, Orchis (papilionacea) (DAVIES et al. 1983, 1988);
- 8. Traunsteinera, Neotinea, Comperia, <u>Steveniella</u> (RENZ & TAUBENHEIM 1984);
- 9. Dactylorhiza, <u>Steveniella</u>, Comperia, Neotinea, Aceras, Traunsteinera, Orchis (corio-phora) (BUTTLER 1986, 1991);

<sup>(12)</sup> Le nombre chromosomique d'*Orchis sancta* n'est pas encore disponible, semble-t-il. Ce nombre de 2n=38 pourrait provenir d'une dysploïdie à partir d'un *Orchis* ayant 2n=36 chromosomes, *O. coriophora* s.l. ne constituant pas alors un taxon primitif (CAUWET-MARC & BALAYER 1984, 1986), ce qui infirme les conclusions de STRACK et al. (1989) émises à partir de l'analyse chimique des colorants et qui ont abouti à la création du genre *Anteriorchis*.

<sup>(13)</sup> Je ne tiens évidemment pas compte ici des monographies où les genres sont classés par ordre alphabétique, *Steveniella* apparaissant alors entre *Spiranthes* et *Traunsteinera* (par exemple BAUMANN & KÜNKELE 1982, 1988; SEZIK 1984; KREUTZ 1998).

- 10. Traunsteinera, Neotinea, <u>Steveniella</u>, Anacamptis, Serapias, Orchis (coriophora) (Delforge 1994, 1995A, B);
- 11. *Himantoglossum, Comperia, <u>Steveniella</u>, Neotinea, Traunsteinera, Serapias* (QUENTIN 1995);
- 12. et, pour mémoire, *Spiranthes*, *Steveniella*, *Listera* (VAKHRAMEEVA et al. 1991), classement difficilement justifiable en termes systématiques.

Remarquons, dans ces séries, la juxtaposition fréquente de *Steveniella* et de *Comperia* (séries 4, 6, 7, 8, 9, 11), deux genres monospécifiques qui ne sont pas directement apparentés mais qui étaient difficilement classables et qui sont placés côte à côte probablement parce que leur distribution est relativement semblable (Delforge 1999: 397).

#### Orchis satyrioides Steven 1809, un nom illégitime, hélas!

La réintégration de *Steveniella satyrioides* dans le genre *Orchis* devrait se faire sans douleurs nomenclaturales puisque l'espèce a été décrite comme *Orchis satyrioides*. Mais il est apparu récemment qu'*Orchis satyrioides* Steven 1809 était un nom illégitime, homonyme postérieur d'*Orchis satyrioides* L. 1760, une orchidée sud-africaine placée aujourd'hui dans le genre *Schizodium* (BAUMANN & KÜNKELE 1981; GARAY 1997; BAUMANN et al. 2000). De ce fait, toutes les combinaisons nomenclaturales basées sur *Orchis satyrioides* Steven 1809 sont illégitimes.

Lorsqu'ils ont détecté ce problème, BAUMANN et KÜNKELE (1981) ont tenté de le résoudre sans bouleversement nomenclatural en postulant qu'*Himantoglossum satyrioides* est une description nouvelle (= *Himantoglossum satyrioides* Sprengel 1826) et non une combinaison à partir de la description de Steven (= *Himantoglossum satyrioides* (Steven 1809) Sprengel 1826). L'examen des descriptions de Sprengel (reproduites à la fig. 6, p. 186) semble plutôt donner raison à Garay.

En effet, Sprengel cite bien *Orchis satyrioides* Steven dans sa description. L'interprétation de Baumann et al. (2000), qui voudraient qu'*Himantoglossum satyrioides*, pour lequel Sprengel ne donne pas de nom d'auteur, soit accepté comme une description nouvelle (= *H. satyrioides* Sprengel 1826) en vertu de l'article 58.3, Ex. 2 du Code de Tokyo (Greuter et al. 1994), est contredite par ces auteurs eux-mêmes (Baumann & Künkele 1988; Baumann et al. 1989, 1991) quand ils considèrent, avec la plupart des botanistes, qu'en décrivant de manière semblable *Himantoglossum hircinum* (Fig. 6, espèce 1), Sprengel a effectué une combinaison nouvelle, basée sur la description et le type de Linné (= *Himantoglossum hircinum* (L. 1753) Sprengel 1826) et non une description nouvelle basée sur un autre type (= *Himantoglossum hircinum* Sprengel 1826).

Le même raisonnement vaut également pour *H. anthropophorum* (Fig. 6, espèce 3), qui n'est pas non plus une description nouvelle de SPRENGEL, mais bien

## 2927. HIMANTOGLOSSUM \*. (Loroglossum Rich.)

▶ hircinum \* 1. H. lahello Spartito, linea baseos media tomentofa, laciniis lateralibus lineari-falcatis, media longissima 2fida, gibbere baseos manifesto didy-mo. Europ. (Orchis hircina Scop. W., Satyrium L.) caprinum \* 2. H. labello Spartito, linea baseos media subpubescente, laciniis lateralibus falcato-lanceolatis media lineari longissima apice 2sida, gibbere ba-Ieos manifesto didymo. Tauria. (Orchis hircina MB.) anthropopho-8. H. labello Spartito, lacinia media elongata 2fida, rum \* lacinulis linearibus, fepalis cucullatis obtulis, gibbere baseos obscuro. Anglia. Europ. austr. (Ophrys anthropophora L. Aceras R. Br... Ophrys anthropomorpha W. videtur var.)
4. H. labello 3partito, lacintis linearibus, medja elongata 2sida, sepalis obtus conniventibus, gibparviflorum \* bere bascos manifesto didymo. Alp. grai. (Orchis parviflora W.) Satyrioides \* 5. H. labello pendulo Sfido pubefcente, laciniis lateralibus oblongis obtufis, media elongata fpathulata, sepalis exterioribus connatis, interioribus filiformibus, gibbere baseos manifesto didymo, bracteis brevisimis. *Iberia*. (Orchis satyrioides Stev.)

Fig. 6. Le genre Himantoglossum par Sprengel (1826: 694), qui cite bien Orchis satyrioides Steven dans la description d'Himantoglossum satyrioides. Il n'y a pas de nom d'auteur derrière l'épithète satyrioides. Il en va de même pour H. hircinum. Baumann et al. (1989, 2000) interprètent de deux manières différentes ces descriptions: combinaison nouvelle pour H. hircinum (L.) Sprengel (basionyme: Satyrium [hircinum] L.) mais description nouvelle pour H. satyrioides Sprengel (et non combinaison nouvelle H. hircinum (Steven) Sprengel, basionyme Orchis satyrioides Steven). Même si le but de Baumann et al. de maintenir l'usage de Steveniella satyrioides est tout à fait louable, il faut remarquer que leurs interprétations des descriptions de Sprengel (1826) sont malheureusement contradictoires.

une combinaison basée sur *Ophrys anthropophora* L. En conséquence, *Himantoglossum satyrioides* (Steven 1809) Sprengel 1826 est illégitime parce que le basionyme est illégitime. Le nom de substitution créé par Garay (1997) *Steveniella caucasica* Garay semble bien légitime et le seul à l'être pour cette espèce.

Quoi qu'il en soit et bien malencontreusement, aucune des deux épithètes (satyrioides Steven 1809 vel Sprengel 1826, caucasica Garay 1997) n'est transférable dans le genre Orchis du fait de la présence d'homonymes antérieurs, respectivement Orchis satyrioides L. 1760 pour le premier, Orchis caucasica Regel 1869 pour le second (Greuter et al. 1994: Code de Nomenclature, Section 3, article 11.4). Le retour de Steveniella satyrioides vel caucasica dans le genre Orchis impose donc malheureusement la création d'un nouveau nom de substitution.

Je propose l'épithète *prosteveniella*, qui signifie «avant, auparavant *Steveniella*» et qui permet de rappeler le genre dédié à STEVEN (<sup>14</sup>) tout en préservant, autant que faire se peut, un nom familier aux botanistes depuis 80 ans maintenant.

#### Orchis prosteveniella P. Delforge nom. nov.

Basionyme: Orchis satyrioides Steven, Mém. Soc. Nat. Moscou 2: 176 (1809), nom. illeg., non Orchis satyrioides L. 1760.

**Holotype:** in Iberia, leg. Steven s.n., in H (n.v.).

**Synonymes:** ≡ *Himantoglossum satyrioides* (Steven 1809) Sprengel 1826 nom. illeg.,

- ≡ Peristylus satyrioides (Steven 1809) Reichenbach fil. 1849 nom. illeg.,
- ≡ Platanthera satyrioides (Steven 1809) Reichenbach fil. 1851 nom. illeg.,
- ≡ Coeloglossum satyrioides (Steven 1809) Hartmann 1855 nom. illeg.,
- ≡ Steveniella satyrioides (STEVEN 1809) SCHLECHTER 1918 nom. illeg., ≡ Steveniella satyrioides (SPRENGEL 1826) SCHLECHTER 1918 nom. illeg.,
- = Stevenieta Satyrioides (Sprengel 1820) Schlechter 1918 holl. Hieg.,

  ≡ Stevenorchis satyrioides (Steven 1809) Wankov et Kränzlin 1931 nom. illeg.
- ≡ Steveniella caucasica Garay 1997

#### Clé du groupe d'Orchis coriophora

- ◆ Sépales longuement coalescents, connivents en casque serré; labelle trilobé, à lobe médian entier, bien plus long que les latéraux: groupe d'*Orchis coriophora*.
  - ♣ Centre du labelle maculé: 2 espèces.
    - % tige robuste, feuillée sur toute sa hauteur; fleurs de couleurs sombres, de tons sales, rouge brunâtre à olivâtre; odeur fétide; sur substrats frais à humides: *Orchis coriophora*.
    - strige assez grêle, peu feuillée; fleurs de couleurs variées, souvent claires, rarement de tons sales, pourpres à vert blanchâtre; odeur de vanille; souvent sur substrats secs: *Orchis fragrans*.
  - 4 Centre du labelle non maculé: 2 espèces.
    - \$ 5-15 feuilles basilaires vertes; labelle rose: Orchis sancta.
    - % 1-2 feuilles basilaires le plus souvent entièrement teintées de rouge ou de violet; labelle à base pourpre à violet foncé, extrémité des lobes le plus souvent jaune verdâtre vif: *Orchis prosteveniella*.

#### Remerciements

Je tiens à remercier Eliza Klopfenstein (Bruxelles), Pierre Quentin (Vitry-sur-Seine, France) et Raf Sienart (Erpe Mere, Belgique) qui m'ont fourni des copies de certains documents.

#### **Bibliographie**

ALLIONI, C. 1785.- Flora Pedemontana sive enumeratio methodica stirpium indigenarum Pedemontii: 3 vol., XIX+344p; III+366+XIVp; XIVp + 92 pl. J.M. Birolus, Torino. BARLA, J.-B. 1868.- Flore illustrée de Nice et des Alpes-Maritimes. Iconographie des orchidées: 83p + 63 pl. Caisson et Mignon, Nice.

<sup>(14)</sup> Rappelons qu'il existe aussi un *Orchis stevenii*, espèce anatolienne du groupe d'*O. militaris*, décrite par REICHENBACH fil. (1849).

- 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. & KÜNKELE, S. 1981.- Beiträge zur Taxonomie europäischer Orchideenarten. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 13: 337-374.
- 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. 1989.- Die nomenklatorischen Typen der von Linnaeus verröffentlichen Namen europäischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 355-700.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 1991.- Zur Typieserung der von Linnaeus beschriebenen europäischen Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 43: 71-79.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2000.- Zur Nomenklatur von Steveniella satyrioides (Spreng.) Schlechter. Jour. Eur. Orch. 32: 101-106.
- BIANCO, P., MEDAGLI, P., D'EMERICO, S. & RUGGIERO, L. 1987.- Numeri cromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* 19: 322-332.
- Boissier, E. 1884.- Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Græcia et Ægypto ad Indiæ fines hucusque observatarum. Genève & Bâle, Lyon (*Orchidacea* 5: 51-94).
- Bruggen, H.W.E. van 1979.- De orchideeën van Europa (12) Steveniella satyroides. Orchideeën. 41: 152-154.
- 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.
- CAUWET-MARC, A.-M. & BALAYER, M. 1984.- Les genres *Orchis* L., *Dactylorhiza* Necker ex Nevski, *Neotinea* Reichb. et *Traunsteinera* Reichb.: caryologie et proposition phylogénique et d'évolution. *Bot. Helvetica* **94** (2): 391-406.
- 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.
- 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. Delpinoa* n.s. **33-34** (1991-1992): 77-85.
- Darwin, C. 1891.- De la fécondation des Orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement: 2ème éd., 352p. C. Reinwald & Cie, Paris.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1983.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p + 328 figs. Chatto & Windus, London.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p + 328 figs. 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. 1995a.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Delforge, P. 1995b.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- Delforge, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **79**: 251-256.
- Delforge, P. 1999.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Himantoglossum* (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 387-408.
- Dressler, R.L. 1993.- Phylogeny and classification of the orchid family: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.

- GARAY, L.A. 1997.- De nominibus Orchidacearum incunabulorum. *Harvard Pap. Bot.* 2: 47-54
- GERBAUD, O. 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 280, 372-386.
- HAYEK, A. VON 1933.- Prodromus floræ peninsulæ Balcanicæ. Fedde Repert., Beih. 30 (3): 371-416 (Orchidaceae).
- HEUSSER C. 1938.- Chromosomenverhaltnisse bei schweizerischen basitonen Orchideen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 48: 562-599.
- Keller, G. & Schlechter, R. 1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304p. + 38 Taf. *Fedde Repert.*, Sonderbeih.
- Keller, G., Schlechter, R. & Soó, R. von 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert.*, Sonderbeih. Nachdruk 1972, Königstein.
- KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT, P. 1983.- *Orchidaceae Belgicae* 1: 25p + 12 pl. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT, P. 1984.- *Orchidaceae Belgicae* 2: 25p + 12 pl. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- KLOPFENSTEIN, E. 1994.- West European Orchids: 5×12pl. National Botanic garden of Belgium, Meise.
- Komarov, V.L. [éd.] 1935. Flora S.S.S.R.: vol IV, XXX+760p + 44 pl. Edit. Akad. Nauk S.S.S.R., Leningrad.
- KRÄNZLIN, F. 1931.- Orchidearum Sibiriæ Enumeratio. Fedde Repert. Beih. 65: 45-47.
- Kreutz, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkey Beschreibung, Ökologie, Verbreitung Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreutz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- 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.
- LANDWEHR, J. 1983.- Les orchidées sauvages de Suisse et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne.
- LAUX, H.E. & KELLER, R. 1984.- Unsere Orchideen: 108p. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- LUER, C.A. 1975.- The Native Orchids of the United States and Canada excluding Florida: 361p. New York Botanical Garden, New York.
- Mossberg, B. & Nilsson, S. 1987.- Orkidéer: Europas vildväxande arter: 253p. Walhström & Widstrand, Stockholm.
- MRKVICKA, A.C. 1992.- Liste der Chromosomenzahlen europäischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 24: 125-140.
- Nelson, E. 1968.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*: 79p + 42 pl. E. Nelson, Chernex, Montreux.
- NYMAN, C.F. 1855.- Sylloge floræ Europaeæ seu plantarium vascularium Europae indigenarum enumeratio...: 24p. typ. N.M. Lindh, Örebro.
- 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.
- QUENTIN, P. 1995.- Synopsis des orchidées européennes. Édition no. 2 revue et corrigée. *Cah. Soc. Franç. Orchidophilie* **2**: 1-141.
- QUENTIN, P. 1999.- Steveniella caucasica Garay, nom valide pour Steveniella satyrioides (Sprengel) Schlechter. L'Orchidophile 30: 162.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1851.- Icones Floræ Germanicæ et Helveticæ simul Pedemontanæ, Lombardoveneticæ, Istriacæ, Dalmaticæ, Hungaricæ, Transsylvanicæ, Borussicæ, Danicæ, Belgicæ, Hollandicæ, Alsaticæ ergo Mediæ Europæ. Vol XIII-XIV: 194p. + 170pl., Lipsiæ.
- 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 and the east Aegean islands. Vol. 8: 700p. Edinburgh University Press, Edinburgh. Renz, J. 1978.- Flora Iranica, Lfg. n° 126: *Orchidaceae*: 148+72 Taf. Graz.

- 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.
- Schlechter, R. 1918. Mitteilungen über europaïsche und mediterrane Orchideen I. Fedde Repert. 15: 273-302.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera, Berlin.
- SCRUGLI, A., DE MARTIS, B. & MULAS, B. 1976.- Numeri chromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* 8: 17.
- SEZIK, E.E. 1984.- Orkidlerimiz: 166p. Sandoz Kültür Yayınlari 6.
- Soó, R. von 1929.- Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens. *Bot. Arch.* **23**: 1-196.
- Soó, R. von 1972.- Die Arten und Unterarten der Gattung Orchis. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 25: 37-48.
- SPRENGEL, C. 1826.- Caroli Linnæi [...] Systema vegetabilium: Ed. decima sexta, vol. 3, III+936p. Librariæ Dietrichianæ, Gottingæ.
- STEVEN, C. von 1809.- Decas plantarum nondum descriptarum Iberiae et Rossiae Meridionalis. *Mém. Soc. Impér. Natural. Moscou* 2: 175-183.
- STRACK, D., BUSCH, E. & KLEIN, E. 1989.- Anthocyanin patterns in European Orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance. *Phytochemistry* 28: 2127-2139.
- SUNDERMANN, H. 1972.- Steveniella satyrioides (STEV.) SCHLTR., "Eine der seltensten Pflanzen der Welt". Orchidee 23: 247-250.
- SUNDERMANN, H. 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen Eine Bestimmungsflora: 2. Aufl., 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. & BANK, C. VON DER 1977.- Beiträgen zur Zytotaxonomie der Erdorchideen II (*Ophrys, Orchis, Neotinea, Steveniella* und *Gennaria*). Orchidee 28: 146-147.
- Taubenheim, G. 1980.- Die Verbreitung der Orchideen in der Türkey IV/2. Ein Beitrag zur "Flora of Turkey". 8-11. Die Gattungen *Traunsteinera*, *Neotinea*, *Comperia* und *Steveniella*. *Orchidee* 31: 5-10.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, Nigritella versus Gymnadenia: Neukombinationem und Gymnadenia dolomitensis spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). Phyton (Austria) 38: 220-224.
- 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.
- Vakhrameeva, M.G., Denisova, L.V., Nikitima S.V. & Samsonov, S.K. 1991.- Orkhidei nachei strany: 224p. Éd. Nauka, Moscou [en russe].
- 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. 1972.- Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung Orchis s. str. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 25: 18-21.
- Wahlenberg, G. 1826.- Flora Suecica pars posterior: LXXXVIII+689p [= 429-1117]. Palmblad et C., Upsaliæ.
- 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.

T