

Het voorkomen in België van een \times *Dactyloдения*, natuurlijke intergenerische hybride tussen *Dactylorhiza* en *Gymnadenia*

Felix Baeten^{‡‡}, Johan Dierckx^{§§}, Pierre Delforge^{***}

Vertaling van “Présence en Belgique d’un \times *Dactyloдения*, hybride intergénérique naturel entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*”, verschenen in *Les Naturalistes belges* 92, numéro spécial Orchidées 24 (2011).
Vertalers: Felix Baeten, Johan Dierckx, Pierre Delforge

Abstract. BAETEN, F., DIERCKX, J. & DELFORGE, P. - Presence in Belgium of a \times *Dactyloдения*, inter-generic natural hybrid between *Dactylorhiza* and *Gymnadenia*. The first certain finding in Belgium of a natural intergeneric hybrid between *Dactylorhiza* and *Gymnadenia* is reported. Particularities and history of the site are evoked. It is the “Tier à la Tombe”, a well-known nature reserve located at “Montagne Saint-Pierre” (Province of Liège, Wallonia). The hybrid is described in detail. Its parents are *Gymnadenia conopsea* var. *conopsea* and a member of the *Dactylorhiza maculata* species group difficult to identify. The difficulties to distinguish *D. fuchsii* from *D. maculata* in continental Europe are evoked. After a careful examination of the few individuals present on the site, a chalk grassland, it is concluded that they represent in all likelihood *D. fuchsii* with a more or less ‘*maculata*-like’ labellum. The nomenclatural difficulties of naming the hybrid *Dactylorhiza fuchsii* \times *Gymnadenia conopsea* are mentioned. It appears that its correct name is \times *Dactyloдения sancti-quintinii* (GODFERY) J. DUVIGNEAUD. The European distribution and the iconography of \times *Dactyloдения sancti-quintinii* are evoked. Two previous mentions of the presence of \times *Dactyloдения sancti-quintinii* in Belgium are examined; the oldest one is doubtful, the other erroneous.

Key-Words: *Orchidaceae*; *Dactylorhiza maculata* species group, *Dactylorhiza fuchsii*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, \times *Dactyloдения*, \times *Dactyloдения sancti-quintinii*. Flora of Belgium, Wallonia, province of Liège, Montagne Saint-Pierre.

^{‡‡} Monnixstraat 19, B-3510 Hasselt – felix.baeten@scarlet.be

^{§§} Oud Gasthuisstraat 22, B-2110 Wijnegem – johan.dierckx@pandora.be

^{***} Groenspechtlaan 3, B-1640 Sint-Genesius-Rode – pierredelforge@skynet.be

Inleiding

Op 28 mei 2011 vond de jaarlijkse gezamenlijke excursie van de ‘Section Orchidées d’Europe des Naturalistes belges’ (S.O.E.N.B.) en de ‘Studiegroep Europese en Mediterrane Orchideeën’ (S.E.M.O.Vlaanderen) plaats. Tijdens deze excursie werden meerdere gebieden in het Belgische deel van de Sint-Pietersberg (provincie Luik) bezocht. De excursie stond onder leiding van de eerste auteur. In de voormiddag bezochten wij de Tier à la Tombe (Emael, deelgemeente van Bassenge; UTM WGS84: 31UFS8830). Als gevolg van de erg uitzonderlijke warmte en droogte van de lente van 2011 troffen wij slechts weinig nog frisse planten aan tussen de reeds verdorrende begroeiing.

Wij bekloegen ons over deze situatie, toen de tweede auteur zijn aandacht getrokken werd door een groepje van twee planten, begin bloei, met de habitus van *Gymnadenia conopsea*, maar toch met een afwijkende of hybrideachtige vorm. Een paar deelnemers suggereerden eveneens dat het een hybride zou zijn. Na een algemeen onderzoek van de twee planten, gevolgd door een nader onderzoek van het zultje, werd dit door de derde auteur bevestigd. Deze twee, identieke individuen, waren zeker een hybride tussen een *Dactylorhiza* en een *Gymnadenia* (= \times *Dactylodenia* GARAY & SWEET), hybridecombinatie die in België nog nooit voor zeker werd gesignaleerd.

Het gebied

De Sint-Pietersberg is een langwerpig Noord-Zuid-georiënteerd reliëf van kalk uit de Krijtperiode, dat ligt langs de rechter oever van de Maas tussen Luik (België) en Maastricht (Limburg, Nederland), in de driehoek gevormd door de Belgische plaatsen Hallembaye en Bassenge in het zuiden en de stad Maastricht in het Noorden. Het gebied omvat een reeks heuvels, hellingen ('tiers' of 'thiers')^{†††} en steile wanden van krijt en tufsteen. Door het graven van het Albertkanaal in de jaren 1930 werd dit massief iets ten zuiden van de Nederlands-Belgische grens in twee gesneden. Bovendien bevindt de Duitse grens zich slechts 20 km ten oosten van de Sint-Pietersberg.

Reeds twee eeuwen is, dank zij de prospectie van J.B.M. BORY DE SAINT-VINCENT (1821), het uitzonderlijke belang van fauna en flora van de Sint-Pietersberg gekend. Dit is te danken aan de aanwezigheid van vele soorten kalkminnende en thermofiele planten en insecten, evenals het feit dat de submediterrane of Midden-Europese vegetaties er de grens van hun verspreidingsgebied bereiken. Deze buitengewone situatie als thermofiele enclave, soms ook wel Provençaals genoemd, is menigmaal beschreven geweest (b.v. DUMOULIN 1868; DE WEVER 1913, 1938; HEIMANS 1923, 1938;

^{†††} ‘Tier’ lijkt de juiste term te zijn (STEIN 1995).

MARÉCHAL 1941; MARÉCHAL & PETIT 1963; PETIT & RAMBAUT 1970, 1985; PUTS 1979, 1984). Het spreekt voor zich dat de Sint-Pietersberg opgenomen is in het netwerk Natura 2000 (site BE33003).

De Tier à la Tombe (of Tier Palmers) is een helling op de Westflank van het Belgische deel van de Sint-Pietersberg, tegenover de vallei van de Geer.

Zij dankt haar naam aan de aanwezigheid van een kleine II-de eeuwse Gallo-Romeinse grafheuvel met graf (PUTS 1984). De helling strekt zich uit op de gletsjerzijmorenen van de Maas, heeft een hellingsgraad variërend tussen 5° en 22° en is naar het westen en zuidwesten georiënteerd. Ze bestaat uit een ondergrond van Maastrichtsiaans krijt, bedekt met een afzetting van zand, door de wind aangevoerd slib en gerolde zure stenen van Ardeense oorsprong. (PETIT 1986). De bodem van het krijtachtige deel is alkalisch (pH 7-8) en is begroeid met een variant van *Mesobrometum erecti* (code CORINE 34.3222, cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1998), terwijl de bodem aan de bovenzijde van de heuvel, op grint, licht zuur is (pH 5-6) en waar we een zeer zeldzaam borstelgrasland met *Violion caninae* aantreffen (WILLEMS & BLANCKENBORG 1975; WILLEMS 1982). Echter, het stof dat opwaait van de nabijgelegen mergelgroeve deed recentelijk de zuurgraad van de bodem dalen. In 1983 bedroeg de pH op de top nog 7,2. Nieuwe wijzigingen traden vervolgens op door de zure uitstoot van dezelfde steengroeve. Het betrof hier het niet vergund storten van sterk zuur industrieel afval (pH 4) (BOTTIN 2007, 2011).

De Tier à la Tombe is eigendom van de gemeente. Oorspronkelijk was het gebied 6 ha groot. Dit braakliggend terrein werd gedurende eeuwen extensief begraasd door schapen en geiten. Doordat een deel van het gebied als groeve werd ontgonnen en een ander deel het minst hellende deel, als landbouwgrond in gebruik werd genomen, is het gebied momenteel nog slechts ongeveer 2ha groot. Ook al werd het gebied zo sterk ingekrompen, het blijft floristisch zeer interessant. Zo groeit er o.a. momenteel nog *Parnassia palustris* (Saxifragaceae), een vochtminnende plant, welke overal opvallend achteruit gaat, en hier vrij ongewoon in een kalkgrasland voorkomt (PETIT 1981, 1986; WILLEMS 1982). Zo is er ook nog een gentiaan, *Gentianella campestris*, waarvan het hier, de op dit moment laatst gekende vindplaats in België betreft; ze werd reeds opgemerkt door BORY DE SAINT-VINCENT (1821).

Het in stand houden van deze belangrijke site was en blijft moeilijk. Reeds meerdere malen was ze bijna verdwenen, hetzij door de uitbreiding van de grintgroeve, hetzij voor het in gebruik nemen door de landbouw. In 1974 werd een overeenkomst getekend tussen de R.N.O.B. (Réserves Naturelles et Ornithologiques de Belgique) en de gemeentelijke overheid voor het beheer van het gebied, maar nog niet om het als natuurreservaatreservaat in te richten. Deze overeenkomst werd in 1984 door de gemeentelijke overheid afgekondigd (PETIT 1986). Uiteindelijk werd het gebied in 1987 geklasseerd en in 2002 als privé

natuurreservaat van Natagora (ex R.N.O.B.) ingericht. Sinds mei 2007 is het een erkend reservaat.

De Tier à la Tombe maakt op dit moment deel uit van een ambitieus LIFE project, met als doel het herstel en het onderling verbinden van diverse kalkgraslanden op de Sint-Pietersberg (meer over dit onderwerp: <http://www.life-heliantHEME.eu>). Op dit moment blijven de bedreigingen veroorzaakt door het herontginnen van grintkuilen nog steeds bestaan. (BOTTIN 2007, 2011).

Sinds 1976 wordt de Tier à la Tombe tijdens de zomer regelmatig ontbost en gemaaid door vrijwilligers van de R.N.O.B. (LEJEUNE & VERBEKE 1984). Vanaf 2007, werkt men met een beheersprogramma, met een rotatiesysteem ontbossing, maaien en begrazing door schapen. Leden van S.E.M.O. nemen elk jaar deel aan deze beheersactiviteiten.

De orchideeën van de Tier à la Tombe

Reeds vele jaren worden tal van orchideeënsoorten gemeld van de Tier à la Tombe: *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. militaris* en *Platanthera bifolia*. *Orchis mascula* en *O. militaris* zijn sinds 1956 niet meer gemeld. In 1978 verscheen op dit grasland *Dactylorhiza majalis*, een vochtminnende soort. Samen met de aanwezigheid van *Parnassia palustris* wijst dit erop dat in het onderliggende grondwater voldoende krijt aanwezig is (PETIT 1979, 1986; PETIT & RAMAUT 1985; COULON 1992).

In 1989 werd de Tier à la Tombe opgenomen in de lijst van de gebieden, uitgekozen door de S.O.E.N.B., voor het monitoren van kwaliteit van de Waalse leefomgeving door middel van bio-indicatoren, dit in het kader van een afspraak met de Waalse Regio. (zie, bijvoorbeeld, DEVILLERS et al. 2001). Gedurende 16 jaren, van 1990 tot 2005 inbegrepen, werden de soorten en de aantallen elk jaar op meerdere tijdstippen geïnventariseerd door leden van de S.O.E.N.B. Vooreerst door J. CLAESSENS & J. KLEYNEN (Geulle, Nederland), later door B. BREUER (Eupen, België). Dit vormde de basis van de waarnemingsdatabase van É. WALRAVENS (S.O.E.N.B.), waaruit blijkt dat gedurende deze periode 8 soorten orchideeën op deze site werden waargenomen (tussen haakjes: het maximum aantal bloeiende planten dat werd genoteerd tijdens deze inventarisaties): *Coeloglossum viride* (1), *Dactylorhiza* “*maculata*” (4), *D. majalis* (14), *Gymnadenia conopsea* (78), *Neottia ovata* (56), *Orchis anthropophora* (1), *Platanthera bifolia* (94) en *P. chlorantha* (1). Voor elke soort is er een sterke schommeling in het aantal bloeiende planten van het ene jaar tot het andere. De soorten met het kleinste aantal bloeiende planten, zowel als deze die het talrijkst zijn, waren waarschijnlijk bepaalde jaren afwezig.

Tijdens ons terreinbezoek op 28 mei 2011, een minder goed jaar voor de bloei (cf. supra, Inleiding), noteerden wij 1 (uitgedroogd) exemplaar van *Dactylorhiza*

majalis, 6 *D. maculata* s.l. (in bloei, de onderste bloemen van de bloeiaar al bruin aangelopen, de bovenste nog in knop), 88 *Gymnadenia conopsea* (de meeste in knop, waarvan er veel stonden te verdrogen nog voordat ze konden opengaan), ongeveer 60 *Neottia ovata* (steriele bladrozetten, of in begin bloei, maar in dat geval uitdrogende planten, met een slappe, dikwijls neergebogen of platliggende stengel) en daarnaast 2 exemplaren van hybride oorsprong. We zagen geen enkele *Platanthera bifolia*, een plant die hier normaal toch talrijk voorkomt.

De hybride

De twee exemplaren van de hybride werden gevonden in de onmiddellijke nabijheid van *Dactylorhiza maculata* s.l. en *Gymnadenia conopsea*. De twee bloemstengels staan dicht bij elkaar, en zien er identiek uit; ze vormen waarschijnlijk een kloon. De grootste bloemstengel, hoogte 23,5 cm heeft een lange, conische bloeiaar, bestaande uit 34 knoppen en 3 bloemetjes onderaan die reeds open staan (afb. 23-24 p.60-61). De bloeiwijze van het tweede exemplaar, hoogte 20,5 cm, heeft dezelfde vorm en heeft een gelijkwaardig aantal knoppen, waarvan nog geen enkele open staat.

Op 2 juni 2011 stonden, mede door de uitzonderlijk hoge temperaturen, alle bloemen van het kleinste exemplaar open. De plant was toen 25 cm groot en de bloeiaar was subcilindrisch (afb. 24). Ongelukkig was de bloeiaar van het tweede exemplaar halverwege de steel verdwenen (een lekkere hap voor een vraatzuchtig konijn, of meegenomen door een verwoed verzamelaar?) zodat wij niet in de mogelijkheid waren de vorm en de bloemen nader te onderzoeken. Op dat moment waren de *Dactylorhiza maculata* s.l.-planten reeds volledig uitgebloeid. Op 9 juni 2011 was de overgebleven hybride einde bloei. (afb. 24).

Het grootste hybride exemplaar had onder aan de steel 4 grote stengelbladeren en 5 schutbladachtige bladeren. De onderste bladeren waren smal lancetvormig, gootvormig, naar buiten afgebogen en gegolfd, zonder vlekken op de bovenzijde en zonder grijze tint aan de onderzijde. Hun algeheel uitzicht komt dicht bij dat van *Gymnadenia conopsea*, waarvan nochtans de bladeren talrijker en smaller zijn, meer afhangen en minder gebogen zijn.

De bloeknoppen van de hybride zijn omhoog gericht en reeds voorzien van een lang puntig paars spoor dat bijna even lang is als het vruchtbeginsel. Het is gebogen en duidelijk voorzien van nectar aan het uiteinde. Deze eigenschappen worden ook waargenomen bij *Gymnadenia conopsea*, bij dewelke de spoor van de openstaande bloem echter wat langer is. De bloemen zijn klein, de lip is ongeveer 6 mm breed. De bloemen zijn tweekleurig, de kap en de zijdelingse sepalen zijn violetachtig, de lip is zeer bleek lila. Het is door deze ongewone kleur dat deze planten onze aandacht trokken. De lip vertoont geen tekening, haar nerven, haar silhouet en haar insnijdingen zijn deze van een zeer kleine *D. maculata* s.l. bloem. Eenmaal de bloem van de hybride volledig open staat

richten zijn langwerpige zijdelingse sepalen zich naar boven. Zij vormen dan een hoek van 30° naar boven, een positie die zich bevindt tussen de stand van de zijdelingse sepalen bij *Dactylorhiza maculata* s.l. (een hoek van 45-70° naar boven) en bij *Gymnadenia conopsea* (een hoek van 30° naar beneden). Aan de basis van de lip bevindt zich een weid openstaande sporingang, deze is groter dan bij *G. conopsea*, maar heeft een kleinere diameter dan bij *Dactylorhiza maculata* s.l.

Het zuiltje van de hybride heeft twee korte polliniën welke elkaar aan de basis raken. Dit is zoals bij *Gymnadenia conopsea*, maar ze zijn donkergroen en hun hechtschijfjes zijn omgeven door een beursje zoals bij *Dactylorhiza maculata* s.l., terwijl de hechtschijfjes naakt en de stuifmeelklompjes geelachtig zijn bij *Gymnadenia conopsea*. Als laatste, een echt kenmerk of een effect van de droogte, de bloemen van de hybride lijken licht geurig te zijn. Een subtiele geur, gelijkend op die van *Gymnadenia conopsea* werd op 28 mei waargenomen bij de drie bloemen die pas open stonden.

De ouders van de hybride

Gymnadenia

De enige *Gymnadenia* die op het terrein aanwezig is, zoals overal trouwens op de Sint-Pietersberg, is *G. conopsea*. Soms worden van deze soort meerdere intraspecifieke taxa erkend, maar hier gaat het zeker over de var. *conopsea* in de enge betekenis. De *Gymnadenia* kenmerken die we bij de hybride terugvinden, zoals het algehele uitzicht, de kenmerken van de bladeren, de kleur van de bloemen en de lengte van de spoor tonen aan dat één van de ouders *G. conopsea* var. *conopsea* is.

Dactylorhiza

De kleur van de lip van de hybride, evenals het tijdstip van bloei, nauwelijks vroeger dan *G. conopsea* var. *conopsea*, wijzen erop dat de tweede ouder niet *D. majalis* kan zijn, want van deze zijn de bloemen donkerpaars en het exemplaar op de site was op 28 mei 2011 volledig uitgebloeid, dit terwijl *Dactylorhiza maculata* s.l. en de hybride pas in bloei kwamen. Het is dus duidelijk dat *Dactylorhiza maculata* s.l., later dan *D. majalis*, en voorzien van witachtige bloemen, als tweede ouder van de hybride moet aanzien worden.

Alhoewel ze groeien op een kalkgrasland boven op krijt, werden de enkele zeldzame exemplaren van de groep *Dactylorhiza maculata* van de Tier à la Tombe dikwijls gedetermineerd als *D. maculata* s. str. (vb., recent nog, BOTTIN 2007, 2011). De determinatie gebeurt meestal op basis van het uitzicht van de bloem, hoofdzakelijk enkel op basis van de insnijding van de lip. Het is reeds vaak aangegeven (e.g. HESLOP-HARRISON 1951; BISSE 1963; NELSON 1976; LANDWEHR 1977, 1982; WIEFELSPÜTZ 1977; REINHARD 1985, 1990; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; BATEMAN & DENHOLM 1989;

TYTECA & GATHOYE 1990; DUFRÊNE et al. 1991; DELFORGE 1994, 1995A,B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; TYTECA 1998, 2005; KREUTZ & DEKKER 2000; BAUMANN et al. 2005; DELFORGE & KREUTZ 2005), dat dit onvoldoende is om *D. maculata* en *D. fuchsii* van elkaar te onderscheiden; zeker als de kenmerken van de lip onduidelijk zijn, zoals hier helaas het geval is bij deze planten van de Tier à la Tombe.

Dactylorhiza maculata* versus *D. fuchsii

Dactylorhiza maculata is een tetraploïde ($2n=80$) soort, een beetje zuurminnend, afgescheiden en afsplitst van *D. fuchsii*, zijn voorouder, die meestal diploïde ($2n=40$) en kalkminnend is. Deze reeds lang bestaande veronderstelling (o.a. VERMEULEN 1938, 1947; HAGERUP 1944; HESLOP-HARRISON 1949, 1951) werd recent bevestigd door genetisch en caryologisch onderzoek, waarbij meerdere moleculaire merkers werden gebruikt (o.a. HEDRÉN 1996; PRIDGEON et al. 1997; BATEMAN et al. 2003; HEDRÉN et al. 2001; BATEMAN & DENHOLM 2003; DEVOS et al. 2003, 2006). Bovendien bleken bestudeerde exemplaren van *D. fuchsii* uit de Alpen en uit midden Europa tetraploïde of triploïde te zijn. (v.b. GROLL 1965, 1968; VÖTH & GREILHUBER 1980; REINHARDT 1988; REINHARD et al. 1991; STHALBERG 2007). De juistheid van de door GROLL gedetermineerde stalen werd echter door VERMEULEN (1980) in twijfel getrokken.

Dactylorhiza fuchsii werd beschreven in Kent, England (DRUCE 1915). Haar bloemen, tenminste op de Britse eilanden en in de gebieden dicht bij de Atlantische kust, hebben een diep ingesneden drielobbige lip. Hierbij zijn de drie lobben ongeveer even breed en is de middenlob een beetje langer dan de zijlobben, wat resulteert in een lip-index van meer dan 1,30, dikwijls bijna 1,40; tegenover slechts 1,20 voor *D. maculata* (v.b. HESLOP-HARRISON 1951; BATEMAN & DENHOLM 1989; DUFRÊNE et al. 1991. Voor de berekening van de lip-index, zie bv., DELFORGE 2005 & 2006: 229, 2007: 95).

De Latijnse beschrijving van «*Orchis fuchsii*», DRUCE (1915: 106) bevat nog andere onderscheidende kenmerken. Hij beschrijft onder andere dat het onderste blad breder en aan de top afgerond is; omgekeerd eirond dus, wat niet het geval is bij «*O. maculata*». Deze laatste heeft een onderste blad dat langer is, in het midden wat breder en spits aan de top, een lang lancetvormig blad dus.

Naast de insnijding van de lip, werd dit bladkenmerk samen met nog andere kenmerken stilaan als vanzelfsprekend aanzien, en door meerdere auteurs hernomen om deze 2 soorten van elkaar te onderscheiden. (v.b. VERMEULEN 1947, 1958; SUMMERHAYES 1951, 1976; ZADOKS 1954; HUNT & SUMMERHAYES 1968; TOURNAY 1968; NELSON 1976; LANDWEHR 1977, 1982; REINHARD 1985, 1990; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; JAGIELLO 1988; BATEMAN & DENHOLM 1989; DUFRÊNE et al. 1991; REINHARD et al. 1991; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; GATHOYE & TYTECA 1994; TYTECA 1998, 2005, 2008; TYTECA & GATHOYE 2005). Het gaat hier in

hoofdzaak om de vorm van de bloeiaar, om de vorm van de bladeren en hun vlekken, om de kleur van de onderzijde van de bladeren, de afmetingen, de tekening en de kleur van de lip, evenals om de vorm en de afmetingen van de spoor.

Nochtans preciseren alle geciteerde auteurs dat de morfologische variaties van deze twee soorten aanzienlijk zijn, met zelfs overlappingen, zowel bij de morfologische kenmerken bij vegetatieve als bij bloeiende exemplaren. Geen enkel van de hier aangehaalde criteria biedt dus uitsluitel en men mag zich dus verwachten aan planten, zelfs populaties die moeilijk aan de een of aan de andere soort toe te wijzen zijn. Deze aanzienlijke variatie wordt de ene keer toegeschreven aan de intrinsieke variabiliteit van deze twee soorten, dan weer aan het biotoop, aan het fenomeen van overgangsvormen of aan hybridisatie. DRUCE (1915: 106), vermeldde reeds dat hij op de Britse eilanden overgangsvormen had waargenomen tussen «*Orchis maculata*» et «*Orchis fuchsii*», hij vermoedde dat het om hybriden ging. Hij noemde ze «*Orchis transiens*» (DRUCE 1916: 213).

Het kennelijke onvermogen om deze twee soorten duidelijk van elkaar te onderscheiden heeft er toe geleid dat de erkenning van *Dactylorhiza maculata* en *D. fuchsii* als aparte soorten in het verleden en ook op heden nog tot discussies leidt.

In België werd *Dactylorhiza fuchsii* lange tijd beschouwd als een ondersoort van *D. maculata* (sub nom. *D. maculata* subsp. *meyeri*, bijvoorbeeld, DE LANGHE et al. 1967, 1973; TOURNAY 1968; VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1972; PARENT 1980; BRUYNSEELS 1981; THOEN 1982; MEERTS et al. 1983 en, voor de Sint-Pietersberg, PETIT 1979, 1981). De herkenning tot de rang van soort van *D. fuchsii* in de Flora Europæa (SOÓ 1980) heeft ertoe geleid dat de auteurs van de nieuwe Flora van België (DE LANGHE et al. 1983), dit ook deden. Ze werden hierin gevolgd door het merendeel van de Belgische botanisten. Dit gebeurde niet zonder tegenkantingen (bijvoorbeeld LAMBINON 1994: 94), in het bijzonder omdat *D. maculata* in Henegouwen op een kalkgrasland werd gevonden (J. DUVIGNEAUD in COULON 1986; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986; TYTECA & GATHOYE 1990) en omdat er meldingen waren van overgangsvormen tussen de twee soorten of van hybriden met andere *Dactylorhiza* die ertoe leiden dat sommige determinaties als zijnde *D. fuchsii* zeer twijfelachtig waren (v.b. COULON 1992; PARENT 1993; KERGER et al. 1995).

Deze variatie die blijkbaar gelinkt was aan het milieu werd nader onderzocht en verduidelijkt. Zo bleken de planten van de kalkgraslanden uit het gebied tussen Samber en Maas meer afwijkend: hun lipinsnijding benaderde zeer sterk deze van *D. maculata*. Deze trend is nog opvallender bij de populaties uit de bossen van de Calestienne (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986). Door

uitgebreide morfometrische analyse werd bovendien een bijzondere variant van *D. fuchsii* ontdekt in de Famenne (Wallonië), terwijl dit ook nog geïllustreerd wordt door een *D. fuchsii* vorm met lippen type “*maculata*”, waargenomen in de Haute-Savoie, in Frankrijk (TYTECA & GATHOYE 2005). We moeten ook nog opmerken dat reeds meer dan een eeuw geleden door THIELSENS (1873) voor Belgische planten en door BRÉBISON (1879) en CAMUS (1892) voor Franse planten, variëteiten van *Orchis maculata* werden beschreven en dit op basis van een min of meer uitdrukkelijk verband tussen hun morfologie en hun biotoop: bij voorbeeld, planten van droge hellingen (var. “*triloba*”), van graslanden (var. “*media*”), van moerassen (var. “*paludosa*”, “*palustris*”)

Ook in Nederland werden *Dactylorhiza maculata* en *D. fuchsii* als aparte soorten erkend (v.b. VERMEULEN 1968; LANDWEHR 1977; KREUTZ 1987, 1994, 2001, 2005; KREUTZ & DEKKER 2000). Deze erkenning werd trouwens reeds gesuggereerd vanaf het tijdstip dat men de populaties in Zuid-Limburg, waar het Nederlandse deel van de Sint-Pietersberg zich bevindt, ging bestuderen (GRÉGOIRE 1946).

In Duitsland werd de rang van *Dactylorhiza fuchsii* als aparte soort van *D. maculata* door enkele deskundigen aanvaard (b.v. SENGHAS 1968; FÜLLER 1972; WIEFELSPÜTZ 1977), maar vaker weigerden de Duitse orchidofielen de twee taxa als onderscheiden soorten te erkennen. Zo schreef bijvoorbeeld ALMERS et al. (2001: 150) dat: in Noord-Rijnland-Westfalen, een deelstaat grenzend aan de Sint-Pietersberg, *D. «maculata ssp. maculata»* en *D. «maculata ssp. fuchsii»* niet van elkaar kunnen worden onderscheiden, zij behandelden dus in hun monografie de twee taxa als een geheel, met als naam *D. maculata*. Daar ook zij verwachtten dat *D. fuchsii* onmogelijk van *D. maculata* kan onderscheiden worden, beschouwden SUNDERMANN (1970, 1975, 1980), BAUMANN & KÜNKELE (1982, 1988), BUTTLER (1986, 1991), KALLMEYER & ZIESCHE (1996) of ook nog HAHN et al. (2006: 140-141) deze als een ondersoort, een variëteit, een vorm, zelfs als synoniem van *D. maculata*. Paradoxaal nochtans, in een monografie over de orchideeën van Thüringen (ECCARIUS 1997), en in een monumentale monografie over de orchideeën van Duitsland (BAUMANN et al. 2005), worden dit keer alle Duitse waarnemingen aan *D. fuchsii* toegewezen. In deze twee werken werd de naam *D. maculata* voorbehouden voor een moeilijk op naam te brengen rariteit, welke bijgevolg niet opgenomen werd in hun verspreidingskaartjes.

***Dactylorhiza maculata* s.l. van de Tier à la Tombe**

Tot op heden werden niet meer dan 6 exemplaren van *Dactylorhiza maculata* op de Tier à la Tombe waargenomen. Deze planten lijken onafhankelijk van de klimatologische omstandigheden van jaar op jaar hetzelfde algemeen uitzicht te hebben. Zo werd het genoteerd door zij die dit gebied gedurende 16 jaren hebben geïnventariseerd. (B. BREUER, mondeling meegedeeld aan PD op

28.V.2011). De planten zijn erg klein, hebben een subcylindrische, meestal compacte bloeiaar, bestaande uit eveneens erg kleine bloemetjes (breedte van de lip ongeveer 10 mm). Door de ongunstige klimatologische omstandigheden van de lente van 2011, konden er slechts 2 planten, welke minder te lijden hadden van de droogte, gefotografeerd en bestudeerd worden (afb.23). Dit is onbruikbaar als statistische steekproef, maar zelfs al hadden we de 6 planten kunnen onderzoeken, dat zou hier niet veel aan veranderd hebben.

We onderzochten het onderste blad van de twee individuen. Het is afgerond aan de top en met de grootste breedte in de tophelft van de bladschijf. De kleur van achterkant van de bladeren is grijsachtig groen, ze leken lichtjes glanzend, maar door de uitdroging waren de bladeren al wat gelig en verwelkt waardoor de glans van hun oppervlak moeilijk te beoordelen viel. Bovendien waren de bladvlekken weinig talrijk en bleek. Het onderzoek van de bladeren levert dus minstens één en misschien twee *Dactylorhiza fuchsii* kenmerken op.

Bij de twee onderzochte individuen is de bloeiaar subcylindrisch, tamelijk dicht bij de ene, zeer compact bij de andere, maar bij deze laatste is ze slecht ontwikkeld, wat af te leiden valt uit de onvolledige torsie van de bloemen, welke in alle richtingen gekeerd zijn. Het is trouwens onmogelijk om op basis van de vorm van de bloeiaar de planten te determineren, want dit kenmerk is erg variabel, zowel bij *Dactylorhiza fuchsii* als bij *D. maculata*. In ons geval hier is dit zeker en vast beïnvloed door de droge lente van 2011.

De bloemen vallen zeer klein uit, wat hen plaatst in het onderste deel van het morfologische variatie interval van zowel *Dactylorhiza fuchsii* als *D. maculata*. Hun basiskleur is witachtig, met een weinig opvallende violette tekening, welke zich noch concentreert rond de middenas (*D. fuchsii*), noch min of meer regelmatig tot aan de liprand uitgespreid (*D. maculata*). Het onderzoek van de spoor geeft ook geen duidelijk resultaat. Dit verbaast ons niet, omdat zowel de beschrijvingen, als de meest verfijnde determinatiesleutels o.a. vermelden dat: de diameter aan de basis van de spoor 1,4-2,2 (-2,5) mm (*D. fuchsii*) bedraagt tegenover 1,2-1,8 mm (*D. maculata*), evenals dat de spoor een beetje korter (3/4) tot even lang is als het vruchtbeginsel (*D. fuchsii* en *D. maculata*), dikwijls recht (*D. fuchsii*), of een beetje naar beneden gebogen (*D. maculata*) (vb. HESLOP-HARRISON 1951; VERMEULEN 1958; LANDWEHR 1977, 1982; BATEMAN & DENHOLM 1985; REINHARD 1985; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007; GATHOYE & TYTECA 1994; TYTECA 2005; TYTECA & GATHOYE 2005). De spoor van beide onderzochte exemplaren bevindt zich wat betreft afmetingen in het overlappende gebied van de morfologische variatie intervallen van de twee soorten (diameter 1,4-1,8 mm), bij het eerste exemplaar is de spoor tamelijk recht, bij het tweede een beetje naar beneden gebogen, het vruchtbeginsel volgend.

Rest ons nog de insnijding van de lip en de lipindex om te proberen beide planten nauwkeurig te determineren. Met het blote oog zien we dat de middenlob van de bloemen even breed en soms wat breder is dan de zijlobben, een kenmerk meestal aan *Dactylorhiza fuchsii* toegewezen. Bovendien hebben de bloemen van het eerste exemplaar een middenlob even lang tot een beetje langer dan de zijlobben, terwijl bij het tweede exemplaar de middenlob zeker even lang is als de zijlobben. De lipindex, welke door een van ons (PD) berekend werd op de met dit doel genomen en erg uitvergrootte digitale opname, geeft 1,18 voor de eerste plant en 1,15 voor de tweede, wat ze volgens TYTECA (2005) en TYTECA & GATHOYE (2005) nipt bij *D. maculata* klasseert. Merken we nog op, dat HESLOP-HARRISON (1949), de grondlegger van deze lipindex, veronderstelde dat deze voor *D. fuchsii* moest liggen tussen 1,2-1,6 tegenover 0,8-1,2 voor *D. maculata*. De lipindex van onze twee exemplaren bevindt zich dus dicht bij de limieten voor beide soorten volgens HESLOP-HARRISON.

De morfologie van de twee onderzochte planten geeft geen eenduidig beeld voor de onderzochte kenmerken, waardoor we geneigd zijn om ons te baseren op de standplaats, het biotoop, kalkminnend: *Dactylorhiza fuchsii*, zuurminnend: *D. maculata*. Enkele werken maken soms gebruik van dit criterium in hun sleutels (e.g. LAMBINON et al. 1993, 2004; zie ook TYTECA 2005: 232). Dit gebruik lijkt ons niet gerechtvaardigd, daar er meldingen zijn van *D. fuchsii*, in zure omgevingen en, omgekeerd: *D. maculata* op kalkgraslanden (zie hierboven), en dan mogen we de moeilijkheden niet vergeten die zich stellen bij de populaties die zich op neutrale substraten bevinden.

Bovendien, is de Tier à la Tombe in deze context, een uitzonderlijke site omdat de ondergrond van krijt is, dus alkalisch, waarop zich een afzetting van licht zuur grint bevindt. Hoe zit het met het insijpelend water dat in het krijt bewaard wordt? Bovendien is, zoals we reeds opgemerkt hebben, de zuurtegraad van het gebied onlangs gewijzigd onder invloed van industriële lozingen. Eerst zagen we een afname van de zuurtegraad, vervolgens, omgekeerd, een toename.

Met de traditionele middelen slagen wij er dus niet in om de *Dactylorhiza maculata* s.l. van de Tier à la Tombe zonder voorbehoud te determineren. Het ideaal zou zijn het karyotype van de planten te onderzoeken, of beter nog terug te vallen op een verfijnd moleculair onderzoek, dit omdat bepaalde *D. fuchsii* tetraploïd blijken te zijn (cf. supra). Bij gebrek aan deze genetische gegevens, zijn we geneigd, omdat er meer morfologische (en, als alternatief, ecologische) kenmerken zijn, om deze planten van de Tier à la Tombe eerder als *D. fuchsii* dan als *D. maculata* te determineren. Op het terrein, op 28 mei 2011, werd deze mening gedeeld door P. DEVILLERS (pers. medegedeeld aan PD).

Hierbij dient nog opgemerkt te worden dat op de Sint-Pietersberg, op de site van Heyoul, welke zich zeer dicht bij de Tier à la Tombe bevindt, zeer typische *Dactylorhiza fuchsii* in bloei stonden.



Afbeelding 23: \times *Dactylodenia sancti-quintinii* op de Tier à la Tombe en beide ouders
(28.V.2011. Emael, Sint-Pietersberg, provincie Luik, België)

Boven: de beide geanalyseerde bloeiaren van *Dactylorhiza fuchsii*

Onder links: *Gymnadenia conopsea* var. *conopsea*;

Onder rechts: \times *Dactylodenia sancti-quintinii*

Foto's: P.DELFORGE



Afbeelding 24: \times *Dactylodenia sancti-quintinii* op Tier à la Tombe
(Emael, Sint-Pietersberg, provincie Luik, België)

Boven links: 28.V.2011; de aanwezigheid van een beursje is zichtbaar;
rechts: 9.VI.2011; let op de plaatsing van de laterale sepalen.

Onder: 3.VI.2011: Eén van beide bloeiaren is verdwenen, het overblijvende exemplaar staat in volle bloei.

Foto's: F.BAETEN (boven) & J.DIERCKX (onder)

Deze planten hebben wij gezien en gefotografeerd tijdens onze excursie. Ook zagen wij diezelfde dag, in l'Oseraie de Lanaye, een andere belangrijke site van de Sint-Pietersberg, en ook dicht bij de Tier à la Tombe gelegen, een groot aantal *D. fuchsii*. Een kleine minderheid van deze planten hadden hetzelfde voorkomen als de planten van de Tier à la Tombe. Daarnaast waren er vele tussenvormen.

Alhoewel van de hierboven aangehaalde elementen er geen enkel doorslaggevend is, lijkt het ons dat wij met de huidige kennis van zaken, de *Dactylorhiza* van de groep *D. maculata* van de Tier à la Tombe moeten determineren als zijnde *Dactylorhiza fuchsii*.

De naam van de hybride

Zodra de beide ouders gedetermineerd zijn, zou het eenvoudig moeten zijn om een naam toe te wijzen aan de hybride van Tier à la Tombe. Helaas is dit niet zo vanzelfsprekend omdat nogal wat problemen ontstaan die onder andere gerelateerd zijn aan de moeilijke soortafbakening tussen *Dactylorhiza fuchsii* en *D. maculata* zoals in vorige paragraaf uiteengezet.

Het hybridogene genus *Dactylorhiza* × *Gymnadenia* werd oorspronkelijk ×*Orchigymnadenia* genoemd door CAMUS (1892: 477). Na het splitsen van de geslachten *Dactylorhiza* en *Orchis*, werden de namen ×*Dactylodenia* en ×*Dactylogymnadenia* in hetzelfde jaar gecreëerd, respectievelijk door GARAY & SWEET (1966) en SOÓ (in SOÓ & BORSOS 1966). Verwarring ontstond omdat de publicatie van SOÓ & BORSOS gedateerd is op 1965 terwijl ze pas in augustus 1966 effectief gepubliceerd werd. Het is dus ×*Dactylodenia* GARAY & SWEET, effectief gepubliceerd in april 1966, die prioritair is (SENGHAS & SUNDERMANN in POTUCEK 1968: 104, nota 2; PEITZ 1972). De benaming ×*Dactylogymnadenia* werd echter nog recent gebruikt (vb. HAUZINGER 1976; KUMPEL 1996; ECCARIUS 1997). Afhankelijk van de gebruikte systematiek binnen het geslacht *Dactylorhiza* worden een vijftien tot twintig verschillende ×*Dactylodenia*'s onderscheiden (vb. PEITZ 1972; AVERYANOV 1990), waarbij *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* veruit de meest voorkomende combinatie lijkt.

Lang voor de beschrijving van *Orchis fuchsii* door DRUCE (1915) werd een eerste hybride tussen «*Orchis maculata*» en *Gymnadenia conopsea* beschreven vanuit Oostenrijk door REICHARDT (1876) onder de naam *Orchis heinzliana*. Dit epitheton werd een tijd gebruikt om de hybriden tussen *Dactylorhiza maculata* s.l. en *Gymnadenia conopsea* te benoemen (vb. CAMUS 1908; CAMUS & CAMUS 1928-1929; KELLER et al. 1930-1940). Terwijl *Orchis heinzliana* aanvaard werd als hybride door CAMUS [1892: = ×*Orchigymnadenia heinzliana* (REICHARDT) E.G. CAMUS], door GARAY & SWEET [1966: = ×*Dactylodenia heinzliana* (REICHARDT) GARAY & SWEET], door HAUZINGER [1976: = ×*Dactylogymnadenia heinzliana* (REICHARDT) HAUZINGER] of door AVERYANOV (1986: = ×*Dactylodenia heinzliana* (REICHARDT) AVERYANOV

comb. superfl.], werd deze echter niet als naam voor een hybride, maar als naam voor een afwijkende vorm beschouwd van *Orchis maculata* door BECK [1890, = *O. maculata* var. *heinziana* (REICHARDT) BECK], door VERMEULEN [1958: = *Dactylorhiza maculata* f. *heinziana* (REICHARDT) VERMEULEN], door SOÓ [1960, 1962: = *Dactylorhiza maculata* var. *heinziana* (REICHARDT) SOÓ], door PEITZ (1972) en ook door SUNDERMANN (1970, 1975, 1980). Recenter werd *Orchis heinziana* aanzien als nomen confusum waarbij men overeenkwam deze benaming niet langer te gebruiken (GATHOYE & TYTECA 1994: 77).

Bovendien beschreef E.G. CAMUS (1890: 217) vanuit het Franse departement Cher een hybride tussen «*Orchis maculata*» en *Gymnadenia conopsea* onder de naam *Gymnadenia* ×*legrandiana* [= ×*Orchigymnadenia legrandiana* (E.G. CAMUS) E.G. CAMUS, = ×*Dactylogymnadenia legrandiana* (E.G. CAMUS) SOÓ, = ×*Dactylodenia legrandiana* (E.G. CAMUS) PEITZ]. *Dactylorhiza maculata* s. str. wordt meestal aanzien als een van de twee ouders van ×*Dactylodenia legrandiana* (vb. VERMEULEN 1958; PEITZ 1972; DANESCH & DANESCH 1977; FÜLLER 1978; GATHOYE & TYTECA 1994; PARENT 1995).

Recentelijk heeft KRETZSCHMAR (2005: 699-700) op een verwarrende manier beweerd dat, omdat ×*Dactylodenia legrandiana* beschreven werd vanuit een kalkrijke streek, *Dactylorhiza fuchsii* en niet *D. maculata* s. str. één van de ouders dient te zijn, of dat in ieder geval een *D. maculata* s.l. één van de ouders is. Deze bewering werd gepubliceerd in de context van de monografie over de orchideeën van Duitsland (BAUMANN et al. 2005) waarin ongeveer alle Duitse *D. maculata* s.l. worden beschouwd als *D. fuchsii* terwijl *D. maculata* s. str. beschouwd wordt als onmogelijk te determineren en dus in overweging te nemen (cf. supra). Als gevolg hiervan, aldus KRETZSCHMAR (2005), moet de combinatie *Dactylorhiza maculata* (s. str.) ×*Gymnadenia conopsea*, ×*Dactylodenia legrandiana* n. sp. *evansii* (DRUCE) GATHOYE & D. TYTECA genoemd worden. Dit taxon zou, nog steeds volgens KRETZSCHMAR, wellicht tot nothospecies verheven moeten worden. Herinner U dat *Orchis* ×*evansii* de ondubbelzinnige naam is die DRUCE (1916) gaf aan de hybride tussen *Dactylorhiza ericetorum* ×*Gymnadenia conopsea* en dat AVERYANOV (1986) de nodige combinaties bewerkstelligde om het epitheton *evansii* binnen het genus ×*Dactylodenia* op te nemen [×*Dactylodenia evansii* (DRUCE) AVERYANOV].

In 1921 beschreef A. CAMUS van Saint-Martin-Vesubie (Alpes-Maritimes, Frankrijk) ×*Orchigymnadenia heinziana* (REICHARDT) E.G. CAMUS var. *gracilis* A. CAMUS, hybride tussen *Gymnadenia conopsea* en *Orchis maculata* var. *brachystachys* A. CAMUS. (CAMUS 1921: 4). Hoewel *Orchis maculata* var. *brachystachys* een synoniem is van *Dactylorhiza savogensis*, was deze in eerste instantie geïdentificeerd als *Dactylorhiza fuchsii*. Hierdoor hebben SOÓ (in SOÓ & BORSOS 1966: 318) en later PEITZ (1972: 189) het nodige gedaan om de hybride *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* op soortniveau te kunnen

benoemen, vertrekkende van de beschrijving van A. CAMUS [respectievelijk \times *Dactylogymnadenia gracilis* (A. CAMUS) SOÓ en \times *Dactylodenia gracilis* (A. CAMUS) PEITZ]. PEITZ (1972: 189) geeft als basioniem « \times *Orchigymnadenia gracilis* A. CAMUS». Dit is echter onjuist omdat deze benaming enkel in de legende van figuur 85 van CAMUS (1921) gebruikt wordt en niet in de Latijnse beschrijving. Deze fout van PEITZ (1972) kan de indruk wekken dat de voorrang van het epitheton *gracilis* op soortniveau dateert van 1921 en niet van 1966. Wellicht hierdoor werd \times *Dactylogymnadenia gracilis* gebruikt als naam voor *Dactylorhiza fuchsii* \times *Gymnadenia conopsea* door KÜMPEL (1996) en ECCARIUS (1997), terwijl \times *Dactylodenia gracilis* gebruikt werd door PROCHÁZKA & VELÍSEK (1983) en door PERKO (2004).

Tenslotte heeft GODFERY (1933: 145) onder de naam \times *Orchigymnadenia st.-quintinii* een hybride beschreven waarvan de ouders duidelijk *Dactylorhiza fuchsii* en *Gymnadenia conopsea* zijn. Deze hybride heeft grosso modo de habitus van *G. conopsea*, maar de kleefschijfjes van de pollinia zijn bedekt met 1 beursje zoals bij *Dactylorhiza*. Dit is ook het geval bij de hybride van de Tier à la Tombe. Het epitheton *sancti-quintinii* heeft op soortniveau een voorrang van 33 jaar op *gracilis*. J. DUVIGNEAUD heeft de nodige combinaties gemaakt om ze op te nemen in het genus \times *Dactylodenia* (in DE LANGHE et al. 1983: 922). \times *Dactylodenia sancti-quintinii* (GODFERY) J. DUVIGNEAUD (vaak geschreven als *st-quintinii*) werd onder andere gebruikt door LAMBINON et al. (1993, 2004), GATHOYE & TYTECA (1994), HENDOUX et al. (1995), FOLEY & CLARKE (2005) en MEIJRINK & ENGELS (2009) om de hybride *Dactylorhiza fuchsii* \times *Gymnadenia conopsea* te benoemen.

Indien de hybride van de Tier à la Tombe als ouder *Dactylorhiza fuchsii* heeft, vloeit uit het voorgaande voort dat de juiste naam voor deze hybride, met de huidige informatie, \times *Dactylodenia sancti-quintinii* (GODFERY) J. DUVIGNEAUD is.

De vermeldingen van het voorkomen van \times *Dactylodenia sancti-quintinii* in België

De vermeldingen van \times *Dactylodenia sancti-quintinii* in de opeenvolgende edities van de Nieuwe Flora van België (DE LANGHE et al. 1983; LAMBINON et al. 1993, 2004) hebben steeds uitdrukkelijk betrekking op het tertiaire bekken van Parijs (Frankrijk), zo ook die van \times *Dactylodenia lawalreei* P. DELFORGE & D. TYTECA, hybride tussen *Dactylorhiza fuchsii* en *Gymnadenia odoratissima*, die beschreven is uit de regio van Laon (DELFORGE & TYTECA 1982).

Een «waarschijnlijke hybride» tussen *Dactylorhiza fuchsii* en *Gymnadenia conopsea* werd gemeld in Wallonië uit de regio van de midden-Ourthe. (DEMOULIN 1984). Helaas is deze melding niet gedocumenteerd met foto's of herbariummateriaal. Op 29 juni 1985 bezocht de S.O.E.N.B., gegidst door de auteur van deze vermelding, de carrière de l'Alouette in Hotton waar de plant

eerder gevonden werd. Hoewel de plaats waar deze hybride bloeide zeer precies aangegeven werd en zorgvuldig door verschillende deelnemers aan de excursie onderzocht werd, werd de hybride niet teruggevonden. (COULON 1986). Daarentegen werden wel verschillende *G. conopsea*, soms erg robuuste exemplaren, waargenomen op deze site. In 1989 werd de carrière de l'Alouette (evenals de Tier à la Tombe) opgenomen door de S.O.E.N.B. in de lijst van geselecteerde sites voor de 'Suivi de l'environnement par bio-indicateurs en Région Wallonne'. Gedurende meer dan 20 jaar, van 1989 tot en met 2010, werden de orchideeënsoorten van de carrière de l'Alouette uitvoerig gedocumenteerd door een onder ons (PD). Hoewel tijdens elk bezoek uitgebreid gezocht werd, is de hybride op deze site nooit meer teruggevonden.

Elders werd de aanwezigheid van \times *Dactylodenia sancti-quintinii* in Vlaanderen recentelijk gepubliceerd door MEIJRINK & ENGELS (2009), zonder verdere precisering. Deze vermelding is gebaseerd op een tussenkomst op een internetforum gewijd aan de Europese Orchideeën. M. ENGELS ontdekte mee in Nederland een exemplaar gelijkend op een hybride en vroeg wie deze kon identificeren. W. VAN DEN BUSSCHE determineerde de plant correct als \times *Dactylodenia sancti-quintinii* en voegde toe dat hij deze hybride eerder heeft gezien in de regio van Reims (Marne, Frankrijk) en in Kampenhout (Vlaams-Brabant, België).^{***} Deze laatste waarneming dateert van 19 juni 2004 tijdens een gezamenlijke excursie van S.E.M.O. en S.O.E.N.B. in het natuurreservaat Torfbroek te Berg, gemeente Kampenhout (W. VAN DEN BUSSCHE in litt. FB, 18.VI.2011). Deze excursie werd gegidst door M. LETEN en een dertigtal leden van beide verenigingen namen er aan deel. In de verslagen die van deze excursie gepubliceerd werden (DELFORGE et al. 2005; MEEUWIS 2005), is geen enkele verwijzing te vinden naar de waarneming van een hybride tussen *Dactylorhiza fuchsii* en *Gymnadenia conopsea*. Trouwens ook niet tijdens de voorstelling van de activiteiten van S.O.E.N.B. op 30 oktober 2004, waar W. VAN DEN BUSSCHE aan meewerkte en afbeeldingen aanleverde (DELFORGE et al. 2006: 1). Ook was er geen enkele melding van een \times *Dactylodenia* op de bijeenkomst van de S.O.E.N.B. over de Belgische orchideeën op 13 januari 2007 (VAN DEN BUSSCHE in DELFORGE et al. 2008: 5) waar de hybriden nochtans een belangrijk deel van uitmaakten.

Ten slotte wordt ook in een artikel dat de variabiliteit van *Gymnadenia conopsea* behandelt (VAN DEN BUSSCHE 2005), deels gebaseerd op waarnemingen en opmetingen in het Torfbroek tijdens de excursie van 19 juni 2004, geen hybride

^{***}<http://www.knnv.nl/orchideeenforum/viewtopic.php?f=3&t=400&p=1324&hilit=dactylodenia#p1324/>

Opmerking gemaakt op 18.VI.2008; website geraadpleegd op 15.VI.2011.

gemeld tussen de talrijke planten die *G. conopsea* begeleidden. (VAN DEN BUSSCHE 2005: 42).

Meerdere deelnemers aan de excursie van 19 juni 2004, evenals M. LETEN die deze excursie leidde (M. LETEN in litt. FB, 20.VI.2011), herinneren zich echter zeer goed moeilijkheden ondervonden te hebben bij het determineren van 3 afwijkende exemplaren van een *Dactylorhiza*. In de verslagen lezen we: «We konden een zeer belangrijke populatie zien van *D. fuchsii*, evenals 3 exemplaren, afwijkend de ene van de andere, van wellicht een hybride, misschien *D. fuchsii* × *D. incarnata* (= *D. ×kerneriorum*), hoewel de tweede ouder, *D. incarnata*, niet gekend is in de regio.» (DELFORGE et al. 2005: 13, vertaald). We hebben de opnames die van deze 3 exemplaren gemaakt werden door een onder ons (FB) tijdens de excursie van 19 juni 2004 in het Torfbroek herbekeken. We kunnen zonder enige zweem van twijfel bevestigen dat het hier geen ×*Dactylodenia* betreft.

We willen opmerken dat het niet de eerste keer is dat “moeilijke” exemplaren van *Dactylorhiza* uit het Torfbroek verkeerd gedetermineerd werden. Tijdens een excursie van S.E.M.O. in dit reservaat op 15 juni hebben enkele deelnemers reeds gesuggereerd dat afwijkende planten misschien als ×*Dactylodenia sancti-quintinii* beschouwd kunnen worden. Deze hypothese werd door de meerderheid van de groep op de dag zelf na diepgaand onderzoek op de site als verkeerdelijk afgedaan. (MEEUWIS 1997: 11).

De vermelding op 18 juni 2008 op het internetforum van de aanwezigheid van ×*Dactylodenia sancti-quintinii* in Kampenhout door W. VAN DEN BUSSCHE is bij gevolg niet correct. Als gevolg hiervan is ook de melding van de aanwezigheid van ×*Dactylodenia sancti-quintinii* in Vlaanderen, gepubliceerd door MEIJRINK & ENGELS (2009) ongegrond. Tot op heden is deze hybride of enige andere ×*Dactylodenia* niet in Vlaanderen gesignaleerd.

We kunnen natuurlijk niet aantonen dat de «waarschijnlijke hybride» van de carrière de l'Alouette in Hotton eveneens het resultaat zou zijn van een foute determinatie, maar we vinden dat deze vermelding onvoldoende ondersteund werd om ze voor zeker aan te nemen. De vondst werd nooit bevestigd ondanks herhaald zoeken op het terrein en er werd ook geen rekening mee gehouden door de specialisten die de verspreiding van de hybriden van Orchideeën in België documenteren. (v.b. TYTECA 1986; LAMBINON et al. 1993, 2004).

De aanwezigheid in België van een hybride tussen *Dactylorhiza* en *Gymnadenia* werd tot op heden dus nooit gedocumenteerd, aangetoond of bevestigd.

De verspreiding van deze hybride

Dactylorhiza fuchsii × *Gymnadenia conopsea* werd onder verschillende namen gemeld op de Britse eilanden, waar ze bekend is uit Engeland, maar ook op de Hebriden en uit Ierland (v.b. SUMMERHAYES 1976; LANG 1989; ETTLINGER

1997; FOLEY & CLARKE 2005). Ze is eveneens gemeld in Zwitserland, Oostenrijk, Polen, Tsjechië, Slovaakije, Kroatië en zelfs in Scandinavië. (vb. CAMUS & CAMUS 1928-1929; KELLER et al. 1930-1940; DANESCH & DANESCH 1977; PROCHÁZKA & VELÍSEK 1983; REINHARD et al. 1991; PERKO 2004; KRANJČEV 2005).

Wat met de ons omringende gebieden?

Eerder dan als een grote zeldzaamheid wordt *×Dactyloдения sancti-quintinii* redelijk vaak gemeld in Noord-Frankrijk, in het bijzonder in de regio Nord-Pas-de-Calais (HENDOUX et al. 1995). Ze werd in deze regio gezien en gefotografeerd tijdens een excursie van S.O.E.N.B. naar Cap Blanc-Nez op 15 juni 1985 (COULON 1986: 134).

In Duitsland worden hybriden tussen *Dactylorhiza fuchsii* (of *D. maculata* s.l.) en *Gymnadenia conopsea* var. *densiflora* gemeld in twee alkalische moerassen in Rijnland-Westfalen, niet zo erg ver van de Sint-Pietersberg. Het ene nabij Lengerich (SECKEL 1990), het andere in 1993 nabij Keulen (ALMERS et al. 2001). In gebieden in Duitsland die verder verwijderd liggen van de Sint-Pietersberg wordt de hybride *Dactylorhiza fuchsii* (of *D. maculata* s.l.) *×* *Gymnadenia conopsea* eveneens af en toe gesignaleerd (v.b. KUMPEL 1968, 1996; FULLER 1978; ECCARIUS 1997; BAUMANN et al. 2005).

In Nederland werden twee verschillende *×Dactyloдения's* gemeld. In 1903 werd *×Dactyloдения legrandiana* (*Dactylorhiza maculata* s. str. *×* *Gymnadenia conopsea*) verzameld, maar nadien werd deze blijkbaar nooit meer teruggevonden (VERMEULEN 1958; KREUTZ & DEKKER 2000). Zeer recent dan, zoals we reeds aanhaalden, werd een exemplaar van *×Dactyloдения sancti-quintinii* gevonden te midden van beide ouders in een kalkgrasland van het natuurreservaat Vrakelberg nabij Voerendaal, ten oosten van Maastricht (Zuid-Limburg), niet ver dus van de Sint-Pietersberg. (MEIJRINK & ENGELS 2009). Eén onder ons (JD) kon deze hybride bekijken en fotograferen op 20 juni 2009.

In het Groothertogdom Luxemburg werd tot op heden geen enkele *×Dactyloдения* waargenomen (v.b. MANGEN et al. 1993).

De iconografie van de hybride

Gezien de frequente waarnemingen, gaan we bekijken of *Dactylorhiza fuchsii* *×* *Gymnadenia conopsea* in gelijke mate wordt afgebeeld, aanvankelijk met gravures (b.v. CAMUS 1921: pl. 85, f. 5-12, sub nom. *×Orchigymnadenia gracilis*; GODFERY 1933: pl. 26, sub nom. *×Orchigymnadenia st.-quintinii*), vervolgens door foto's [b.v. SUMMERHAYES 1976: pl. 3, sub nom. *Gymnadenia conopsea* *×* *Orchis fuchsii* (Engeland); REINHARD et al. 1991: 298, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* *×* *Gymnadenia conopsea* (Graubunden, Zwitserland); KUMPEL 1996: 107, sub nom. *×Dactylogymnadenia gracilis* nsubsp. *gracilis* (Thüringen, Duitsland); ECCARIUS 1997: 201, sub nom. *×Dactylogymnadenia*

gracilis nssp. *gracilis* (Thüringen, Duitsland); ETTLINGER 1998: 198, figs 5 & 6, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* (Engeland); ALMERS et al. 2001: 94, sub nom. *Dactylorhiza maculata* × *Gymnadenia conopsea* [Nordrhein-Westfalen, Duitsland]; LANG 2004: 161, fig. 2, sub nom. *Gymnadenia conopsea* × *Dactylorhiza fuchsii* (Britse eilanden); PERKO 2004: 265, sub nom. ×*Dactyloдения gracilis* (Carinthië, Oostenrijk); BAUMANN et al. 2005: 705 & 742; KRETZSCHMAR 2008: 269, sub nom. *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* (Thüringen en Rijnland-Palts, Duitsland); MEIJRINK & ENGELS 2009, sub nom. ×*Dactyloдения st-quintinii* (Zuid-Limburg, Nederland)].

Uit het onderzoek van alle hier genoemde illustraties blijkt dat de hybride van Tier à la Tombe gelijk is aan *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea* zoals geïllustreerd in de literatuur, vooral door het algemene uitzicht van de bloemen, de vorm en de positie van de laterale sepalen, de grootte en de insnijding van de lip, de lengte en de vorm van de spoor, de vorm en de grootte van de sporingang, de aanwezigheid van een beursje die de kleefschijfjes omvat en door de bloeitijd die meer aanleunt bij die van *Gymnadenia conopsea* dan bij die van *Dactylorhiza fuchsii*. Ze onderscheidt zich van alle onderzochte afbeeldingen door de afwezigheid van versieringen, kringen, streepjes en puntjes op de lip en de laterale sepalen.

Conclusies

Het is de eerste keer dat een ×*Dactyloдения* met zekerheid gevonden en gedocumenteerd is in België.

Door de algemeen geaccepteerde recentelijke opname van *Aceras anthropophorum* in het genus *Orchis* s. str. zijn de intergenerische hybriden tussen *Aceras* en *Orchis* (= ×*Orchiaceras* E.G. CAMUS) die eerder in ons land waargenomen zijn, onder andere op de Sint-Pietersberg (b.v. PETIT & RAMAUT 1985) intragenerische hybriden geworden binnen het genus *Orchis*. Bijgevolg is de ×*Dactyloдения* van de Tier à la Tombe op dit moment de enige natuurlijke intergenerische hybride binnen de Orchidaceae die bekend is in België.

Deze vondst heeft zich voorgedaan op een site die door verschillende botanisten gedurende verschillende decennia onderzocht werd en die zelfs gedurende 15 jaren opgenomen is in een netwerk van toezicht betreffende de orchideeën. De twee exemplaren ×*Dactyloдения sancti-quintinii* van de Tier à la Tombe hebben zich dus zeer recent op de site gevestigd. Uit deze vondst en de vondst van een *Ophrys*-hybride op de Tienne Breumont te Nismes (Namen, België) door DUCHATEAU & TYTECA (2009) blijkt dat ontdekkingen nog steeds mogelijk zijn, zelfs in ons kleine landje dat veel doorkruist wordt door natuurliefhebbers en waar de biodiversiteit jaar na jaar afneemt.

Er rest ons nog te hopen dat de aanwezigheid van \times *Dactyloдения sancti-quintinii* op de Tier à la Tombe een bijkomend argument zou mogen zijn (voor zover nog nodig) om het behoud van deze opmerkelijke site te bestendigen.

Bedankingen

Op 28 mei 2011, bezorgde Bruno BREUER (Eupen) ons interessante informatie betreffende de *Dactylorhiza maculata* s.l. van de Tier à la Tombe, die hij gedurende verschillende jaren geobserveerd heeft. Pierre DEVILLERS (Brussel) besprak met ons de identificatie van dit taxon en trok onze aandacht op gelijkaardige exemplaren op l'Oseraie de Lanaye. Mark LETEN (Gent), Mark MEIJRINK (Hijum, Nederland) en W. VAN DEN BUSSCHE (Nieuwkerken-Waas) hebben ons ingelicht betreffende de omstandigheden waarin ze de afwijkende orchideeën vonden in Kampenhout die verkeerdelijk als \times *Dactyloдения sancti-quintinii* op het internet gesignaleerd werden. Eric WALRAVENS (Hamois-en-Condroz) heeft ons de observatiegegevens bezorgd die betrekking hebben op de Tier à la Tombe in het kader van het verdrag «Surveillance et inventaire de la biodiversité en Wallonie: les Orchidées» evenals de gegevens verzameld door de leden van de Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges na de onderbreking van dit verdrag.

Aan allen wensen we hierbij onze diepste dank en waardering uit te drukken.

Bibliografie

ALMERS, L., BAUM, A., BAUM, H., JANSEN, H., LUWE, M., SINGER, R., THIELE, G., WENKER, D. & WESTPHAL, G. 2001.- Die Orchideen Nordrhein-Westfalens: 335p. Arbeitskreis Heimische Orchideen NRW selbstverlag, s.l.

AVERYANOV, L.V. 1986.- Taxonomical and nomenclatural changes in the genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Bot. Zurn.* 71: 92-93. [in het Russisch]

AVERYANOV, L.V. 1990.- A review of the Genus *Dactylorhiza*: 159-206 in ARDITTI, J. [ed.], *Orchid Biology, Reviews and Perspectives*. V. Timber Press, Portland, Oregon.

BAETEN, F., DIERCKX, J. & DELFORGE, P. 2011.- Présence en Belgique d'un \times *Dactyloдения*, hybride intergénérique naturel entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 45-70.

BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1985.- A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 2. The diploid marsh-orchids. *Watsonia* 15: 321-355.

BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1989.- A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 3. The Spotted-orchids. *Watsonia* 17: 319-349.

- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 2003.- The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) SOÓ) in the British Isles: a cautionary case-study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionary relationships. *J. Eur. Orch.* 35: 3-36.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L., & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BECK, G. 1890. – Flora von Nieder-österreich I: vii + 430p. C. Gerold's Sohn. Wien.
- BISSE, J. 1963.- Ein Beitrag zur Kenntnis der Deutsche Orchideenflora. *Fedde Repert.* 67: 181-189.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.M. 1821.- Voyage souterrain ou description du Plateau de Saint- Pierre de Maestricht et de ses vastes cryptes: 283p. Paris.
- BOTTIN, G. 2007.- Rapport de gestion "Thier à la Tombe" – 2007: 11p. Natagora, Namur.
- BOTTIN, G. 2011.- <http://biodiversité.wallonie.be/fr/247-thier-a-la-tombe.html/>. website geraadpleegd op 31.V.2011.
- BOULLET, V. & LAMBINON, J. (coll. L. DELVOSALLE, F. DUHAMEL, J.-M. GÉHU, F. HENDOUX & J.-R. WATTEZ) 1994.- Notes floristiques sur le nord-ouest de la France (Nord, Pas-de-Calais, Somme, Aisne) à l'occasion de la parution de la quatrième édition de la «Nouvelle Flore de la Belgique et des régions voisines». *Belg. J. Bot.* 126 ["1993"]: 229-252.
- DE BRÉBISSON, A. 1879.- Flore de la Normandie. 5ème éd.: 518p [Orchideeën: 384-399]. Le Blanc-Herdel, Caen
- BRUYNSEELS, G. 1981.- Nouvelles annotations à l'Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise (éd. 2). *Dumortiera* 18: 11-16.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. 1890.- Plantes de Neuvy-sur-Barangeon (Cher). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 37: 215-218.
- CAMUS, E.G. 1892. - Monographie des Orchidées de France. *J. Bot.* 6: 106-114, 132-140, 147-160, 349-355, 405-411, 413-420, 473-485.
- CAMUS, E.G. (coll. BERGON, P. & CAMUS, A.) 1908.- Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces russes transcaspiennes: 484p + 32 pl. Librairie J. Lechevalier, Paris.
- CAMUS, E.G.. (coll. CAMUS, A.) 1921.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Planches 1-122. Explication des planches: 72p. Lechevalier, Paris.

- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- COULON, F. 1986.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1984-1985. *Natural. Belges* 67 (Orchid. 1): 131-138.
- COULON, F. 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1990-1991. *Natural. Belges* 73 (Orchid. 5): 145-154.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1977.- Tiroler Orchideen: 151p. Verlagsanstalt Athesia, Bozen.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J., LAWALRÉE, A. MULLENDERS, W. & VANDEN BERGHEN, C. 1967.- Flore de la Belgique, du Nord de la France et des Régions voisines: XLIV + 749p, 1 carte. Desoer, Liège.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C. (et coll.) 1973.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes): XCVII + 824p, 1 carte + 20 pl. h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Bruxelles.
- DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C. (et coll.) 1983.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 3eme ed., CVIII + 1016p + 1 carte h.-t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P.. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P.. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P.. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2e ed., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P.. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3e ed., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. & KREUTZ, C.A.J. 2005.- Remarks on Estonian Orchids. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 21-56.
- DELFORGE, P., LION, J.-P. & MAST DE MAEGHT, J. 2005.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2003-2004. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 1-20.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J., PARVAIS, C. & WALRAVENS, É. 2006.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2004-2005. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 1-15.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2008.- Section Orchidées d'Europe – Bilan des activités 2006-2007. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 1-15.

- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques Orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DEMOULIN, M. 1984.- Les Orchidées de l'Ourthe moyenne: bilan de 4 années de prospections. *IFBL feuille contact trim.* 2(3): 5-7.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1998. - Habitats des Orchidées de Wallonie. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 219-240.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & VANDER LINDEN, C. 2001.- Les Orchidées comme bio-indicateurs de l'état de l'environnement: premières réflexions sur l'expérience menée en Région Wallonne. *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 19-37.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1986.- Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. *Natural. belges* 67(Orchid. 1): 143-155.
- DEVOS, N., TYTECA, D., RASPE, O., WESSELINGH, R.A. & JACQUEMART, A.-L. 2003.- Patterns of chloroplast diversity among western European *Dactylorhiza* species (*Orchidaceae*). *Plant Syst. Evol.* 243(1-2): 85-97.
- DEVOS, N., RASPE, O., JACQUEMART, A.-L. & TYTECA, D. 2006.- On the monophyly of *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI (*Orchidaceae*): is *Coeloglossum viride* (L.) HARTMANN a *Dactylorhiza*? *Bot. J. Linn Soc.* 152: 261-269.
- DE WEVER, A. 1913.- Orchideeën. *Maandbl. Natuurhist. Gen. Limburg* 2: 19-21.
- DE WEVER, A. 1938.- Planten van de Sint-Pietersberg: 187-257 in: VAN SCHAÏK, D.C. (red.) – De Sint-Pietersberg: 396p. Leiter-Nypels, Maastricht.
- DUFRÊNE, M., GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1991.- Biostatistical studies on Western-European *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*).- I. General view and the *D. maculata* group. *Pl. Syst. Evol.* 175: 55-72.
- DUMOULIN, L.J.G. 1868.- Guide du botaniste dans les environs de Maestricht ou indication des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires croissant spontanément dans ces environs: 176p. Hollman, Maestricht.
- DRUCE, G.C. 1915.- *Orchis maculata* L. and *O. fuchsii*. *Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles* 4: 99-108.
- DRUCE, G.C. 1916.- Notes on *Orchis*. *Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles* 4 ["1915"]: 211-214.
- DUCHATEAU, P. & TYTECA, D. 2009.- Présence d'*Ophrys ×devenensis* RCHB. f. à Nismes (Belgique, province de Namur). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 36-38.
- ECCARIUS, W. [red.] 1997.- Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- ETTLINGER, D.M.T. 1997.- Notes on British and Irish Orchids: 150p. D.M. Turner Ettlenger, Dorking.
- ETTLINGER, D.M.T. 1998.- Illustrations of British and Irish Orchids: 214p. D.M. Turner Ettlenger, Dorking.
- FOLEY, M. & CLARKE, S. 2005.- Orchids of the British Isles: 390p. Griffin Press and Royal Botanic Garden Edinburgh, Cheltenham and Edinburgh.

- FÜLLER, F. 1972.- Die Orchideen Deutschlands, 3. Teil Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza*: 2. Aufl., 127p. Neue Brehm-Bucherei 286, Wittenberg Lutherstadt.
- FÜLLER, F. 1978.- *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthes* Orchideen Mitteleuropas, 8. Teil: 2. Aufl., 64p. Die Neue Brehm-Bucherei A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- GARAY, L.A. & SWEET, H.R. 1966.- Natural and artificial hybrid generic names of orchids 1887-1965. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 21: 141-211
- GATHOYE, J.-L. & TYTECA, D. 1994.- Clé et inventaire synonymique des *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) de France et du Benelux. *Lejeunia* n.s. 143: 1-85.
- GODFERY, M.J. 1933.- Monograph and iconograph of native British *Orchidaceae*: 259p + 58 pl. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRÉGOIRE, L. 1946.- *Orchis fuchsii* DRUCE in Zuid-Limburg ? *Natuurhist. Maandblad* 35: 68-69.
- GROLL, M. 1965.- Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*. *Österr. Bot. Zeit.* 112: 657-700.
- GROLL, M. 1968.- Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) *maculata* s. lat. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21/22: 98-101.
- HAGERUP, O. 1944.- On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sens. lat. *Dansk Bot. Ark.* 11 (5): 1-25.
- HAHN, W., PASSIN, J. & SALKOWSKI, H.-E. 2006.- Historie und Gegenwart der wildwachsenden Orchideen im Mittelrheintal und in angrenzenden Gebieten – ein Abgleich zwischen Herbarbelegen, Literaturzitaten und aktuellen Kartierungsnachweisen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Beiheft 6: 70-300
- HAUTZINGER, L. 1976.- Nomenclatorische und systematische Beiträge zur Familie *Orchidaceae*. *Ver. Zool. Bot. Ges. Wien* 115: 40-54.
- HEDRÉN, M. 1996.- Genetic differentiation, polyploidization and hybridation in northern European *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*): evidence from allozyme markers. *Plant Syst. Evol.* 201: 31-55.
- HEDRÉN, M., FAY, M.F. & CHASE, M.W. 2001.- Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). *Amer. J. Bot.* 88: 1868–1880.
- HEIMANS, J. 1923.- De St.-Pietersberg als bastion voor zuidelijke planten. *De Levende Natuur* 28: 46-49.
- HEIMANS, J. 1938.- De Sint-Pietersberg als plantengeografisch bastion: 258-272 in: VAN SCHAÏK, D.C. (red.) - De Sint-Pietersberg: 396p. Leiter-Nypels, Maastricht.
- HEINRICH, W. 1997.- *Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) SOÓ: 80-83 in ECCARIUS, W. [red.] - Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- HENDOUX, F., BOULLET, V. & GÉHU, J.-M. 1995.- L'atlas préliminaire des Orchidées de la région Nord/Pas-de-Calais. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 48(2-3): 25-46.

- HESLOP-HARRISON, J. 1949.- Field studies in *Orchis* L. 1. The structure of Dactylorhizid populations on certain islands in the Inner and Outer Hebrides. *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 35 ["1948"]: 26-66.
- HESLOP-HARRISON, J. 1951.- A comparison of some Swedish and British forms of *Orchis maculata* L. sens. lat. *Svensk. Bot. Tidskr.* 45 (4): 608-635 + 4 pl.
- HUNT, P.F. & SUMMERHAYES, V.S. 1968.- Die Gattung *Dactylorhiza* auf den Britischen Inseln. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 119-122.
- JAGIELLO, M. 1988.- Analysis of population variability and distribution of species from the *Dactylorhiza maculata* group (*Orchidaceae*) in Poland. *Fragm. Flor. Geobot.* 31-32 (3-4): 333-383.
- KALLMEYER, H. & ZIESCHE, H. 1996.- Die Orchideen Sachsen-Anhalts - Verbreitungsatlas: 76p. + 3 cartes h.t. Gustav Fischer, Jena.
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & VON SOÓ, R. 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert.*, Sonderbeih. Nachdruck 1972, Königstein.
- KERGER, M.-T., PARENT, G.H. & THOEN, D. 1995.- Notes chorologiques et écologiques sur la flore vasculaire de la province de Luxembourg (Belgique) et des régions limitrophes. *Lejeunia* n.s. 145 (1994): 1-88.
- KRANJČEV, R. 2005.- Hrvatske Orhideje: 518p. Agencija za Komercijalnu Djelatnost, Zagreb.
- KRETZSCHMAR, H. 2005.- Systematik, Taxonomie und Nachweis der Hybriden: 693-748 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KREUTZ, C.A.J. 1987.- De verspreiding van de inheemse orchideeën in Nederland: 257p. Thieme, Zutphen.
- KREUTZ, C.A.J. 1994.- Orchideeën in Zuid-Limburg. 2de aanvullende druk: 320p. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- KREUTZ, C.A.J. 2001.- Veldgids Nederlandse Orchideeën: II+120p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2005.- Veldgids Nederlandse Orchideeën: 2de ed., 143p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. & DEKKER, H. 2000.- De Orchideeën van Nederland. Ecologie, verspreiding, bedreiging, beheer: 512p. B.J. Seckel & C.A.J. Kreutz, Raalte & Landgraaf.
- KÜMPEL, H. 1968.- *Dactylorhiza maculata* (L.) VERM. × *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR., ein Gattungsbastard aus Südwestthüringen. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 107-108.
- KÜMPEL, H. 1996.- Die wildwachsenden Orchideen der Rhön. Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 141p. G. Fischer, Jena.
- LAMBINON, J. (coll. DUVIGNEAUD, J., KERGUÉLEN, M. & VANNEROM, H.) 1994.- Notes taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques relatives à la quatrième édition de la

«Nouvelle Flore de la Belgique et des régions voisines» - I. Introduction. Données taxonomiques et nomenclaturales. *Dumortiera*, 55-56-57: 62-95.

LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J. (et coll.) 1993.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4eme ed. ["1992"]: CXX+1092p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.

LAMBINON, J., DUVIGNEAUD, J., DELVOSALLE, L. (et coll.) 2004.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 5eme ed.: CXXX+1167p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.

LANDWEHR, J. 1977.- Wilde orchideeën van Europa: 2 vol., 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.

LANDWEHR, J. 1982.- Les Orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne, La Bibliothèque des Arts, Paris.

LANG, D. 1989.- A Guide to the Wild Orchids of Great Britain and Ireland: 2d ed., 233p + 49 pl. Oxford University Press, Oxford, New York.

LANG, D. 2004.- Britain's Orchids, a guide to the identification and ecology of the wild orchids of Britain and Ireland: 192p. WILDguides Ltd, Old Basing, Hampshire.

LEJEUNE, M. & VERBEKE, W. 1984.- Floristische notities en de invloed van beheersmaatregelen op de Kalkgraslanden van de Sint-Pietersberg (provincie Luik, België). I. Inleiding en beschrijving van enkele hellingen te Eban-Emael (Bassenge). *Natuurhist. Maanbl.* 6: 123-130.

MANGEN, J.-M., COLLING, G., MASSARD, J.A. & MEDERNACH, E. 1993.- Die Orchideen Luxemburgs: 143p. Ministère des Affaires Culturelles, Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, Société des Naturalistes luxembourgeois a.s.b.l., Luxembourg.

MARÉCHAL, A. 1941.- La Montagne Saint-Pierre. Îlot biologique de plantes remarquables et rares. *Lejeunia* 5: 37-57.

MARÉCHAL, P. & PETIT, J. 1963.- Botanique et Entomologie. in La vallée du Geer. *Publ. Commission scient. belge-néerlandaise Protect. Mont. Saint-Pierre* 7: 89-132.

MEERTS, P., HARMEGNIES, H., BRUYNSEELS, G. & SAINTENOY-SIMON, J. 1983.- Compléments à l'Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise (ed. 2). *Dumortiera* 25: 22-34.

MEEUWIS, R. 1997.- Excursieverslagen. Torfbroek en Vorsdonkbos-Turfputten. 15 juni 1996. *Liparis* 3: 10-15.

MEEUWIS, R. 2005.- Excursieverslag van de S.E.M.O. - excursie naar Torfbroek en Vorsdonkbos- Turfputten (19 juni 2004). *Liparis* 11: 21-26.

MEIJRINK, M. & ENGELS, M. 2009.- ×*Dactylodenia st-quintinii*. Een nieuwe hybride voor Nederland: 7p. <http://sites.google.com/site/markmeijrink/downloads>. Website geraadpleegd op 16.VI.2011.

NELSON, E. 1976.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceengattung *Dactylorhiza*: 127p + 86 pl. Speich, Zurich.

PARENT, G.H. 1980.- Quelques observations floristiques récentes dans les réserves naturelles d'Ardenne et Gaume. *Parcs Nationaux* 35: 13-25.

- PARENT, G.H. 1993.- Les Orchidées du terrain militaire de Stockem-Lagland (Arlon, Belgique). *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 86-92.
- PARENT, G.H. 1995.- Études écologiques et chorologiques sur la Flore lorraine. Note 9: Quelques taxons cormophytiques nouveaux ou meconnus de Lorraine française. Données rassemblées depuis 1972. *Inst. Gr.-Ducal, Sect. Sci. Nat., Phys., Math.* NS XLI: 117-175.
- PEITZ, E. 1972.- Zusammenstellung aller bisher bekannten Bastarde der in Deutschland verbreitete Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 25:167-200.
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.
- PETIT, J. 1979.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre II - Une liste rouge de plantes menacées. *Rev. Verv. Hist. Nat.* 36 (7-9): 54-57.
- PETIT, J. 1981.- Chronique de la Montagne Saint-Pierre - Un hybride *Dactylorhiza praetermissa* × *D. maculata meyeri* à Lanaye. *Rev. Verv. Hist. Nat.* 38 (7-9): 64-66.
- PETIT, J. 1986.- Le Thier à la Tombe à Emael, encore un site exceptionnel menacé de destruction. *Natura Mosana* 38 ["1985"]: 121-137.
- PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1970.- La Montagne Saint-Pierre, sa faune et sa flore. *Natural. Belges* 51: 395-426.
- PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1978.- La vallée du Bas-Geer. Prolongement des richesses naturelles de la Montagne Saint-Pierre. *Natural. belges* 59: 8-9.
- PETIT, J. & RAMAUT, J.-L. 1985.- Montagne Saint-Pierre 1985 - Un bilan des acquis floristiques et faunistiques récents. *Natural. belges* 66: 129-161.
- POTUČEK, O. 1968.- Intergenerische Hybriden der Gattung *Dactylorhiza*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21/22: 102-106.
- PRIDGEON, A.M., BATEMAN, R.M., COX, A.V., HAPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*. 12 (2): 89-109.
- PROCHÁZKA, F. & VELÍSEK, V. 1984.- Orchideie naší přírody: 281p. Československa Akademie Ved, Praha.
- PUTS, C. 1979.- La Montagne Saint-Pierre: un remarquable site botanique dont la gestion et le classement s'imposent. *Natural. belges* 60: 201-223.
- PUTS, C. 1984.- Montagne-Saint-Pierre refuge naturel: 158p. Visé.
- REICHARDT, H.W. 1876. – *Orchis heinzliana*, eine neue Orchideen-Hybride. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 26: 464-465.
- REINHARD, H.R. 1985.-Skandinavische und alpine *Dactylorhiza*-Arten (*Orchidaceae*). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 321-416.
- REINHARD, H.R. 1990.- Kritische Anmerkungen zu einigen *Dactylorhiza*-Arten (*Orchidaceae*) Europas. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 1-72.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- REINHARDT, J. 1988.- Zur Zytotaxonomie einiger *Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) SOÓ Sippen im Eichsfeld. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR.* 17: 14-18 + 1 Fig.

- VAN ROMPAEY, E. & DELVOSALLE, L. (et coll.) 1972.- Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise. Ptéridophytes et Spermatophytes: 1530 cartes. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- SECKEL, B.J. 1990.- Neufund eines bigenerischen Orchideenbastards in Westfalen. *Natur Heimat* 50: 91-94.
- SENGHAS, K.-H. 1968.- Taxonomische Übersicht der Gattung *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI. *Jahresb. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 21-22: 32-67.
- VON SOÓ, R. 1960.- Synopsis generis *Dactylorhiza* (Dactylorchis) (Pars II. Conspecti Orchidearum Europæarum et Mediterraneorum.). *Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol* 3: 335-357.
- VON SOÓ, R. 1962.- Nomina nova generis *Dactylorhiza* (Combinaciones novæ ab auctore in *Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. Biol* 3 (1960) non jure pleno publicatæ): 11p. Ed. R. SOÓ, Budapest.
- VON SOÓ, R. 1980.- *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI: 333-335 in TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A.- *Flora Europæa*: vol. 5, XXXVII+452p, 5 maps. Cambridge University Press, Cambridge.
- VON SOÓ, R. & BORSOS, O. 1966.- Geobotanische Monographie der Orchideen der Pannonischen und Karpatischen Flora IX. Intragenerische Bastarde von *Dactylorhiza*, *Limodorum*, *Neottia*. *Ann. Univ. Scient. Budapest, Rol. Eötvös Nom., Sect. Biol.* 8 ["1965"]: 316-336.
- STÄHLBERG, D. 2007.- Introduction and background: 5-26 in STÄHLBERG, D.- Systematics, phylogeography and polyploid evolution in the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae): 189p. Doct. Thesis. Department of Ecology, Lund University, Lund (Sweden).
- STEIN, J. 1995.- Préambule: 12-13 in *Le grand Livre de la Nature en Wallonie*: 243p. Ministère de la Région wallonne et Casterman, Tournai.
- SUMMERHAYES, V.S. 1951.- *Wild orchids of Britain*: 1st ed., XVII+366p. Collins, London.
- SUMMERHAYES, V.S. 1976.- *Wild orchids of Britain with a key to the species*: 2nd ed., 366p. + 48 + XXII pl. Collins, London.
- SUNDERMANN, H. 1970.- *Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora mit Berücksichtigung der Ökologie*: 224 p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hannover.
- SUNDERMANN, H. 1975.- *Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora*: 2. Aufl., 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- *Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora*: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- THIELENS, A. 1873.- Les Orchidées de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 12: 26-108.
- THOEN, D. 1982.- La flore et la végétation des mardelles et d'une pelouse sur marne keupérienne à Thiaumont (Attert). *Parcs Nationaux* 37: 31-40.
- TOURNAY, R. 1968.- Note brève - *Dactylorhiza maculata* (L.) SOÓ en Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 101: 323-326.
- TYTECA, D. 1986.- Observations orchidologiques en Belgique et dans les territoires voisins: bilan 1981-1985. *Dumortiera* 34-35: 107-111.

- TYTECA, D. 1998.- Genre *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI 1937: 152-192 in BOURNÉRIAS, M. [ed.]- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- TYTECA, D. 2005.- Genre *Dactylorhiza* NECKER ex NEVSKI 1937: 194-235 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [eds.]- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2e ed., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- TYTECA, D. 2008.- Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme: 216p. Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Série «Faune-Flore-Habitats» n°3, Gembloux.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1990.- Contribution à l'étude biostatistique des *Dactylorhiza* d'Europe Occidentale. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 (1989): 43-64.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 2005.- Morphometric analyses of *Dactylorhiza maculata* (L.) SOÓ group in western Europe. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 21 (1) ["2004"]: 4-35.
- VAN DEN BUSSCHE, W. 2005.- *Gymnadenia conopsea*: wie licht een tip van de sluier ?. *Liparis* 11: 35-50.
- VERBEKE, W. 1990.- Expériences de gestion dans un milieu naturel. Les pelouses calcaires de la partie belge de la Montagne-Saint-Pierre. *Actes du Colloque «Gérer la Nature ?»*, Anseremme 1989 T.1: 113-126.
- VERMEULEN, P. 1938.- Chromosomes in orchids. *Chron. Bot.* 4: 107-108.
- VERMEULEN, P. 1947.- Studies on dactylorchids: 180p + 8pl. Schotanus & Jens, Utrecht.
- VERMEULEN, P. 1958.- Orchidaceae: 127p in VAN SOEST, J.L. et al. [eds.]- Flora neerlandica, Vol. 1(5). Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam.
- VERMEULEN, P. 1980.- Einige kritische Probleme in der Monographie der Orchideengattung *Dactylorhiza* (DENECKER) NEVSKI von E. Nelson. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 33: 168-174.
- VÖTH, W. & GREILHÜBER, J. 1980.- Zur Karyosystematik von *Dactylorhiza maculata* s.l. und ihrer Verbreitung, insbesondere in Niederösterreich. *Linzer Biol. Beitr.* 12(2): 415-468.
- WIEFELSPÜTZ, W. 1977.- Über einige *Dactylorhiza*-Sippen in Großbritannien und Irland. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 29 ["1976"]: 41-51.
- WILLEMS, J.H. 1982.- Het *Brachypodio-Sieglingietum* WILL. & BLANCK. 1975 in Zuid-Limburg. *Gortiera* 11 : 99-106.
- WILLEMS, J.H. & BLANCKENBORG, F.G. 1975.- Kalkgraslanden vegetaties van de Sint-Pietersberg ten zuiden van Maastricht. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 25: 1-24.
- ZADOCKS, J.C. 1954.- Quelques observations sur les Dactylorchidées du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. Natural. Luxembourg* 59: 101-132.