

QUELQUES OBSERVATIONS SUR LES DACTYLORCHIDÉES DU GRAND-DUCHÉ DE LUXEMBOURG

PAR

J. C. ZADOKS (AMSTERDAM)

Grâce à une subvention allouée, en mai 1954, par le Gouvernement du Grand-Duché de Luxembourg, en exécution de l'accord culturel néerlandais-luxembourgeois, j'ai pu séjourner dans ce beau pays pour étudier les dactylorchidées. La mise à ma disposition d'une table de travail au Musée d'Histoire naturelle — par la bienveillance du conservateur M. HEUERTZ — a bien facilité ces études.

Je tiens à remercier M. VERMEULEN, d'Amsterdam, de son intérêt stimulant et de ses conseils précieux. Je suis infiniment reconnaissant à M. FABER, Garde général des eaux et forêts à Wiltz, de m'avoir servi de guide dans les Ardennes luxembourgeoises. Je dois la plus profonde gratitude à M. REICHLING pour son accueil chaleureux et son amitié bienveillante: il m'a consacré tant de journées (pluvieuses!) et il a généreusement mis à ma disposition ses vastes connaissances.

I.

LES ESPÈCES DU GENRE *DACTYLORCHIS* (KLINGE) VERMEULEN AU LUXEMBOURG.

La famille des orchidées a toujours attiré l'attention des botanistes luxembourgeois, comme l'a remarqué M. LEFORT dans son admirable « Contribution à l'histoire botanique du Luxembourg » (8). Je me sens fort heureux de pouvoir ajouter aux travaux cités par lui quelques remarques sur un petit groupe, le genre *Dactylorchis*.

Le groupe *Dactylorchis*, nom donné par KLINGE pour un sous-genre d'*Orchis* L., a été reconnu récemment comme genre par M. VERMEULEN (17). Citons quelques caractères du genre *Dactylorchis* (KLINGE) VERMEULEN, qui le différencient du genre *Orchis* L. emend. VERMLN.:

Tubercules aplatis, palmés. Feuilles dispersées. Avant la floraison, l'inflorescence est clairement visible et non enveloppée d'une feuille en forme de spathe (fig. 1). Bractées foliacées, non membraneuses, les bractées inférieures plus longues que les fleurs. Le nombre haploïde des chromosomes des dactylorchidées est 20 ou 40, ce nombre est plus irrégulier dans les espèces d'*Orchis*: 16, 18 ou 21.



Fig. 1.

Orchis militaris L. (à gauche) et *Dactylorchis kerryensis* (WILM.) VERMEULN. avant la floraison (17).

Les espèces du genre *Dactylorchis* ne s'hybrident pas avec celles du genre *Orchis* sensu VERMEULEN. Mais elles s'hybrident quelquefois avec les espèces d'autres genres à tubercules palmés, p. ex. *Gymnadenia* et *Coeloglossum*.

Les espèces du genre *Dactylorchis* se ressemblent beaucoup, elles sont très variables et s'hybrident quelquefois entre elles. Les distinctions ne peuvent être comprises qu'en considérant des arguments morphologiques, cytologiques et écologiques. Pour

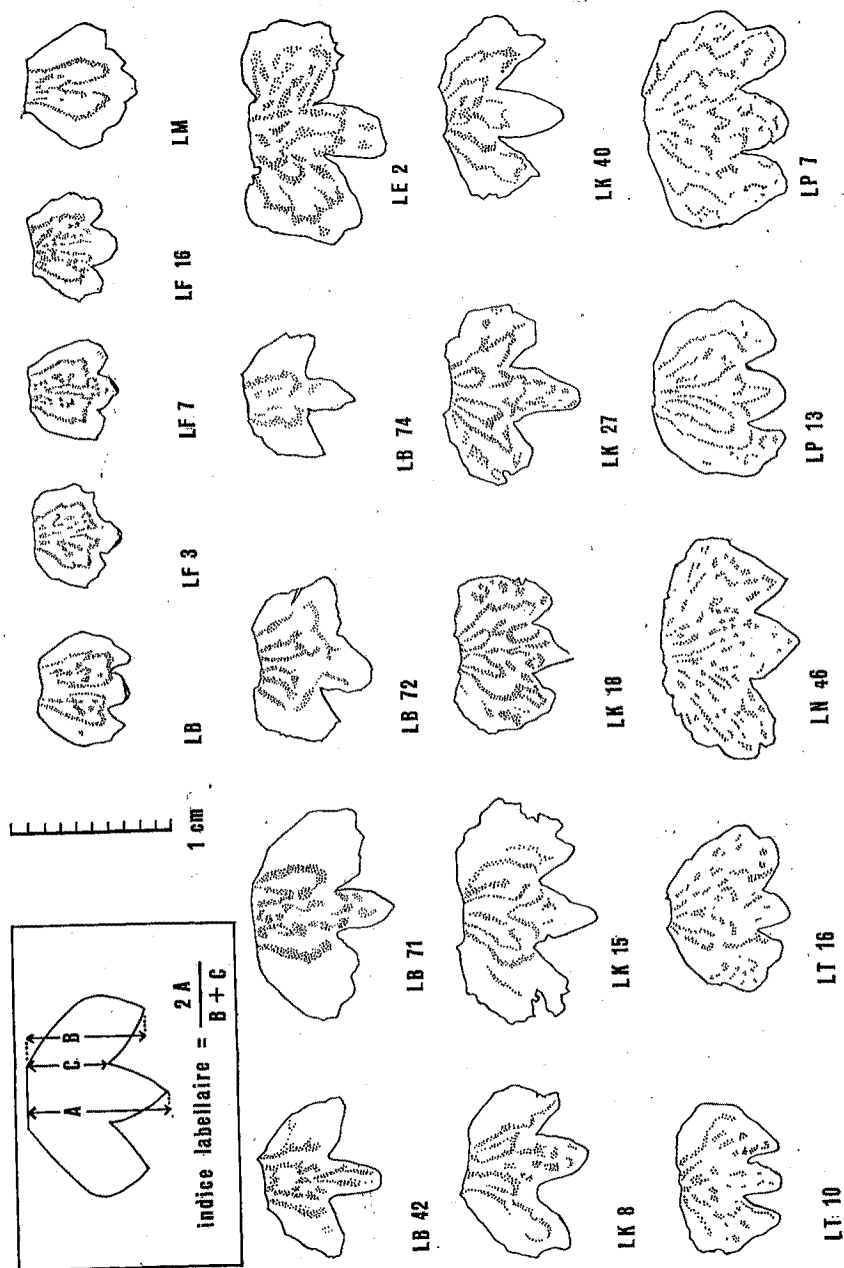


Fig. 2.
 Labelles, de haut en bas: *D. incarnata*, *D. fuchsii* et *D. maculata* ssp. *arduemensis*.

cette raison, les diagnoses des espèces sont accompagnées du nombre haploïde des chromosomes et d'une caractérisation du milieu. La même raison explique le désordre de nomenclature résultant d'une confusion extrême des botanistes anciens; p. ex. tous les auteurs des flores du Luxembourg et de ses environs ont décrit une forme *incarnata*, mais ils ont accordé l'épithète *incarnata* aux espèces ou aux variétés des espèces suivantes: *D. incarnata*, *D. majalis*, *D. sambucina*, *D. traunsteineri*. VERMEULEN a élucidé la plupart des problèmes de nomenclature, et en général je suivrai la nomenclature argumentée dans sa thèse (17).

La méthode classique pour envisager la grande variabilité est celle de décrire comme variétés toutes les formes différant du type. Pour nos orchidées, je préfère le système qui distingue et nomme des caractères isolés, comme le port, la forme des feuilles, la couleur du labelle, la forme du labelle, caractères pour lesquels on pourrait supposer une base génétique assez simple. Une seule plante peut être décrite complètement par une série de noms de variétés. Après les discussions des espèces d'intérêt luxembourgeois, je mentionnerai les variétés rencontrées pendant mes excursions.

* *

Dactylorhiza fuchsii (DRUCE) VERMEULEN.

Syn.: *Orchis fuchsii* DRUCE, *Orchis maculata* var. *meyeri* REICHENBACH fil.

n = 20.

Diagnose abrégée (17) (fig. 3): *Taille* 30-50 cm. *Tige* solide. *Feuilles* dressées-écartées, devenant plus étroites de bas en haut. Nombre de feuilles 6-12. La feuille inférieure est la plus large, avec la plus grande largeur au-dessus du milieu, et arrondie au sommet. La seconde feuille est plus étroite que la première et la plus longue de toutes. Côté supérieur des feuilles d'un vert terne, avec des macules bronzées. Côté inférieur d'un blanc argenté, avec des nervures vertes. *Epi* dense, de 20-50 fleurs. *Bractées* inférieures aussi longues que les fleurs, les autres bractées plus courtes. Fleurs plus petites que celles de *D. maculata*, lilas pâle à blanches. Sépales latéraux étalés. Labelle (fig. 2; photo 2) 7×10 mm, profondément trilobé, à lobes



Fig. 3.

Dactylorhiza fuchsii (DRUCE) VERMEULEN; LL 4 — Exemple d'une population peu nombreuse, 1,5 km à l'W d'Ernster.

subégaux. Dessin plus foncé de taches et de lignes hiéroglyphes. Eperon (photo 2) conique, 7×2 mm, blanc. Pollinies jaunes. *Floraison* tardive, 2^e partie de juin, juillet.

Milieu: Sols alcalins, dans les forêts, et aux lisières des bois. Terrain marécageux alcalin, près au-dessus de couches imperméables de calcaire ou de marne. Espèce probablement très répandue au Bon-Pays.

On voit souvent des transitions entre *D. maculata* et *D. fuchsii*. Cette dernière n'est pas encore reconnue par les botanistes luxembourgeois. MARCHAND, dans son article sur les orchidées du Luxembourg (10), décrit des plantes de *D. fuchsii* sous le nom *Orchis maculata* L. var. *albicans*. Le docteur LAYEN, dans sa « Révision » (7), a suivi MARCHAND et observe le grand nombre de feuilles. La description de ROSBACH (12) de *O. maculata* s'ajuste plutôt à *D. fuchsii*. Les autres auteurs ne reconnaissent pas *D. fuchsii*, ou bien ils donnent une description vague qui s'applique aux deux espèces.

J'ai trouvé une population d'env. 300 pieds près du carrefour Bech-Geyershof-Michelshof, dans un *molinetum* basiphile, à la lisière de la forêt, sur marnes à *Gryphaea arcuata*. Quelques dizaines de pieds se trouvent à la lisière septentrionale de la forêt entre Ernster et la route Luxembourg-Echternach. Je suis d'avis qu'au Bon-Pays la plupart des *Orchis maculata*, dans le sens traditionnel, sont des *D. fuchsii*.

*

Dactylorhiza maculata (LINNÉ) VERMEULEN.

Syn.: *Orchis maculata* LINNÉ.

n = 40.

Diagnose abrégée (17) (fig. 4): *Taille* 30-50 cm. *Tige* solide. *Feuilles* étalées, lancéolées, le plus larges au milieu, pointues. La feuille inférieure est la plus large, la seconde la plus longue. Le côté supérieur de la feuille, d'un vert bleuâtre, est taché de macules brunes, le côté inférieur est un peu luisant, de couleur vert grisâtre. Nombre de feuilles 4-10. *Epi* 7 cm, à 15-40 fleurs. *Bractées* inférieures aussi longues que les fleurs. *Fleurs* de couleur blanchâtre, lilas pâle, ou rose. Labelle (fig. 2) 8×10 mm,



Fig. 4.

Dactylorhiza maculata (L.) VERMLN. ssp. *arduennensis* mihi.

trilobé, lobes séparés par des incisions peu profondes. Dessin très variable de lignes et de taches violettes. Eperon 8×2 mm, conique. Sépales latéraux étalés. *Floraison* juin, un peu plus tard que *D. majalis*.

Milieu: Plante acidiphile des prés humides, marécages et fagnes, abondante dans les Ardennes.

D. maculata est l'espèce la plus variable des dactylorchidées, et elle montre des types différents selon la situation géographique et le milieu. On distingue plusieurs sous-espèces, et je présenterai des arguments pour la distinction d'une nouvelle sous-espèce, ssp. *arduennensis* (voir II^e partie).

Les auteurs donnent des diagnoses, qui ont des caractères de *D. maculata* et *D. fuchsii*. Le type de MARCHAND, les descriptions de THIELENS, de KROMBACH et de ROYER me font penser à la forme que j'appellerai *arduennensis*. Au contraire, la diagnose de ROSBACH s'applique plutôt à *D. fuchsii*.

Variétés rencontrées (18):

candidissima KROCKER Fleurs blanches, sans dessin, feuilles immaculées, pollinies jaunes.

lineata VERMEULEN Feuilles maculées. Macules sur les gaines des feuilles, lignes pourprées sur la tige.

✱

Dactylorchis incarnata (LINNÉ) VERMEULEN.

Syn.: *Orchis incarnata* LINNÉ, *Orchis latifolia* LINNÉ sec. PUGSLEY,
Orchis strictifolia OPIZ.

n = 20.

Diagnose abrégée (17) (fig. 5): *Taille* 20-40 cm. *Tige* creuse. *Feuilles* 14×2 cm, dressées, lancéolées, carénées, le plus larges à la base, s'atténuant vers le sommet, cucullées, d'un vert jaunâtre, immaculées, les feuilles supérieures dépassant la base de l'inflorescence. Nombre de feuilles 4-6. *Epi* dense, de 20-40 fleurs. *Bractées* recourbées. *Fleurs* petites (v. fig. 8), d'un rose carné ou pourpre, rarement blanches. *Labelle* (fig. 2; photo 1) $6,5 \times 7$ mm, indistinctement trilobé, à dessin foncé de petites



Fig. 5.

Dactylorhiza incarnata (L.) VERMEULEN; LM - Mondorf-les-Bains; 5044 - Marienthal, pré humide de l'Eisch, leg. et herb. FELTGEN, det. KOLTZ, maintenant herb. Musée d'Hist. Nat. Lux. N° 5044. - DT - *Dactylorhiza traunsteineri* (SAUTER) VERMEULEN, Alpes, herb. Université d'Amsterdam.

taches entourées d'une ligne fine et très nette. Eperon $7,5 \times 2,5$ mm, conique et un peu courbé. Sépales latéraux recourbés, dressés, se touchant souvent. Pollinies d'un vert grisâtre. *Floraison*: 1-2 semaines après *D. majalis*, première moitié de juin.

Milieu: Prés humides, marécages, bords des ruisseaux; souvent les tubercules plongent dans l'eau stagnante. Parfois les terrains sont inondés pendant l'hiver. Quelques stations au Bon-Pays.

MARCHAND donne une description vague et mentionne comme site une lisière de bois près de Heisdorf, communication copiée par les auteurs postérieurs. La flore de TINANT (16) donne une description plus correcte. LAYEN procure une diagnose excellente sous le nom *Orchis angustifolia* WIMM. ET GRAB. LÖHR (9) donne une description vague de *Orchis angustifolia* WIMM. ET GRAB. LAYEN la considère synonyme à *Orchis latifolia* var. *angustifolia* TINANT, et mentionne, comme TINANT, la station: prés humides marécageux d'Arlon, et il y ajoute les prés du Hackenhof. CRÉPIN (2) mentionne *Orchis incarnata* L. comme espèce nouvelle et rare pour la Belgique et indique au Luxembourg (belge) les environs de Mirwart. Dans le « Beschreibung » de J. MEYER (11), *Orchis incarnata* L. est bien caractérisée sauf le « Stengel nicht hohl ». Le Matteswies près d'Echternach est mentionné comme station. KOLTZ, dans son « Prodrôme » (5), ajoute la station Grünewald. Après avoir étudié l'herbier de KOLTZ, où j'ai rencontré beaucoup d'erreurs, je me méfie de ses indications sur les dactyloorchidées.

La description de THIELENS (15) est un peu vague, celles de ROSBACH, KROMBACH (6) et ROYER (13) sont bonnes. ROYER et THIELENS mentionnent une variété à fleurs blanches, le dernier l'appelant var. *albiflora* LEC. ET LAMMT. En Hollande, cette variété se trouve en quelques stations d'une année à l'autre. R. STUMPER a supposé récemment (14) que l'espèce *Orchis incarnata* L. s'est éteinte au Grand-Duché.

Les stations Matteswies et Grünewald fournissent toutes les orchidées désirées par les botanistes, fait qui paraît un peu douteux. Les stations indiquées par LAYEN, le premier qui donne une diagnose suffisante, me paraissent plus vraisemblables. La seule certitude est donnée par l'herbier de FELTGEN avec un exemplaire de *D. incarnata* (fig. 5) trouvé par lui à Marienthal,

dans un pré humide de l'Eisch. Cet exemplaire se trouve maintenant dans l'herbier du Musée d'Histoire naturelle, n° 5044. En essayant de retrouver la station aux environs de Marienthal, je n'ai observé que quelques pieds de *D. majalis*.

De cet aperçu, il résulte que *D. incarnata* doit être extrêmement rare dans le Luxembourg. Néanmoins, j'ai trouvé quelques exemplaires. A Birelergrund, un seul pied poussait dans une population abondante de *D. majalis*, sur l'ancien fond d'un étang. A Mondorf-les-Bains, où M. KOEDINGER, en 1952, avait découvert un exemplaire alors non reconnu (herbier musée, n° 19.262 b), j'ai vu une plante derrière le casino, et une dizaine de pieds dans les prairies voisines. Le site est marécageux et inondé pendant l'hiver. Un groupe de 30 pieds se trouvait dans une population plus grande de *D. majalis* entre Tétange et Rumelange, au pied d'un crassier, dans un marais alcalin. Il me paraît possible que d'autres stations seront découvertes dans les endroits marécageux du Bon-Pays.

Variété rencontrée (18):

latissima (ZAPALOWICZ) VERMLN. Plante plus robuste que le type, Mondorf-les-Bains.

*

Dactylorchis majalis (REICHENBACH p.) VERMEULEN.

Syn. *Orchis latifolia* LINNÉ 1771 p. p. non 1753 (nomen confusum).

Orchis majalis REICHENBACH p.

n = 40.

Diagnose (fig. 6): Taille 20-35 cm. Tige fistuleuse. Feuilles $10 \times 2,5$ cm, un peu étalées, ovales-lancéolées, la plus grande largeur au milieu, maculées sur la face supérieure. Nombre de feuilles 4-6. Epi de 10-25 fleurs. Bractées inférieures plus longues que les fleurs. Fleurs pourpres. Labelle (fig. 2; photo 1) $10 \times 7,5$ mm, avec un dessin grossier de taches et de lignes, trilobé, de forme très variable. Eperon 9×3 mm, conique. Sépales latéraux étalés. Floraison: du commencement de mai jusqu'en juin.

Milieu: Prés humides, bords des ruisseaux, sites fagneux. Les stations sont moins mouillées que celles de *D. incarnata*. Espèce très commune au Bon-Pays aussi bien que dans l'Œsling.

D. majalis est l'orchidée la plus commune du Luxembourg, et elle a été décrite par tous les auteurs. Les variétés *angustifolia* TINANT et *traunsteineri* SAUTER sont discutées respectivement sous *D. incarnata* et *D. traunsteineri*. Contrairement aux observations de certains auteurs, je n'ai jamais vu cette espèce dans les bois. Quelquefois on trouve des formes à feuilles immaculées, apparemment considérées comme type par MARCHAND et TINANT. La forme du labelle est très variable. La variété *praecox* LÖHR est une forme ou modification qui fleurit avant d'avoir achevé sa croissance.

Variétés rencontrées (18):

<i>aequiloba</i> HARTZ	Labelle divisé en trois lobes égaux, les lobes latéraux presque horizontaux.
<i>albo-lilacea</i> VERMEULEN	Labelle blanc sans dessin, pétales et sépales lavés de lilas.
<i>alborosacea</i> ERDNER	Fleurs roses (var. <i>pallida</i> TINANT).
<i>brachyphylla</i> VERMEULEN	Feuilles courtes, 4,5:1, n'atteignant pas $\frac{1}{3}$ de la hauteur de la plante.
<i>gracilis</i> WARNSTORF	Plante grêle, à 4-5 feuilles étroitement lancéolées.
<i>immaculata</i> HARTZ	Feuilles immaculées.
<i>linguata</i> HARTZ	Labelle triangulaire, lobe médian très prononcé.
<i>pinguis</i> ASCHERSON ET GRÆBNER	Plante robuste, les feuilles très courtes et très larges (2:1), intensément maculées.
forma <i>ampla</i> ASCHERSON ET GRÆBNER	Feuilles inférieures normales, étalées, rapprochées sur quelques cm de la tige courte. Modification du milieu pauvre ou d'une floraison précoce (fa <i>minor</i> KOLTZ, herbier musée, 5050; var. <i>praecox</i> LÖHR).



Fig. 6.

Dactylorhiza majalis (RCHB.) VERMEULEN; LB 71 - forme normale; LA 10 - forma *ampla* ASCHERSON & GRÄBNER, modification. *Dactylorhiza sambucina* (L.) VERMEULEN, Suisse, herb. Musée d'Hist. Nat. Lux. N° 5142.

Dactylorchis sambucina (LINNÉ) VERMEULEN.

Syn.: *Orchis incarnata* VILLARS.

Orchis sambucina D. C.

Orchis sambucina LINNÉ.

n = 20.

Diagnose (fig. 6): *Taille* 20-30 cm. *Tubercule* à doigts courts. *Tige* creuse. *Feuilles* étalées, lancéolées, arrondies au sommet, immaculées, d'un vert pâle. Nombre de feuilles 4-6. *Epi* laxiflore, court et large, avec 6-15 fleurs. *Bractées* larges, les inférieures plus longues que les fleurs. *Fleurs* larges, pourprées ou jaunes. *Sépales* latéraux étalés. *Labelle* 10×9 mm, vaguement trilobé, de couleur pourpre ou jaune, les *labelles* jaunes quelquefois tachés de rouge. *Eperon* très grand, 5×12 mm. *Floraison*: mai, juin.

Milieu: Pelouses sèches, prés montagneux, clairières des bois. Espèce montagnarde.

La description de MARCHAND est correcte; en 1824, il a trouvé quelques pieds dans les prés près de Diekirch. En 1864, MEYER cite la station Matteswies près d'Echternach, station vérifiée par THIELENS en 1873, KROMBACH ajoute les stations Heisdorf et Ravelsbüsch. L'exemplaire de l'herbier de FELTGEN (herbier musée, 5142), qui vient de Matteswies et qui est déterminé par KOLTZ comme *Orchis sambucina genuina fl. rub.*, est un *Orchis*, soit *morio*, soit *mascula*.

Les stations Diekirch et Matteswies-Echternach, où l'on a trouvé des formes à couleur jaune, me semblent dignes de foi. HEGI (3) mentionne les environs de Kreuznach et Trèves comme les stations les plus avancées vers le nord-ouest. L'ancienne présence de *D. sambucina* au Grand-Duché est vraisemblable, mais ne peut pas être prouvée. D'après R. STUMPER, l'espèce s'est éteinte maintenant au Luxembourg.

*

Dactylorchis traunsteineri (SAUTER) VERMEULEN.

Syn.: *Orchis angustifolia* LOISELEUR ex REICHENBACH 1830 non KROCKER 1814.

Orchis traunsteineri SAUTER ex REICHENBACH 1830.

n = 40.

Diagnose abrégée (18) (fig. 5): *Taille* 20-40 cm. *Tige* solide, grêle. *Feuilles* dressées, la feuille inférieure (env. 10×1,2 cm)

la plus large, la seconde la plus longue. Feuilles linéaires, plus larges à la base, carénées. Nombre de feuilles 4. Côté supérieur de la feuille d'un vert bleuâtre, généralement avec quelques petites taches pourprées; côté inférieur plus clair et luisant. *Epi* laxiflore à 7-9 fleurs. *Bractées* recourbées, les inférieures plus longues que les fleurs. *Fleurs* pourprées. Sépales latéraux étalés. Labelle $8,5 \times 10$ mm, cunéiforme à la base, puis arrondi, trilobé. Lobe médian plus étroit et plus long que les lobes latéraux. Dessin foncé de points et taches, bordé d'une ligne épaisse. Eperon 9×3 mm. Pollinies d'un vert bleuâtre. *Floraison*: juin, juillet.

Milieu: Tourbières basses faiblement acides.

KOLTZ dit qu'*Orchis latifolia* L. var *traunsteineri* SAUTER in KOCH syn. ed. 1, 688 se trouve dans les prairies aux environs de Diekirch et ajoute entre parenthèses: « Est l'*Orchis sambucina* MARCHAND ». D'après VERMEULEN, cette erreur de considérer comme synonymes *O. traunsteineri* SAUTER et *O. sambucina* L. a été introduite en 1830 par REICHENBACH dans son « Flora excursoria germanica ». L'exemplaire de l'herbier de FELTGEN (herbier musée, 5053), avec une fiche de KOLTZ, a été trouvé dans une prairie entre Diekirch et la Blees, et n'est ni *D. traunsteineri*, ni *D. sambucina*, mais une forme mince de *D. majalis*. Les exemplaires de KOLTZ (herbier musée, 5150), dont la provenance est inconnue, ont peut-être été déterminés correctement, bien qu'il se trouve entre eux au moins un pied de *D. majalis* var. *gracilis*. ROYER considère *O. traunsteineri* SAUTER comme synonyme d'*O. incarnata* L.

Il est incertain si *D. traunsteineri* ait jamais existé au Grand-Duché.

* *

De bonnes déterminations ne peuvent être effectuées qu'avec du matériel frais. Parce que les caractères sont tellement variables, il faut comparer plusieurs plantes. Il est nécessaire de faire des analyses des fleurs; pour conserver les parties séparées, on peut les coller sur papier. On peut déterminer les dactyl-orchidées intéressant le Luxembourg d'après la clef suivante:

- 1 Feuilles immaculées: 2.
- Feuilles maculées*): 3.
- 2 Fleurs nombreuses (plus de 15) et petites, feuilles dressées, carénées, s'atténuant de la base large vers le sommet en capuchon, les feuilles supérieures dépassant la base de l'inflorescence, fleurs généralement roses:

D. incarnata.

- Fleurs peu nombreuses (moins de 15) et grandes, feuilles étalées, ovales et arrondies au sommet, fleurs pourprées ou jaunes:

D. sambucina.

- 3 Fleurs d'un pourpre foncé: 4.
- Fleurs d'un lilas pâle: 5.
- 4 Fleurs nombreuses (plus de 12), feuilles largement lancéolées, tige plus ou moins creuse:

D. majalis.

- Fleurs peu nombreuses (moins de 12), feuilles linéaires, tige pleine:

D. traunsteineri.

- 5 Labelle profondément trilobé à lobes subégaux. La feuille inférieure large, la plus grande largeur vers le sommet qui est arrondi. Le côté inférieur des feuilles est d'un blanc argenté, avec des nervures vertes:

D. fuchsii.

- Labelle trilobé à incisions peu profondes. La feuille inférieure lancéolée, pointue. Le côté inférieur des feuilles d'un vert grisâtre:

D. maculata.

* *

Comme il résulte des pages qui précèdent, le danger qui menace les orchidées, et d'une façon générale les plantes rares de nos contrées, n'épargne point le genre *Dactylorchis*. Le nombre d'espèces et le nombre de pieds a été réduit pendant le siècle passé, au Luxembourg comme ailleurs, surtout par la mise en exploitation des terrains marécageux. Les orchidées ne supportent pas l'engrais. En Hollande, presque toutes mes recherches sur les orchidées ont été faites sur des territoires

*) Dans les espèces à feuilles maculées, il y a parfois des individus à feuilles immaculées!

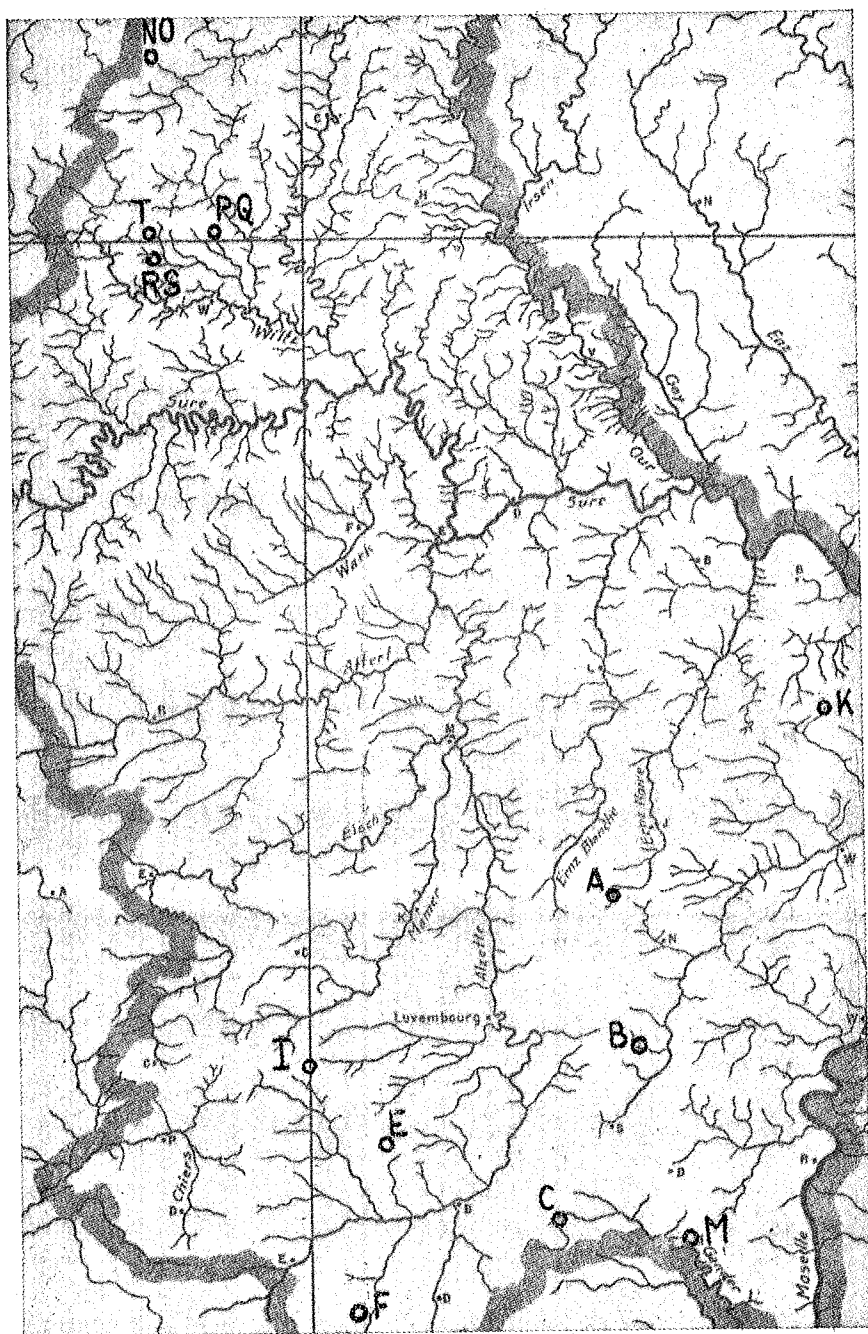


Fig. 7.

Situation géographique des populations décrites.

réservés par la « Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland » (Société pour la Protection de la Nature aux Pays-Bas) ou par l'État.

En vue des programmes de la mise en exploitation des sols, il est urgent d'envisager au Luxembourg les possibilités de la création de réserves naturelles. Le service de la carte des groupements végétaux aura la tâche de désigner les territoires à protéger.

II.

LA VARIABILITÉ

DANS LE GENRE *DACTYLORCHIS* (KLINGE) VERMEULEN.

La méthode typologique est la méthode traditionnelle de la taxonomie. Souvent, les auteurs des différents pays de l'Europe décrivent les formes de leurs patries comme type, fait qui donne lieu à une grande confusion de synonymes, encore augmentée par une diversité réelle des formes régionales. En outre, dans le genre *Dactylorchis*, les facteurs biotiques et abiotiques du milieu exercent une influence formative considérable, et ils sont responsables de plusieurs variétés illégitimes, citées par les auteurs.

Les aires de *D. incarnata* (L.) VERMLN., *D. fuchsii* (DRUCE) VERMLN. et *D. maculata* (L.) VERMLN. comprennent presque toute l'Eurasie extratropicale. La distribution des plantes dans ces aires est discontinue. Dans nos pays, les milieux favorables couvrent des surfaces de quelques ares jusqu'à quelques hectares. Souvent, les fagnes, les marécages et les prairies sont séparées les unes des autres par de grandes distances. Dans nos régions, ce fait est encore accentué par la culture intensive.

L'ensemble des individus d'une seule espèce sur un tel terrain isolé est appelé une population. Dans le cours du temps, une population peut se spécialiser du point de vue écologique aussi bien que morphologique. VERMEULEN a illustré cette spécialisation morphologique. Les plantes d'une population de *D. incarnata* à Broek-in-Waterland sont caractérisées par des fleurs à labelles subtriangulaires à base horizontale, d'où part un lobe médian grand et également de forme triangulaire. Cette variété *triangularis* VERMLN. (18) n'est que rarement trouvée dans les autres

De chaque individu, une seule fleur a été choisie comme représentant. Le labelle et l'épéron ont été collés sur papier gommé, comme le montrent les photos ci-après. Les mesures ont été prises sous la loupe en dixièmes de millimètre.

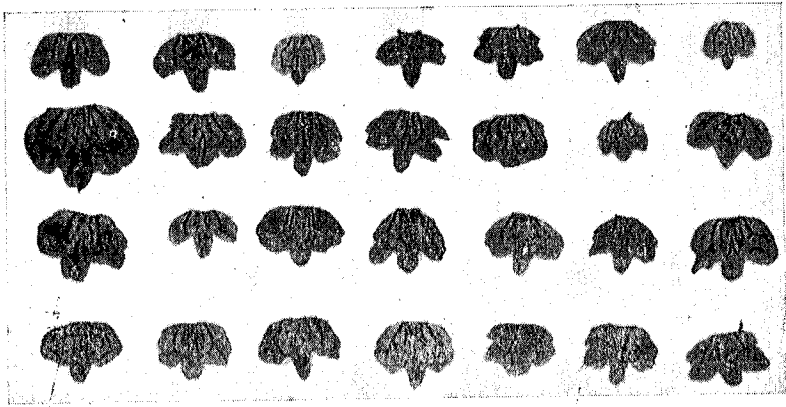


Photo 1. — Labelles d'une partie de la population LF, env. $\frac{1}{1}$. *Dactylorchis majalis* (la plupart) et *Dactylorchis incarnata* (1^{re} ligne: 3 et 7; 2^e ligne: 6).

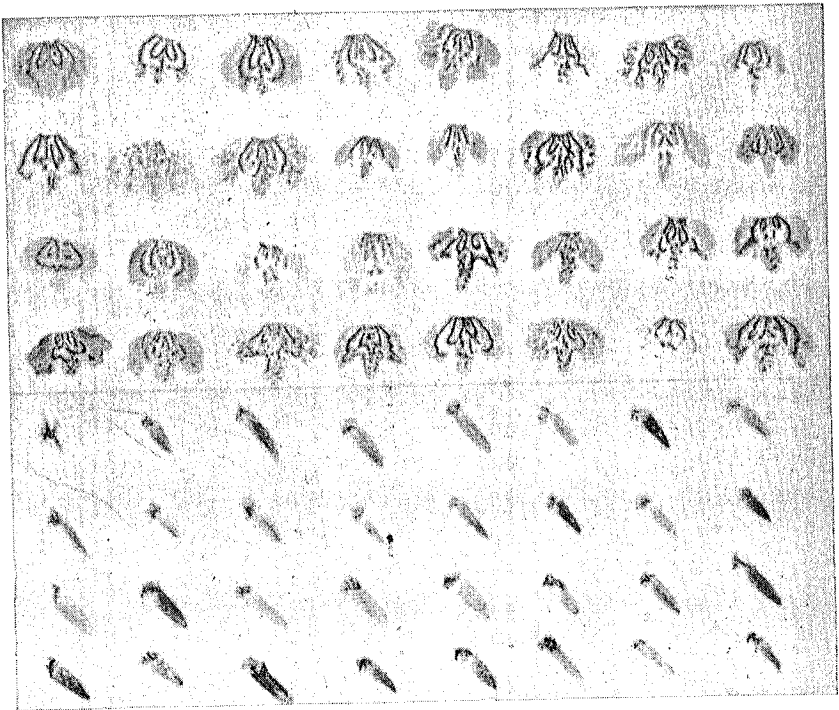


Photo 2. — Labelles et épérons d'une partie de la population LK, env. $\frac{1}{1}$. *Dactylorchis fuchsii*.

populations de *D. incarnata*. Les populations forment les éléments dont se servira la méthode biométrique.

Dans une population donnée, la méthode biométrique (21) choisit objectivement un échantillon d'un certain nombre d'individus. De tous les individus choisis, on mesure quelques caractères, comme ceux mentionnés dans les tableaux (v. tabl. 1 et 2). Un échantillon est caractérisé par les moyennes des valeurs mesurées. Le nombre d'individus d'un échantillon doit être assez grand pour bien représenter la population à étudier.

Les populations luxembourgeoises visitées en 1954 ont été décrites dans le tableau 3 et la fig. 7. Pour comprendre la variabilité des dactylorchidées, il faut étudier les circonstances écologiques et géographiques. A cause de cette considération j'ai ajouté des observations géographiques et pédologiques; je me vois malheureusement obligé à renoncer à la liste des plantes trouvées en compagnie des orchidées.

✱

Dactylorchis incarnata (L.) VERMLN.

Cette espèce, avec les petites fleurs (fig. 2, 8; photo 1) au dessin gracieux, est rare au Luxembourg. Je n'en ai trouvé que deux populations restreintes, à Mondorf-les-Bains et à Tétange. Un pied isolé se trouvait à Birelergrund. L'espèce était toujours accompagnée de *D. majalis*. Je n'ai pu prendre d'échantillons en nombre suffisant. Dans les figures, *D. incarnata* est représentée par deux populations hollandaises, HN et HR. *D. incarnata* préfère un milieu extrêmement humide. Les stations de Mondorf et de Tétange sont marécageuses et inondées en hiver. Le pâturage du Birelergrund est le fond d'un ancien étang, aujourd'hui bien drainé. On pourrait considérer l'individu trouvé comme le reste d'une population. Les formes luxembourgeoises se trouvent sur sol légèrement alcalin.

✱

Dactylorchis fuchsii (DRUCE) VERMLN.

Cette orchidée ressemble à certaines formes de *D. maculata*. Les dimensions des feuilles (fig. 12), l'indice labellaire (fig. 13), la forme arrondie des feuilles inférieures, de même que la forme et le dessin des labelles distinguent *D. fuchsii* (photo 2). La

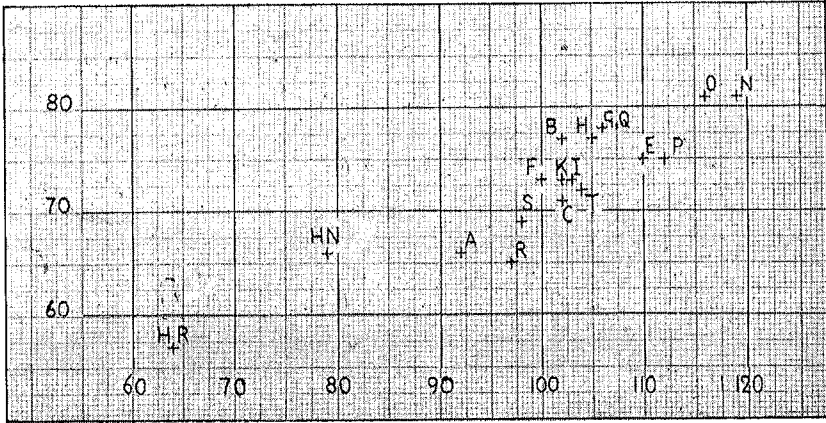


Fig. 8.

Distinction de *D. incarnata*. Horiz. largeur du labelle $\frac{1}{10}$ mm. - Vert. longueur du labelle $\frac{1}{10}$ mm. - HN, HR *D. incarnata*, le reste *D. fuchsii*, *D. maculata*, *D. majalis*.

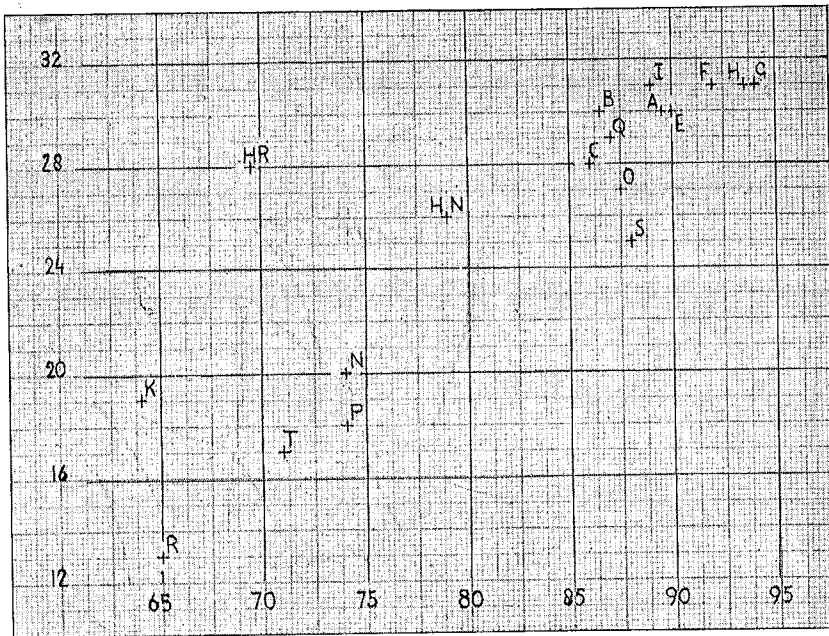


Fig. 9.

Distinction de *D. incarnata*. Horiz. longueur de l'éperon $\frac{1}{10}$ mm. - Vert. largeur de l'éperon $\frac{1}{10}$ mm. - HN, HR *D. incarnata*. - N, P, T *D. maculata* ssp. *arduennensis*. R population modifiée. - A, B, C, E, F, G, H, I, O, Q, S *D. majalis*. - K *D. fuchsii*.

floraison est tardive. Le milieu LK est caractéristique, étant alcalin et humide. Aux différences morphologiques et écologiques se joint une différence cytologique. *D. maculata* est une espèce tétraploïde, avec 80 chromosomes, *D. fuchsii* est une espèce diploïde, à 40 chromosomes. A mon avis, la plupart des orchis maculés aux fleurs d'un lilas pâle du Bon-Pays appartiennent à l'espèce *D. fuchsii*.

*

Dactylorhiza maculata (L.) VERMLIN., un problème taxonomique.

D. maculata est un problème international. En Angleterre, *Orchis ericetorum* (LINTON) MARSHALL est la seule forme connue. Elle habite les bruyères acides. En Suède, les sous-espèces *maculata* et *ericetorum* sont distinguées par des caractères morphologiques et écologiques (20). La largeur de la feuille, les dimensions de l'épéron et l'indice labellaire distinguent les formes de *D. maculata* et *D. fuchsii*. Les figures 12 et 13 montrent les chiffres relatifs au matériel luxembourgeois, en-

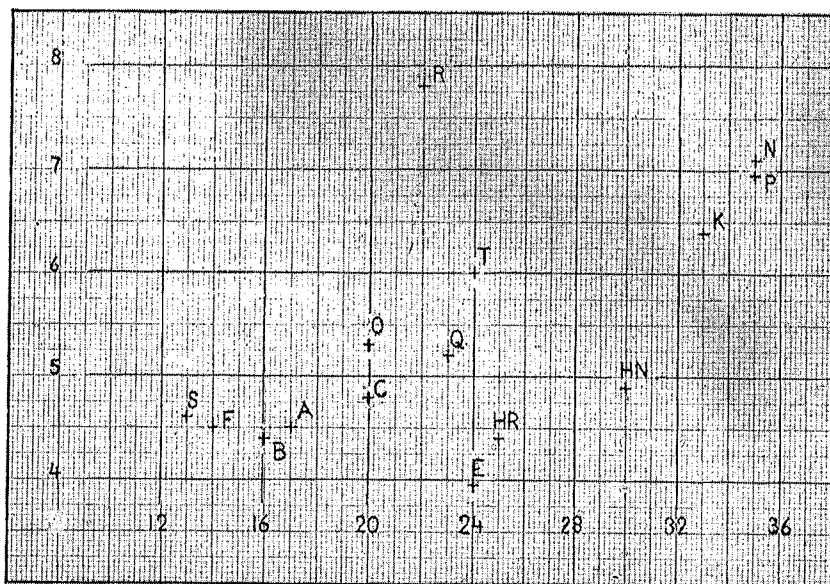


Fig. 10.

Populations luxembourgeoises. - Horiz. nombre de fleurs. - Vert. nombre de feuilles. K, N, P, R, T les orchidées maculées, *D. fuchsii* et *D. maculata* ssp. *arduennensis*. - A, B, C, E, F, O, Q, S *D. majalis*. - HN, HR *D. incarnata*.

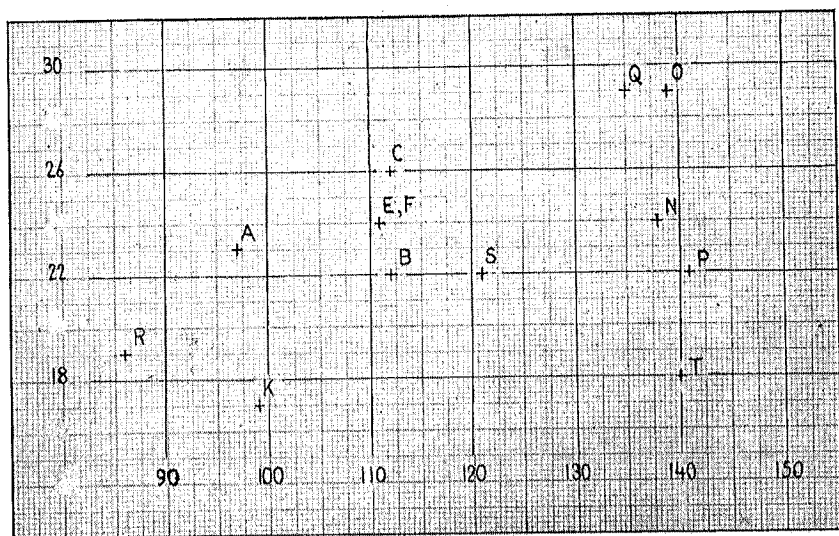


Fig. 11.

Populations luxembourgeoises. - Horiz. longueur de la feuille la plus longue, mm. - Vert. largeur de la feuille la plus longue, mm. - N, P, T *D. maculata* ssp. *arduennensis*. R population modifiée. - O, Q *D. majalis*, formes grandes des Ardennes. S population modifiée. - A, B, C, E, F *D. majalis*, formes du Bon-Pays. - K *D. fuchsii*.

cadrés des données de HESLOP HARRISON. D'une part, on voit clairement que la population LK est une population de *D. fuchsii*, d'autre part, les graphiques montrent que les autres populations examinées se distinguent bien des formes *ericetorum* et *maculata*, avec une inclinaison légère vers *D. fuchsii* ou *D. majalis*.

Les espèces du genre *Dactylorhiza* s'hybrident parfois. Si les hybrides sont fertiles, ces hybridations — bien que rares — permettent de transférer du matériel génétique d'une espèce dans l'autre. Ce phénomène s'appelle introgression. *D. majalis*, qui se mêle au *D. maculata* et qui, dans l'Œsling, fleurit en même temps, serait alors le donneur des caractères distinctifs. Une population de *D. majalis* est marquée dans les figures 12 et 13 pour illustrer cette conception. Les populations luxembourgeoises s'inclinent vers *D. majalis*.

L'espèce *D. maculata* à dispersion eurasiatique se différencie surtout vers les limites de son aire. La forme *saccifera* BROGNIART s'étend sur les bords méridionaux, la forme *Montellii* VERMLN. se

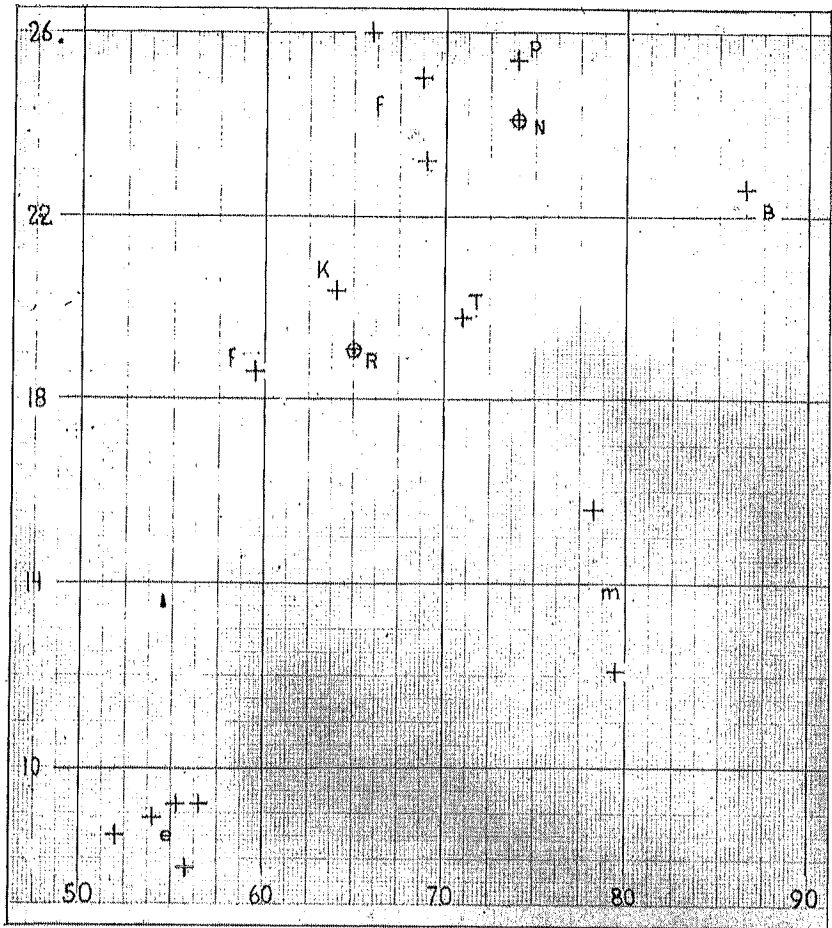


Fig. 12.

Les populations des orchidées maculées. - Horiz. longueur de l'épéron $\frac{1}{10}$ mm. - Vert. largeur de la feuille la plus large mm. - e *D. maculata* ssp. *ericetorum*, Angleterre et Suède. - m ssp. *maculata*, Suède. - P, T ssp. *arduennensis*, Luxembourg. - f, K *D. fuchsii*, Angleterre et Suède, Luxembourg. - B *D. majalis*. - N, R *D. maculata* ssp. *arduennensis*, largeur de la feuille la plus longue.

trouve à l'extrême nord, la forme *ericetorum* LINTON est répandue dans les bruyères du nord-ouest de l'Europe. La forme des fagnes allemandes du NW a été décrite comme ssp. *elodes* (GRISEBACH) VERMLN.; en Roumanie, on trouve une forme jaune *transsilvanica* SCHUR. Le type de *D. maculata* est représenté par la ssp. *maculata*. Il est vraisemblable que les populations luxem-

bourgeoises représentent une forme continentale et intermédiaire. Ici convient le concept de la différenciation géographique. A l'intérieur de territoires peu étendus, les populations sont ressemblantes, alors que, sur une étendue vaste, il se produit une transition régulière d'une forme vers une autre. TURESSON nomme ces formes des écotypes (22). Les forces réalisatrices de cette différenciation seraient la spécialisation écologique, et peut-être l'introggression déjà citée, le milieu jouant alors un rôle sélectif. D'après les expériences de TURESSON, les écotypes sont constants du point de vue génétique.

La diagnose de LINTON a été précisée par les recherches biométriques de HESLOP HARRISON. Celui-ci a distingué clairement les sous-espèces *ericetorum* LINTON et *maculata* (20). La largeur de la feuille inférieure, la forme du labelle et l'indice labellaire sont les caractères distinctifs (fig. 12, 13). La ssp. *ericetorum* habite les bruyères acides, la ssp. *maculata* vit dans les *molinieta* acides.

Les *maculata* des Ardennes luxembourgeoises ont le labelle suborbiculaire de la ssp. *ericetorum* sensu lato. L'indice labellaire, les dimensions de l'éperon (fig. 9), le port et le milieu les différencient de la ssp. *ericetorum* sensu stricto. Les populations ardennaises, semblables entre elles, occupent une position intermédiaire du point de vue taxonomique. Il faut les distinguer comme forme nouvelle, selon toute vraisemblance particulière aux Ardennes:

Dactylorhiza maculata (L.) VERMLN. ssp. *arduennensis* ZADOKS.

Planta robusta numerosis foliis lanceolatis, acuminatis. Spica cylindrica, lata, floribus numerosis. Labellum ob-ovale, trilobatum, lobo medio lobis lateralibus angustiore et productiore vel eos subaequante. Labelli color roseus pallidus maculis purpureis. Calcar latum. Habitat in arduennensibus sphagnetis et humidis. Flos praecox, D. majalis eodem tempore. Icones fig. 2 et 4.

A sub-specie ericetorum LINTON differt caulis et spicae longitudine, frequentia foliorum florumque, foliorum dimensione, labelli indice, latitudine calcaris.

A sub-specie maculata differt frequentia foliorum florumque, latitudine foliorum et forma foliorum inferiorum, labelli forma indiceque.

Populationum observationes:

	<i>maculata</i> (20)	<i>ericetorum</i> (20)	<i>arduennensis</i> (tab. 2)
II	374 - 453	189 - 263	234 - 375
III			37 - 57
IV		15 (19)	22 - 35
X	4,2 - 6,3	4,0 - 6,7	6,0 - 7,8
XI, XII	67 - 146×9 - 16	56 - 106×8 - 9	86 - 141×20 - 25
XVI, XVII	83 - 86×104 - 120	70 - 82×94 - 108	65 - 81×97 - 119
XIX, XX	18 - 19×78 - 82	9 - 10×52 - 57	13 - 20×65 - 74
XXXI	107 - 109	102 - 115	116 - 122

*

Dactylorchis majalis (Rchb.) VERMLN. (photo 1).

Les valeurs trouvées pour cette orchidée démontrent clairement l'influence formative du milieu sur toute une population. Bien que dans les Ardennes les moyennes soient un peu plus élevées qu'au Bon-Pays, il n'y a de différence significative entre les populations de l'Œsling et du Bon-Pays. La population LA, d'un pré drainé et desséché ce printemps, contient des

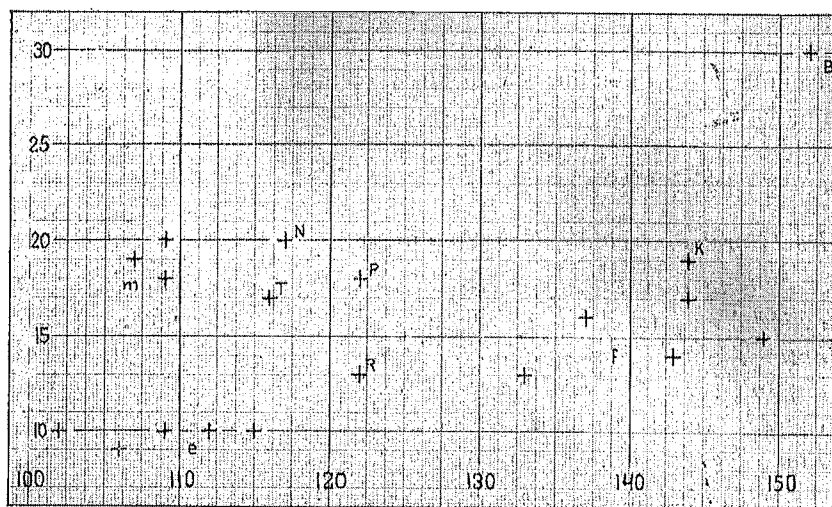


Fig. 13.

Les populations des orchidées maculées. - Horiz. indice labellaire. - Vert. longueur de l'éperon. - N, P, R, T *D. maculata* ssp. *arduennensis*. - e ssp. *ericetorum*, Angleterre et Suède. - m ssp. *maculata*, Suède. - f, K *D. fuchsii*, Angleterre et Suède, Luxembourg. - B *D. majalis*.

plantes de petite taille et à nombre réduit de fleurs. Les feuilles sont recourbées dans les cas extrêmes (voir tableau 2 et fig. 6). Comparée aux autres populations de l'Oësling, la population LS a la taille réduite et le nombre de fleurs abaissé, sans doute sous l'effet de la transformation du milieu fagneux en pré bien drainé et amendé. Les orchidées ne résistent pas à l'engrais. La population LO a la taille extrêmement grande grâce à l'abondance de l'eau.

L'effet formatif se montre aussi dans la population LR, dans le même sens et par les mêmes causes que dans la population LS. Les formes grêles de *D. fuchsii* LK (fig. 3) sont le résultat de la sécheresse extrême du printemps 1954. Après un printemps humide, on trouvera des formes géantes aux fleurs nombreuses.

*

TABLEAU 1.

Les caractères mesurés (voir tableau 2).

- n Nombre de pieds par échantillon.
- II Taille de la plante. La plante tirée se casse au-dessus du tubercule. Longueur mesurée du point de rupture jusqu'au sommet de l'épi — mm.
- III Longueur de l'épi, mesurée de l'aisselle de la fleur inférieure jusqu'au sommet — mm.
- IV Nombre de fleurs, les boutons inclus.
- X Nombre de feuilles, les feuilles bractéiformes incluses, les feuilles-gaines à la base de la tige exclues.
- XI Longueur de la feuille la plus longue, mesurée de l'ouverture de la gaine jusqu'au sommet — mm.
- XII Largeur de la feuille la plus longue — mm.
- XIII Numéro d'ordre de la feuille la plus longue. La feuille inférieure a le numéro 1.
- XVI Longueur du labelle. Le labelle et l'éperon ont été séparés et collés. Mesures prises sous la loupe — $\frac{1}{10}$ mm.
- XVII Largeur du labelle — $\frac{1}{10}$ mm.
- XIX Largeur de l'éperon — $\frac{1}{10}$ mm.
- XX Longueur de l'éperon — $\frac{1}{10}$ mm.
- XXI Intensité des macules sur les feuilles; classes arbitraires 0, 1, 2, 3, 4.
- XXIII Longueur de la feuille la plus large — mm.
- XXIV Largeur de la feuille la plus large — mm.
- XXV Numéro d'ordre de la feuille la plus large.
- XXXI Indice labellaire (fig. 2).

TABLEAU 2.

LES MOYENNES DES POPULATIONS

(Pour la signification des chiffres romains, voir tableau 1.)

		<i>D. fuchsi</i>	<i>D. maculata</i> ssp. <i>arduennensis</i>				<i>D. majalis</i> Ardenne		
			(— <i>D. majalis</i>)	(+ <i>D. majalis</i>)					
Popu- lation		LK	LT	LN	LP	LR	LO	LQ	LS
n	—	42	49	53	55	61	37	24	67
II	mm	304	357	375	371	234	355	351	290
III	mm	40	45	55	57	37	75	78	64
IV	—	33,40	24,4	34,6	35,4	22,0	20,2	23,0	13,2
X	—	6,40	6,00	7,08	6,95	7,79	5,27	5,16	4,57
XI	mm	99	140	138	141	86	139	135	121
XII	mm	17,0	18,2	24,1	22,4	19,1	28,6	28,6	22,2
XIII	—	2,2	2,1	—	—	—	—	—	—
XVI	1/10 mm	72,6	71,8	80,6	75,0	65,0	81,4	78,2	69,0
XVII	1/10 mm	102,0	104,0	119,0	112,5	97,5	116,0	106,0	98,5
XIX	1/10 mm	19,2	17,2	20,0	17,8	13,2	27,4	28,8	24,6
XX	1/10 mm	64,0	71,0	74,5	74,0	65,0	87,5	87,0	88,0
XXI	—	3,4	2,2	2,5	2,4	2,4	2,3	2,0	2,0
XXIII	mm	88	137	—	134	—	—	—	—
XXIV	mm	20,4	19,8	—	25,4	—	—	—	—
XXV	—	1,3	1,8	—	—	—	—	—	—
XXXI	—	144	116	117	122	122	—	—	—

<i>D. majalis</i> Bon Pays				<i>D. majalis</i> Bon Pays (+ <i>D. incarnata</i>)				<i>D. incarnata</i> Pays Bas	
LA	LC	LE	LI	LB	LF	LG	LH	HN	HR
57	65	62	62	115	47	27	49	78	74
167	313	311	—	276	280	—	—	293	171
50	68	65	—	61	61	—	—	64	49
16,8	20,4	24,2	—	16,2	14,0	—	—	29,6	25,2
4,46	4,79	3,95	—	4,42	4,51	—	—	4,94	4,37
97	112	111	—	112	111	—	—	155	104
23,3	26,0	24,2	—	22,2	23,8	—	—	20,6	15,2
1,9	—	—	—	1,9	—	—	—	—	—
65,8	71,2	75,2	72,6	76,8	72,8	78,2	76,6	66,2	57,4
92,0	102,0	110,5	103,0	102,5	100,5	106,0	105,0	79,0	64,5
30,2	28,2	30,4	30,8	29,6	29,6	30,8	30,6	26,0	27,6
89,5	86,0	90,0	89,0	86,5	92,0	94,0	93,5	79,0	69,5
—	2,2	2,4	—	2,2	2,3	—	—	0	0
94	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1,5	—	—	—	1,6	—	—	—	—	—
—	—	—	—	152	—	—	—	—	—

TABLEAU 3.

Popu- lation	Espèce date de récolte	Nombre d'individus	Milieu	Surface ha	Localité
A	<i>D. majalis</i> 24-5-1954	600	pré	1	1,5 km WSW d'Ernster le long de l'Ernsterbach
B	<i>D. majalis</i> <i>D. incarnata</i> 29-5-1954	4000 1	pâturage	1,5	Birelergrund, SE du carrefour près de Bas-Neuhäusen
C	<i>D. majalis</i> 31-5-1954	700	pré	0,2	N de la route Hellange-Frisange, 1 km de Frisange
E	<i>D. majalis</i> 2-6-1954	600	pré	0,4	2 km SW de Leudelage, à la sortie de la forêt, SE de la route vers Esch
F (G, H)	<i>D. majalis</i> <i>D. incarnata</i> 1-6-1954	500 50	marécage alcalin au pied d'un crassier	0,5	Entre Tétange et Rumlange
I	<i>D. majalis</i> 2-6-1954	2000	pâturage	2	1,5 km E de Dippach, au S de la route vers Luxembourg, bras S du Hohbach
K	<i>D. fuchsii</i> 4-6-1954	300	molinetum basiphile	0,1	W de la route Bech-Michelshof, 100 m N du carrefour vers Geyershof
M	<i>D. incarnata</i> 31-5-1954	—	prés marécageux	—	Mondorf-les-Bains, près du bassin de natation
N	<i>D. maculata</i> 9-6-1954	250	fagne	0,3	NW de la route Troine-Hoffelt, aux bords du Sporbach. Les <i>majalis</i> sont répandues sur tout le terrain, les <i>maculata</i> se trouvent seulement dans la partie W
O	<i>D. majalis</i> 9-6-1954	400	fagne et terrain marécageux	2	
P	<i>D. maculata</i> 9-6-1954	600	terrain irrégulier	0,3	S de la route Derenbach-Eschweiler, 4 km de Derenbach
Q	<i>D. majalis</i> 9-6-1954	50		0,1	voir P, au N de la route
R	<i>D. maculata</i> 10-6-1954	600	pré, ancien endroit fagneux	0,5	NE de la route Nœrtrange-Derenbach, env. 2 km de Nœrtrange
S	<i>D. majalis</i> 10-6-1954	350			
T	<i>D. maculata</i> 10-6-1954	500	fagne dans les bois	1	E de la route Derenbach-Nœrtrange, E de la tour d'eau, dans le bois dit Weischend

Altitude	Sol	pH	Situation hydrologique	Observations
350	alluvions argileuses-sableuses sur Keuper	—	profondément drainé, assez sec	plantes non encore entièrement développées
290	sol humifère d'alluvions argileuses-sableuses sur Keuper	7-8	ancien étang, maintenant drainé, mais bien humide	
245	alluvions du ruisseau de Frisange, sur Lias	—	pré normal	une population plus grande se trouve de l'autre côté de la route
310	sol tourbeux sur Lias	6,5-7,5	terrain humide, sources du Merbach	
295	sol tourbeux, alluvions du Kaylbach sur Lias	7-8	terrain inondé l'hiver, toujours bourbeux	les populations s'étendent plus loin que le terrain étudié
310	sol marneux sur Lias	—	à côté d'un ruisselet, sol humide et plantes vigoureuses	
340	sol tourbeux sur marnes du Lias	8	source à la sortie de la forêt, en 1954 desséchée	
200	alluvions de l'Altbach sur Lias	—	terrain inondé pendant l'hiver	
450	env. 12 cm de tourbe sur alluvions argileuses. Sous-sol gréseux de Siegenien	6-6,5	terrain humide, récemment drainé pour le reboisement	
	terrain tourbeux		terrains très humides	<i>D. majalis</i> surtout aux endroits plus secs, plus argileux
460	sol tourbeux, légèrement gleyifié. Sous-sol gréseux de l'Emsien	—	surtout aux endroits modérément humides	la population se continue du côté N de la route sur sol gleyifié
450	sol argileux fortement humifère amendé régulièrement de $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ Sous-sol gréseux de l'Emsien	5-5,5	ancienne fagne, drainée depuis 10 ans, parcourue d'un ruisselet	<i>D. majalis</i> se trouve aux endroits plus humides et plus argileux, les <i>maculata</i> préfèrent les endroits relativement secs.
500	fagne	—	terrain de source	

BIBLIOGRAPHIE.

1. BUSCH, P. J. — Die Orchideen der Trierer Gegend. — Verh. nat.-hist. Ver. Preuß. Rheinlande u. Westfalens 64 (1907), 145-151.
2. CRÉPIN, F. — Notes sur quelques plantes rares ou critiques de la Belgique I, p. 24. — Bruxelles, 1859.
3. HEGI, G. — Flora von Mitteleuropa II, 2^e éd. — Munich, 1939.
4. HEUERTZ, M. — La protection de la nature au Grand-Duché de Luxembourg. — Bull. Soc. Nat. Lux. N. S. 45 (1951), 109-113.
5. KOLTZ, J. P. J. — Prodrôme de la flore du Grand-Duché de Luxembourg. — Luxembourg, 1873.
6. KROMBACH, G. — Flore du Grand-Duché de Luxembourg. — Luxembourg, 1875.
7. LAYEN, J. B. — Révision de la famille des Orchidées de la Flore du Grand-Duché de Luxembourg. — Soc. Sc. nat. Lux. 3 (1855), 170-191.
8. LEFORT, F. L. — Contribution à l'histoire botanique du Luxembourg. — Bull. Soc. Nat. Lux. N. S. 43 (1949), 33-160.
9. LÖHR, M. J. — Taschenbuch der Flora von Trier und Luxemburg. — Trier, 1844.
10. MARCHAND, L. — Verhandelinge over de standelkruiden (Orchideae) van het Groothertogdom Luxemburg. — Bijdr. tot de Natuurk. Wetenschappen 2 (1827), 423-450.
11. MEYER, J. — Beschreibung der im Großherzogtum Luxemburg vorkommenden Orchideen. — Luxemburg, 1864.
12. ROSBACH, H. — Flora von Trier I. — Trier, 1880.
13. ROYER, E. — Monographie des Orchidées de la Haute-Marne. — Langres, 1906.
14. STUMPER, R. — Splendeur et misère de nos Orchidées. — Bull. Soc. Nat. Lux. N. S. 45 (1951), 91-107.
15. THIELENS, A. — Les Orchidées de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. — Soc. Royale Bot. Belg. 12 (1873), 26-103.
16. TINANT, F. A. — Flore Luxembourgeoise. — Luxembourg, 1836.
17. VERMEULEN, P. — Studies on Dactylorchis - diss. — Utrecht, 1947.
18. VERMEULEN, P. — Varieties and forms of Dutch Orchids. — Ned. Kruidk. Archief 56 (1949), 204-242.
19. HESLOP HARRISON, J. — The structure of Dactylorchid Populations on certain Islands in the Inner and Outer Hebrides. — Trans. Bot. Soc. Edinburgh 35 (1948), 26-66.
20. HESLOP HARRISON, J. — A Comparison of Swedish and British Forms of *Orchis maculata* L. s. l. — Svensk. Bot. Tidskrift 45 (1951), 608-635.
21. HESLOP HARRISON, J. — Statistical Methods in Plant Taxonomy. — Taxon 1 (1952).
22. TURESSON, G. — The species and the variety as ecological units. — Hereditas 3 (1922).
23. TURESSON, G. — The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas 3 (1922).