

Epipactis dunensis (T. & T.A. STEPHENSON) GODFERY
et *Epipactis muelleri* GODFERY
dans les îles Britanniques

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. P. DELFORGE.- *Epipactis dunensis* (T. & T.A. STEPHENSON) GODFERY and *Epipactis muelleri* GODFERY in the British Isles. Research in Great Britain has shown that the populations of an *Epipactis* usually determined as *E. dunensis* in Northern England (Northumberland: Holy Island and South Tyne valley) and in Scotland (Lanarkshire) do not belong to the species described as *E. dunensis* from the Western coasts of England (Lancashire) and Wales (Anglesey). They represent *E. muelleri* in the British Isles. The origin of the confusion in the delimitation of *E. dunensis* is related. It starts with the uncertainties around the identity of *E. viridiflora*, and continues with two main successive errors in determinations: «All *Epipactis* with greenish flowers are *E. viridiflora*» and, later, «All *Epipactis* growing on coastal sand-dunes are *E. dunensis*». Useful characters for the solution of the problem are given, in first place a very little used one in previous works: the colour of the base of the floral pedicel. Comparisons are made between *E. dunensis* (a member of the *E. helleborine* group) and British and Belgian *E. muelleri* (*E. leptochila* group). The presence of a still undetermined member of the *E. leptochila* group in the Burren (Ireland, Clare) is pointed out, with a description of its main characters.

Key-words: Flora of Britain, flora of Scotland, flora of Ireland. *Orchidaceae*, genus *Epipactis*, *Epipactis leptochila* group, *Epipactis muelleri*, *E. dunensis*.

Introduction

Parmi les Orchidées d'Europe, le genre *Epipactis* est considéré comme l'un de ceux dont la systématique est difficile. Les difficultés semblent principalement intrinsèques: la plupart des espèces sont à la fois très voisines et capables de prendre des aspects fort différents en fonction des milieux qu'elles colonisent et des fluctuations tant édaphiques que saisonnières de ceux-ci. Les variations morphologiques interpopulationnelles sont probablement aussi générées et amplifiées par la fréquence élevée dans le genre de l'autogamie accidentelle,

(*) Avenue du Pic Vert 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse

Manuscrit déposé le 9.IX.1995; accepté le 14.IX.1995.

facultative ou exclusive, ainsi que par un taux sans doute important de gitonogamie chez les espèces habituellement entomogames. Rappelons que la gitonogamie est un cas particulier d'allogamie où la fécondation d'une fleur est assurée par le pollen d'une autre fleur de la même inflorescence, ce qui, d'un point de vue génétique, n'est pas différent de l'autogamie.

Dans de nombreuses régions d'Europe médiane, l'industrialisation de l'agriculture, la réduction très importante des surfaces forestières, culminant au XIX^{ème} siècle, et l'urbanisation des zones littorales et des plaines ont fragmenté les aires des espèces, réduit et souvent isolé leurs populations. Les aptitudes adaptatives et reproductrices particulières des *Epipactis*, espèces souvent forestières, ont probablement accentué chez ceux-ci les conséquences de cette évolution et, avec les possibilités d'hybridations, fortement amplifié les divergences entre populations isolées, au point que de nouvelles espèces, représentées par une seule population, sont parfois décrites.

Cependant, il est probable que l'approche systématique des orchidées d'Europe, traditionnellement phénétique, parfois biométrique, constitue aussi une source de confusions qui contribue, particulièrement chez les *Epipactis*, à brouiller la délimitation des espèces et donc leur détermination même, sans parler de la recherche de leur origine ou de leurs affinités. Cette situation est plus ou moins comparable à celle qui affecte aussi l'étude d'autres genres, *Dactylorhiza* et *Serapias* principalement. En effet, la plupart des descriptions d'espèces d'*Epipactis*, même récentes, sont surtout constituées par l'énumération et la quantification de caractères végétatifs à variations individuelles continues, un inventaire certes indispensable mais qui, basé sur une similitude générale, brosse souvent un tableau qui pourrait participer de la variation de beaucoup d'entités déjà connues et qui ne permet finalement pas d'avoir une idée claire du taxon décrit.

En conséquence, les débats confus à propos d'espèces d'*Epipactis* abondent: des spécialistes s'interrogent sur l'identité d'un taxon ou bien ne parviennent pas à déterminer sur un nouveau site une espèce qu'ils sont cependant censés bien connaître. Cette situation vient encore d'être vécue en France. Après avoir étudié des populations alpines d'un *Epipactis* habituellement déterminé comme *E. helleborine*, D. TYTECA avait mis en évidence, principalement par le biais de nombreuses mesures des parties végétatives et florales et de leur traitement statistique, l'originalité d'un taxon méconnu qu'il proposa avec CHAS de distinguer au rang spécifique sous le nom d'*E. distans* ARVET-TOUVET (CHAS & TYTECA 1992; TYTECA & DUFRÈNE 1994). Plus tard, il signala du Vaucluse «une population remarquable [...] de plantes [qui] semblent correspondre assez clairement à *E. rhodanensis*, espèce décrite récemment de la région de Lyon par GÉVAUDAN & ROBATSCH (1994A, B)» (TYTECA 1994: 137-139, Figs 5-6). Peu après, cependant, cette première détermination sera revue, les plantes du Vaucluse étant cette fois rattachées à *E. distans* par TYTECA lui-même, avec un tableau dichotomique comparatif n'incluant plus aucune donnée statistique, ni même de mensurations (TYTECA et coll. 1994). Il paraît évident dans ce cas que les caractères utilisés pour décrire *E. rhodanensis* aussi bien que ceux, biométriques, qui ont justifié la mise en évidence d'*E. distans* n'ont pas permis de distinguer ces deux *Epipactis*.

Dans les îles Britanniques également, il y a eu de longs débats, parfois confus, à propos de l'identité de plusieurs *Epipactis*. Ces polémiques ont quelquefois débouché sur la distinction d'espèces aujourd'hui généralement admises bien que leur délimitation soit encore discutée: *E. phyllanthes*, *E. muelleri* ou encore *E. leptochila*. Cependant, il m'a semblé que le statut d'une autre espèce décrite lors de ces débats, *E. dunensis*, devait être clarifié. Le but de la présente note est de tenter de mieux délimiter *E. dunensis* et de préciser sa répartition ainsi que celle d'*E. muelleri*.

Les racines d'une confusion

L'histoire d'*Epipactis dunensis* est inséparable de celle d'*E. viridiflora* décrit il y a presque deux siècles et auquel personne, jusqu'à présent, ne semble avoir pu donner avec certitude une identité. Le basionyme de ce taxon, *Serapias viridiflora*, a été publié en 1804 par HOFFMANN dans sa «*Deutschland Flora*». La description est très succincte: «foliis elliptico-lanceolatis sessilibus inferne vaginantibus, floribus pendulis externe cum germine purpurascens, interne viridantibus, nectarii labio obcordato, pallide roseo, bracteis flore longioribus. Fl. dan. t. 811 ? Ad margines sylvarum; fl. Aug.»⁽¹⁾. Elle contient une référence à une figure des «*Icones Plantarum Florae Danicae*» de O.F. MÜLLER (1780), légendée *Serapias latifolia* L., et qui représente peut-être *Epipactis confusa* D.P. YOUNG (YOUNG 1953, 1970). Il ne semble pas exister d'exemplaire d'herbier connu pour *Serapias viridiflora*.

En 1830, REICHENBACH père plaça *Serapias viridiflora* dans le genre *Epipactis* en accompagnant sa combinaison d'une description tout aussi sommaire, qui ne permet pas non plus de se faire une idée précise de ce taxon⁽²⁾. Plus tard, REICHENBACH fils (1851) considéra qu'*E. viridiflora* était en fait un synonyme d'*E. helleborine* var. *varians* CRANTZ, taxon que nous appelons aujourd'hui *E. purpurata*. Bien que les descriptions d'HOFFMANN et de REICHENBACH père spécifient que les fleurs d'*Epipactis viridiflora* sont teintées de pourpre et de rose, de nombreux taxons différents vont malheureusement être déterminés comme *E. viridiflora* parce qu'ils ont des fleurs vertes ou peues colorées.

(1) Feuilles elliptiques-lancéolées, sessiles, les inférieures engainantes, fleurs pendantes, comme l'ovaire teintées de pourpre extérieurement, verdâtres en dedans, lèvre du nectaire (=épichile) obcordiforme rose pâle, bractées plus longues que la fleur. «*Flora danica*» pl. 811 ? Lisière des forêts; fleurit en août.

(2) «*E. viridiflora* (*Serap.*) HOFFM. Foliis elliptico-acuminatis amplexicaulibus, labio cordato-ovato acuto plano, petala sepalaque lanceolata ovario oblongo longiora æquante. *Serapias latifolia* b. *sylvestris* PERS. *Serap. latifolia* Fl. dan. 811. Pedales, vaginæ aretæ præcedentis, folia omnesque reliquæ partes magis elongatæ tenuioresque ut ortum e locis umbrosis indicent; flores virides plus vel minus rubicundi. In schattigen Laubwaldern in der Ebene ! Jul. Aug.» (REICHENBACH 1830: 134). (Feuilles elliptiques-acuminées embrassantes, labelle ovale-cordé aigu plan, pétales et sépales lancéolés plus longs que l'ovaire oblong. [Synonymes:] *Serapias latifolia* b. *sylvestris* PERS. *Serap. latifolia* Fl. dan. 811. Haut d'un pied, avec les gaines basales du précédent [c'est-à-dire d'*Epipactis helleborine*] les feuilles et les autres parties plus allongées et plus grêles lorsqu'il croît dans les lieux ombragés; fleurs vertes ± teintées de rougeâtre. À l'ombre des forêts de plaine. Juillet, août.).

Confusion 1. "Tout *Epipactis* à fleurs vertes est un *E. viridiflora*"

En 1868, H. MÜLLER dépeignit minutieusement et figura un *Epipactis* dont les fleurs, peu colorées, possèdent un gynostème très particulier, habituellement sans clinandre ni rostellum, avec une surface stigmatique redressée vers l'anthère, directement sous les pollinies. Il appela ce taxon autogame *Epipactis viridiflora* RCHB. (MÜLLER 1868).

D'autres éminents botanistes, par contre, par exemple IRMISCH (1842), BARLA (1868) ou encore CAMUS et al. (1908), considéraient plutôt *E. viridiflora* comme forme, variété ou sous-espèce à fleurs peu colorées d'*E. helleborine*. Cette conception fut reprise dans la plupart des Flores générales (par exemple BONNIER & DOUIN 1911-1935; ROUY 1912). En outre, c'est parfois *E. microphylla* qui était déterminé comme *E. viridiflora* (YOUNG 1958). De ce fait, *E. «viridiflora»* a été longtemps mentionné d'une grande diversité de milieux un peu partout en Europe.

Dans ce contexte, WHELDON et TRAVIS (1913) signalent la découverte de «*Helleborine viridiflora (Epipactis viridiflora RCHB.)*» à l'ouest de l'Angleterre, dans les dunes du Lancashire, sur les côtes de la mer d'Irlande (Carte 1). Ils précisent que ces plantes, strictement maritimes, croissent dans les fourrés de *Salix repens* et qu'elles avaient auparavant été déterminées comme *Epipactis helleborine*, à tort selon eux parce qu'elles sont plus précoces, autogames et très peu colorées bien qu'elles soient en plein soleil. WHELDON et TRAVIS notent cependant qu'un problème se pose: sur le continent, *E. helleborine* est aussi signalé des dunes, fleurissant dans des fourrés de *Salix repens* et, d'autre part, *E. viridiflora* est mentionné de l'intérieur des terres.

À partir du travail de WHELDON et TRAVIS, le débat sur *Epipactis viridiflora* va devenir une affaire essentiellement britannique. STEPHENSON et STEPHENSON décrivent d'abord deux formes d'«*Helleborine viridiflora*» toutes deux autogames et sans rostellum efficace, mais croissant l'une en pleine lumière dans les dunes littorales du Lancashire (*Helleborine viridiflora* f. *dunensis*), l'autre dans l'ombre des forêts calcicoles de l'île de Wight (*Helleborine viridiflora* f. *vectensis*) (STEPHENSON & STEPHENSON 1918). Ils tentent ensuite à deux reprises de classer les *Epipactis* britanniques d'après la forme de leur épichile, une approche peu efficace qui ne leur permet pas de délimiter *E. viridiflora* et ses diverses formes (STEPHENSON & STEPHENSON 1920, 1921A).

Dans une série de communications, le colonel M.J. GODFERY va réussir à clarifier en grande partie les confusions créées par les diverses conceptions d'*Epipactis viridiflora*. Il décrit d'abord une variété nouvelle, *E. viridiflora* var. *leptochila*, dont il détaille très bien les particularités du gynostème et de l'épichile. Dans sa diagnose différentielle, il utilise la pilosité de la tige comme caractère discriminant, notant que la var. *leptochila* a une tige assez pubescente au sommet alors que celle de la f. *vectensis* est quasiment glabre. Il ajoute que les f. *vectensis* et *dunensis* d'*E. viridiflora*, décrites par les STEPHENSON, lui paraissent présenter des différences plus grandes que ce qui est communément admis pour deux variétés d'une même espèce et que sa var.

leptochila lui semble avoir un gynostème assez proche d'*E. viridiflora* tel que MÜLLER l'a dépeint (GODFERY 1919).

GODFERY constate ensuite que chez la f. *dunensis*, le pollen, friable, déborde du clinandre et tombe sur le stimate, que chez la var. *leptochila*, les pollinies sortent en partie du clinandre trop petit tandis qu'elles sont totalement hors d'un clinandre quasi inexistant chez *E. viridiflora* sensu MÜLLER (1868) (GODFERY 1920). Recherchant alors *E. viridiflora* dans le sud de la France, GODFERY se rend compte que les botanistes continentaux appellent *viridiflora* des *Epipactis* à fleurs peu colorées pourvues d'un gynostème avec un rostellum efficace, identique à celui d'*E. helleborine*. Ayant trouvé des plantes correspondant exactement à la minutieuse description de MÜLLER (1868), GODFERY décrit *E. muelleri* (GODFERY 1921A), fait de la var. *leptochila* une espèce et note que le statut d'*E. viridiflora* f. *dunensis* devrait être précisé (GODFERY 1921B). Dans la foulée, les STEPHENSON modifient le statut des f. *dunensis* et f. *vectensis* d'*Helleborine viridiflora* qu'ils avaient décrites (STEPHENSON & STEPHENSON 1918) et en font des variétés d'*Epipactis leptochila* (STEPHENSON & STEPHENSON 1921B).

En 1926 enfin, GODFERY note qu'il avait accepté «*dunensis*» comme une variété d'*Epipactis leptochila* en se fiant aux observations des STEPHENSON qui avaient écrit que les mécanismes de pollinisation étaient identiques chez ces deux taxons. Constatant que ce n'est pas exact et que de nombreuses autres différences morphologiques existent entre *E. leptochila* et sa var. *dunensis*, GODFERY combine celle-ci au rang d'espèce (GODFERY 1926).

Sous l'impulsion de GODFERY donc, en quelques années, le problème de l'identification d'*Epipactis viridiflora* (HOFFMANN) REICHENBACH pat. aura considérablement évolué, avec la distinction de trois nouvelles espèces, *E. leptochila*, *E. muelleri* et *E. dunensis*. Quant à la f. *vectensis* d'*E. viridiflora* décrite par les STEPHENSON (1918), elle sera rattachée, plus tard, par YOUNG, à *E. phyllanthes* (YOUNG 1952A).

Confusion 2. “Tout *Epipactis* croissant dans des dunes littorales est un *E. dunensis*”

Nous l'avons vu, l'épithète *viridiflora* avait entraîné un grand nombre de déterminations erronées parce qu'elles étaient basées sur la coloration des fleurs. De la même manière, l'épithète *dunensis* va créer une nouvelle confusion, due à des déterminations basées cette fois sur l'habitat des plantes.

Dès 1926, *Epipactis dunensis* est signalé des dunes de la côte belge (HOUZEAU DE LEHAIE 1926; GODFERY 1933) puis, en 1928, de celles du nord de la France (MESLIN 1928) ainsi que de l'île de Usedom, sur la Baltique, dans le golfe de Poméranie, au nord de l'Allemagne, par T. STEPHENSON qui note cependant que les feuilles des plantes allemandes sont plus ovales que celles des *E. dunensis* du Lancashire (STEPHENSON 1928). Dans les grandes monographies consacrées aux Orchidées, *E. dunensis* est bientôt signalé des côtes occidentales de la Grande-Bretagne mais aussi de celles du nord de la France,



Fig. 1. *Epipactis muelleri*. Belgique, Luxembourg, Barvaux, 11.VII.1990.
(dia P. DELFORGE)



Fig. 2. *Epipactis muelleri*. Angleterre, South Northumberland, Beltingham, 23.VII.1994.
(dia P. DELFORGE)

Fig. 3. *Epipactis muelleri*. Belgique, Luxembourg, Barvaux, 11.VII.1990.
(dia P. DELFORGE)

Fig. 4. *Epipactis muelleri*. Angleterre, Cheviotland, Holy Island, 12.VII.1994.
(dia P. DELFORGE)





Fig. 5. *Epipactis dunensis*. Pays de Galles, Anglesey, Newborough, 7.VII.1993. (dia P. DELFORGE)

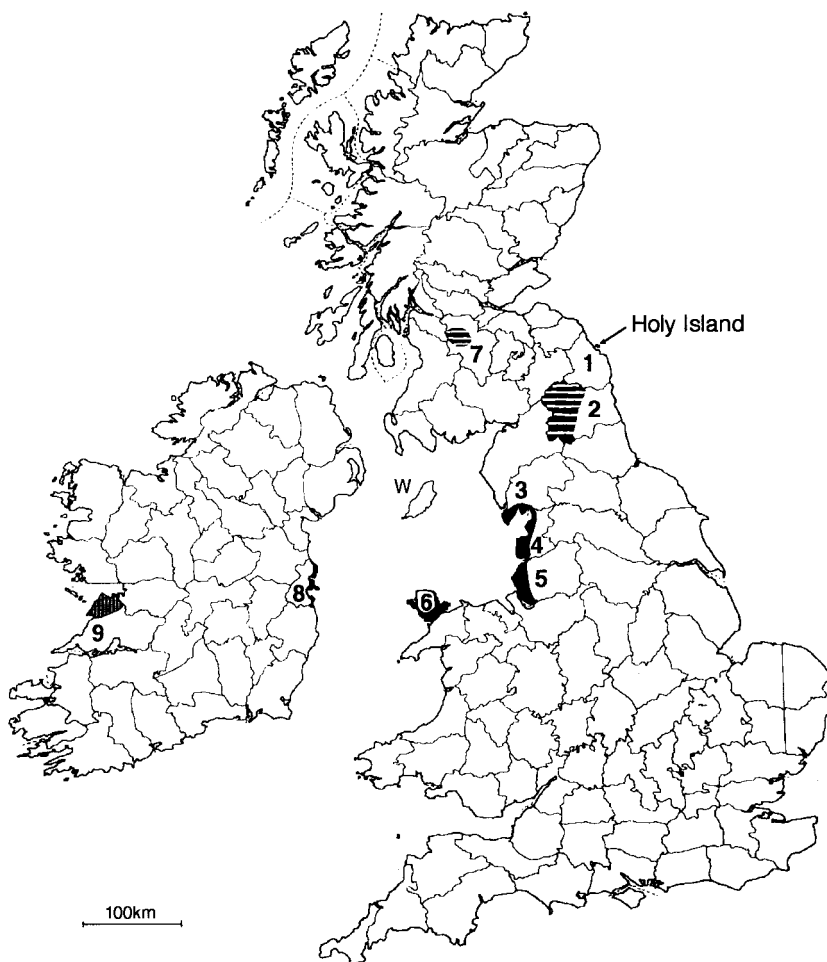


Fig. 6. *Epipactis dunensis*. Pays de Galles, Anglesey, Newborough, 7.VII.1993. (dia P. DELFORGE)

Fig. 7a. *Epipactis dunensis* (Anglesey): pédicelle floral teinté de violet. **7b.** *E. muelleri* (Holy Island): pédicelle floral vert. (dias P. DELFORGE)

Fig. 8. *Epipactis* sp. du groupe d'*E. leptochila*. Irlande, Clare, Burren, 13.VII.1993. (dia P. DELFORGE)





Carte 1. Les îles Britanniques avec les limites des vice-comtés. **Angleterre:** 1. North Northumberland (Cheviotland; Holy Island); 2. South Northumberland (vallée du South Tyne); 3. North Lancashire; 4. West Lancashire; 5. South Lancashire; W. île de Wight. **Pays de Galles:** 6. Anglesey. **Écosse:** 7. Lanarkshire. **Irlande:** 8. (comté de) Dublin; 9. Clare (massif des Burren). **Aires de répartition.** *Epipactis muelleri*: 1+2+7; *Epipactis dunensis*: 3+4+5+6+8; *Epipactis* sp. du groupe d'*E. leptochila*: 9.

de la Belgique, des Pays-Bas, du Danemark et de l'Allemagne, jusqu'en Poméranie (par exemple CAMUS & CAMUS 1921-1929; KELLER & SCHLECHTER 1928).

Comme GODFERY l'avait fait pour *Epipactis viridiflora*, un autre botaniste anglais, D.P. YOUNG, va tenter de clarifier la délimitation et donc la répartition d'*E. dunensis* (YOUNG 1949, 1952, 1953, 1958, 1962). Révisant les *Epipactis* scandinaves autogames, il décrit *E. confusa*, une espèce proche d'*E. phyllanthes*, déterminée auparavant comme *Serapias latifolia* (MÜLLER

1780), *S. viridiflora* (HOFFMANN 1804), *Epipactis dunensis* (STEPHENSON 1928) ou encore *E. persica* (NANNFELDT 1946). YOUNG note qu'*E. dunensis* diffère d'*E. confusa* notamment par sa tige pubescente et que c'est une espèce exclusivement maritime qui n'a jamais été trouvée à l'intérieur des terres. Il ajoute également que les *Epipactis* assez fréquents dans les dunes danoises et hollandaises ne sont pas des *E. dunensis* mais des formes d'*E. helleborine* (YOUNG 1953: 118).

En 1958, YOUNG révisé les exemplaires d'herbier d'*Epipactis* «*dunensis*» de Belgique, du nord de la France et des Pays-Bas et fait de nombreuses recherches sur le terrain. Il ne trouve qu'*E. palustris* et des formes d'*E. helleborine*. Il conclut que, «selon toute apparence, *E. dunensis* n'existe pas en Europe continentale mais est endémique en Angleterre, où il se trouve dans trois ou quatre localités seulement. Cette espèce est très voisine d'*E. muelleri*, dont elle se distingue par son gynostème où les pollinies se trouvent derrière le stigmate, par ses racines très grêles et par son habitat.» (YOUNG 1958). Dans une clef dichotomique qui complète ce travail, YOUNG sépare *E. dunensis* et *E. muelleri* par la structure du gynostème (muni ou non d'un clinandre) et ajoute, pour *E. muelleri*: «plantes des bois clairs, lisières des forêts» et pour *E. dunensis* «pannes humides» (YOUNG 1958: 125).

Plus tard, YOUNG reviendra sur la parenté très proche, selon lui, d'*Epipactis dunensis* et d'*E. muelleri*, ainsi que sur leur grande similitude morphologique, à l'exception de la structure du gynostème. Il réaffirmera qu'*E. dunensis* est absolument maritime tandis qu'*E. muelleri* est absolument inféodé aux zones intérieures des terres, que le premier est endémique britannique tandis que le second est signalé dans plusieurs pays d'Europe continentale, mais ne vient apparemment pas dans les îles Britanniques. Le cas échéant, il pourrait y être très facilement décelé par la structure de son gynostème (YOUNG 1962, 1970). Les *Epipactis helleborine* dunaires continentaux seront, entre-temps, décrits comme *E. helleborine* var. *neerlandica* par VERMEULEN (1949); ils sont souvent considérés aujourd'hui au rang d'espèce (DELFORGE et al. 1991; DELFORGE 1994); ceux, autogames, du Danemark, ont été décrits comme espèce indépendante sous le nom d'*E. renzii* (ROBATSCH 1988).

***Epipactis dunensis* dans les îles Britanniques**

Lorsqu'il établit qu'*Epipactis dunensis* était une espèce, GODFERY précisa son habitat et sa répartition: «Sand-dunes amongst *Salix repens*, on the coast of Lancashire and Anglesey.» (GODFERY 1926: 68) (Carte 1). Cette répartition ne connut pas de modification pendant une trentaine d'années. C'est celle que reprennent, par exemple, BROOKE et ROSE (1940) ou SUMMERHAYES (1951).

Tout en affirmant l'endémisme britannique d'*Epipactis dunensis*, YOUNG (1962) élargit sa distribution en le signalant de cinq vice-comtés: les quatre, classiques, de la côte occidentale de l'Angleterre et du pays de Galles (S., W. et N. Lancashire; Anglesey) et un, nouveau, de la côte orientale de l'Angleterre, à Holy Island (vice-comté de Cheviotland, Northumberland) (Carte 1). *E. dunensis* a été récolté dans cette dernière localité en 1958 par

A.J. SMITH, dans les fourrés de *Salix repens* des dunes. Les botanistes britanniques s'aperçoivent, d'autre part, qu'*Epipactis dunensis* peut, à Anglesey, s'installer et se maintenir dans les pinèdes artificielles plantées sur les dunes. Ces *E. dunensis* de l'ombre sont indiscernables de ceux des milieux ouverts habituels. Ils peuvent toutefois être un peu plus robustes, plus colorés et posséder des feuilles plus grandes, d'un vert plus foncé. Ils ont été décrits comme *E. dunensis* f. *pinetorum* par YOUNG (1949). Ces informations sont reprises notamment par SUMMERHAYES (1968).

Plus tard, LANDWEHR (1977, 1982) signale qu'*Epipactis dunensis* a été trouvé dans des dunes du comté de Dublin, sur la côte orientale de l'Irlande, en face du Lancashire (Carte 1), une nouvelle localité qui ne sera pas prise en compte par les orchidologues britanniques, semble-t-il, sauf par D.M.T. ETTLINGER dans un manuscrit non publié à ce jour (in litt.). Des populations rapportées à *E. dunensis* sont ensuite découvertes dans le nord de l'Angleterre, tout près de l'Écosse, à l'intérieur des terres, dans la vallée du South Tyne (S. Northumberland), en milieu forestier clair, soit sur des graviers et des alluvions, soit sur des substrats pollués par les métaux lourds d'anciennes exploitations minières. Ces nouvelles données sont précisées par RICHARDS et PORTER (1982) lorsqu'ils décrivent *E. youngiana* de cette région et qu'ils le comparent à *E. dunensis* de Holy Island et du South Tyne. Elles sont reprises par LANG (1980, 1989) et par DAVIES et al. (1988), non sans confusion puisque ces auteurs, considèrent encore apparemment que les *Epipactis* dunaires continentaux représentent *E. dunensis*. En 1993 enfin, quelques pieds d'*E. dunensis* sont signalés sous le nom d'*E. leptochila* var. *dunensis* d'un site d'Écosse, dans le Lanarkshire, à l'intérieur des terres, sur des tas de déblais d'une ancienne mine de charbon abandonnée depuis plus d'un siècle. Il fleurit là en compagnie d'*E. youngiana* et un hybride entre les deux taxons est même décelé (ALLAN & WOODS 1993).

Sur le continent, cependant, les botanistes ne restent pas inactifs. *Epipactis muelleri* est signalé dans de nombreuses régions et l'on s'aperçoit qu'il s'adapte à des biotopes très divers et que son port et même sa morphologie florale, y compris la structure du gynostème, peuvent être influencés par l'environnement où il fleurit (par exemple TESCHNER 1970, WIEFELSPÜTZ 1970). *E. muelleri* est même noté d'une station dunaire en Allemagne (REINHARDT 1985).

Visitant les populations d'*Epipactis dunensis* de Holy Island, l'«épipactologue» autrichien K. ROBATSCH note, dans un premier temps, qu'elles diffèrent fortement des populations de la côte occidentale, Lancashire et Anglesey, parce que leur gynostème a un clinandre très réduit, comme celui d'*E. muelleri* et d'*E. pontica* (ROBATSCH 1983: 28). Il écrira ensuite que cette réduction du clinandre va de pair avec l'allongement du rostellum dont la glande gluante (rostellum s.st. ou viscidie) est inefficace, un caractère que l'on retrouve chez *E. youngiana* (ROBATSCH 1988: 170-171). Cette information est reprise par BUTTLER qui attribue à *E. dunensis* deux types de gynostèmes: celui d'*E. helleborine* (type 1) et celui d'*E. muelleri* (type 2) (BUTTLER 1986, 1991). En 1995, dans un travail sur le genre *Epipactis*, ROBATSCH reviendra incidemment sur la réduction du clinandre chez les *E. dunensis* de Holy

Island, mais il en minimisera l'importance, estimant qu'il s'agit d'une mutation accidentelle rappelant *E. muelleri* et pouvant affecter parfois une population chez les espèces proches d'*E. helleborine* (ROBATSCH 1995: 138-139).

En résumé donc, en une quarantaine d'années, les botanistes s'aperçoivent qu'*Epipactis dunensis* peut croître à l'ombre, à l'intérieur des terres et qu'il peut avoir un gynostème du même type que celui d'*E. muelleri*. En même temps, ils établissent qu'*E. muelleri* peut coloniser des biotopes variés, y compris dunaires, et avoir parfois un gynostème pourvu d'un clinandre plus ou moins développé et d'un rostellum. Malgré ces nouveaux éléments, ou peut-être à cause de la confusion qu'ils créent, les déterminations ne sont pas remises en cause: *E. dunensis* reste un endémique britannique, croissant dans les dunes et *E. muelleri* une espèce forestière ou de lisière, absente des îles Britanniques, ainsi que YOUNG l'avait établi en 1962. Les conclusions de YOUNG semblent intangibles, aussi bien pour les spécialistes continentaux (par exemple SUNDERMANN 1980; BAUMANN & KÜNKELE 1982; BUTTLER 1986, 1991) que pour les botanistes britanniques (par exemple WILLIAMS et al. 1978; BLAMEY & GREY-WILSON 1989; KEBLE MARTIN 1991).

Comment expliquer cette inertie ? Il est probable qu'elle repose, en partie, sur une utilisation insuffisante de caractères réellement diagnostiques dans la description et la détermination des *Epipactis*, ce qui entraîne des difficultés de délimitation des taxons, comme cela a été évoqué et illustré par un exemple au début de cette note.

Caractères permettant de distinguer *Epipactis dunensis* et *Epipactis muelleri*

Les caractères qui permettent de mieux délimiter et distinguer les *Epipactis* sont ceux qui sont souvent qualifiés, à tort, de qualitatifs. En effet, l'utilisation des mensurations des parties végétatives et florales pour caractériser les espèces est peu opérante, particulièrement dans ce genre où l'influence des variations du milieu sur la morphologie des individus est très importante. Quatre caractères seront envisagés ici: la structure du gynostème, la pilosité de la tige, la denticulation du bord des feuilles et la coloration de la base du pédicelle floral.

1. La structure du gynostème

La structure du gynostème est un des principaux caractères utilisés pour le classement systématique des *Orchidaceae* en sous-familles, tribus, sous-tribus et genres. MÜLLER est probablement le premier à avoir songé à ce caractère pour la distinction des *Epipactis* lorsqu'il a minutieusement dépeint *Epipactis helleborine*, *E. microphylla* et l'espèce que nous appelons aujourd'hui *E. muelleri* MÜLLER (1868). Malheureusement, l'usage de la structure du gynostème comme caractère diagnostique pose des problèmes. MÜLLER lui-même notait déjà que le gynostème de son *Epipactis* pouvait avoir un clinandre et un rostellum suffisamment efficace pour permettre l'entomogamie au tout début de l'ouverture des fleurs, ce que de nombreux botanistes confirmèrent par la suite, notamment TESCHNER (1970) qui note

que cette disposition est relativement fréquente chez les *E. muelleri* qui croissent à l'ombre. D'ailleurs, beaucoup d'espèces d'*Epipactis* ont ainsi été reconnues principalement autogames et facultativement allogames, comme *E. muelleri* et *E. dunensis*, alors qu'inversement, des espèces principalement allogames sont facultativement autogames, par exemple *E. microphylla*, *E. helleborine* et même *E. palustris*. La signification évolutive de l'autogamie et la polarité, primitive ou dérivée, des divers modes de pollinisation ont fait couler beaucoup d'encre en sens très divers, dont celle de DARWIN (1877).

Il paraît assez clair aujourd'hui que les variations intraspécifiques de la structure du gynostème (forme sessile ou pédonculée de l'anthère, présence et forme du clinandre, consistance des pollinies, persistance et efficacité du rostellum, orientation et forme de la surface stigmatique) sont importantes

chez beaucoup d'espèces. Comme les modes de pollinisation découlent pour une bonne part de la structure du gynostème, ils peuvent aussi varier au sein d'une espèce, sans compter qu'ils sont parfois influencés par des conditions extrinsèques (sécheresse persistante, vent violent, absence de pollinisateurs). En conséquence, les tentatives de délimitation, de détermination et de classement des *Epipactis* sur la seule base de la structure de leur gynostème et/ou de leur mode de pollinisation se heurtent tôt ou tard à des problèmes insolubles. Ces caractères doivent certainement intervenir parfois dans la distinction de deux espèces, mais pas au premier niveau de partition.

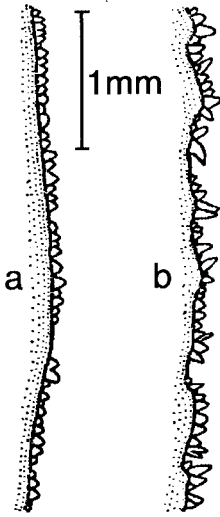


Fig. 9. Denticulation du bord des feuilles. a. *Epipactis phyllanthes*; b. *Epipactis confusa*.

(d'après YOUNG 1953)

2. La pilosité de la tige

La pilosité de la tige, particulièrement celle de la partie supérieure, est un caractère diagnostique important, utilisé depuis longtemps. GODFERY (1919) s'en sert explicitement pour distinguer *Epipactis leptochila*, à tige pubescente, d'*E. phyllanthes*, dont la tige est glabre à subglabre. La pilosité de la tige est importante, drue et très constante chez *E. palustris* et ses alliés, *E. atrorubens* et ses alliés, assez drue chez

E. helleborine et ses alliés, dont *E. dunensis*. Elle est plus fine et plus argentée chez *E. leptochila* et ses alliés. Le caractère glabre de la tige des espèces du groupe d'*E. phyllanthes* semble malheureusement moins constant.

3. La denticulation du bord des feuilles

Les feuilles et les bractées de certains *Epipactis* sont bordées de faisceaux de poils qui peuvent être réunis en petites dents hyalines plus ou moins grandes et régulières (Fig. 9). Ce caractère, qui est parfois utilisé pour délimiter des espèces de *Nigritella*, a été employé notamment par YOUNG (1953) pour distinguer les *Epipactis* autogames de Scandinavie. La comparaison de l'apparence microscopique du bord d'une feuille d'*E. persica* d'Iran, d'*E. troodi* de Chypre, d'*E. phyllanthes* d'Angleterre et du Danemark est un des critères qui

permettent à YOUNG de démontrer la présence d'*E. phyllanthes* au Danemark ainsi que l'originalité du taxon déterminé comme *E. persica* par NANNFELDT (1946) et qu'il décrit sous le nom d'*E. confusa* à cette occasion (YOUNG 1953). Il faut donc regretter que ce caractère, intéressant, ne soit que très rarement précisé dans les descriptions de nouveaux taxons. Cependant, son utilisation est parfois rendue délicate parce qu'il peut varier d'un individu à l'autre et même d'une feuille à l'autre chez un même individu (KLOPFENSTEIN et TOUSSAINT, comm. pers.; obs. pers.).

4. La coloration de la base du pédicelle floral

Dès 1952, YOUNG se rendit compte de l'intérêt de la coloration de la base du pédicelle floral pour distinguer *Epipactis phyllanthes* et *E. latifolia* (= *E. helleborine*). Dans un tableau dichotomique, il note en effet que le premier a de longs pédicelles floraux verts tandis que ceux d'*E. helleborine* sont plus courts et teintés de pourpre (YOUNG 1952). Dans un excellent travail sur les *Epipactis* du Grand-Duché de Luxembourg, REICHLING, à son tour, précise qu'*E. muelleri* a la base du pédicelle floral verte (REICHLING 1955). Ce caractère, très constant et probablement le plus tranché des quatre discutés ici, ne sera malheureusement plus beaucoup utilisé ultérieurement, même par YOUNG. Il n'apparaît pratiquement jamais dans les nombreux travaux consacrés aux *Epipactis* ni dans les descriptions de nouveaux taxons. Il a été remis à l'honneur récemment comme caractère diagnostique de base dans le traitement systématique appliqué à des espèces du genre *Epipactis*, et particulièrement de la section *Euepipactis* IRMISCH, par P. DEVILLERS au cours de plusieurs exposés (DEVILLERS in COULON 1989, 1990, 1992B; DEVILLERS in LAVALRÉE & VAN ASSCHE 1990; DELFORGE & DEVILLERS in COULON 1992A). J'ai suivi la même démarche dans le guide des Orchidées d'Europe (DELFORGE 1994).

La combinaison de l'ornementation de l'épichile, du type de pilosité de la tige et de la coloration de la base du pédicelle floral en pourpre ou en vert, permet de distinguer quatre ensembles probablement monophylétiques au sein des *Euepipactis* (3). Des reconstructions phylogénétiques ont pu être esquissées, la

(3) Lors de la rédaction, en 1990, de la partie consacrée aux *Epipactis* dans le guide des Orchidées d'Europe (DELFORGE 1994: 45-82), j'ai divisé le genre en quatre ensembles probablement monophylétiques (groupes d'*E. palustris*, d'*E. atrorubens*, d'*E. helleborine* et d'*E. phyllanthes*), le groupe d'*E. helleborine* étant lui-même subdivisé en trois sous-groupes (sous-groupes d'*E. tremolsii*, d'*E. helleborine*, d'*E. leptochila*). Les nombreux développements qu'a connus la systématique du genre depuis 1990 m'amènent à considérer le sous-groupe d'*E. leptochila* plutôt comme un groupe aujourd'hui. Je notais d'ailleurs déjà que: «Le sous-groupe d'*E. leptochila* [...] forme peut-être un groupe monophylétique à part entière...» (DELFORGE 1994: 72).

Rappelons que les caractères diagnostiques des espèces de la section *Euepipactis* sont, principalement, un hypochile cupulaire sans lobes latéraux et un épichile fixé solidement à l'hypochile. Dans cet ensemble, le groupe d'*E. atrorubens* se distingue notamment par une tige et des ovaires densément pubescents, des pédicelles floraux teintés de pourpre au moins à la base et un épichile muni de bourrelets basaux importants, très chiffonnés; le groupe d'*E. helleborine* par une tige pubescente, des pédicelles floraux teintés de violet à la base et un épichile muni de bourrelets peu importants, chiffonnés à parfois plans; le groupe d'*E. leptochila* par une tige munie d'une pilosité courte, souvent dense, blanchâtre, lui donnant une coloration et un aspect argentés, et des pédicelles floraux verts sans teinte pourpre; le groupe d'*E. phyllanthes*, par une tige glabre ou glabrescente et des pédicelles floraux teintés de jaune verdâtre.

polarité de l'état de deux de ces caractères ayant pu être déterminée par l'utilisation du genre *Cephalanthera* et de la section *Arthrochilium* IRMISCH comme groupes externes. La comparaison avec ces groupes externes permet d'établir que, chez les *Euepipactis*, la pubescence de la tige est l'état primitif, sa glabrescence l'état dérivé, et que la coloration pourpre ou violette du pédicelle floral est l'état primitif, l'absence de pigmentation pourpre l'état dérivé.

***Epipactis muelleri* dans les îles Britanniques**

Au cours de deux brèves visites à Holy Island (Northumberland, Angleterre) en 1987, P. et J. DEVILLERS avaient pu se rendre compte que les *Epipactis dunensis* des dunes de cette île avaient la base des pédicelles floraux jaune verdâtre (Fig. 7 bas) alors que dans les populations d'*E. dunensis* du Lancashire et de l'île d'Anglesey (Pays de Galles), le pédicelle floral est teinté de pourpre, comme chez *E. helleborine* (Fig. 7 haut). Mais, le 7 juillet, au premier passage, les plantes d'Holy Island commençaient à peine à développer leurs boutons floraux tandis qu'au second passage, le 1^{er} août, elles étaient complètement déflorées, ce qui n'avait pas permis l'examen rapproché de la structure florale (P. et J. DEVILLERS, comm. pers). Ils m'avaient fait part de leurs doutes sur la conspécificité des plantes de Holy Island avec celles des côtes occidentales, ce dont j'avais tenu compte lors de la rédaction de la fiche descriptive d'*E. dunensis*, en 1990 (DELFORGE 1994: 67).

En 1993, j'ai eu l'occasion d'effectuer un séjour dans le Pays de Galles et en Irlande en compagnie de F. COULON et de mon épouse; à cette occasion, nous pûmes observer minutieusement, le 7 juillet, les populations d'*E. dunensis* qui commençaient à fleurir dans les pannes et les pinèdes dunaires de l'île d'Anglesey (DELFORGE & COULON in COULON 1995). En 1994, nous effectuâmes un voyage dans le nord de l'Angleterre et en Écosse, jusqu'aux Hébrides extérieures. Le 12 juillet 1994, nous pûmes examiner plus d'une centaine d'*E. «dunensis»* en début de floraison à Holy Island. Revenant d'Écosse le 23 juillet, nous visitâmes plusieurs sites de la vallée du South Tyne dont les coordonnées nous avaient aimablement été fournies par D.M.T. ETTLINGER. Nous pûmes y observer *E. youngiana* ainsi qu'une vingtaine d'*E. «dunensis»* de milieux forestiers de l'intérieur des terres. Ces observations ont fait l'objet d'un exposé lors d'une séance d'hiver de la Section Orchidées d'Europe, le 28 janvier 1995.

Les principaux caractères observés à ces diverses occasions sont résumés au tableau 1. Les *Epipactis* de Holy Island (milieux dunaires ouverts) et de Beltingham (South Tyne, milieux forestiers clairs), déterminés habituellement comme *E. dunensis*, y sont comparés avec *E. muelleri* (milieux forestiers clairs, province de Luxembourg, Belgique) et avec *E. dunensis* (milieux dunaires ouverts et pinèdes, Anglesey, Pays de Galles).

Il ressort de cette comparaison (voir aussi Figs 1-7) que les *Epipactis «dunensis»* du Northumberland (Holy Island et vallée du South Tyne) possèdent la plupart des caractères diagnostiques d'*E. muelleri* (groupe d'*E. leptochila*) et ne représentent très vraisemblablement pas *E. dunensis*

Tableau 1. Caractères comparés d' <i>Epipactis dunensis</i> et d' <i>E. muelleri</i> (obs. pers.)					
Origine:	<i>Epipactis dunensis</i> (Anglesey)		<i>E. «dunensis»</i> (Northumberland)		<i>E. muelleri</i> (Belgique)
Localité:	Newborough	Newborough	Holy Island	Beltingham	Barvaux
Milieu:	dunes	pinède	dunes	forêt claire	forêt claire
nbre ind.:	15	5	20	8	15
1. Couleur base pédicelle:	violet	violet	vert / vert jaunâtre	vert jaunâtre	vert / vert jaunâtre
2. Pilosité sommet tige:	assez épaisse grisâtre	assez épaisse grisâtre	assez fine argentée	fine argentée	assez fine argentée
Affinités (car. 1 + 2):	groupe d' <i>Epipactis helleborine</i>		groupe d' <i>Epipactis leptochila</i>		
3. Denticulation bord feuilles:	fine régulière 0,03-0,06 mm		très fine, régulière imperceptible parfois 0,01-0,05 mm		très fine, régulière 0,02-0,04 mm
4. Couleur dans hypochile:	brun / brun rougeâtre	brun / brun noirâtre	brun assez clair et parfois vert	brun / brun ± clair	brun / brun ± rouge
5. Rostellum:	présent dans le bouton floral puis évanescent		absent		présence rare dans le bouton
6. Clinandre:	bien développé derrière la surface stigmatique		très petit à nul		
7. Pollinies:	dans le clinandre		(presque) totalement hors du clinandre		
8. Orientation de la surf. stig.:	tournée vers l'hypochile		généralement redressée vers l'anthère directement sous les pollinies		
9. Mécanisme de fécondation:	pollinies devenant friables; des grains de pollen, débordant du clinandre, tombent sur le haut du stigmate		pollinies ± friables, reposant parfois par la base sur la surface stigmatique; maintenues in situ par le développement de tubes polliniques		

(groupe d'*E. helleborine*). Les ressemblances entre les plantes de Beltingham et celles de Belgique, qui proviennent de milieux comparables, sont frappantes (Figs 1-2). Dans les sites soumis à des conditions extrêmes que sont les pannes dunaires exposées au soleil et au vent, *E. dunensis* à Anglesey et les plantes de Holy Island ont un port, une coloration générale et des dimensions semblables (Figs 2, 5); la similitude morphologique générale entre *E. muelleri* et *E. dunensis* avait été soulignée à maintes reprises par YOUNG, nous l'avons vu.

Mais l'examen rapproché des parties florales (Figs 3, 4, 6, 7) permet néanmoins de bien distinguer en l'occurrence les deux taxons: coloration du pédicelle floral, structure du gynostème, denticulation du bord des feuilles et pilosité de la tige montrent que les plantes du Northumberland représentent non des *E. dunensis* mais très probablement des *E. muelleri* ou un taxon très proche de celui-ci. Seuls, le nombre chromosomique publié par ROBATSCH (1988) et la coloration de l'intérieur de l'hypochile, quelquefois verte au lieu

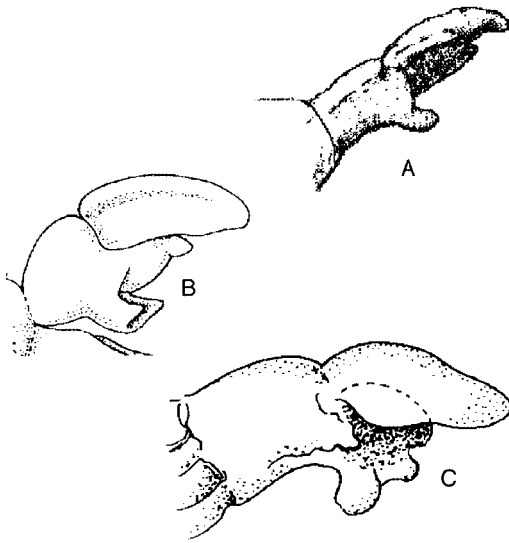


Fig. 10. A. Gynostème d'*Epipactis «viridiflora»* d'Allemagne (MÜLLER 1868: Taf. 1, 27). B. Gynostème d'*Epipactis «leptochila var. dunensis»* d'Écosse (ALLAN & WOODS 1993: 41, Fig. 35b). C. Gynostème d'*E. muelleri* de Belgique (E. KLOPFENSTEIN in DELFORGE 1994: 45, Fig. 6c). Bien que ces trois gynostèmes ne soient pas représentés sous le même angle ni par le même dessinateur, on remarquera qu'ils ont tous une surface stigmatique redressée vers l'anthere qui semble assez surplombante. Cependant, les pollinies du gynostème B (Écosse), qui ne sont pas représentées, sont peut-être cachées dans un clinandre.

Fig. 35b), reproduit ci-dessus fig. 10B, représente un gynostème pourvu d'une surface stigmatique semblant redressée vers l'anthere qui la surplombe, une disposition similaire à celle du gynostème d'*E. muelleri* comme le démontre les dessins réalisés à partir d'une plante allemande par MÜLLER (1868) et d'une plante belge par E. KLOPFENSTEIN (in DELFORGE 1994). Avec les nombreuses autres similitudes, ces indices peuvent indiquer que cette plante écossaise représente probablement, elle aussi, *E. muelleri*.

Un *Epipactis* du groupe d'*E. leptochila* dans les Burren (Irlande, comté de Clare) ?

Le voyage qui nous permit d'observer *Epipactis dunensis* à Anglesey, en 1993, se prolongea en Irlande. Nous avons observé, dans les Burren (comté de Clare), un *Epipactis* apparemment non signalé d'Irlande jusqu'à présent. Les Burren, sur la côte occidentale irlandaise (Carte 1), sont une formation géologique remarquable constituée de grandes tables érodées de calcaire carbonifère formant d'immenses lapiaz colonisés, jusqu'au niveau de la mer, par des plantes boréo-alpines comme *Gentiana verna* ou *Dryas octopetala* et par des plantes méridionales comme *Arbutus unedo*; la végétation y est sou-

de brunâtre à Holy Island, ne correspondent pas strictement à *E. muelleri*. Au stade actuel donc, il paraît tout à fait justifié de rattacher à *E. muelleri* les populations du Northumberland déterminées jusqu'à présent comme *E. dunensis*.

Restent les quelques individus d'*Epipactis leptochila* var. *dunensis* signalés d'Écosse sur un ancien site minier boisé, à l'intérieur des terres (ALLAN & WOODS 1993). Les deux photos du même individu illustrant cette mention montrent une plante de port et de coloration très semblables à ceux des *Epipactis* de milieu forestiers. Examinés à la loupe, ces clichés révèlent des pédicelles floraux qui ne semblent pas tachés de pourpre et des gynostèmes qui pourraient être pourvus d'un petit clinandre. Cependant, le dessin qui illustre la clef (ALLAN & WOODS 1993: 41,

vent dominée par *Teucrium scorodonia* et *Geranium sanguineum* (COULON 1995). Les orchidées montrent également cette curieuse juxtaposition entre flores méridionale et septentrionale, avec la présence simultanée de *Neotinea maculata*, espèce méditerranéo-atlantique qui possède là quelques stations isolées vraisemblablement rélictuelles, et de *Dactylorhiza okellyi*, une endémique britannique du groupe de *D. fuchsii*.

Du 12 au 14 juillet 1994, nous avons pu observer, sur deux sites des Burren, *Epipactis atrorubens* en pleine floraison. Il était accompagné, sur un des deux sites, par un individu d'un *Epipactis* beaucoup plus tardif, n'appartenant ni au groupe d'*E. atrorubens*, ni à celui d'*E. helleborine*. Sur un autre site, nous avons revu six pieds de ce taxon, également en boutons. Les deux sites, très semblables, sont constitués par des lapiaz calcaires non littoraux, en partie envahis par des noisetiers et où nous avons noté *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Ceterach officinarum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Blackstonia perfoliata*, *Dryas octopetala*, *Geranium sanguineum*, *G. lucidum*, *Briza intermedia*, *Sesleria caerulea*, ainsi que les orchidées *Anacamptis pyramidalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. okellyi*, *Epipactis atrorubens*, *Gymnadenia conopsea* et *Listera ovata*. Le premier site est à environ 2 km à l'est de Carran, à 100 m d'altitude; le second, à 3 km au sud-ouest de Cappaghmore, à 120 m d'altitude.

Les principales caractéristiques de cet *Epipactis*, à ce stade de croissance où les boutons floraux sont encore très petits, peuvent être décrites de la manière suivante (Figs 8, 11): plante grêle, haute de 25-40 cm, de coloration générale vert jaunâtre, sans teinte violette sauf au niveau des gaines de la base de la tige. Tige grêle et flexueuse, jaunâtre, pubescente de manière parfois éparse dans la partie basale, plus régulièrement dans la partie sommitale. Jusqu'à 10 feuilles caulinaires ± distiques, dressées, un peu arquées, canaliculées, embrassantes, les bords ondulés, terminés par une rangée d'assez petites dents hyalines irrégulières, longues de 0,03-0,1 mm; les feuilles médianes les plus grandes, étroitement lancéolées, bien plus longues que les entre-noeuds; la plus grande feuille pouvant mesurer jusqu'à 70 mm de long et 29 mm de large; les 1-3 feuilles supérieures bractéiformes. Inflorescence lâche, pauciflore, subunilatérale. Bractées foliacées dépassant les boutons floraux à ce stade de croissance. Jusqu'à une vingtaine de boutons floraux dressés. Pédicelle floral court, glabre, vert jaunâtre. Ovaire pubescent, vert foncé. Bouton floral glabre, vert plus clair que l'ovaire. Pétales vert jaunâtre sur les deux faces à ce stade. Hypochile hémisphérique cupulaire, brunâtre en dedans. Épichile cordiforme, assez acuminé, paraissant orné de gibbosités basales relativement importantes. Rostellum présent. Clinandre paraissant en cours de développement. Surface stigmatique orientée vers l'hypochile, comme chez *E. helleborine*. La floraison doit se situer au plus tôt au début du mois d'août.

La pilosité de la tige et la couleur jaune verdâtre de la base du pédicelle semblent indiquer que ce taxon appartient au groupe d'*Epipactis leptochila*. La présence d'un rostellum et d'une surface stigmatique orientée vers l'hypochile sont des caractères qui ne peuvent pas être utilisés pour une détermination plus précise dans la mesure où ils sont observés après dissection de très jeunes boutons floraux de sorte que leur devenir, une fois la fleur ouverte,

HERBARIUM Pierre DELFORGE

ORCHIDACEAE

nom: *EPIPACTIS* ? (gr. *E. leptochila*)

date: 13 VII. 1993 n° 9334

pays: Hb région: Clare

province: Burren

localité: LK E. Carran (93633)

altitude: 100 m. biotope: Lapiag

leg. & det. P. DELFORGE 1993

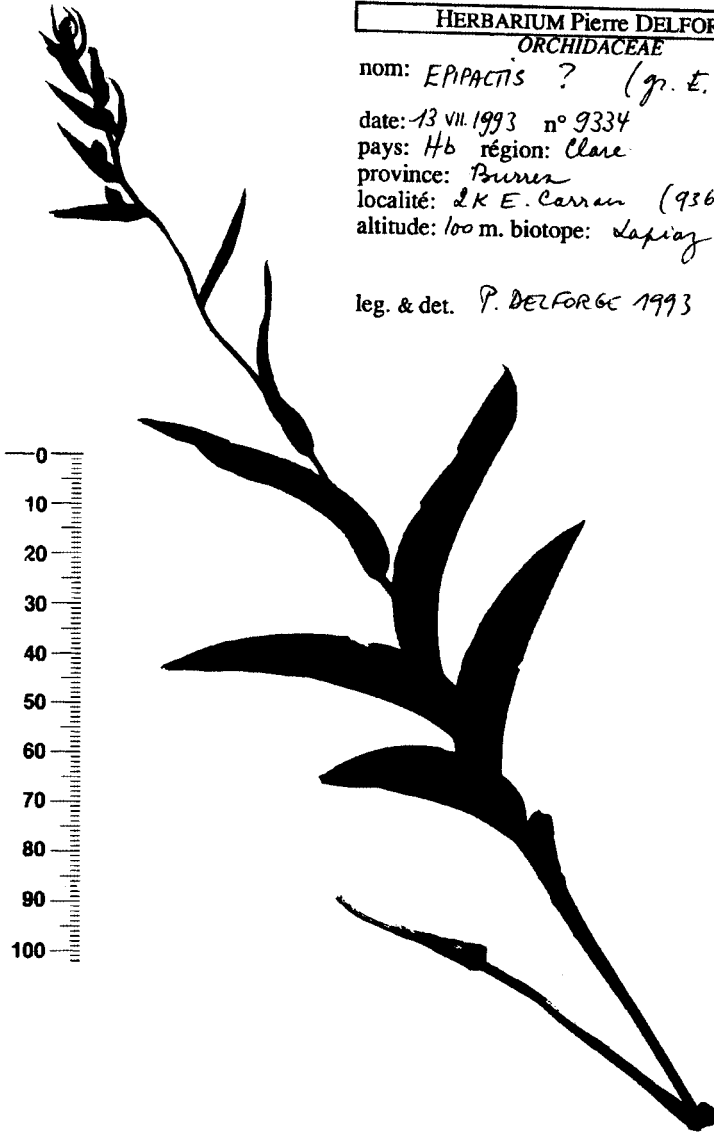


Fig. 11. Exsiccata de l'*Epipactis* sp. du groupe d'*E. leptochila*. Irlande, Clare, Burren, 13.VII.1993.

n'est pas connu. De même, le développement éventuel du clinandre n'a pas pu être apprécié. Quant à la denticulation irrégulière du bord des feuilles, assez différente de celle d'*E. muelleri*, c'est un caractère parfois variable, assez difficile à utiliser, nous l'avons vu. Dans l'état actuel des observations, l'identité du taxon des Burren avec *E. muelleri* ne peut être ni affirmée, ni totalement exclue. Il paraît toutefois assez clair que nous n'avions pas affaire à des *E. atrorubens* hypochromes, une détermination qui aurait déjà été faite auparavant (D.M.T. ETTLINGER in litt.). En effet la floraison plus tardive d'au moins un mois, la pilosité moins dense, le pédicelle et le bouton floral glabres, la coloration vert foncé de l'ovaire alors que le bouton floral et la base du pédicelle sont vert jaunâtre, permettent d'écarter assez vraisemblablement cette hypothèse.

Remerciements

Pierre et Jean DEVILLERS (Bruxelles) ont attiré mon attention sur les *Epipactis* d'Holy Island et m'ont indiqué leur localisation ainsi que celles des *E. dunensis* d'Anglesey; les échanges de vues avec eux sur le genre *Epipactis*, lors de conférences, de discussions ou de sorties sur le terrain, ont été d'un intérêt inestimable. Derek M.T. ETTLINGER (Dorking, Surrey, Angleterre) m'a fourni les coordonnées des sites de la vallée du South Tyne ainsi que de nombreux commentaires personnels sur les *Epipactis* britanniques. Des suggestions très pertinentes ont été également faites par Eliza KLOPFENSTEIN, qui a vu, pour les peindre, beaucoup d'*Epipactis* sous sa loupe binoculaire, et par Philippe TOUSSAINT (Bruxelles). Par son sens aigu du questionnement, Françoise COULON (Rhode-Saint-Genève), notre Présidente, a su, sur le terrain, m'obliger à la plus grande précision possible dans l'observations des faits. Grâce à sa présence et à celle de Claude DELFORGE, les deux voyages effectués dans les îles Britanniques ont été à la fois agréables, botaniquement efficaces et d'un niveau culturel élevé. À toutes et à tous, je voudrais dire ma profonde gratitude et mon amitié.

Bibliographie

- ALLAN, B. & WOODS, P., 1993.- Wild Orchids of Scotland: 135p. Royal Botanic Garden Edinburgh, HMSO, Edinburgh.
- BARLA, J.B., 1868.- Flore illustrée de Nice et des Alpes-Maritimes. Iconographie des orchidées: 83+63pl. Caisson et Mignon, Nice.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BLAMEY, M. & GREY-WILSON, C., 1989.- The illustrated Flora of Britain and northern Europe: 544p. Hodder & Stoughton, London.
- BONNIER, G. & DOUIN, R., 1911-1935.- Flore complète illustrée de France, Suisse et Belgique: 1401+729pl. Paris.
- BROOKE, B.J. & ROSE, F., 1940.- A new British species of *Epipactis*. *J. Bot. (London)* **78**: 81-89.
- 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., BERGON, P. & CAMUS, A., 1908.- Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces russes transcaspiennes: 484+32pl. Paris.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A., 1921-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 133 pl., 559+72p. Lechevalier, Paris.
- CHAS, É. & TYTECA, D., 1992.- Un *Epipactis* méconnu de la flore de France. *L'Orchidophile* **22**: 7-15.
- COULON, F., 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges (Orchid. 3)* **70**: 65-72.

- COULON, F., 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges (Orchid. 4)* **71**: 65-73.
- COULON, F., 1992A.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1989-1990. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 65-70.
- COULON, F., 1992B.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1990-1991. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 145-154.
- COULON, F., 1995.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 1993-1994. *Natural. belges (Orchid. 8)* **76**: 65-77.
- DARWIN, C., 1877.- The various contrivances by which orchids are fertilized by insects: 2nd ed., 365p. London.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A., 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p. The Hogarth Press, London.
- DELFORGE, P., 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **72**: 99-101.
- GEVAUDAN [sic], A. & ROBATSCH, K., 1994.- *Epipactis rhodanensis* A. GEVAUDAN & K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Frankreich. *Jour. Eur. Orch.* **26**: 94-104.
- GÉVAUDAN, A. & ROBATSCH, K., 1994.- Le nouvel *Epipactis* du Rhône, *Epipactis rhodanensis* A. GÉVAUDAN & K. ROBATSCH. *L'Orchidophile* **25**: 109-114.
- GODFERY, M.J., 1919.- *Epipactis viridiflora* REICH. *J. Bot. (London)* **57**: 37-42.
- GODFERY, M.J., 1920.- *Epipactis viridiflora* REICH. *J. Bot. (London)* **58**: 33-38.
- GODFERY, M.J., 1921A.- A new european *Epipactis*. *J. Bot. (London)* **59**: 101-106.
- GODFERY, M.J., 1921B.- *Epipactis leptochila* GODF. *J. Bot. (London)* **59**: 146-147.
- GODFERY, M.J., 1926.- *Epipactis dunensis* GODF. *J. Bot. (London)* **64**: 65-68.
- GODFERY, M.J., 1933.- Monograph and iconograph of native British *Orchidaceae*: 259p. Cambridge University Press, Cambridge.
- HOFFMANN, G.F., 1804.- Deutschlands Flora oder Botanisches Taschenbuch für das Jahr 1804. Erlangen.
- HOUZEAU DE LEHAIE, J., 1926.- Notes préliminaires sur la variation chez les Orchidées belges. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **59**: 89-94.
- IRMISCH, T., 1842.- Bemerkungen über die *Epipactis*arten der deutschen Flora. *Linnaea* **16**: 417-462.
- KEBLE MARTIN, C., 1991.- The New Concise British Flora: 247p. Bloomsbury Books, London.
- KELLER, G. & SCHLECHTER, R., 1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304+38 Taf. *Fedde Repert.*, Sonderbeih.
- LANDWEHR, J., 1977.- Wilde orchideeën van Europa (2 vol.): 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J., 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe (2 vol.): 587p. Piantanida, Lausanne.
- LANG, D., 1980.- Orchids of Britain - A field guide: 213p. Oxford University Press, Oxford.
- LANG, D., 1989.- A Guide to the Wild Orchids of Great Britain and Ireland: 233p. Oxford University Press, Oxford, New York.
- LAWALRÉE, A. & VAN ASSCHE, J., 1989.- Colloque «Orchidées d'Europe - Systématique - Ecologie - Protection» (Bruxelles, le 25 février 1989): conclusions. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11**: 157-160.
- MESLIN, R., 1928.- *Epipactis dunensis* GODF. on the French coast *J. Bot. (London)* **66**: 217-218.
- MÜLLER, H., 1868.- Beobachtungen an westfälischen Orchideengattung. *Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Reint. Westf.* **25**: 1-62.
- MÜLLER, O.F., 1780.- Icones Plantarum... Florae danicae. Volumen quintum, Fasc. XIV. Havnia.
- NANNFELDT, J.A., 1946.- Tre för Norden nya *Epipactis*-arter, *E. persica* HAUSSKN., *E. leptochila* (GODF.) GODF. och *E. purpurata* SM. *Bot. Not.*: 1-28.
- REICHENBACH, H.G. fil., 1851.- Icones Florae Germanicae et Helveticae simul Pedemontanae, Lombardoveneticae, Istriacae, Dalmaticae, Hungaricae, Transsylvanicae, Borussiae, Danicae, Belgicae, Hollandicae, Alsaticae ergo Mediae Europae. Vol XIII-XIV: 194+170pl., Lipsiae.
- REICHENBACH, L., 1830-1832.- Flora germanica excursoria. Insunt plantæ Acroblastæ et Phylloblastæ. Lipsiae.

- REICHLING, L., 1955.- Les *Epipactis* de la Flore Luxembourgeoise. *Arch. Inst. Grand-Ducal Luxembourg* NS 22: 123-145.
- REINHARDT, J., 1985.- Bemerkungen zum Vorkommen der *Epipactis leptochila* GODF. und *Epipactis muelleri* GODF. im Dün - eine Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse aus den Jahren 1979-1984. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR*. 14: 70-75.
- RICHARDS, A.J. & PORTER, A.F., 1982.- On the identity of a Northumberland *Epipactis*. *Watsonia* 14: 121-128.
- ROBATSCH, K., 1983.- Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 36: 25-32.
- ROBATSCH, K., 1988.- Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Epipactis*-Arten (Orchidaceae). *Linzer biol. Beitr.* 20 (1): 161-172.
- ROBATSCH, K., 1995.- Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Epipactis*-Arten (Orchidaceae) und zur Evolution der Autogamie bei europäischen und asiatischen Gattungen der Neottioideae. *Jour. Eur. Orch.* 27: 125-177.
- ROUY, G., 1912.- Flore de France. XIII: 8+548p. Deyrolle, Paris.
- STEPHENSON, T., 1928.- *Epipactis dunensis*. *J. Bot. (London)* 66: 273-274.
- STEPHENSON, T. & STEPHENSON, T.A., 1918.- A new form of *Helleborine viridiflora*. *J. Bot. (London)* 56: 1-4.
- STEPHENSON, T. & STEPHENSON, T.A., 1920.- The genus *Epipactis* in Britain. *J. Bot. (London)* 58: 209-213.
- STEPHENSON, T. & STEPHENSON, T.A., 1921A.- *Epipactis latifolia* in Britain. *J. Bot. (London)* 59: 33-39.
- STEPHENSON, T. & STEPHENSON, T.A., 1921B.- *Epipactis viridiflora*. *J. Bot. (London)* 59: 205.
- SUMMERHAYES, V.S., 1951.- Wild orchids of Britain, 352p. Collins, London.
- SUMMERHAYES, V.S., 1968.- Wild orchids of Britain: 2nd ed., 366p. Collins, London.
- SUNDERMANN, H., 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmorsow, Hildesheim.
- TESCHNER, W., 1970.- *Epipactis muelleri* GODF. in Jugoslawien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 163-165.
- TYTECA, D., 1994.- Note sur les *Epipactis* du Vaucluse. *L'Orchidophile* 25 (112): 135-140.
- TYTECA, D. (coll. GÉVAUDAN, A. & MARTIN, R.), 1994.- Notes sur les *Epipactis* du Vaucluse - Rectificatif et addendum. *L'Orchidophile* 25 (113): 171-172.
- TYTECA, D. & DUFRÈNE, M., 1994.- Biostatistical Studies of Western European Allogamous Populations of the *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ Species Group (Orchidaceae). *Systematic Botany* 19 (3): 424-442.
- VERMEULEN, P., 1949.- Varieties and forms of Dutch orchids. *Nederl. Kruidk. Arch.* 56: 204-242.
- WHELDON, J.A. & TRAVIS, W.G., 1913.- *Helleborine viridiflora* in Britain. *J. Bot. (London)* 51: 343-346.
- WIEFELSPÜTZ, W., 1970.- Über die Blütenbiologie der Gattung *Epipactis*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 53-69.
- WILLIAMS, J.G., WILLIAMS, A.E. & ARLOTT, N., 1978.- A field guide to the orchids of Britain and Europe with North Africa and the Middle East: 176p. Collins, London.
- YOUNG, D.P., 1949.- Studies in the British *Epipactis*. I. *Epipactis dunensis* and *E. pendula*; II. The differentiation of *E. pendula* from *E. vectensis*. *Watsonia* 1(1948): 102-113.
- YOUNG, D.P., 1952.- Studies in the British *Epipactis*. III. *Epipactis phyllanthes* G.E. SM., an overlooked species. *Watsonia* 2: 253-259.
- YOUNG, D.P., 1953.- Autogamous *Epipactis* in Scandinavia. *Bot. Not.* 3: 253-270.
- YOUNG, D.P., 1958.- Le genre *Epipactis* en Belgique. *Bull. Jard. Bot. Etat.* 28: 123-127.
- YOUNG, D.P., 1962.- Studies in the British *Epipactis*. V. *Epipactis leptochila*; with some notes on *E. dunensis* and *E. muelleri*. *Watsonia* 5(3): 127-135.
- YOUNG, D.P., 1970.- Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 143-52.