

Epipactis phyllanthes G.E. SMITH
en France et en Espagne - Données nouvelles,
révision systématique et conséquences
taxonomiques dans le genre *Epipactis*

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE P.- *Epipactis phyllanthes* G.E. SMITH in France and Spain - New data, systematic revision and taxonomical consequences inside the genus *Epipactis*. Research in France (Charente-Maritime, Gironde, Landes) and Spain (Cantabria) has led to the rediscovery of *E. phyllanthes* North of Bayonne (Landes) and has allowed to notice that the delimitation of *E. phyllanthes* and its varieties are still difficult beside other newly described autogamous French and Spanish species as *E. rhodanensis* and *E. campeadorii*. The main taxonomical changes of *E. phyllanthes* since its description in 1852 are evoked as well as some past errors of determination. Comparison with Britain and Belgian *E. phyllanthes* shows that the populations of Cantabria, Landes, and Gironde belong to *E. phyllanthes* var. *vectensis* and var. *pendula* as delimited by YOUNG. It is not the case for the populations of the Oléron island (Charente-Maritime) and Vendée, distinguished mainly by the frequent presence of a well developed glandular rostellum sometimes efficient. This last taxon is described here as a new variety, *E. phyllanthes* var. *olarionensis*. To make more accurate the description of the pilosity of the rachis, data for different *Epipactis* species are given, based on the length and the density by mm² of the different elements constituting the pilosity. Attention is also drawn to the minute serration of the edge of the leaves which is depicted. With that new precisions, the delimitation of *E. phyllanthes* beside *E. rhodanensis* and *E. campeadorii* is clarified again. The large morphological variation constated inside the species *E. phyllanthes* makes necessary a reappraisal of the status of some *Epipactis* taxa for taxonomic consistency; to exemplify, the varietal rank is proposed for *E. muelleri* var. *peitzii* and *E. albensis* var. *fibri*. The determination of the unique individual of *E. phyllanthes* discovered in 1995 near Arles (France, Bouches-du-Rhône) in a very mediterranean site is revised; that specimen does not seem to belong to *E. phyllanthes*, which appears as a strictly Atlantic taxon.

Key-Words: *Orchidaceae*, genus *Epipactis*, *Epipactis phyllanthes*, *E. phyllanthes* var. *olarionensis* var. nov., *E. campeadorii*, *E. rhodanensis*, *E. muelleri* var. *peitzii* comb. et stat. nov., *E. albensis* var. *fibri* comb. et stat. nov. Atlantic flora; flora of Spain, flora of Cantabria; flora of France, flora of departments of Bouches-du-Rhône, Charente-Maritime, Gironde, Landes, Vendée.

Introduction

Le genre *Epipactis* a toujours été considéré comme un genre difficile du fait qu'il est constitué par des espèces à la fois très voisines et capables de prendre des aspects fort différents en fonction des milieux qu'elles colonisent et des

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

Manuscrit déposé le 24.VIII.1997, accepté le 29 août 1997.

fluctuations édaphiques et saisonnières de ceux-ci. Les variations morphologiques inter- et intrapopulationnelles sont probablement aussi générées et amplifiées par la fréquence élevée dans le genre de l'autogamie accidentelle, facultative ou exclusive. De plus, de nombreuses espèces ont été publiées, parfois récemment, sans illustration suffisante ou sans que soient mis en évidence les caractères réellement diagnostiques permettant de distinguer le nouveau taxon de tous ceux déjà décrits et de cerner ses affinités. Il y a donc eu et il y a encore un certain nombre de confusions autour de l'identité de beaucoup d'*Epipactis*.

Parmi les *Epipactis* à l'histoire taxonomique mouvementée, *Epipactis phyllanthes* occupe une place de choix; les péripéties qui ont entouré sa délimitation ont été une affaire essentiellement britannique. Cependant, en France, plusieurs nouvelles espèces viennent d'être décrites (GÉVAUDAN & ROBATSCH 1994A, B; SCAPPATICCI et ROBATSCH 1995; AUBENAS et al. 1996). Par leur port, leur teinte générale et leurs fleurs autogames peu colorées, elles peuvent évoquer *E. phyllanthes*, de sorte que les botanistes qui tentent de préciser leur répartition sont parfois confrontés à des mentions d'*E. phyllanthes*, anciennes ou récentes, qui paraissent problématiques (par exemple ESCOUBEYROU & LEWIN 1997).

Le but du présent travail est, au travers d'observations personnelles effectuées récemment en Angleterre, en Belgique, en France et en Espagne, de tenter de mieux préciser encore la délimitation des différentes variétés d'*Epipactis phyllanthes*, de les différencier d'espèces récemment décrites avec lesquelles elles pourraient être éventuellement confondues et enfin de tirer, pour d'autres taxons du genre, quelques conséquences taxonomiques à partir de l'amplitude de variation constatée chez *E. phyllanthes*.

***Epipactis phyllanthes*, un siècle de tribulations**

Epipactis phyllanthes fut décrit en 1852 par G.E. SMITH dans une note du *Gardeners' Chronicle* accompagnée d'une longue diagnose où la nouvelle espèce est minutieusement comparée à *E. «latifolia»* (= *E. helleborine*). Bien qu'ayant près de 150 ans, cette diagnose pourrait encore servir de modèle à bien des descriptions modernes puisque SMITH relève déjà les différences de pilosité de la tige, plus drue chez *E. helleborine*, et de coloration du pédicelle, vert chez *E. phyllanthes*, pourpre chez *E. helleborine* (SMITH 1852).

Les plantes décrites par SMITH, observées à Phyllis Wood (Sussex, Angleterre) en 1838 et 1839, sont des morphes extrêmes, robustes mais aux fleurs munies d'un labelle indifférencié, pétaloïde, ce qui fit longtemps considérer *E. phyllanthes* comme une forme accidentelle, dégénérée d'*E. helleborine* (Fig. 1). Bien entendu, ainsi que tout *Epipactis* à fleurs vertes ou peu colorées, il est également signalé comme *E. viridiflora* (cf. DELFORGE 1995A). C'est donc comme forme *vectensis* d'«*Helleborine*» (= *Epipactis viridiflora* que T. et T.A. STEPHENSON vont décrire de l'île de Wight, en 1918, un taxon grêle, de couleur générale vert jaunâtre, aux fleurs pendantes, autogames, munies d'un labelle à hypochile relativement réduit, de pollinies friables et d'un rostellum rudimentaire, non efficace, disparaissant déjà dans le bouton floral (STEPHENSON & STEPHENSON 1918). Des populations de plantes semblables sont ensuite

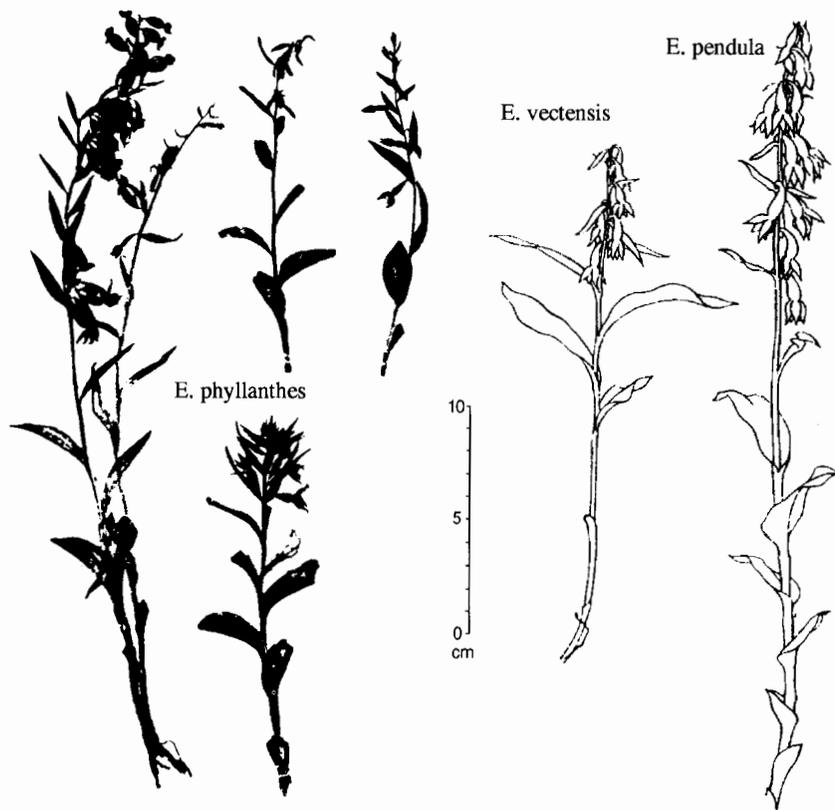


Fig. 1. Types d'herbier d'*Epipactis phyllanthes* récoltés par G.E. SMITH à Phyllis Wood et dessins d'*E. vectensis* et d'*E. pendula* par C. THOMAS. Les différences de port et de taille des plantes ainsi que de grandeur et de forme des feuilles montrent la grande amplitude de variation de ces taxons qui sont aujourd'hui considérés comme trois variétés d'*E. phyllanthes*.

(d'après THOMAS 1941 et YOUNG 1952)

signalées ailleurs dans les îles Britanniques, notamment en Angleterre, dans le Kent, où elles seront considérées comme des *E. leptochila* dégénérés (GODFREY 1933).

EN 1940, BROOKE et ROSE décrivent une nouvelle espèce, *Epipactis vectensis* (Fig. 1), dotée de la plupart des caractères d'*E. viridiflora* f. *vectensis* de T. et T.A. STEPHENSON (1918) auxquels ils se réfèrent explicitement; ils comparent leur nouvelle espèce à *E. leptochila* et à *E. dunensis*, qui leur paraissent différents mais, de leur propre aveu, ils ne parviennent pas à cerner les affinités de leur *E. vectensis* avec les autres espèces du genre (BROOKE & ROSE 1940).

EN 1941, C. THOMAS va décrire à son tour une nouvelle espèce, *E. pendula*, trouvée dans les dunes du Pays de Galles du Sud. Elle serait voisine, selon lui, d'*E. vectensis*, mais plus robuste, plus florifère et avec des feuilles plus courtes et des fleurs très pendantes, munies d'un périanthe plus acuminé; il note que le

gynostème et le labelle d'*E. vectensis* flétrissent très vite, alors que les sépales et les pétales restent longtemps verts sur la capsule (THOMAS 1941) (Fig. 1).

À partir de 1948, D.P. YOUNG va revoir tous les *Epipactis* britanniques; il remarque la similitude superficielle générale entre *E. pendula* et *E. dunensis* mais montre qu'*E. pendula* diffère d'*E. dunensis* par des caractères importants: chez *E. pendula*, la tige est presque glabre, même dans sa partie supérieure, tandis que celle d'*E. dunensis* est velue; d'autre part, le bord des feuilles d'*E. pendula* est irrégulièrement cilié tandis que celui d'*E. dunensis* est muni de

petites papilles régulières invisibles à l'œil nu. D'autres différences au niveau du rhizome, de la structure des fleurs et des graines sont encore évoquées et YOUNG note aussi, chez *E. pendula*, l'extraordinaire persistance du périanthe sur l'ovaire, labelle et gynostème exceptés, alors que les graines sont déjà à maturité (YOUNG 1949).

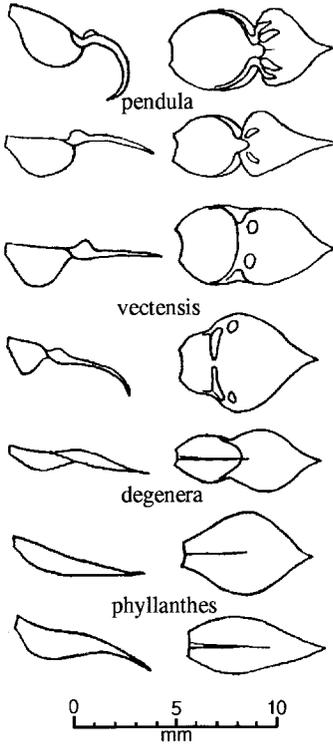


Fig. 2. Labelles des quatre variétés d'*Epipactis phyllanthes* selon YOUNG (1952).

constate enfin qu'*E. cambrensis* (THOMAS 1950) et *E. pendula* var. *minor* (BROOKE 1950), décrits pendant qu'il effectuait son étude, sont indiscernables de l'ensemble qu'il vient de circonscrire.

YOUNG propose donc de considérer l'ensemble *Epipactis phyllanthes*, *E. pendula*, *E. cambrensis* et *E. vectensis* comme une seule espèce formée de 4 variétés qu'il délimite de la manière suivante (Figs 2 & 3):

YOUNG s'aperçoit ensuite qu'il est difficile, avec l'ensemble de ces caractères, de séparer *Epipactis pendula* d'*E. vectensis* (YOUNG 1949), puis est amené à admettre qu'*E. phyllanthes*, *E. pendula* et *E. vectensis* forment un groupe de taxons dotés de tous les caractères qui viennent d'être évoqués et qu'ils ne diffèrent que par la structure florale, le labelle pouvant être bien différencié en hypochile et épichile normalement constitués ou être indifférencié et pétaloïde, avec toutes les transitions possibles entre ces deux conditions (Fig. 2); de même, l'anthère peut être sessile, pédonculée ou longuement stiptée (Fig. 3). YOUNG établit encore que ces variations se combinent et qu'elles peuvent apparaître avec toute leur amplitude au sein d'une seule population alors que d'autres populations sont morphologiquement homogènes. Il note également que la plasticité du gynostème est telle que son étude approfondie dans un but taxonomique est une occupation peu rentable (YOUNG 1952). Il

- var. *phyllanthes*: labelle indifférencié, anthère sessile ou stipitée, fleurs souvent cléistogames;
- var. *degenera* D.P. YOUNG: labelle imparfaitement différencié, anthère souvent \pm stipitée, fleurs peu ouvertes, souvent cléistogames;
- var. *vectensis* (T. & T.A. STEPHENSON) D.P. YOUNG: labelle différencié, entourant le gynostème, hypochile petit, entièrement vert, épichile cordiforme, allongé, acuminé, plus long que l'hypochile, anthère sessile ou subsessile, fleurs parfois cléistogames;
- var. *pendula* D.P. YOUNG: labelle parfaitement différencié, entourant le gynostème, hypochile long de 4 mm, épichile cordiforme, aussi large que long, acuminé, le sommet réfléchi, anthère sessile, fleurs rarement cléistogames.

YOUNG précise que les caractères de ces 4 variétés peuvent s'entremêler sur le terrain et il tente d'assigner une répartition géographique à ces variations dans les îles Britanniques tout en convenant qu'il n'y parvient pas vraiment. Selon YOUNG, ces 4 variétés forment une espèce dotée des caractères déjà évoqués, tige glabre ou subglabre, bord des feuilles irrégulièrement denticulé, fleurs vertes ou légèrement teintées de rose, autogames, sans glande rostellaire ou munies d'une glande rostellaire rudimentaire et fugace, dégénéralant dans le bouton floral, périanthe, à l'exception du gynostème et du labelle, persistant sur l'ovaire fructifiant (YOUNG 1952). Ces caractères sont répétés lors d'une étude consacrée aux *Epipactis* autogames de Scandinavie, avec une plus grande précision dans la description de la denticulation du bord des feuilles (YOUNG 1953).

Ultérieurement, YOUNG établira encore qu'*Epipactis phyllanthes* n'est pas apomictique, ainsi que l'avait suggéré SUMMERHAYES (1951) mais que l'autogamie est réalisée par la germination du pollen dans le clinandre et sur le rebord supérieur du stigmate. De nouvelles observations dans les îles Britanniques montrent que la délimitation des 4 variétés reste valide mais qu'il n'est pas possible d'assigner une aire géographique aux différentes formes de labelle qui semblent distribuées au hasard, tandis que sur le continent, où *E. phyllanthes* paraît encore très mal connu, seules les variétés à labelle bien différenciés semblent fleurir (YOUNG 1962).

Le traitement systématique appliqué par YOUNG à *Epipactis phyllanthes* a été le plus souvent suivi (par exemple FÜLLER 1974, LANDWEHR 1977, 1982; CLÉMENT 1978; NILSSON & MOSSBERG 1979; LANG 1980, 1989; BAUMANN & KÜNKELE 1982; BUTTLER 1986, 1991; MOSSBERG & NILSSON 1987; KEBLE-MARTIN 1991; DELFORGE 1994; ETTLINGER 1997), avec parfois quelques aménagements (par exemple SUNDERMANN 1975, 1980; WILLIAMS et al.

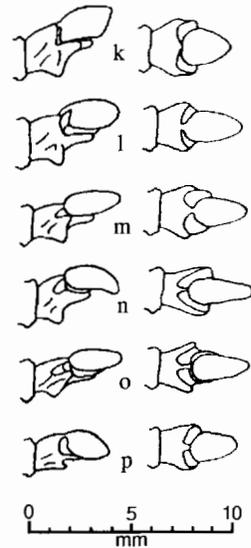


Fig. 3. Types de gynostème d'*Epipactis phyllanthes* selon YOUNG (1952).

1978), d'autres auteurs, par exemple SUMMERHAYES (1951, 1968), préférant la solution préconisée par CLAPHAM dans la Flore des îles Britanniques (CLAPHAM et al. 1952), qui regroupe, en deux espèces «agrégatives» différentes et avec d'autres taxons, les variétés reconnues par YOUNG.

***Epipactis phyllanthes* en Europe continentale**

Tout en clarifiant la systématique d'*Epipactis phyllanthes*, YOUNG tenta évidemment de préciser sa répartition non seulement dans les îles Britanniques mais aussi sur le continent, en allant lui-même sur le terrain et en révisant des exemplaires d'herbier, comme il le fit aussi pour *E. dunensis* (cf. DELFORGE 1995A).

Scandinavie

YOUNG démontra la présence d'*Epipactis phyllanthes* dans deux localités au Danemark et décrivit une nouvelle espèce avec laquelle il aurait pu être confondu: *E. confusa* (YOUNG 1953, 1962, 1970); *E. phyllanthes* sera également reconnu en Suède (NILSSON & MOSSBERG 1979) où il se présente avec un labelle bien conformé et une glande rostellaire rudimentaire (SVENSSON & WITZELL 1984).

Belgique

Une première station d'*E. phyllanthes* a été découverte en Belgique, dans la région de Bruxelles-Capitale, en 1982 (CHAUMONT 1984), puis une seconde, plus importante, à quelques kilomètres de la première en 1988 (COULON 1989); elle est étudiée chaque année depuis (DEVILLERS et al. 1990; DELFORGE 1996). Ces deux stations sont situées dans la forêt de Soignes, sur des affleurements de sables calcaires, substrat très rare dans cette forêt. Toutes les plantes appartiennent à la var. *degenera* D.P. YOUNG (CHAUMONT 1984; DELFORGE 1994: 79A, 80A, 1996).

Espagne

En 1984, un *Epipactis* autogame, inconnu des botanistes espagnols, est signalé de Liencres, près de Santander (Cantabrie), sur la côte septentrionale de l'Espagne (AEDO et al. 1984). Il sera déterminé comme *E. phyllanthes* l'année suivante par C. NIESCHALK et K.P. BUTTLER (AEDO et al. 1985). C'est la seule mention ibérique d'*E. phyllanthes* encore aujourd'hui.

France

Les localisations scandinaves, belges et espagnoles, qui viennent d'être rappelées, ont toutes été faites après les révisions taxonomiques de CLAPHAM (1952) et de YOUNG (1952), ce qui a évidemment facilité grandement les déterminations. La situation en France est beaucoup plus complexe parce que des *Epipactis* vert jaunâtre, à petites feuilles et fleurs pendantes, croissant dans des sites dunaires littoraux ou non, ont été signalés depuis très longtemps mais forcément sous des noms divers dont, bien entendu *E. dunensis* et *E. (latifolia* subsp. ou var.) *viridiflora*, puisque *E. phyllanthes* est un nom qui avait été

totallement oublié. Cependant, *Epipactis viridiflora* et *E. dunensis* peuvent très bien désigner, sur le continent, *E. muelleri*, *E. neerlandica*, *E. leptochila* ou encore des morphes hypochromes d'*E. helleborine*, notamment (DELFORGE 1995A). Ces anciennes mentions doivent donc toujours être révisées, ce qui est très difficile vu leur manque général de précisions et les aléas de déterminations faites à partir d'un ou deux vieux exemplaires d'herbier.

1. Pyrénées-Atlantiques et Landes

La plus ancienne mention concernant *Epipactis phyllanthes* en France est probablement constituée par un exemplaire d'herbier récolté à Bayonne en 1836 par GRENIER qui l'avait noté comme *E. atrorubens*. YOUNG a révisé cet exsiccata en 1953 et le détermine comme *E. phyllanthes*, détermination confirmée par JOVET en 1957 qui précise qu'il s'agit *E. phyllanthes* var. *pendula* (JOVET 1957; YOUNG 1962; A. GÉVAUDAN in litt.).

Epipactis phyllanthes sera à nouveau signalé de la région de Bayonne, sur les deux rives de l'Adour, qui forme la limite entre les départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques; il y est récolté en juin-juillet 1883 par le Dr BLANCHET, maire de Dax, qui inscrit sur sa planche d'herbier «*Epipactis viridiflora* HOFFM.» et «Pignadas [= pinèdes] du littoral sur les rives de l'Adour, Boucau et Anglet». Comme celle de GRENIER, cette planche d'herbier sera revue par YOUNG en 1953 et par JOVET en 1957 qui y verront *E. phyllanthes* (JOVET 1957; YOUNG 1962; ESCOUBEYROU & LEWIN 1997; A. GÉVAUDAN in litt.). Dans son catalogue des plantes vasculaires du Sud-Ouest de la France, publié en 1891, BLANCHET qualifiera cet *E. «viridiflora»* de rare dans les Landes et les Pyrénées-Atlantiques (alors Basses-Pyrénées) bien qu'il soit commun à Blancpignon, précise-t-il. Blancpignon, sur la rive sud de l'Adour, dans les Pyrénées-Atlantiques donc, est actuellement pratiquement intégré dans la zone urbaine de Bayonne-Anglet; les dunes y ont été depuis longtemps arasées pour installer une partie du port industriel de Bayonne et leur sable a été répandu autour de Bayonne pour «assainir» des centaines d'hectares de marais proches de la ville, de sorte qu'*E. phyllanthes* n'a plus été revu dans cette localité (CORBINEAU 1981A).

Les mentions de GRENIER et de BLANCHET ont été reprises par LLOYD (1868, 1876, 1886) et par LAPEYRÈRE (1892-1903) notamment, mais, faute d'observations récentes, ni le département des Landes, ni celui des Pyrénées-Atlantiques n'ont été retenus pour *Epipactis phyllanthes* dans les différentes éditions de la cartographie des Orchidées de France, ni dans leur dernière révision (JACQUET 1983, 1988, 1995, 1997).

2. Pyrénées-Orientales, Haute-Garonne et Aude

Un exemplaire d'herbier récolté à Olette (Pyrénées-Orientales) en 1853 par H. LORET avait été déterminé à l'origine comme *Epipactis rubiginosa* GAUD., revu en *E. latifolia* par GRENIER en 1873, puis encore révisé en *E. phyllanthes* par YOUNG en 1953 (JOVET 1957, YOUNG 1962). Il est cependant apparu récemment que cet exsiccata représente une autre espèce, *E. rhodanensis* (ESCOUBEYROU & LEWIN 1997), décrit en 1994 de la vallée du Rhône, près de

Lyon (GÉVAUDAN & ROBATSCH 1994A, B) et qui n'est pas directement apparenté à *E. phyllanthes* (DELFORGE 1995B: 92).

YOUNG a encore déterminé comme *Epipactis phyllanthes* un exemplaire de l'herbier de TIMBAL-LAGRANGE, récolté en 1850 en Haute-Garonne, dans un bois, probablement au confluent de l'Ariège et de la Garonne (YOUNG 1962); cette mention n'est pas reprise par JOVET, qui a pourtant revu toutes les planches déterminées par YOUNG en 1953 (JOVET 1957). À ma connaissance, il ne sera plus fait état de cette mention, qui semble douteuse, sinon par un pointage sur quelques cartes de répartition qui reprennent celle publiée par YOUNG en 1962 (par exemple YOUNG 1970; LANDWEHR 1977, 1982; BAUMANN & KÜNKELE 1982). Il en va de même pour un pointage a peu près situé dans le département de l'Aude sur la carte de YOUNG (1962) et qui ne semble reposer, lui, sur aucun exemplaire d'herbier (voir aussi ESCOUBEYROU & LEWIN 1997); *E. phyllanthes* n'apparaît d'ailleurs pas dans la cartographie des orchidées de l'Aude (CASTEL 1985).

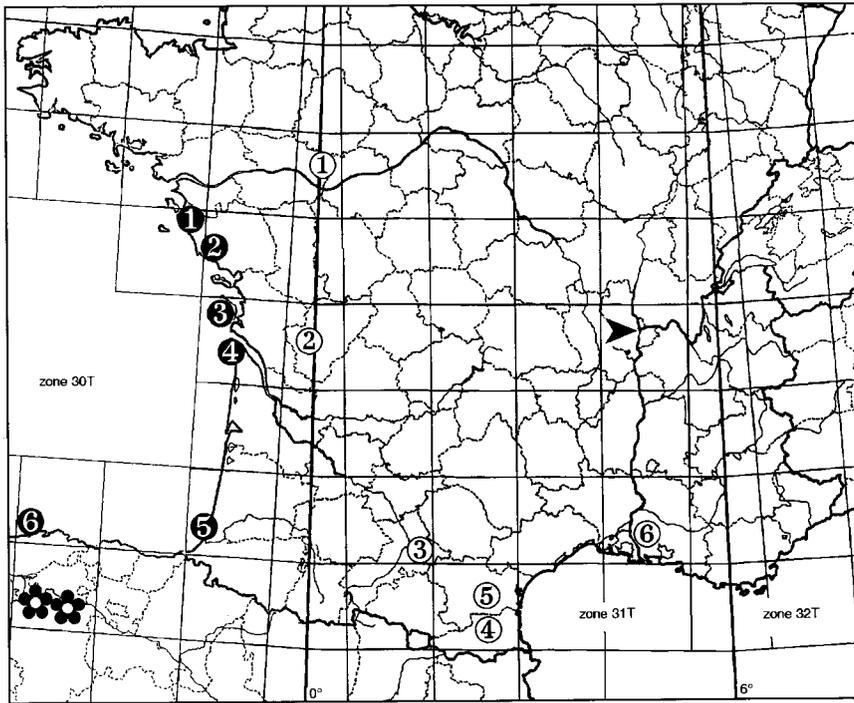
Il est donc très vraisemblable qu'*Epipactis phyllanthes* ne fasse pas partie de la flore des départements des Pyrénées-Orientales, de Haute-Garonne et de l'Aude.

3. Gironde, Charente-Maritime, Vendée

Sur le littoral atlantique, du nord du bassin aquitain jusqu'au sud du massif armoricain, plus précisément jusqu'à la limite septentrionale de la distribution naturelle de *Quercus ilex*, qui s'arrête à la hauteur de l'île de Noirmoutier (GÉHU 1963), *Epipactis phyllanthes* a été signalé depuis longtemps à diverses reprises et il s'est maintenu dans plusieurs de ces localités jusqu'à nos jours.

Il a été découvert dans cette région en 1867, quasi simultanément par DE L'ISLE dans les dunes boisées de La Tremblade (Charente-Maritime) et par PONTARLIER dans les dunes d'Olonne (Vendée). Ces deux mentions apparaissent dans la deuxième édition de la Flore de LLOYD (1868); elles sont reprises dans la troisième édition avec comme précision que la plante est assez commune de Royan à l'île d'Oléron et à Chatellaillon (Charente-Maritime) (LLOYD 1876); dans la quatrième édition, enfin, une nouvelle localité est ajoutée en Gironde, au Verdon, à la pointe septentrionale du Médoc, en face de Royan, station découverte par MOTELAY (LLOYD 1886).

Epipactis phyllanthes est actuellement encore bien représenté en Vendée, dans les dunes d'Olonne (Ph. RABAUTE comm. pers.) et il n'est pas rare plus au nord, dans les dunes de Fromentine, en face de l'île de Noirmoutier (CORBINEAU 1981A). Les stations les plus riches actuellement semblent se situer dans l'île d'Oléron (Charente-Maritime); ce sont probablement aussi les plus visitées aujourd'hui. Il existe des exemplaires d'herbier provenant de Saint-Georges à Oléron récoltés par RÉAU en 1891 et revus par YOUNG puis par JOVET (JOVET 1957, YOUNG 1962) et de nombreuses mentions récentes dans la littérature (par exemple CORBINEAU 1981B, CHAMPAGNE 1985; DEVILLERS in COULON 1990; CLAESSENS & KLEYEN 1994).



Carte 1. Localités citées pour *Epipactis phyllanthes* en France et en Espagne.

Ronds noirs: sites actuels confirmés. ❶: Vendée, Fromentine; ❷: Vendée, Olonne; ❸: Charente-Maritime, île d'Oléron; ❹: Gironde, le Verdon-sur-Mer; ❺: Landes, Tarnos ; ❻: Cantabrie, Liencres. **Ronds blancs:** mentions erronées ou douteuses. ❶: Maine-et-Loire; ❷: Charente; ❸: Haute-Garonne; ❹: Pyrénées-Orientales; ❺: Aude; ❻: Bouches-du-Rhône. **Divers:** ►: Lyon; ❁: *Epipactis campeadorii* dans la haute vallée de l'Èbre.

4. Charente, Maine-et-Loire

La Charente a parfois été citée comme un département où croissaient *Epipactis phyllanthes*, par confusion peut-être avec la Charente-maritime; le département de la Charente (16) a été supprimé pour *E. phyllanthes* lors de la dernière révision de la cartographie des Orchidées de France (JACQUET 1997).

Deux *Epipactis* récoltés dans le bois de Pierre-Couverte (Maine-et-Loire) par P. JOVET en juillet 1956 furent d'abord déterminés comme *E. latifolia* var. *viridiflora*. Après une analyse extrêmement minutieuse de la structure du labelle et du gynostème (fleurs fraîches, fleurs bouillies, fleurs trempées dans l'eau pendant 36 heures, etc.), une étude approfondie de la littérature disponible y compris CLAPHAM et al. (1952) et YOUNG (1952) et l'examen des planches d'herbier révisées par YOUNG à Paris, JOVET identifie ses exemplaires du Maine-et-Loire à *E. phyllanthes* var. *pendula* (JOVET 1957), mention reprise par YOUNG (1962) qui précise cependant qu'il n'a pas vu les exemplaires de JOVET. Cette espèce ne sera cependant pas retenue dans la Cartographie des Orchidées du Maine-et-Loire (BRAUD & CORILLION 1994) parce qu'il est apparu après

recherches que les deux *E. «viridiflora»* de JOVET était des *E. muelleri* (comm. pers. de R. CORILLION à A. GÉVAUDAN, in litt.).

5. Bouches-du-Rhône

Très récemment, *Epipactis phyllanthes* a été signalé des Bouches-du-Rhône dans une brève note (SOCA 1996), information répercutée par P. JACQUET dans la dernière mise à jour de sa cartographie (JACQUET 1997). Cette mention est basée sur la découverte d'un seul exemplaire d'*Epipactis*, trouvé en Crau en juillet 1995; elle est discutée en détail plus loin, dans le présent travail.

Méthode et matériel

L'histoire mouvementée de la taxonomie d'*Epipactis phyllanthes* et de sa distribution ayant été retracée, les résultats des observations personnelles peuvent être exposés. Ces observations ont été effectuées depuis 1989 en Angleterre, en Belgique, en France et en Espagne; leur interprétation s'appuie également sur les exposés de P. DEVILLERS sur le genre *Epipactis* en général et en particulier sur les *E. phyllanthes* de l'île d'Oléron et du Danemark (COULON 1989, 1990, 1992A, B; LAWALRÉE & VAN ASSCHE 1990). Les observations étaient notamment destinées à mieux cerner les caractères diagnostiques permettant de séparer *E. phyllanthes* des taxons voisins et spécialement des espèces autogames à fleurs peu colorées comme *E. muelleri* ou *E. rhodanensis*, pour la détermination desquels deux aussi éminents botanistes que P. JOVET ou que D.P. YOUNG s'étaient trompés, nous venons de le voir.

Les observations rapportées ici ont été effectuées dans les régions suivantes:

- Espagne: Cantabrie, Santander, 1997, 1 site;
- France: Landes, 1997, 1 site; Gironde, 1997, 2 sites; Charente-Maritime, 1995, 1996, 1997, 3 sites;

elles sont comparées à d'autres réalisées en:

- Angleterre: Northumberland, 1994 et 1996, 3 sites;
- Belgique: Bruxelles, chaque année depuis 1989, 1 site.

Sur chacun des sites, les individus d'*E. phyllanthes* ont été recensés, 5 au moins mesurés et décrits en détails, photographiés sur film Kodachrome 64, et parfois dessinés. La présence de tous les caractères diagnostiques d'*E. phyllanthes* a été vérifiée sur le frais; en cas de présence d'une glande rostellaire dans une fleur ouverte, un test de son efficacité a été systématiquement effectué.

Des échantillons d'herbier ont été prélevés sur chaque site visité, principalement des feuilles caulinaires (la 2^{ème} en partant du sol) prises sur plusieurs individus de chaque site, ainsi que des parties supérieures de hampes florales (1).

(1) Ces prélèvements ne sont pas forcément destructeurs: *Epipactis phyllanthes* vient le plus souvent dans des terrains sablonneux où les lapins abondent; comme beaucoup d'auteurs le font remarquer, *E. phyllanthes* fait fréquemment les frais de leurs repas; il est dès lors aisé de trouver sur ces sites des parties de hampes fraîchement sectionnées par les lapins, ce qui évite de devoir abîmer des plantes encore intactes.

La pilosité de la tige et le bord denticulé des feuilles ont été examinés sur le frais avec une loupe de grossissement 10×, puis, après dessiccation, avec une loupe binoculaire de grossissement 30× munie d'un éclairage bleuté orienté de face, obliquement à 45°. Les bords des feuilles ont été dessinés et comparés dans des conditions identiques à des bords de feuilles d'autre espèce d'*Epipactis* prélevés de la même manière.

Observations d'*Epipactis phyllanthos* en France et en Espagne

Charente-Maritime

Les observations en Charente-Maritime ont été faites dans l'île d'Oléron, sur 3 sites de 2 localités connues de longue date et plusieurs fois publiées (par exemple CORBINEAU 1981B, CHAMPAGNE 1985, CLAESSENS & KLEYNEN 1994) et qui m'avaient été situées avec précision par P. DEVILLERS. Les deux premiers sites se trouvent dans la forêt de Saint-Trojan. Le 10 juin 1995, j'ai parcouru ces sites en compagnie de H.-W. ZAISS (Marloffstein, Allemagne), rencontré là par hasard. Nous avons pu compter 53 *Epipactis phyllanthos* en boutons ou en début de floraison, hauts de 12 à 42 cm; sur les individus les plus robustes, la tige, relativement épaisse, est couverte, parfois assez densément, d'une fine pilosité blanchâtre très courte mais cependant visible à l'œil nu; le pédicelle floral, l'ovaire et le bouton sont parfois un peu pubérescents aussi. Les feuilles, assez courtes, sont bordées de denticules très irréguliers (Fig. 4).

Chez les individus les plus précoces, les fleurs du bas de l'inflorescence et parfois du milieu sont largement ouvertes et ne pendent pas complètement. Elles ne semblent pas pollinisées. Le labelle possède un hypochile nectarifère bien conformé et nous trouvons souvent des fourmis ou d'autres petits insectes englués dans leur fond. L'anthère est nettement pédonculée et la surface stigmatique est souvent assez redressée, rappelant les gynostèmes de type k et m dessinés par YOUNG (Fig. 3). Les pollinies semblent assez grumeleuses mais compactes. Toutes les fleurs ouvertes portent une glande rostellaire bien développée; nous sommes assez surpris de constater que celle-ci est efficace et que nous parvenons à extraire chez 60% des fleurs la totalité des pollinies, une partie de celles-ci dans les 40% restants, ce qui arrive souvent avec les fleurs les plus âgées et ce qui provoque l'autopollinisation, le reste des pollinies se désagrégant sur le bord du stigmate. Nous avons pu répéter cette expérience avec des résultats semblables, chacun de notre côté, sur le site de Boyardville, au nord-est de l'île.

Le 14 juin 1996, une nouvelle visite sur ces sites donne des résultats un peu différents. Il y a plus d'individus mais les plantes en fleurs sont moins nombreuses, les fleurs sont plus petites qu'en 1995, avec des sépales latéraux moins longs de 1,2 mm en moyenne (n=15); elles sont aussi moins vertes et plus pendantes. Les glandes rostellaires semblent moins développées qu'en 1995; elles sont beaucoup moins persistantes et presque inefficaces: seules des parties de pollinies peuvent être extraites chez 3 fleurs sur 12 testables, un échantillon évidemment un peu faible, mais révélateur d'une situation différente de celle de l'année précédente.

Le 4 juillet 1997, seuls 32 individus ont été trouvés sur les sites de Saint-Trojan, alors qu'ils étaient plus nombreux qu'en 1996 sur le site de Boyardville. À Saint-Trojan, sur 32 pieds, 19 étaient en fin de fructification, les autres encore en boutons ou en fleurs, ce qui suggérait une floraison en deux vagues distinctes. 1997 a en effet été une année exceptionnelle, avec un hiver et un début de printemps très chauds et secs, suivis par un brusque refroidissement, à la fin d'avril, puis par des mois de mai et de juin chauds, avec à nouveau un refroidissement notable à la fin du mois de juin. Ces conditions climatiques semblent avoir provoqué deux vagues de floraisons successives chez *Epipactis phyllanthes* en Charente-Maritime comme en Gironde.

La présence de plantes fructifiantes permet de vérifier que les pétales et les sépales restent frais au sommet de la capsule gonflée. Chez les autres plantes, le sommet de la tige, le pédicelle floral, l'ovaire et le bouton paraissent plus glabres qu'en 1995 et 1996. Beaucoup de fleurs sont peu ouvertes, voire fermées. La dissection d'un bouton floral révèle des pollinies relativement cohérentes, une glande rostellaire assez développée et assez efficace, mais des tubes polliniques abondants sur le rebord supérieur du stigmate, une fleur cléistogame, donc. L'examen de 20 fleurs ouvertes, soit environ la moitié des effectifs disponibles, permet de n'en trouver qu'une seule dotée d'une glande rostellaire qui se révèle totalement inefficace. Les gynostèmes appartiennent à nouveau aux types k et m de YOUNG, avec cependant deux cas qui rappellent plutôt le type o.

La présence d'une glande rostellaire avait déjà été notée pour les populations d'*Epipactis phyllanthes* de Vendée par CORBINEAU (1981A), elle avait été signalée aussi et figurée pour celles de Saint-Trojan à Oléron (CHAMPAGNE 1985; CLAESSENS & KLEYNEN 1994). J'avais moi-même été intrigué par les glandes rostellaires que l'on pouvait apercevoir sur le choix de photos de plantes d'Oléron que m'avaient fournies, en 1990, J. DEVILLERS-TERSCHUREN pour illustrer le Guide des Orchidées d'Europe (DELFORGE 1994: 79B).

Gironde

Rappelons que LLOYD (1886) cite *Epipactis viridiflora* du Verdon, en Gironde. Cette station signalée par MOTELAY n'avait jamais été revue (CORBINEAU 1981A); de ce fait, *E. phyllanthes* n'avait été mentionné de Gironde dans aucune des trois éditions de la cartographie des Orchidées de France (JACQUET 1983, 1988, 1995), mais bien dans une récente mise à jour (JACQUET 1997). Afin d'avoir plus de précisions sur cette localisation girondine, je me suis mis en rapport avec celui qui avait redécouvert *E. phyllanthes* dans ce département, J.-P. SAINT-JEVIN (Bruges, Gironde) qui a immédiatement accepté de me guider sur ses sites et de me fournir sur eux un grand nombre de précisions qui n'avaient pas été publiées jusqu'à présent.

Les deux sites actuels d'*Epipactis phyllanthes* se trouvent à la Pointe de la Grave, au Verdon-sur-Mer, à l'extrémité septentrionale de la Gironde, en face de Royan, à environ 35 km au sud-sud-est de l'île d'Oléron; c'est la localité signalée au siècle dernier par MOTELAY mais certainement pas les mêmes sites. En effet, le principal site actuel est constitué par une terrasse de sable

conchilien de quelques ares qui s'est formée naturellement au bord de la Gironde il y a une cinquantaine d'années seulement. Elle a été colonisée par des *Pinus pinaster* qui sont devenus de beaux arbres, ainsi que par *Quercus ilex* et quelques *Ilex aquifolium*. Les aiguilles de pins ont semble-t-il décalcifié le substrat dont le pH est neutre (pH=7). La mousse recouvre une grande partie du sol où j'ai pu noter *Euphorbia paralias*, *Hedera helix* et *Rubia peregrina*. Malheureusement, ce beau site, actuellement en bordure d'une urbanisation, est très gravement menacé à court terme par un projet d'édification d'un ensemble touristique avec marina.

La population de Verdon est constituée de plantes de tailles diverses mais de caractères très semblables, venant par pieds isolés ou par groupes de 2 à 6 tiges. Le 5 juillet 1997, nous avons observé 41 pieds d'*E. phyllanthus* qui semblaient avoir fleuri en deux vagues successives, comme à Oléron, et dont beaucoup avaient été en partie consommés par les lapins. Le sommet de la tige est subglabre, le pédicelle floral vert jaunâtre. Sur une dizaine de pieds, les fleurs fraîches, bien ouvertes et intactes, montraient un labelle différencié avec hypochile et épichile bien conformés; les gynostèmes, de types k, l et m, portaient une cicatrice brunâtre au sommet du rostellum et pas de glande rostellaire, même dans les fleurs les plus jeunes. Les pollinies étaient pulvérulentes et des tubes polliniques développés ont été observés sur le rebord supérieur du stigmate de la plupart des fleurs examinées. Sur les fleurs aux ovaires déjà très gonflés des individus de la première vague de floraison, le gynostème et le labelle étaient complètement flétris et bruns, alors que le reste du périgone restait relativement frais et vert. L'examen à la loupe binoculaire du bord d'une feuille a révélé une denticulation importante et irrégulière tout à fait conforme à celle d'*E. phyllanthus* (Fig. 4, p. 241) dont tous les caractères diagnostiques se trouvaient donc confirmés. Les plantes pouvaient être attribuées aux var. *vectensis* et *pendula*.

Cette station d'*Epipactis phyllanthus* a été trouvée par J.-P. SAINT-JEVIN en 1995. La pinède était alors assez ouverte et 27 pieds fleuris ont été comptés. En 1996, un nettoyage de la pinède avec débroussaillage préventif contre l'incendie a été réalisé à l'initiative des propriétaires voisins du site; 55 *E. phyllanthus* ont alors «fleuri» en juin 1996 mais, à la différence de ce qui s'est passé dans l'île d'Oléron la même année, ils étaient tous cléistogames.

Le second site trouvé par J.-P. SAINT-JEVIN se situe dans la forêt domaniale de la Pointe de la Grave, à environ 2,5 km à l'ouest-sud-ouest du premier, dans une pinède sur sable également à *Pinus pinaster* et *Quercus ilex*, mais beaucoup plus dense et fermée. Quelques pieds isolés d'*Epipactis phyllanthus* ont été observés aux bords d'un chemin; ils sont semblables à ceux du premier site. Malgré des recherches intensives dans beaucoup de pinèdes sur sable du Médoc, J.-P. SAINT-JEVIN n'a pu trouver aucune autre station d'*E. phyllanthus*.

Landes

Rappelons que les mentions faites au siècle dernier près de Bayonne, sur les deux rives de l'Adour (départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques), n'avaient plus été confirmées depuis très longtemps et que de ce fait *Epipactis*

phyllanthes ne figure pas pour ces deux départements dans les différentes éditions de la cartographie des Orchidées de France, ni dans leur dernière révision (JACQUET 1983, 1988, 1995, 1997).

A. GÉVAUDAN m'ayant fort opportunément rappelé l'existence d'exemplaires d'herbier provenant du Boucau, sur les rives de l'Adour, j'ai profité d'un passage par Bayonne en juin 1997 pour faire un coup de sonde dans cette localité. Lorsque l'on aborde Le Boucau par la route nationale 10, on se trouve rapidement confronté à un labyrinthe d'avenues et de rues bordées, soit de maisons mitoyennes vers le centre de la localité, soit de villas et de terrains vagues souvent clôturés qui occupent toutes les surface disponibles et s'étendent aussi sur les communes voisines de Tarnos et d'Ondres. La prospection de quelques lambeaux des pinèdes en sursis dans cette urbanisation n'a rien donné, le plus souvent à cause du développement d'un sous-bois broussailleux très dense ne pouvant convenir à *Epipactis phyllanthes*, ainsi que par les perturbations que l'homme fait subir à ces terrains constructibles. Si l'on va vers l'ouest pour se rapprocher de la côte, qui est à moins de 2 km, on aboutit, une fois la voie ferrée Bordeaux-Bayonne passée, dans un vaste zoning industriel lourd où par exemple, une cimenterie voisine une aciérie, avec les interminables entrepôts et murs de clôture infranchissables inhérents à ce type de milieu-là.

Cependant, après une heure de recherches en voiture dans ce dédale, j'aboutis à un cul-de-sac, près d'un petit cimetière enclavé entre des bâtiments industriels et un vaste parking fermé où sont stockées des voitures neuves. Sur une trentaine d'ares, entre le cimetière et les murs du parking, s'élève encore une pinède claire sur sable avec quelques chênes, dont le sol est dégagé et sur lequel des *Epipactis* en fleurs étaient visibles.

Ce terrain appartient à la municipalité de Tarnos qui le débroussaille régulièrement; il était la propriété de l'entreprise de transport de voitures Walon/SLAP en 1994 encore; lorsque Walon/SLAP a aménagé un immense parking entièrement macadamisé sur des dizaines d'hectares en arasant des dunes arrières-littorales, ce terrain a été cédé à la municipalité afin que les activités de l'entreprise, avec son va-et-vient continu de camions, ne se fassent pas jusqu'aux abords immédiats du cimetière qui devait rester calme et accessible. L'entretien effectué par la municipalité paraît favorable aux *Epipactis* et le site semble donc stabilisé pour l'instant, mais son maintien dépend évidemment de cet entretien et de l'absence de projet visant à un aménagement plus jardiné du site.

Un examen des *Epipactis* a immédiatement révélé *E. phyllanthes*, seule orchidée présente alors sur le site; 33 pieds ont été recensés, dont 8 avec des fleurs ouvertes et un seul déjà en fin de floraison le 18 juin. Les tiges sont solitaires ou parfois groupées par deux, grêles à très grêles, glabres dans leur moitié inférieure, faiblement pubescente à leur sommet; elles portent 4-6 feuilles très arrondies et souvent très petites, coriaces, avec des dimensions de l'ordre de 2 cm × 2 cm; leur bord ondulé est muni des denticules irréguliers caractéristiques de l'espèce (Fig. 4, p. 241). Les bractées inférieures sont fréquemment plus longues que les feuilles caulinaires. Le pédicelle floral jaune verdâtre, assez allongé, porte un ovaire allongé, très côtelé, parfois un peu papilleux; les fleurs sont subhorizontales à pendantes, vertes, avec des sépales longs de 9 mm

en moyenne; le labelle est toujours bien différencié, avec un hypochile irrégulièrement hémisphérique et peu nectarifère et un épichile cordiforme plus large que long, blanc parfois légèrement teinté de rose à la base. La morphologie des labelles semblent donc intermédiaire entre celle des var. *vectensis* et *pendula* définies par YOUNG. Le gynostème des fleurs ouvertes ne porte pas de glande rostellaire visible, l'anthère est blanchâtre et pédonculée (type I de YOUNG); l'anthère et le bord du stigmate sont déjà nécrosés chez la plupart des fleurs ouvertes, les pollinies sont pulvérulentes et un grand nombre de tubes polliniques sont déjà bien développés sur le haut du stigmate. Certaines fleurs sont cléistogames; les fleurs à ovaires déjà fructifiants permettent de constater que les sépales et les pétales ne flétrissent pas rapidement après l'anthèse.

Cantabrie

Epipactis phyllanthes a été signalé récemment d'Espagne, en Cantabrie, dans les Dunas de Liencres, près de Santander (AEDO et al. 1984, 1985). Les Dunas de Liencres se situent à 2 km à l'ouest du village de Liencres; il s'agit d'un ensemble dunaire partant du littoral et s'appuyant sur une colline jusqu'à une altitude de 150 m environ et qui est repérable de très loin parce qu'il porte la seule forêt littorale visible à des kilomètres à la ronde quand on vient de Santander, région où sur la côte, d'aspect très atlantique, se succèdent des cités balnéaires, des prairies verdoyantes et des terrains de golf.

Érigées en réserve naturelle, les Dunas de Liencres comprennent une pinède à *Pinus pinea* et *Pinus pinaster* sur sable d'environ 1 km² de superficie, avec une plantation d'Eucalyptus au sommet. Une partie de la pinède a été récemment replantée; elle est à certains endroits entretenue et élaguée, à d'autres non, ces parties étant alors très touffues, avec *Pteridium aquilinum* et *Smilax aspera* notamment; par places, et spécialement sur la lisière littorale, de nombreux pins sont desséchés et morts. La réserve est traversée par une route qui descend vers les plages et aboutit à d'immenses parkings bétonnés et quelques guinguettes. La fréquentation de ces plages et de la pinède pour des activités de loisirs est très importante.

Aux endroits où le sous-bois de la pinède est relativement dégagé, avec des arbres assez âgés, le sol est tantôt couvert d'aiguilles de pin sans pratiquement de végétation, tantôt moussu, tantôt aussi simplement sablonneux. Les *Epipactis phyllanthes* croissent surtout au centre de la pinède, dans les aiguilles de pins, où ils sont souvent les seules plantes herbacées. Les 18 et 19 juin, 38 pieds d'*E. phyllanthes*, tous isolés, ont été comptés, dont 26 encore en boutons, 6 constitués d'une simple tige feuillée stérile, 5 en fleurs et 1 en fin de floraison. Les plantes à fleurs ouvertes sont strictement identiques à celles observées quelques heures plus tôt dans les Landes, sauf qu'elles sont encore un peu plus grêles en moyenne, les exemplaires les plus robustes atteignant à peine 20 cm de haut. Elles appartiennent donc aux var. *vectensis* et *pendula* définies par YOUNG, mais il y a probablement à Liencres des individus cléistogames à labelle peu différencié, signalés comme var. *degenera* par AEDO et al. (1985).

Une cinquantaine de *Platanthera bifolia*, en fin de floraison et en fruits ont été également observés sur le site, particulièrement aux endroits moussus avec un

couvert plus dense, ainsi que 3 *Epipactis helleborine* très nets en boutons moins avancés que ceux d'*E. phyllanthes* et un groupe de 3 hampes semblables d'un *Epipactis* en pleine floraison, très robuste, et qui est vraisemblablement un hybride de formule *E. helleborine* × *E. phyllanthes* (= *E. ×bruxellensis* P. DEL-FORGE 1996), mais cette détermination devrait être confirmée.

Contribution à la délimitation d'*Epipactis phyllanthes*

Les observations qui viennent d'être évoquées, comparées à celles effectuées en Belgique et en Angleterre, et confrontées aux données de la littérature ainsi qu'aux observations d'autres espèces d'*Epipactis*, permettent de préciser les caractères propres au groupe d'*E. phyllanthes* et de délimiter une nouvelle variété d'*E. phyllanthes* du littoral atlantique français que YOUNG n'avait pas observée. Cette clarification permet aussi de délimiter plus nettement *E. phyllanthes* par rapport à deux espèces récemment décrites avec lesquelles il a été confondu ou il pourrait encore l'être: *E. rhodanensis* et *E. campeadorii*. Elle offre également la possibilité de réviser avec un certain degré de vraisemblance l'individu des Bouches-du-Rhône récemment signalé comme *E. phyllanthes*.

Toutes les populations d'*Epipactis phyllanthes* envisagées ici, du nord de l'Angleterre à l'Espagne ont montré des caractères communs, propres à l'espèce, qu'il faut rappeler:

- coloration générale des plantes jaune verdâtre, seules les fleurs étant parfois très discrètement teintées de rose, ainsi que la base de la tige, lavée de violet très pâle.
- coloration vert jaunâtre de tout le pédicelle floral;
- forme allongée de l'ovaire qui est porteur de 6 fortes côtes;
- position assez pendante à très pendante des fleurs, surtout après l'anthèse;
- persistance des sépales et des pétales verts sur l'ovaire mûrissant, seuls l'anthère et le labelle flétrissant et brunissant dans un premier temps;
- présence au bord des feuilles de denticules hyalins irréguliers dont la configuration doit être précisée.

Le port des plantes ainsi que la longueur et la forme des feuilles sont tellement variés, même en Angleterre (Fig. 1), que les individus espagnols et français entrent dans cet intervalle de variation sans aucune difficulté.

La redéfinition de certains caractères ou leur précision portent donc sur la pilosité de la tige, sur l'état du bord des feuilles et sur la fonctionnalité et la persistance de l'éventuelle glande rostellaire.

La pilosité de la tige

Dans le groupe d'*Epipactis phyllanthes*, la description de la pilosité du rachis ⁽²⁾ pose manifestement un problème; la tige est qualifiée tour à tour de glabre, subglabre, glabrescente, pubérulente, ou même pubescente. Comme ce

(2) Axe principal de l'inflorescence, ici donc partie supérieure de la tige, du point d'insertion de la fleur basale jusqu'au sommet de la plante.

caractère est important d'un point de vue diagnostique, il est généralement pris en compte dans les descriptions depuis son utilisation par GODFERY (1919) et se retrouve souvent dans les clefs de détermination. Les confusions qui l'entourent amènent forcément des déterminations erronées, comme par exemple celle, déjà évoquée de JOVET (1957) qui détermine comme *E. phyllanthes* de vraisemblables *E. muelleri* dont la tige est qualifiée de glabre, ou encore, celle qui a abouti à signaler *E. confusa* dans le nord de l'Allemagne, là où d'autres spécialistes voient plutôt *E. albensis* (MANG 1989; KLAEBER 1992; WUCHERPFENNIG 1993A).

La qualification de cette pilosité est d'autant plus difficile qu'elle semble varier avec l'habitat et l'âge de la plante et qu'elle se conserve plus ou moins bien sur les exemplaires d'herbier. YOUNG (1952: 267) note, par exemple, que des individus d'*Epipactis phyllanthes* var. *vectensis* de l'île de Wight, croissant à l'ombre, ont un rachis «more pubescent than usual», ce qui signifie d'une part que cette variété est habituellement pubescente et que, d'autre part, elle peut l'être plus dans les habitats sombres. J'ai pour ma part remarqué que les individus en fin de floraison d'*Epipactis phyllanthes* de l'île d'Oléron portaient une pilosité plus longue et plus visible que celle des individus jeunes, ce qui pourrait indiquer qu'elle continue à croître pendant la maturation des fleurs. J'ai aussi noté qu'elle était le plus dense chez les individus portant des glandes rostellaires encore visibles à l'ouverture de la fleur, constatation faite sur un site d'Angleterre et à l'île d'Oléron. Enfin, le rachis semble dans certains cas glabrescent, c'est-à-dire que la pilosité qui le couvre disparaît plus ou moins complètement à maturité ou quand la plante flétrit. Je ne sais pas s'il faut attribuer cette glabrescence au vieillissement de la plante, à des facteurs écologiques ou aux conditions dans lesquelles sont pressés puis conservés les types d'herbier, mais cette possibilité de perte de pilosité, qui ne paraît pas limitée au seul *Epipactis phyllanthes*, complique évidemment au moins les révisions d'exemplaires d'herbier.

Comme la pilosité du rachis est un caractère diagnostique qui intervient assez vite dans la répartition des *Epipactis* en groupe d'espèces, il a paru utile de tenter de mieux préciser sa description pour *E. phyllanthes* et ses variétés tout en la comparant à celle d'espèces d'autres groupes d'*Epipactis*. Les résultats de ce travail sont résumés au tableau 1 où sont pris en compte tous les éléments constituant la pilosité (papilles, denticules, poils), leur disposition (isolés, groupés, enchevêtrés), leur persistance, leur coloration, leur longueur maximale, leur densité au mm², leur capacité à masquer la couleur de la tige, la présence de pilosité sur le pédicelle floral, l'ovaire et le bouton floral. La pilosité de la tige a été mesurée à la loupe binoculaire sur des exsiccata entre la 2^{ème} et la 3^{ème} fleur en partant de la base de l'inflorescence. Les chiffres obtenus ne montrent cependant que des tendances, parce que l'échantillonnage est bien trop faible pour être significatif et qu'il faudrait, d'autre part, effectuer aussi ces comptages sur des hampes fraîches à divers stades de maturité des plantes de chaque taxon.

Cet examen montre qu'apparaissent des différences qui peuvent être mises en relation avec les groupes d'espèces. La pilosité est très dense, enchevêtrée, faite d'éléments longs et colorés dans le groupe d'*Epipactis tremolsii*, cette

| Tableau 1. Description de la pilosité de quelques espèces et variétés d' <i>Epipactis</i> observée sur des exemplaires d'herbier | | | | | | | | | |
|--|-----------------|--------------------|--------------|-------------------|--------------|---------------------|--------------------|--|-------------------|
| <i>Epipactis</i> | <i>tremol</i> | <i>helleb</i> | <i>rhoda</i> | <i>provi</i> | <i>campe</i> | <i>alben /fibri</i> | <i>phyll degen</i> | <i>phyll vect</i> | <i>phyll Olér</i> |
| configuration: éléments isolés | | | | ◆ | | ◆ | ◆ | ◆ | ◆ |
| groupés | ◆ | ◆ | ◆ | ◆ | ◆ | peu | | peu | peu |
| enchevêtrés | ◆ | ◆ | ◆ | | ◆ | | | | |
| persistants | ◆ | ◆ | ◆ | ◆ | ◆ | peu | peu | peu | peu |
| colorés (*) | oui | gris | hyalin | hyalin | hyalin | hyalin | hyalin | hyalin | hyalin |
| Long. max. mm | > 1 | > 1 | <0,8 | > 1 | <0,5 | <0,3 | <0,2 | <0,3 | <0,3 |
| nbre d'éléments au mm ² | 300 à 400 | 225 à 320 | 280 à 360 | 60 à 100 | 250 à 360 | 60 à 100 | 0 à 10 | 20 à 40 | 30 à 80 |
| masque la couleur de la tige (*) | ◆ | ◆ | ◆/± | ± | ± | ±/non | non | non | non |
| pilosité sur: pédicelle floral | dense | dense | éparse | dense | éparse | faible | 0 | ≈0 | éparse |
| ovaire | dense | éparse | dense | éparse | faible | faible | ≈0 | ≈0 | faible |
| bouton floral | éparse | faible | éparse | ≈0 | faible | ≈0 | 0 | ≈0 | ≈0 |
| qualification possible de la tige | fortement velue | velue | | pubescente | | ± pubescente | glabre | subglabre à ± pubescente, glabrescente | |
| groupe d' <i>Epipactis</i> | <i>tremol</i> | <i>helleborine</i> | | <i>leptochila</i> | | <i>phyllanthes</i> | | | |
| (*) sur la plante fraîche; ◆ = positif pour ce critère. | | | | | | | | | |

disposition est encore plus marquée dans le groupe d'*E. atrorubens*, qui n'est pas envisagé ici. Le passage au groupe d'*E. helleborine* (ici *E. helleborine* et *E. rhodanensis*) se marque par la moindre coloration des éléments de la pilosité qui est moins dense sur les parties florales. Le groupe d'*E. leptochila* (ici *E. provincialis* et *E. campeadorii*) se distingue du groupe précédent soit par une pilosité moins dense mais faite d'éléments encore longs, soit par une pilosité aussi dense que dans le groupe d'*E. helleborine* mais avec des éléments moins longs, ce qui parfois ne masque plus tout à fait la couleur de la tige; de plus, la pilosité se restreint de plus en plus à la tige et n'est plus que faible sur l'ovaire. Le groupe d'*E. phyllanthes* (ici *E. albensis*/ *E. fibri*, *E. phyllanthes* var. *degenera*, var. *vectensis* et taxon d'Oléron) se distingue par la réduction de la longueur des éléments de la pilosité et par une chute brutale de sa densité, de sorte que la tige apparaît verte, sauf quand la pilosité comporte environ 80 éléments au mm², stade où la tige apparaît encore comme pubescente à l'œil nu suivant l'incidence de la lumière disponible. Un examen superficiel, dans ce cas, ne permet pas vraiment de déceler une différence entre la pilosité de la tige d'*E. campeadorii* et celle d'*E. phyllanthes* à Oléron, par exemple, alors que le tableau montre qu'elles sont distinctes.

Le bord des feuilles

L'examen à la loupe binoculaire a révélé, chez tous les échantillons de feuilles d'*Epipactis phyllanthes* prélevés du nord de l'Angleterre à la Cantabrie, un bord ondulé-crispé muni d'une denticulation très irrégulière disposée sur un bourrelet hyalin en un seul rang mais en tous sens. Les denticules aigus peuvent être courbes et mesurer jusqu'à 0,3 mm de long; ils sont souvent plus longs à aussi longs que larges (Fig. 4). Cette denticulation est conforme à celle dessinée par YOUNG pour des *E. phyllanthes* anglais et danois (YOUNG 1953; fig. 4 ci-contre).

Ce caractère, relativement constant chez *Epipactis phyllanthes*, permet de le distinguer de la plupart des espèces des groupes d'*E. atrorubens*, d'*E. helleborine* et d'*E. leptochila*. Dans ce dernier groupe, le bord des feuilles est ou bien assez régulièrement et finement denticulé, d'une manière similaire à celle d'*E. helleborine*, c'est le cas par exemple chez *E. campeadorii* et chez *E. provincialis*, ou bien bordé de lames hyalines de tailles diverses avec quelques protubérances irrégulières (*E. leptochila* et *E. «neglecta»*). Au sein du groupe d'*E. phyllanthes*, *E. albensis* et *E. fibri* présentent le même type de bord denticulé, avec des denticules qui peuvent être longs de 0,4 mm et plus effilés encore que ceux d'*E. phyllanthes* (Fig. 4).

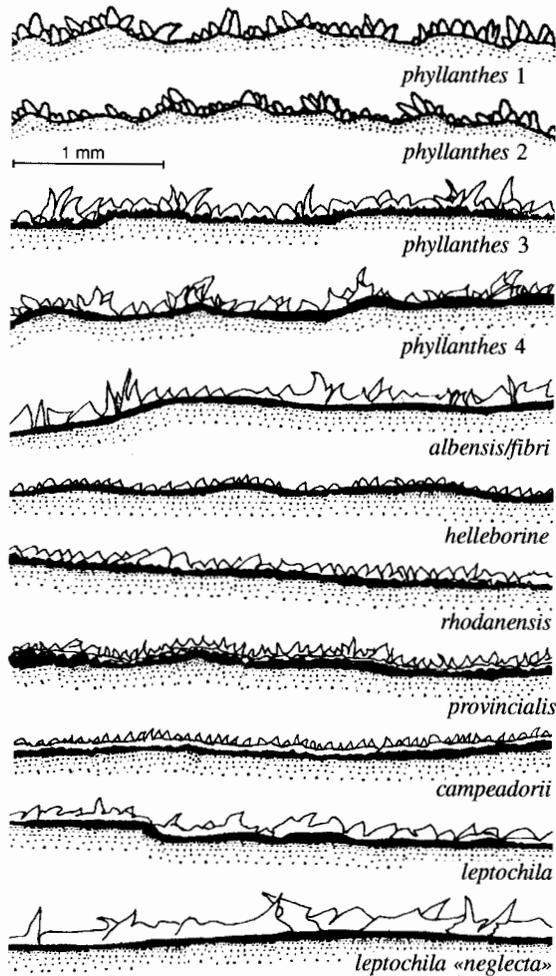


Fig. 4. Denticulation du bord des feuilles de quelques *Epipactis*. *E. phyllanthes* 1: Danemark, Jutland; 2: Angleterre, Lancashire; 3: Oléron; 4: Landes.

(1 & 2, d'après YOUNG 1953)

La glande rostellaire

Dans les stations de Cantabrie, des Landes et de Gironde, le gynostème des *Epipactis phyllanthes* ne porte pas de glande rostellaire visible dans la fleur

ouverte, seulement parfois la cicatrice d'une glande rostellaire avortée et déjà nécrosée. D'autre part, ces fleurs peuvent être massivement cléistogames certaines années. Ceci est tout à fait conforme à la conception de l'espèce et de ses variétés proposée par YOUNG (1952) ainsi qu'à mes observations en Angleterre (voir aussi RICHARDS & PORTER 1982) et en Belgique.

À Oléron, par contre, ainsi qu'en Vendée (fide CORBINEAU 1981A), la présence d'une glande rostellaire dans les fleurs ouvertes semble assez fréquente. Cette glande est parfois rare et aussi évanescence que le décrit YOUNG, parfois assez développée mais peu efficace. Cependant, certaines années, elle est souvent bien développée, assez persistante et relativement efficace, grâce à une relative cohérence des pollinies fraîches, ce qui permet de penser que, parfois, ces fleurs pourraient être entomogames. Je n'ai jamais rencontré cette dernière situation en Angleterre ou en Belgique et elle n'entre plus dans le cadre défini par YOUNG. Cependant, cette disposition, qui a évidemment un fondement génétique, est aussi manifestement tributaire, pour s'exprimer, de facteurs environnementaux, édaphiques et climatiques.

Beaucoup d'auteurs ont déjà souligné l'importance des facteurs exogènes qui favorisent l'apparition occasionnelle d'une structure de gynostème autorisant l'autogamie chez des espèces d'*Epipactis* habituellement allogames (par exemple REMMEL 1970; REICHLING 1970; WIEFELSPÜTZ 1970; ROBATSCH 1983, 1995, 1997; REINECKE 1987, 1988; REINECKE & RIETDORF 1992; CLAESSENS & KLEYNEN 1995). La réciproque semble également attestée: le retour vers l'allogamie potentielle d'espèces normalement autogames a déjà été démontré par l'analyse du gynostème d'individus croissant dans des biotopes particuliers (par exemple MÜLLER 1868; KRÖSCHE 1932, 1934; TESCHNER 1970) ou encore par la présence d'hybrides, ce qui indique que ces espèces autogames restent attractives pour les pollinisateurs (par exemple SVENSSON & WITZELL 1984; DELFORGE 1996, 1997).

Les individus d'*Epipactis phyllanthes* qui portent certaines années des fleurs pourvues d'une glande rostellaire bien développée, assez persistante et parfois efficace, mais qui montrent sinon tous les caractères d'*E. phyllanthes* var. *pendula* ou var. *vectensis*, ne peuvent donc être considérés comme des représentants d'une nouvelle espèce distincte d'*E. phyllanthes*. Ils constituent vraisemblablement cependant une variété particulière d'*E. phyllanthes* qui mérite d'être décrite et dont la diagnose peut se faire par rapport à la variété la plus proche morphologiquement: *E. phyllanthes* var. *pendula*. Ce traitement systématique est par ailleurs cohérent avec celui appliqué à d'autres espèces d'orchidées qui présentent des variations fréquentes dans la morphologie florale du fait de l'autogamie, *Ophrys apifera* par exemple.

Epipactis phyllanthes G.E. SMITH var. ***olarionensis*** P. DELFORGE var. nov.

Diagnosis: A *Epipactis phyllanthes* var. *pendula* differt floribus plerumque satis bene apertis, subhorizontalibus vel cernuis, gynostemio saepe cum polliniis satis coherentibus, rostellis glandulaceo evoluta, satis permanentia, non raro efficaci post floris aperturam.

Holotypus: Gallia, districtus Charente-Maritime, apud Saint-Trojan-les-Bains, alt. s.m. 5 m, 10.VI.1995. In herb. Pierre DELFORGE sub n° 9532.

Icones: CHAMPAGNE 1985: 883; CLAESSENS & KLEYNEN 1994: 217; DEVILLERS-TER-SCHUREN in DELFORGE 1994: 79B, in DELFORGE 1995C: 79B.

Étymologie: *Olarionensis*, is, e: de l'île d'Oléron (Charente-Maritime, France)

Diagnose: Diffère d'*Epipactis phyllanthes* var. *pendula* YOUNG 1952 par les fleurs habituellement assez bien ouvertes, subhorizontales à pendantes, le gynostème souvent muni de pollinies assez cohérentes et d'une glande rostellaire développée, assez persistante et parfois efficace après l'ouverture de la fleur.

Epipactis phyllanthes var. *olarionensis* est la variété dominante en France, dans les stations de Charente-Maritime (île d'Oléron) ainsi qu'en Vendée. Elle a une écologie semblable aux autres variétés d'*E. phyllanthes* dont YOUNG notait (1952: 268) qu'elles croissaient dans les zones calcaires et crayeuses et que quand des stations étaient signalées en zone acides, il était démontré chaque fois de manière un peu surprenante que le sol était alcalin (pH 7-8) avec des particules de calcaire souvent visibles, ce qui est le cas du sable conchilien où *E. phyllanthes* a été observé aussi bien dans les îles Britanniques qu'en France ou qu'en Cantabrie, ainsi que dans la forêt de Soignes, en Belgique.

Délimitation d'*Epipactis phyllanthes* par rapport à deux espèces autogames, *E. rhodanensis* et *E. campeadorii*

Les nouvelles données détaillées qui viennent d'être apportées permettent de formuler une diagnose différentielle entre trois espèces qui paraissent superficiellement voisines mais qui ne sont pourtant pas directement apparentées, *E. rhodanensis*, *E. campeadorii* et *E. phyllanthes* (Tableau 2).

Epipactis rhodanensis a parfois été confondu avec *E. phyllanthes*, notamment par YOUNG, sur un exsiccata il est vrai (cf. supra et ESCOUBEYROU & LEWIN 1997). *E. rhodanensis* a d'autre part la particularité, que je n'avais pas encore rencontrée, de comporter parfois des individus tellement hypochromes que même la base des pédicelles floraux n'est plus teintée de violacé de manière décelable, ce qui est très troublant quand ces individus ont un port grêle avec de petites feuilles arrondies (A. GÉVAUDAN comm. pers., obs. pers.; voir aussi ARX & STOTZ 1995). Il faut alors tenir compte de ce qui se passe dans le reste de la population, si toute la population n'est pas hypochrome, et recourir aux autres caractères, pilosité ou denticulation du bord des feuilles. Ce dernier examen nécessite parfois l'usage d'une bonne loupe binoculaire avec objectifs réticulés, éclairage et grossissement d'au moins 30×, matériel qui n'a malheureusement pas sa place sur le terrain. Il est probable que la cause de cette forte hypochromie est due à l'autogamie, comme c'est le cas par exemple chez *Ophrys apifera*, mais, curieusement, elle ne semble pas affecter de la même manière les autres *Epipactis* autogames du groupe d'*E. helleborine*, qui gardent généralement une coloration pourprée ou violacée à la base du pédicelle floral.

Epipactis campeadorii a une aire de répartition qui, sur une carte, semble proche de l'unique localité d'*E. phyllanthes* en Espagne, à Liencres, province de Santander, Cantabrie (Carte 1). En fait, cette proximité n'est qu'apparente, cette dernière localité étant littorale atlantique alors que la haute vallée de l'Èbre, où fleurit *E. campeadorii*, se situe au sud de la Cordillère cantabrique, dans une

zone supraméditerranéenne relativement aride. Le port général d'*E. campeadorii*, peut vaguement évoquer celui de certains *E. phyllanthes* robustes pour celui qui n'a regardé que les illustrations publiées lors de la description (DELFORGE 1995B) et n'a pas observé cette espèce sur le terrain. Il est donc sans doute bon de préciser encore ce qui sépare *E. campeadorii* des *E. phyllanthes* de Liencres ainsi que d'*E. rhodanensis*, dont j'ai maintenant une connaissance directe. Choisir les *E. phyllanthes* de Liencres comme population de comparaison, permet de confronter *E. campeadorii* non seulement aux *E. phyllanthes* les plus proches géographiquement, mais aussi à tous les *Epipactis phyllanthes* var. *pendula* et var. *vectensis* de France et des îles Britanniques, dont la population de Liencres ne diffère pas.

| Taxon | <i>E. campeadorii</i> | <i>E. phyllanthes</i> | <i>E. rhodanensis</i> |
|--|--|---|---|
| Tige | très robuste | grêle | relativement robuste |
| Pilosité de la tige entre la 2 ^{ème} et la 3 ^{ème} fleur | dense, poils courts et papilles enchevêtrés. persistante | courte, éparse glabrescente | dense, poils longs et papilles enchevêtrés. persistante |
| Nbre de poils et papilles au mm ² | 250-360 | 20-40 | 280-360 |
| Bords des feuilles | denticules réguliers sur bourrelet hyalin | denticules irréguliers, aigus, plus longs ou aussi longs que larges | denticules ± émoussés, assez réguliers, plus larges que longs |
| Pédicelle floral | vert jaunâtre | vert jaunâtre | base violacée, rarement vert jaunâtre |
| Affinités (**) | gr. d' <i>E. leptochila</i> | gr. d' <i>E. phyllanthes</i> | gr. d' <i>E. helleborine</i> |
| Position de la fleur ouverte | horizontale | pendante | (sub-)horizontale |
| Sépales et pétales | flétrissant après l'anthèse | restant frais et verts sur la capsule | flétrissant après l'anthèse |
| Anthère | ne se nécrosant pas rapidement | se nécrosant rapidement | ne se nécrosant pas rapidement |
| Glande rostellaire | développée, inefficace | absente | développée, inefficace |
| Auricules | constamment très développés | peu développés à nuls | |
| Biotopes (en France et en Espagne) | ripisylves à <i>Populus</i> div. sp. dans la zone supraméditerranéenne | pinèdes (mixtes) sur dunes littorales dans la zone atlantique | ripisylves à <i>Populus nigra</i> dans la zone supraméditerranéenne |
| Altitude des sites | 550-700 m | 0-120 m | 100-900 m |
| (*) obs. pers. (**) résultant de l'addition des caractères précédents. | | | |

D'autre part, lors la description d'*Epipactis campeadorii* je n'avais pas utilisé une particularité originale de la structure du gynostème, ses auricules très développés, parce que je n'étais pas assuré de leur permanence. De nouvelles informations montrant que ce caractère est constant (HERMOSILLA in litt.) me permettent donc de l'ajouter: *E. campeadorii* possède 2 auricules très développés, obcordiformes, évoquant 2 ébauches de gynostème encadrant le gynostème et excédant les bords de la surface stigmatique (Fig. 5).

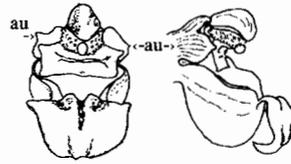


Fig. 5. Auricules développés d'*Epipactis campeadorii*.

Conséquences taxonomiques découlant du traitement systématique appliqué à *Epipactis phyllanthes*

La délimitation d'*Epipactis phyllanthes* est fondée sur des caractères diagnostiques qui ont été rappelés plus haut et qui ont été progressivement élaborés par plusieurs éminents botanistes qui ont procédé à d'innombrables observations étalées sur plus d'un siècle. Cette délimitation semble bonne et est d'ailleurs très généralement adoptée aujourd'hui. La conformation du gynostème (anthere sessile ou pédonculée, présence ou non d'une glande rostellaire, etc.) ou celle de l'hypochile et l'épichile ne peuvent intervenir dans cette délimitation qu'au niveau variétal et encore, de manière souvent peu tranchée, nous l'avons vu. Cette variabilité dans les parties sexuées est généralement attribuée à l'autogamie, qui autorise l'apparition de structures dégénérées et de nombreux modèles incompatibles avec la pollinisation par les insectes; la variabilité dans le port, la surface foliaire et même dans l'apparition occasionnelle de l'autogamie et de l'allogamie, provient, pour une bonne part, nous l'avons vu, de facteurs exogènes, souvent écologiques.

Cependant, beaucoup de taxons actuellement proposés au rang d'espèce dans le genre *Epipactis* le sont sur la base d'infimes différences morphologiques, non diagnostiques, sans commune mesure avec les différences constatées au sein de l'espèce *Epipactis phyllanthes*. L'intervalle de variation morphologique qui sépare deux *E. phyllanthes* extrêmes, par exemple la var. *olarionensis* comparée à la var. *degenera*, montre une amplitude bien plus grande que celle qui sépare deux espèces, par exemple, *E. albensis* d'*E. fibri* ou encore *E. muelleri* d'*E. peitzii*. La cohérence systématique voudrait donc que soient combinés au rang variétal tous les taxons nommés indûment à un rang supérieur sur la base de différences infimes comparées à celles observées au sein d'*E. phyllanthes*. Ce travail de clarification est très ardu parce qu'il est difficile d'avoir une idée claire de beaucoup de ces espèces à partir de la lecture de leur description, même récente, longue et illustrée. Il semble néanmoins que deux combinaisons nouvelles peuvent être envisagées ici, à titre de première contribution à une approche systématique plus cohérente du genre.

Epipactis peitzii, espèce autogame, a été récemment décrit de milieux forestiers. Dans la courte diagnose qui accompagne la description, les auteurs avouent implicitement leur embarras pour séparer leur espèce d'*E. muelleri* et ne trouvent que quelques caractères pour le faire: des feuilles habituellement

largement ovales, plus vertes et à bord non ondulé, des fleurs moins pendantes, une anthère à sommet émoussé au lieu d'aigu et surtout un labelle étroit à la jointure entre l'épichile et l'hypochile (NEUMANN & WUCHERPFENNIG 1997: 750). Ces caractères entrent dans la variation normale d'*E. muelleri*. Comme chez n'importe quel autre *Epipactis*, les feuilles sont généralement plus vertes, plus longues et moins ondulées en milieu forestier chez *E. muelleri* (obs. pers.; BLANGERMONT et al. 1977). Les différences relevées pour le gynostème et le labelle ou le port des fleurs sont sans commune mesure avec celles qui affectent les diverses variétés d'*E. phyllanthes*. De plus, les auteurs écrivent qu'*E. peitzii* pourrait se trouver à Holy Island, en Angleterre, et citent à l'appui de leur hypothèse les deux illustrations que j'ai publiées pour *Epipactis muelleri* en Angleterre dont une, celle de la plante entière, provient de Beltingham et non de Holy Island (DELFORGE 1995A: 107), et ne montre pas du tout les caractères foliaires attribués à *E. peitzii* (les feuilles sont en effet très allongées et leur bord est ondulé sur la plante de Beltingham).

Epipactis peitzii n'est peut-être donc qu'une forme forestière, qui devrait être considérée à ce rang, ainsi que l'a fait YOUNG pour *E. dunensis* f. *pinetorum* (YOUNG 1949). Cependant, il arrive que ces taxons forestiers présentent des gynostèmes avec glande rostellaire (MÜLLER 1868; KRÖSCHE 1932, 1934; TESCHNER 1970), ce dont ne parlent pas NEUMANN et WUCHERPFENNIG, mais qui permet de considérer ce taxon au rang variétal. Il est possible qu'il y ait déjà un synonyme antérieur à ce rang, *E. muelleri* var. *sylvestris* (BLANGERMONT et al. 1977), mais il s'agit probablement d'un nomen nudum.

Epipactis muelleri GODFERY var. ***peitzii*** (H. NEUMANN & WUCHERPFENNIG) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

Basionyme: *Epipactis peitzii* H. NEUMANN & WUCHERPFENNIG, *Jour. Eur. Orch.* **28** (1996): 748 (1997).

Lors de la description *Epipactis fibri* (SCAPPATICCI et al. 1995), la grande similitude morphologique et écologique entre ce taxon de la vallée du Rhône et *E. albensis*, décrit en 1978 de Bohême (NOVÁKOVÁ & RYDLO 1978), était soulignée par les auteurs mêmes de la description, qui avaient tenté de différencier les deux taxons par la confrontation de caractères qualifiés de phylogénétiques et appartenant essentiellement à la morphologie du labelle et du gynostème (forme du sommet de l'anthère et excroissance non glandulaire du rostellum). Nous venons de constater l'amplitude de variation, bien plus grande, de ces caractères chez *E. phyllanthes* et leur absence de signification évolutive chez beaucoup d'*Epipactis* autogames. D'autre part, mes observations personnelles et des données publiées pour *E. albensis* (par exemple WUCHERPFENNIG 1993A, B) montrent que les légères divergences de caractère invoquées lors de la description d'*E. fibri* ne sont pas constantes de sorte qu'il y a interpénétration parfois de ces variations morphologiques entre *E. albensis* et *E. fibri* comme entre les var. *vectensis* et *pendula* d'*E. phyllanthes*.

Epipactis albensis (NOVÁKOVÁ & RYDLO) var. ***fibri*** (SCAPPATICCI & ROBATSCH) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

Basionyme: *Epipactis fibri* SCAPPATICCI & ROBATSCH, *L'Orchidophile* **26**: 87-88 (1995).

Identité de l'exemplaire unique de l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône

Les précisions qui viennent d'être apportées permettent d'envisager une révision de l'exemplaire unique d'*Epipactis* récemment signalé des Bouches-du-Rhône comme *E. phyllanthes* dans une courte note (SOCA 1996) (3). Aucune autre observation n'est venue confirmer cette mention, malgré des recherches approfondies à plusieurs reprises dans la zone en 1996 et 1997. La plante a été déposée dans l'herbier personnel de P. RABAUTE qui avait préalablement pris trois photographies en couleurs sur papier; en outre, R. SOUCHE (= R. SOCA) avait fait le jour même de la découverte un rapide croquis de la plante coupée et déjà un peu pressée. Grâce à l'amabilité des auteurs de cette trouvaille et à celle d'A. GÉVAUDAN, qui a tenté avec R. SOUCHE de la confirmer sur le terrain une autre année, j'ai pu examiner l'exsiccata, le croquis, les photographies et la description, faite sur le frais le jour de la découverte de la plante, le tout accompagné de renseignements complémentaires (A. GÉVAUDAN, P. RABAUTE & R. SOUCHE comm. pers., in litt.). Aucune description ou illustration de cette plante n'ayant été publiée, il n'est pas inutile de donner ici quelques-unes de ses caractéristiques en commençant par celle de son milieu.

Ce pied d'*Epipactis*, a été trouvé dans la Crau le 6 juillet 1995, par 35°C à l'ombre, non loin du Grand Rhône, donc en milieu très méditerranéen, près d'une petite mare temporaire bordée par quelques peupliers (*Populus nigra*). Le substrat du site est fait de sable et de graviers, la plante fleurissait sous des ronces. La moitié des fleurs bien conformées de l'inflorescence étaient ouvertes. Sur un site beaucoup moins méditerranéen, dans l'île d'Oléron, *E. phyllanthes* est, au même moment, déjà en fruits. L'état de floraison de l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône, d'environ 3 semaines plus tardif malgré un biotope plus chaud, correspond donc plutôt à celui d'*E. rhodanensis*.

Les 3 photos prises le jour de la découverte représentent: la plante en pied, une partie de l'inflorescence avec une fleur ouverte de face et enfin la même fleur ouverte de face prise d'un peu plus près. La sortie sur le terrain n'ayant pas été prévue pour la photographie rapprochée ni pour l'observation d'orchidées, les photos ont été faites avec un appareil ne disposant pas des objectifs appropriés et sont d'une qualité moyenne; elles ne permettent en effet pas de distinguer des détails indispensables à une détermination précise: le gynostème, par exemple, n'est pas visible, et la pilosité éventuelle de la tige ou de l'ovaire n'est pas nette. Les photos montrent une plante avec une tige vert foncé, très flexueuse, grêle, apparemment munie de 2 très petites feuilles ovales-lancéolées vert foncé, puis une très longue inflorescence avec quelques fleurs entrouvertes, des boutons floraux avortés et des boutons floraux normaux. Les bractées sont plus longues que les fleurs, les inférieures plus longues que les feuilles. Les vues plus rapprochées montrent un rachis qui semble muni d'une pubescence grisâtre, des boutons floraux vert jaunâtre, un ovaire étroitement fusiforme mais bien plus court que le bouton, un pédicelle assez court, vert jaunâtre.

(3) «**5. *Epipactis phyllanthes* G.E. SMITH** - Faisant une course pour voir *Teucrium aristatum* [...], nous avons découvert un seul pied d'*Epipactis phyllanthes* le 6 juillet 1995, en compagnie de P. RABAUTE, entre Raphèle-les-Arles et Port-Saint-Louis-du-Rhône (Bouches-du-Rhône) à 7 m d'altitude. Cette plante n'était connue que de trois départements: Charente, Charente-Maritime et Vendée.» (SOCA 1996: 18)

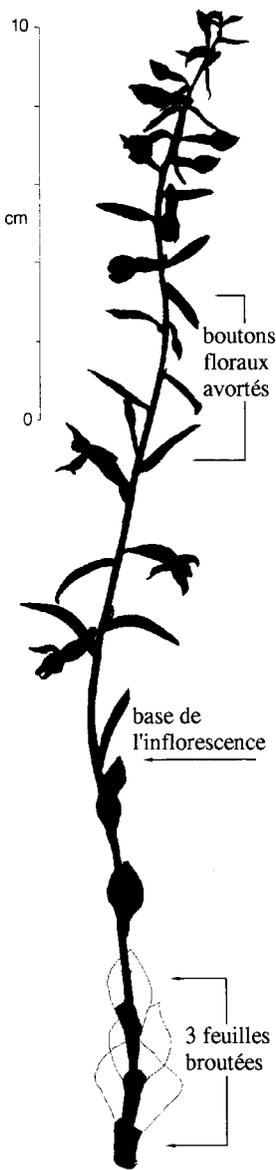


Fig. 6. Exsiccata de l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône. Les 3 feuilles basales broutées ont été schématisées.

La seule fleur ouverte photographiée est jaune verdâtre et munie de sépales latéraux subétalés, le sépale dorsal et les pétales connivents en casque cachant le gynostème; le labelle est blanchâtre, avec un hypochile manifestement écrasé, ouvert vers le haut par une simple fente longitudinale qui se prolonge par un canal sur l'épichile. Celui-ci, étroitement cordiforme, est courbé asymétriquement, montrant qu'il a subi aussi un écrasement, consécutif peut-être à un piétinement du bouton floral.

Le croquis est conforme à l'exsiccata pour la taille de la plante, la représentation des 2 feuilles caulinaires supérieures et celle de toutes les bractées; il ne montre que 2 fleurs et un bouton floral sur les 21 constituant l'inflorescence, trace 3 gaines à la base de la tige, et est assez imprécis notamment pour l'épaisseur de la tige ou la forme du périanthe, ce qui est tout à fait normal dans ce genre de dessin. Des précisions manuscrites accompagnent le croquis, décrivant la plante comme entièrement vert jaunâtre, à l'exception de la base de la tige, lavée de pourpre sur un peu moins de 4 cm de hauteur, et des feuilles, qui sont vert émeraude.

La tige est dite glabre, ce qui semble en contradiction avec ce que montre une des trois photos, mais nous venons de voir que la pilosité de la tige chez *Epipactis phyllanthes* était difficile à qualifier. Les fleurs sont considérées comme «assez cléistogames», ce qui veut sans doute dire qu'elles sont peu ouvertes. Les mesures de certaines parties florales sont données pour une seule fleur mais ces mensurations entrent bien entendu dans l'intervalle de variation de beaucoup d'espèces d'*Epipactis*. Aucune autre précision concernant la structure du gynostème, l'état des pollinies, la présence d'une glande rostellaire ou de tubes polliniques n'a été notée, pas plus que la forme de la denticulation du bord des feuilles. Mais il faut souligner que l'ensemble des notes prises par R. SOUCHE et P. RABAUTE va déjà bien au-delà de ce qui se fait habituellement alors que, de leur propre aveu, ces deux botanistes ne sont pas des spécialistes du genre *Epipactis*.

Bien entendu, la recherche d'un nom à mettre sur cette plante au moyen des clefs disponibles dans les flores et les ouvrages spécialisés a amené, avec la tige glabre, à *Epipactis phyllanthes*, ce qui laisse encore aujourd'hui perplexe les deux découvreurs.

Cette détermination a cependant été confirmée par d'autres spécialistes à qui ils ont montré les photos et le dessin, insuffisants pourtant pour valider la détermination d'un individu aussi critique. L'exsiccata n'avait, quant à lui, plus été examiné.

L'exemplaire d'herbier (Fig. 6) montre une plante de 28 cm de haut, l'inflorescence se répartissant sur 18,5 cm, soit près des 2/3 de la hauteur de la tige. L'examen à la loupe binoculaire montre que les 3 structures basales interprétées comme des gaines sur le croquis sont en fait 3 feuilles caulinaires qui ont été broutées presque jusqu'à la base.

La présence de ces 3 feuilles, dont les restes permettent de dire qu'elles devaient être plus grandes que les 2 petites feuilles complètes visibles sur la photo et le dessin, change évidemment fortement la silhouette de cette plante qui aurait dû montrer 3 grandes feuilles tassées au bas de la tige, puis 2 autres, plus petites et plus étagées, un port qui rappelle par exemple celui d'*E. tremolsii*, d'*E. provincialis* ou de beaucoup d'*Epipactis* en situation très xérique (4), mais pas celui d'*E. phyllanthes*, dont les feuilles sont généralement réparties assez haut sur la tige sur une hauteur au moins égale à celle de l'inflorescence, même en milieu dunaire ouvert (Fig 1).

La tige de l'exsiccata, d'apparence très grêle, est encore parsemée de poils hyalins assez longs et fins, ce qui confirme l'impression qu'elle était pubescente, comme le laisse deviner une des photos. Des poils du même type sont visibles aussi sur les ovaires et la face externe des sépales. L'examen du bord de toutes les feuilles examinables révèle non pas une denticulation, mais des lames hyalines de faible hauteur, longuement parallèles au bord, munies d'excroissances irrégulières, interrompues parfois par quelques denticules, une configuration qui n'a jamais été signalée chez *Epipactis phyllanthes* et qui rappelle un peu celle du bord des feuilles d'*E. leptochila* (Fig. 7). Le bord des bractées infé-

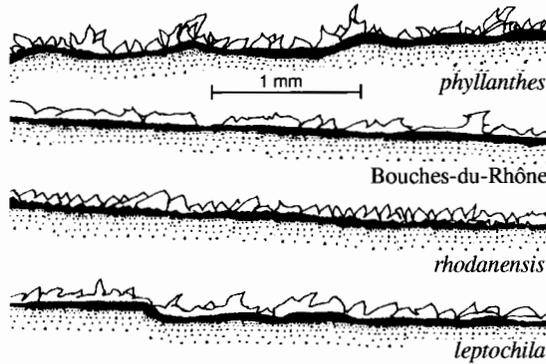


Fig. 7. Denticulation du bord des feuilles de l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône comparée à celle d'autres espèces. Elle n'est pas du tout similaire à celles d'*E. phyllanthes* ou d'*E. rhodanensis* et rappelle plutôt celle d'*E. leptochila*.

(4) La longueur des feuilles et la surface foliaire dépend fortement de l'âge de la plante, des conditions édaphiques et des conditions météorologiques précédant la phase végétative, particulièrement des précipitations de l'automne de l'année précédente (par exemple LIGHT & MACCONAILL 1994). D'autre part, dans des situations très xériques ou après une sécheresse, les feuilles de toutes les espèces sont souvent plus tassées au bas de la tige et chlorosées; le petit nombre de feuilles et la faible surface foliaire est alors souvent compensé dans ces situations par la plus grande taille des bractées qui peuvent participer de manière importante aux fonctions d'assimilation.

rieures est un peu plus denticulé. À vrai dire, je n'ai pas trouvé dans mes échantillons un bord de feuille qui corresponde vraiment à celui-ci. D'autre part, la face inférieure des feuilles est elle-même porteuse de quelques poils et denticules, une disposition que je n'ai jusqu'à présent trouvée que chez *E. provincialis*, mais dont je ne connais ni la variabilité, ni la pertinence diagnostique.

L'examen de l'inflorescence montre que quelques boutons de fleurs du tiers central ont avorté, ce qui indique que cette pauvre plante a non seulement été broutée et probablement piétinée, mais qu'elle a en outre subi une gelée ou une époque de sécheresse au moment de sa croissance. Les fleurs supérieures montrent un bouton floral très gros en comparaison de l'ovaire, une proportion qui n'évoque pas *Epipactis phyllanthes*. Une fleur ouverte, sommairement étalée, laisse apercevoir des pétales assez étroits et un gynostème avec une anthère brièvement subsessile, bien arrondie et nette, ne paraissant pas nécrosée et enveloppant encore assez bien des pollinies qui semblent avoir gardé une certaine cohérence malgré deux années passées en herbier. La quatrième fleur montre également son gynostème; les pollinies y semblent plus pulvérulentes, mais elles sont toujours dans le clinandre et y sont soutenues par une importante excroissance du rostellum qui ne paraît pas glandulaire, ce qui rappelle un peu *E. albensis* var. *fibri*. Ni le bord supérieur de la surface stigmatique ni le clinandre ne paraissent porter de tubes polliniques dans les deux fleurs où le gynostème est en partie visible.

Avant de tirer des conclusions de cette analyse, il faut rappeler qu'il est toujours délicat de déterminer précisément une orchidée appartenant à un groupe difficile à partir d'une seule plante, de surcroît malvenante, ce qui est manifestement le cas en l'occurrence. YOUNG écrivait à ce propos pour *Epipactis phyllanthes*: «Weak states of the plant often have narrow leaves, narrow or flattened ovaries and scarcely pendulous flowers, and can be very deceptive unless considered in relation to the population as a whole.» (YOUNG 1952: 260) (5). Il n'y a pas de population ici, pas même un second exemplaire pour nous aider à valider une détermination, mais la comparaison des caractères relevés sur l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône avec ceux d'*E. phyllanthes* et d'*E. rhodanensis* permettent cependant d'émettre quelques conclusions (Tableau 3).

L'examen du tableau montre que l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône n'a peut-être comme points communs avec *E. phyllanthes* que l'état de la pilosité de la tige ainsi que la couleur du pédicelle floral, coloration qu'il partage avec tous les membres des groupes d'*E. leptochila* et d'*E. phyllanthes*. Par contre, il diverge pour tous les autres caractères, en particulier assurément pour la denticulation du bord des feuilles. Il me paraît donc quasi certain qu'il ne peut pas être identifié à *E. phyllanthes*. J'ajoute que cette conclusion est beaucoup plus facile à tirer aujourd'hui parce que, depuis 1995, *E. provincialis* a été décrit (AUBENAS et al. 1996) et la présence d'*E. rhodanensis* a été reconnue dans les Pyrénées-Orientales (ESCOUBEYROU & LEWIN 1997).

(5) «Les états faibles de la plante possèdent fréquemment des feuilles étroites, des ovaires étroits ou aplatis et des fleurs à peine pendantes, et peuvent être très trompeurs sauf s'ils sont considérés relativement à la population prise dans son ensemble.»

À quel taxon est-il possible d'identifier l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône ? Il partage avec *E. rhodanensis* un certain nombre de caractères, phénologie, écologie, localisation et, peut-être, structure du gynostème, mais il en diverge pour beaucoup d'autres; de même, il se rapproche un peu d'*E. provincialis* notamment

| Tableau 3. Comparaison de quelques caractères de l' <i>Epipactis</i> des Bouches-du-Rhône, d' <i>E. phyllanthes</i> et d' <i>E. rhodanensis</i> (*) | | | |
|--|---|--|--|
| Taxon | <i>E. phyllanthes</i> | Bouches-du-Rhône | <i>E. rhodanensis</i> |
| Tige | grêle à assez robuste | grêle | relativement robuste |
| Pilosité de la tige entre la 2 ^{ème} et la 3 ^{ème} fleur | courte, éparse. glabrescente | quelques fins poils épars. glabrescente ? | dense, poils longs et papilles enchevêtrés. persistante |
| Nbre de poils et papilles au mm ² | 0-80 | 20-40 ? | 280-360 |
| Feuilles | occupant au moins la moitié de la hauteur de la tige | n'occupant qu'un tiers de la hauteur de la tige | occupant au moins la moitié de la hauteur de la tige |
| Bords des feuilles | denticules irréguliers, aigus, plus longs ou aussi longs que larges | lames irrégulières, presque sans denticules | denticules émoussés, assez réguliers, plus larges que longs |
| Pédicelle floral | vert jaunâtre | vert jaunâtre | base violacée, rarement vert jaunâtre |
| Ovaire | fusiforme, souvent plus long que le bouton floral | fusiforme, parfois bien plus court que le bouton floral | souvent intermédiaire entre ces 2 conditions |
| Anthère | enveloppant peu les pollinies, se nécrosant rapidement | enveloppant bien les pollinies, ne paraissant pas se nécroser | enveloppant bien les pollinies, ne se nécrosant pas rapidement |
| Tubes polliniques | très souvent visibles dans le clinandre et sur le rebord supérieur du stigmat | apparemment non | non |
| Période de floraison en 1995 | mi-juin | début juillet | |
| Biotope en France | Dunes arrières-littorales, pinède mixte à <i>Pinus pinaster</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Q. robur</i> dans la zone atlantique | sous quelques <i>Populus nigra</i> dans la zone méditerranéenne | Ripisylves à <i>Populus nigra</i> dans la zone supra-méditerranéenne |
| Distribution en France | littoral atlantique, de Bayonne à l'île de Noirmoutier (Vendée) | vallée du Rhône, à mi-distance entre Lyon et les Pyrénées Orientales | vallée du Rhône et affluents, notamment autour de Lyon, et Pyrénées-Orientales |
| (*) littérature et principalement obs. pers. | | | |

par le port, et la présence de poils et de papilles sur la face inférieure des feuilles, mais s'en sépare par ailleurs par beaucoup d'autres caractères importants. Je pense qu'il faut convenir aujourd'hui que nous sommes face à une plante indéterminable en l'état, parce qu'elle est unique, malvenante, insuffisamment connue pour certaines parties, comme le gynostème, et qu'elle est porteuse de caractères aberrants, qui ne sont pas identifiables à une configuration bien documentée. La détermination de l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône ne pourra donc se faire que lorsque d'autres exemplaires et si possible une ou des populations de ce taxon seront observés en Crau ou aux alentours, et décrits avec suffisamment de précisions.

Conclusions

Le genre *Epipactis* a toujours été un genre d'approche très difficile, bien plus encore aujourd'hui du fait de la description récente d'un grand nombre de taxons de distribution souvent très restreinte. Les déterminations sur le terrain, les travaux de cartographie, la reconstitution de la phylogénèse du genre et sa présentation dans un guide de terrain sont devenus à ce point ardu qu'une remise en question permanente des avancées taxonomiques est indispensable, avec des outils de plus en plus affinés. Le présent travail ne vise donc qu'à affûter certains de ces outils et à apporter une clarification très partielle dans un genre où la systématique est en perpétuel bouleversement.

Les recherches sur le terrain, rapportées ici, ont permis d'autre part de montrer que de très vieilles localités où *Epipactis phyllanthes* avait été signalé jadis, en Gironde et dans les Landes, étaient encore valables aujourd'hui. Il est clair, en l'occurrence, qu'il ne s'agit pas d'une réapparition d'*E. phyllanthes* après une éclipse d'un siècle, mais de l'absence de prospections spécifiques dans des zones parfois peu engageantes. Puisse le présent travail stimuler ces recherches sur le terrain, sur tous les terrains, et contribuer à faire protéger *Epipactis phyllanthes*, les autres orchidées et les petits sites semi-naturels où ils arrivent à se maintenir, malgré les Hommes.

Remerciements

Le présent travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide de nombreux botanistes qui m'ont procuré des références bibliographiques, des localisations de sites, du matériel de comparaison, ainsi que des commentaires intéressants sur un aspect ou l'autre de la problématique des *Epipactis* autogames. Martin CAILLIAU ('s Gravenvoeren, Belgique) m'a procuré des références bibliographiques indispensables. Pierre JACQUET (Lyon, France) a orienté mes recherches pour les mentions récentes en France. Pierre et Jean DEVILLERS (Bruxelles) m'ont indiqué la localisation des *E. phyllanthes* d'Oléron; 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. Dereck M.T. ETTLINGER (Dorking, Surrey, Angleterre) m'a fourni les coordonnées de sites anglais ainsi que de nombreux commentaires personnels sur les *Epipactis* britanniques. Carlos E. HERMOSILLA (Haro, La Rioja, Espagne) m'a tenu au courant de ses observations d'*E. campeadorii*. Jean-Pierre SAINT-JEVIN (Bruges, France) m'a fort aimablement guidé sur ses sites de Gironde. Rémy SOUCHE (= Romieg SOCA, Saint-Martin-de-Londres, France) et Philippe RABAUTE (Vailhauque, France) m'ont sans hésitation confié la totalité du matériel dont ils disposaient pour l'*Epipactis* des Bouches-du-Rhône. Alain GÉVAUDAN (Villeurbanne, France) m'a guidé sur les principaux sites lyonnais d'*E. rhodanensis*, m'a donné des localisations pour d'autres *Epipactis* de France et a mis à ma

disposition fort généreusement le matériel qu'il avait lui-même rassemblé sur d'anciennes localités d'*E. phyllanthes*; par ses judicieux commentaires, il a été un élément catalyseur important de ce travail. A tous je voudrais dire ma profonde gratitude.

Annexe. Localités d'*Epipactis phyllanthes* étudiées en France et en Espagne

Les localités prospectées sont classées selon leurs coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator), employées dans les travaux de cartographie et de répartition des plantes européennes. La localisation se fait par référence aux coordonnées kilométriques des carrés UTM de 100 km × 100 km (les deux lettres définissent le carré de 100 km × 100 km dans la zone 30T; les deux premiers chiffres indiquent la longitude dans le carré, les deux derniers la latitude). La mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu. La date de l'observation est indiquée, ainsi que le nombre d'individus d'*Epipactis phyllanthes* observés, la variété à laquelle ils appartiennent et leur état de floraison (B: boutons; ddF: première fleur ouverte; dF: début de floraison; F: floraison; ff: fin de floraison; ffF extrême fin de floraison; FR: fruits).

Charente-Maritime (France, 17)

1. XR3594 Île d'Oléron, Boyardville, forêt domaniale des Saumonards, 5-15 m. Pinède mixte arrière-littorale à *Pinus pinaster* et *Quercus ilex* sur sable conchilien avec *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Hedera helix*, *Ligustrum vulgare*. 11.VI.1995: 16 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. B-dF; 14.VI.1996: 8 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. B-dF; 4.VII.1997: 21 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. dF-FR.
2. XR3778 Île d'Oléron, Saint-Trojan-les-Bains, forêt domaniale de Saint-Trojan, 5-15 m (2 sites distant de 500 m environ). Pinède mixte arrière-littorale à *Pinus pinaster* et *Quercus ilex* sur sable conchilien et *Cephalanthera rubra*, *Euphorbia paralias*, *Hedera helix*, *Ligustrum vulgare*. 10.VI.1995 (PD + H.-W. ZAÏSS): 53 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. B-dF; 14.VI.1996: 74 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. Ros-ddF; 4.VII.1997: 32 *Ep. phyl* var. *olarionensis*. B-FR.

Gironde (France, 33)

3. XR4945 Le Verdon-sur-Mer, Forêt domaniale de la Pointe de Grave, 5 m. Bord de chemin dans pinède mixte arrière-littorale à *Pinus pinaster* et *Quercus ilex* sur sable conchilien. VI.1996 (J.-P. SAINT-JEVIN): ≈5 *Ep. phyl*; 5.VII.1997: 7 *Ep. phyl* var. *pendula* et var. *vectensis* F-FR.
4. XR5146 Le Verdon-sur-Mer, 5 m. Pinède littorale à *Pinus pinaster* sur sable conchilien avec quelques *Quercus ilex* buissonnants et *Euphorbia paralias*, *Hedera helix* et *Rubia peregrina*. VI.1995 (J.-P. SAINT-JEVIN): 27 *Ep. phyl*; VI.1996 (J.-P. SAINT-JEVIN): 55 *Ep. phyl*; 5.VII.1997 (P. DELFORGE + J.-P. SAINT-JEVIN): 41 *Ep. phyl* var. *pendula* et var. *vectensis* F-FR.

Landes (France, 40)

5. XP2121 Tarnos, 5-10 m. Pinède mixte arrière-littorale à *Pinus pinaster*, *Quercus ilex* et *Q. robur* sur sable conchilien, régulièrement débroussaillée, avec *Hedera helix* et *Pteridium aquilinum*. 18.VI.1997: 33 *Ep. phyl* var. *pendula* et var. *vectensis* B-ff.

Cantabrie (Espagne)

6. VP2111 Liencres, Dunas de Liencres, 30-120 m. Pinède arrière-littorale à *Pinus pinaster* et *P. pinea* sur sable conchilien, avec *Hedera helix*, *Smilax aspera* et *Pteridium aquilinum*, ainsi que *Dactylorhiza* sp., *Epipactis helleborine*, *E. helleborine* × *E. phyllanthes*, *Platanthera bifolia*. 18 & 19.VI.1997: 38 *Ep. phyl* var. *pendula* et var. *vectensis* B-ff.

Bibliographie

- AEDO, C., HERRÁ, C. LAINZ, M., LORIENTE, E., & PATALLO, J., 1984.- Contribuciones al conocimiento de la flora montañesa, III. *Anales Jard. Bot. Madrid* **41**: 125-141.
- AEDO, C., HERRÁ, C. LAINZ, M., LORIENTE, E., MORENO MORAL, G. & PATALLO, J., 1985.- Contribuciones al conocimiento de la flora montañesa, IV. *Anales Jard. Bot. Madrid* **42**: 197-213.
- ARX, B. VON & STOTZ, J., 1995.- *Epipactis rhodanensis* A. GÉVAUDAN & K. ROBATSCH présent en Arve helvétique ? *Saussurea* **26**: 51-56.
- AUBENAS, A., ROBATSCH, K. & GÉVAUDAN, A., 1996.- *Epipactis provincialis* A. AUBENAS & K. ROBATSCH, un *Epipactis* ignoré de Provence. *L'Orchidophile* **27**: 107-114.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BLANCHET, S., 1891.- Catalogue des plantes vasculaires du sud-Ouest de la France comprenant le département des Landes et celui des Basses-Pyrénées.
- BLANGERMONT, C. DE, CLÉRÉ, J. & LIGERS, J., 1977.- À propos des *Epipactis* de la vallée de la Bresle. *L'orchidophile* **4** (29): 807-822.
- BRAUD, S. & CRILLION, R., 1994.- Cartographie des Orchidées du Maine-et-Loire: 36p. *L'Orchidophile* **25**, suppl. au n° 111.
- BROOKE, B.J. & ROSE, F., 1940.- A new British species of *Epipactis*. *J. Bot.* **78**: 81-89.
- BROOKE, B.J., 1950.- The Wild Orchids of Britain. The Bodley Head, London.
- BUTTNER, K.P., 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTNER, K.P., 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CASTEL, H., 1985.- Cartographie des Orchidées de l'Aude. *L'Orchidophile* **16**, supplément au n° 67: 1-22.
- CHAMPAGNE, P., 1985.- Orchidées à l'île d'Oléron. *L'Orchidophile* **16**(68): 880-886.
- CHAUMONT, B., 1984.- *Epipactis phyllanthes* G.E.S.M. en forêt de Soignes (Brabant). *Dumortiera* **28**: 9-12.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1994.- Quelques espèces allogames et autogames du genre *Epipactis* en France. *L'Orchidophile* **25**: 210-218.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1995.- Allogamie- und Autogamie-Tendenzen bei einigen Vertretern der Gattung *Epipactis*. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **12** (2): 4-16.
- CLAPHAM, A.R., TUTIN, T.G. & WARBURG, E.F., 1952.- Flora of the British Isles. Cambridge University Press, Cambridge.
- CLÉMENT, J.-L., 1978.- Connaissance des Orchidées sauvages - France, Belgique, Suisse et autres pays d'Europe occidentale: 197p. La Maison Rustique, Paris.
- CORBINEAU, R., 1981A.- Orchidées de la façade atlantique de la France. Les genres *Epipactis* et *Serapias*, répartition et limites actuelles. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **5**: 109-122.
- CORBINEAU, R., 1981B.- Excursion SFO en Charente-Maritime, 16 et 17 mai 1981. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **5**: 19-21.
- COULON, F., 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* **70**(Orchid. 3): 65-72.
- COULON, F., 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* **71** (Orchid. 4): 65-73.
- COULON, F., 1992A.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1989-1990. *Natural. belges* **73** (Orchid. 5): 65-70.
- COULON, F., 1992B.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1990-1991. *Natural. belges* **73** (Orchid. 5): 145-154.
- DELFORGE, P., 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P., 1995A.- *Epipactis dunensis* (T. & T.A. STEPHENSON) GODFERY et *Epipactis muelleri* GODFERY dans les îles Britanniques. *Natural. belges* **76** (Orchid. 8): 103-123.
- DELFORGE, P., 1995B.- *Epipactis campeadorii*, une nouvelle espèce ibérique du groupe d'*Epipactis leptochila*. *Natural. belges* **76** (Orchid. 8): 89-97.
- DELFORGE, P., 1995C.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C. Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P., 1996.- Note sur deux *Epipactis* de la Région bruxelloise. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 218-223.

- DEVILLERS, P., BEUDELS, R.C., DEVILLERS-TERSCHUREN, J., LEBRUN, P., LEDANT J.-P. & SÉRUSTIAUX, E., 1990.- Un projet de surveillance de l'état de l'environnement par bio-indicateurs. *Natural. belges* **71** (Orchid. 4): 74-98.
- ESCOUBEYROU, G. & LEWIN, J.-M., 1997.- Nouvelles stations en France. *Epipactis rhodanensis* GÉVAUDAN & ROBATSCH, nouveau pour les Pyrénées ? *L'Orchidophile* **28**: 99-103.
- ETTLINGER, D.M.T., 1997.- Notes on British and Irish Orchids: 150p. D.M. Turner Ettliger, Dorking.
- FÜLLER, F., 1974.- *Epipactis* und *Cephalanthera*. Orchideen Mitteleuropas, 5. Teil: 96p + 2 Taf. Neue Brehm-Bücherei **329** (2. Aufl.), Wittenberg Lutherstadt.
- GÉHU, J.-M., 1963.- L'excursion dans le Nord et l'Ouest de la France de la Société internationale de Phytosociologie. *Bull. Soc. Nat. N. France* **16**: 105-189.
- GÉVAUDAN, A. & ROBATSCH, K., 1994A.- *Epipactis rhodanensis* A. GEVAUDAN & K. ROBATSCH, spec. nova, eine neue Epipactis-Art aus Frankreich. *Jour. Eur. Orch.* **26**: 94-104.
- GÉVAUDAN, A. & ROBATSCH, K., 1994B.- 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., 1933.- Monograph and iconograph of native British Orchidaceae: 259p. Cambridge University Press, Cambridge.
- JACQUET, P., 1983.- Une répartition des Orchidées sauvages de France: 64p. *L'Orchidophile*, n° hors série (s. d.).
- JACQUET, P., 1988.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. 2^{ème} éd. mise à jour: 75p. S. F. O. Éditeur, Paris.
- JACQUET, P., 1995.- Une Répartition des Orchidées Sauvages de France (3^{ème} édition): 100p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- JACQUET, P., 1997.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. Mise à jour février 1997. *L'Orchidophile* **28** (125): I-VI.
- JOVET, P., 1957.- Notes et remarques floristiques et taxonomiques. *Bull. Soc. Bot. France* **104**: 87-99.
- KEBLE MARTIN, C., 1991.- The New Concise British Flora: 247p. Bloomsbury Books, London.
- KLAEBER, W., 1992.- *Epipactis confusa* YOUNG im Grumsiner Forst. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Brandenburg* **1**: 5-10.
- KRÖSCHE, E., 1932.- Ergänzungen zu den "Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL. *Fedde Repert.* **30**: 239-245.
- KRÖSCHE, E., 1934.- Sonderlingsformen zu *Epipactis latifolia* ALL. *Fedde Repert.* **35**: 102-104.
- 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.
- LAPEYRÈRE, E., 1892-1903.- Flore du département des Landes. Dax.
- LAWALRÉE, A. & VAN ASSCHE, J., 1990.- Colloque «Orchidées d'Europe - Systématique - Ecologie - Protection» (Bruxelles, le 25 février 1989): conclusions. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** (1989): 157-160.
- LIGHT, M.H.S. & MACCONAILL, M., 1994.- Climate correlations with patterns of appearance of *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ: 30-44 in: BREDEROO, P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. [eds]. - *Eurorchis 92* - Proceedings of the International Symposium on European Orchids held in Nijmegen, The Netherlands on september 26th, 1992: 124p. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging & Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Utrecht/Haarlem.
- LLOYD, J., 1868.- Flore de l'Ouest de la France: 2^{ème} éd. Nantes.
- LLOYD, J., 1876.- Flore de l'Ouest de la France: 3^{ème} éd. Nantes.
- LLOYD, J., 1886.- Flore de l'Ouest de la France: 4^{ème} éd. Nantes.
- MANG, F.W.C., 1989.- Ein Versuch über die Orchideengattung *Epipactis* im Hamburger Raum. *Ber. Bot. Ver. Hamburg* **10**: 5-10.
- MOSSBERG, B. & NILSSON, S., 1987.- Orkidéer: Europas vildväxande arter: 254p. Wahlström & Widstrand, Stockholm.
- MÜLLER, H., 1868.- Beobachtungen an westfälischen Orchideengattung. *Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Reinl. Westf.* **25**: 1-62.

- NEUMANN, H. & WUCHERPFENNIG, W., 1997.- *Epipactis peitzii* H. NEUMANN, & WUCHERPFENNIG sp. nov., eine neue Orchideenart aus Deutschland. *Jour. Eur. Orch.* **28**: 746-754.
- NILSSON, S. & MOSSBERG, B., 1979.- Orchids of Northern Europe: 146p. Penguin Nature Guides, Harmondsworth.
- NOVÁKOVÁ, H. & RYDLO, J., 1978.- *Epipactis albensis* - a new autogamous species from the *Epipactis helleborine* species aggregate (Orchidaceae). *Preslia* **50**: 161-171.
- REICHLING, L., 1970.- Die Gattung *Epipactis* in Luxemburg. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **23**: 88-97. Ep
- REINEKE, D., 1987.- *Epipactis helleborine* - ein Beispiel für die Unzulänglichkeit der heutigen Evolutionstheorien? *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 822-834.
- REINEKE, D., 1988.- Eine kleistogame Sippe von *Epipactis helleborine* s. str. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **20**: 196-198.
- REINEKE, D. & RIETDORF, K., 1992.- Bemerkungen zu *Epipactis helleborine* (L.) CR. im Schwarzwald. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* **24**: 513-516.
- REMMEL, G., 1970.- Ungewöhnliche *Epipactis* -Formen auf der Halde eines alten Erzbergwerkes im Siegerland. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **23**: 119-122.
- 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.
- SCAPPATICCI, G., GÉVAUDAN, A. & ROBATSCH, K., 1995.- *Epipactis fibri* G. SCAPPATICCI & K. ROBATSCH. Une espèce nouvelle, dans la moyenne vallée du Rhône. *L'Orchidophile* **26**: 83-88, 124-131.
- SMITH, J.E., 1852.- *Epipactis phyllanthes*. *Gard. Chron.* **34**: 660.
- SOCA, R., 1996.- Signalisations floristiques. *Le Monde des Plante* **455**: 17-19.
- STEPHENSON, T. & STEPHENSON, T.A., 1918.- A new form of *Helleborine viridiflora* J. Bot. (London) **56**: 1-4.
- 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., 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 2. Aufl., 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H., 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SVENSSON, Å. & WITZELL, H., 1984.- Första fyndet av hybriden mellan *Epipactis atrorubens* och den självpollinerande *E. phyllanthes*. *Svensk Bot. Tidskr.* **78**: 313-317.
- THOMAS, C., 1941.- An addition to the native British *Orchidaceae*. *J. Bot.* **79**: 200-205.
- THOMAS, C., 1950.- The Kenfig *Epipactis*. *Watsonia* **1**(1948): 283-288.
- 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.
- WUCHERPFENNIG, W., 1993A.- *Epipactis albensis* NOVÁKOVÁ & RYDLO in Brandenburg. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **10** (2): 36-40.
- WUCHERPFENNIG, W., 1993B.- Beobachtungen an vier weniger bekannten autogamen *Epipactis*-Arten mitteleuropas. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **10** (2): 9-24.
- 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.- Autogamus *Epipactis* in Scandinavia. *Bot. Not.* **3**: 253-270.
- YOUNG, D.P., 1962.- Studies in the British *Epipactis*. VI. Some further notes on *E. phyllanthes*. *Watsonia* **5**(3): 136-139.
- YOUNG, D.P., 1970.- Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **23**: 143-52.