

Que devient un individu robuste d'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ après une transplantation réussie? Implications pour le statut d'*E. helleborine* var. *minor* ENGEL et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *What has become of a robust individual of Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ after a successful transplantation? Implications for the status of *E. helleborine* var. *minor* ENGEL and *E. helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK. The history and the context of the descriptions of two spindly and rather late taxons, *Epipactis helleborine* var. *minor* and *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*, are evoked. The two taxons are controversial, considered in turn (1) as falling in the range of variation of *E. helleborine* s. str., (2) as synonyms but distinct from *E. helleborine* s. str. or (3) as two "good" and distinct (morphological) subsp. or (biological?) spp. It is demonstrated that the characters put forward for the distinction of "minor" and "moratoria" in comparison with *E. helleborine* s. str. are not diagnostic. Five years of observations of a robust individual after a successful transplantation has shown that the spindly or robust aspect of the whole plant, the number of leaves and flowers, the timing of flowering, the colour more or less strong of the flowers, and the pending or horizontal position of the fruiting capsules are morphological expressions of *E. helleborine* s. str. This morphological expressions depend notably on the effectiveness of the mycorrhiza, an important component of the mixotrophic *Epipactis* autecology.

Key-Words: Orchidaceae; *Epipactis*, *Epipactis helleborine*, *Epipactis helleborine* var. *helleborine* f. *minor* (ENGEL) P. DELFORGE, *Epipactis helleborine* var. *minor* ENGEL, *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL, *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK, *Epipactis moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK, *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ nsubsp. *zirnzackiana* A. RIECHELMANN, *Epipactis xzirnzackiana* (A. RIECHELMANN) A. RIECHELMANN. Taxonomy.

Introduction

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ est l'espèce la plus commune du genre en Europe médiane, notamment grâce à ses capacités pionnières et à son aptitude à s'établir sur des substrats divers. Sa variabilité morphologique a toujours été soulignée (e.g. CAMUS 1908; RICHARDS 1982; EHLERS et al. 2002) et une cinquantaine de taxons qui lui sont subordonnés ont été décrits ou combinés, à des rangs divers, en son sein. Parmi ceux-ci, plusieurs sont quasi unanimement considérés aujourd'hui comme des espèces distinctes d'*E. helleborine* (e.g. *E. albensis*, *E. atrorubens*, *E. leptochila*, *E. microphylla*, *E. muelleri*, *E. persica*, *E. purpurata*). D'autres taxons, par contre,

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 21.X.2016, accepté le 3.XI.2016.

Les Naturalistes belges, 2016, 97, hors-série - spécial Orchidées n°29 [ISSN: 0028-0801]: 89-124

ont été et sont encore actuellement l'objet de controverses, d'aucuns les tenant pour de "bonnes" espèces, d'autres ne les envisageant, au plus, que comme formes ou comme écomorphes (controverses déjà résumées e.g. in LANDWEHR 1983). *E. helleborine* var. *minor* (ENGEL 1984) et son très vraisemblable synonyme, *E. helleborine* subsp. *moratoria* (RIEHELMANN & ZIRNSACK 2008A), constituent de bons exemples de cette situation. Le but de la présente note est d'apporter de nouveaux éléments permettant de mieux appréhender le statut taxonomique de ces deux derniers taxons.

Epipactis helleborine var. *minor* ENGEL

Epipactis helleborine var. *minor* a été décrit des environs de La Petite-Pierre (Vosges du Nord, Bas-Rhin, France) à partir de 4 populations observées pendant plusieurs années (ENGEL 1984). La diagnose, succincte, est faite par rapport à «*E. helleborine* type». Elle est basée sur quelques caractères: les plantes sont grêles, hautes de 20-50 cm; les feuilles sont plutôt distiques et de texture assez molle; les fleurs sont peu nombreuses, au maximum 20, plus petites («12-16 mm contre 14-20 mm») et de coloration variée; la floraison est d'environ 2 semaines plus tardive. Les 4 stations publiées par ENGEL sont établies sur sol gréseux acides, «dans le même secteur qu'*E. helleborine* type»; comme celui-ci, la var. *minor* croît principalement à mi-ombre, en bord de chemin et en lisière de hêtraie.

ENGEL ajoute: «Dans l'état actuel de la question, la sagesse conseille de mettre le type des Vosges du Nord au rang de variété, le terme étant pris dans le sens d'une race écologique, en attendant d'en connaître plus à son sujet». En effet: «Il est délicat de se prononcer sur la valeur taxonomique de ces plantes [...]. Le concept de race écologique n'a pas de contrepartie dans la systématique et le terme de sous-espèce que l'on a tendance à utiliser dans de tels cas est trop fort; il est également logique de penser à une simple forme d'adaptation à un milieu défavorable» (ENGEL 1984: 664).

Epipactis helleborine subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL

La présence de plantes analogues à *Epipactis helleborine* var. *minor* dans le Haut-Rhin et la Moselle et, plus loin des Vosges, dans les Yvelines et le Maine-et-Loire, a ensuite été communiquée à ENGEL (e.g. ENGEL & MATHÉ 2002). S'ajoutant à la phénologie tardive, cette extension de l'aire de distribution incite ENGEL à considérer le "taxon grêle" au rang de sous-espèce, combinaison effectuée dans une synthèse sur les *Epipactis* des Vosges du Nord (ENGEL 1993: 31) et justifiée à nouveau un peu plus tard dans une monographie: «Taxon pouvant être considéré comme un écotype n'était la floraison tardive qui induit un classement au rang de sous-espèce. Proche de *Epipactis meridionalis* H. BAUMANN & R. LORENZ 1988 du sud de l'Italie» (ENGEL & MATHÉ 2002: 97). La proximité avec *E. meridionalis* semble suggérée, implicitement, par les caractéristiques morphométriques générales, mais aussi par la coloration de l'épichile, qui est souvent, chez les deux taxons, limitée aux bourrelets basaux, ce qui contraste parfois avec la teinte habituellement très pâle, livide ou blanchâtre du reste de l'épichile.

Distribution d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* est ensuite signalé de nombreuses régions de France, sur substrats acides mais aussi alcalins voire franchement calcaires. Le taxon grêle est observé notamment dans l'Ain, les Alpes-de-Haute-Provence, l'Ardèche, le Cantal, le Gard, la Haute-Garonne, la Haute-Loire, la Haute-Saône, l'Indre-et-Loire, l'Isère, le Loir-et-Cher, le Loiret, le Lot-et-Garonne, le Puy-de-Dôme, la Vienne... (e.g. JOSEPH 2002; ROBERDEAU et al. 2002; SCAPPATICCI & DÉMARES 2003; AMARDEILH 2005; GRANGER 2005; ROBERDEAU 2006; DIRWIMMER 2011, 2012; PIERNÉ 2011, 2013; SCAPPATICCI 2015; DAUGE 2016). Il est aussi trouvé dans le Pays Basque espagnol (LIZAUZ-LAZARE 2004) et en Allemagne (PRESSER 2002; WUCHERPFENNIG 2003; MÜLLER 2006).

L'élargissement de la distribution d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* s'accompagne, comme souvent, de la mise en évidence de nouveaux caractères permettant de le distinguer d'*E. helleborine* s. str. En effet, il apparaît, au fil des observations, qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* posséderait également, mais de manière aléatoire, une tige flexueuse (ou "zig-zaguante"), des feuilles proportionnellement plus étroites, plus jaunâtres, étalées, à bords mollement ondulés, une inflorescence subunilatérale, des fleurs "peu ouvertes", des pédicelles floraux souvent moins teintés de pourpre. Les ovaires, enfin, garderaient, en mûrissant, un port (sub)horizontal, quasi perpendiculaire à la tige, alors que, dans cet état, ils seraient pendants chez *E. helleborine* s. str. (e.g. AMARDEILH 2005; DIRWIMMER 2011, 2012; DIETEL et al. 2015; DAUGE 2016).

Par ailleurs, la controverse concernant le caractère acide ou calcaire du substrat d'une des stations princeps des Vosges (GÉVAUDAN comm. pers. 2002 et e.g. DELFORGE 2005, 2006A; GÉVAUDAN et al. 2011; DIRWIMMER 2012) s'est révélée sans intérêt à partir du moment où *Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* est signalé sur substrats alcalins ou calcaires dans de nombreux sites un peu partout en France.

Cependant la plupart des observateurs font part des difficultés qu'ils éprouvent pour délimiter nettement "*minor*" vis-à-vis des *Epipactis helleborine* plus robustes qui l'accompagnent très souvent, et ce quels que soient les caractères utilisés pour distinguer le taxon grêle. Il est notamment remarqué que des individus de moins de 20 cm de hauteur peuvent présenter par ailleurs tous les caractères attribués à *E. helleborine* s. str. tandis que des individus de plus de 60 ou même 70 cm de hauteur présentent ceux attribués à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* (remarques collationnées notamment par DIRWIMMER 2011, 2012). Même la phénologie tardive du taxon grêle est parfois remise en cause (ibid.) du fait, entre autres, de la longue durée de la floraison des taxons robustes. Celle-ci est vraisemblablement due, en partie, à leur plus grand nombre de fleurs (obs. pers.).

Un autre problème souvent évoqués par les observateurs est la présence fréquente, dans les populations, d'individus intermédiaires entre taxons grêles

et robustes et qui fleurissent en même temps que les individus grêles. Cette présence est parfois qualifiée d'importante ou de massive (e.g. DIRWIMMER 2012), y compris dans les 4 stations princeps des Vosges (PIERNÉ 2013). Les individus les plus robustes, mais ayant néanmoins des caractères d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, sont souvent interprétés comme résultant d'introgessions par *E. helleborine* s. str. (e.g. DIRWIMMER 2012).

En Allemagne, WUCHERPFENNIG (2003: 346) montre, à partir d'échantillons significatifs de plantes, qu'environ 20% des *Epipactis helleborine* s. str. et des *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* possèdent des hampes hautes de 40-50 cm et qu'il y a encore des recouvrements non négligeables dans les tailles pour les plantes hautes de 30-40 cm et de 50-60 cm. Il en conclut que la hauteur de la plante ne permet pas de distinguer *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* d'*E. helleborine* s. str.

En France, étudiant en détails les quatre stations princeps des Vosges, DIRWIMMER (2012) constate que 12,5% des 47 *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* mesurés au locus typicus ont plus de 40 cm de hauteur et parfois plus de 30 fleurs et qu'à Haslach, la hauteur moyenne des 153 plantes échantillonnées est de 36,8 cm, avec 14% des plantes mesurant plus de 50 cm et dont certaines portent plus de 35 fleurs, ce qui ne correspond pas à la description d'ENGEL (1984). Rappelons que la présence de nombreux individus robustes d'*E. helleborine* est également remarquée sur tous ces sites en 2012 par PIERNÉ (2013). J'avais pu faire la même constatation lors d'une brève visite de deux sites vosgiens en août 1992.

Statut du taxon "*minor*" dans la littérature

L'incertitude qui affecte la délimitation morphologique d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* a entraîné, chez beaucoup d'observateurs, l'expression fréquente de réserves sur la validité de ce taxon et le refus de prendre une position définitive sur son statut (e.g. AMARDEILH 2005; DIRWIMMER 2011, 2012; DAUGE 2016). Parfois, la nécessité d'une confirmation du statut d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par une étude génétique est souhaitée (e.g. WUCHERPFENNIG 2003), alors qu'avec les outils actuels, la génétique ne semble pas d'un grand secours pour éclairer la taxonomie d'un genre qui, en Europe, s'est diversifié très récemment, c'est-à-dire principalement après la dernière glaciation (e.g. HOLLINGSWORTH et al. 2006; TRANCHIDA-LOMBARDO et al. 2011)

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* a souvent été ignoré par les auteurs de monographie (e.g. BAUMANN & KÜNKELE 1988; BUTTLER 1991; GUÉROLD & PERNET 1998; KREUTZ 2002; KRETZSCHMAR 2008) ou considéré comme un synonyme d'*E. helleborine* s. str. (e.g. PRESSER 2002; BAUMANN 2005A; BAUMANN et al. 2006; BONARDI & SCAPPATICCI 2012; GRÜNANGER 2016). *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* a également été rapproché, avec réserves, d'*E. meridionalis* (DELFORGE 1994, 1995A, B; ENGEL & MATHÉ 2002) ou d'*E. voethii* (DELFORGE 2001, 2002; VUORINEN 2016). L'identification avec cette dernière espèce a été réfutée par WUCHERPFENNIG (2003).

Epipactis helleborine var. [vel subsp.] *minor* a aussi été présenté comme un écomorphe d'*E. helleborine* (e.g. DELFORGE 2005, 2006A, 2007; GÉVAUDAN et al. 2011) ou comme une forme faisant partie de la variation morphologique normale de celui-ci (e.g. DELFORGE 2006B, 2012, 2016; DUSAK et al. 2009). Il a été aussi accepté, avec plus ou moins de réserves, comme une variété (e.g. SOUCHE 2004; GÉVAUDAN 2010; MATHÉ 2015) ou comme une sous-espèce d'*E. helleborine* (e.g. BOURNÉRIAS 1998; ENGEL & MATHÉ 2002; SCAPPATICCI & DÉMARES 2003; KREUTZ 2004; GÉVAUDAN 2005; MATHÉ 2013; PIERNÉ 2013; CORDIER 2014; SCAPPATICCI 2015). *E. helleborine* subsp. *minor* est alors considéré au même rang qu'*E. helleborine* subsp. *neerlandica* et *E. helleborine* subsp. *tremolsii* (BOURNÉRIAS 1998: 337-339) ou qu'*E. helleborine* subsp. *bithynica*, *E. helleborine* subsp. *distans*, *E. helleborine* subsp. *molochina*, *E. helleborine* subsp. *neerlandica* et *E. helleborine* subsp. *schubertiorum* (KREUTZ 2004: 61-62).

Epipactis helleborine* subsp. *moratoria A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK

En 2008, RIECHELMANN et ZIRNSACK décrivent des environs de Bayreuth, dans le Jura franconien (Bavière), un *Epipactis helleborine* à la morphologie particulière, observé depuis longtemps dans la région, principalement dans des chênaies mixtes sur substrats faiblement acides à alcalins, où voisinent notamment un chêne, *Quercus robur*, et le Noisetier, *Corylus avellana*. Ils nomment ce taxon *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*. Auparavant, ce taxon avait parfois été désigné, informellement, sous le nom de "*sylvestris*" ou identifié plus ou moins explicitement à *E. voethii* (RIECHELMANN & ZIRNSACK 2008).

Le taxon bavarois possède, selon ses descripteurs, un port plus élancé, plus "élégant", plus grêle et une floraison en moyenne de 2 semaines plus tardive qu'*Epipactis helleborine* "type", d'où l'épithète "*moratoria*", tardive, qu'ils lui confèrent. Par rapport aux individus "normaux", ce taxon est muni d'une tige plus fine, flexueuse ou zig-zaguante, de feuilles moins nombreuses et plus étroites, d'une inflorescence lâche, subunilatérale, de fleurs moins nombreuses, plus petites et moins colorées, souvent munies d'un épichile à ornementation de "type *E. meridionalis*", ainsi que de pédicelles floraux vert foncé, mais en fait lavés de pourpre près de la base, comme le montrent les photographies accompagnant la description (RIECHELMANN & ZIRNSACK 2008: notamment 74, Abb. 9 et 75, Abb. 11). Quant aux ovaires, ils se tiennent (sub)horizontalement lorsqu'ils fructifient alors qu'ils sont normalement pendants chez *E. helleborine* s. str.

Il paraît évident à ce stade qu'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* possède tous les caractères distinctifs attribués à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*. RIECHELMANN et ZIRNSACK en sont conscients (2008: 58). Ils réfutent cependant l'identification avec *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* après avoir conduit, écrivent-ils, une étude morphométrique portant sur un nombre significatif d'individus. De nombreux tableaux très détaillés comparant *E. helleborine* s. str. à *E. helleborine* subsp. *moratoria* accompagnent en effet la description,

malencontreusement sans que jamais *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* soit inclus dans ces comparaisons.

Il ressort cependant de l'examen de ces tableaux qu'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* est, en moyenne, plus grand qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* (35-70 cm versus 20-50 cm) et qu'il peut porter jusqu'à 40 fleurs. Comme *E. helleborine* s. str. peut avoir une hauteur de 25 à 80 cm (BAUMANN 2005A) ou de (20-) 35 à 90 (-130) cm (DELFORGE 2016), on comprendra que, plus encore que pour *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, la taille des individus d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* est de peu d'utilité pour la distinction vis-à-vis d'*E. helleborine* s. str. RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008) reconnaissent cette difficulté, d'autant qu'ils admettent que de nombreux individus robustes d'*E. helleborine* s. str. accompagnent souvent *E. helleborine* subsp. *moratoria* sur les sites, ce que relèveront aussi notamment BERGFELD et BERLINGHOF (2011), HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2011) ou encore LORENZ et al. (2011). Cette situation est identique à celle décrite pour *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*.

Distribution d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*

Lors de la description, RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008: 62-65) ne répertorient pas moins de 55 stations bavaroises pour *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*, parmi lesquelles se trouvent des stations attribuées auparavant à *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par WUCHERPFENNIG (2003).

Assez rapidement, BERGFELD (2009) signale aussi *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* sur des sites à substrats calcaires de plusieurs régions du Bade-Wurtemberg, land voisin de l'Alsace, bien plus près des stations vosgiennes d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*. À partir d'un très petit échantillon de 5 individus mesurés, BERGFELD (2009) estime qu'*E. helleborine* subsp. *minor* et *E. helleborine* subsp. *moratoria* ne sont pas identiques et qu'ils sont tous deux distincts d'*E. helleborine* s. str.

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* est ensuite mentionné du Trentin (nord-est de l'Italie) par PERAZZA (2010). Cette information est répercutée par RIECHELMANN (2010) qui a fait lui-même des observations supplémentaires et publie 90 nouvelles stations d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* dans le nord du Jura franconien. Il ajoute au passage deux nouveaux caractères distinctifs pour ce taxon. Selon lui, lorsque l'inflorescence est encore au stade de boutons floraux, les bractées d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* sont plus courtes que celles d'*E. helleborine* s. str. et, d'autre part, les capsules d'*E. helleborine* subsp. *moratoria* restent (sub)horizontales même en hiver, longtemps après l'ouverture des fentes de déhiscence.

Pour résoudre le problème des individus intermédiaires entre *E. helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* s. str., RIECHELMANN décrit, de manière invalide, «*Epipactis xzimzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp. nat. nov.» (RIEHELMANN 2010: 233), nom corrigé en «*Epipactis helleborine* subsp. *xzimzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp. nat.

nov.» (RIECHELMANN 2011A: 301). L'holotype de l'hybride, prélevé dans le Jura franconien, est une plante assez grêle, haute de 43 cm, munie de 21 fleurs bien ouvertes et assez colorées; les ovaires fructifiant pendent avec un angle d'environ 60° par rapport à la tige, qui est assez fine.

Epipactis helleborine subsp. *moratoria* va encore être signalé en Allemagne notamment de Rhénanie-Palatinat (BERGFELD & SISCHKA 2011), du Palatinat (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2011) et de la Basse-Saxe (PETEREK 2011). Sa distribution s'élargit notablement avec la publication de plusieurs stations dans le nord de la Grèce, dans des hêtraies calcicoles mixtes de montagne, notamment au mont Phalakron et sur les flancs du mont Olympe (ANTONOPOULOS et al. 2011). Ces plantes sont hautes d'environ 25 cm et portent 9 fleurs en moyenne. Dans ses sites grecs, *E. helleborine* subsp. *moratoria* est toujours accompagné par d'autres espèces d'*Epipactis* et, dans la plupart des cas, par *E. helleborine* s. str. Ce dernier croît plutôt en lisière, tandis qu'*E. helleborine* subsp. *moratoria* semble se cantonner plus à l'intérieur des forêts, là où la lumière est plus rare ⁽¹⁾.

La présence en Grèce d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* incite évidemment ANTONOPOULOS et al. (2011: 91-92) à suggérer que la distribution de ce taxon doit être bien plus large dans les Balkans et en Europe en général. Une possible parenté très proche avec *E. schubertiorum*, du sud de l'Italie, est également évoquée. Récemment, *E. helleborine* subsp. *moratoria* a d'ailleurs été signalé de Slovénie (LIPOVSEK et al. 2016) et de Finlande (VUORINEN 2016). Cependant, en Italie, BONGIORNI et al. (2012) estiment que ce taxon est omniprésent dans la péninsule et impossible à distinguer des petits individus d'*Epipactis helleborine* s. str.

Statut d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* dans la littérature:

La description relativement récente d'*Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* fait qu'il n'apparaît que dans peu de monographies. Il est considéré comme synonyme d'*E. helleborine*, au même titre que *E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* par BONGIORNI et al. (2016) et par DELFORGE (2016). Il est accepté comme sous-espèce notamment par RIECHELMANN (2011B), LORENZ et al. (2011), PERAZZA et LORENZ (2013) ou encore WUCHERPFENNIG (2014), mais généralement avec réserves.

(1) ANTONOPOULOS et al. (2011: 89) indiquent une faible possibilité d'autogamie observée chez *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* en Grèce; de plus des pédicelles floraux sont parfois peu ou imperceptiblement colorés de pourpre sur les photographies qui illustrent leur article. À la fin de juillet 2003, j'avais visité en compagnie de K. KREUTZ, des stations publiées plus tard par ANTONOPOULOS et al. (2011), notamment au mont Phalakron. Nous avions constaté à l'époque que, sur deux sites au moins, la présence conjointe d'*E. nauosaensis* et d'*E. helleborine* avait produit des individus hybrides entre ces deux espèces. Les hybrides se reconnaissent notamment aux fleurs et aux pédicelles floraux peu colorés, ainsi qu'à une tendance à l'autogamie par basculement ou par pulvéulence des pollinies. Ces hybrides étaient tantôt très robustes, tantôt très grêles.

Epipactis helleborine var. *minor* et *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*: synonymes?

Reprenant la comparaison des plantes des Vosges ("*minor*"), du Bade-Wurtemberg ("*moratoria*") et du mont Phalakron (Grèce) ("*moratoria*") tout en tenant compte de la description d'*E. helleborine* subsp. *zirnzackiana*, BERGFELD et BERLINGHOF (2011) remarquent, d'après leurs nombreuses observations, dont certaines nouvelles, qu'aucun des caractères retenus dans les descriptions ne permet de distinguer "*minor*" de "*moratoria*" ni même de la plupart des "*zirnzackiana*", que ce soit par exemple pour la hauteur de la plante, la couleur et la forme des feuilles, la couleur des fleurs ou la position des ovaires en cours de fructification. Ils considèrent au final qu'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* et *E. helleborine* subsp. *moratoria* sont synonymes et que ce taxon doit être nommé *Epipactis helleborine* subsp. *minor*.

Incidentement, BERGFELD et BERLINGHOF (2011: 815) notent qu'une forte sécheresse en mai 2011 a entraîné, sur un site allemand qu'ils surveillent, une réduction importante de la taille de plantes qu'ils avaient vues robustes en 2009. Sur un autre site du Bade-Wurtemberg, ils remarquent, en 2011, à côté de plantes en fleurs ayant l'aspect grêle de "*minor*", la présence de hampes desséchées de 2010, qui indiquent que ces individus, grêles de 2011, étaient en fait plus hauts de 40% en 2010 [«Neben den diesjährigen Stängeln waren bei einigen Pflanzen die Stängel des Vorjahres erhalten; diese wiesen eine um 40% größere Wuchshöhe aus, was offenbar durch die bessere Wasserversorgung im Vorjahr zu erklären war» (ibid.: 816)]. Ils ne tirent cependant pas de conclusions taxonomiques de ces observations assez troublantes.

Epipactis moratoria (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK

Dans un article préparatoire d'un mémoire de master (DIETEL et al. 2015), article pour lequel D. BERGFELD, N. BERLINGHOF et A. RIECHELMANN sont coauteurs, *Epipactis helleborine* subsp. *helleborine*, *E. helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* subsp. *minor* sont étudiés afin de mettre en évidence d'éventuels mécanismes d'isolement entre ces 3 taxons et d'en tirer les conséquences taxonomiques. Dans ce but, sont effectués une analyse morphométrique, des analyses chimiques du nectar, une antennographie ainsi que des tests permettant d'identifier les pollinisateurs dans la nature. Bien qu'aucun mécanisme pré- ou post-zygotique n'ait pu être mis en évidence par le biais de cette étude et que les différences les plus marquées proviennent de l'analyse biométrique, DIETEL et al. concluent néanmoins que les 3 taxons sont des entités séparées, des espèces en voie d'isolement, et qu'ils pourront être considérés comme des espèces à part entière lorsque un ou des mécanismes d'isolement postzygotiques auront été mis en évidence.

Selon DIETEL et al. (2015) le nectar et les parfums émis par les fleurs d'*Epipactis helleborine*, d'*E. helleborine* subsp. *minor* et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria*, tous entomogames, sont légèrement différents sur le plan chimique. Cependant, l'antennographie et les "biotests" montrent que les trois taxons sont pollinisés par la même espèce de guêpe sociale, *Vespa germani-*

ca, avec une attraction du pollinisateur légèrement plus efficace chez *E. helleborine* s. str. Cette attractivité plus grande est probablement due, selon DIETEL et al. (2015) eux-mêmes, à un plus grand nombre de fleurs par inflorescence (voir également aussi e.g. JANDER 1998; TYTECA in DELFORGE 2010: 5). Par ces biais, l'étude ne révèle donc pas de mécanismes d'isolement prézygotique qui pourrait séparer ces trois taxons très souvent syntopiques et, partiellement au moins, synchrones.

Reste donc la morphologie qui permet nettement, selon DIETEL et al. (2015), de séparer significativement les 3 taxons au moyen de l'analyse biométrique. 146 plantes ont été mesurées sur 6 sites, dont les loci typici d'*Epipactis helleborine* var. *minor* et d'*E. helleborine* subsp. *moratoria*. Sur 5 sites, *E. helleborine* s. str. est aussi présent et échantillonné. Sur le sixième, celui d'Ulm, seul *E. helleborine* s. str. est mentionné et mesuré.

Pour l'analyse morphométrique, 3 caractères sont essentiellement retenus par DIETEL et al. (2015): la hauteur de la plante, le nombre de feuilles et le nombre de fleurs. Ces caractères sont corrélés et ne forment en réalité qu'une seule variable. En effet, petite taille (de la plante et des feuilles et des fleurs) + petit nombre (de feuilles et de fleurs) = 1 variable (cf. e.g. WUCHERPFENNIG 2003; cette corrélation apparaît très bien aussi plus loin dans le présent travail, au tableau 1, p. 111). De ce fait, les analyses biométriques n'utilisant que ces caractères corrélés aboutissent à des résultats peu significatifs voire erronés du point de vue statistique (e.g. VANHECKE 1990). Les tenants de la biométrie savent depuis longtemps que ces redondances doivent absolument être évitées (e.g. SOKAL & SNEATH 1963; THORPE 1976).

Par ailleurs, plus fondamentalement encore, se pose le problème de l'échantillonnage des plantes sur le terrain. Volontairement ou inconsciemment, les individus considérés comme "hors normes" ou "non-représentatifs" sont écartés, ce qui est particulièrement le cas lorsque deux taxons à analyser fleurissent ensemble sur un site et qu'il faut procéder à leur détermination préalable avant de les échantillonner (BATEMAN & DENHOLM 1989; TYTECA & GATHOYE 1990; DELFORGE 2011: 16). C'est nécessairement le cas pour l'étude morphométrique de DIETEL et al. (2015) puisque, sur tous les sites où *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* et *E. helleborine* subsp. *minor* ont été échantillonnés, *E. helleborine* subsp. *helleborine* l'a été aussi.

Malgré les résultats très peu convaincants voire erronés de l'étude de DIETEL et al. (2015), RIECHELMANN (2016) va élever *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* au rang spécifique en justifiant ce rang par les résultats de la publication de DIETEL et al. (2015), mais aussi par les signalements nouveaux et nombreux d'*E. moratoria* qui lui ont été communiqués en provenance d'autres régions d'Allemagne, du Nord de l'Italie, d'Autriche et de Slovaquie. Dans la foulée, RIECHELMANN (2016) élève aussi au rang spécifique l'hybride qu'il a décrit entre *E. helleborine* et *E. moratoria* [= *Epipactis* ×*zirnzackiana* (A. RIECHELMANN) A. RIECHELMANN].

Quelques observations en Belgique

À ma connaissance, ni *Epipactis helleborine* [subsp. vel] var. *minor* ni *E. [helleborine subsp.] moratoria*, n'ont été formellement signalés de Belgique.

Wallonie

Lavaux-Sainte-Anne

La réserve domaniale du Gros Tienne à Lavaux-Sainte-Anne est un site majeur pour les Orchidées en Wallonie. La Section Orchidées d'Europe le visite de ce fait régulièrement (par exemple COULON 1982, 1993, 1997; DELFORGE et al. 2001; DELFORGE 2010). Ce site est géré, depuis 20 ans maintenant, par le Cantonement de Rochefort de la Division Nature et Forêt. Les pelouses ont été débarrassées des arbres et des buissons qui les envahissaient et, en plusieurs endroits, la forêt a été coupée pour permettre la réinstallation ou l'agrandissement des pelouses. Un débroussaillage est effectué chaque année afin de maintenir des conditions optimales pour la croissance des Orchidées. Ces travaux semblent avoir permis l'arrivée ou la réinstallation d'espèces parfois très rares en Belgique, comme *Epipactis microphylla* par exemple (TYTECA & BAGUETTE 2004).

Le 16 juillet 2014, lors d'une visite personnelle au Gros Tienne en compagnie de ma fille Elsa, nous avons trouvé, à une des lisières récemment créées par les débroussaillages, 3 petits individus en fleurs environnés, notamment, par une dizaine d'*E. helleborine* robustes en boutons ou en début de floraison. Un individu (Pl. 1) mesurait 18 cm de hauteur; il était muni d'une tige fine et flexueuse, de 6 feuilles caulinaires assez étroites, assez claires et mollement ondulées, de 2 feuilles supérieures bractéiformes ainsi que d'une inflorescence unilatérale de 9 petites fleurs peu colorées [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 8 × 3,5 mm, pétales 6 × 3 mm, hypochile 2,5 × 3 mm, épichile 4 × 4,5 mm, peu orné et peu coloré]. Le port, les dimensions et la morphologie de cet individu correspondent quasi parfaitement à ceux d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, bien que la floraison soit un peu trop précoce. Une photographie de cet individu illustre ">*minor*<" dans DELFORGE (2016: 49, photo A).

Dans son Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme, TYTECA (2008) insiste sur la grande variabilité morphologique d'*Epipactis helleborine* mais n'envisage pas la présence d'*E. helleborine* var. [vel subsp.] *minor* dans cette région en général ni au Gros Tienne en particulier. Il cite et illustre cependant un individu aberrant de petite taille qui a fleuri tardivement et fugacement le 8 septembre 2001 au Bois du Hart, voisin du Gros Tienne. Avec beaucoup de réserves, il rapproche cet individu d'*E. nordeniorum* (TYTECA 2001, 2008: 91).

Ave-et-Auffe

Toujours en Lesse et Lomme, mais cette fois à Ave-et-Auffe (entité de Rochefort), la pelouse de Prelleu (ou Préleu) a été visitée récemment à deux reprises par notre association (DELFORGE & BREUER 2014; DELFORGE et al. 2015). Ce Site de Grand Intérêt Biologique (SGIB) s'étend sur un peu plus de 2 ha. Il

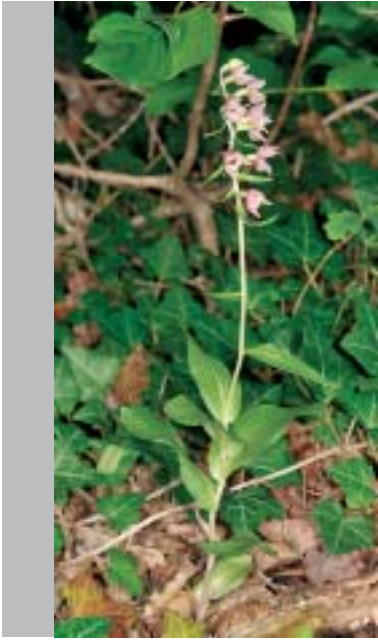


Planche 1. *Epipactis helleborine* grêle ("*minor*") en Wallonie. 16.VII.2014.

À gauche: Lavaux-Sainte-Anne; en haut: plante haute de 18 cm, 9 fleurs; en bas: un autre individu: inflorescence unilatérale, 11 fleurs peu ouvertes, peu colorées. À droite: Ave-et-Auffe; en haut: plante haute de 24,5 cm, hampe de 2013 haute de 37 cm (flèche = sommet); en bas: fleurs peu ouvertes, très pâles; épichile coloré comme les *E. meridionalis* hypochromes.

(photos P. DELFORGE)

est constitué, d'une part, d'une pelouse xérique sur schistes calcaireux, avec notamment *Gentianella germanica*, *Globularia bisnagarica* et *Juniperus communis* et, d'autre part, d'une pineraie à *Pinus sylvestris* qui la domine. Les 6 juillet 2013 et 5 juillet 2014, des participants à nos excursions avaient noté, dans des broussailles claires, près de la pelouse, des *Epipactis helleborine* robustes accompagnés de petits individus bien plus grêles. Toutes ces plantes étaient encore, au début de juillet, loin de la floraison (Delforge & Breuer 2014; Delforge et al. 2015).

Le 16 juillet 2014, nous sommes, ma fille et moi, revenus sur le site de Prelleu. Nous avons comptés, à mi-ombre, sur environ 6 m², 12 *Epipactis helleborine*, la plupart encore en boutons, dont 3 individus robustes (par ex.: hauteur de la plante: 60 cm, 9 feuilles spiralées et 24 fleurs) et 9 grêles (par ex.: hauteur de la plante 22 cm, 5 feuilles subdistiques, la plus grande 40 × 18 mm, 8 boutons floraux).

Un individu grêle a particulièrement retenu notre attention parce qu'il était accompagné de sa hampe desséchée de 2013 (Pl. 1). Le 16 juillet 2014, cet individu mesurait 24,5 cm de hauteur; il était muni d'une tige assez fine et flexueuse, de 8 feuilles caulinaires assez étroites, subspiralées, la plus grande 52 × 17 mm, de 3 feuilles supérieures bractéiformes ainsi que d'une inflorescence subunilatérale de 14 fleurs dont 4 épanouies et 10 en boutons [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 10 × 5 mm, pétales 9,5 × 5 mm, hypochile 4,5 × 5 mm, épichile 3,5 × 4,5 mm]. Les fleurs épanouies sont entrouvertes, très pâles, avec le callus central de l'épichile coloré de vert, comme peut l'être celui des *Epipactis meridionalis* hypochromes (cf. e.g. Delforge 2005: 48, 2006A: 48). Plus important encore, la hampe desséchée de 2013 de cet individu, encore présente, mesurait 37 cm. Cet individu était donc plus haut d'environ 50% en 2013 qu'en 2014, une constatation qui rejoint celle publiée par Bergfeld et Berlinghof (2011: 816) pour des *E. helleborine* subsp. *moratoria* du Bade-Wurtemberg (cf. supra).

Bruxelles-Capitale

Woluwe-Saint-Pierre

En forêt de Soignes, dans la région de Bruxelles-Capitale, une grande station d'*Epipactis phyllanthos* a été découverte en 1988 en bordure de la chaussée de Tervueren, à Woluwe-Saint-Pierre (Coulon 1989; Devillers & Devillers-Terschuren in Coulon 1990). Cette population d'*E. phyllanthos* est la seule de l'espèce trouvée jusqu'ici sur le continent européen entre le Danemark et la Vendée (France) (Devillers & Devillers-Terschuren 1999; Delforge 2012: 62; Delforge & Devillers 2013). *E. helleborine* est également présent en nombre sur ce site et un hybride entre les deux espèces a été décrit ici (*Epipactis xbruxellensis* P. Delforge 1996; figuré dans le présent bulletin in Delforge et al. 2016: pl. 4 p. 16).

Le 5 août 2015, lors d'une visite personnelle de routine, j'ai examiné environ 25 *Epipactis helleborine* dispersés par pieds isolés sur ce vaste site, une "hêtraie-cathédrale" où le sol est peu éclairé. La plupart des individus étaient vigoureux, robustes, multiflores. Ils étaient tout à la fin de leur flori-



Fig. 1. *Epipactis helleborine* grêle ("minor") à Woluwe-Saint-Pierre (Bruxelles-Capitale). 5.VIII.2015. À gauche: plante haute de 27 cm, 4 feuilles mollement étalées vert jaunâtre, 13 fleurs; à droite: un autre individu portant 12 petites fleurs peu ouvertes, peu colorées.

(photos P. DELFORGE)

son ou déjà entièrement déflouris et fructifiant. Cependant, 6 individus, beaucoup plus grêles, étaient en pleine floraison ou en fin de floraison. Un de ces 6 individus, figuré ici (Fig. 1 gauche) est une plante haute de 27 cm; sa tige est fine et flexueuse; elle porte 4 feuilles subdistiques, mollement étalées, les bords un peu ondulés, et une petite feuille supérieure bractéiforme; toutes les feuilles sont vert assez clair; l'inflorescence est subunilatérale mais assez dense; elle comporte 14 fleurs, soit 13 fleurs épanouies dont 4 fanées et 1 bouton floral. Une photographie rapprochée d'un autre individu grêle (Fig. 1 droite), qui portait 8 petites fleurs épanouies peu ouvertes et 4 boutons floraux, montre bien la pâleur des pétales et de l'épichile, la présence d'une glande rostellaire et de pollinies cohérentes et la teinte lavée de pourpre des pédicelles floraux. Ces 6 individus grêles présentaient donc la plupart des caractères attribués à *Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor*, taxon qui n'a jamais été signalé de la région de Bruxelles-Capitale.

Uccle

La présence de stations assez nombreuses d'*Epipactis helleborine* sur des bas-côtés d'avenues, dans des jardins, des squares et des boisements de la commune bruxelloise d'Uccle et à ses abords (Linkebeek, Rhode-Saint-



Carte 1. Situation de 4 stations ucloises d'*Epipactis helleborine* .

B. station de l'avenue Blücher; **H.** station du 1^D rue du Ham (Saint-Job); **P.** station de la rue de Perck; **V.** station du bois de Verrewinkel.

Autres mentions: **Ja.** jardin du 3 avenue du Pic Vert (Rhode-Saint-Genèse). **SOI.** La forêt de Soignes à une de ses limites occidentales actuelles, que longe la chaussée de Waterloo.

carte IGN 1:25.000 révision 1979, modifiée

Genèse) a été plusieurs fois documentée (e.g. GODEFROID 1995; GRYSEELS & SAINTENOY-SIMON 1999; ALLEMEERSCH 2006). Pour ma part, j'observe une trentaine de stations ucloises depuis plus de 40 ans, ce qui m'a permis de constater leur pérennité ou leur déclin et de relever notamment des floraisons très tardives (octobre: DELFORGE 1996), la coexistence aberrante de fleurs allogames et autogames sur une même hampe (ibid.), ainsi que la présence, exceptionnelle, d'individus totalement dépourvus de chlorophylle mais non d'anthocyanes (DELFORGE 1998, figurés également e.g. in DELFORGE 2005: 24, 2006A: 24, 2012: 11, 2016: 10).

Quatre stations ucloises sont envisagées ici (Carte 1). La première (**station P**) se situe à 75 m d'altitude, rue de Perck, à moins de 1 m du Verrewinkelbeek, ruisseau qui fait la limite entre Uccle (Région de Bruxelles-Capitale) et Linkebeek (Région Flamande). Dans la très étroite bande en friche qui sépareit le ruisseau de la rue pavée, prospéraient notamment de jeunes saules (*Salix* sp.), de petits chênes (*Quercus robur*), quelques noisetiers (*Corylus avellana*) et des fourrés de ronces (*Rubus* sp.) (Pl. 2). Ces arbres et ces broussailles s'étaient implantés spontanément sur un substrat acide, remblais très anciens formés d'une couche de glaise avec inclusion de silex qui couvre par places un horizon de sables acides du Bruxellien.

Sur une centaine de mètres, dans cette friche, j'ai observé quasi chaque année, de 1971 à 2011, une vingtaine d'*Epipactis helleborine* dispersés qui fleurissaient généralement du début de juillet au début d'août. Il s'agissait en majorité d'individus isolés, robustes et florifères (Pl. 3), qui se développaient à mi-ombre ou en situation plus ensoleillée. Une inflorescence provenant de ce site illustre *E. helleborine* dans deux guides (Delforge 2012: 48, 2016: 48). C'est sur ces individus que j'ai prélevé, en 1999, des bractées et des feuilles pour des généticiens qui voulaient comprendre de quelle région d'Europe provenaient les *E. helleborine* introduits aux États-Unis au XIX^{ème} siècle (Squirrell et al. 2001) ou la variabilité génétique de l'espèce (Hollingsworth et al. 2006).

La deuxième station ucloise (**station V**) se situe dans le bois de Verrewinkel, à 170 m au nord-nord-est de la station P. Il s'agit d'un site Natura 2000, constitué par une vieille "hêtraie-cathédrale" sur sol acide, substrat identique à celui de la station P, mais non perturbé par des remblais. Cette futaie faisait jadis partie de la forêt de Soignes, maintenant distante de 1,2 km (Carte 1). En effet, le bois de Verrewinkel est aujourd'hui enclavé dans une urbanisation peu dense et arborée. Il y a, dans le bois de Verrewinkel, une dizaine de stations de quelques *Epipactis helleborine*. Ils y croissent à mi-ombre ou à l'ombre et sont souvent un peu moins robustes et plus sporadiques que ceux de la station P, leur maintien étant notamment tributaire des travaux de foresterie ou de chutes naturelles d'arbres, dont beaucoup sont très âgés. La station V, à 77 m d'altitude, est constituée de 4 à 8 plantes plus ou moins robustes selon les années. En 2016, 5 plantules étaient visibles en juin, dont 3 seulement ont continué leur développement en juillet, ont fleuri à la mi-août et ont fructifié à partir du début de septembre. Elles étaient assez peu robustes, mais néanmoins hautes de plus de 40 cm; elles étaient situées à un endroit où la lumière directe du soleil les baignait pendant environ 2 heures, au milieu de l'après-midi.

La troisième station ucloise (**station B**) se trouve avenue Blücher, à 108 m d'altitude, à 525 m au nord-est de la station P. Il s'agit d'une bande herbeuse assez ensoleillée, large de 0,8 m, située entre la voirie macadamisée de l'avenue et son trottoir dallé. À cet endroit, le trottoir longe un vaste terrain à bâtir en friche avec un tapis dense de Lierre (*Hedera helix*) où subsistent de grands hêtres (*Fagus sylvatica*) et des bouleaux (*Betula pendula*). Le substrat de la bande herbeuse du trottoir est, très vraisemblablement, du remblai

ancien à base de sable du Bruxellien. Depuis 1985, j'observe à cet endroit un petit groupe d'*Epipactis helleborine* toujours robustes. Ils ont été filmés en août 1994 pour une émission sur les "Belles [orchidées] de trottoir" que j'ai présentée à la télévision régionale bruxelloise (à l'époque TV Bruxelles) en octobre 1994. Certaines années, une seule hampe, très robuste, est visible là.

La quatrième station ucquoise (**station H**) est située à 2,2 km au nord-nord-est de la station P, à 65 m d'altitude, dans un environnement très urbanisé, au n°1D de la rue du Ham, en face de l'église de Saint-Job. Il s'agit d'un petit jardin en pente avec 3 jeunes bouleaux (*Betula pendula*), créé il y a 8 ans entre le trottoir et des maisons construites en retrait de la rue. Le sol du jardin, fait de remblais récents, est couvert d'un tapis de Lierre (*Hedera helix*). En 2016, 14 hampes d'*Epipactis helleborine* ont fleuri dans le lierre en 5 groupes, un groupe de 2 hampes grêles et 4 groupes totalisant 12 hampes robustes. Les ovaires de toutes les fleurs subsistantes étaient tous en cours de fructification dès le 8 août 2016. Il n'y a pas eu ici de décalage significatif entre les floraisons des individus robustes et celles des individus grêles en 2015 comme en 2016.

Comment comprendre et justifier le statut des *Epipactis helleborine* grêles ?

La mise en culture, le suivi des individus

Nombreux ont été les auteurs à déclarer que le statut d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* comme celui d'*E. [helleborine subsp.] moratoria* pourraient être éclairés voire tranchés par une mise en culture d'individus grêles aux côtés de plantes robustes (e.g. WUCHERPFENNIG 2003) ou par l'observation, plusieurs années consécutives, d'individus grêles bien repérés (e.g. BONGIORNI et al. 2012). Lors de la description, déjà, ENGEL (1984: 664) notait, à propos de la var. *minor*: «Il est également logique de penser à une simple forme d'adaptation à un milieu défavorable [...]. La réponse à cette question résiderait dans la culture expérimentale de telles plantes à côté du type. On butte ici sur le problème clé de l'étude des orchidées dont la culture est très délicate sinon impossible pour certains genres».

À ma connaissance, aucune publication, jusqu'à présent, n'a paru qui donnerait les résultats d'une mise en culture ou d'une observation plusieurs années consécutivement d'individus (et non de populations) d'*Epipactis helleborine* grêles dûment repérés.

L'obtention de plantes issues de graines en conditions expérimentales a depuis longtemps été considérée comme difficile pour le genre *Epipactis* (e.g. RASMUSSEN 1995). La transplantation également. Avant les législations protégeant les Orchidées en Allemagne, SADOVSKÝ avait transplanté de nombreuses espèces d'Orchidées européennes dans son jardin. Il avait constaté que celles qui ne supportaient pas la transplantation étaient notamment les *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Limodorum* et *Neottia* (SADOVSKÝ 1965). Ces genres sont regroupés actuellement dans les Neottiae.

On sait aujourd'hui que les Neottiae sont mixotrophes, avec une tendance à la mycohétérotrophie. Ils dépendent de champignons pour une partie plus ou moins importante de leur nutrition. Les espèces des Neottiae sont associées à des champignons ascomycètes qui établissent des ectomycorhizes autour de racines d'arbres, alors que les Orchidoideae sont associés principalement à des rhizoctonias. Or, les «rhizoctonias recolonisent le sol après transplantation, tandis que les champignons des mixotrophes ne survivent pas à la rupture des liens avec les arbres» (SELOSSE & ROY 2012: 106; SELOSSE et al. 2014), ce qui explique l'insuccès très fréquent des transplantations chez, entre autres, la plupart des *Epipactis*.

Une transplantation réussie

En 2010, la Région de Bruxelles-Capitale a décidé de creuser un vaste bassin d'orage souterrain rue de Percke, avec placement, sous la voirie, d'un grand collecteur d'égout et de diverses canalisations, ainsi que le bétonnage du lit du ruisseau Verrewinkelbeek et de ses rives. Ces travaux, qui ont débuté au printemps 2012, ont duré plus de 2 ans. Ils ont complètement et profondément bouleversé le site de la rue de Percke (station P) avec, notamment, l'abattage de tous les arbres et arbustes de la friche, le débroussaillage des rives du ruisseau et l'utilisation de remblais de diverses provenances pour niveler le sol. La totalité de l'assiette de la rue et le talweg du ruisseau ont été creusés sur 3 m de profondeur pour placer le collecteur d'égout, les conduites annexes et les modules de béton dans lesquels le ruisseau est aujourd'hui canalisé. Comme il fallait s'y attendre, plus aucune orchidée n'a reparu sur ce site après les travaux (Pl. 2).

Après avoir pris connaissance de l'ampleur des travaux annoncés, j'ai, en désespoir de cause, décidé de tenter de sauver 2 individus robustes d'*Epipactis helleborine* de la station P en les transplantant dans mon jardin, distant de 500 m (Ja, Carte 1) et dont le substrat et les autres caractères environnementaux sont semblables à celui de la station P. L'endroit me semblait d'autant plus propice que, dans les jardins de plusieurs de mes voisins, fleurissent régulièrement quelques *E. helleborine* spontanés. Les 2 individus à transplanter choisis (T_1 et T_2) ont été documentés en juillet et octobre 2011 sur le site P (Pl. 3) et transplantés en novembre 2011, lorsque leur fructification était achevée et que les abattages des arbres et le débroussaillage des abords de la rue de Percke en vue des travaux avaient commencé.

Dans mon jardin, j'ai placé les deux rhizomes de T_1 et T_2 côte à côte, à 30 cm d'une haie devenue un peu sauvage, faite notamment de vieux troènes (*Ligustrum ovalifolium*), de jeunes noisetiers (*Corylus avellana*), de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* cv. *purpurea*), de plantules de Chêne (*Quercus robur*) et colonisée à la base par une fougère (*Dryopteris carthusiana*) et par le Lierre (*Hedera helix*). En juillet, cette partie du jardin est à l'ombre jusqu'à 13h (GMT) et est ensuite ensoleillée pendant, au maximum, 4 heures. J'ai pris soin de positionner les rhizomes entre des racines d'un vieux noisetier bien développé, établi contre la haie dans le jardin voisin. En effet, le noisetier est souvent associé aux *Epipactis* avec lequel ils partagent des mycorhizes (e.g. SELOSSE et



Planche 2: le site P (rue de Percke, Uccle).

La flèche jaune indique l'emplacement de l'exemplaire T₁.

En haut: le 16 septembre 2011, un peu avant les travaux.

En bas: le 31 janvier 2014, à la fin des travaux d'égoutage. Le ruisseau Verrewinkelbeek a été placé dans une canalisation modulaire en béton très profonde. Il ne subsiste rien de la friche entre le ruisseau et la rue, où fleurissaient une vingtaine d'*Epipactis helleborine*.

(photos P. DELFORGE)

al. 2004; ĚŠITĚLOVA et al. 2012). Autour des rhizomes transplantés, les trous ont été comblés avec du substrat prélevé à la station P.

Résultats de 6 années d'observations de l'exemplaire T₁

Après transplantation, l'exemplaire T₂ s'est développé et a fleuri en 2012 (Pl. 3) puis n'a plus reparu. L'exemplaire T₁ est, par contre, réapparu chaque année, sauf en 2015. C'est donc l'évolution de l'exemplaire T₁ qui va être retracée ici.

2011. Le 10 juillet 2011, l'exemplaire T₁ est mesuré et photographié in situ (Station P) avant sa transplantation (Pl. 3). La plante est haute de 56 cm; la tige est épaisse, quasi droite; elle porte 9 feuilles grandes, subspiralées, vert foncé, étalées à subdressées, la plus grande 129 × 61 mm, les bords droits; l'inflorescence, subspiralée, comporte 12 fleurs épanouies et 31 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 12 × 6 mm, pétales 10,5 × 5 mm, hypochile 4 × 4 mm, épichile important, plissé, 5 × 6 mm, très orné et bien coloré] Il s'agit bien d'un exemplaire robuste ("typique") d'*Epipactis helleborine*. L'exemplaire T₁ est encore photographié les 15 et 30 juillet, ainsi que le 17 octobre 2011. Au début d'août, les fleurs sommitales étaient toutes ouvertes et la fructification est visiblement bien en cours dans la moitié basale de l'inflorescence. Toutes les 43 fleurs, nettement allogames, ont été pollinisées. Lors de la fructification, les ovaires étaient pendants (Pl. 5). La transplantation est effectuée le 21 novembre 2011, après la fructification complète de toutes les fleurs.

2012. Les 2 individus transplantés (T₁ et T₂) refleurissent, mais sont un peu plus petits, tout en restant des *Epipactis helleborine* robustes. C'était là une évolution prévisible. Avant les législations protégeant les Orchidées en Belgique et en Europe, j'avais tenté quelques sauvetages similaires pour constater que le taux de réussite de ces transplantations était très faible. La première année qui suit la transplantation, les orchidées refleurissent quasi à l'identique mais leur rhizome ou le nouveau tubercule qui doit se former lors de la floraison dégénèrent le plus souvent, très probablement faute de mycorhize efficace, et la plante ne reparaît plus. Je n'avais donc plus jamais retenté de telles expériences.

Le 24 juillet 2012, l'exemplaire T₁ est mesuré et photographié (Pl. 3). La plante est haute de 48 cm; la tige est assez épaisse, quasi droite; elle porte 8 feuilles subspiralées, vert foncé, la plus grande 117 × 53 mm; l'inflorescence spiralée comporte 4 fleurs épanouies et 37 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 11,5 × 6 mm, pétales 9,5 × 5 mm, hypochile 4 × 4 mm, épichile 4,5 × 5 mm, très orné et coloré].

La plante T₁ est encore photographiée le 31 juillet 2012. Presque toutes les 41 fleurs ont été pollinisées par des guêpes sociales et ont fructifié. Lors de la fructification, les ovaires ont pris une position pendante.

En 2012, l'individu T₁ montre donc encore tous les caractères morphologiques attribués aux *Epipactis helleborine* robustes.



Planche 3: Exempleire T₁ (2011 et 2012).

À gauche: 2011, avant transplantation, au site P; plante robuste haute de 56 cm (flèches indiquant la base et le sommet de la tige), 9 feuilles, 43 fleurs grandes, colorées. 15.VII.2011. À droite: 2012, après transplantation; plante (1) robuste haute 48 cm, 8 feuilles, 41 fleurs bien colorées. 24 & 31.VII.2012. (la flèche indique le sommet de la tige)

(photos P. DELFORGE)



Planche 4: Exemple T₁ (2013 et 2016).

À gauche: 2013; plante grêle haute de 29 cm, 6 feuilles, 8 petites fleurs peu ouvertes et peu colorées; épichile de coloration "type *E. meridionalis*". 24.VII.2013. À droite: 2016; plante un peu moins grêle, haute de 41cm, 7 feuilles, 15 fleurs un peu plus colorées. 24.VII.2016.

(photos P. DELFORGE)

2013. Le 24 juillet 2013, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié (Pl. 4). La plante, d'aspect grêle, est haute de 29 cm; la tige est fine et flexueuse; elle porte 6 feuilles subdistiques, vert jaunâtre, les bords ondulés, petites, la plus grande 88×43 mm, 3 d'entre elles mollement étalées; les 2 bractées inférieures sont allongées, les 6 autres bien plus courtes; l'inflorescence est subunilatérale; elle comporte 2 fleurs épanouies assez peu ouvertes, plus petites et plus pâles qu'en 2011 et 2012, et 6 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux $8,5 \times 5$ mm, pétales $7,5 \times 4$ mm, hypochile $4 \times 3,5$ mm, épichile $2,5 \times 3$ mm, pâle, avec des bourrelets atténués, colorés comme ceux d'*Epipactis meridionalis*, mais faiblement].

L'individu T_1 a encore été photographié le 3 août 2013, lorsque toutes les fleurs, nettement allogames, étaient épanouies mais entrouvertes. Les 8 fleurs ont été pollinisées. Lors de la fructification, la plupart des ovaires sont restés en position horizontale.

L'individu T_1 possède donc, en 2013, la totalité des caractères morphologiques invoqués pour distinguer "*minor*" ou "*moratoria*" des *Epipactis helleborine* robustes, que ce soit lors de la description de ces taxons ou après celle-ci. L'individu T_1 présente aussi une phénologie de 3 semaines plus tardive que celle des individus de la station B qui sont dans une situation d'ensoleillement pourtant similaire.

2014. Le 26 juin 2014, l'exemplaire T_1 est une plantule de 9,5 cm, munie de 5 feuilles distiques, étalées, vert jaunâtres, les bords mollement ondulés, et de 5 minuscules boutons floraux portés unilatéralement. À la fin de juin, la base de la tige est attaquée par des limaces. La plantule se couche puis dégénère et disparaît rapidement sans avoir fleuri. Elle n'a pas été photographiée.

En 2014, l'individu T_1 apparaît donc extrêmement menu et pauciflore, aspect très différent de la plante robuste transplantée en 2011. Des individus très petits similaires ont attiré l'attention des observateurs et ont été signalés dans beaucoup de stations attribuées à "*minor*" ou "*moratoria*". Ils sont souvent considérés comme démontrant particulièrement bien la réalité d'un taxon "*minor*" ou "*moratoria*", distinct d'*E. helleborine*. Ils sont parfois figurés (e.g. Ph. DURBIN in DIRWIMMER 2011: 22, cliché en haut à gauche: «Minor à Allègre Mont Bar»).

2015. L'exemplaire T_1 n'apparaît pas.

2016. Le 24 juillet 2016, l'exemplaire T_1 est mesuré et photographié (Pl. 4). C'est cette fois une plante d'aspect intermédiaire entre robuste et grêle. La tige est haute de 41 cm, assez fine et assez flexueuse; elle porte 7 feuilles subdistiques, moins mollement étalées, un peu ascendantes, vert assez foncé, les bords un peu ondulés, la plus grande 92×55 mm; l'inflorescence est subunilatérale et comporte 8 fleurs épanouies, nettement allogames, plus grandes qu'en 2014 et 7 boutons floraux [dimensions de la fleur basale: sépales latéraux 10×6 mm, pétales 9×6 mm, hypochile 4×4 mm, épichile $5 \times 5,5$ mm,

Tableau 1. Variations morphologiques de l'exemplaire T₁.

	2011	2012	2013	2014	2016
plante					
hauteur	56 cm	48 cm	29 cm	9,5 cm	41 cm
aspect	robuste	robuste	grêle	menue	assez grêle
tige	épaisse droite	épaisse quasi droite	fine flexueuse	très fine flexueuse	assez fine assez flexueuse
feuilles					
nombre	9	8	6	5	7
disposition + grande position	subspiralées 129 × 61 mm	subspiralées 117 × 53 mm	subdistiques 88 × 43 mm	distiques —	subdistiques 92 × 55 mm
bords	subdressée droits	subdressée quasi droits	étalée ondulés	étalée ondulés	subétalée peu ondulés
couleur	vert foncé	vert foncé	vert jaunâtre	vert jaunâtre	vert assez foncé
inflorescence	subspiralée	spiralée	subunilatérale	unilatérale	subunilatérale
fleurs	43 bien ouvertes	41 bien ouvertes	8 assez peu ouvertes	5 —	15 assez peu ouvertes
sépales latéraux	12 × 6 mm	11,5 × 6 mm	8,5 × 5 mm	—	10 × 6 mm
pétales	10,5 × 5 mm	9,5 × 5 mm	7,5 × 4 mm	—	9 × 6 mm
hypochile	4 × 4 mm	4 × 4 mm	4 × 3,5 mm	—	4 × 4 mm
épichile	5 × 6 mm très orné coloré	4,5 × 5 mm très orné coloré	2,5 × 3 mm peu orné pâle	—	5 × 5,5 mm peu orné assez pâle
capsules	pendantes	pendantes	horizontales	—	subhorizontales
floraison complète	17.VII	29.VII	3.VIII	—	10.VIII
"nom"	<i>helleborine</i> s. str.	<i>helleborine</i> s. str.	<i>minor moratoria</i>	<i>minor</i> très petit	<i>×zirnackiana</i>

de coloration rappelant encore celle d'*Epipactis meridionalis*, mais un peu plus soutenue qu'en 2014].

L'exemplaire T₁ a encore été photographié le 10 août 2016, lorsque toutes les 15 fleurs, assez peu ouvertes, étaient épanouies, puis les 24 août, 15 septembre et 6 octobre. 13 fleurs sur 15 ont été pollinisées, mais, probablement à la suite de températures caniculaires et d'un temps anormalement sec, 12 d'entre elles sont tombées en cours de fructification. Les 3 ovaires subsistants sont restés en position subhorizontale pendant la fructification, qui s'est achevée le 4 octobre avec l'ouverture des fentes de déhiscence (Pl. 5).

L'individu T₁ présente à nouveau une phénologie tardive, plus tardive de 3 semaines que celle des individus de la station H et de 2 semaines plus tardive que les individus de la station B.

En 2016, l'individu T₁ apparaît donc sous un autre aspect encore, qui est celui des individus intermédiaires entre *Epipactis helleborine* et "*minor*" ou "*moratoria*", mais qui fleurissent assez tardivement, à peu près en même temps que les individus grêles. Rappelons que la présence fréquente d'indi-

vidus intermédiaires sur les sites où “*minor*” et “*moratoria*” ont été signalés est une des causes de l’embarras de beaucoup d’observateurs pour délimiter “*minor*” ou “*moratoria*” sur le terrain et, de ce fait, pour prendre position sur le statut à attribuer aux individus grêles tardifs. Lorsque, finalement, RIECHELMANN va considérer “*moratoria*” comme une espèce, il va, logiquement semble-t-il, nommer *E. xzirnzackiana* (A. RIECHELMANN) A. RIECHELMANN ces individus intermédiaires (RIECHELMANN 2016).

Discussion

Bien que les mycorhizes et les flux de nutriments entre l’exemplaire T₁ et les espèces ligneuses qui l’entourent après transplantation dans mon jardin n’aient pas été mis en évidence ni quantifiés, il paraît très vraisemblable qu’après une forte dépression, ces flux de nutriments ont été rétablis plus ou moins bien à partir de 2015, période dont dépend la croissance de la plante de 2016. C’est très probablement par l’établissement de nouvelles mycorhizes avec les ligneux environnants que cette amélioration s’est produite. En effet, toutes les autres variables de l’écologie de la plante n’ont pas été modifiées, comme l’indique la comparaison avec les autres sites uclois, tous très voisins et de caractéristiques similaires. C’est donc la diminution puis le rétablissement des flux de nutriments, et eux seuls, qui ont, très vraisemblablement, permis à l’exemplaire T₁ de survivre à la transplantation et qui sont responsables des diverses apparences prises par cette plante au cours des 6 années d’observation.

En 6 ans, en effet, l’exemplaire T₁, au départ robuste en 2011, est, après transplantation, apparu sous tous les aspects qui ont nourri le débat autour de “*minor*” et “*moratoria*”: assez robuste en 2012, totalement “*minor*” en 2013, “*minor*” d’extrêmement petite taille en 2014, intermédiaire, “*xzirnzackiana*”, en 2016. Ceci démontre qu’un même individu peut prendre un de ces aspects très petit, grêle, intermédiaire ou robuste certaines années, qu’il peut être plus ou moins coloré et qu’il peut fleurir plus ou moins tardivement en fonction de l’efficacité de ses mycorhizes.

D’autres facteurs peuvent intervenir également dans l’apparition de ces divers aspects: l’âge de la plante, les fluctuations climatiques, particulièrement celles de la pluviosité (e.g. SALMIA 1986; WELLS & COX 1991; LIGHT & MACCONAILL 1994; BERGFELD et BERLINGHOF 2011: 815), ainsi que d’autres changements éventuels dans l’environnement. Un facteur probablement important est aussi l’épuisement d’un individu après fructification de la plupart de ses fleurs (ACKERMAN 1989; SNOW & WHIGHAM 1989; ZIMMERMAN & AIDE 1989; ACKERMAN & MONTALVO 1990; PRIMACK & HALL 1990; MELÉNDEZ-ACKERMAN et al. 2000; TREMBLAY et al. 2005). Quoi qu’il en soit, la présence de hampes antérieures persistantes permet de voir sur un site qu’un individu d’*Epipactis helleborine* non transplanté, robuste une année, peut être plus grêle l’année suivante (cf. supra “Observations en Belgique: Prelleu”, pl. 1 et BERGFELD & BERLINGHOF 2011: 816)

Ces aspects “*minor*”, “*moratoria*” et “*xzirnzackiana*” font donc partie intrinsèque du phénotype d’*Epipactis helleborine* au sens le plus strict. De ce fait, il n’est pas étonnant que dans toute population importante d’*E. helleborine* fleurissent parfois ou chaque année des individus grêles ou intermédiaires, ce qui explique le nombre exponentiel de signalements de “*minor*” ou de “*moratoria*” un peu partout en Europe.

Par ailleurs, pour toutes les observations d’*Epipactis helleborine* en Europe médiane comme à Uccle (stations B, H, P, V) et en particulier pour l’exemplaire T₁ (avant et après transplantation), certains caractères se sont avérés très généralement constants, soit, par ordre d’importance diagnostique décroissant:

- la base du pédicelle floral est teintée de pourpre, nettement à quelques fois faiblement;
- la tige est munie d’une pilosité composée d’environ 300 éléments masquant assez bien sa couleur;
- la denticulation du bord des feuilles est fine et régulière;
- la glande rostellaire est présente et longtemps efficace;
- les pollinies restent longtemps cohérentes et elles reposent dans un clinandre bien développé;
- les fleurs sont donc très majoritairement voire exclusivement entomogames, visitées par des guêpes sociales;
- l’épichile est orné d’un bourrelet cordiforme verruqueux à la base et ses bords ne sont pas ou très peu crénelés.

Les caractères rappelés ci-dessus sont donc bien diagnostiques. S’ils avaient été mieux pris en compte, le débat autour du statut taxonomique de “*minor*” et de “*moratoria*” aurait sans doute été bien plus bref, si tant est que ces taxons eussent été décrits. En effet la pilosité de la tige, la denticulation des marges des feuilles, ainsi que la structure et la coloration florales des plantes déterminées comme “*minor*” et “*moratoria*” et “*xzirnzackiana*” sont celles du groupe d’*Epipactis helleborine* et, en particulier, celles des *E. helleborine*, robustes ou non (cf. e.g. DELFORGE 1997, 2012, 2016). C’est ce qui ressort aussi de la quasi-totalité des observations et des descriptions publiées pour “*minor*” et pour “*moratoria*”, nous l’avons vu plus haut. Il en va de même pour les pollinisateurs ainsi que pour les conditions stationnelles, qui sont toujours celles, assez variées, d’*E. helleborine* s. str.

Par contre, la plupart des caractères invoqués pour délimiter “*minor*” et “*moratoria*” par rapport à des *Epipactis helleborine* robustes sont, nous l’avons vu également, considérés comme aléatoires par la plupart des observateurs (e.g. WUCHERPFENNIG 2003; DIRWIMMER 2011, 2012; BONGIORNI et al. 2012). Ils sont donc peu significatifs parce qu’ils peuvent se retrouver, séparément ou ensemble, chez des individus robustes et chez les nombreux individus intermédiaires, inclassables, qui accompagnent souvent les morphes grêles (notamment: tige flexueuse, feuilles moins vert foncé, subdistiques, étalées



Planche 5: position des ovaires fructifiant chez *Epipactis helleborine*.

À gauche: exemplaire T ; en haut: avant transplantation, plante robuste, ovaires presque tous pendants. 17.X.2011; en bas: après transplantation, plante assez grêle, ovaire presque horizontal durant toute la fructification. 15.IX.2016 et 6.X.2016. À droite: site H; en haut: 2 plantes robustes, 51 et 38 fleurs, ovaires horizontaux; en bas: plante grêle, 11 fleurs, ovaires pendants. 15.VIII.2016.

(photos P. DELFORGE)

mollement, inflorescence à tendance unilatérale, coloration de type “*meridionalis*” de l'épichile).

Restent deux caractères jugés significatifs pour distinguer les formes grêles d'*Epipactis helleborine*: (1) la phénologie tardive et (2) la position de l'ovaire fructifiant.

1. Les formes d'*Epipactis helleborine* plus ou moins grêles, “*minor*”, “*moratoria*” et “*zirnzackiana*”, fleurissent souvent un peu après les exemplaires robustes dans les mêmes sites. Cependant, beaucoup d'observateurs ont noté que ce décalage était difficile à appréhender, notamment parce que la floraison des exemplaires robustes est longue et qu'*E. helleborine* peut croître aussi bien en pleine lumière que dans l'ombre profonde d'une futaie, ce qui influence sa phénologie (e.g. DIRWIMMER 2011, 2012).

Dans les 4 stations d'Uccle et dans celles de Wallonie, il n'y a parfois aucun décalage significatif entre individus robustes et grêles (station H en 2016 à Uccle, le Gros Tienne à Lavaux-Saint-Anne en 2014). Des dates de prise de vue de photographies publiées pour “*minor*” ou “*moratoria*” le montrent également ailleurs en Europe, comme, par exemple, à Bad Waldsee (Bade-Wurtemberg, Allemagne), où *E. helleborine* “*subsp. moratoria*” est photographié en pleine floraison le 16 juillet 2011 (ELLENBAST 2012: 878), ce qui est très tôt en saison pour un taxon réputé plus tardif qu'*E. helleborine* s. str.

À Uccle, dans des stations similaires situées à quelques centaines de mètres l'une de l'autre, nous avons vus aussi que des *Epipactis helleborine* robustes pouvaient commencer leur floraison au début d'août (station V) alors qu'à ce moment, la fructification était entamée chez toutes les fleurs des individus robustes des stations B et H, où les floraisons avaient commencé dès le début de juillet, soit un mois plus tôt.

Plus fondamentalement encore, l'observation de l'individu T₁ après transplantation indique que, lorsque *Epipactis helleborine* a une apparence grêle provoquée par une baisse ou une interruption des flux de nutriments en provenance de ses mycorhizes, il est non seulement moins coloré, mais aussi un peu plus tardif que les années où il est robuste.

2. La position des ovaires fructifiant, (sub)horizontale chez “*minor*” comme chez “*moratoria*”, a souvent été considérée comme un caractère particulièrement discriminant permettant de séparer les taxons grêles “tardifs” d'*Epipactis helleborine* s. str., chez qui les ovaires fructifiant seraient toujours pendants (e.g. récemment encore DIETEL et al. 2015; DAUGE 2016). La valeur de ce caractère a également été contestée par plusieurs observateurs parce qu'il y aurait trop de contre-exemples (e.g. BERGFELD & BERLINGHOF 2011; DIRWIMMER 2011, 2012; BONGIORNI et al. 2012). Effectivement, ce caractère semble assez aléatoire et, lui aussi, dépendant en partie des flux de nutriments en provenance des mycorhizes.

Rien que dans les 4 stations d'Uccle présentées ici, il est évident que ce caractère n'est pas discriminant. Par exemple, sur la station H, en 2016 (Pl. 5), ce sont

plusieurs exemplaires robustes qui portaient leurs ovaires fructifiant horizontalement, alors que chez les 2 individus grêles de ce site, ils pendaient.

Plus fondamentalement encore, à nouveau, l'observation de l'individu T₁ avant et après transplantation indique que, lorsque *Epipactis helleborine* a une apparence grêle, les ovaires gardent une position tendant vers l'horizontale lors de la fructification (Pl. 5).

Conclusions

À propos d'*Epipactis helleborine*, E.G. CAMUS écrivait il y a plus d'un siècle: «Plante très polymorphe, qui a été très bien étudiée, mais dont les différentes formes n'ont pas toujours l'importance qu'on leur attribue» (CAMUS 1908: 414). Cette constatation a été souvent réaffirmée. Encore récemment: «la plasticité phénotypique extrêmement large des *Epipactis*, exemplifiée par *E. helleborine*, est une caractéristique importante et fortement sous-estimée en taxonomie» (JAKUBSKA-BUSSE 2008; JAKUBSKA-BUSSE & GOLA 2010: 207, traduit).

Avec les descriptions et la prise en compte d'*Epipactis helleborine* var. [vel subsp.] *minor* et d'*E. [helleborine subsp.] moratoria*, nous sommes clairement devant les confusions taxonomiques qu'entraînent l'approche d'une espèce possédant d'une variation intrapopulationnelle importante par des botanistes utilisant un concept typologique, morphologique ou phénétique de l'espèce. En effet, ces botanistes classent les taxons par similitude globale évaluée subjectivement plutôt qu'à partir de l'utilisation de caractères réellement diagnostiques.

En l'occurrence, dans des populations d'*Epipactis helleborine*, les individus grêles et les individus robustes ont été considérés comme appartenant à deux taxons différents, voire même à deux espèces différentes. Cette façon de diviser une population est un des facteurs, répertoriés notamment par BATEMAN et DENHOLM (2003), qui amène à des conclusions taxonomiques insatisfaisantes parce que basées sur l'emploi de caractères ou d'états de caractère qui ne conviennent pas (BATEMAN & DENHOLM 2003: 10-11: «3.3. Unsuitable characters or character states: (8) Use of character states that are exhibited only by a few extreme individuals in populations. Examples include highlighting the tallest plants [...] 3.5. Problems inherent in partitioning continuous variation»).

L'observation de l'exemplaire T₁ pendant 6 années, rapportée ici, montrent qu'aucun des caractères invoqués pour séparer "*minor*" et "*moratoria*" d'*Epipactis helleborine* s. str. n'est efficient. Ce sont des états de caractère qui font partie de la variation normale d'*E. helleborine* et peuvent s'exprimer, ensemble ou séparément, chez beaucoup d'individus au cours de leur vie, qu'ils soient robustes ou grêles. Ces états de caractère s'expriment notamment en fonction des variations des flux de nutriments générés par les mycorhizes. Dans certains cas, *E. helleborine* peut s'établir et se maintenir dans un site même si les substrats lui conviennent mal et même si les mycorhizes

sont constamment peu performantes. Ces individus gardent alors un aspect grêle pendant plusieurs années, voire toute leur vie.

Les morphes grêles plus ou moins tardifs d'*Epipactis helleborine* n'auraient donc pas dû être nommés. Ils le sont. Et ils ont été considérés à tous les rangs, de l'espèce à la forme. Si l'on estime devoir les distinguer, ce qui ne semble pas très utile, le rang de forme est clairement le seul qui convienne, quel que soit le concept d'espèce utilisé et très certainement si l'on tient compte de la biologie des plantes. Il existe un nom valide à ce rang: *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *helleborine* f. *minor* (ENGEL) P. DELFORGE (DELFORGE 2006B). Cependant, d'autres noms semblent avoir été publiés avant 1984 pour la forme grêle tardive d'*Epipactis helleborine*.

Allusion à un taxon grêle d'*Epipactis helleborine* dans la littérature avant 1984: des noms prioritaires possibles ?

Un taxon aussi répandu qu'*Epipactis helleborine* f. *minor* devrait en effet avoir attiré l'attention de botanistes avant 1984. Certains noms ont été utilisés qui paraissaient correspondre à un taxon grêle d'*E. helleborine*. Cependant la systématique et la nomenclature du genre que nous appelons aujourd'hui *Epipactis* ont connu de nombreux avatars, de sorte que la recherche d'un nom valide prioritaire pour le taxon grêle est difficile. Parmi les prétendants possibles:

- *Serapias latifolia* β *sylvestris* PERSOON a parfois été considéré jadis comme pouvant désigner un taxon grêle d'*Epipactis helleborine* (e.g. ROUY 1912: 204), mais PERSOON (1807: 512) paraît plutôt avoir décrit une plante assez élancée, peut-être proche d'*E. leptochila*.

- *Epipactis latifolia* ALLIONI f. *gracilis* DAGEFORDE ex HEGI (HEGI 1909) est probablement un nom moins discutable que le précédent et qui pourrait s'appliquer, lui aussi, aux individus grêles tardifs d'*E. helleborine*. Une combinaison basée sur ce nom existe, *Epipactis helleborine* f. *gracilis* (DAGEFORDE ex HEGI) PAUCA & MORARIU, publiée dans une Flore de Roumanie (SAVULESCU 1972: 761). Ce dernier nom serait vraisemblablement un nom prioritaire potentiel si son basionyme n'était cependant sujet à caution dans la mesure où *Epipactis latifolia* ALLIONI est un nom illégitime (e.g. BAUMANN 2005A).

- *Epipactis latifolia* var. *pygmaea* W. ZIMMERMANN 1912 pourrait également convenir, mais ce nom a souvent été considéré comme un synonyme d'*E. viridiflora* HOFFMANN ex KROKER ou rattaché à celui-ci. *Epipactis viridiflora*, qui a plusieurs homonymes, est un nomen confusum qui a fait couler beaucoup d'encre et qui a parfois été, récemment encore, appliqué comme nom prioritaire à *E. purpurata*, ce qui a suscité des controverses (e.g. BAUMANN & KÜNKELE 1999; BAUMANN 2005B).

Par exemple, "*pygmaea* W. ZIMMERMANN" a été considéré comme une forme d'*Helleborine latifolia* par SOÓ (1927). Mais SOÓ a ensuite rectifié et précisé sa combinaison qui est devenue *Helleborine latifolia* subsp. *viridiflora* (REICHENBACH f.) GRABER f. *pygmaea* (W. ZIMMERMANN) SOÓ (KELLER et al. 1930-1940: 341), une rectifica-

tion qui peut concerner ce que nous appelons aujourd'hui *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *E. leptochila* ou *E. muelleri*.

GRANGER (2005) remarque bien, par ailleurs, que dans plusieurs Flores anciennes qui traitent de la France ou d'une de ses régions, c'est sous le nom d'*Epipactis* [*latifolia* var.] *viridiflora* REICHENBACH que le taxon grêle d'*E. helleborine* semble avoir été pris en compte. C'est le cas notamment de la Flore de ROUY (1912: 204-205) où, à la suite de la fiche descriptive d'*E. latifolia*, ROUY précise: «Race 1. — *E. viridiflora* REICH. [...] plante plus grêle (2-5 déc.), à tige moins robuste; feuilles relativ^t étroites [...], moins larges que dans le type, à bords souvent ondulés [...]; fleurs d'un vert-jaunâtre, moins nombreuses, non inclinées, en épi plus lâche; épichile blanc à la marge, à apophyses peu distinctes ou nulles. HAB. — [...] Somme, env. de Paris, centre, Dordogne, Cévennes, Corse, etc.; à rechercher. — *Même aire que le type*». On reconnaîtra ici une description qui pourrait convenir au taxon grêle et une répartition qui correspond assez bien à ce que nous connaissons aujourd'hui pour *E. helleborine* f. *minor*. De même, dans sa Flore d'Auvergne, CHASSAGNE (1956) écrit, avec perspicacité: «*Epipactis latifolia* var. *viridiflora* REICH. - grêle, paraissant simple forme de souffrance physiologique, lieux ombragés, réunie au type par des passages - Puy-de-Dôme (assez commun)».

Si le taxon grêle tardif d'*Epipactis helleborine* décrit par ENGEL (1984) puis par RIECHELMANN et ZIRNSACK (2008) semble bien avoir été reconnu jadis, c'est sous divers noms dont l'utilisation paraît aujourd'hui nécessiter un examen approfondi des problèmes nomenclaturaux qu'ils posent et une autopsie des types d'herbier sur lesquels ils sont fondés. Pour le rang de forme (comme pour les rangs de variété et de sous-espèce), c'est donc l'épithète "*minor*" créée par ENGEL (1984) qu'il vaut mieux, provisoirement, utiliser si l'on désire nommer les individus grêles tardifs d'*E. helleborine*.

Nomenclature

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *helleborine* f. *minor* (ENGEL) P. DELFORGE; *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 259 (2006).

- ≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *minor* ENGEL; *L'Orchidophile* 15 (63): 664 (1984) [basionyme].
- ≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL; *Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges du Nord* 2 ["1992"]: 31 (1993).
- = *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK pro max. part. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 25(1): 80 (2008).
- ≡ *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ var. *moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) P. DELFORGE. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 202 (2011).
- ≡ *Epipactis moratoria* (A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK) A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 32(2) ["2015"]: 16 (2016) .

Epipactis helleborine (L.) CRANTZ var. *helleborine* f. *helleborine*.

- = *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK pro part. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 25(1): 80 (2008).
- = *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ nsubsp. *zirnzackiana* A. RIECHELMANN *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(1): 233, nom. inval. «*Epipactis* ×*zirnzackiana* A. RIECHELMANN nothosubsp.»; emend. in *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(2) ["2010"]: 301 (2011).
- ≡ *Epipactis* ×*zirnzackiana* (A. RIECHELMANN) A. RIECHELMANN. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 32(2) ["2015"]: 16 (2016) .

Bibliographie

- ACKERMAN, J.D. 1989.- Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Bot.* **14**: 101-109.
- ACKERMAN, J.D. & MONTALVO A.M. 1990.- Short and long term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* **71**: 263-272.
- ALLEMEERSCH, L. 2006.- Réalisation d'un inventaire floristique complet de la Région de Bruxelles-Capitale et d'une cartographie de la flore. Partie texte: 330p. IBGE, Bruxelles; Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- AMARDEILH, J.-P. 2005.- Que faut-il penser de l'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL? *L'Orchidophile* **36**(164): 31-37.
- ANTONOPOULOS, Z., BERGFELD, D. & S. TSIFTSIS, S. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, a new subspecies for the flora of Greece. *J. Eur. Orch.* **43**: 85-98.
- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 1989.- On mesuring marsh-orchids. Morphometric procedure, taxonomic objectivity and marsh-orchid systematics. *Watsonia* **17**: 449-455.
- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 2003.- The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo) in the British Isles: a cautionary case-study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionary relationships. *J. Eur. Orch.* **35**: 3-36.
- BAUMANN, H. 2005A.- *Epipactis helleborine*: 376-380 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. 2005B.- *Epipactis viridiflora**: 424-431 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1999.- *Epipactis viridiflora* HOFFM. ex KROCK. 1814 besitzt die Priorität gegenüber *Epipactis purpurata* Sm. 1828. *J. Eur. Orch.* **31**: 624-633.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BERGFELD, D. 2009.- Erstfunde von *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* in Baden-Württemberg (SW-Deutschland). *J. Eur. Orch.* **41**: 519-528.
- BERGFELD, D. & BERLINGHOF, N. 2011.- Vergleichende Untersuchungen von *Epipactis helleborine* subsp. *minor* s.l. in Baden-Württemberg, Griechenland und Elsaß. *J. Eur. Orch.* **43**: 807-832.
- BERGFELD, D. & SISCHKA, N. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK auch für Rheinland-Pfalz nachgewiesen (S.W. Deutschland). *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **28**(1): 116-121.
- BONARDI, D. & SCAPPATICCI, G. [coords] 2012.- À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BONGIORNI, L., DE VIVO, R. & FORI, S. 2012.- Variabilità di *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ e valutazione di alcune sue sottospecie. *GIROS Notizie* n°50: 27-29.
- BONGIORNI, L., DE VIVO R. & FORI, S. 2016.- Genere *Epipactis* Zinn 1757: 281-310 in: GRÜNANGER, P. [dir. scient.]- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 2^{da} ed., 368p. Il Castello, Milano.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BUTTNER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E.G. (coll. BERGON, P. & CAMUS, A.) 1908.- Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces russes transcaspianes: 484p + 32 pl. Librairie J. Lechevalier, Paris.
- CHASSAGNE, M. 1956.- Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins: vol. **1**, XL+458p. Encyclopédie biogéographique et écologique n°XII, Paul Lechevalier, Paris.
- CORDIER, J. 2014.- La liste rouge régionale de la flore vasculaire du Centre. Quel bilan pour les Orchidées? *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **16** (2014): 58-72.

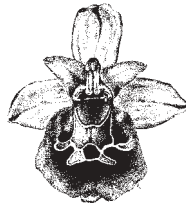
- COULON, F. 1982.- Section orchidées d'Europe. Rapport des activités 1980-1981. *Natural. belges* **63**: 135-137.
- COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* **70**(Orchid. 3): 65-72.
- COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* **71** (Orchid. 4): 65-74.
- COULON, F. 1993.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1991-1992. *Natural. belges* **74** (Orchid. 6): 77-85.
- COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 65-74.
- DAUGE, J. 2016.- Participation à une recherche européenne: *Epipactis helleborine* subsp. ou var. *minor*. *Orchis Arverne* n°17: 2pp.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P. 1996.- Note sur deux *Epipactis* de la Région bruxelloise. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 218-223.
- DELFORGE, P. 1997.- *Epipactis phyllanthos* G.E. SMITH, en France et en Espagne - Données nouvelles, révision systématique et conséquences taxonomiques dans le genre *Epipactis*. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 223-256.
- DELFORGE, P. 1998.- Des *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ dépourvus de chlorophylle dans les environs de Bruxelles. *Natural. belges* **79** (Orchid. 11): 124-130.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* **87** (Orchid. 19): 258-261.
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2010.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2008-2009. *Natural. belges* **91** (Orchid. 23): 1-14.
- DELFORGE, P. 2011.- Le Dactylorhiza d'Occitanie: statut et nomenclature. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 14-24.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2016.- Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 4^e éd., 544p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. & BREUER, B. 2014.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2012-2013. *Natural. belges* **95** (Orchid. 27): 1-22.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. 2013.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2011-2012. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 1-26.
- DELFORGE, P., DEVILLERS, P. & LAMBRECHTS, Th. 2016.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2014-2015. *Natural. belges* **97** (Orchid. 29): 1-21.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, M. 2001.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1999-2000. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 1-18.
- DELFORGE, P., VERSTICHEL, Ch. & BREUER, B. 2015.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2013-2014. *Natural. belges* **96** (Orchid. 28): 1-13.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1999.- Évolution des stations d'*Epipactis phyllanthos* G.E. SMITH en Forêt de Soignes (Belgique). *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 282, 311-320.

- DIETEL, J., BERGFELD, D., BERLINGHOF, N., RIECHELMANN, A. & AYASSE, M. 2015.- Taxonomische Untersuchungen an der Täuschblume *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ (Epidendroideae, Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* **47**: 11-32.
- DIRWIMMER, Ch. 2011.- Contribution la connaissance d'*Epipactis Helleborine* [sic] subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL 1992 en Alsace (1^{ère} partie). *Fragrans* n°8: 8-27.
- DIRWIMMER, Ch. 2012.- Contribution la connaissance d'*Epipactis Helleborine* [sic] subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL 1992 en Alsace (suite et fin). *Fragrans* n°9: 4-26.
- EHLERS, B.K., OLESEN, J.M. & ÅGREN, J. 2002.- Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Pl. Syst. Evol.*, **236**: 19-32.
- ELLENBAST, F. 2012.- AHO-Kartierungsexkursion auf dem Gebiet der TK 25-8024 (Bad Waldsee) am 16.07.2011. *J. Eur. Orch.* **44**: 876-879.
- ENGEL R. 1984.- À propos d'une variété d'*Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ observée dans les Vosges du Nord. *L'Orchidophile* **15**(63): 663-665.
- ENGEL R. 1993.- Les *Epipactis* des Vosges du Nord. *Ann. Sci. Rés. Bios. Vosges du Nord* **2** ["1992"]: 19-32.
- ENGEL, R. & MATHÉ, H. 2002.- Orchidées sauvages d'Alsace et des Vosges: 217p. Ed. du Griffon, Saverne.
- GÉVAUDAN, A. 2005.- Genre *Epipactis* ZINN 1757 nom. cons.: 422-449 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- GÉVAUDAN, A. 2010.- Genre *Epipactis* ZINN 1757: 142-179 in DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] - Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- GÉVAUDAN, A., NICOLE, M. & ANGLADE, J.-Ph. 2011.- *Epipactis helleborine* var. *castanearum*, une nouvelle variété pour la flore de France. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 33-44.
- GODEFROID, S. 1995.- *Epipactis helleborine* en extension à Bruxelles. *Adoxa* **6**/7: 13-14.
- GRANGER, C. 2005.- *Epipactis helleborine* subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL en Auvergne. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°11: 14-16.
- GRÜNANGER, P. [dir. scient.] 2016.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 2^{da} ed., 368p. Il Castello, Milano.
- GRYSEELS, M. & SAINTENOY-SIMON J. 1999.- Atlas de la flore de la Région de Bruxelles-Capitale / Atlas van de flora van het Brussels Hoofdstedelijk Gewest - Mise à jour / Bijgewerkt tot: 1994. Institut bruxellois pour la Gestion de l'Environnement / Brussels Instituut voor Milieubeheer: 85+129p.
- GUÉROLD, F. & PERNET, B. 1998.- À la découverte des Orchidées de Lorraine: 247p. Édition Serpenoise, Metz.
- HEGI, G. 1909.- Illustrierte Flora von Mitteleuropa: **2**, 129-405. J.F. Lehmann, München.
- HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2011.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* und *Epipactis helleborine* subsp. *xzirnsackiana*, zwei neue Orchideen-Taxa für die Pfalz. *Pollichia-Kurier* **27**(4): 14-15.
- HOLLINGSWORTH, P.M., SQUIRRELL, J., HOLLINGSWORTH, M.L., RICHARDS, A.J. & BATEMAN, R.M. 2006.- Taxonomic complexity, conservation and recurrent origins of self-pollination in *Epipactis*: 27-44 in BAILEY, J.P. & ELLIS, R.G. [eds] - Current taxonomic research on the British and European flora: 156p. Botanical Society of the British Isles, London.
- JAKUBSKA-BUSSE, A. 2008.- The range and significance of phenotypic plasticity of Broad-leaved Helleborine *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ for taxonomy (Orchidaceae: Neottieae): 85-92 in BOROWIEC, L. & TARNAWSKI, D. (eds).- The importance of natural history museums for taxonomy. Polish Taxonomical Monographs **15**, Wrocław.
- JAKUBSKA-BUSSE, A. & GOLA, E.M. 2010.- Morphological variability of Helleborines. I. Diagnostic significance of morphological features in *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ, *Epipactis atrorubens* (HOFFM.) BESSER and their hybrid, *Epipactis xschmalhausensis* RICHT. (Orchidaceae, Neottieae). *Acta Soc. Bot. Polon.* **79**: 207-213.
- JANDER, R. 1998.- Olfactory learning of fruit odors in the eastern yellow jacket, *Vespula maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* **11**: 879-888.
- JOSEPH, G. 2002.- Cartographie des Orchidées de Haute-Garonne. *L'Orchidophile* **33**, supplément au n° 152: 1-22.

- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & VON SOÓ, R. 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert.*, Sonderbeih. Nachdruck 1972, Königstein.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Feldführer Deutsche Orchideen: 216p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- LANDWEHR, J. 1983.- Les Orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne, La Bibliothèque des Arts, Paris.
- 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.
- LIPOVSEK, M., BRINOVEC, T. & BRINOVEC, M. 2016.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK, a new subspecies of Broad-leaved Helleborine in Slovenia. *Hacquetia* DOI: 10.1515/hacq-2016-0011.
- LIZAUR, X. & LAZARE J.J. 2004.- Adiciones y precisiones a "Orquídeas de Euskal Herria". *J. Bot. Soc. Bot. France* **27**: 21-25.
- LORENZ, R., MADL, H., OBRIST, E., SÖLVA, A. & STOCKNER, W. 2011.- Zur Artengruppe von *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in Südtirol (Italien) - Supplement. *Gredleriana* **11**: 45-70.
- MATHÉ, H. 2013.- Cinq siècles de découvertes orchidologiques en Alsace. *Bull. SFO-LA* **10**: 5-34.
- MATHÉ, H. 2015.- Les épipactis du nord-est de la France. *Bull. SFO-LA* **12**: 3-17.
- MELÉNDEZ-ACKERMAN, E.J., ACKERMAN, J.D. & RODRIGUEZ-ROBLES, J.A. 2000.- Reproduction in an orchid is resource limited over its lifetime. *Biotropica* **32**: 282-290.
- MÜLLER, P. [réd.].- Verbreitungsübersicht der Orchideen in Bayern: 3. Aufl., XVI+173p. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. Beih.* **7**.
- PERAZZA, G. 2010.- *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria* RIECH. & ZIRNSACK, orchidea nuova per l'Italia. *Giros Notizie* n°44: 50-52.
- PERAZZA, G. & LORENZ, R. 2013.- Le orchidee dell'Italia nordorientale. Atlante corologico e guida al riconoscimento: 447p. CIV pubblicazione del Museo Civico di Rovereto, Eddizione Osiride, Rovereto.
- PERSOON, Ch.H. 1807.- Synopsis Plantarum, seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Vol. **2**(2): 273-657. Treuttel & Würtz, Paris et J.G. Cottam, Tübingen.
- PETEREK, M. 2011.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIECHELMANN & A. ZIRNSACK im Süntel / Weserbergland - Niedersachsen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **28**(1): 122-126.
- PIERNÉ, A. 2011.- La situation actuelle d'*Epipactis helleborine* subsp. *minor* (ENGEL) ENGEL. *Bull. SFO-LA* **8**: 23-25.
- PIERNÉ, A. 2013.- A la recherche d'*helleborine minor* [sic] (sortie SFO-LA du 05-08-2012). *Bull. SFO-LA* **10**: 46-47.
- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Auflage: 374p. Nikol, Hamburg.
- PRIMACK, R.B. & HALL, P. 1990.- Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four year experimental study. *Am. Natural.* **136**: 638-656.
- RASMUSSEN, H.N. 1995.- Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant: 460p. Cambridge University Press, Cambridge.
- RICHARDS A.J. 1982.- The influence of minor structural changes in the flower on breeding system and speciation in *Epipactis* ZINN (Orchidaceae): 47-53 in ARMSTRONG, J.A., POWELL, J.M. & RICHARDS, A.J. (eds) - *Pollination and Evolution*. Royal Botanic Gardens, Sydney.
- RIEHELMANN, A. 2010.- Ergänzungen zur Kenntnis von *Epipactis helleborine* subsp. *moratoria*. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27**(1): 222-235.
- RIEHELMANN, A. 2011A.- Erratum. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **27**(2) ["2010"]: 301.
- RIEHELMANN, A. 2011B.- Die Orchideen der Fränkischen Schweiz: 320p. Palm & Enke Verlag, Erlangen.
- RIEHELMANN, A. 2016.- Neue Erkenntnisse zur Orchideenflora der Nördlichen Frankenalb. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **32**(2): 6-19.

- RIEHELMMANN, A. & ZIRNSACK, A. 2008.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *moratoria* A. RIEHELMMANN & A. ZIRNSACK, eine neue *Epipactis*-Unterart aus der Nördlichen Fränkischen Alb. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **25**(1): 57-84.
- ROBERDEAU, J.-C. 2006.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *minor* - Historique de sa découverte en région Centre. *Orchi-Centre* n°33: 20.
- ROBERDEAU, J.-C., BERGER, A., SURAND, C. & VASLET, D. [coord.] 2002.- Les orchidées sauvages de la région Centre: 190p. Société d'Orchidophilie Centre Loire. s.l.
- ROUY, G. 1912.- Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace. XIII: 562p. Société des Sciences Naturelles de Charente-Inférieure, Paris
- SADOVSKÝ, O. 1965.- Orchideen im eigenen Garten: 1+158p. Bayerischer Landwirtschaft Verlag, München.
- SALMIA, A. 1986.- Chlorophyll-free form of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) in South-East Finland. *Ann. Bot. Fennici* **23**: 49-57.
- SAVULESCU, T. [ed.] 1972.- Flora Republicii socialiste România **12**: 810p. Ed. Academiei Republicii Socialiste România, Bucuresti.
- SCAPPATICCI, G. 2015.- Dernières découvertes et observations en France. *L'Orchidophile* **46**: 195-215.
- SCAPPATICCI, G. & DÉMARES, M. 2003.- Le genre *Epipactis* ZINN (Orchidales, Orchidaceae) en France et sa présence en région lyonnaise. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* **72**: 69-115.
- SELOSSE, M.-A., FACCIO, A., SCAPPATICCI, G. & BONFANTE, P. 2004.- Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottiae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal Septomycetes, including truffles. *Microbial Ecology* **47**: 416-426.
- SELOSSE, M.-A., MARTOS, F., BOCAUYVA, M.F. & KASUYA, M.C.M. 2014.- La découverte de la mixotrophie chez les plantes à mycorhizes - The discovery of mixotrophy in mycorrhizal plants. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **16** (2014): 31-44.
- SELOSSE, M.-A. & ROY, M. 2012.- Les plantes qui mangent les champignons. *Pour la Science* (Dossier 77): 102-107.
- SNOW, A.A. & WHIGHAM, D.F. 1989.- Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor*. *Ecology* **70**: 1286-1293.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H.A. 1963.- Principles of numerical taxonomy: 359p. Freeman, San Francisco.
- VON SOÓ, R. 1927.- Orchideae novae europeae et mediterraneae (Diagnoses, combinationes et nomina nova). *Fedde Repert.* **24**: 25-37.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SQUIRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN R.M., DICKSON J.H., LIGHT M.H.S., MACCONAILL, M. & TEBITT, M.C 2001.- Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **88**: 1409-1418.
- ŤEŠITEL, J., JERSAKOVA, J., ŘIHOVA, G. & SELOSSE, M.-A. 2012.- Symbiotic germination capability of four *Epipactis* species (Orchidaceae) is broader than expected from adult ecology. *Am. J. Bot.* **99**: 1020-1032.
- THORPE, R. 1976.- Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biol. Rev.* **51**: 407-452.
- TRANCHIDA-LOMBARDO, V., CAFASSO, D., CRISTAUDDO, A. & COZZOLINO, S. 2011.- Phylogeographic patterns, genetic affinities and morphological differentiation between *Epipactis helleborine* and related lineages in a Mediterranean glacial refugium. *Ann. Bot.* **107**: 427-436.
- TREMBLAY, R.L., ACKERMAN, J.D., ZIMMERMAN, J.K. & CALVO, R.N. 2005.- Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc. London* **84**: 1-54.
- TYTECA, D. & BAGUETTE, M. 2004.- À propos de deux trouvailles récentes d'orchidées en Wallonie: dissémination à longue distance ou syndrome de méconnaissance ? *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 89-96.
- TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L. 1990.- Remarques méthodologiques sur l'étude des populations de *Dactylorhiza*. *L'Orchidophile* **21**(91): 63-70.
- VANHECKE, L. 1990.- Intraclonal variation and intercorrelation of morphological characters in *Dactylorhiza praetermissa*: evidence for allometry in *Orchidaceae*. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** ["1989"]: 65-86.

- VUORINEN, V. 2016.- <http://koivu.luomus.fi/users/harmaja/Epipactis.htm>. Site consulté le 2.VIII.2016.
- WELLS, T.C.E. & COX, J.H. 1991.- Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study: 47-61 in WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. [eds].- Population ecology of terrestrial orchids: 189p. SPB Academic Publishing, The Hague.
- WUCHERPFENNIG, W. 2003.- Wie nützlich sind merkmale der Habitus für die Bestimmung von *Epipactis*-Arten? - *Epipactis helleborine* var. *minor* ENGEL und *E. voethii* ROBATSCH. *J. Eur. Orch.* **35**: 343-360.
- WUCHERPFENNIG, W. [réd.] 2014.- Die Orchideen Bayerns. Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 382p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Bayern [éd.], P.C.W. Schmidt Verlag, München.
- ZIMMERMAN, J.K. & AIDE, T.M. 1989.- Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Am. J. Bot.* **76**: 67-73.
- ZIMMERMANN, W. 1912.- Die Formen der Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92p. Selbstverlag des Deutschen Apothekervereins. Berlin.



Index des nouveautés nomenclaturales de ce numéro
[Index of nomenclatural novelties in *Natural. belges* **97**, h-s (Orchid. 29): 2016]

Orchidaceae

Ophrys × *koseciorum* R. ČIČMIR nothosp. nat. nova: 52.

Les Naturalistes belges, 2016, **97**, hors-série - spécial Orchidées n°29: 124.

124

Impression digitale: Ever-Art'-Design. 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique. www.ead.be