

La systématique des Orchidées européennes au travers de la morphologie du gynostème.

Jean CLAESSENS * & Jacques KLEYNEN **

RÉSUMÉ. L'article traite la systématique des Orchidées européennes qui sont classifiées en familles, sous-familles, tribus et genres. Pour la classification générale la structure florale, la morphologie du gynostème sont d'une grande importance. Les grandes différences des caractères sont brièvement abordés.

MOTS-CLÉS. Sous-famille, tribu, genre, morphologie du gynostème, *Monandreae*, *Diandreae*, espèces européennes, pollinies, caudicules, tétrades, rétinacle, anthère, surface stigmatique, viscidium, rostellum, bursicule.

ABSTRACT. This article deals with the classification of the European orchids in Family, Sub-families and Tribes. This classification is based on the morphology of the column. The floral structure, more specifically the various adaptations of the stigma and the modification of the rostellum are of great importance for the classification. The structure of the column of the European orchids and its evolution are discussed briefly.

KEY-WORDS. Sub-family, tribe, genus, morphology of the column, *Monandreae*, *Diandreae*, european species, pollinia, caudicles, tetrads, retinaculum, anther, stigmatic surface, viscidium, rostellum, bursicle.

ZUSAMMENFASSUNG. Die europäischen Orchideen werden klassifiziert in Familien, Unterfamilien und Triben. Ihre Systematik basiert sich in große Maße auf der Morphologie des Säulchens. Der Blütenbau und vor allem die Änderungen von Narbe und Rostellum sind von großer Bedeutung für die Klassifizierung des Orchideen. Die Säulchenstruktur und seine Evolution werden besprochen.

* Moorveldsberg 33 6243 AW Geulle, Pays-Bas.

** Pr. Constantijnlaan 6 6241 GH Bunde, Pays-Bas.

1. INTRODUCTION

La systématique des orchidées est largement basée sur la morphologie du gynostème. Dans cet article nous examinons, sur quels caractères se fonde ce classement.

Nous partirons de la classification proposée par RASMUSSEN (1985) avec les adaptations de BUTTLER (1986).

Le point de départ de RASMUSSEN est l'ordre des Orchidales, qui est subdivisé en trois familles: *Apostasiaceae*, *Cypripediaceae* et *Orchidaceae*.

Comme les *Apostasiaceae* ne se trouvent pas en Europe, nous ne les considérerons pas.

Dans la classification présentée, nous ne tenons compte que des caractères propres aux Orchidées européennes. Une vue d'ensemble de la classification se trouve à la page suivante. Le schéma est emprunté à CLAESSENS & KLEYNEN 1995b.

La classification en sous-familles et tribus ne pose pas de problème chez les *Cypripediaceae*, parce que cette famille n'a qu'un représentant en Europe, le genre *Cypripedium*.

2. CARACTÈRES DES SOUS-FAMILLES ET DES TRIBUS CHEZ LES ORCHIDACEAE

2.1. Les sous-familles.

Les *Orchidaceae* sont subdivisées en quatre sous-familles. Leurs caractères sont les suivants:

2.1.1. *Neottioideae*.

Cette sous-famille réunit les genres aux caractères les plus primitifs. Ils ne possèdent pas de tubercules. L'anthère est légèrement rabattue en avant et contient deux ou quatre pollinies bifides, fragiles, granuleuses ou sectiles.

Généralement les pollinies sont attachées par leur sommet (acrotones) au viscidium. Les espèces européennes n'ont pas de caudicules.

2.1.2. *Orchidoideae*.

Le plus grand groupe des Orchidées européennes avec la majorité des genres (22).

Ils possèdent des tubercules. Le gynostème varie de court à long; l'anthère est normalement dressée, parfois fortement recourbée. Le sommet du rostellum s'avance entre les loges de l'anthère et y forme ou non des viscidia détachables. Les Orchidées européennes ont des viscidia toujours attachés par leur base (basitone) aux caudicules, et possèdent toujours des pollinies assez fragiles, sectiles.

2.1.3. *Epidendroideae*.

Anthère couchée avec un connectif large. Sac pollinique caduc; pollinies assez fermes avec ou sans caudicules; parfois un ou deux rétinacles, sans stipe.

2.1.4. *Vandoideae*.

Anthère fortement recourbée; pollinies fermes et cireuses; viscidium détachable avec stipe.

2.2. Les tribus.

Comme il ressort de ce schéma, les sous-familles sont à leur tour divisées en tribus. Les tribus ne seront traitées ici que sommairement. Certes, d'autres classifications sont possibles (comme celle de DRESSLER 1987, 1993 ou de QUENTIN 1995) mais le cadre taxonomique en soi n'est pas le but de notre étude.

Nous nous attachons surtout aux caractéristiques diagnostiques des groupes.

2.2.1. tribu *Epipactieae*.

Genres aux caractères primitifs. Rhizome à racines minces. Labelle pourvu d'éperon ou cupuliforme, souvent divisé en épichile et hypochile. Pollinies fragiles et granuleuses, plus ou moins cohérentes.

2.2.2. tribu *Neottieae*.

Anthère dorsale, dressée; rostellum allongé, pointu.

2.2.3. tribu *Orchideae*.

Anthère dressée à recourbée, soudée au gynostème. Deux pollinies, toujours pourvues de caudicules; pollinies attachées au viscidium par leur base.

2.2.4. tribu *Malaxideae*.

Pseudobulbes, issus de quelques internoeuds. Gynostème long et mince à court et épais. Anthère à quatre pollinies assez fermes, sans caudicules.

2.2.5. tribu *Epipogieae*.

En Europe cette tribu ne contient qu'une seule espèce, succulente, dépourvue de feuilles, obligatoirement mycotrophe et à racines rhizomateuses.

2.2.6. tribu *Calypsoeae*.

Ne contient qu'une espèce avec une feuille plissée, anthère couchée compartant quatre pollinies; viscidium présent.

2.2.6. tribu *Maxillarieae*.

Quatre pollinies cohérentes, viscidium détachable avec stipe.

Les tribus sont ensuite réparties en groupes. Cette subdivision constitue le point essentiel de notre argumentation.

Les caractères sur lesquels elle repose, sont démontrés à l'aide de macro-photos du gynostème. Pour les illustrations nous renvoyons à CLAESSENS & KLEYNEN 1995b.

3. ANALYSE DE LA TRIBU DES *CYPRIPEDIEAE*, FAMILLE DES *CYPRIPEDIACEAE*

En Europe *Cypripedium* est le seul représentant des *Diandreae*, les Orchidées à deux étamines fertiles. Celles-ci sont placées à gauche et à droite du stigmate.

Deux autres étamines persistent à l'état stérile (staminodes). La première est bien visible comme un organe en forme de bouclier en haut du stigmate, la deuxième n'est qu'une faible surélévation au pied du gynostème (KURZWEIL 1992).

Chez *Cypripedium* on voit clairement que le stigmate est construit en trois parties, dont la partie médiane est la plus large.

Le pollen existe en grains séparés, nommés monades, baignant dans un liquide glutineux au sommet de l'étamine. Cette structure, qui diffère fortement de celle des paquets de pollen des autres orchidées européennes, est étroitement liée au mode de transport.

La fonction de la fleur de *Cypripedium* comme piège à insectes est bien connue. Les insectes ne peuvent quitter la fleur que d'une seule manière, déterminée par la fleur.

En sortant l'insecte dépose d'abord les grains de pollen qu'il transportait sur le stigmate puis, en se frottant à l'étamine, il emporte de nouveaux grains de pollen. De cette façon l'autopollinisation est évitée.

4. ANALYSE DES TRIBUS DE LA FAMILLE DES *ORCHIDACEAE*

4.1. Les *Epipactieae*.

Comme nous l'avons déjà dit, les genres de cette tribu ont des caractères primitifs: rhizome au lieu de tubercules, feuilles disposés plus ou moins en hélice et convolutées (enroulées dans le bouton). Dans les genres primitifs on peut très bien observer le développement du rostellum. C'est un organe très important pour les orchidées, parce qu'il détermine la façon dont les pollinies sont attachées aux insectes-visiteurs. Le rostellum conditionne ainsi, aussi, la relation fleur-insecte, une relation qui est devenue de plus en plus spécifique avec l'évolution de la fleur d'Orchidée.

Au début de la série évolutive se trouve *Cephalanthera* (planche 4 fig. 2), genre chez lequel il n'y a pas encore de rostellum. Au rebord supérieur du stigmate étroite bande collante se différencie de la surface stigmatique. L'insecte-visiteur heurte du dos cette bande, y reçoit un peu du liquide collant et peut, lorsqu'il se retire, enlever les pollinies de l'anthere grâce à celui-ci.

La position spatiale des pollinies par rapport au stigmate a pour conséquence que l'autopollinisation est très facile. Surtout chez *C. damasonium* on voit, que les pollinies tombent de l'anthere et adhèrent directement à la surface stigmatique. L'ovaire dilaté indique la réussite de l'autopollinisation.

Il est généralement admis que l'archétype de l'Orchidée moderne était une liliiforme à périanthe plus ou moins tubulaire (DRESSLER 1987, 1993). Les pollinisateurs principaux devaient en être les guêpes et surtout les abeilles.

Les abeilles préfèrent les fleurs zygomorphes offrant une possibilité d'atterrissage. Ce sont les modalités invariables de cette visite de la fleur par les abeilles qui expliquent la réduction du nombre des étamines. Les abeilles atterrissent toujours sur le pétale inférieur puis rampent dans la fleur à la recherche du nectar. Seul le pollen de l'étamine dorsale peut effectuer la pollinisation, parce que lui seul peut être porté en contact du stigmate d'une autre fleur. Les étamines latérales perdent leur fonction et dégèrent. Aujourd'hui elles subsistent comme staminodes ou points staminodiaux ou ont totalement disparu.

Parallèlement à la disparition des étamines, le pétale inférieur se transforme en un labelle, qui offre un bon plan d'atterrissage aux insectes.

La disposition du stigmate est également importante dans l'évolution de la fleur d'Orchidée. Il fallait que l'étamine soit plus loin que le stigmate, car dans ce cas seulement il était possible à un insecte quittant la fleur de heurter d'abord le stigmate, de devenir collant puis ainsi capable de transporter le pollen.

C'est de cette façon qu' une évolution vers un pollen plus compact, d'une part et un mode efficace de fixation du pollen, d'autre part, s'est produite.

Il est admis que, favorisé par les modalités stéréotypées de la pénétration des insectes, sur le rebord supérieur stigmatique, se soit développé sur le rebord stigmatique supérieur un organe spécifique producteur de substance gluante, le rostellum. Comme on le voit bien chez *E. helleborine*. Chez cette espèce le rostellum est très simple et constitue une boulette laiteuse, remplie d'un liquide visqueux dont la paroi mince se déchire au moindre contact, collant ainsi les pollinies à l'insecte-visiteur.

4.2. Les *Neottieae*.

Comme il ressort du schéma, les *Neottieae* sont subdivisées en trois groupes traités successivement.

4.3.1. Le groupe *Listera*.

Les genres *Listera* et *Neottia* sont les plus spécialisés au sein des *Neottieae*. Cette spécialisation se manifeste surtout par la possession d'un rostellum très sensible en forme de bec, qui plie vers le bas au moindre choc en libérant une goutte visqueuse.

Grâce à ce mouvement d'abaissement du rostellum les pollinies glissent de l'anthere et s'attachent à l'insecte à l'aide du liquide collant. Les pollinies ont une structure lâche et n'ont pas de caudicules. La structure des pollinies de *Neottia* devient de plus en plus friable pendant la floraison, ce qui permet à cette espèce de passer de l'allogamie à l'autogamie.

4.3.2. Les groupes *Spiranthes* et *Goodyera*.

Les deux représentants de ces groupes, *Spiranthes* et *Goodyera*, montrent beaucoup de ressemblance en ce qui concerne la structure du gynostème.

Chez tous les deux le stigmate se prolonge en une expansion en forme de bec, le rostellum. Un viscidium détachable existe entre deux formations allongées dentiformes.

Quand les pollinies sont matures le tube formé par sépales et pétales est très étroit. L'insecte-visiteur peut toucher le viscidium et enlever les pollinies, mais il ne réussit pas à pénétrer jusqu'au stigmate. Chez les fleurs plus âgées le tube s'élargit et le pollen amené par l'insecte peut être déposé sur le stigmate.

On a constaté que, chez *Spiranthes*, les insectes se posent toujours au bas de l'épi (donc sur les fleurs les plus vieilles), puis s'élèvent en suivant la spirale florale, pollinisant donc d'abord les fleurs inférieures; ils enlèvent ensuite les pollinies des fleurs supérieures.

Le gynostème de *Goodyera repens* ressemble à celui de *Spiranthes spiralis* surtout quant à la structure et à la fonction du rostellum et du viscidium.

Les pollinies sont formées de petits paquets de grains de pollen, les tétrades. Leur position par rapport au viscidium est différente. Mais ici existe aussi un viscidium détachable. Après enlèvement des pollinies apparaissent aussi les deux dents du rostellum. Chez *Spiranthes* et *Goodyera* les pollinies sont attachées directement au viscidium, il n'y a pas de caudicules.

Les deux groupes se distinguent, notamment, par leur rhizome et leur structure pollinique différente.

4.4. Les *Orchideae*.

4.4.1. Le groupe *Habenaria*.

Se caractérise par des loges polliniques divergentes et un rostellum dépourvu de bursicules.

4.4.2. Le groupe *Platanthera*

Le groupe se distingue, entre autres caractères, par de tubercules différents; il possède des loges polliniques parallèles ou divergentes. Il n'y a pas de bursicules.

Le genre *Platanthera* permet d'illustrer le développement du rostellum. Le rostellum ne représente pas seulement en effet une glande sécrétant une boulette de liquide visqueux (comme chez *Epipactis*). Chez *Platanthera* le rostellum donne naissance à deux disques adhésifs qui, avec les caudicules, rendent effectif le contact entre pollinies et pollinisateur. Les caudicules sont formés par le tissu de l'anthere et sont d'origine différente des disques adhésifs.

Les loges (et donc les disques adhésifs) peuvent être fortement divergentes (comme chez *P. chlorantha*). Dans ce cas elles sont reliées par un pli rostellaire, bien visible au-dessus du stigmate.

4.4.3. Le groupe *Gymnadenia*

Dans ce groupe on trouve des tubercules aplatis et digités et des rétinacles sans bursicule.

Dans ce groupe *Coeloglossum* tient une place spéciale parce que cette espèce, dépourvu de bursicule, possède des disques adhésifs recouverts d'une membrane fugace. Les loges ici sont très divergentes et les plis du rostellum se remarquent aussi très bien.

Chez *Nigritella* (planche 4 fig. 1) le pli du rostellum est double, parce que les loges sont très proches. Le gynostème de *Nigritella* est court avec des pollinies proportionnellement larges. Les pollinies sont sectiles, cela veut dire qu'elles sont composées de nombreux paquets de tétrades. Comme l'ovaire de *Nigritella* ne pivote pas de 180 degrés, les fleurs ont le labelle dirigé vers le haut. L'anthère se trouve donc sous la surface stigmatique. De cette façon l'autopollinisation est exclue. Les pollinies s'attachent sous la langue de l'insecte-visiteur. Le genre *Nigritella* contient aussi des espèces apomictiques.

4.4.4. Le groupe *Orchis*

Ce groupe contient douze espèces et est caractérisé par la présence de loges parallèles et par la différenciation d'une ou deux bursicules, petits sacs à fixation articulée protégeant les disques adhésifs.

Les genres *Dactylorhiza* et *Orchis* ont deux disques adhésifs et une bursicule commune. Pour atteindre le nectar dans l'éperon (entre parenthèses, *Orchis* est une espèce qui ne produit pas du nectar), l'insecte-visiteur presse la tête contre la bursicule. Celle-ci pivote en arrière en libérant les deux disques adhésifs.

Le genre *Aceras* (planche 4 fig. 3) possède, lui aussi, une bursicule commune.

Dans le genre *Ophrys* le rostellum a produit deux bursicules distinctes fonctionnant comme chez *Dactylorhiza*.

Chez *Himantoglossum* et *Anacamptis* les deux disques adhésifs sont si proches l'un de l'autre qu'ils se présentent comme un disque adhésif commun dans la bursicule. On connaît bien le disque adhésif semi-circulaire d'*Anacamptis*, adaptation parfaite à la langue du pollinisateur. Quand les pollinies sont fixées sur la trompe du papillon, les deux pollinies divergent. Ainsi, elles se trouvent exactement dans la bonne position pour entrer en contact avec les lobes stigmatiques, situés de part et d'autre de l'entrée de l'éperon.

4.5. Les *Malaxideae*

Le genre *Liparis* a un gynostème assez long. L'anthère repose sur la partie antéro-supérieure du gynostème; il y a deux pollinies cireuses dans chaque loge. À la partie supérieure du stigmate existe un petit rostellum arqué, terminé par deux surélévations, productrices de glu.

Une paire de pollinies peut donc toujours être enlevée. Le stigmate est petit et plus ou moins quadrangulaire.

4.6. Les *Epipogieae*

Les fleurs de la seule espèce de cette tribu, *Epipogium*, ne sont pas résupinées. Le gynostème est court, plus ou moins dressé.

L'anthère est très typique: assez épaisse, brièvement pédonculée, elle présente une forme tout à fait particulière.

Les pollinies sont ovales, constituées de "*massulae*" et unies par des caudicules longs et recourbés au disque adhésif cordiforme.

4.7. Les *Calypsoeae*

Calypso, le seul représentant de la tribu, présente un gynostème arqué élargi de chaque côté. L'anthère est conique et contient quatre pollinies. Le rostellum est petit et plus ou moins rond; il existe un viscidium distinct. Le stigmaté est plus ou moins triangulaire.

4.8. Les *Maxillarieae*

Ici aussi un seul représentant, *Corallorrhiza*, à gynostème long, légèrement recourbé en avant. L'anthère réniforme, pendante en avant, est rapidement caduque. Le stigmaté est triangulaire; le rostellum est petit et quasi rond. L'espèce possède quatre pollinies arrondies, peu anguleuses. Présence d'un viscidium détachable à stipes petits et étroits.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Mademoiselle Catherine BLANCHON, Messieurs Raf SIENAERT et Philippe TOUSSAINT pour leur grande aide dans la traduction du texte.

BIBLIOGRAPHIE

- BUTTLER, K.P., 1986. - Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München, 288pp.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1995a. - Het zultje der europese orchideeën nader bekeken. *Eurorchis* 7: 35-45.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1995b. - Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. *Jour. Eur. Orch.* 27: 93-124.
- DELFORGE, P., 1994a. - Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche Orient. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris, 480pp.
- DRESSLER, R., 1987. - Die Orchideen - Biologie und Systematik der *Orchidaceae*. - Ulmer, Stuttgart, 394pp.
- DRESSLER, R.L., 1993. - Phylogeny and Classification of the Orchid Family. Dioscorides Press, Portland, Oregon, 314pp.
- FÜLLER, F., 1970. - Die Orchideen Deutschlands, 9. Teil. *Aceras* und *Anacamptis*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 50pp.
- FÜLLER, F., 1972. - Alpine und nordisch-alpine Orchideen. (Die Orchideen Deutschlands, 10. Teil.) Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 80pp.
- FÜLLER, F., 1976. - Orchideen Mitteleuropas 6. Teil. Die Gattungen *Malaxis*, *Hammarbya*, *Liparis*, ed. 2. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 48pp.
- FÜLLER, F., 1977. - Orchideen Mitteleuropas 7. Teil. Die Gattungen *Limodorum*, *Epipogium*, *Neottia*, *Corallorrhiza*, ed. 2. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 55pp.
- FÜLLER, F., 1978. - Orchideen Mitteleuropas 8. Teil. Die Gattungen *Platanthera*, *Gymnadenia*, *Leucorchis*, *Neottianthe*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 63pp.
- FÜLLER, F., 1981. - Orchideen Mitteleuropas 1. Teil. Frauenschuh und Riemenzunge, ed. 3. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 63 pp.
- FÜLLER, F., 1982. - Orchideen Mitteleuropas 2. Teil. *Ophrys*. Ein Querschnitt durch das Leben der Ragwurz-Arten Mitteleuropas. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 64 pp.

- FÜLLER, F., 1983. - Orchideen Mitteleuropas. Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza*, ed. 3. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 132 pp.
- FÜLLER, F., 1984. - Orchideen Mitteleuropas 4. Teil. Die Gattungen *Goodyera* und *Spiranthes*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 64pp.
- FÜLLER, F., 1986. - Orchideen Mitteleuropas 5. Teil. Die Gattungen *Epipactis* und *Cephalanthera*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstad, 92pp.
- QUENTIN, P., 1995. - Synopsis des Orchidées Européennes, Edition n°2 revue et corrigée. *Cah. Soc. Fr. Orch.* 2: 1-141.
- RASMUSSEN, F., 1985. - Orchids, in: DAHLGREN, R.M.T et al. The families of the Monocotyledons - Structure, Evolution and Taxonomy. Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, Tokio, pp249-274.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H., 1991. - Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Fotorotar AG, Druck + Verlag, Egg, X + 348pp.
- VERMEULEN, P., 1955. - The rostellum of the *Ophrydaceae*. *Amer. Orch. Soc. Bull.* : 239-245.
- VERMEULEN, P., 1958. - *Orchidaceae* in Flora Neerlandica 1/5. Kon. Ned. Bot., Amsterdam.
- VERMEULEN, P., 1965. The place of *Epipogium* in the system of *Orchidales*. *Acta Bot. Neerl.* 14: 230-241.
- VERMEULEN, P., 1966. - The system of the *Orchidales*. Proc. of the 5th World Orch. Conf., Long Beach, Cal., U.S.A.
- VERMEULEN, P., 1966. - The system of the *Orchidales*. *Acta Bot. Neerl.* 15: 224-253.
- VERMEULEN, P., 1968. - De systematiek van de orchideeën. *Orchideeën* 30: 4-15.
- VERMEULEN, P., 1976. - Die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera. - *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 29: 144-152.
- ZIEGENSPECK, H., 1936. - *Orchidaceae* in KIRCHNER, LOEW, SCHRÖTER Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. 1 (4). Stuttgart.

Famille

Sous-Famille

Tribu

Genus

Orchidaceae

