

Quelques réflexions sur le polymorphisme dans le genre *Epipactis*

par Jean CLAESSENS (*) et Jacques KLEYNEN (**)

Abstract. CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. - *Some thoughts about polymorphy in the genus Epipactis.* The genus *Epipactis* is well known for its polymorphism. In this paper the authors give examples to illustrate the great plasticity of the genus. In their view polymorphism is inextricably bound up with most representatives of the genus *Epipactis*, a fact that should be taken into consideration before describing new «species». Starting from this assumption, the authors come to several conclusions. After having studied many populations of small-leaved *E. helleborine*, they conclude that those populations represent ecotypes of *E. helleborine*. In many cases the normal form of *E. helleborine* grew nearby. Therefore ail ecotypes should be regarded as subspecies, thus following KLEIN's concept of *E. helleborine* subsp. *orbicularis*. After having studied *E. leutei* for several years, the authors come to the conclusion that there are no significant differences between *E. helleborine* and *E. leutei*; therefore *E. leutei* is regarded as being a synonym of *E. helleborine*. The morphology of the column and the mode of pollination are not absolute discriminative characters, since transitional forms can often be found. Deviant forms, like those showing the presence of a viscidium in *E. albensis*, are discussed, but they are considered to fall within the variability of the species. As a consequence *E. mecsekensis* is regarded as a synonym of *E. albensis*, and *E. flaminia* as a synonym of *E. greuteri*. *E. confusa* has always provided much confusion, the cause of which is discussed. Recent Danish research shows that *E. phyllanthes* and *E. confusa* are conspecific, the name *E. phyllanthes* having priority. Due to an unlucky choice of the type specimen, there has long been much confusion about the true nature of *E. leptochila*. Nowadays there exists a great number of publications illustrating the polymorphy of this species. The recently described *E. komoricensis* represents probably one of the many variations of *E. leptochila*.

Key-Words: *Epipactis*, *E. helleborine* subsp. *orbicularis*, *E. albensis*, *E. greuteri*, *E. flaminia*, *E. leutei*, *E. mecsekensis*, *E. phyllanthes*, *E. confusa*, *E. leptochila*, *E. komoricensis*.

Introduction

Ces dernières années, la tendance taxonomique a été de décrire, dans le genre *Epipactis*, de nouvelles espèces qui ne se distinguent parfois des espèces déjà connues que par de faibles différences. Par ailleurs, les futures descriptions de

(*) Moorveldsberg 33, NL-6243 A W Geulle; Pays-Bas (**)

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

Manuscrit déposé le 9.VI.1999, accepté le 20.VII.1999.

nombreuses nouvelles espèces sont d'ores et déjà annoncées par exemple par ROBATSCH (1998: 89) qui écrit: «Mir sind in Mitteleuropa ungefähr zwanzig noch zu beschreibende "Arten" bekannt» (1). Dans le même temps, un mouvement s'inscrit dans l'autre direction: des taxons, décrits comme espèces, sont considérés comme sous-espèces ou variétés (par exemple ENGEL & QUENTIN 1996; KLEIN 1997; CLAESSENS & KLEYNEN 1998). Même DELFORGE, qui n'a pas la réputation d'être un «lumper», se demande s'il ne faut pas revoir et clarifier le statut de beaucoup de nouvelles espèces proposées «sur la base d'infimes différences morphologiques, non diagnostiques» (DELFORGE 1997: 245).

En 1998, dans une note intitulée «Unsterblich durch neue Arten» (2), STERN demande aux orchidologues de s'interroger sur ce qui constitue réellement une nouvelle espèce, parce qu'un caractère qui dévie de la norme n'est pas forcément quelque chose de nouveau, permettant de décrire un taxon. Ce que STERN dit est tout à fait juste à notre avis et son article ainsi que celui de DELFORGE (1997) ont été pour nous une incitation à observer de manière critique quelques espèces du genre *Epipactis*. Le polymorphisme d'*E. helleborine* est bien connu, mais il y a d'autres espèces qui présentent également une variation énorme du port ainsi que de la structure du gynostème (Fig. 1). Cette dernière est souvent prise en compte parce qu'elle induit le caractère allogame ou autogame de la reproduction qui joue un rôle important dans la justification de la description de nouveaux taxons. Notre but ici est d'examiner de manière critique, outre *E. helleborine*, les espèces suivantes: *E. leptochila*, *E. phyllanthes*, *E. albensis* et *E. greuteri*.

Epipactis helleborine à petites feuilles rondes

Depuis longtemps les botanistes connaissent des *Epipactis helleborine* à petites feuilles rondes qui s'écartent de ce qui est considéré comme typique. Une bonne description de ce taxon est donnée par exemple par BAYER (1980). Ce fut quasiment un soulagement dans le monde orchidophile quand, en 1992, CHAS et TYTECA présentèrent le résultat de leurs recherches pour ce taxon et l'identifièrent à *E. distans* ARVET-TOUVET. *E. distans* est strictement lié aux pinèdes xériques périalpines; il montre une série d'adaptations morphologiques à ce milieu extrême. Par sa phénologie et son écologie, *E. distans* se rapproche d'*E. atrorubens*, qui est généralement la seule autre espèce d'*Epipactis* qui croisse dans le même habitat. CHAS et TYTECA pensent que certains individus pourraient recourir à l'autogamie, ce que nous pouvons confirmer. Nos recherches en France, dans le Queyras et dans le Vercors, nous ont montré qu'*E. distans* est une espèce à autogamie facultative. Au début de leur floraison, les fleurs sont allogames, mais l'autogamie peut survenir plus tard, surtout lorsqu'il fait chaud. Dans ce cas, les pollinies se désagrègent et du pollen tombe sur le rebord supérieur du stigmate (CLAESSENS & KLEYNEN 1997). *E. distans* est assez répandu dans le Queyras ainsi que dans les zones voisines de France et d'Italie (obs. pers.).

Après la mise au point de CHAS et TYTECA (1992), des individus et des populations d'*E. distans* ont été signalés de diverses régions (par exemple DWORSCHAK & WUCHERPENNIG 1995; FELDMANN et al. 1996; WEBERNDORFER & WALDNER 1997; WOLFF 1997; PRESSER 1998). Chaque fois, il apparaît clairement que ces *E. distans* s'écartent de la description faite par CHAS et TYTECA. Les différences concernent notamment la couleur des fleurs, teintées de rouge, et surtout l'habitat et l'altitude des stations: considéré au départ comme inféodé aux pinèdes xériques entre 900 et 2200 m d'altitude, *E. distans* est mentionné depuis de milieux de plus en plus divers et même, récemment, il a été trouvé sur le littoral de la mer Baltique (PRESSER 1998).

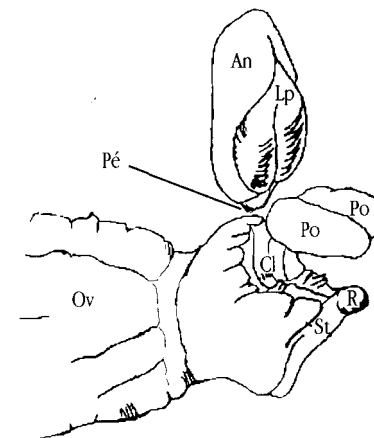


Fig. 1. Gynostème d'un *Epipactis*.

An: anthère (ici soulevée pour montrer les pollinies et le clinandre); Cl: clinandre; Lp: loges polliniques; Ov: ovaire; Pé: pédoncule de l'anthère; Po: pollinie; R: glande rostellaire; St: stigmate.

En fait, on peut voir des *Epipactis helleborine* à petites feuilles rondes partout en

Europe. Nous avons étudié des plantes en Allemagne (Eifel, Schwabische Alb, Haute Bavière), en Italie (Dolomites), en France (Queyras, Vercors), en Autriche (Tyrol, Burgenland) et en Pologne (obs. W. V AN DEN BUSSCHE). Pour nous il est clair qu'il s'agit d'écotypes, parce que, dans les populations que nous avons étudiées, nous avons trouvé des *E. helleborine* munis de feuilles normales. En Autriche (Tyrol, Seefeld) et en Allemagne (Schwäbische Alb), les plantes à petites feuilles rondes se trouvaient uniquement au bord de la route, tandis qu'à quelques mètres, à l'intérieur des pinèdes voisines fleurissaient des *E. helleborine* à feuilles normales. En Autriche (Burgenland) existe également une population intéressante d'*Epipactis* à petites feuilles rondes dans une pinède claire à *Pinus nigra*. Cet *Epipactis* fleurit en deux vagues successives: la première est précoce et commence au début de juillet, tandis que la deuxième ne débute qu'environ trois semaines plus tard. Ce sont surtout les individus de la première vague de floraison qui montrent une ressemblance avec *E. distans*.

Nos observations nous ont clairement montré qu'il est possible de trouver des plantes semblables à *E. distans* dans des habitats appropriés. En 1997, KLEIN a considéré *E. distans* au rang de sous-espèce sous le nom d'*E. helleborine* subsp. *orbicularis*. Selon nous, les *Epipactis* du Queyras, une région très ensoleillée, constituent l'extrémité d'une ligne morphologique continue d'*Epipactis* des biotopes thermophiles. Nous sommes donc tout à fait d'accord avec le point de vue de KLEIN (1997).

Epipactis helleborine est une espèce à potentiel génétique et amplitude écologique très large. RICHARDS (1982) note que les *Epipactis* sont des plantes plastiques qui répondent d'une manière spectaculaire aux différences en nutrition, à

(1) «En Europe médiane, me sont connues environ une vingtaine d'espèces encore à décrire». (2) Immortel par de nouvelles espèces.

la disponibilité d'eau, etc. Vu les différences dans et entre les populations et l'impossibilité de désigner un cadre taxonomique adéquat au niveau spécifique, la meilleure solution est de considérer *E. helleborine* comme une espèce polymorphe, qui possède des vicariants écologiques pouvant être considérés comme des sous-espèces. Si l'on accepte ce point de vue, il faut distinguer les sous-espèces *tremolsii*, *orbicularis*, *neerlandica* et *latina*. Il serait peut-être bon, dans ce cadre, de considérer également *E. lusitanica* comme sous-espèce, vicariante acidophile d'*E. helleborine* subsp. *tremolsii*.

ROBATSCH (1989) a décrit une espèce nouvelle du Kleinobir (Autriche) sous le nom d'*Epipactis leutei*. La coloration pourpre de la base de la tige et des pétiotes, le nombre réduit de feuilles et surtout la position des fleurs et des bractées constituent, pour lui, suffisamment de différences pour justifier le rang spécifique. Nous avons observé *E. leutei* pendant trois ans et nous avons constaté que les différences d'avec *E. helleborine* sont faibles. La disposition des fleurs et des bractées n'est pas un caractère constant chez *E. leutei*, et nous proposons donc de le considérer comme synonyme d'*E. helleborine*.

La morphologie du gynostème: un facteur discriminant?

Dans les descriptions de nouvelles espèces, le mode de pollinisation constitue fréquemment un rôle important, parfois même décisif. Pourtant il y a beaucoup d'articles dans lesquels sont signalés des modes de pollinisation qui s'écartent de la pollinisation habituelle d'un taxon. Nous avons déjà mentionné *E. helleborine* subsp. *orbicularis* du Queyras, un taxon à autogamie facultative. En Autriche, les plantes sont parfaitement allogames (DWORSCHAK & WUCHERPFENNIG 1995) tandis qu'en France elles peuvent passer de l'allogamie à l'autogamie et elles sont même parfois cléistogames (obs. pers.).

Epipactis albensis est décrit comme une espèce autogame qui ne possède pas de glande rostellaire. Pourtant BATOUSEK (1996) signale la présence en Tchéquie d'*E. albensis* possédant une glande rostellaire, qui est peu collante avant l'anthèse et qui sèche après l'ouverture des fleurs. Grâce à M. VLCKO, nous avons eu l'occasion d'observer un phénomène similaire. En août 1996 nous avons visité, près de Kaskady, une peupleraie humide où croît une population d'*E. albensis*. Les plantes étaient très grandes, munies d'une inflorescence très lâche; la moitié des fleurs environ possédaient une glande rostellaire. Nous aurions pu penser que ces individus constituaient une nouvelle espèce puisqu'ils ne correspondaient pas, sur un point considéré comme important, à la description originale d'*E. albensis*. Des *E. albensis* ont également été signalés en dehors de leur habitat habituel (RYDLO 1993; BATOUSEK 1996). BATOUSEK (1996) en conclut, raisonnablement à notre avis, qu'*E. albensis* est plus varié qu'on ne l'avait cru, que ce soit pour ses habitats, sa morphologie ou la structure de son gynostème. La description originale d'*E. albensis* est basée sur des observations dans des forêts alluviales et l'espèce n'a longtemps été recherchée que dans ces milieux. Il est tout à fait normal que la conception de l'espèce s'élargisse lorsque des plantes sont trouvées en dehors de l'habitat habituel et il n'y a pas de raison pour nous de décrire à cette occasion une espèce nouvelle.

Pour les mêmes motifs, nous considérons *Epipactis fibri* (SCAPPATICCI et al. 1995), comme synonyme d'*E. albensis* (CLAESSENS & KLEYNEN 1997). Les différences constatées entre ces deux taxons sont en effet minimes et entrent dans la variabilité d'*E. albensis*. DELFORGE (1997) est du même avis et a donné le rang variétal à *E. fibri*. Nous nous étonnons que BOURNÉRIAS (1998) maintienne encore le rang spécifique pour ce taxon.

Si l'on accepte *Epipactis albensis* comme une espèce plus polymorphe que ne le suggère sa description originale, il faut également reconsidérer la position taxonomique d'une autre espèce proche d'*E. albensis*, *E. mecsekensis* (MOLNAR & ROBATSCH 1997). Ce taxon se distingue d'*E. albensis* par sa morphologie florale, mais vu l'amplitude de variabilité actuellement connue d'*E. albensis*, ces différences deviennent négligeables. *E. mecsekensis* possède bien une glande rostellaire, mais nous avons déjà fait remarquer qu'il y a des populations d'*E. albensis* qui possèdent la même structure. Comme *E. albensis*, *E. mecsekensis* peut également être autogame. En général les taxons autogames engendrent peu d'hétérozygotes; il semble normal que des populations isolées très homogènes s'écartent du type, comme nous le verrons chez *E. leptochila*. En conséquence, nous proposons de considérer *E. mecsekensis* comme synonyme d'*E. albensis*.

Epipactis flaminia (SAVELLI & ALESSANDRINI 1994) est un autre exemple d'une description de espèce nouvelle d'*Epipactis* essentiellement basée sur la morphologie du gynostème. Il s'agit en fait d'un *E. greuteri* italien qui se distingue par l'absence totale de rostellum, ce qui donne au gynostème un aspect similaire à celui d'*E. muelleri*. BATOUSEK (1993), dans une discussion à propos de la découverte d'*E. greuteri* en Tchéquie, signale que, dans la population tchèque, les fleurs possèdent un gynostème semblable à celui d'*E. muelleri*, sans clinandre. Dans une autre publication, BATOUSEK (1994) fait une comparaison détaillée entre *E. greuteri* et *E. leptochila* et discute la variabilité des plantes tchèques, comparées à la description originale. FELDMANN et al. (1996) ont également trouvé des *E. greuteri* qui possèdent un petit clinandre, une observation que nous pouvons confirmer. Guidés par W. TIMPE, nous avons eu l'occasion, en Autriche, d'observer une population d'*E. greuteri* qui montrait deux types de gynostèmes: des plantes avec un gynostème sans clinandre, d'autres possédant clairement un petit clinandre, comme décrit par FELDMANN et al. (1996). Pour ces auteurs, il n'y a donc aucune raison de séparer les plantes italiennes d'*E. greuteri* et d'en faire une espèce nouvelle sous le nom d'*E. flaminia*. Sur la base de nos propres observations, nous sommes tout à fait d'accord avec ce point de vue.

Le cas d'*Epipactis phyllanthes* - *confusa*

En 1953, YOUNG publia une révision des *Epipactis* autogames de Scandinavie. Dans ce travail, il décrit un *Epipactis*, considéré par NANNFELDT (1946) comme *E. persica*, et le nomme *E. confusa*. Pour YOUNG, le mécanisme de pollinisation, qui diffère de celui d'*E. phyllanthes*, constitue une différence fondamentale, qui justifie une description au niveau spécifique. Selon YOUNG (1953), *E. confusa* et *E. phyllanthes* peuvent être distingués par leur port, la

forme et la position des feuilles, la taille des parties souterraines, l'autofécondation plus rapide chez *E. phyllanthes* et, enfin, par un nombre chromosomique différent. Il avoue que les deux taxons sont très proches et, si l'on étudie soigneusement les différences données dans un tableau comparatif (YOUNG 1953: 258-259), on ne peut que constater, en effet, que ces différences sont minimales.

LUNDQVIST (1966), après avoir signalé des individus qui s'écartent du type d'*E. confusa*, constate que YOUNG, dans sa description d'*E. confusa*, a délimité ce taxon d'une manière beaucoup trop étroite, ce qui a permis de décrire *E. confusa* comme espèce. Mais en réalité *E. confusa* est plus polymorphe que ne l'a décrit YOUNG, de sorte qu'il vaudrait probablement mieux le considérer comme une forme d'*E. phyllanthes*, dont YOUNG lui-même avait bien montré la grande amplitude de variation. Cependant, LUNDQVIST (1966) préféra maintenir *E. confusa* comme espèce tout en lui donnant une conception plus large. Plus récemment, FAURHOLDT et al. (1998) ont révisé les *E. confusa* du Danemark. Leurs observations concordent bien avec celles de LUNDQVIST (1966). Ils constatent que, parmi les différences invoquées par YOUNG pour justifier le statut d'espèce, figure le nombre chromosomique mais que ce caractère est basé sur peu de comptages alors que chez *E. helleborine*, par exemple, il y a plusieurs cas connus de nombres chromosomiques divergents. FAURHOLDT et al. (1998) constatent aussi que la variation morphologique d'*E. confusa* est grande et continue, de sorte qu'il n'est pas possible de distinguer en son sein des variétés différentes et bien délimitées. Ils en concluent qu'*E. phyllanthes* et *E. confusa* sont conspécifiques. Au plan nomenclature, *E. phyllanthes* ayant la priorité, *E. confusa* doit donc être considéré un synonyme de celui-ci.

Epipactis leptochila, la variabilité **par** excellence

Lorsque GODFERY (1919) décrit *Epipactis leptochila*, il ne se rendit évidemment pas compte que ce taxon allait créer de nombreux problèmes pour les orchidologues, parce qu'il avait choisi un type qui, comme il s'avérera plus tard, est un individu extrême, avec un épichile long et étroit et une anthère longuement pédonculée. YOUNG (1962) constate qu'*E. leptochila* montre une variabilité considérable, ce qui le trouble. Selon lui, les seuls caractères constants sont l'absence de glande rostellaire, la présence d'un clinandre et un épichile acuminé, au moins aussi long que large. Il y a beaucoup de publications qui illustrent bien la variabilité d'*E. leptochila*. MRKVICKA (1990) en décrit quatre variantes d'*E. leptochila* qui se distinguent par la couleur des fleurs, la forme du labelle, le degré d'ouverture du périanthe, le caractère pédonculé ou non de l'anthère, la présence d'une glande rostellaire, la forme et le nombre de feuilles. Ce travail montre bien l'ampleur de la variabilité chez *E. leptochila*.

KRÖSCHE (1928, 1929, 1930A, B, 1932, 1934, 1936) a également décrit plusieurs formes d'*Epipactis leptochila*, mais son inventaire manque d'esprit critique, ce qui diminue la valeur de ses recherches. On ne peut envisager *E. leptochila*, sans prendre en compte le taxon *neglecta*, décrit comme sous-espèce d'*E. leptochila* par KÜMPEL (1982) et puis élevé au rang spécifique sous le nom d'*E. neglecta* (KÜMPEL 1996: 67). Une fois de plus, les différences entre *E. leptochila* et *E. neglecta* ne sont pas aussi grandes que KÜMPEL l'affirme. Le

déplacement de l'époque de floraison, un des caractères principaux, n'est pas important, même dans la région de la description originale, la Thuringe (Allemagne) où REINHARDT (1985) indique que les périodes de floraison peuvent se recouvrir. Après une analyse des données de la littérature et des observations faites en France, GÉVAUDAN et GÉVAUDAN (1998) pensent qu'*E. leptochila* est très variable pour tous les caractères; ils en concluent que le taxon *neglecta* ne constitue pas une espèce mais plutôt une forme qui peut être délimitée mais qui se situe à l'intérieur de l'intervalle de variation d'*E. leptochila*.

T AUSCH (1990, 1992, 1995) a publié elle aussi quelques variantes d'*Epipactis leptochila*, accompagnées de descriptions très détaillées. Elle a entre autres signalé des variantes à fleurs pourpres, des plantes cléistogames, des plantes à allogamie facultative, des plantes sans aucune trace d'une glande rostellaire et des plantes avec une anthère munie d'un filament court et large. Il apparaît donc bien que la seule chose qui soit constante chez *E. leptochila* est sa grande variabilité. Dans une de ses publications, T AUSCH (1995) décrit un *E. leptochila* qui ressemble très fort à *E. komoricensis* (MERED'A 1996) notamment par le port et la structure du gynostème. En comparant les deux publications, nous pensons qu'*E. komoricensis* n'est probablement qu'une variante d'*E. leptochila*.

Jusqu'à présent, *Epipactis leptochila* a généralement été classé parmi les *Epipactis* autogames. Il ressort cependant des recherches de HARRIS et ABBOTT (1997) qu'*E. leptochila* présente un niveau élevé de diversité génétique, ce qui implique que le pourcentage de fécondation croisée doit être plus important que celui qui lui est généralement attribué. De petits insectes (peut-être des thrips ?) pourraient être des pollinisateurs plus efficaces qu'on ne l'avait supposé. RICHARDS (1985) a signalé une pollinisation par des guêpes chez *E. leptochila*, malgré le fait que la glande rostellaire des fleurs n'était que rudimentaire. Nous avons observé la même chose chez *E. albensis*, qui ne possède pourtant pas de véritable glande rostellaire, mais un examen rapproché du rostellum d'une fleur d'*E. albensis* qui vient de s'ouvrir permet souvent de voir que l'extrémité du rostellum est luisante. Il est alors possible d'enlever quelques tétrades de pollen à l'aide d'une aiguille, mais cette possibilité disparaît très rapidement après l'ouverture de la fleur. Cette configuration existe vraisemblablement aussi parfois chez *E. leptochila*.

Deux conclusions opposées peuvent être tirées de ces observations:

- soit une conception étroite d'*E. leptochila* est acceptée, qui se tient à la délimitation originale du taxon par GODFERY (1919), et il faut alors accepter *E. neglecta* ou *E. komorencis* comme espèces tout en se rendant compte que, sur le terrain, beaucoup de déterminations vont être très difficiles du fait de l'abondance des individus intermédiaires entre ces taxons;
- soit une conception plus large d'*E. leptochila* est acceptée et *E. neglecta* ou *E. komorencis*, notamment, s'insèrent alors comme formes dans la variabilité d'*E. leptochila*.

Dans le second cas, qui emporte notre adhésion au vu de nos observations, la description originale d'*Epipactis leptochila* de GODFERY (1919) est considérablement amendée, mais, comme nous l'avons déjà évoqué pour *E. albensis*,

les descriptions sont souvent faites à partir d'une population limitée et donc aussi d'une image limitée de la variabilité du taxon décrit.

Conclusions

Nous avons confronté les descriptions originales de quelques taxons d'*Epipactis* avec nos observations sur le terrain et celles publiées. Il ressort clairement de cette analyse que certaines espèces sont plus variées morphologiquement qu'il n'est communément admis dans les descriptions originales ou dans les fiches descriptives des Flores, des monographies et de la plupart des guides spécialisés. Il faut comprendre que la variabilité des *Epipactis* est une particularité essentielle du genre. Refuser de prendre en compte toute l'ampleur de la variabilité morphologique d'une espèce permet évidemment de publier de nouvelles «espèces», mais brouille considérablement la taxonomie du genre *Epipactis*.

Ceci est particulièrement vrai pour les *Epipactis* dits autogames qui sont bien connus pour les difficultés de détermination qu'ils suscitent lorsque l'on tente de leur appliquer une systématique dichotomique basée notamment sur le critère allogamie versus autogamie. Les populations d'*Epipactis* autogames sont généralement très homogènes, mais la variation d'un dème à l'autre est souvent considérable. Ces dernières années, ce sont surtout de petites populations divergentes qui ont été décrites au rang d'espèce avec l'accent mis sur des différences morphologiques sans doute surévaluées.

À ce propos, il nous paraît utile de rappeler que GOLZ et REINHARD (1997) avouent qu'ils ne peuvent pas distinguer *Dactylorhiza fuchsii* de *D. maculata*, même après de nombreuses années de recherches biométriques. C'est à un problème similaire de délimitation des espèces que nous sommes confrontés chez les *Epipactis*. À la fin de leur article GOLZ et REINHARD (1997) insistent sur le fait que l'observateur n'est jamais objectif: il juge toujours sur la base de sa propre expérience; il est donc a priori subjectif alors que l'aspect d'une même plante peut varier considérablement d'une année à l'autre. Et GOLZ et REINHARD de conclure qu'il n'est pas nécessaire de décrire des espèces nouvelles après chaque voyage, ce qui n'empêche pas les Orchidées de rester des fleurs fascinantes, une conclusion que nous soutenons chaleureusement.

Remerciements

Nous remercions vivement notre ami Jürgen REINHARDT pour ses traductions soigneuses de certaines références ainsi que pour les discussions constructives que nous avons eues avec lui. Notre gratitude va également à Pierre DELFORGE qui a aimablement accepté de réviser le texte de notre travail. Nous tenons également à remercier Walter VAN DEN BUSSCHE, Jaroslav VLCKO et Walter TIMPE pour leur aide.

Bibliographie

- BATOUSEK, P. 1993. - *Epipactis greuteri* BAUMANN & KÜNKELE in der Tschechischen Republik. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 25: 141-145.
- BATOUSEK, P. 1994. - Prispěvek K. Poznání *Epipactis Greuteri* BAUMANN & KÜNKELE V Moravském Krasu. *Rozliana* 24: 24-27.
- BATOUSEK, P. 1996.- Zwei Funde von *Epipactis albensis* in Mähren auf Standorten außerhalb des Auwaldes. *Jour. Eur. Orch.* 28: 535-544.
- BAYER, M. 1980.- Die Gattung *Epipactis* ZINN in Baden-Württemberg. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 12: 219-268.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- CHAS, E. & TYTECA, D. 1992.- Un *Epipactis* méconnu de la flore de France. *L'Orchidophile* 23: 7-15.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1997.- Quatre *Epipactis* de la flore de France. *L'Orchidophile* 28: 167-172, 225-229.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1998. - Some notes on *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ ssp. *neerlandica* (VERMEULEN) BUTILER and *Epipactis renzii* K. ROBATSCH. *Eurorchis* 10: 55-64.
- DELFORGE, P. 1997.- *Epipactis phyllanthes* 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.
- DWORSCHAK, W. & WUCHERPFENNIG, W. 1995.- Ein Vorkommen von *Epipactis distans* ARVET-TOUVET in Tirol. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 12 (1): 50-53.
- ENGEL, R. & QUENTIN, P. 1996.- Réflexions sur certains groupes d'*Orchidaceae* de la flore de France. *L'Orchidophile* 27: 203-206.
- FAURHOLDT, A.N., PEDERSEN, H. & CHRISTIANSEN, S.G. 1998.- Nikkende Hullaaebe (*Epipactis phyllanthes*) en miskenet dansk orkidé. *URT* 22: 52-59.
- FELDMANN, R., WUCHERPFENNIG, W. & ZAISS, H.-W. 1996.- *Epipactis distans* und *Epipactis greuteri* - zwei für Deutschland neue Orchideenarten. *Jour. Eur. Orch.* 28: 108-118.
- GÉVAUDAN, A. & GÉVAUDAN, M. 1998.- *Epipactis leptochila* (GODFERY) GODFERY, variabilité, taxonomie.]''', Journées Rencontres Orchidophiles Rhône-Alpes, Cah. Soc. Franç. Orchidophilie 4: 56-67.
- GODFERY, M.I. 1919.- *Epipactis viridiflora* REICH. *J. Bot. (London)* 57: 37-42.
- GOLZ, P. & REINHARD, H.R. 1997.- Über die Gattung *Dactylorhiza* - Neue Erkenntnisse und neue Fragen. *Jour. Eur. Orch.* 29: 585-640.
- HARRIS, S.A. & ABBOTT, R.I. 1997.- Isozyme analysis of the reported origin of a new hybrid orchid species, *Epipactis youngiana* (Young's helleborine), in the British Isles. *Heredity* 79: 402-407.
- KLEIN, E. 1997.- *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ subsp. *orbicularis* (RICHTER) KLEIN comb. nova, eine xerophile Unterart (*Orchidaceae-Neottieae*). *Phyton* 37: 71-83.
- KRÖSCHE, E. 1928.- *Epipactis viridiflora* auct. (em. KRÖSCHE) f. *acutiflora* KRÖSCHE. *Fedde Repert.* 24: 305-308.
- KRÖSCHE, E. 1929.- Nochmals *Epipactis viridiflora* auct. (em.) f. *acutiflora* KRÖSCHE. *Fedde Repert.* 26: 88-92.
- KRÖSCHE, E. 1930A.- Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL. im braunschweiger Weserlande (West-Braunschweig) und bei Hildesheim (Prov. Hannover). *Fedde Repert.* 27(1929/1930): 368-379.
- KRÖSCHE, E. 1930B.- Vergleichende Betrachtungen des Epichils und Gynostems aus der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL. *Fedde Repert.* 27(1929/1930): 379-383.
- KRÖSCHE, E. 1932.- Ergänzungen zu den "Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL.". *Fedde Repert.* 30: 239-245.
- KRÖSCHE, E. 1934.- Sonderlingsformen zu *Epipactis latifolia* ALL. *Fedde Repert.* 35: 100-102.
- KRÖSCHE, E. 1934.- *Epipactis latifolia* ALL. B. *Muelleri* (GODF.). *Fedde Repert.* 35: 102-104. KRÖSCHE, E. 1936.- Gynostemien der *Epipactis latifolia* ALL. (sensu lato). *Fedde Repert.* 40: 356-360.
- KÜMPEL, H. 1982.- Zur Kenntnis von *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. *Mitt. Arb. Kr. Heim. Orchid.DDR* 11: 29-35.
- KÜMPEL, H. 1996.- Die wildwachsenden Orchideen der Rhön. Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 141p. G. Fischer, Jena.
- LUNDQVIST, A. 1966.- What is *Epipactis confusa* YOUNG? *Svensk Bot. Tidskrift.* 60: 33-48.

- MERED'A, P. jun. 1996.- *Epipactis komoricensis*, spec. nova (Orchidaceae)- eine neue autogame Sitter-Art aus dem *E. leptochila*-Aggregat aus der Slowakei. *Preslia* 68: 125-134.
- MOLNAR, A & ROBATSCH, K. 1997.- *Epipactis mecsekensis* A. MOLNAR et K. ROBATSCH spec. nov., eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. *Jour. Eur. Orch.* 28 (1996): 781-786.
- MRKVICKA, AC. 1990. - Beobachtungen an *Epipactis*-Arten in Niederösterreich. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 325-331.
- NANNFELDT, J.A. 1946.- Tre for Norden nya *Epipactis*-arter, *E. persica* HAUSSKN., *E. leptochila* (GODF.) GODE och *E. purpurata* SM. *Bot. Not.* 1: 1-28 + 4 Taf.
- PERKO, M. & ROBATSCH, K. 1989.- Beiträge zur Orchideenflora Kärntens. *Carinthia II* 99: 659-667.
- PRESSER, H. 1998.- Die Kurzblattrige Stendelwurz (*Epipactis distans* C. ARVET-TOUVET) auch in der Mark Brandenburg und an der Ostsee (D-PL). *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 15 (2): 41-43.
- REINHARDT, J. 1985.- Bemerkungen zum Vorkommen der *Epipactis leptochila* GODF. und *Epipactis muelleri* GODF. im Dün - eine Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse aus den Jahren 1979-1984. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR.* 14: 70-75.
- RICHARDS, AJ. 1982.- The influence of minor structural changes in the flower on breeding systems and speciation in *Epipactis* ZINN (Orchidaceae): 47-53 in ARMSTRONG, J., POWELL, J. & RICHARDS, AJ.- Pollination and evolution, Royal Botanic Gardens, Sydney.
- RICHARDS, AJ., 1985 - Cross-pollination by wasps in *Epipactis leptochila* (GODE) GODF. S.I. *Dept. Plant Biol.: 181-182.*
- ROBATSCH, K. 1989.- Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Epipactis* -Arten (Orchidaceae). *Linzerbiol. Beitr.* 21 (1): 295-302.
- ROBATSCH, K. 1998.- Die Gattung *Epipactis* und ihre systematische Stellung innerhalb der Unterfamilie *Neottioideae*, im Lichte entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 51: 43-100.
- RYDLO, J. 1992.- Kleistogamie u druhu *Epipactis albensis* (Cleistogamy of the species *Epipactis albensis*). *Muzeum a soucasnost, Roztoky, ser. natur.* 6: 5-10.
- RYDLO, J. 1993. - Poznamky k variabilité druhu *Epipactis albensis*. *Muzeum a soucasnost, Roztoky, ser. natur.* 7: 209-212.
- SA VELL!, P.R. & ALESSANDRINI, A 1994.- *Epipactis flaminia* SA VELU et ALESSANDRINI, sp. nov. (Orchidaceae) nell'Apennino romagnolo. *Webbia* 49: 25-30.
- SCAPPATICCI, G., GÉVAUDAN, A & ROBATSCH, K. 1995.- *Epipactis fibri* G. SCAPPATICCI & K. ROBATSCH. Une espèce nouvelle, dans la moyenne vallée du Rhône. *L'Orchidophile* 26: 83-88, 124-131.
- STERN, W. 1998.- Unsterblich durch neue Arten. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 15 (2): 73. TAUSCH, F. 1990.- Eine neue Variante des Epichils bei *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 7(2): 71-72.
- TAUSCH, F. 1992.- Bemerkenswerte *Epipactis*-Vorkommen in Niedersachsen, Osthessen und Unterfranken. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 7(2): 111-122.
- TAUSCH, F. 1995.- Beobachtungen an autogamen *Epipactis leptochila* in Hessen und Thüringen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 12(1): 91-101.
- TIMPE, W. 1989.- Orchideen in südlichen Burgenland. Aktuelles aus dem Jahre 1988. *Burgenld. Heimatbl.* 51(1): 42-44.
- WEBERNDORFER, F. & WALDNER, A. 1997.- *Epipactis distans* -eine fast neue Orchidee in Tirol. *Die Orchidee* 48: 170-171.
- WOLF, C. 1997.- Neufunde von *Epipactis distans* in der Oberpfälzer Alb. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 14(1): 109-111.
- YOUNG, D.P. 1952.- Studies in the British *Epipactis*. III. *Epipactis phyllanthes* G.E. SM., an overlooked species. *Watsonia* 2(4): 253-259.
- YOUNG, D.P. 1953.- Autogamus *Epipactis* in Scandinavia. *Bot. Not.* 3: 253-270.
- YOUNG, D.P. 1962.- Studies in the British *Epipactis*. V. *Epipactis leptochila*; with some notes on *E. dumensis* and *E. muelleri*. *Watsonia* 5(3): 127-135.

*

* *