

Le gynostème des Orchidées européennes

par Jean CLAESSENS* et Jacques KLEYNEN**

RÉSUMÉ : La systématique des Orchidées européennes se base surtout sur la morphologie du gynostème. Après une discussion des termes utilisés dans l'article, les auteurs traitent le gynostème de tous les genres européens. Morphologie et phylogénie sont discutées.

MOTS-CLÉS: *Orchidaceae*, systématique des Orchidées européennes, morphologie du gynostème.

ABSTRACT :

The systematics of the european orchids are mainly based upon the morphology of the gynostemium.

After discussing the terms used in this article, the authors treat the gynostemium of all the european genera, their morphology as well as phylogenetic aspects.

1. INTRODUCTION.

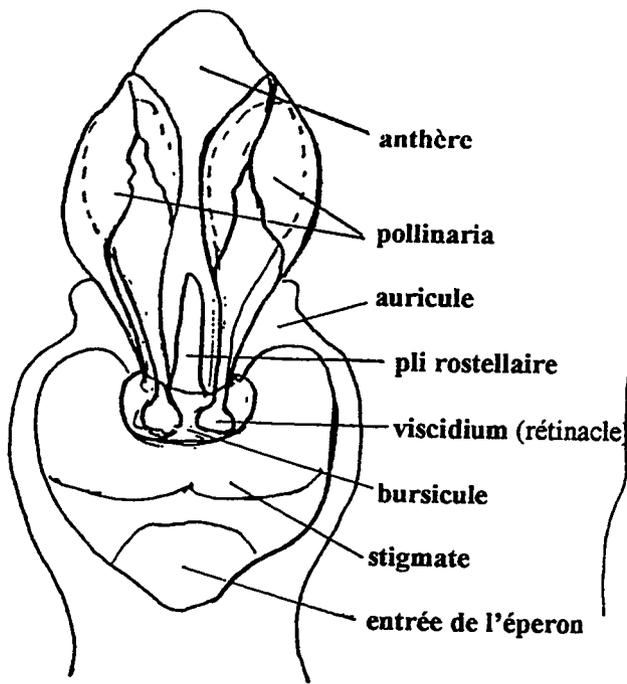
La découverte d'une Orchidée est le principal souci de l'orchidophile qui néglige cependant souvent d'en regarder les plus petits détails, peut-être parce que la systématique passe au second plan pour lui. Pourtant, l'observation de l'intérieur de la fleur, sur laquelle s'appuie largement la systématique, peut être fascinante. Le classement systématique des Orchidées dépend beaucoup de la structure du gynostème. Il est donc très important d'en connaître les termes et la façon de les interpréter.

2. TERMES UTILISÉS.

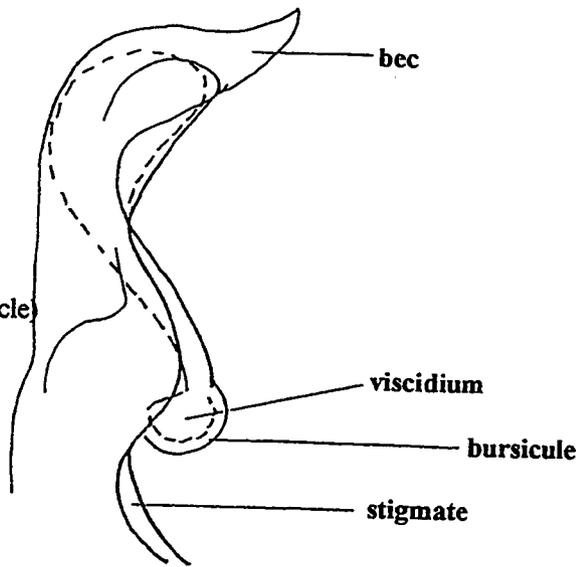
Les notions fondamentales sont expliquées à l'aide de quelques dessins; et au cours de l'article, nous constaterons des "variations sur le même thème", car les mêmes organes peuvent être agencés différemment.

La planche I montre un genre primitif (ici *Epipactis*) et des genres plus avancés (*Orchis* et *Ophrys*). De haut en bas nous observons :

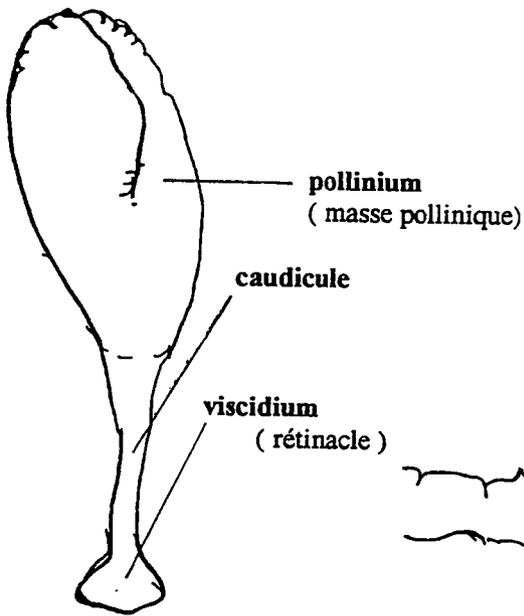
1. **Anthère** : toutes les Orchidées européennes (sauf *Cypripedium*) possèdent seulement une étamine fertile divisée en deux loges, qui contiennent chacune une ou deux pollinies, selon le genre.
2. **Filament** : c'est le filet de l'étamine, bien visible par exemple chez *Cephalanthera* ou certains *Epipactis*.
3. **Clinandre** : au-dessus du gynostème se trouve une aire où reposent les pollinies, quand elles sont sorties de l'anthère, comme ici chez *Epipactis*.
4. **Stigmate** : partie terminale du style, elle peut être bilobée ou trilobée. Une partie du lobe médian s'est développée en un organe particulier : le rostellum.



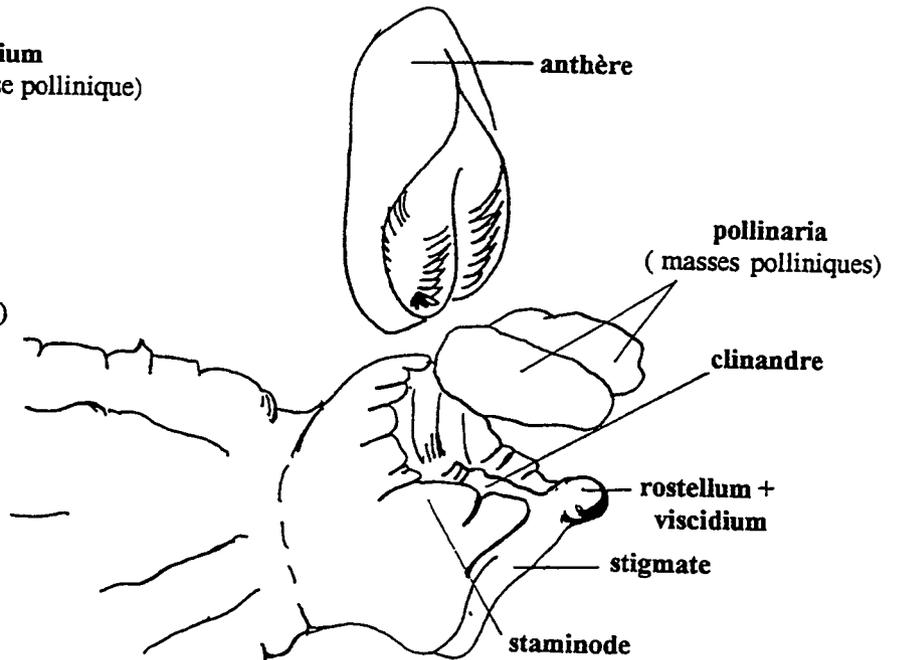
Orchis



Ophrys



Pollinarium



Epipactis

Planche I

5. **Rostellum** : organe issu du stigmate et qui va à son tour produire le viscidium et 1 ou 2 bursicules.

6. **Viscidium** : partie visqueuse reliée directement ou indirectement à la masse de pollen, donnant à celui-ci la possibilité d'être transporté par un agent pollinisateur. Le viscidium peut se présenter sous forme glandulaire, comme chez *Epipactis*, ou sous l'aspect d'un ou deux disques adhésifs. Donc le rostellum forme le viscidium. Le rostellum peut varier considérablement, mais apparaît souvent comme une bande plus ou moins pliée dans le cœur de la fleur.

7. **Bursicule** : poche fragile et souple, articulée, abritant le viscidium et le protégeant du dessèchement.

8. **Pollinarium** : chez les Orchidées plus développées on trouve souvent un pollinarium, qui est composé du pollinium (la masse pollinique), de la caudicule (formée dans l'anthère), et du viscidium (formé par le rostellum). Cette distinction de genèse de caudicule et de viscidium est importante pour comprendre la notion de stipe.

9. **Stipe** : Quand, pendant la genèse, la distance entre viscidium et caudicule est devenue trop grande, il se développe une bande supplémentaire qui relie les deux parties : c'est le stipe, qui ne se rencontre que chez les Orchidées les plus évoluées. Nous abordons ce terme avec le traitement des genres *Epipactis*, *Calypso* et *Corallorrhiza*.

10. **Auricules** ou staminodes : il ressort d'études ontogéniques que les petites bosses présentes à côté de l'anthère peuvent avoir différentes origines. Chez les *Neottieae* et les *Epidendroideae* avancés, ce sont en effet des staminodes. Par contre, chez les *Orchidoideae*, ces bosses n'ont pas une origine staminodiale (KURZWEIL, 1987 a+b, 1988).

3. CLASSIFICATION.

Notre classification se base sur celle de DRESSLER (1993). DRESSLER distingue 5 familles, mais nous ne traitons pas les *Apostasiaceae*, parce qu'elles n'ont pas de représentant en Europe.

3.1 Les *Cypripedioideae*.

Le schéma (planche II), montre que la sous-famille des *Cypripedioideae* n'a qu'un représentant en Europe, le genre *Cypripedium*. C'est également le seul genre qui appartient aux *Diandreae*, les Orchidées à deux étamines fertiles.

Nous connaissons tous la fonction du labelle de *Cypripedium* comme piège d'insectes. Les insectes sont guidés, à l'intérieur du labelle, par les poils, qui sont tous dirigés vers le gynostème. Dans la paroi latérale du labelle se trouvent des "fenêtres" qui guident les visiteurs, surtout des abeilles, vers la seule sortie possible, à côté du gynostème (photo 17). En sortant, l'insecte touche avant tout la surface stigmatique, qui est tripartite, convexe, sèche et pourvue de petites papilles. Parce que, chez *Cypripedium*, les masses polliniques n'ont pas une constitution compacte, mais se trouvent sous forme liquéfiée aux bouts des étamines, la sécheresse du stigmate, qui est un caractère plutôt atypique chez les Orchidées, constitue ici une aide à recevoir le pollen.

L'allogamie est assurée, parce que le pollinisateur dépose avant tout les grains de pollen qu'il a emportés puis, en touchant l'étamine lorsqu'il grimpe vers la sortie, reçoit de nouveaux grains de pollen.

3.2 Les *Epidendroideae* primitifs.

La planche II montre que les *Epidendroideae* sont divisés en deux groupes : un groupe primitif et un groupe plus avancé. Parmi les différences les plus importantes, notons que les *Epidendroideae*

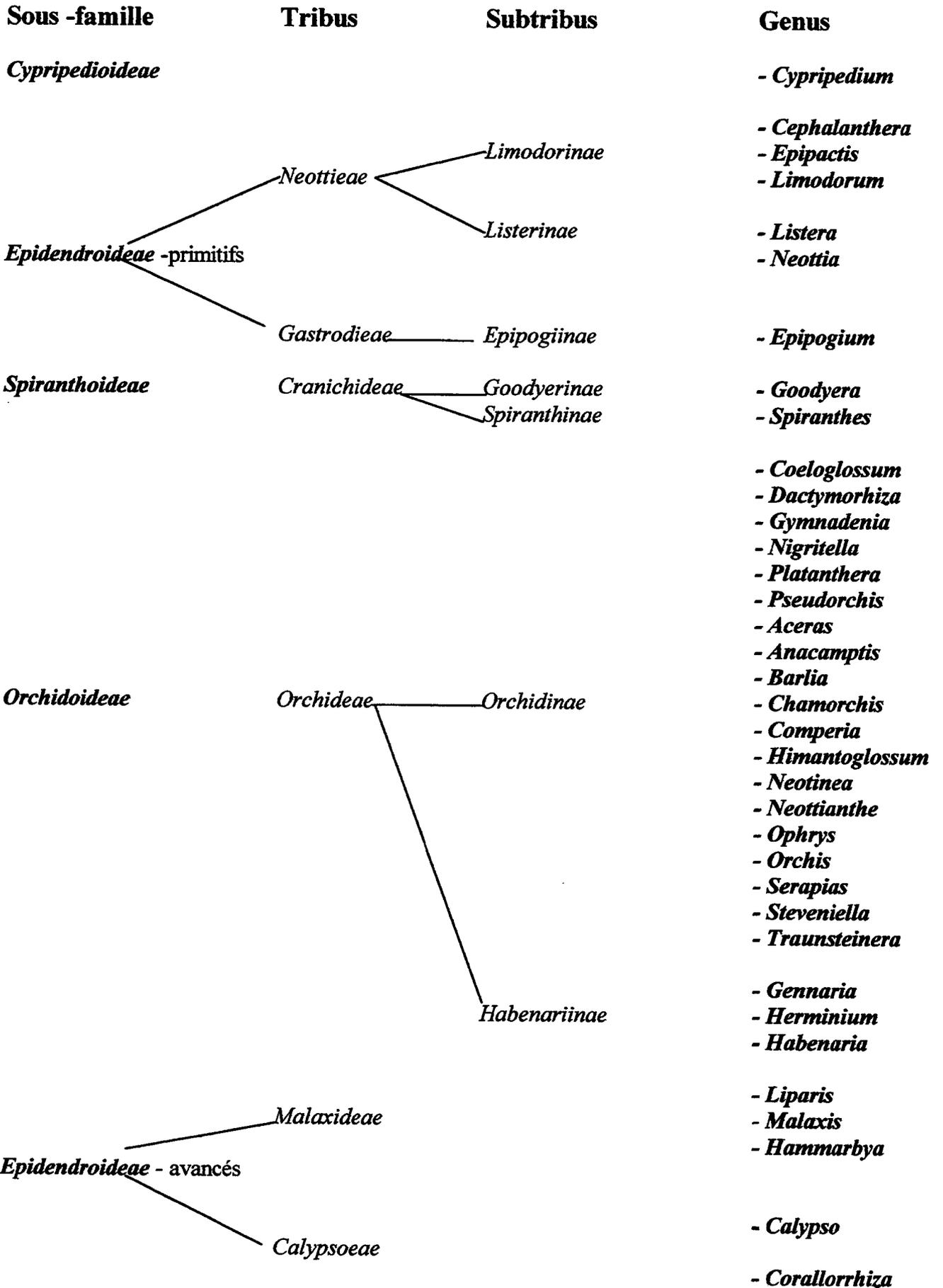


Planche II

primitifs ont des racines minces, des feuilles enroulées dans le bouton, une anthère dressée, avec ou sans un petit filament, avec ou sans un rostellum simple et des masses polliniques granuleuses, alors que les *Epidendroideae* avancés montrent des racines fortes ou une tige épaisse en partie inférieure, des feuilles pliées dans le bouton, une anthère tombante et des masses polliniques fermes.

3.2.1. Les *Limodorinae*

Tout d'abord les *Epidendroideae* primitifs, avec la tribu des *Neottieae*, qui elle-même est sous-divisée en deux sous-tribus.

Les genres de la sous-tribu des *Limodorinae* ont des racines et une morphologie qui ressemblent fort à celle de *Cypripedium*, ce qui montre une proche parenté.

Le genre *Cephalanthera* est considéré généralement comme le genre le plus primitif. Cela se voit dans la construction du gynostème, comme chez *C. rubra* : l'anthère et les masses polliniques se trouvent directement au-dessus de la surface stigmatique; on ne voit aucune trace de rostellum ni de viscidium. Et pourtant, *C. rubra* est pollinisé par les insectes. En cherchant du nectar, l'insecte-visiteur heurte du dos le rebord stigmatique supérieur, y reçoit un peu du liquide stigmatique et peut, lorsqu'il se retire, enlever les pollinies, grâce à celui-ci.

La ligne de partage entre allogamie et autogamie peut être très mince, comme le démontre la comparaison entre *C. longifolia* et *C. damasonium*. Chez *C. longifolia* (et également chez *C. rubra*) l'autogamie est empêchée par une couche mince, qui se trouve au rebord stigmatique. On l'observe très bien chez une fleur âgée grâce à la décoloration. Cette couche empêche les masses polliniques d'entrer en contact avec la surface stigmatique. On voit donc, sur le terrain, que les fleurs de *C. longifolia* et *rubra* ne sont que très faiblement visitées, et que les fleurs non-pollinisées sont avortées.

C. damasonium ne possède pas cette couche. Donc les pollinies tombent directement sur le rebord supérieur du stigmate, dès qu'elles quittent leur loges. Parce que la couche manque, le mucus stigmatique peut immédiatement imprégner les masses polliniques, et donc l'autogamie est presque obligatoire.

La biologie du genre *Epipactis* est très intéressante. Chez ce genre on trouve un clinandre, sur lequel les masses polliniques sont déposées. Une partie du lobe médian stigmatique est transformé ici en rostellum, une proéminence du bord supérieur stigmatique. De plus un viscidium, constitué d'une boulette laiteuse, est formé.

Au début de son développement, bien avant l'anthèse, le viscidium est d'une consistance ferme, mais ensuite, au cours du développement, les cellules se dissolvent et forment le liquide visqueux, entouré par une couche mince. Le viscidium chez *Epipactis* a une fonction double : il empêche l'autogamie, parce qu'il se trouve entre masses polliniques et stigmate, et favorise l'allogamie en servant ainsi de moyen aux visiteurs pour fixer les masses polliniques. Celles-ci sont fixées au viscidium déjà avant l'anthèse et ont, en tout cas chez les *Epipactis* allogames, une consistance ferme.

L'autogamie est également empêchée du fait que *Epipactis* a vraiment un viscidium détachable : en ôtant les masses polliniques, de ce fait, on enlève aussi le viscidium.

En 1996, on a postulé que le genre *Epipactis* possède un stipe du type *hamulus* (ROBATSCH, 1996). C'est une partie en forme de crochet, comme nous le verrons chez *Corallorrhiza*. Il est important de s'y attarder un peu, parce qu'on a basé plusieurs descriptions nouvelles sur ce caractère.

Or, d'un point de vue phylogénétique, un stipe n'est pas du tout possible dans le genre *Epipactis*, parce que c'est une adaptation qu'on ne trouve que chez les genres les plus avancés. Aucun représentant du genre *Epipactis*, ou au sens plus large des *Limodorinae*, ne possède de caudicules, condition absolue pour le développement d'un stipe : on l'a déjà dit, le stipe est la liaison entre viscidium et caudicule.

La conclusion qu'on peut en tirer est que rostellum et viscidium d'*Epipactis* ne sont pas

homologues au *hamulus* (= stipe) du genre *Microtis*, comme il en ressort aussi clairement des études de KURZWEIL (1988).

Une question se pose donc : d'où vient cette confusion, ou, autrement formulé, comment se voit le viscidium d'*Epipactis* en réalité? Le viscidium s'est formé autour de la proéminence du rostellum. Au-dessus du viscidium, celui-ci est un peu pointu. Cette pointe se trouve bien entre les deux masses polliniques. Exactement à cet endroit, la membrane de l'anthere s'ouvre en premier, de sorte que masses polliniques et viscidium peuvent se souder. La proéminence du viscidium peut apparaître quelque peu pointue, d'où la confusion possible, mais cela n'a rien à voir avec un stipe.

Avec un gynostème long et dressé, le genre *Limodorum* ressemble à *Cephalanthera*, mais contrairement à celui-ci, *Limodorum* possède un viscidium, même si celui-ci n'est pas souvent fonctionnel.

On peut trouver des fleurs où les masses polliniques sont enlevées à l'aide du viscidium, mais on trouve le plus souvent des fleurs où les masses polliniques ne sont pas enlevées. Dans ce cas *Limodorum* passe de l'allogamie à l'autogamie. Les masses polliniques glissent d'un côté et de l'autre et adhèrent à la surface stigmatique. En cas de mauvais temps, quand il fait trop froid ou trop chaud, les fleurs ne s'ouvrent guère. C'est la règle pour *L. trabutium*, qui est obligatoirement autogame. Chez *L. abortivum* le stigmat se trouve à l'avant du gynostème, tandis que la surface stigmatique de *L. trabutium* se trouve perpendiculaire à l'axe du gynostème. Il est clair qu'une telle position favorise l'autogamie. De plus, *L. trabutium* possède souvent une staminode médiane très large qui empêche les insectes de toucher les masses polliniques.

3.2.2. Les *Listerinae*

La sous-tribu des *Listerinae* contient deux genres qui se différencient surtout par la possession d'un rostellum sensible. Au-dessus de l'anthere se trouve une excroissance du filament, dont la fonction n'est pas encore éclaircie. Le rostellum est particulier, et ne se trouve que chez les *Listerinae*.

Il est blanchâtre, en forme de langue mais ne forme pas un viscidium. Au point apical du rostellum se trouve une pointe très sensible, qui, au moindre choc, libère une goutte visqueuse. Cela va extrêmement vite : en une fraction de seconde, les masses polliniques - qui se trouvent libres au-dessus du rostellum - et le visiteur sont reliés. Le rostellum, dans lequel la pression a disparu, plie vers le bas et couvre la surface stigmatique, de sorte que l'autofécondation est empêchée. Après quelques heures, le rostellum se redresse, libérant ainsi la surface stigmatique.

On trouve un mécanisme comparable chez *Neottia nidus-avis*. Ce genre illustre bien la transition d'allogamie vers l'autogamie. Au début de l'anthere *Neottia*, est allogame, et le rostellum fonctionne de la même manière que chez *Listera*. Mais si les insectes ne viennent pas, les masses polliniques perdent leur cohérence et tombent d'un côté et de l'autre du rostellum, sur le stigmat.

3.2.3. Les *Epipoginae*

Notre schéma montre que les *Epidendroideae* ont encore une tribu, les *Gastrodieae*, avec un seul représentant en Europe, le genre *Epipogium*. Ce qui frappe au premier coup d'œil, c'est que viscidium et stigmat se sont éloignés un peu l'un de l'autre. L'anthere très typique, massive ne se trouve que dans ce genre; en dessous, se trouve une excroissance où les pollinaria sont formées. Les caudicules se trouvent à l'extérieur de l'anthere, faisant plus précisément partie de la base de celle-ci.

Cela explique pourquoi les caudicules sont attachées au bas des pollinaria et, dans le clinandre, vont au-dessous des pollinaria jusqu'au viscidium. Sur le devant de l'anthere on voit clairement où les caudicules, qui sont nécessairement en forme de ruban, sont formées. Donc, avant l'anthere, les caudicules sont dirigées vers le haut, puis, pendant le développement, se recourbent, jusqu'à ce qu'elles touchent le viscidium. Nous avons observé qu'à ce stade les caudicules ne sont pas encore reliées au viscidium. C'est seulement après la visite d'un insecte ayant touché le viscidium que la couche protégeante se brise. Caudicules et insecte peuvent être alors reliés (photo 18).

En fonction de ce qui précède, on peut conclure que *Epipogium* est un genre plus développé, qui

possède déjà des caudicules, mais dont le viscidium est encore rudimentaire et non relié aux caudicules, ce qui est une indication pour le stade de développement encore simple (du point de vue phylogénétique) de ce genre.

3.3 Les *Spiranthoideae*

Nous abordons maintenant des *Spiranthoideae*, parce qu'ils représentent, du point de vue phylogénétique, l'étape suivante dans le développement. En Europe, cette sous-famille n'a qu'une tribu, divisée en deux sous-tribus, comportant toutes les deux un genre.

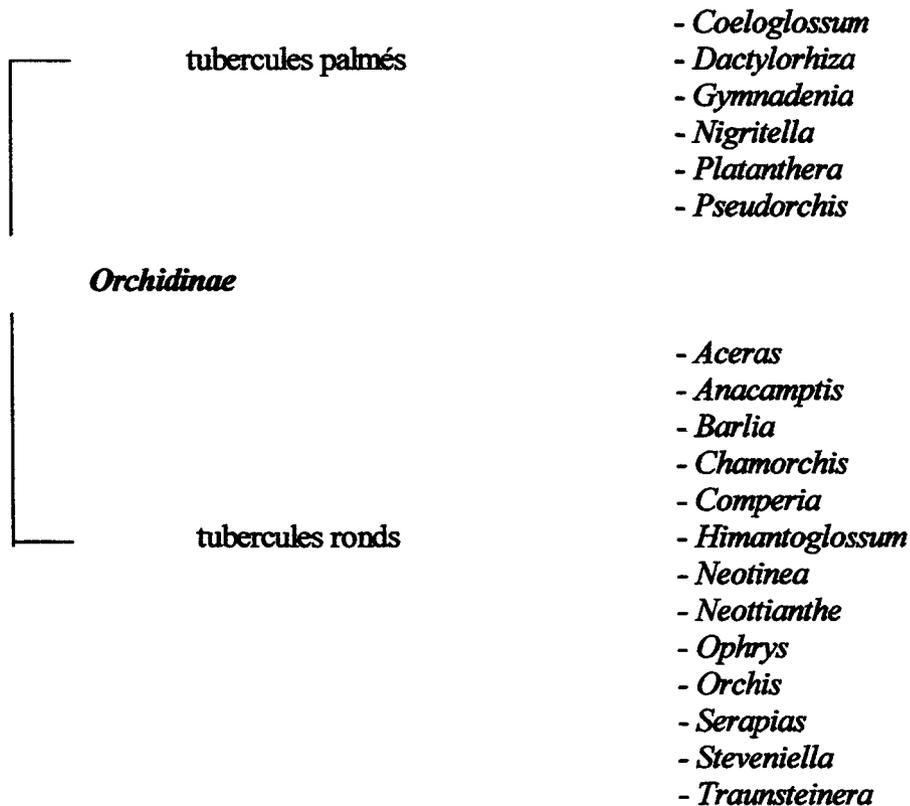
L'anthere dressée, plus courte que le rostellum, est un caractère typique des *Spiranthoideae*. Les masses polliniques sont reliés apicalement au viscidium, ce qu'on appelle acrotonie.

Spiranthes spiralis montre un bon exemple de l'harmonisation existant entre la forme des fleurs et la morphologie du gynostème. *Spiranthes* possède des fleurs en tube, qui, au début de l'anthèse, sont peu ouvertes. Le tube est encore très étroit, et il n'existe qu'un petit passage entre le viscidium et le labelle. Quand un bourdon, visiteur régulier, met la langue dans la fleur, il heurte le viscidium, qui se trouve vers l'avant du tube, et emmène les masses polliniques. Il ne réussit pas à déposer les masses polliniques, sur le stigmate. De cette façon, l'autopollinisation est évitée. Après deux jours, l'ouverture du tube grandit, et les insectes visiteurs peuvent alors déposer les masses polliniques sur le stigmate. Durant ces deux jours, le stigmate est devenu plus mature, donc plus collant.

On a constaté que les insectes suivent toujours le même chemin et 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, et ôtent ensuite les masses polliniques des fleurs supérieures.

3.4. Les *Orchidoideae*

La plus grande sous-famille correspond aux *Orchidoideae* dont les caractéristiques sont les tubercules, le stigmate dressé, l'anthere soudée au gynostème, des masses polliniques aux caudicules basales et en général un viscidium bipartite. La tribu des *Orchideae* est divisée en deux sous-tribus, dont la première est les *Orchidinae*. On peut classer les différents genres à l'aide de la forme des tubercules, qui selon DRESSLER (1993) témoigne bien des parentés.



Dans le groupe des genres avec des tubercules palmés ou digités, on a des genres avec ou sans bursicules.

Gymnadenia est le parrain des genres à viscidium nu. Il montre bien quelques particularités de sa sous-famille : l'anthère dressée, la présence d'un pollinarium (donc masses polliniques, caudicules et viscidium) et d'auricules d'un côté et de l'autre du gynostème.

On voit le rostellum sous forme d'un pli rostellaire entre les loges de l'anthère. Le rostellum produit deux viscidia nus et longs, qui se trouvent au-dessus de l'entrée de l'éperon. *Gymnadenia* est une fleur visitée par des papillons : les pollinaria sont déposées sur la langue et puis se courbent vers l'avant, de sorte qu'ils entrent dans la bonne position pour rencontrer le stigmate.

Le genre *Nigritella* est très proche du genre *Gymnadenia*. Les pollinaria sont larges, les viscidia sont nus.

Pseudorchis est, lui aussi, très proche de *Gymnadenia*. Le gynostème est très court avec des pollinaria très petites. Le stigmate est bipartite et se trouve à gauche et à droite de l'entrée de l'éperon. La structure très lâche des masses polliniques, la fécondation très rapide et effective indiquent une autogamie facultative. Mais cette espèce est également bien visitée par les insectes, surtout des papillons.

Le genre *Platanthera* a également des viscidia nus. Les deux loges de l'anthère peuvent être parallèles ou bien éloignées. Le rostellum se présente ici sous la forme d'une bande au-dessus du stigmate. Les viscidia sont tournés l'un vers l'autre, ce qui leur permet d'être collés, soit sur les yeux, soit sur la langue de l'insecte visiteur. Aussitôt extraites, les pollinaria se courbent vers l'avant et vers le milieu de la fleur, afin de pouvoir atteindre la surface stigmatique tripartite, qui se trouve au-dessus et à côté de l'entrée de l'éperon.

Le genre *Dactylorhiza* est le seul représentant des plantes à tubercules palmés qui possède une bursicule. La forme et la position du stigmate diffèrent également. Le stigmate se trouve dans un creux du gynostème, le pli rostellaire est entre les loges. Outre deux viscidia, le rostellum a formé une bursicule, comme une sorte de poche protectrice.

L'observation de côté montre bien la position avancée du rostellum et de la bursicule. L'insecte visiteur presse la tête ou le dos contre la bursicule. Celle-ci pivote en arrière en libérant les deux viscidia. Sur la photo 19, on voit bien que les caudicules sont courbés à 90° près de leur base.

Chez *Coeloglossum*, les viscidia sont couverts d'une couche mince. Le rostellum est de forme rubanée et se trouve au-dessus de l'entrée de l'éperon.

Traisons maintenant les genres aux tubercules ronds, en commençant par ceux ayant des viscidia nus.

Le genre *Neottianthe* a une anthère pointue. Le rostellum triangulaire produit des viscidia ovales.

Quelques genres qui montrent une transition vers une bursicule :

Traunsteinera globosa possède des viscidia qui ne sont qu'à moitié couverts d'une couche mince. On peut interpréter cette couche comme le précurseur d'une bursicule.

Chez *Chamorchis*, les viscidia sont également couverts d'une couche mince. Les viscidia sont proportionnellement larges.

Les genres suivants ont tous une bursicule :

Le genre *Himantoglossum* (photo 21) montre deux pollinaria avec un viscidium commun. Il en est de même chez *Barlia*, et chez *Serapias* (photo 20). Dans le genre *Serapias*, *S. parviflora* est un bon exemple d'une espèce obligatoirement autogame. Déjà dans le bouton, les masses polliniques perdent leur cohérence. Les morceaux de pollen tombent directement sur la surface stigmatique.

Les deux viscidia d'*Anacamptis* se sont soudés et présentent un viscidium en forme de selle. Celui-ci se trouve directement au-dessus de l'entrée de l'éperon et ne laisse qu'un passage étroit. Un papillon met sa langue dans l'éperon et de ce fait, pousse la bursicule vers le bas. Puis le viscidium se recourbe autour de sa langue, et les pollinaria 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.

Chez les autres représentants du groupe des *Orchidinae* on retrouve toujours les mêmes caractères. *Aceras* montre deux viscidia qui se trouvent très proche l'un de l'autre.

Le gynostème du genre *Orchis* ressemble fort à celui de *Dactylorhiza*, avec également deux pollinaria en une bursicule commune.

Steveniella a un gynostème court, trapu avec des loges presque parallèles, et un rostellum en forme de V.

Le gynostème de *Neotinea* est très petit, les massulae ont une cohérence faible : on peut enlever les pollinaria, mais l'autogamie semble être la règle.

Les *Habenariinae* se différencient surtout par leurs lobes stigmatiques pédonculés.

Pour *Habenaria tridactylites*, on remarque bien les deux lobes stigmatiques. *Habenaria* est proche du genre *Platanthera*.

Le gynostème de *Gennaria* (photo 22) est court, les loges de l'anthère divergent. Le rostellum est triangulaire et présente deux bras rostellaires et des viscidia nus. Il n'y a pas de caudicules. A côté de l'anthère se trouvent les staminodes longs, blanchâtres.

3.5 Les *Epidendroideae* avancés

Les *Epidendroideae* avancés sont sous-divisés en *Malaxideae* et *Calypsoeae*.

Le gynostème de *Liparis* montre l'anthère typique, couchée, avec, dans chaque loge, deux masses polliniques. Le rostellum est petit, arqué et forme deux viscidia, qui se trouvent chacun devant une paire de pollinies. Il est donc possible d'enlever les masses polliniques séparément.

La surface stigmatique se trouve directement au-dessous du rostellum; elle est concave et placée dans un creux du gynostème, comme le montre la coupe longitudinale.

Bien qu'une fécondation allogame soit possible, l'autogamie semble être la règle.

Les quatre pollinia du genre *Hammarbya* reposent sur le clinandre, partiellement couvert par l'anthère. Parmi les deux côtés pointus du gynostème se trouve le rostellum, qui colle et tient les parties apicales des pollinia avec une gouttelette de colle non-durcissante. Le stigmatite est placé plus bas.

Les *Calypsoeae* diffèrent surtout par la possession d'un stipe. Le gynostème de *Calypso* est demi-rond, incliné en avant. L'anthère contient quatre pollinia (deux dans chaque loge). Le viscidium est attaché au stipe, qui chez *Calypso* est largement rubané : et porte le nom de *tegula*. Les pollinia sont déposées au-dessus de la *tegula*, les caudicules sont extrêmement courtes et ressemblent à des fils élastiques. Si un insecte touche le viscidium, *tegula* et pollinia sont enlevées en un seul mouvement. Le viscidium laisse une trace cordiforme. La *tegula*, composée seulement de quelques couches supérieures du rostellum, ne laisse, par contre, aucune trace.

Il nous semble utile de traiter le genre *Corallorrhiza* plus à fond, compte tenu des nouvelles observations que nous avons faites, jusqu'ici inconnues en Europe.

Pour comprendre la composition et le fonctionnement de *Corallorrhiza*, il faut étudier les fleurs très tôt dans leur développement, bien avant l'anthèse. Avant l'ouverture de l'anthère, on trouve au bord supérieur du stigmatite une excroissance unciforme, le hamulus, qui est une autre forme de stipe. Dans l'anthère les deux loges sont superposées, et chaque loge contient deux pollinia. Les caudicules se présentent en filets minces, élastiques.

Au moment où l'anthère s'ouvre, avant l'anthèse, caudicules et hamulus se soudent. Dans cette phase il est encore possible d'enlever les pollinaria à l'aide du viscidium, qui se trouve à la base du hamulus. Mais rapidement ce n'est plus possible, le viscidium perdant son pouvoir adhésif. Quand l'anthère se dessèche, les pollinaria se trouvent libres dans le clinandre, et peuvent tomber en bas. A ce moment-là, les caudicules jouent un rôle important, car elles ont exactement la bonne longueur et l'élasticité voulue pour guider les pollinaria directement vers le stigmate. Si on voit une fleur ouverte, les pollinaria collent déjà sur le stigmate, et sont trempées par le mucus stigmatique, de même que le hamulus qui semble quelque peu dissous. On ne voit plus de lui qu'une excroissance ronde. Cela explique pourquoi, en Europe, on n'a jamais observé un hamulus chez *Corallorrhiza* : sa recherche s'effectuant trop tard par rapport à son développement.

*Moorveldsberg 33 NL – 6243 AW Geulle
 **Pr. Constantijnlaan 6 NL – 6241 GH Bunde

BIBLIOGRAPHIE

- BURNS-BALOGH, P. & FUNK, V.A., 1986. – A phylogenetic analysis of the *Orchidaceae*. *Smithsonian Contributions to Botany* 61 : 1-79.
- BUTTLER, K.P., 1986. – Orchideen. Mosaik Verlag München.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A., 1921-1929. – Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen Tome 1 + 2. Paul Lechevalier Paris.
- CINGEL, V. D. N.A., 1995. – An Atlas of Orchid Pollination - European Orchids. A.A. Balkema Rotterdam / Brookfield.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1991. – Het geslacht *Epipactis* in de Benelux : bloembioïogische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. *Eurorchis* 3 : 5 - 38.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1995. – Het zultje der Europese orchideeën nader bekeken. *Eurorchis* 7 : 35 - 45.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1995. – Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro-Fotos. *Jour. Eur. Orch.* 27 (1) : 93 - 124.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1996. – La systématique des Orchidées européennes au travers de la morphologie du gynostème. *Cah. Soc. Fr. Orch.* 3 : 173 - 181.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1996. – Bestuivingsbiologie van de wespenorchis. - *Nat. Hist. Maandbl.* 85 : 2-6.
- CLAESSENS, J. EN KLEYNEN, J., 1996. – Allogamie et autogamie du genre *Epipactis* en France. *Cah.Soc. Fr. Orch.* 3 : 183 - 185.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1998. – Column structure and pollination of *Corallorrhiza trifida* Châtelain (*Orchidaceae*). *Journ. Eur. Orch.* 30 (sous presse).
- DARWIN, C., 1888. – The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. London, second edition.
- DELFORGE, P. 1994. – Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Delachaux et Niestlé Paris.
- DEMARES, M., 1996. – Le duo Rostellum - Viscidium. *Cah. Soc. Fr. Orch.* 3 : 161 - 172.
- DEMARES, M., 1997. – Atlas des Orchidées Sauvages de Haute-Normandie. Ed. Soc. Fr. Orch. Elbeuf.
- DRESSLER, R.L., 1961. – The structure of the orchid flower. *Missouri Botanical Garden Bulletin* 49 : 60 - 69.
- DRESSLER, R.L., 1989. – Rostellum and viscidium : divergent definitions. *Linleyana* 4 : 48 - 49.
- DRESSLER, R.L., 1987. – Die Orchideen. - Ulmer Verlag Stuttgart.
- DRESSLER, R.L., 1993. – Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- FREUDENSTEIN, J.V., 1992. – Systematics of *Corallorrhiza* and the *Corallorrhizinae*

- (*Orchidaceae*). Ph. D. dissertation, Cornell University. Ithaca, NY.
- FREUDENSTEIN, J.V., 1994. – Gynostemium structure and relationships of the *Corallorrhizinae* (*Orchidaceae: Epidendroideae*). *Plant Systematics and Evolution* 193 : 1-19.
- FREUDENSTEIN, J.V., 1994. – Character transformation and relationships in *Corallorrhiza* (*Orchidaceae: Epidendroideae*). II. Morphological variation and phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 81 (11) : 1458-1467.
- FÜLLER, F., 1970. – *Aceras, Anacamptis, Serapias*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1972. – Alpine und Nordischalpine Orchideen. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1976. – *Malaxis, Hammarbya, Liparis*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1977. – *Limodorum, Epipogium, Neottia, Corallorrhiza*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1978. – *Platanthera, Gymnadenia, Leucorchis, Neottianthe*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1981. – Frauenschuh und Riemenzunge. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1982. – *Ophrys*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1983. – *Orchis* und *Dactylorhiza*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1984. – *Goodyera* und *Spiranthes*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- FÜLLER, F., 1986. – *Epipactis* und *Cephalanthera*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- GAREUS, R., 1991. – Untersuchungen der Pollen von fränkischen Orchideen. *Mitt. Bl. Arbkr. Heim.Orch. Baden-Württ.* 23 (3) : 369- 448.
- GODFERY, M.J., 1933. – Monograph and Iconograph of Native British *Orchidaceae*. University Press Cambridge.
- HEB, D., 1990. – Die Blüte. Eugen Ulmer Verlag Stuttgart.
- KURZWEIL, H., 1987a. – Developmental studies in orchid flowers I. Epidendroid and vandoid species. *Nord. J. Bot.* 7 (4) : 427 - 442.
- KURZWEIL, H., 1987b. – Developmental studies in orchid flowers II. Orchidoid species. *Nord. J. Bot.* 7 (4) : 443 - 451.
- KURZWEIL, H., 1988. – Developmental studies in orchid flowers III. Neottiid species. *Nord. J. Bot.* 8 (3) : 271 - 281.
- KURZWEIL, H., 1992. – Developmental studies in orchid flowers IV. Cyprapedioid species. *Nord. J. Bot.* 13 (4) : 423 - 430.
- NILSSON, L.A., 1983. – Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L) RICH. and *P.chlorantha* (CUSTER) REICHB. (*Orchidaceae*). *Botanical Journal of Linnean Society* : 325-350.
- PIJL VAN DER, L., & DODSON, C.H., 1966. – Orchid flowers - Their Pollination and Evolution. Coral Gables, University of Miami Press.
- PROCTOR, M. & YEO, P., 1973. – The pollination of flowers. - Collins London.
- QUENTIN, P., 1995. – Synopsis des Orchidées Européennes, Edition n°2 revue et corrigée. *Cah. Soc. Fr. Orch.* 2 : 1-141.
- RASMUSSEN, F.N., 1982. – The gynostemium of the neottiid orchids. *Opera Botanica* 65 : 1-96.
- RASMUSSEN, F.N., 1985. – Orchids. In: DAHLGREN, R., CLIFFORD, H & YEO, P.(eds). The families of the monocotyledons. Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, 249-274.
- RASMUSSEN, F.N., 1986. – On the various contrivances by which pollinia are attached to viscidia. *Lindleyana* 1 (1) : 21-31.
- RAUSCHERT, S., 1983. – Zur Nomenklatur der Farn - und Blütenpflanzen Deutschlands. *Feddes Rep.* 94 : 289 - 301.
- REINHARD, H., GÖLZ, P. et al., 1991. – Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Fotorotar A.G., Egg.
- REINHARDT, J., 1988 – *Epipogium aphyllum* Sw. - Bemerkungen zu einer seltenen Orchideenart in der DDR. *Mitt. der Arbkr. Heim. Orchid. DDR* 17 : 7-13.

- ROBATSCH, K., 1996. – Einführung in die Hamulus-Definition. *Journ. Eur. Orch.* 28 (4) : 761 - 764.
- SCHLECHTER, R., 1992. – Die Orchideen, erster Band, TEIL A. (HERAUSGEBER F.G., BRIEGER, R. MAATSCH, K. SENGHAS). - Verlag Paul PAREY Berlin und Hamburg.
- SUMMERHAYES, V., 1951. – Wild orchids of Britain. Collins, London.
- SZLACHETKO DARIUSZ, L., 1995. – *Systema Orchidarium*. Polish Academy of Sciences Kraków.
- VERMEULEN, P., 1955. – The rostellum of the *Ophrydaceae*. *Amer. Orch. Soc. Bull.* April 1
- VERMEULEN, P., 1958. – *Orchidaceae*. In *Flora Neerlandica* Bd.1 Fasc.5.
- VERMEULEN, P., 1965. – The place of *Epipogium* in the system of Orchidales. *Acta Bot. Neerl.* 15.
- VERMEULEN, P., 1966. *The system of the Orchidales*. Proceed. of the 5th World Orch. Conf., Long Beach, Cal., U.S.A.
- VERMEULEN, P., 1966. – The system of the Orchidales. *Acta Bota. Neerl.* 15.
- VERMEULEN, P., 1968. – De systematik van de orchideeën. *Orchideeën* 30 (1) : 1 – 12.
- VERMEULEN, P., 1976. – Die Säulchenstruktur von *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Habenaria* und verwandten Genera. *Jahresber. Nat. Wiss. Ver. Wuppertal* 29 : 144-152.
- WAGENITZ, G., 1996. – Wörterbuch der Botanik. Gustav FISCHER Verlag Jena.
- ZIEGENSPECK, H., 1936. – *Orchidaceae*. In Kirchner - Loew - Schröter, *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*, Band 1, Abteilung 4. Verlag Ulmer Stuttgart.



Photo n°17 : *Cyripedium calceolus*, coupe longitudinale. "Fenêtres", cheveux guidants, stigmaté et étamines.

Ph. J. CLAESSENS



Photo n°18 : *Epipogium aphyllum*.
Les caudicules ne touchent pas encore le viscidium.

Ph. J. CLAESSENS



Photo n°19 : *Dactylorhiza praetermissa*
Pollinaria courbés à 90° près de leur base

Ph. J. CLAESSENS



Photo n°20 : *Serapias cordigera*
Gynostème.

Ph. J. CLAESSENS



Photo n°21 : *Himantoglossum hircinum*. Coupe longitudinale. Remarquons la position avancée du rostellum et du viscidium.
Ph. J. CLAESSENS



Photo n°22 : *Gennaria diphylla*, gynostème
Les pollinaria sont placés sur des bras rostellaires.
Ph. J. CLAESSENS



Photo n° 23 et 24 : *Andrena squalida*
sur *Ophrys splendida*, Les Mayons
- Var. 08.V.98 (en haut), et sur
l'*Ophrys précoce* de la vallée du
Rhône, St. Cyr-sur-Rhône - Rhône.
16.III.97 (à g.)
Ph. L. FRANCON