

Quelques espèces allogames et autogames du genre *Epipactis* en France

Par Jean CLAESSENS * et Jacques KLEYNEN **

SUMMARY

Description of some *Epipactis*-species in France. Special attention is paid to the floral structure and the allogamous or autogamous character of the different species.

Actuellement en France on distingue treize espèces d'*Epipactis*. De celles-ci, neuf poussent aussi sur le territoire du Bénélux (Claessens & Kleynen, 1991).

Cet article ne traite pas d'*E. tremolsii* et *E. distans* ni des taxa récents, parce que nous ne possédons pas suffisamment de données. Les neuf espèces que nous voulons décrire sont: *E. helleborine*, *E. helleborine* ssp. *neerlandica*, *E. purpurata*, *E. atrorubens*, *E. palustris*, *E. microphylla*, *E. muelleri*, *E. leptochila*, *E. phyllanthos*.

Elles ne peuvent être déterminées que par l'étude de leurs caractères morphologiques et de la structure de leur organe reproducteur (le **gynostème**). Nous insisterons surtout ici sur l'importance de l'étude de ce dernier comme critère diagnostique.

Chez les Orchidées, étamines et pistil fusionnent en un organe reproducteur unique: le **gynostème**. Pour les termes utilisés, voir fig. 1 et 2.

Chez *Epipactis* le **stigmate** se trouve à la face inférieure du gynostème, alors que l'anthère, d'où se dégagent les deux pollinies, se trouve à sa partie supérieure. Entre stigmate et pollinies peut exister un



E. helleborine (coupe longitudinale)

Photo J. Claessens

obstacle, le **rostellum**, portant une masse adhésive, le **viscidium** qui permet l'enlèvement et le transport de pollinies par des insectes.

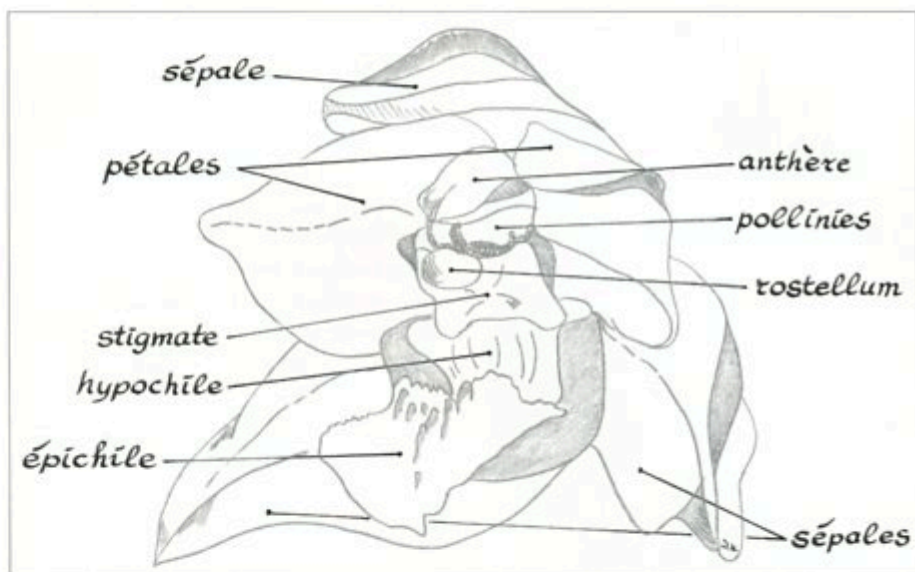
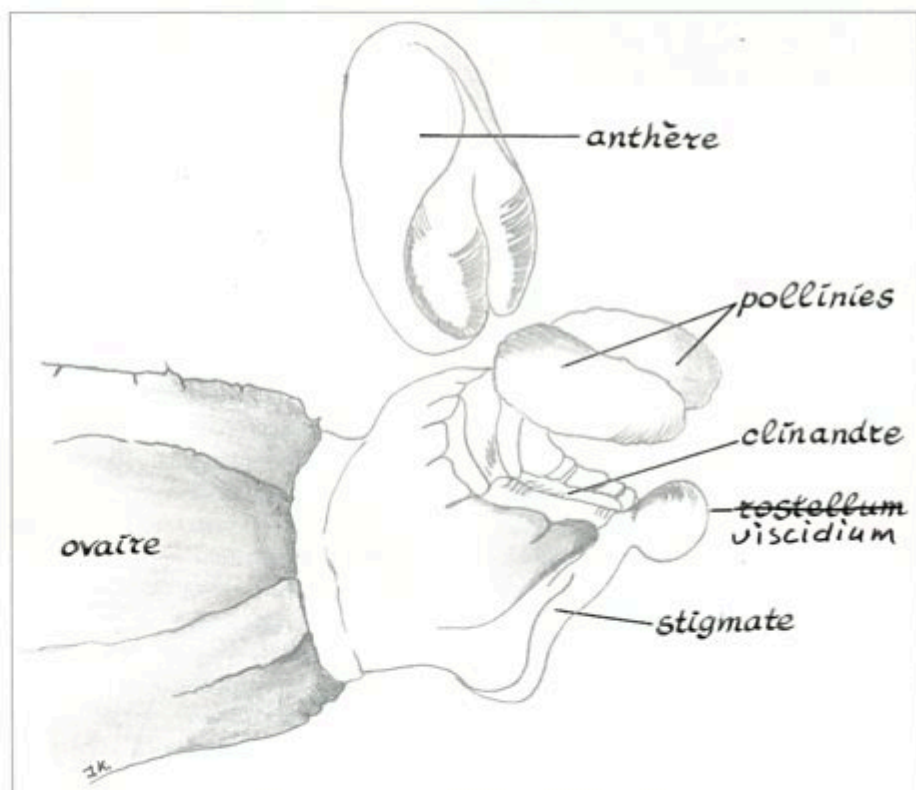


Fig. 1 - *E. helleborine*
Dessin J. Claessens

Fig. 2 - *E. helleborine* (organe reproducteur)
Dessin J. Claessens



NB : Lire « paroi de l'anthère » à la place « d'anthère ».



E. neerlandica
Photo J. Claessens

Le genre *Epipactis* est l'un des plus primitifs (Dressler, 1987), et les pollinies ne possèdent pas de caudicules comme, par exemple, dans le genre *Dactylorhiza* (sur ce point la description de Blangermont (1977) n'est pas correcte).

Il n'existe ici qu'un seul «viscidium», de structure simple, dérivant du lobe stigmatique médian. La seconde fonction du rostellum est d'empêcher le glissement vers l'avant des pollinies et leur chute sur le stigmate. Bien développé, il constitue donc la caractéristique d'une fleur d'*Epipactis* adaptée à la fécondation croisée (allogamie).

Les autres caractéristiques allogamiques sont, d'une part, la structure pollinique (compacte ou friable

et, donc, permettant ou non l'enlèvement global par le pollinisateur), d'autre part la présence d'un **clinandre** (surface creuse de la face supérieure du rostellum sur laquelle reposent les pollinies matures). L'absence de rostellum permet la chute directe des pollinies sur le stigmate.

Nous classerons les neuf espèces d'*Epipactis* selon leur mode de fécondation. Partant des espèces allogames strictes (*E. helleborine*, *E. helleborine* ssp. *neerlandica*, *E. purpurata* et *E. atrorubens*) et passant par les autogames facultatives (*E. palustris*), nous aboutirons enfin aux espèces strictement autogames (*E. microphylla*, *E. muelleri*, *E. leptochila* et *E. phyllanthes*).

1. ESPÈCES ALLOGAMES

1.1. *Epipactis helleborine*

E. helleborine est manifestement adapté à la pollinisation croisée; la fleur est pourvue d'un rostellum volumineux, très visible et se projetant en avant d'un rebord stigmatique bien développé, empêchant ainsi le glissement des pollinies du clinandre vers le stigmate. Le clinandre est divisé en deux logettes par un repli, ce qui assure le positionnement des pollinies par rapport au rostellum. Les pollinies elles-mêmes, de structure compacte, peuvent donc aisément être enlevées en totalité par un insecte.

Dès le début de l'anthèse les pollinies adhèrent au rostellum. Le contact de l'insecte à la recherche de nectar contre celui-ci provoque la déchirure de la mince membrane très fragile qui le recouvre, la libération de la matière collante et l'adhérence des pollinies à la tête du pollinisateur.

Celles-ci sont évidemment enlevées simultanément puisqu'elles sont

fixées ensemble au rostellum. La forme en massue des pollinies est déterminée par celle des sacs polliniques de l'anthère; leur extrémité mince est orientée vers le rostellum.

E. helleborine possède un large stigmate rectangulaire recourbé en arrière mais dont le rebord inférieur, saillant en avant, augmente encore la surface et ainsi les chances de pollinisation.

L'abondante production de nectar de l'hypochile attire de nombreux guêpes. Les recherches de Müller (1988) montrent que la fructification est quasi inexistante si l'on empêche la visite des insectes.

E. helleborine possède une large amplitude écologique, ce qui signifie qu'il peut être rencontré dans de nombreux milieux différents et présenter des variations importantes susceptibles de compliquer sa détermination.

1.2. *Epipactis helleborine* subsp. *neerlandica*

La forme typique de *E. helleborine* subsp. *neerlandica* pousse dans des fourrés bas à *Salix repens* où peuvent se rencontrer aussi d'autres espèces caractéristiques telles *Monotropa hypopitys* et *Pyrola rotundifolia*. Coulon a décrit, en 1989, dans les dunes voisines de Bray-Dunes (Pas-de-Calais) une station où, en 1990, nous avons trouvé une cinquantaine d'exemplaires.

E. helleborine subsp. *neerlandica* typique est caractérisé par une coloration vert-grisâtre foncé rappelant fort celle des feuilles du saule rampant, par une taille réduite si on la compare à celle de la forme type, par des feuilles plus étroites, souvent carénées et à bords ondulés, très rap-



E. purpurata (vue de dessous du gynostème)
Photo J. Claessens

prochées, et par un épi dense de fleurs verdâtres.

Port, morphologie et disposition des feuilles constituent une adaptation manifeste à des stations de conditions extrêmes, comparable à celle retrouvée chez *E. helleborine* subsp. *tremolsii*.

La structure et la morphologie de l'hypochile ne se distinguent pas de celles d'*E. helleborine*. Production de nectar et fructification abondantes nous autorisent à ranger, elle aussi, la subsp. *neerlandica* au nombre des taxons entomophiles et donc allogames.

Le fait que nous ayons trouvé dans les dunes néerlandaises des formes de transition progressives entre *E. helleborine* typique et la subsp. *neerlandica* demeure pour nous un problème compliquant la délimitation des taxa. Kapteyn den Boumeester (1989), lui aussi, est arrivé à la conclusion que si, dans les associations à *Salix repens*, c'est bien la subsp. *neerlandica* qui pousse en populations pures, dans les stations dunaires boisées ou à la lisière de celles-ci elle coexiste avec des individus de morphologie proche d'*E. helleborine* typique.

1.3. *Epipactis purpurata*

Il s'agit ici d'une espèce nettement distincte d'*E. helleborine*, à la fois sur les plans morphologique et écologique, et dont la date de floraison, l'une des deux plus tardives du genre (avec *E. albensis* sensu lato), interdit la confusion avec toute autre espèce.

La fleur se caractérise par un perianthe largement ouvert, d'un blanc verdâtre brillant à éclat soyeux. Le gynostème est presque semblable à celui d'*E. helleborine*. Par contre, si cette espèce est surtout pollinisée par des guêpes du genre *Dolichovespula*, *E. purpurata*, lui, a pour pollinisateur une espèce appartenant au genre *Paravespula*.

Il semble vraisemblable, d'après les travaux de Müller (1988), que le nectar puisse fermenter pendant les fortes chaleurs et ainsi donner naissance à une quantité d'alcool suffisante pour enivrer les insectes. Nous avons pu observer, nous aussi, dans le cas d'*E. purpurata*, les guêpes ivres se traînant péniblement de fleur en fleur, la tête souvent ornée de plusieurs paires de pollinies. Certaines d'entre elles, même, complètement désorientées, tombaient sur le sol mais toujours tentaient de reprendre leur envol vers les fleurs d'*E. purpurata*. La fréquence des visites de vespides ainsi que la structure même de son gynostème prouvent qu'*E. purpurata* est typiquement allogame.

1.4. *Epipactis atrorubens*

Une fois encore nous avons affaire ici à une espèce allogame. Robatsch (1983, p. 26) dit à ce propos: «couleur, contraste chromatique, abondance florale, complexité des formes, intensité du parfum,



E. atrorubens (vue de côté)
Photo J. Claessens

formation de touffes et richesse des populations constituent par leur association un dispositif allogamique extraordinairement efficace».

Les guêpes sont attirées autant par le parfum que par la coloration des fleurs. Selon Robatsch (l.c.) la pilosité feutrée de la plante constitue, par son contraste avec un arrière-plan souvent sombre, un moyen attractif supplémentaire pour les insectes.

Comme l'on pourrait s'y attendre chez une espèce allogame, la sécrétion de nectar est abondante, le rostellum bien développé comme le clinandre et le rebord stigmatique, et la structure du labelle offrent aux insectes une prise ferme et une aire d'atterrissage aisée. L'anthere est plus courte que celle d'*E. helleborine* et un peu recourbée vers l'avant dans le bas.

2. LES ESPÈCES À AUTOGAMIE FACULTATIVE

2.1. *Epipactis palustris*

Par ses caractères mixtes, *E. palustris* représente un taxon de transition entre espèces allogames et autogames.

Son grand labelle offre à la fois prise solide et une surface bien adaptée à l'atterrissage des insectes.

L'épichile blanc est pourvu, à sa base, de replis jaunes allongés mimant, selon Müller (1989) des pollinies supplémentaires. À l'intérieur de l'hypochile existe un «signal à nectar» bien visible annonçant la production surabondante de celui-ci. Le rostellum de l'espèce est parfaitement fonctionnel.

Parallèlement à ses caractères allogames *E. palustris* présente des adaptations autorisant l'autogamie en l'absence de visite de pollinisateurs. L'anthère, propulsée vers l'avant, fait saillie au-dessus du rebord stigmatique et permet ainsi à des fragments des pollinies, dont la structure est plus lâche, de tomber sur le stigmate. Dans les fleurs inférieures, les premières écloses, on note une désagrégation des pollinies.

Müller (l.c.) a démontré que si l'on interdit la visite du pollinisateur, le pourcentage de fécondation autogamique atteint 23 % alors que si l'on élimine les conditions défavorables à la pollinisation entomogame (pluie, vent) celui-ci tombe à 8 %.

3. LES ESPECES AUTOGAMES

3.1. *Epipactis microphylla*

Bien que fonctionnellement autogame, cette espèce présente encore un certain nombre de caractères allogames.

E. microphylla, de même qu'*E. atrorubens*, est recouvert d'une pilosité dense, feutrée, gris-cendré accentuant la silhouette de la plante. Il possède un rostellum, exhale un parfum d'œillet, sécrète du nectar dans la cuvette de son hypochile et est pourvu, à la base de son épichi-



E. palustris
(vue de côté, paroi de l'anthère enlevée)
Photo J. Claessens



E. microphylla
Photo J. Claessens

le, de callosités bien formées offrant une bonne prise aux insectes.

À côté de ces caractéristiques allogamiques constituant une adaptation à l'insecte *E. microphylla* présente cependant les caractères auto-

gamiques suivants: bien que présent, le rostellum n'est pas fonctionnel car il se dessèche très rapidement, la consistance des pollinies est très lâche et l'anthère pédicellée fait saillie à l'avant au-dessus du rebord stigmatique retombant, permettant ainsi à des fragments polliniques d'atteindre le stigmate en franchissant le rostellum. Malgré la persistance de certains caractères allogamiques, l'autogamie est donc devenue inévitable et, les étés secs, on peut même observer l'absence d'épanouissement des fleurs dont les ovaires dilatés prouvent cependant la fécondation (cléistogamie).

3.2. *Epipactis muelleri*

Cette espèce strictement autogame est très constante dans ses caractéristiques; elle possède un gynostème original que l'on ne peut confondre avec celui d'aucun autre taxon. Fait principal: l'absence totale de rostellum empêche la fixation des pollinies sur le corps de l'insecte-visiteur et supprime toute barrière entre anthère et stigmate. Le clinandre est ainsi réduit à un sillon étroit creusé derrière le rebord stigmatique et l'anthère, typique avec son sommet arrondi recourbé vers l'avant, siège en totalité au-dessus du stigmate lui-même. Les pollinies granuleuses et friables peuvent donc tomber sur celui-ci dès l'ouverture des sacs polliniques soit par fragments, soit, le plus fréquemment, en bloc et dans ce cas y rester visibles quelques temps comme deux petites cornes jaunes.

3.3. *Epipactis leptochila*

L'aspect général d'*E. leptochila* est très caractéristique. L'anthère est



E. muelleri (coupe longitudinale)
Photo J. Claessens

pédicellée, elle possède un filet staminal développé dont la présence a pour conséquence la formation entre elle et le gynostème d'un hiatus très typique de l'espèce, et son glissement vers l'avant, au-dessus du stigmate basculé obliquement en arrière.

Le rostellum, encore bien visible dans le bouton, disparaît très vite par dessiccation et n'est plus décelable alors que comme une tache brune inconstante. Le rebord stigmatique est assez souvent retombant. La structure pollinique est granuleuse et friable. Position de l'anthère, inefficacité du rostellum et abaissement du rebord stigmatique supérieur permettent aux pollinies d'entrer sans difficulté en contact avec le mucus stigmatique, ce qui entraîne le développement des tubes polliniques.

3.4. *Epipactis phyllanthos*

C'est en 1952 que Young a clarifié quelque peu l'extraordinaire divergence des descriptions existantes de cette espèce. Il est arrivé à la conclusion qu'*E. phyllanthos* peut présenter des formes différentes de labelles et de gynostèmes entre les-



E. leptochila (vue de dessus)
Photo J. Claessens



E. phyllanthes (vue de côté du gynostème)
Photo J. Claessens



E. phyllanthes
Photo J. Claessens

quelles existent tous les stades de transition. Nous avons eu l'occasion en 1993, grâce à l'amabilité de M. Champagne (Château d'Oléron), d'étudier l'*E. phyllanthes* de l'île d'Oléron dont une bonne description existe dans le travail de Corbineau (1981).

La couleur vert-jaunâtre de la fleur et la longueur remarquable de son ovaire marqué de 6 côtes proéminentes sont caractéristiques d'*E. phyllanthes*.

La labelle du type de l'île d'Oléron est nettement divisé en un épichile et un hypochile dont le rebord présente deux gibbosités et correspond, de même que son gynostème, au type «a» et «k» de Young (1952, p. 263, f.3). La structure pollinique est lâche.

À notre grand étonnement nous avons rencontré un certain nombre de plantes pourvues d'un rostellum bien développé, observation confirmée par Champagne (comm. pers.) et Corbineau (1981, p. 115). L'*E. phyllanthes* photographié par Champagne (1986, p. 883) possède égale-

ment un rostellum développé bien distinct. Nous ne disposons pas encore de données suffisantes pour en tirer des conclusions valables mais nous espérons revenir plus tard sur ce sujet. Il nous semble que les exemplaires d'Oléron et de Belgique représentent des termes évolutifs opposés extrêmes.

Chaumont (1984) a décrit un site de Belgique d'*E. phyllanthos* var. *degenera*. Les exemplaires provenant de celui-ci diffèrent surtout par la forme de leurs labelles et de leurs gynostèmes de ceux d'Oléron. Le labelle n'est pas divisé en hypochile et épichile et ce dernier, atrophié, est réduit à une minuscule surface triangulaire. Le rostellum fait défaut. L'anthère nettement pédicellée délimite entre sa partie postérieure et le gynostème l'hiatus caractéristique de l'espèce, plus manifestement encore que chez *E. leptochila*.

Le stigmate est fortement recourbé et les pollinies lâches et grumeleuses. Labelle et gynostème correspondent au type «h» et «p» de Young (1952, p. 263, fig. 3).

Les fleurs ne s'ouvrent presque jamais. La longueur extrême de l'ovaire ainsi que la persistance de la coloration verte du périanthe, même après la fécondation cléistogame, sont caractéristiques. *E. phyllanthos* de Belgique est une autogame obligatoire.

4. REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. Ph. Toussaint de Bruxelles pour sa grande aide dans la traduction du texte.

* Jean Claessens

Moorveld 3a, NL 6243 AW Geulle

** Jacques Kleynen

Pr. Constantijnlaan 6,

NL 6241 GH Bunde

BIBLIOGRAPHIE

BLANGERMONT Ch. de, CLÉRE J. & J. LIGERS, 1977. – À propos des *Epipactis* de la vallée de la Bresle. *L'Orchidophile* n° 29.

CHAUMONT B., 1984. – *Epipactis phyllanthos* G.E. Sm. en forêt de Soignes (Brabant). *Dumortiera* 28: 9-12.

CLAESSENS J. & KLEYNEN J., 1991. – Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: bloembologische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. *Eurorchis* 3: 5-38.

CLAESSENS J. & KLEYNEN J., 1994. – The floral structure of the genus *Epipactis*. *Eurorchis* 1992, sous presse.

COULON, F., 1989. – Section «Orchidées d'Europe», bilan des activités 1987-1988. *Les Naturalistes Belges* 70 (3): 65-72.

CORBINEAU R., 1981. – Orchidées de la façade atlantique de la France. 5^e Colloque d'Automne Orchidées d'Europe. Soc. Franc. d'Orchidophilie, Paris: 109-122.

DRESSLER R., 1987. – Die Orchideen. Stuttgart.

ENGEL R., 1981. – Espèces allogames et autogames dans le genre *Epipactis*. 5^e Colloque d'Automne Orchidées d'Europe. Soc. Franc. d'Orchidophilie, Paris: 91-99.

MÜLLER J., 1988. – Vergleichende Blütenökologische Untersuchungen an der Orchideengattung *Epipactis*. Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 20 (4): 701-803.

ROBATSCH K., 1983. – Beiträge zur Blütenbiologie und Autogamie der Gattung *Epipactis*. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal: 25-32.

SCHAFER P., 1972. – Le genre *Epipactis*. *L'Orchidophile* n° 9: 139-144.

YOUNG D., 1952. – Studies in the British *Epipactis* IV. A revision of the *phyllanthos-vectensis-pendula* group. *Watsonia* 2 (4): 259-176.