

La systématique du genre *Epipactis* : cas particulier du groupe de *E. phyllanthes* G.E. Smith et sa représentation en France

Alain GEVAUDAN

93 rue E. Vaillant, 69100 Villeurbanne
Gevaudan.alain@wanadoo.fr

Abstract – Systematics of genus *Epipactis*: particularities of *E. phyllanthes* G.E. Smith group and its distribution in France. The systematics of the genus *Epipactis* has long been the concern of botanists and orchidologists from Northern and Central Europe. The mapping and floristic inventories pledged for 20 years throughout Europe, especially in France, leading to the discovery of an increasing number of new taxa, have revealed new issues and therefore need to rethink systematics of this genus. After a brief recall of main ideas that guided systematists since the early 20th century, principles and morphological characteristics of the current classification, used notably by Delforge (2005) in its Guide to Orchids of Europe, or applied by the author in the book Orchids of France, Belgium and Luxembourg (Bournerias & Prat *et al.*, 2005) are detailed and discussed critically. *E. phyllanthes* group, under the definition of previous classification, is presented, and its various representatives in the French territory are reviewed, illustrated and compared.

Résumé – La systématique du genre *Epipactis* a longtemps été l'affaire des botanistes et orchidologues du nord et du centre de l'Europe. Les travaux de cartographie et d'inventaires floristiques engagés depuis 20 ans dans toute l'Europe, en particulier en France, conduisant à la découverte d'un nombre toujours croissant de nouveaux taxons, ont fait apparaître de nouvelles questions et donc le besoin de repenser la systématique de ce genre.

Après un bref rappel des principales idées ayant guidé les systématiciens depuis le début du 20^{ème} siècle, les principes et caractères morphologiques de la classification actuelle, utilisée notamment par Delforge (2005) dans son Guide des Orchidées d'Europe, ou appliquée par l'auteur dans l'ouvrage les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg (Bournérias & Prat *et al.*, 2005), sont détaillés et commentés de manière critique. Le groupe d'*E. phyllanthes* au sens de la classification précédente, est présenté, et ses différents représentants sur le territoire français sont passés en revue, illustrés et comparés.

INTRODUCTION AU GENRE

EPIPACTIS

Le genre *Epipactis* appartient à la tribu des *Neottiae*, et apparaît comme frère de *Listera* et *Neottia*, ainsi que l'indique la figure 1. Au sein du genre, les analyses moléculaires publiées par Bateman *et al.* (2005) permettent d'isoler sur le plan génétique 3 différents clades :

- Le clade de *E. veratrifolia* - espèce proche-orientale qui atteint l'Europe à Chypre - qui semble s'être isolé en premier, et constitue un clade frère des deux autres groupes suivants,

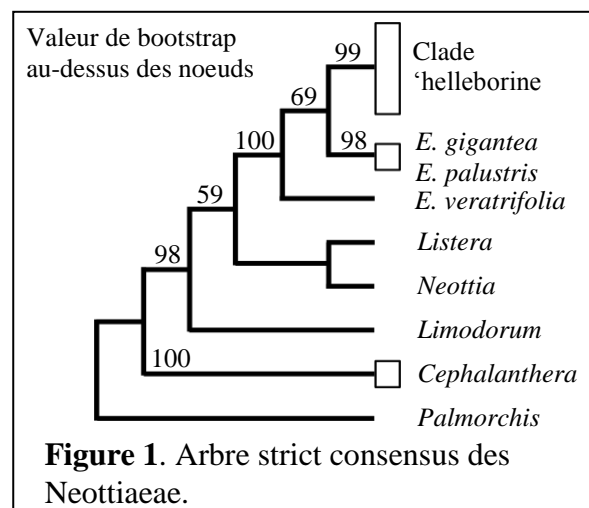


Figure 1. Arbre strict consensus des Neottiaae.

- Le clade d'*E. palustris* comprend l'espèce éponyme et *E. gigantea* (nord américain),
- Le clade d'*E. helleborine* regroupe toutes les autres espèces européennes analysées.

Sur un plan morphologique, les clades de *E. palustris* et *E. veratrifolia* entrent dans la section *Arthrochilium* – labelle à épichile articulé –, comprenant des espèces poussant comme *Dactylorhiza* exclusivement en zones humides permanentes sans présence obligatoire d'arbres, tandis que le clade de *E. helleborine* correspond à la section *Euepipactis*, comprenant l'ensemble des espèces à labelle fixe, dont l'espèce emblématique *E. helleborine*.

S'intéresser à la systématique du genre *Epipactis* nécessite que l'on prenne en compte ses grandes caractéristiques biologiques et biogéographiques, en particulier :

- *une vaste aire de répartition eurasiatique* : Si l'on dénombre environ 60 taxons en Europe occidentale et au moyen Orient, la partie orientale de l'aire, au-delà du Caucase jusqu'au Japon à l'est et jusqu'au Vietnam au sud, renferme très vraisemblablement une profusion d'espèces inconnues. Cette vaste aire, centrée sur la Chine, reste jusqu'alors très peu étudiée pour des raisons évidentes d'accès et du peu d'intérêt porté à la botanique par les autorités des pays concernés. Les propositions de systématique avancées ici sont donc limitées dans leur portée, tant que nous ne sommes pas en mesure de les valider sur l'ensemble du territoire.

- *un mode de reproduction faisant large place à l'autogamie* : Plus de 75% des espèces occidentales possèdent un mode de reproduction autogame, que ce soit de manière facultative ou obligatoire. Outre les espèces pour lesquelles le gynostème est morphologiquement adapté à l'autopollinisation, la gitonogamie, causée par le pollinisateur qui transporte le pollen d'une fleur à l'autre de la même inflorescence au cours de son parcours, contribue également à l'autogamie chez les plantes possédant une structure florale compatible avec l'allogamie. Ces espèces, occupant souvent une niche écologique bien délimitée et pouvant avoir de très grandes aires de distribution (*E. muelleri*, *E. leptochila*, *E. greuteri*, etc ...) ou occuper des territoires beaucoup plus restreints (*E. fibri*, *E. provincialis*), semblent bien individualisées sur le plan génétique (Hollingsworth *et al.*, 2006).

- *un mode de vie mixotrophe* : Les derniers travaux sur la tribu des *Neottiae* (Selosse *et al.*, 2010 ; Roy & Selosse, 2010) montrent qu'à l'instar du genre proche *Cephalanthera*, les *Epipactis* utilisent le champignon symbiotique pour puiser le carbone, non seulement pour le développement de la graine, mais aussi tout au long de la vie de la plante. Il s'agit d'un mode de nutrition mixotrophe qui combine photosynthèse et mycotrophie. Même si les champignons symbiotiques semblent être génériques, et non spécifique, cet aspect de la vie des *Epipactis* doit être considéré pour établir une bonne systématique.

SYSTEMATIQUE DU GENRE *EPIPACTIS*

Mise en place de la systématique

Bien que les premières espèces comme *Epipactis helleborine* ou *E. microphylla* aient déjà été isolées et décrites dès la fin du 18^{ème} siècle, la systématique du genre *Epipactis* n'a connu un réel progrès que vers la toute fin du 19^{ème} siècle. L'impulsion est venue du nord de l'Europe, de la part de botanistes anglais et allemands cherchant à mieux cerner le statut de nombreuses de populations de plantes, dont les descriptions formelles s'accumulaient, alimentant ainsi considérablement la nomenclature.

Du côté de l'école anglaise des avancées décisives ont été faites dans les années 1920 par Godfery, qui, par la précision de ses descriptions et sa connaissance de la plupart des taxons européens identifiés à l'époque, a jeté les bases de la systématique actuelle. Il a ainsi pu en particulier délimiter *E. leptochila* et *E. muelleri*, taxons maintenant indiscutables en Europe, au sein d'un ensemble confus de plantes et de binômes. Plus tard, dans les années 1950, D.P. Young (1952a, b) a montré que les différents taxons découverts dans les îles

britanniques, appelés *E. vectensis* ou *E. pendula*, ne formaient qu'une seule et même espèce, à savoir *E. phyllanthes*. Pour cela, au lieu d'entrer dans le détail de la structure du labelle et du gynostème des fleurs, il s'est appuyé sur des caractères foliaires peu usités de ses contemporains, à savoir la pilosité du rachis et la denticulation du bord des feuilles.

Dans la même période, sur le continent, dans la mouvance des observations de H. Müller, les botanistes allemands comme Krösche, puis A. Nieschalk, ont mis en évidence beaucoup de formes, en particulier chez *E. leptochila*, en se penchant notamment sur l'anatomie du gynostème. Ce caractère, clé de voute de la classification de Dressler sera ensuite très utilisé par les spécialistes d'*Epipactis*, et avec une très grande finesse par K. Robatsch, pour isoler les espèces.

Vers une synthèse

En effectuant une synthèse des travaux antérieurs et en confrontant celle-ci à la réalité du terrain, il apparaît qu'une systématique du genre doit reposer sur les principes suivants :

- l'approche doit se fonder sur l'utilisation d'un faisceau de caractères morphologiques et ne doit pas être mono-caractère,
- il faut plutôt privilégier au premier niveau des caractères végétatifs, qui sont moins soumis à une sélection rapide que les caractères floraux, et en outre, dans le cas d'*Epipactis*, soumis à des modifications rapides en raison de l'autogamie,
- les caractères considérés doivent être suffisamment stables - à défaut d'être constants - à l'intérieur des espèces et sur l'ensemble de l'aire.

Suivant la proposition de Delforge (1995, 2005), le tableau 1 résume les caractères qui nous semblent pertinents pour bâtir une classification du genre *Epipactis*. Ils sont classés par ordre d'importance décroissante.

Tableau 1. Caractères retenus pour établir la classification et leur variation.

	Variabilité infraspécifique
Structure de l'épichile	Nulle
Coloration du pédicelle	Rarissime
Pilosité du rachis et de l'ovaire	Variable avec l'âge de la plante
Denticulation bord des feuilles	Variable le long de la feuille
Anatomie du gynostème	Variable pour quelques espèces autogames

Structure de l'épichile

Comme nous l'avons déjà précisé la distinction entre épichile articulé et fixe, séparant les sections *Arthrochilium* et *Euepipactis* semble confortée par les analyses génétiques. Au sein des plantes à épichile fixe, on peut distinguer celles possédant un épichile calleux et verruqueux, ce dernier caractérisant le groupe d'*E. atrorubens*. La structure de l'épichile ne varie pas au sein d'une espèce.

Coloration de la base du pédicelle floral

Les observations de terrain montrent que la coloration de la base du pédicelle floral ne fluctue que très exceptionnellement au sein d'une espèce. Dans les cas douteux de populations présentant des colorations variées, des soupçons d'hybridations sont souvent observables sur les autres caractères diagnostiques. La coloration varie du rouge au vert. L'observation de ce caractère doit être effectué à la lumière naturelle sur du matériel frais.

Pilosité du rachis et de l'ovaire

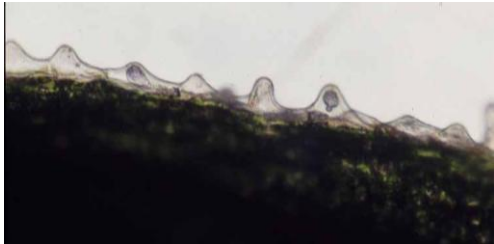

La densité, la coloration et la longueur de la pilosité du rachis des *Epipactis* varient dans des proportions limitées pour autant que l'on observe la tige au même niveau de l'inflorescence. La coloration n'est pas toujours facile à relever, car elle se confond souvent avec la couleur de la tige. La densité et la longueur sont heureusement suffisantes pour caractériser la plante. L'argument d'une forte influence de l'écologie sur la pilosité de la tige, ne tient pas si l'on considère que certaines espèces très thermophiles comme *E. phyllanthes*, poussant dans des pinèdes et chênaie vertes dunaires, possède une pilosité très réduite, alors qu'*E. leptochila* vivant dans des hêtraies sombres et fraîches dispose d'une longue pilosité abondante.

Denticulation du bord des feuilles

En dehors de *E. palustris*, qui possède des feuilles à bord lisse toutes les espèces d'*Epipactis* ont des feuilles munies de denticules de forme et de taille variable. Comme l'indique le tableau 2, on distingue globalement deux types de denticulation.

La géométrie des denticules peut varier le long de la feuille entre sa partie distale et proximale, et dépend en partie de la taille de la feuille, la taille des dents augmentant avec celle de la feuille. Ce caractère est donc à examiner de manière globale au sein d'une population et comparée entre espèces.

Tableau 2. Géométrie de la denticulation du bord des feuilles dans le genre *Epipactis*.

<i>Type helleborine</i>	<i>Type phyllanthes</i>
dents courtes (hauteur inférieure à 0,1 mm), de taille régulière et de forme approximativement triangulaire	dents plus longues (0,1 à 0,2 mm), de hauteur irrégulière et de forme assez souvent courbe ; sur le terrain elles sont souvent visible à l'œil nu
	

Anatomie du gynostème

La structure du gynostème est délicate à utiliser car elle peut être parfaitement stable pour certaines espèces comme par exemple *E. muelleri* ou *E. helleborine*, ou au contraire présenter une diversité peu commune si l'on observe *E. leptochila* ou *E. phyllanthes*, pour citer les plus délicates. C'est donc un caractère à utiliser en dernier ressort.

En s'appuyant sur cette définition de caractères, nous aboutissons au découpage suivant du genre en Europe occidentale (Tab. 3).

Relativement à Delforge (2005), nous ne reconnaissons pas le groupe de *E. tremolsii*, qui regroupe des taxons intermédiaires entre *E. helleborine* et *E. atrorubens*, et de ce fait difficile à isoler clairement de ces deux entités. Klein (2005) a récemment avancé une classification qui rejoint celle-ci pour certains groupes, par exemple *E. atrorubens* ou *E. purpurata*, mais présente le défaut de réunir dans une seule section les espèces autogames, ce qui est contraire aux conclusions d'une origine multiple pour les taxons autogames, comme l'avancent Hollingsworth *et al.* (2006). Cette classification s'éloigne par ailleurs de celle

proposée par Bateman *et al.* (2005) qui reconnaît seulement trois groupes dans le clade d'*E. helleborine* :

- un groupe formé par les taxons proches de *E. helleborine* et *E. atrorubens* (groupes de *E. atrorubens*, *E. helleborine*, *E. phyllanthes* et *E. albensis* tels que définis plus haut),
- un groupe monospécifique constitué du seul *E. leptochila*,
- un groupe comprenant les espèces méditerranéennes occidentales (*E. tremolsii*, *E. provincialis*, *E. lusitanica* ...) et *E. leptochila*.

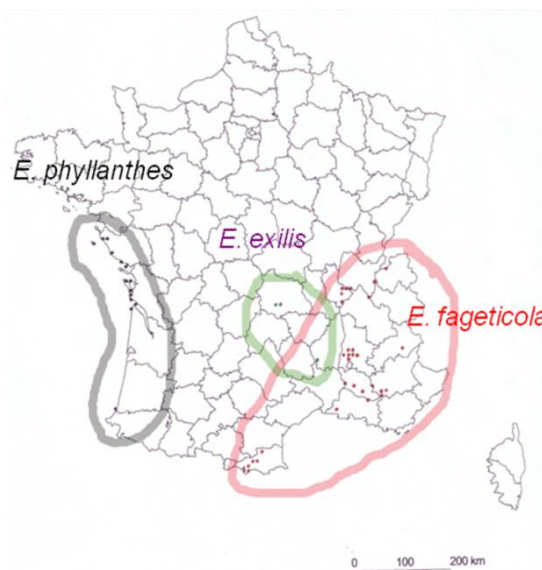
Tableau 3. Récapitulatif des caractères distinctifs du genre *Epipactis* en Europe occidentale.

GROUPE	Epichile		Pilosité		Couleur pédicelle floral	Denticulation feuilles
	articulé	verruqueux	haut tige	ovaire		
<i>E. palustris</i>	Oui	Non	Forte	Forte	Rouge	Nulle
<i>E. atrorubens</i>	Non	Oui	Forte	Forte	Rouge	fine / régulière
<i>E. helleborine</i>	Non	Non	Forte	Modérée	Rouge	fine / régulière
<i>E. leptochila</i>	Non	Non	Forte	Modérée	Vert	fine / régulière
<i>E. albensis</i>	Non	Non	Modérée	(Sub)Nulle	Vert (bronze)	fine / régulière
<i>E. phyllanthes</i>	Non	Non	Nulle à Modérée	(Sub)Nulle	Vert	grossière/ irrégulière

LE GROUPE D'*E. PHYLLANTHES* EN FRANCE

Selon la classification proposée plus haut (Tabs. 3 et 4), le groupe d'*E. phyllanthes* comprend 6 espèces en Europe (Delforge 2005) et 3 seulement pour la France, à savoir :

- *E. phyllanthes* G.E. Smith : l'espèce a d'abord été identifiée dans les îles britanniques dans le Sussex dès la fin du 19^{ème} siècle; la confirmation de sa présence sur le continent, et notamment en France, repose sur l'examen d'exsiccata par Young (1962);
- *E. fageticola* (Hermosilla) J. Devillers-Terschuren & P. Devillers : décrite de la Rioja (Espagne) en 1998, cette plante a été signalée dès 1999 dans les Pyrénées Orientales sous le nom de *E. gracilis* (Lewin *et al.*, 1999).
- *E. exilis* Delforge : nommée anciennement *E. gracilis* H. Baumann & B. Baumann (nom. illeg.), ce taxon est connu à l'origine de Grèce du nord et du sud de l'Italie par ses auteurs en 1988. Il a été découvert pour la première fois en France en 2003 (Gévaudan, 2007) et une seconde mention pour la France a été faite récemment dans le Puy de Dôme (63) (Riboulet *et al.*, 2010).









Le tableau 3 présente une diagnose comparée succincte de ces 3 espèces. Plus de détails peuvent être trouvés dans Gévaudan *et al.* (2001) ou Scappaticci *et al.* (2009).

La répartition actuelle de ces taxons, mise à jour pour l'Atlas des orchidées de France (à paraître), est fournie sur la carte suivante. Si l'on peut légitimement penser que l'aire de *E. phyllanthes*, plante du littoral atlantique, est convenablement cernée, *E. fageticola*, et bien plus encore, le très récemment découvert, *E. exilis* sont à rechercher activement. Pour ce dernier des potentialités très fortes existent en Corse et dans les Alpes maritimes, si l'on se

réfère à la répartition italienne de cette espèce, présente en Sardaigne et dans la région d'Imperia (Ligurie).

Tableau 4. Caractéristiques comparées des taxons du groupe d'*E. phyllanthes* en France.

	<i>E. phyllanthes</i>	<i>E. fageticola</i>	<i>E. exilis</i>
Caractères végétatifs			
Taille plante (cm)	20-50 (60)	(15) 30-50 (60)	20-30 (40)
Nombre feuilles	3-7	3-7	3
Taille feuilles (cm)	1,5-3 x 5-8	1-4 x 4-7	1-2 x 2-4
			
Caractères floraux			
Couleur fleur	Epichile blanc verdâtre clair Hypochile vert à brunâtre	Epichile blanc verdâtre clair Hypochile vert à brunâtre	Epichile blanc verdâtre souvent teinté de rose Hypochile brun verdâtre à -rosâtre
Ouverture fleur	Peu ouvertes	Souvent cléistogames	Largement ouvertes
Viscidium	Généralement absente	Présente	Présente
Jonction épi-hypochile	Large	Large	Etroite
			
Ecologie			
Habitat	Pineraies et chênaies sur sable calcaire – Zone littorale Atlantique	Bord de cours d'eaux dans ripisylves et hêtraies sur substrat calcaire	Hêtraie fraîche sur sols neutres à légèrement acides
Altitude	< 50 m	Jusqu'à 1600 m	800 à 1200 m

La répartition actuelle de ces taxons, mise à jour pour l'Atlas des orchidées de France (à paraître), est fournie sur la carte suivante. Si l'on peut légitimement penser que l'aire de *E. phyllanthes*, plante du littoral atlantique, est convenablement cernée, *E. fageticola*, et bien plus encore, le très récemment découvert, *E. exilis* sont à rechercher activement. Pour ce dernier des potentialités très fortes existent en Corse et dans les Alpes maritimes, si l'on se

réfère à la répartition italienne de cette espèce, présente en Sardaigne et dans la région d'Imperia (Ligurie).

CONCLUSION

La systématique du genre *Epipactis* détaillée dans cette note repose sur un examen morphologique et écologique des taxons du genre *Epipactis*. Une confrontation avec les premières analyses moléculaires menées par Bateman *et al.* (2005) montre des discordances entre ces classifications phénotypique et génétique dans le clade d'*E. helleborine*, qui regroupe des taxons très proches sur le plan génétique. Ce point devra faire l'objet d'études complémentaires. Le groupe d'*E. phyllanthes* au sens de cette systématique, réuni des espèces rares, encore mal connues et dont la répartition souffre de ce fait de graves lacunes, qui peuvent être comblées sur le plan national par une prospection systématique des milieux favorables. Des éléments morphologiques et écologiques, pouvant aider à la différenciation de ces taxons sont fournis dans cette note.

Bibliographie

- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Squirrell J. & Hollingsworth M.L. 2005. Tribe Neottiaee: Phylogenetics. In : Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW, & Rasmussen FN (eds) *Genera Orchidacearum, volume 4*. pp 487-495. Oxford University Press. Oxford.
- Bournérias M. & Prat D. 2005. Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. Edition Biotope, collection Parthénope. 504 p.
- Delforge P. 1995. *Epipactis dunensis* (T. & T.A. Stephenson) Godfery et *Epipactis muelleri* Godfery dans les îles Britanniques. *Natural. Belges (Orchid. 8)* 76 : 103-123.
- Delforge P. 2005. Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- Gévaudan A. 2007. *Epipactis exilis* P. Delforge, une espèce nouvelle pour la France. *Natural. Belges (Orchid. 20)* 88 : 27-40.
- Gévaudan A., Lewin J.M. & Delforge P. 2001. Contribution à la connaissance du groupe d'*Epipactis phyllanthes*: délimitation, écologie et distribution d'*E. fageticola* (Hermosilla 1998) J. Devillers-Terschuren & P. Devillers 1999. *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 39-104.
- Hollingsworth P.M., Squirrell J., Hollingsworth M.L., Richards A.J. & Bateman R.M. 2006. Taxonomic complexity, conservation and recurrent origins of self-pollination in *Epipactis* (Orchidaceae). In : Bailey, J. & Ellis, R.G. (eds) *Current taxonomic research on the British & European flora*. pp. 27-44. BSBI. London.
- Klein E. 2005. Versuch einer Gliederung der Gattung *Epipactis* Zinn (Orchidaceae – Neottiae). *Jour. Eur. Orch.* 37(1): 121-130.
- Lewin J.M., Mangeot A. & Letscher. R 1999. Sur deux *Epipactis* nouveaux des Pyrénées-Orientales. *L'Orchidophile* 135 : 35-39.
- Riboulet C., Gatien J.L. & Selosse M.A. 2010. *Epipactis exilis* (Baumann et Baumann) Delforge, espèce nouvelle pour l'auvergne et la France. *Cah. Soc. Fr. Orch.*, 8, Actes 15^e colloque de la SFO, 126-127.
- Roy M. & Selosse M.A. 2010. De la graine à l'adulte, de l'individu à l'espèce : des orchidées plus hétérotrophes qu'il n'y paraît ? *Cah. Soc. Fr. Orch.*, 8, Actes 15^e colloque de la SFO, 185-194.
- Scappaticci G., Gévaudan A. & Lewin J.M. 2009. *Epipactis fageticola* (Hermosilla) J. Devillers-Terschuren & P. Devillers : état des connaissances en France. *L'Orchidophile* 180 : 43-52.

- Selosse M.A., Dubois M.P., Roy M., Martos F., Faccio A., Bonfante P., Girlanda M. 2010. Avancées récentes sur les mycorhizes d'orchidée. Cah. Soc. Fr. Orch., 8, Actes 15^e colloque de la SFO, 170.
- Young D.P. 1952a. Studies in the British *Epipactis*. III. *Epipactis phyllanthes* G.E. SM., an overlooked species. *Watsonia* 2(4): 253-259.
- Young D.P. 1952b. Studies in the British *Epipactis*. IV. A revision of the *phyllanthes-vectensis-pendula* group. *Watsonia* 2(4): 259-276.
- Young D.P. 1962. Studies in the British *Epipactis*. VI. Some further notes on *E. phyllanthes*. *Watsonia* 5(3): 136-139.

CAHIERS
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°7 - 2010



Actes du

15^e colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier
30, 31 mai & 1 juin 2009





**Actes du
15^e colloque
sur les Orchidées
de la
Société Française d'Orchidophilie**

**du 30 mai au 1^{er} juin 2009
Montpellier, Le Corum**



Comité d'organisation :

**Daniel Prat, Francis Dabonneville, Philippe Feldmann, Michel Nicole,
Aline Raynal-Roques, Marc-Andre Seloisse, Bertrand Schatz**

Coordinateurs des Actes

Daniel Prat & Bertrand Schatz

**Affiche du Colloque : Conception : Francis Dabonneville
Photographies de Francis Dabonneville & Bertrand Schatz**

Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 7, Actes du 15^e Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie.

ISSN 0750-0386

© SFO, Paris, 2010

Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828

ISBN 978-2-905734-17-4

Actes du 15^e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, D. Prat et B. Schatz, Coordinateurs, SFO, Paris, 2010, 236 p.

**Société Française d'Orchidophilie
17 Quai de la Seine, 75019 Paris**