

Observations sur les espèces et hybrides d'*Epipactis* en Lesse et Lomme (Rochefort, Province de Namur, Belgique) : la biodiversité à l'œuvre dans les espaces forestiers

Daniel Tyteca¹

Résumé : Nous rapportons diverses observations sur quatre des espèces d'*Epipactis* présentes en Lesse et Lomme. Après en avoir décrit les aspects morphologiques et écologiques, nous discutons de deux hybrides entre *E. helleborine* et, d'une part, *E. purpurata*, d'autre part, *E. muelleri*, ainsi que d'une plante singulière, probablement hybride entre *E. muelleri* et *E. neglecta*, totalement dépourvue d'organe reproducteur mâle, que nous baptisons l'« épipactis femelle ». Nous terminons par une brève discussion sur le rôle des forêts, tant résineuses que feuillues, en tant qu'habitats favorisant le développement et l'évolution des espèces hôtes que sont les épipactis.

Mots-clés : Orchidaceae ; *Epipactis* ; *E. helleborine* ; *E. purpurata* ; *E. muelleri* ; *E. neglecta* ; hybrides ; forêts feuillues ; plantations de conifères.

Summary: Observations on species and hybrids of *Epipactis* in the Lesse et Lomme district (Rochefort, Province of Namur, Belgium): biodiversity in action in forest habitats. – We report on observations of four native *Epipactis* species in the Lesse et Lomme region of southern Belgium. Their morphological and ecological traits are described and two hybrids between *E. helleborine* and *E. purpurata* on the one hand, *E. muelleri*, on the other hand, are discussed. Also presented is a singular plant, which we call “l'épipactis femelle » (the female helleborine), probably a hybrid between *E. muelleri* and *E. neglecta*, which is totally devoid of male reproductive parts. Finally, we briefly discuss the role of forests, coniferous as well as deciduous, in favouring the development and evolution of species such as the members of genus *Epipactis* that inhabit them.

Keywords

Orchidaceae; *Epipactis*; *E. helleborine*; *E. purpurata*; *E. muelleri*; *E. neglecta*; Hybrids; Deciduous forests; Coniferous plantations.

Introduction

Une trentaine d'espèces d'orchidées existent dans la région de Lesse et Lomme, ce qui en fait un des territoires les plus riches en orchidées de notre pays (Tyteca, 2008). Parmi celles-ci, le genre *Epipactis* est particulièrement bien représenté, puisqu'on n'y trouve pas moins de six espèces (*E. atrorubens*, *E. microphylla*, *E. helleborine*, *E. purpurata*, *E. muelleri*, *E. neglecta*) sur les dix que compte la Belgique. Dans cet article, nous ne traiterons pas des deux premières espèces, qui appartiennent au groupe d'*E. atrorubens*. Par contre, au cours des dernières années, quelques observations intéressantes ont pu être effectuées sur les quatre autres espèces, dont nous allons traiter ci-après.

Matériel et méthodes

En 2020 et en 2021, nous avons eu l'occasion d'effectuer de nombreuses observations sur les quatre espèces de Lesse et Lomme décrites ci-après. Dans plusieurs stations deux ou trois de ces espèces croissent ensemble, conduisant à la présence d'hybrides dont nous allons faire état dans cet article. Nous avons pu rassembler de nombreuses photos, dont un certain nombre sont utilisées dans les pages qui suivent. Ce faisant, nous avons pu aussi tirer des conclusions qui concernent l'importance des forêts, tant de résineux que de feuillus, en tant qu'habitats favorisant la biodiversité.

Les espèces

Si l'Épipactis à feuilles larges, *Epipactis helleborine*, appelle peu de commentaires, étant une espèce largement répandue et particulièrement éclectique quant à ses habitats, connue depuis très longtemps en Lesse et Lomme (voir p.ex. Crépin, 1883), il n'en va pas de même pour les trois autres espèces, que nous allons brièvement commenter ci-après.

Epipactis purpurata, l'Épipactis pourpre, n'est connue en Lesse et Lomme que depuis 2001, année où elle fut découverte par un groupe de Naturalistes de la Haute-Lesse dans le Bois de Hart (Limbourg, 2001 ; Tyteca, 2001). Connue antérieurement de l'Entre-Sambre-et-Meuse et de la région lorraine, elle trouvait alors une extension significative de son aire de répartition. Depuis cette année-là, elle a fait l'objet de nombreuses autres observations en Lesse et Lomme, à un point tel qu'elle ne figure désormais plus au rang des espèces les plus rares de notre région (voir Fig. 1). Les raisons de sa méconnaissance antérieure tiennent probablement à sa

¹ UCLouvain, Ecologie et Biodiversité ; courriel : daniel.tyteca@uclouvain.be

floraison tardive, en des lieux généralement peu prospectés par les naturalistes et botanistes à ce moment de l'année. Son habitat est assez caractéristique : elle fréquente les endroits plutôt ombragés et frais, parfois humides, dans des habitats forestiers assez diversifiés, mais qui tous possèdent la particularité d'être plutôt âgés, en équilibre avec les conditions écologiques locales. A ce titre, l'Épipactis pourpre peut servir de bon indicateur de forêts anciennes saines. Cela va sans doute de pair avec la présence et l'abondance locale des champignons mycorhiziens coexistant avec l'espèce ; mais ceci a été peu étudié jusqu'à présent. A part ces aspects, l'identité des arbres présents semble jouer un rôle assez indifférent, puisqu'on retrouve l'Épipactis pourpre aussi bien dans des hêtraies, des chênaies ou charmaies comportant souvent de vieux arbres, que dans des plantations d'âge mûr de résineux comme l'épicéa. Il convient également de rappeler ici la découverte récente d'une population remarquable de l'Épipactis pourpre, au Sourd d'Ave, près d'Ave-et-Auffe (Dupont & Tyteca 2020). Cette population est constituée, en majorité, de groupes denses d'individus clonaux, mais surtout, la majorité des plantes appartiennent à la forme *chlorophylla*, totalement dépourvue d'anthocyanes, et de ce fait d'une coloration entièrement vert clair.

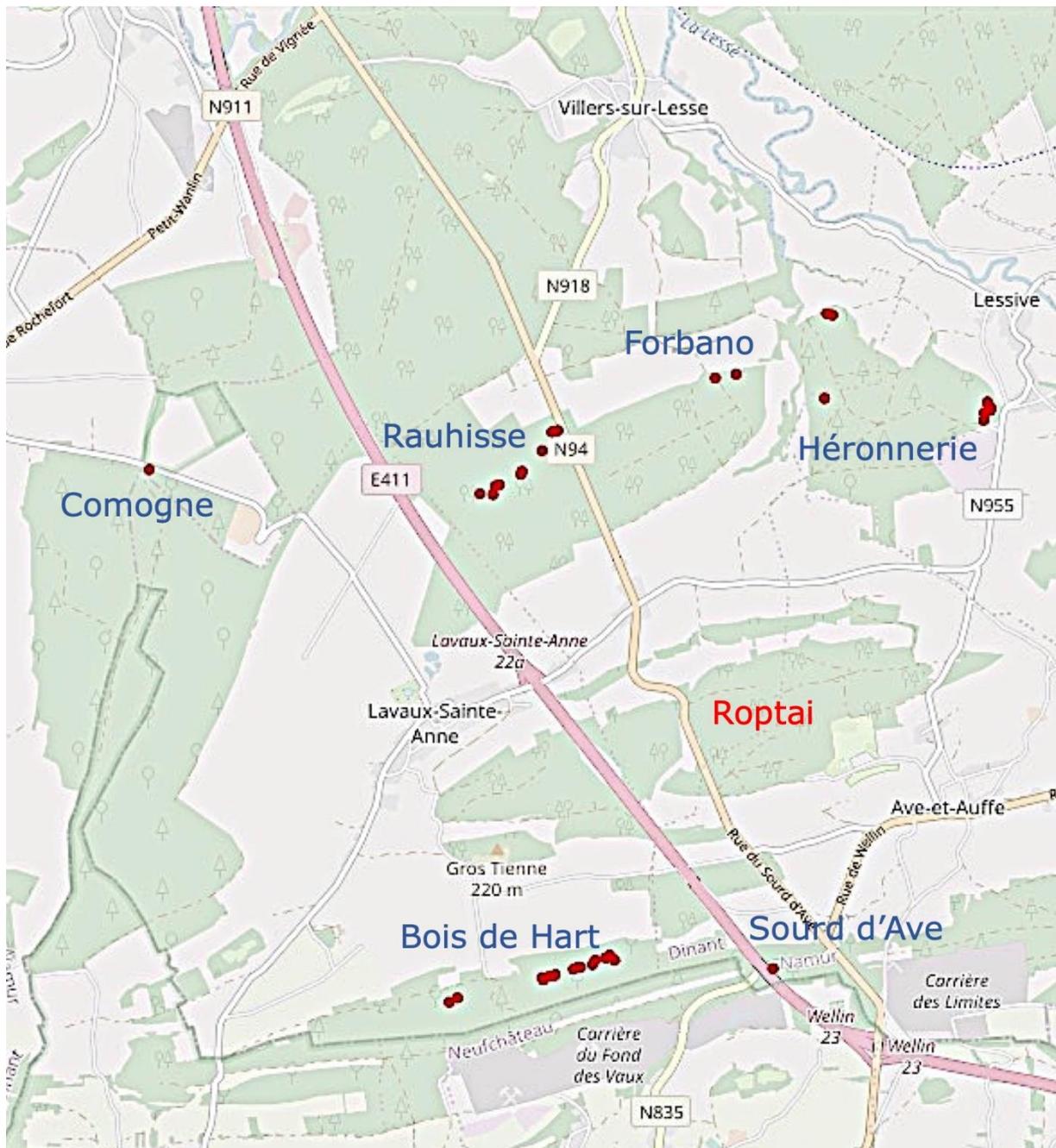


Fig. 1. Répartition d'*Epipactis purpurata* en région de Lesse et Lomme (sans les stations des environs de Villers-sur-Lesse, au nord). Les points rouges indiquent les pointages GPS effectués. Provenance : logiciel de conversion de données GPX en Excel (GeoCzech, 2021).

L'Épipactis de Müller (*E. muelleri*) est lui aussi de reconnaissance assez récente en Lesse et Lomme : les premières mentions remontent aux environs de 1974 (Tyteca, 1983). Depuis sa découverte, il a été mentionné en de nombreux endroits en Lesse et Lomme, mais son abondance est extrêmement variable d'une année à l'autre, étant quasiment si pas totalement invisible lors d'années particulièrement sèches, comme le furent 2019 et 2020, à un point tel que l'espèce a pu passer pour disparue de la région. Heureusement, en 2021 qui fut beaucoup plus humide, l'Épipactis de Müller effectua un retour remarqué dans plusieurs de ses stations historiques. Ses caractéristiques écologiques sont assez étroites, puisqu'il préfère les endroits en général secs, toujours sur calcaire ou schistes calcarifères, depuis la pleine lumière (comme dans les pelouses calcicoles) jusqu'aux endroits relativement sombres, comme dans les hêtraies calcicoles ou dans les plantations d'épicéas pas trop serrées, en passant par les lisières forestières ou les pelouses ombragées, qui constituent ses habitats de prédilection.

L'Épipactis négligé (*E. neglecta*) enfin, présente un parcours un peu plus chaotique en termes de reconnaissance, dans notre région comme dans toute son aire de répartition en général. Décrite à l'origine comme sous-espèce d'*E. leptochila* (Kümpel, 1987), elle fut assez rapidement élevée au rang d'espèce par son descripteur (Kümpel, 1996). Nous avons signalé sa présence en Lesse et Lomme dès 1995, sous l'appellation *E. leptochila* (Delvaux de Fenffe & Tyteca, 1995), mais peu après, nous suivions l'opinion selon laquelle elle devait être considérée au rang d'espèce (Tyteca et al., 2001), et c'est à ce rang que, depuis ce moment, nous l'incorporons parmi les espèces d'orchidées présentes en Lesse et Lomme, tant sa singularité par rapport aux taxons de son genre est importante. Cependant, l'avis n'est pas unanime, et dès qu'on quitte la Lesse et Lomme, les avis sont moins tranchés, ce qui justifie que divers auteurs la considèrent au rang de simple variété (Gévaudan, 1999). *E. neglecta* n'est pas rare en Lesse et Lomme : on la retrouve dans une grande partie des hêtraies et chênaies-charmaies calcicoles, où elle a tendance à supplanter, par son abondance (variable suivant les années), l'Épipactis à feuilles larges dans les bois calcicoles. Son habitat s'arrête cependant à cela, alors qu'*E. helleborine* est beaucoup plus éclectique quant à ses préférences écologiques.

Observations

Nouvelles découvertes de populations d'Épipactis purpurata

Depuis sa découverte en 2001 en Lesse et Lomme, l'Épipactis pourpre a fait l'objet de nouvelles observations quasi chaque année. Un inventaire en est donné dans Tyteca (2021). La Figure 1 montre le résultat des prospections systématiques effectuées en 2020 et 2021 (à l'exception des populations de Villers-sur-Lesse, au nord). Comme déjà remarqué (Tyteca, 2022), l'ensemble des localités montre une remarquable répartition sur le rebord nord des tiennes entourant le Tienne du Roptai, central, constitué essentiellement de calcaires du Givetien (bien visible à la Figure 1, entre les villages de Lavaux-Ste-Anne et Ave-et-Auffe), qui lui n'abrite pas de population d'Épipactis pourpre. Les tiennes périphériques, quant à eux, se trouvent sur une roche-mère du Frasnien et sont constitués de schistes calcarifères, ce qui leur procure de meilleures capacités de rétention en eau. Ces caractéristiques (rebord nord ; sols à meilleure rétention en eau ; forêts anciennes en équilibre avec les conditions écologiques locales) fournissent les conditions qui conviennent particulièrement bien au maintien de l'espèce. Une photo de la Figure 2 (2a) montre l'Épipactis pourpre dans sa station de Rauhisse, en Lesse et Lomme.

Hybrides entre Epipactis purpurata et E. helleborine

Dans une de ses stations du Bois de Rauhisse (voir Fig. 1), une partie importante (± 60 pieds) de la population d'*E. purpurata* occupe une plantation d'épicéas, où il cohabite avec l'Épipactis à feuilles larges (*E. helleborine*). C'est le seul endroit de la région, à notre connaissance, où l'on retrouve côte à côte d'aussi importants groupes des deux espèces, ce qui évidemment va favoriser la formation d'hybrides, trouvés pour la première fois, en Lesse et Lomme, ici en 2021. Cet hybride (baptisé *Epipactis x schulzei* P. Fourn. 1928) avait déjà été signalé dans l'Entre-Sambre-et-Meuse (Deflorenne & Duvignaud, 1987 ; Deflorenne, 2013). On peut en voir des illustrations sur les photos de la Figure 2 (2b et 2c).

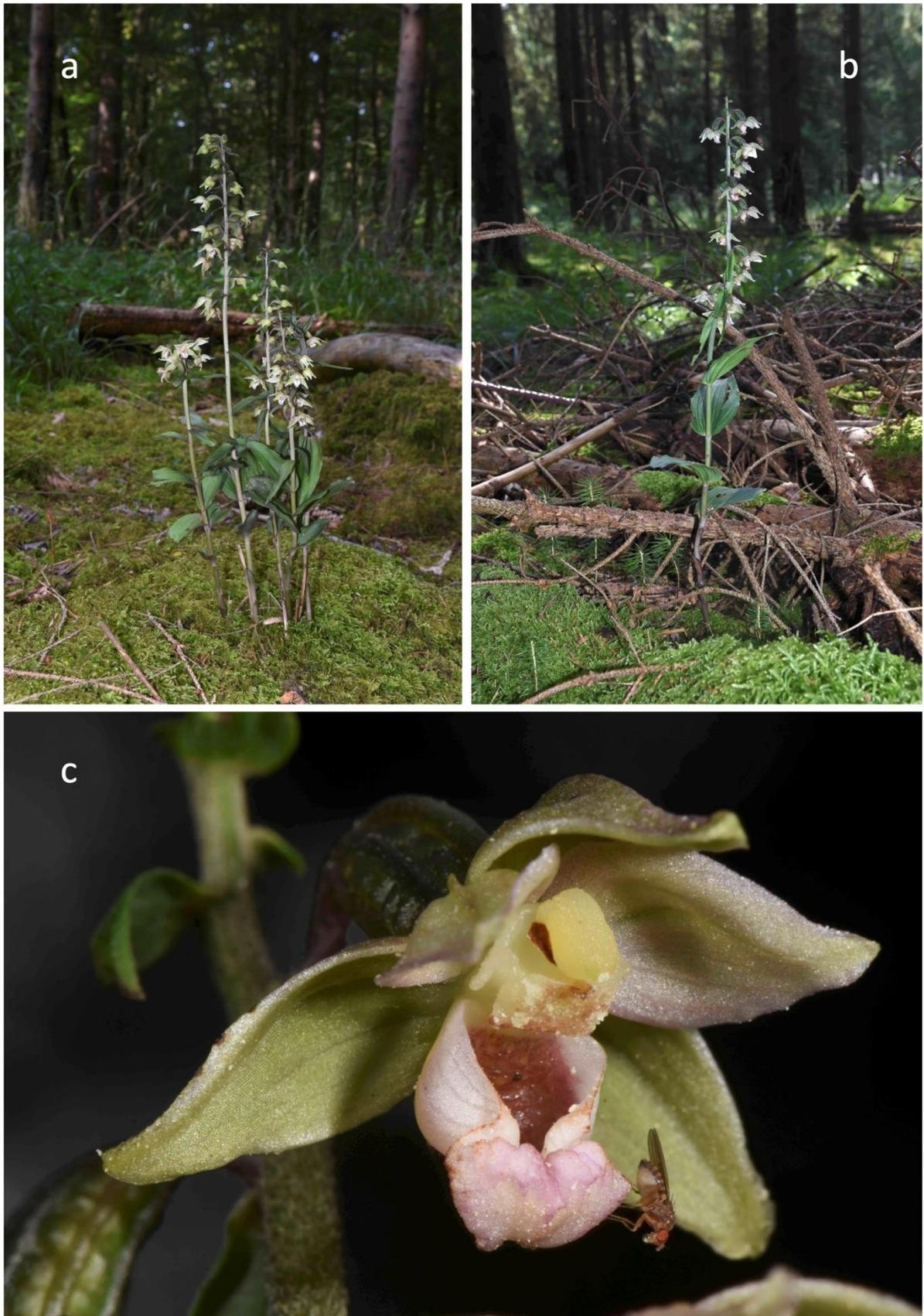


Fig. 2. *Epipactis purpurata* et son hybride avec *E. helleborine* (*E. x schulzei*), Rauhisse, 13 août 2021 ; a : *E. purpurata* ; b et c : *E. x schulzei*.

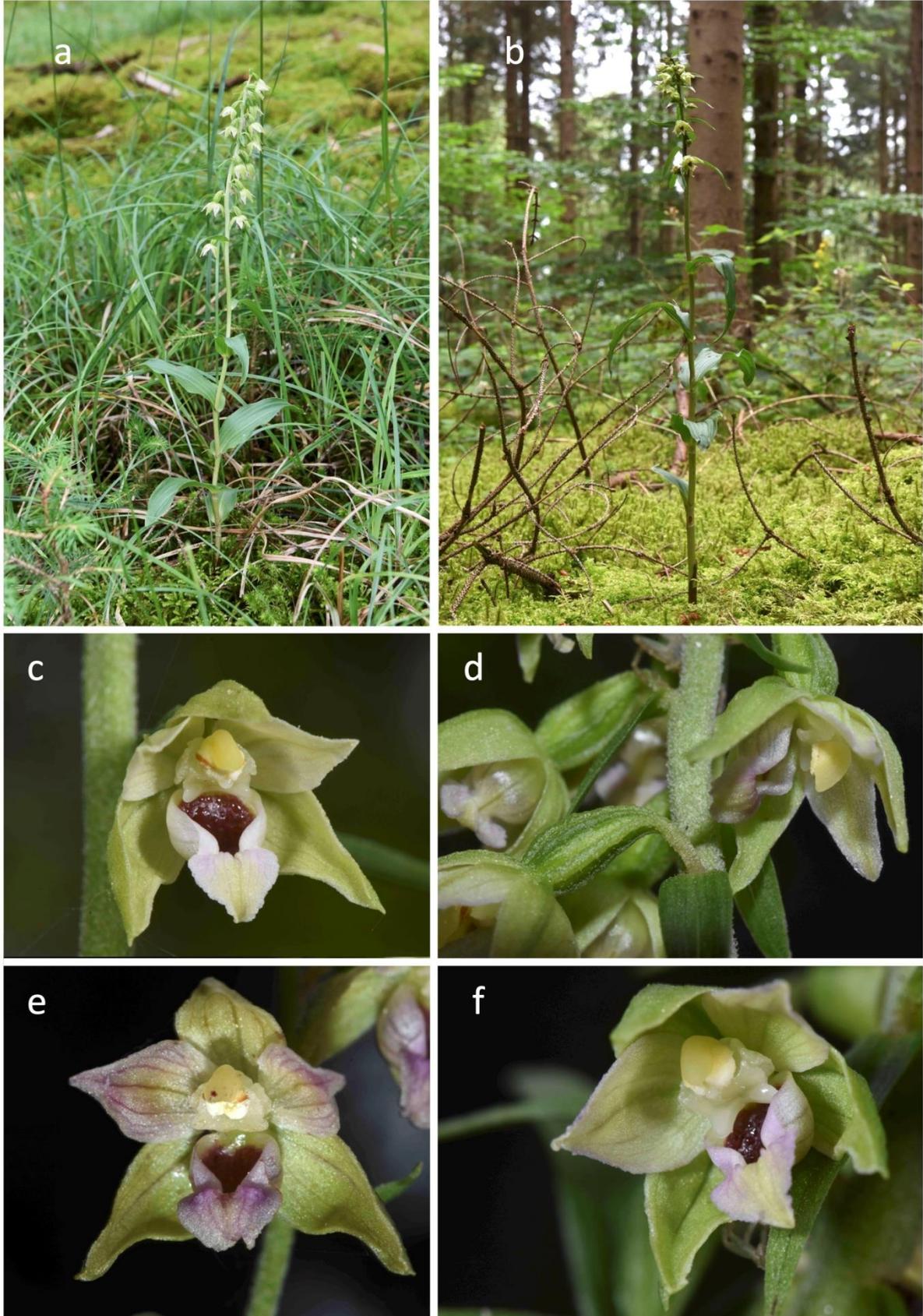


Fig. 3. *Epipactis muelleri* et formes hybrides avec *E. helleborine* (*E. x reinekei*), Sur Haut ; **a**, **c**, et **d** : *E. muelleri* (**a** et **d**, 15 juillet 2020 ; **c**, 10 juillet 2021) ; **b**, **e** et **f** : *E. x reinekei*. (**b** et **f**, 17 juillet 2016 ; **e**, 28 juillet 2021).

Variations morphologiques chez *Epipactis muelleri*

Végétativement parlant, l'Épipactis de Müller varie peu, avec ses feuilles allongées, retombantes, à bords ondulés, souvent nombreuses (Fig. 3a). La fleur varie assez peu également, assez typique avec son périanthe vert pâle, son labelle généralement blanc, à épichile quasi dépourvu de gibbosités, court et large, l'hypochile présentant une poche nectarifère souvent rougeâtre. Il y a cependant des variations, affectant notamment le gynostème. Buttler (1991) décrit deux types de gynostème : le « type 1 », que l'on peut considérer comme « normal » par rapport aux standards que l'on observe le plus souvent chez les *Epipactis*, avec le stigmatte incliné vers le bas, permettant de recevoir le pollen transporté par les insectes ; la présence d'un clinandre sur lequel reposent les pollinies ; enfin, généralement, une glande du rostellum fonctionnelle (Fig. 3c et f) ; alors que chez le « type 2 », le stigmatte est rabattu en arrière, impliquant l'absence de clinandre et de glande du rostellum, et forçant le contact direct des pollinies avec le stigmatte (autopollinisation obligatoire – Fig. 3d et e). En 2021, nous avons pu relever que les deux types pouvaient s'observer, le type 1 apparaissant plutôt en début de floraison et plutôt dans le bas de l'inflorescence, ce qui rejoint les observations faites sur des plantes françaises par Scappaticci & Démares (2003).

Les variations peuvent affecter également les couleurs des fleurs : on retrouve parfois, chez des individus paraissant normaux, des fleurs où la coloration du labelle se teinte de rose ou de rouge (Fig. 3e). Il se pourrait que cette particularité traduise une influence de l'introggression par l'Épipactis à feuilles larges (*E. helleborine*), souvent présente dans les stations d'*E. muelleri*, comme nous allons en discuter dans le paragraphe suivant.

Hybrides d'*Epipactis muelleri* avec *E. helleborine*

E. muelleri, à écologie étroite (plante de lisière, calcicole) se trouve souvent en compagnie d'*E. helleborine*, ubiquiste, de sorte qu'on observe de temps à autres des hybrides entre les deux espèces (*E. x reinekei* M.Bayer 1986). Cet hybride existe au moins sur les sites de Boton, du Tienne Saint-Inal, du Maupas, ainsi que sur le site de Sur Haut, où l'on observe plusieurs formes de cet hybride, que nous allons décrire quelque peu (voir Fig. 3b, e et f). Outre les hybrides possibles qui se traduisent uniquement par une légère coloration du labelle (voir paragraphe précédent), nous avons au site de Sur Haut des individus « plus franchement » hybrides, présentant un aspect robuste, avec un port de la plante tendant vers celui d'*E. helleborine*, des labelles avec un épichile présentant une ébauche de gibbosités, une glande du rostellum paraissant fonctionnelle, ainsi qu'un pédicelle de l'ovaire légèrement teinté de violet (Fig. 3b et f). La formation de tels hybrides peut sembler difficile, voire impossible, si on considère le caractère strictement autogame d'*E. muelleri*, mais l'aspect « strict » ne l'est sans doute pas tant que cela, si on considère l'existence d'individus d'*E. muelleri* à rostellum fonctionnel (voir plus haut), mais aussi la possibilité pour la plante d'importer des pollinies d'*E. helleborine*, peu après l'ouverture de la fleur, avant que les pollinies d'*E. muelleri* ne soient tombées sur le stigmatte.

L'énigme de l'« épipactis femelle » et sa solution possible : hybridation entre *E. muelleri* et *E. neglecta* ?

Venons-en à la quatrième des espèces d'*Epipactis* évoquées dans cet article, *E. neglecta*, l'Épipactis négligé. Comme indiqué précédemment, il est sans doute une figure caractéristique des bois calcicoles de la région, au même titre que le Céphalanthère pâle (*Cephalanthera damasonium*) ou la Néottie nid d'oiseau (*Neottia nidus-avis*), et sans doute bien plus que l'Épipactis à feuilles larges (*E. helleborine*) qui est nettement plus éclectique. L'Épipactis négligé se rencontre en de nombreux endroits de Lesse et Lomme. Il est typique avec sa floraison précoce, qui précède d'environ trois semaines celle d'*E. helleborine*, son aspect toujours un peu « maladif », avec une tige flexueuse et des feuilles vert clair, molles, retombantes (Fig. 4a), avec enfin son labelle dont l'épichile est incurvé vers l'arrière, de façon typiquement asymétrique, avec un étranglement très étroit à la jonction avec l'hypochile (Fig. 4c). Le gynostème est plutôt de type 1 (voir plus haut), mais les pollinies sont pulvérulentes et la glande du rostellum se dessèche vite, laissant les pollinies tomber sur le stigmatte, de sorte que l'autopollinisation est fréquente, mais pas exclusive (allogamie facultative), impliquant qu'il puisse y avoir introggression par *E. helleborine*, ce qui est responsable de la mention fréquente d'*E. x stephensonii* Godfrey 1933 dans la région (p.ex. Delforge, 2021).

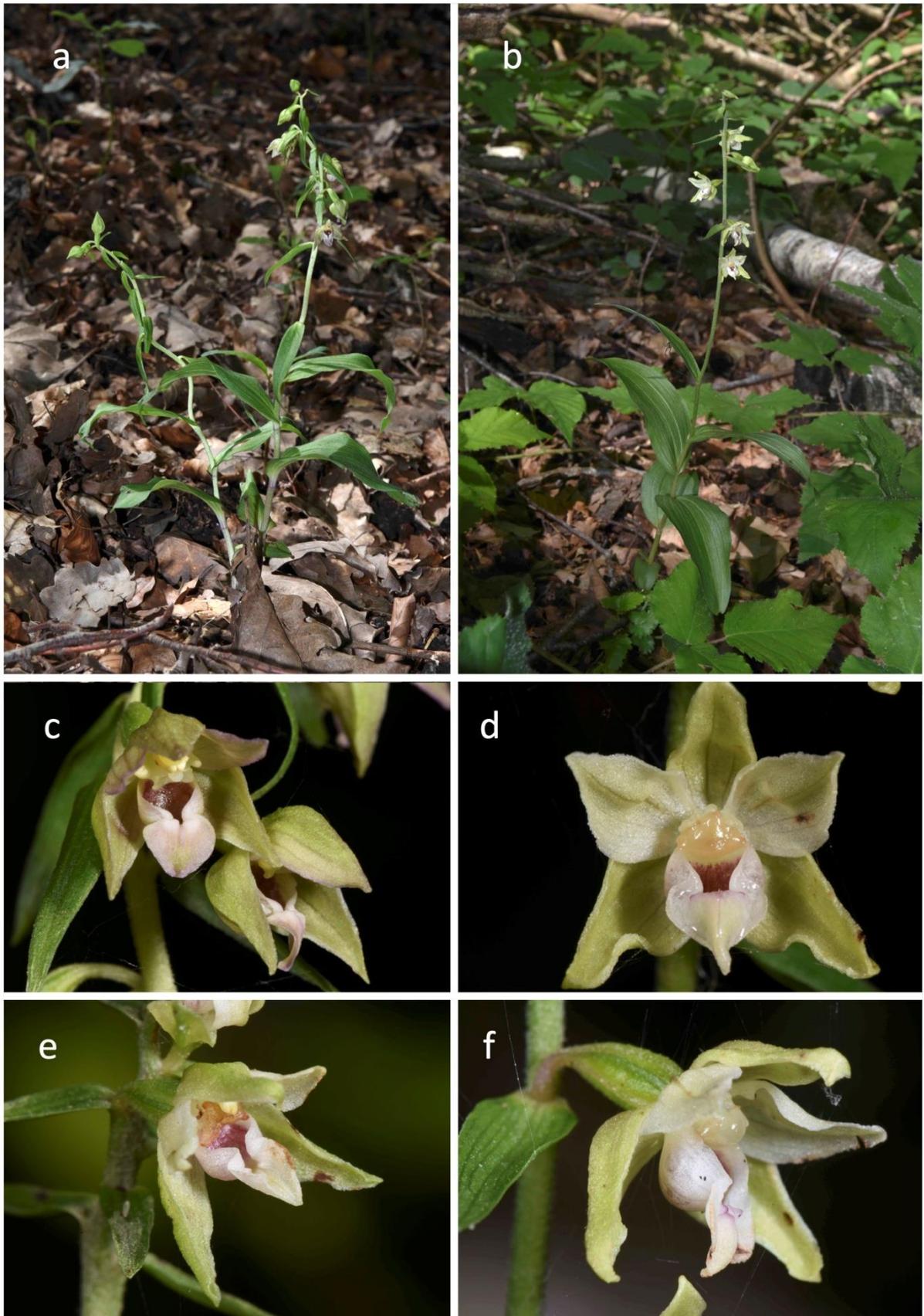


Fig. 4. *Epipactis neglecta* et l' « épipactis femelle », Sur Haut ; a et c : *E. neglecta*, 10 juillet 2021 ; b, d et f : « épipactis femelle », 18 juillet 2021 ; e : plante probablement hybride entre *E. neglecta* et *E. muelleri* (voir texte), 18 juillet 2021.

Mais le dernier cas que nous voudrions évoquer dans cet article part de la découverte, en 2007, d'une plante tout à fait énigmatique, dans une population où l'on rencontre trois espèces d'*Epipactis* : *E. helleborine*, *E. muelleri* et *E. neglecta*, au site de Sur Haut, dont on vient de parler (Tyteca, 2009a, 2021). En juillet 2007, en effet, je découvrais une plante remarquable, dont la principale caractéristique est qu'elle n'avait absolument aucune anthère, et dont les fleurs étaient donc exclusivement pourvues de stigmates. Cette particularité, visible en 2007, qui m'avait fait appeler la plante l'« épipactis femelle », a été revue en 2009, vraisemblablement sur la même plante, accompagnée d'un individu plus petit (Tyteca, 2009a, b). S'en sont suivies des années sans que réapparaisse cette plante ... jusqu'à ce qu'on l'observe à nouveau en 2021 (Fig. 4b, d et f) : il est possible qu'il s'agisse encore de la même plante, sans certitude, les observations de 2007 et 2009 n'ayant pas pu être accompagnées de pointages par GPS.

Décrivons quelque peu cette plante énigmatique (Fig. 4b, d et f) : ses fleurs portaient des stigmates comme il se doit, mais absolument pas d'anthère : donc pas de rostellum, pas de clinandre, mais surtout pas de pollinies ! Tentant de l'attribuer à l'une ou l'autre espèce, je devais me rendre compte que c'était une tâche impossible : « ... épichile non rabattu en arrière (ce qui serait typique d'*E. leptochila*), zone nectarifère de l'hypochile de couleur rouge (aspect plutôt rencontré chez *E. muelleri*), pédicelle de l'ovaire teinté de violet (plutôt caractéristique d'*E. helleborine* !), outre l'extrême blancheur du labelle. Les caractéristiques foliaires brouillent elles aussi l'identification : elles sont à la fois plus petites que chez *E. helleborine*, plus larges que chez *E. muelleri*, plus nombreuses et plus foncées que chez *E. neglecta* ... » (Tyteca, 2009a). La plante de 2021 montrait exactement les mêmes caractéristiques.

Ayant montré la plante lors d'une séance d'hiver de la Section Orchidées d'Europe, une hypothèse a été émise par Pierre Devillers : d'après lui, il pouvait s'agir d'un hybride entre l'Épipactis négligé (*Epipactis neglecta*) et l'Épipactis de Müller (*E. muelleri*), toutes deux présentes sur le site. Et de fait, en cette même année 2021, à faible distance, un autre individu était visible, présentant la majorité des mêmes caractéristiques (Fig. 4.e), mais qui, lui, présentait un gynostème plus ou moins normal. Cette hypothèse hybride est tout à fait plausible (voir les descriptions plus haut), et l'hybride en question mériterait d'être décrit (il est, à ma connaissance, inédit) ; mais je m'abstiendrai de donner un nom formel (conforme aux règles de nomenclature) à cette plante, pour deux raisons : d'une part, son identité devrait être confirmée par des tests génétiques (l'intervention d'*E. helleborine* n'étant en effet pas à exclure), et d'autre part, j'ai déjà exprimé ma réticence à nommer des hybrides (Tyteca, 1990). Je me contenterai donc de l'appeler familièrement l'« épipactis femelle », et s'il fallait vraiment lui donner un nom formel, alors va pour « *Epipactis femina* », sans qu'il soit nécessaire que ce nom passe à la postérité ... Traitez-le de « nom invalide », de « nomen nudum », ... je n'en ai cure, pour le dire poliment !

Discussion et conclusions

Des découvertes restent possibles en Lesse et Lomme, encore à l'heure actuelle. Les représentants de certains genres d'orchidées sont bien délimités et leurs populations bien connues et localisées ; de nouvelles découvertes sont peu probables. Il en va ainsi, par exemple, des genres *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Ophrys* ... quoique, dans le dernier cas, *Ophrys* nous a encore apporté une surprise de taille, avec la découverte d'une petite population bien implantée, connue depuis 2014, constituée exclusivement d'hybrides entre *O. fuciflora* et *O. apifera*, au Gros Tienne de Lavaux-Ste-Anne. Cette population se maintient bon an mal an, comportant toujours une petite dizaine de pieds souvent vigoureux, qui fleurissent avant les deux espèces parentes (voir p.ex. Tyteca, 2015). Tout se passe comme s'il s'agissait de l'apparition d'une espèce nouvelle. Mais le risque que cela n'aboutisse pas est la sur-fréquentation du site : chaque année des pieds de cette plante sont piétinés ou écrasés par des hordes d'« orchidolâtres », en général bien intentionnés mais maladroits ou peu attentifs.

Par rapport aux genres cités plus haut, le genre *Epipactis* se révèle plus prolifique, tant par la découverte récente de nouveaux taxons longtemps restés méconnus (*E. muelleri*, *E. neglecta*, *E. purpurata*, *E. microphylla*) que par la détection de plantes hybrides ou particulières à plus d'un autre titre, qui constituaient un des objets de cet article. L'habitat de prédilection des *Epipactis* est plutôt forestier, et c'est peut-être là l'explication : alors que les plantes de pelouses ou de prairies sont de plus en plus confinées dans des habitats réduits en taille, sans possibilité d'extension et avec des échanges génétiques plutôt limités, il n'en va pas de même pour l'habitat forestier, qu'il soit en zone protégée ou non, pourvu que les conditions d'exploitation restent dans des limites permettant le maintien et le développement des espèces herbacées sciaphiles. Les espaces sont en général plus importants, et les forêts « communiquent » entre elles de bien des façons, permettant une plus grande circulation des espèces végétales et animales associées, de même que des échanges génétiques plus nombreux et plus efficaces. Ainsi, les barrières en action pour des espèces des genres cités plus haut sont bien moins effectives dès lors qu'il s'agit du genre *Epipactis*.

Une dernière remarque doit être formulée, qui va dans le même sens que les facteurs que l'on vient d'énumérer, favorisant le développement et les échanges génétiques. Alors que l'habitat « normal » des épipactis se trouve plutôt dans les forêts de feuillus, ou en périphérie pour l'*Épipactis* de Müller, nous avons rencontré plusieurs cas, décrits plus haut, où les plantes se retrouvaient et prospéraient dans des habitats où les espèces dominantes (arbres) étaient des conifères, en l'occurrence des plantations d'épicéas. Deux des hybrides commentés dans cet article se trouvaient d'ailleurs dans de telles situations (hybrides d'*E. helleborine* avec, d'une part, *E. purpurata*, et d'autre part, avec *E. muelleri*). Ces habitats sont en principe hautement artificiels ; dans le cas de la pessière abritant *E. muelleri* et son hybride, on pourrait même dire contre nature, l'épicéa n'étant pas ici « en station », parce qu'à basse altitude, sur une roche mère calcaire. Cela n'empêche que les populations d'*Epipactis* (de même que les autres orchidées qu'on y trouvait) y trouvaient les conditions nécessaires à leur développement et à leur reproduction. Les plantations d'épicéas peuvent donc, au moins temporairement, offrir des habitats de substitution à nos orchidées, sans qu'il faille pour cela absolument plaider pour leur protection, voire pour la mise en place de nouvelles plantations, si tant est que l'on plaide plutôt actuellement en sens inverse, pour un retour aux forêts naturelles de feuillus, constituant l'habitat de base pour nos épipactis.

Remerciements

Cet article a grandement bénéficié de la collaboration et de discussions avec les Naturalistes de la Haute-Lesse, en particulier Marc Paquay, ainsi qu'avec des collègues orchidologues comme Pierre Devillers et Jean-Louis Gathoye.

Bibliographie

- Buttler, K.P., 1991. Field guide to orchids of Britain and Europe. Swindon, Crowood Press.
- Crépin, F., 1883. Manuel de la flore de Belgique. 10^{ème} éd. Liège, Desoer.
- Deflorenne, P., 2013. Les orchidées de l'Entre-Sambre-et-Meuse (Première partie). La Grièche, feuille de contact de la Cellule Ornithologique du sud de l'Entre-Sambre-et-Meuse, n° 31 : 2-64.
- Deflorenne, P. & Duvignaud, J., 1987. Présence en Belgique et dans le nord de la France de l'hybride *Epipactis helleborine* x *E. purpurata*. *Dumortiera* 39 : 26-27.
- Delforge, P., 2021. Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 3^{ème} éd. Paris, Delachaux & Niestlé.
- Delvaux de Fenffe, M.-C. & Tyteca, D., 1995. Nouvelles stations d'*Epipactis leptochila* (Godf.) Godf. en Caléstiennne centrale. *Les Naturalistes belges* 76 (Orchid. 8): 124-127.
- GeoCzech, 2021. MyGeodata Cloud. Coordinate system transformation of value pairs on-line (cs2cs). <https://mygeodata.cloud/converter/gpx-to-xlsx>.
- Gévaudan, A., 1999. *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery – Variabilité des populations des Alpes et du Jura français, considérations systématiques et taxonomiques. *Les Naturalistes belges* 80 (Orchid. 12): 343-371.
- Kümpel, H., 1987. Nachtrag zur Kenntnis von *Epipactis leptochila* (Godf.) Godf. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR* 15: 58.
- Kümpel, H., 1996. Die wildwachsenden Orchideen der Rhön. Jena, Gustav Fischer.
- Limbourg, P., 2001. Samedi 18 août : Prospection botanique à Wellin et à Lavaux-Ste-Anne (I.F.B. J6-33-31). *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* 202: 87.
- Scappaticci, G. & Démares, M., 2003. Le genre *Epipactis* Zinn (Orchidales, Orchidaceae) en France et sa présence en région lyonnaise. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* 72 (3) : 69-115.
- Tyteca, D., 1983. Coup d'œil sur les orchidées indigènes. *Parcs Nat.* 38 (1): 37-57.
- Tyteca, D., 1990. Orchidées du Portugal – Un remarquable *Ophrys* hybride. *L'Orchidophile* 21 (94) : 205-209.
- Tyteca, D., 2001. Un (ou deux ?) *Epipactis* nouveau(x) en Lesse-et-Lomme. Annexe au compte rendu de la sortie du 18 août 2001. *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* 202: 88-92.
- Tyteca, D., 2008. Atlas des orchidées de Lesse et Lomme. Gembloux, Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement (Série Faune – Flore – Habitats n° 3).
- Tyteca, D., 2009a. Nouvelles de nos orchidées – Compte rendu d'observations peu banales d'orchidées en Lesse et Lomme, 2007 – 2009. *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* n° 250 : 20-28.
- Tyteca, D., 2009b. Nouvelles de nos orchidées – Compte rendu d'observations peu banales d'orchidées en Lesse et Lomme, 2007 – 2009. Matériel supplémentaire. Naturalistes de la Haute-Lesse. Publications. [/https://naturalistesdelahautelesse.be/Publications/Nouvelles_de_nos_orchidees.pdf](https://naturalistesdelahautelesse.be/Publications/Nouvelles_de_nos_orchidees.pdf).
- Tyteca, D., 2015. Evolution récente des populations et habitats d'orchidées en Lesse et Lomme (2008-2014). *Les Cahiers des Naturalistes de la Haute-Lesse* N° 6 : 1 + 41 pp.
- Tyteca, D., 2021. Chronique des *Epipactis* de Lesse et Lomme. *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* n° 316 : 26-36.
- Tyteca, D., 2022. Observations d'orchidées en Lesse et Lomme pendant les périodes de confinement ; nouvelles observations sur l'épipactis pourpre. *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* n° 317 : 45.
- Tyteca, D., Devillers-Terschuren, J. & Devillers, P., 2001. *Epipactis neglecta* (Kümpel) Kümpel en Caléstiennne centrale (Belgique). *Les Naturalistes belges* 82 (Orchid. 14): 105-109.