

Les nigritelles de l'Est de l'Autriche et des Dolomites

Martine et Olivier GERBAUD*

Résumé.– Les nigritelles (genre *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) de l'Est de l'Autriche et des Dolomites sont étudiées. Pour mieux découvrir aussi ces régions, chaque taxon est présenté dans une station typique : autant d'étapes d'un long périple depuis les environs de Salzbourg jusqu'à Madonna di Campiglio.

Mots clés.– Flore d'Autriche ; Flore des Dolomites (Italie) ; *Orchidaceae-Orchideae* ; *Gymnadenia* ; *Nigritella* ; *Gymnadenia archiducis-joannis* ; *G. austriaca* ; *G. buschmanniae* ; *G. dolomitensis* ; *G. lithopolitana* ; *G. rhellicani* ; *G. rubra* ; *G. stiriaca* ; *G. widderi*.

Abstract.– Species of section *Nigritellae* (genus *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) from eastern Austria and from the Dolomites are studied. In order to better appreciate these regions too, each species is presented in a typical locality : so many stops for a long trip from the surroundings of Salzburg to Madonna di Campiglio.

Key words.– Flora of Austria ; Flora of Dolomites (Italy) ; *Orchidaceae-Orchideae* ; *Gymnadenia* ; *Nigritella* ; *Gymnadenia archiducis-joannis* ; *G. austriaca* ; *G. buschmanniae* ; *G. dolomitensis* ; *G. lithopolitana* ; *G. rhellicani* ; *G. rubra* ; *G. stiriaca* ; *G. widderi*.

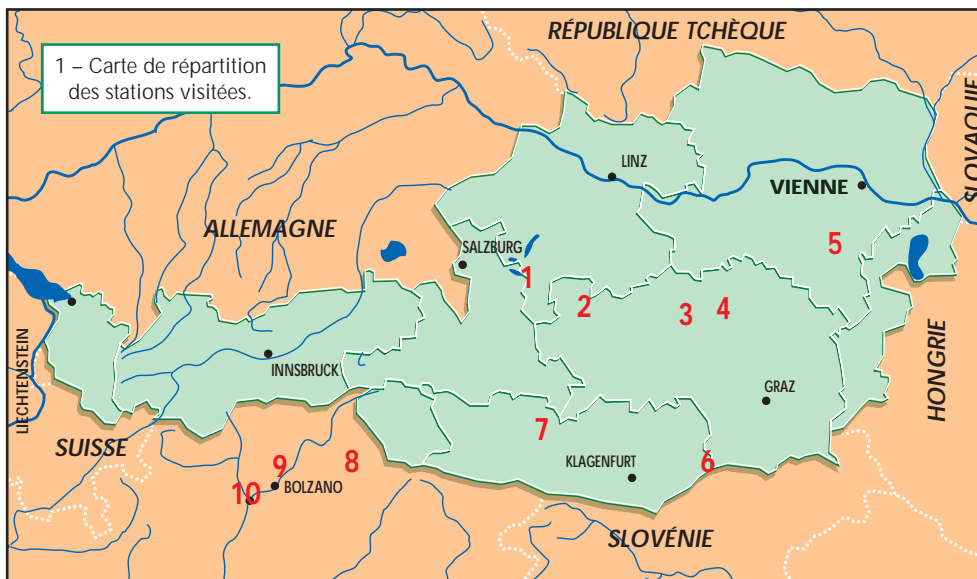
Zusammenfassung.– Die Nigritellen (Gattung *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) Ost-Österreichs und der Dolomiten werden vorgestellt. Um auch einen Eindruck von der Gegend zu vermitteln, wird jedes Taxon in einer charakteristischen Umgebung gezeigt, jeweils als Etappe einer langen Rundreise von der Umgebung Salzburgs bis nach Madonna di Campiglio.

Martine et Olivier GERBAUD, tous deux passionnés par les orchidées européennes et particulièrement par les nigritelles dont ils sont des spécialistes bien connus, nous entraînent pour une longue et passionnante promenade orchidologique dans les Alpes orientales, à la découverte de neuf espèces de leur genre préféré ; cette première partie nous amènera dans les Alpes d'Autriche où nous ferons la connaissance de sept espèces, certaines très rares : une bonne mise en bouche en attendant la deuxième et dernière partie (qui paraîtra dans le prochain numéro) où nous rejoindrons l'Italie avec deux espèces supplémentaires ; des informations récentes sur la taxonomie des nigritelles ainsi qu'une bibliographie fournie termineront ce voyage initiatique.

INTRODUCTION

Les Dolomites et l'Est des Alpes, en particulier leur partie autrichienne, sont réputés pour la richesse de leur flore qui comporte aussi de nombreuses endé-

miques. Les orchidées n'échappent pas à cette particularité, tout spécialement les nigritelles. En effet, dans des sites pour la plupart magnifiques de ces régions, pas moins de neuf d'entre elles peuvent être rencontrées. Deux sont uniquement



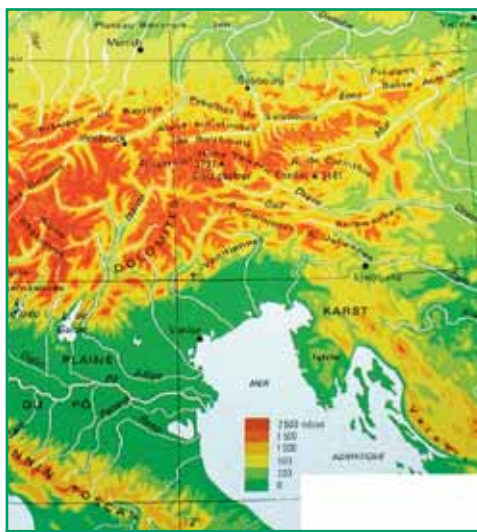
connues d'Autriche [*Gymnadenia archiducis-joannis* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein et *G. stiriaca* (K. Rechinger) Teppner & E. Klein], deux autres seulement (probablement) des Dolomites [*G. dolomitensis* Teppner & E. Klein et *G. buschmanniae* (Teppner & Ster) Teppner & E. Klein], une cinquième de part et d'autre de la frontière entre l'Autriche et la Slovénie [*G. lithopolitanica* (Ravnik) Teppner & E. Klein] et les autres [*G. austriaca* (Teppner & E. Klein) P. Delforge, *G. rhellicani* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein, *G. rubra* Wettstein et *G. widderi* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein] ont été signalées de plusieurs pays (GRÜNANGER 2001, VÖTH 2004 et NEWGER 2000 à 2002).

Sans revenir sur les raisons qui nous conduisent à rapporter les nigritelles dans le genre *Gymnadenia* (considérations génétiques et mentions régulières d'hybrides; consulter par exemple, à ce sujet, GERBAUD 1998), nous souhaitons présenter ici ces joyaux de l'orchidoflore alpine tout en incitant le lecteur à partir à leur découverte en des lieux majestueux. À cet effet, nous avons choisi d'associer chaque taxon (ainsi que les variétés de couleur de *G. rhellicani*) à un site particulier, assez sou-

vent son *locus classicus*¹⁾. L'ensemble forme un itinéraire en dix étapes (Fig. 1) passant (en citant les massifs dans un sens large; voir la Fig. 2) par les Préalpes de Salzbourg (au Schafberg), puis, plus à l'est, par les Préalpes d'Autriche (à la Tauplitzalm, au Trenchtling, à l'Aflenzer Bürgeralm et au Schneeberg), ensuite, vers le sud, par les Karawanken (à la Petzen), puis, en revenant vers l'ouest, par les Alpes Noriques (à l'Heiligenbachalm) et enfin, pour finir plus au sud-ouest en Italie, par les Dolomites orientales (au Passo di Limo et à la Seiser-Alm) et occidentales (à Le Crosette dans le Gruppo di Brenta). Pour toutes ces étapes, une orientation bibliographique est par ailleurs proposée en fin de chaque chapitre.

Chacune des nigritelles rencontrées fera l'objet d'une description aussi synthétique que possible en insistant surtout sur les caractères qui la singularisent. Ce sont presque toujours les caractéristiques du labelle qu'il conviendra d'apprécier, notamment sa couleur et sa forme. De ce fait, il nous semble important de rappeler

¹⁾ *Locus classicus*: littéralement, "localité classique", c'est-à-dire le lieu géographique de référence de l'espèce décrite.



2 - Cartographie physique de l'Est des Alpes.

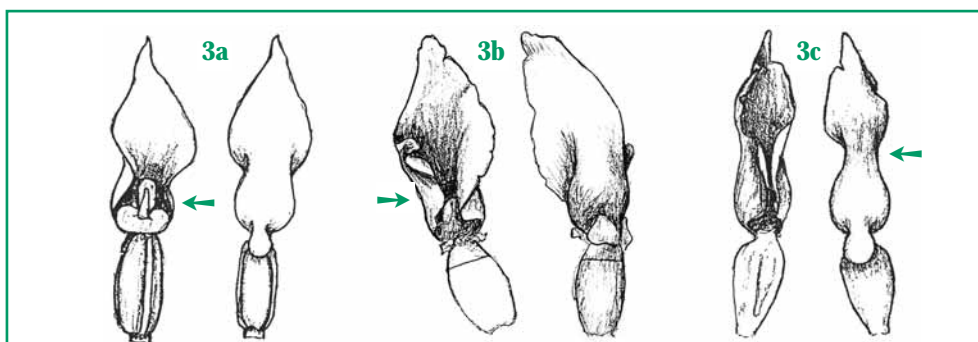
que ce labelle est composé d'une partie basale ventrue et d'un segment distal pointu entre lesquels existe un rétrécissement lié à la présence d'un ensellement dorsal plus ou moins important. Ce rétrécissement est donc plus facile à observer au verso du labelle (il est situé à 2-3,5 mm de l'extrémité proximale de ce dernier, éperon non compris) mais il reste cependant visible sur le recto bien que souvent caché par les autres pièces du périanthe et par l'orientation un peu oblique de cette partie du labelle. Cette zone rétrécie est cependant primordiale :

c'est en effet là, et non sur son long segment distal ou sur sa partie basale toujours courte, que l'on pourra apprécier, de face, l'état d'enroulement du labelle en observant ses bords qui pourront être éloignés (le labelle est alors plutôt ouvert), rapprochés (labelle subtubulé) ou superposés (labelle tubulé) (voir Fig. 3 et aussi BOURNÉRIAS 1998 et GERBAUD 2004). Pour une bonne observation, il convient cependant de faire abstraction des fleurs les plus inférieures : chez tous les taxons, leurs labelles ont tendance à perdre cet enroulement et donc à s'ouvrir avec l'avancement de la floraison !

Remarque: les numéros des paragraphes qui suivent correspondent à ceux des stations pointées sur la carte de la Fig. 1.

1. Le Schafberg (Autriche; province de Salzbourg) et *Gymnadenia stiriaca* (K. Rechinger) Teppner & E. Klein [= *Nigritella stiriaca* (K. Rechinger) Teppner & E. Klein] (Figures 4 à 6)

Le Schafberg, qui culmine à 1783 m, appartient au massif Hölleengebirge, dans le Salzkammergut salzbourgeois (Préalpes autrichiennes à l'est de Salzbourg). À partir de St. Wolfgang, un pittoresque train à crémaillère permet d'approcher le sommet de cette montagne pratiquement cernée



3 - Quelques exemples du labelle chez les nigritelles : à gauche, vue du verso (face interne) et à droite vue du recto (face externe) ; la flèche indique l'emplacement de l'ensellement, ± prononcé selon les espèces.

3a. Labelle très ouvert de *G. austriaca*, à sommet en pointe aiguë ± déviée, peu ensellé et aux bords écartés ventralement vers le tiers inférieur. **3b. Labelle subtubulé** de *G. corneliana*, à ensellement dorsal marqué et aux bords assez rapprochés ventralement vers le tiers inférieur. **3c. Labelle tubulé** de *G. gabasiana*, à ensellement dorsal marqué et aux bords rapprochés se touchant ou se recouvrant ventralement vers le tiers inférieur (dessins de D. ERNET).

par trois grands lacs (Wolfgangsee, Mondsee et Attersee). En redescendant de la gare supérieure vers la gare intermédiaire de ce funiculaire, plutôt à l'ouest de la prairie alpine, il nous a été possible de découvrir, le 12 juillet dernier, d'abord dans le brouillard, puis sous quelques rayons de soleil, le remarquable *Gymnadenia stiriaca* (cependant en fin de floraison) accompagné de *G. austriaca*, *G. rhellicani*, *Traunsteinera globosa*, *Orchis mascula* subsp. *signifera*, *Pseudorchis albida* var. *tricuspis*, *Coeloglossum viride*...

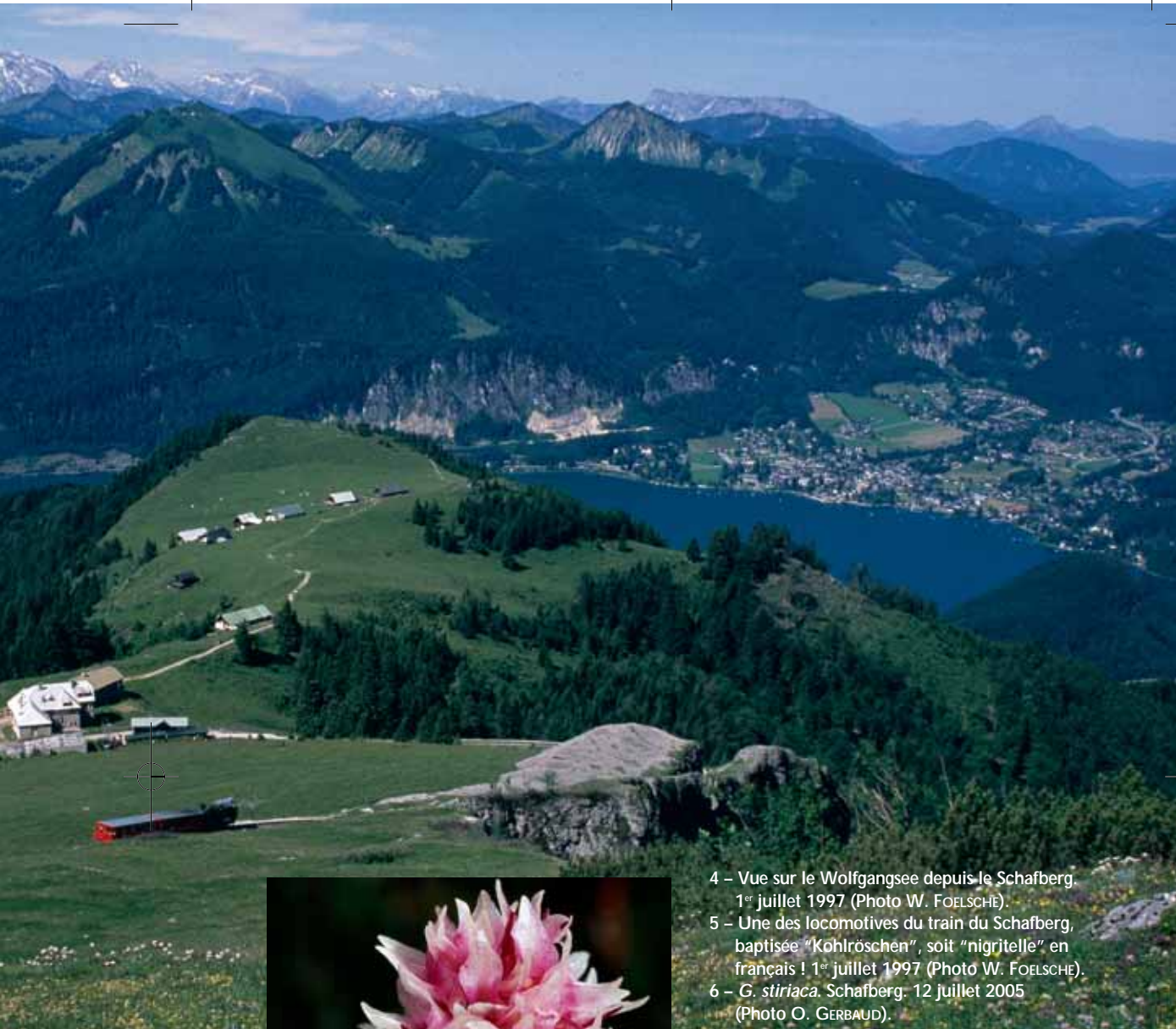
G. stiriaca est une plante aux feuilles graminiformes plutôt larges pour une nigritelle, avec une inflorescence d'abord hémisphérique ou ovoïde puis rapidement ovoïde-allongée à cylindrique. Ses fleurs sont singulièrement bicolores : les divisions du périanthe sont roses à lilas vers la base et progressivement plus claires, voir blanchâtres en allant vers le sommet ; elles se décolorent aussi fortement avec l'anthèse. Le labelle est bien ensellé, tubulé et assez petit, long d'environ 6 mm. Ce taxon apomictique⁽²⁾ (nous reviendrons sur ce caractère dans la discussion finale de cet article) qui exhale une odeur de vanille est assez précoce, notamment en Styrie où il croît en juin dès 1 400 m d'altitude.

G. stiriaca, dont le *locus classicus* se trouve un peu plus au sud-est (au Sarstein, dans le massif de la Dachsteingruppe au-dessus de Bad Aussee), est la plus rare des nigritelles d'Autriche d'où elle est endémique et uniquement connue de rares stations des provinces de Salzbourg, Styrie et Haute-Autriche. En raison d'un surpâturage, il ne reste plus que quelques plantes au Sarstein, et leur découverte nécessite une longue et rude marche d'approche avec un dénivelé d'environ 1 200 m!

¹⁾ *Apomictique* : se dit d'une plante se reproduisant par apomixie. Dans l'apomixie, il n'y a pas de reproduction sexuée : les graines, et donc les embryons, ne proviennent pas d'ovules fécondés.



Bibliographie: BRENDICKE 1987; FOELSCHKE 1990; SCHMID & SCHMID 1998; WITTMANN, TÜRK & ÜBLAGGER 1988.



4 - Vue sur le Wolfgangsee depuis le Schafberg.
1^{er} juillet 1997 (Photo W. FOELSCHÉ).
5 - Une des locomotives du train du Schafberg,
baptisée "Köhlroschen", soit "nigritelle" en
français ! 1^{er} juillet 1997 (Photo W. FOELSCHÉ).
6 - *G. stiriaca*. Schafberg. 12 juillet 2005
(Photo O. GERBAUD).



2. La Tauplitzalm (Autriche; province de Styrie) et *Gymnadenia archiducis-joannis* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein (= *Nigritella archiducis-joannis* Teppner & E. Klein) (Figures 7 à 9)

La Tauplitzalm se présente comme un charmant val haut perché, constellé de cabanes et de chalets privés ou hôteliers et parsemé de petits lacs ; il se gagne par une route à péage aux bordures très fleuries (avec en particulier *Epipactis atrorubens* et de nombreux *Gymnadenia conopsea* et *G. odoratissima*) dont le



7



8



9

7, 8, 9 – Vue sur l'alpage du Lawinenstein (Tauplitzalm). 13 juillet 2005 et
G. archiducis-joannis. Tauplitzalm. 13 juillet 2005 (Photos O. GERBAUD).



départ se situe non loin de Bad Mitterndorf, à l'Est de Bad Aussee. Cet alpage du massif Totes Gebirge (dans le Salzkammergut styrien, en sa limite orientale) dont l'altitude de base avoisine 1 650 m est entouré de sommets où peut croître *Gymnadenia archiducis-joannis*, en particulier sur la crête du Traweng (1 928 m), le *locus classicus* de cette nigritelle. Cependant, le 13 juillet 2005, pour découvrir de nombreux représentants de ce taxon (mais aussi *G. rubra*, *G. conopsea*, *Pseudorchis albida* var. *tricuspidis*, *Coeloglossum viride*...) nos efforts se sont portés sur les prairies alpines situées juste sous et à l'ouest du sommet du Lawinenstein (1 965 m, vers l'ouest de l'alpage).

G. archiducis-joannis possède une inflorescence (hémi)sphérique tendant à s'allonger (subovoïde) en fin de floraison. Curieusement, ses fleurs de couleur chair qui s'éclaircissent avec l'anthèse, ne s'ouvrent pas totalement: le labelle dont l'extrémité sommitale rebique un peu vers le haut, les sépales latéraux un peu écartés, et les autres pièces du périgone aux pointes étirées vers l'avant, restent très compacts et se distinguent difficilement. Le labelle est bien ensellé, fortement tubulé, et grand (7-8 mm de long). Cette plante apomictique, à odeur de vanille, possède des boutons floraux nettement plus foncés que les fleurs épanouies; elle est assez tardive et se rencontre vers 1800-2000 m d'altitude et son aire est restreinte à l'Autriche où elle est quasi endémique de Styrie (Salzkammergut styrien, Totes Gebirge et Eisenerzer Alpen). Une unique plante a cependant été trouvée dans la province de Salzbourg par A. et H. BAUM au sud-est du Gosaukamm.

Bibliographie: TEPPNER & KLEIN 1985a.; BAUM & BAUM 1996; BREGANT & ERNET 1988; BREINER & BREINER 1989.

3. Le Trenchtling (Autriche; province de Styrie) et *Gymnadenia austriaca* (Teppner & E. Klein) P. Delforge [= *Nigritella austriaca* (Teppner & E. Klein) P. Delforge] (Fig. 10)

Reconnaissons tout d'abord qu'il s'agit d'une station que nous n'avons pas eu la chance de parcourir du fait d'un manque de temps et d'une météo très défavorable. Nous la présentons cependant car le Trenchtling est à la fois le *locus classicus* de *Gymnadenia widderi* et de *Gymnadenia austriaca* et que ce dernier est un taxon que nous avons rencontré ici ou là, sans avoir été l'objet d'une recherche sur une station particulière. Située dans le massif de l'Hochschwab-Gruppe, cette montagne, qui culmine à 2 081 m au Hochturm, s'atteint au nord de Graz à partir de Leoben (via Vordernberg plus au nord) ou de



10 - *G. austriaca*. Seiser-Alm. 9 juillet 2004
(Photo O. GERBAUD).

Bruck a. d. Mur (via Pichl-Grossdorf, également plus au nord). Dans les deux cas, il convient de gagner Hieslegg où l'on se gare au restaurant d'altitude. De ce lieu, et au-delà de la forêt que traverse le chemin pédestre qui mène au Trenchtling, il est possible de découvrir assez rapidement *G. austriaca*, puis, plus loin, *G. rubra* et de rares *G. widderi*.

G. austriaca, représenté dans l'Est des Alpes (donc en Autriche et dans les Dolomites) par sa variété *austriaca*, possède une inflorescence hémisphérique à subglobuleuse, plus large que haute mais devenant un peu plus allongée lorsqu'elle est totalement épanouie, comme le montre notre photo. Ses fleurs sont foncées (comme celles de *G. rhellicani*, mais à l'encontre de toutes les autres nigritelles présentées ici), chocolat ou brun rouge à rouge brun (peut-être un soupçon moins rouges que

celles de sa variété occidentale *iberica*?). Le labelle n'est que peu ou guère ensellé, bien ouvert, et particulièrement grand, de 7 à 10 mm de long. Les bractées inférieures ont des bords glabres, dénués de papilles. C'est une plante apomictique assez précocée, fleurissant à peu près en même temps que *G. widderi* et *G. rubra* en un même lieu, dès 1 400 m d'altitude.

G. austriaca var. *austriaca* est pour le moins connu d'Allemagne (Bavière), d'Italie (Dolomites) et d'Autriche; dans ce dernier pays il est assez localisé au centre et à l'est, dans les provinces de Styrie, Carinthie, Tyrol (?), Salzburg et Basse-Autriche et il est absent plus à l'ouest et dans le Nord.

Bibliographie: TEPPNER & KLEIN 1990; ALMERS, NEWGER & WENKER 1996; W. FOELSCHE (communication personnelle).

4. L'Aflenzer Bürgeralm (Autriche; province de Styrie) et *Gymnadenia widderi* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein (= *Nigritella widderi* Teppner & E. Klein) (Figures 11 à 13)

La Bürgeralm est un alpage (et une petite station de ski) situé également dans le massif du Hochschwab. Il peut être gagné à partir d'Aflenz Kurort, au nord de Bruck a. d. Mur et Kapfenberg, soit par une route alpestre, soit par un télésiège mais bien sûr aussi à pied. Le 14 juillet dernier, la route d'accès étant fermée (une nouvelle est actuellement en construction) et le télésiège ayant des heures d'ouverture plutôt restreintes, c'est justement à la force des mollets que nous fûmes contraints de gravir les quelque 800 m de dénivelé pour gagner ce site dans l'espoir d'y découvrir *Gymnadenia widderi*. Du petit hameau assez pittoresque niché au pied de l'Aflenzer Bürgeralm (1 550 m), il est possible de monter directement vers la Schönleiten (1 810 m)

où quelques nigritelles, dont *G. widderi*, sont signalées, notamment sous les remontées mécaniques. Sous un début d'orage, nous n'y avons cependant pas rencontré ce dernier, mais seulement quelques *G. rubra* près de nombreux *G. conopsea* et *Pseudorchis albida* var. *tricuspis*. *G. widderi*, assez rare et accompagné de *G. rubra* et de *G. austriaca* comme autres nigritelles, fut finalement trouvé vers 1 800 m dans une prairie alpine, juste au-delà de l'intersection des chemins se dirigeant vers la Voitsthalerhütte, l'un venant de la Schönleiten, l'autre partant vers l'est dès le hameau de la Bürgeralm.

G. widderi possède une inflorescence hémisphérique à subovoïde, constituée de fleurs rose clair se décolorant assez rapidement avec l'anthèse, les boutons floraux étant déjà d'un rose bien plus foncé que les fleurs; de ce fait, la base de l'épi est plus claire que son sommet. Il est à noter que parfois seules les extrémités des fleurs supérieures sont rosées. Par

contraste avec la couleur des fleurs, les bractées sont très foncées et sont particulièrement visibles en émergeant plus ou moins longuement de l'inflorescence; les plus inférieures sont bordées de papilles assez marquées. Le labelle est ensellé, plutôt ouvert et grand, de 6 à 9 mm de long; sa base est particulièrement ventrue sous l'ensellement, une caractéristique qu'il convient d'apprécier en observant son verso. Cette nigritelle apomictique est une des plus précoces. Elle semble localisée dans le centre de l'Autriche, aux confins de la Styrie, de la

Basse- et de la Haute-Autriche, et possède, comme nous l'avons vu, son *locus classicus* dans ce même massif du Hochschwab, au Trenchtling. Elle est aussi signalée de rares stations d'Allemagne (Bavière) et d'Italie (Abruzzes) mais ceci reste à confirmer par des études plus fines, génétiques en particulier.

Bibliographie: TEPPNER & KLEIN 1985b; ÉRNET & FOELSCHÉ 1991; HUBER 1999; MÜLLER & WUCHERPENNIG 1988; RATINI 2000; ROMOLINI 1999; ROSSI, CAPINERI, TEPPNER & KLEIN 1987.

11, 12, 13 – *G. widderi*. Aflenzer Bürgeralm. 14 juillet 2005 (Photos O. GERBAUD).





14 – Vue sur le Schneeberg.
 15 – *G. rubra*. Schneeberg.
 16 juillet 2005.
 16 – *G. rubra*. Tauplitzalm.
 13 juillet 2005.
 (Photos O. GERBAUD).

5. Le Schneeberg (Autriche; province de Basse-Autriche) et *Gymnadenia rubra* Wettstein [= *Nigritella rubra* (Wettstein) K. Richter] (Figures 14 à 16)

Le Schneeberg, massif situé à l'ouest de Wiener Neustadt, est peut-être le *locus classicus* de *Gymnadenia rubra*, un privilège qu'il partagerait éventuellement avec un autre massif plus occidental et très voisin, la Raxalpe. C'est "la" montagne des viennois et aussi le plus oriental des sommets

alpins dépassant 2000 m d'altitude (il culmine à 2076 m). Nous l'avons parcouru le 16 juillet dernier, non sans avoir emprunté le très vieux et pittoresque funiculaire qui permet de l'approcher. Présent ici ou là par pieds dispersés, *G. rubra* fut aisément découvert, à l'encontre de *G. widderi*, pourtant également signalé de ce site; il est vrai qu'un temps orageux ne nous a guère incités à poursuivre longuement nos recherches... L'inflorescence de *G. rubra* est assez variable, de sphérique (rarement) ou ovoïde à, plus souvent, ovoïde allongée ou (sub)cylindrique. Les fleurs rouge rubis ou parfois d'un rouge un peu plus rosâtre se décolorent souvent un peu avec l'avancée de la floraison et possèdent un labelle assez grand de 7 à 8 mm de long, bien ensellé et nettement tubulé. Ce taxon apomictique, à odeur de vanille et assez précoce, croît dès 1500 m.

G. rubra n'est pas trop rare dans l'est des Alpes; en Autriche, il est bien représenté dans le centre et au sud du pays (Styrie, Salzburg, Basse- et Haute-Autriche, Carinthie) mais il est pratiquement absent à l'ouest (Vorarlberg et Tyrol).

Bibliographie: WETTSTEIN 1889; BREINER & BREINER 1992.





6. La Petzen (Autriche; province de Carinthie) et *Gymnadenia lithopolitana* (Ravnik) Teppner & E. Klein (= *Nigritella lithopolitana* Ravnik) (Figures 17 à 21)

La Petzen est un petit massif des Karawanken sur la frontière de l'Autriche et de la Slovénie, à l'est de Klagenfurt. Pour l'atteindre, le plus facile est de gagner Völkermarkt puis Bleiburg et enfin la petite station de ski de Freistritz où un télésiège, à défaut des jarrets, permet de gagner l'altitude de 1692 m. De là, il convient de gravir le Kniepsattel (2012 m). Dès lors, sur le flanc occidental de ce col, véritable brèche à cheval sur l'Autriche et la Slovénie, ou en se dirigeant vers le plus haut sommet vers l'ouest (Feistritzer Spitze, 2114 m), il est loisible de rencontrer de nombreux pieds de *Gymnadenia lithopolitana*. Le 17 juillet 2005, ce taxon y était partout présent en pleine floraison; seuls, trois pieds de *G. conopsea* (fleuris) et un autre de *G. rhellicani* (en boutons) furent également trouvés, après de longues recherches. Malheureusement, dans cet alpage très agréable à parcourir mais qui venait d'être pâturé par un important troupeau d'ovins, ni *Gymnadenia x tur-*

nowskyi W. Foelsche (*G. lithopolitana* x *G. conopsea*), ni *G. x petzenensis* (*G. rhellicani* x *G. lithopolitana*) ne purent être découverts; la Petzen est pourtant le *locus classicus* du dernier hybride cité!



17, 18 – Vue générale de la Petzen et de l'alpage. 13 juillet 2005 (Photos O. GERBAUD).

G. lithopolitanica montre une inflorescence (hémi)sphérique ayant tendance à s'allonger avec la floraison. Ses fleurs, d'un rose lilas plus ou moins foncé et mâtiné d'une petite tonalité bleutée, se décolorent avec l'anthèse: aussi l'épi floral est-il plus clair à sa base et parfois même blanchâtre. Les bractées relativement foncées, contrastent aussi avec ce dernier. Le labelle est ensellé, subtubulé à tubulé et assez grand, de 7 à 8 mm de long. C'est une nigrille à reproduction sexuée et allogame, nettement plus précoce que *G. rhellicani*, et que l'on rencontre généralement entre 1500 et 2100 m d'altitude.

G. lithopolitanica est endémique des Kalkalpen du Sud-est (Steiner Alpen et Karawanken); en Autriche, il n'est présent que dans le sud où il est très localisé en Carinthie et rarissime en Styrie (Koralpe); il est un peu plus fréquent en Slovénie, pays de son *locus classicus* situé dans le massif des Kamniske Alpe, au Krvavec.

Bibliographie: RAVNIK 1978; FOELSCH 1992; FOHRINGER & REDL 2002; FOHRINGER & REDL 2004; PERKO 2000.



19, 20, 21 –
G. lithopolitanica.
Petzen. 17 juillet 2005
(Photos O. GERBAUD).



22 – Vue de la Nockalmstrasse depuis le Heiligenbachalm. 15 juillet 2005 (Photo O. GERBAUD).

7. L'Heiligenbachalm (Autriche; province de Carinthie) et *Gymnadenia rhellicani* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein (= *Nigritella rhellicani* Teppner & E. Klein) **et ses hybrides** (Figures 22 à 24)

La route à péage de la Nockalm (Nockalmstraße) traverse le Parc National du massif des Nockberge, entre Ebene Reichenau et Innerkrems, au nord de Villach, donc au nord-ouest de Klagenfurt. Il s'agit d'une "route à thèmes" où plus de 15 arrêts aménagés sont proposés : petits parcours pédestres, panneaux panoramiques, musée sur la vie économique des alpages, expositions sur les marmottes ou les chauves-souris, thermalisme dans de petits tonneaux, etc. ; l'ensemble est magnifique et réputé pour sa riche flore. Le 15 juillet 2005, entre les arrêts 4 et 5 de cette traversée, nous avons pu parcourir l'Heiligenbachalm (l'alpage de l'Heiligenbach) sur le flanc sud du Grünleitennock (2 160 m).

C'est ici le *locus classicus* de *Gymnadenia rhellicani*, qui s'hybride joyeusement

et régulièrement avec *Gymnadenia conopsea* et *G. odoratissima* sous les regards des *Chamorchis alpina* (ces différents taxons et les hybrides se rencontrent parfois même sur les bordures de la route!), *Ophrys insectifera* (rarissime en ce lieu), *Coeloglossum viride*, *Listera ovata* et *Platanthera bifolia*.

G. rhellicani présente une inflorescence conique puis ovoïde à subcylindrique, plus haute que large, avec des fleurs plutôt sombres, de rouge brun foncé à pourpre noirâtre (pour ses variétés claires, voir station n° 9, traitée dans le n° 168 de cette revue) et des bractées inférieures papilleuses. Le labelle est petit, de 5 à 7 mm de long, peu ou guère ensellé et bien ouvert (non tubulé). Cette plante à reproduction sexuée, qui exhale un parfum rappelant la vanille ou le chocolat, est assez tardive (elle fleurit par exemple quinze jours après *Gymnadenia austriaca*) et se rencontre dès 1 400 m d'altitude.

G. rhellicani est largement présente en Europe, de la France aux Balkans ;



23 - *G. rhellicani* x *G. odoratissima*.
 24 - *G. odoratissima* et plusieurs de
 ses hybrides avec *G. rhellicani*.
 Heiligenbachalm. 15 juillet 2005
 (Photos O. GERBAUD).

elle peut supporter une certaine acidité alors que les autres taxons présentés ici sont nettement basophiles ou calcicoles. En Autriche, elle est surtout présente dans l'ouest (Vorarlberg et Tyrol) et se raréfie en allant plus à l'est (Salzburg, Styrie, Carinthie et Haute-Autriche).

Bibliographie: TEPPNER & KLEIN 1990.

La bibliographie et les sites internet ainsi que les remerciements seront publiés dans la deuxième et dernière partie de cet article à paraître dans le prochain numéro de *L'Orchidophile* (n° 168).

* Martine et Olivier GERBAUD
 Chemin de Berlandier, F-38580 Allevard
 Courriel : gerbaud.olivier@wanadoo.fr

EXPOSITIONS

Les 18 et 19 mars 2006, à Rueil-Malmaison (92)

Exposition organisée par la ville de Rueil ; elle se tiendra au Prieuré de Rueil-Malmaison (une ancienne ferme maraîchère), 10 boulevard de Solférino. Des jeux pour enfants et des projections didactiques sur le thème des orchidées sont organisés. La SFO et l'association "*Orchidées 78*" tiendront des stands. Plus de renseignements au 01 47 10 01 20. **Entrée gratuite.**

Comment s'y rendre? Prendre le RER A, direction Saint-Germain-en-Laye et descendre à Rueil puis prendre le bus 144 ou le 467 jusqu'à l'arrêt Place Richelieu.

Du 25 au 28 mai 2006, en Belgique à Ragnies

Le Club des Orchidophiles Wallons (le COW) organise son exposition internationale d'orchidées, les 25, 26, 27 et 28 mai, de 10 à 18 heures Elle se déroulera dans le cadre de la Ferme de la Cour, à Ragnies, près de Charleroi ; nos amis belges fêteront à cette occasion à la fois leur 20 ans d'existence et l'organisation de leur dixième exposition. Des orchidéistes professionnels et amateurs ainsi que des artistes et artisans en tous genres seront présents dans les magnifiques décors élaborés avec l'aide des professeurs et élèves de la section horticole de l'Athénée provincial Warocqué de Mariemont Chapelle. Le thème retenu cette année est "*Orchidée, Fille de l'air et du vent*", une bien jolie et poétique invitation au voyage...

Les nigritelles de l'Est de l'Autriche et des Dolomites (2^e partie)

Martine et Olivier GERBAUD*

Résumé.– Les nigritelles (genre *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) de l'Est de l'Autriche et des Dolomites sont étudiées. Pour mieux découvrir aussi ces régions, chaque taxon est présenté dans une station typique : autant d'étapes d'un long périple depuis les environs de Salzbourg jusqu'à Madonna di Campiglio.

Mots clés.– Flore d'Autriche ; Flore des Dolomites (Italie) ; *Orchidaceae-Orchideae* ; *Gymnadenia* ; *Nigritella* ; *Gymnadenia archiducis-joannis* ; *G. austriaca* ; *G. buschmanniae* ; *G. dolomitensis* ; *G. lithopolitana* ; *G. rhellicani* ; *G. rubra* ; *G. stiriaca* ; *G. widderi*.

Abstract.– Species of section *Nigritellae* (genus *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) from eastern Austria and from the Dolomites are studied. In order to better appreciate these regions too, each species is presented in a typical locality: so many stops for a long trip from the surroundings of Salzburg to Madonna di Campiglio.

Key words.– Flora of Austria; Flora of Dolomites (Italy); *Orchidaceae-Orchideae*; *Gymnadenia*; *Nigritella*; *Gymnadenia archiducis-joannis*; *G. austriaca*; *G. buschmanniae*; *G. dolomitensis*; *G. lithopolitana*; *G. rhellicani*; *G. rubra*; *G. stiriaca*; *G. widderi*.

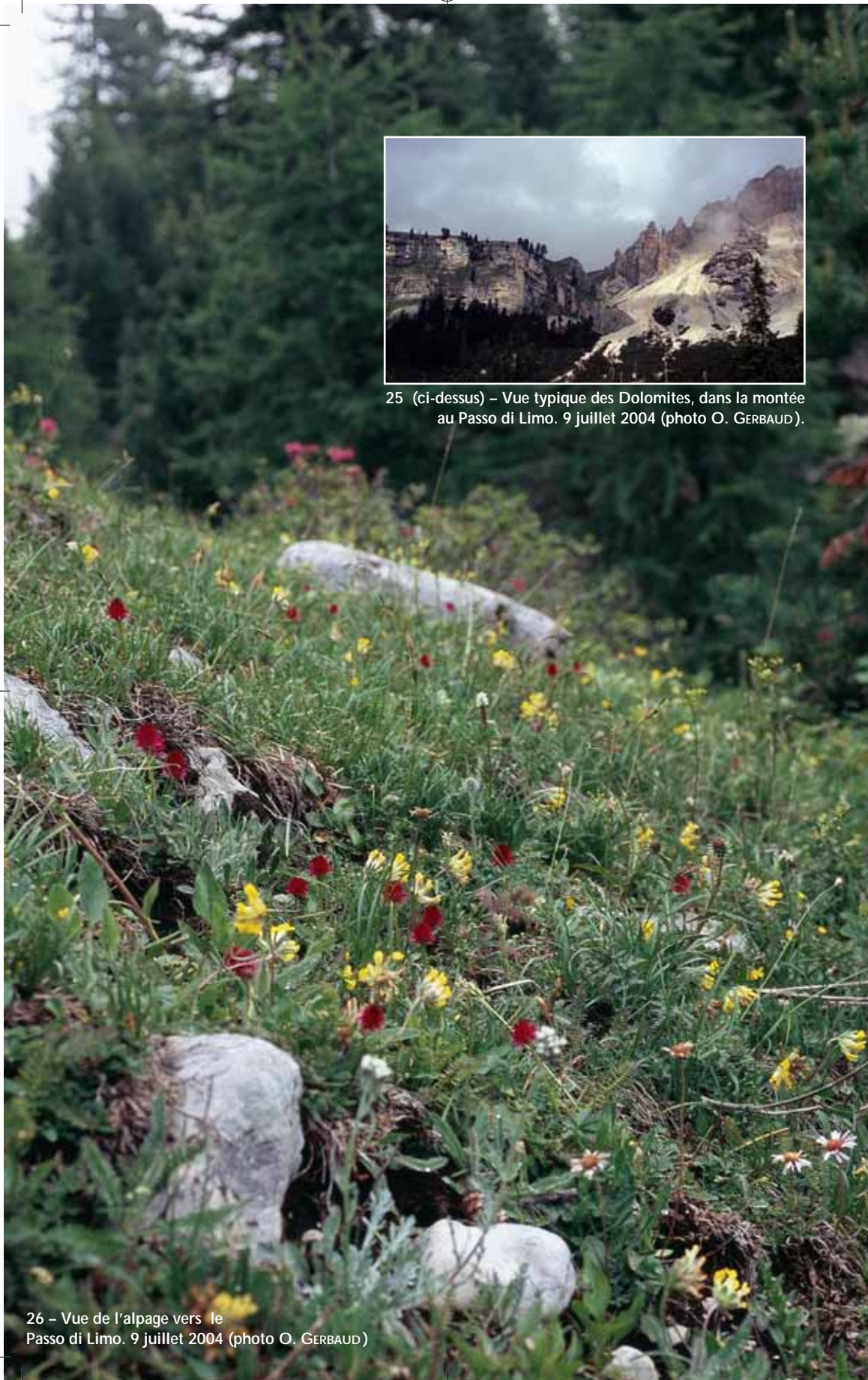
Zusammenfassung.– Die Nigritellen (Gattung *Gymnadenia*, *Orchidaceae-Orchideae*) Ost-Österreichs und der Dolomiten werden vorgestellt. Um auch einen Eindruck von der Gegend zu vermitteln, wird jedes Taxon in einer charakteristischen Umgebung gezeigt, jeweils als Etappe einer langen Rundreise von der Umgebung Salzburgs bis nach Madonna di Campiglio.

Après l'Autriche, traitée dans la première partie de cet article (voir *L'Orchidophile* 167), Martine et Olivier GERBAUD nous entraînent cette fois dans les Alpes italiennes à la découverte de trois espèces de nigritelles ; une conclusion générale concernant la reproduction et le statut des différents taxons rencontrés termine cette deuxième et dernière partie.

8. Le Passo di Limo (Italie; région du Trentin-Haut-Adige) et *Gymnadenia dolomitensis* Teppner & E. Klein [= *Nigritella dolomitensis* (Teppner & E. Klein) Hédren, E. Klein & Teppner] : = *Nigritella rubra* Wettstein var. *dolomitensis* (Teppner & E. Klein) Lorenz & Perazza] (figures 25 à 28).

Le Passo di Limo (2 172 m), dans le Val di Fanes (Fig. 25), relie Cortina d'Ampezzo au paisible et majestueux Val di

San Vigilio. Il est préférable de gagner ce col à partir de ce dernier (situé au sud de Brunico) en se garant obligatoirement à Pederù (1 540 m). De là, une bonne marche vous attend dans un décor grandiose et magnifique, digne de ces Dolomites orientales (paysage ruiniforme avec de gros éboulis et de grandes parois calcaires que surplombent des sommets crénelés et de nombreux pics)... sauf à prendre un éventuel "taxi" (service payant



25 (ci-dessus) – Vue typique des Dolomites, dans la montée au Passo di Limo. 9 juillet 2004 (photo O. GERBAUD).

26 – Vue de l'alpage vers le Passo di Limo. 9 juillet 2004 (photo O. GERBAUD)



proposé par quelques autochtones) qui vous mènera jusqu'au refuge Fanes, tout près du but. Le Passo di Limo et le Col Becchei (perché un peu plus haut à 2794 m) ont été désignés comme *locus classicus* de *Gymnadenia dolomitensis*, lequel peut cependant être rencontré au cours de la montée à partir de 2050 m environ, en compagnie notamment de *G. austriaca*, *G. rhellicani*, *G. odoratissima*, *Coeloglossum viride* et de *Pseudorchis albida*, pour ne citer que les orchidées.

G. dolomitensis (Figures 26, 27 et 28) possède une inflorescence d'abord conique puis rapidement ovoïde (particulièrement chez les plantes pauciflores) à cylindrique,

s'étirant encore plus en fin de floraison. Les fleurs sont rose foncé à rouges, avec un soupçon de violacé, et s'éclaircissent aussi avec l'anthèse. Le labelle est bien ouvert, peu ensellé et grand (7-8 mm de long). C'est une nigritelle apomictique assez précoce, dont l'amplitude altitudinale varie de 2000 à plus de 2500 m d'altitude. *G. dolomitensis* est très rare et très localisé aux alentours de son *locus classicus* (il est cependant signalé de Bavière : voir plus bas la discussion concernant la place de ce taxon relativement à *G. rubra*).

(**Bibliographie:** TEPPNER & KLEIN 1998; HAAS & HAAS 2003; WUCHERPFENNIG 2001).



27, 28 - *G. dolomitensis*
(Passo di Limo. 9 juillet 2004
(Photos O. GERBAUD).

28

9. La Seiser-Alm (Italie; région du Trentin-Haut-Adige) et les variétés de *Gymnadenia rhellicani* (Teppner & E. Klein) Teppner & E. Klein (= *Nigritella rhellicani* Teppner & E. Klein) (figures 29 et 30).

Au nord-est de Bolzano, et juste au sud de Castelrotto, se trouve le charmant village de Siusi d'où part une route permettant de gagner, à environ 1 900 m d'altitude, le hameau situé à la base de la Seiser-Alm (ou Alpe di Siusi). Cette route fermant tôt le matin pour n'être rouverte

qu'en fin d'après-midi, on peut être contraint de gagner ce lieu par la toute récente télécabine au départ de Siusi. La Seiser-Alm est réputée pour ses nigritelles, *G. austriaca*, *G. rubra* et *G. rhellicani*, et surtout pour les spectaculaires variations de couleur et les nombreux hybrides de ce dernier avec *G. conopsea*. Pour faire de belles découvertes, il convient surtout de prospecter l'alpe du Puflatsch, qui culmine à 2 174 m et qui peut être éventuellement atteint par un antique télésiège (à une place!) au départ du hameau.



29 – *G. rhellicani* forme *fulva*, Seiser-Alm.
9 juillet 2004 (Photo O. GERBAUD).



30 – *G. rhellicani* var. *rosea*, Seiser-Alm. 9 juillet
2004 (Photo O. GERBAUD).

Les variations de couleurs décrites chez *G. rhellicani* sont relativement nombreuses et parfois très voisines. Sous *Nigritella rhellicani*, seule la forme *fulva* (G. Keller) Teppner & E. Klein (Fig. 29) (fleurs de couleur brique) et la variété *rosea* (Vis. & Sacc. ex Goiran) Teppner & E. Klein (Fig. 30) (avec une gradation de la couleur des fleurs le long de l'inflorescence, les basales tirants sur le blanc ou le jaunâtre et les sommitales sur le rouge; avec aussi un labelle plus coloré, rouge clair à rouge foncé, sur ses bords voire aussi au centre de sa partie basale; enfin, avec les autres pièces du périanthe présentant une coloration similaire mais plus claire) ont été validées. D'autres variations dues à différents auteurs ont été décrites sous *Nigritella nigra* comme par exemple les variétés *flava* (fleurs jaune clair lumineux), *sulphurea* (fleurs jaune soufre), *subcarnea* (fleurs orange clair), *variegata* (fleurs bicolores, avec du blanc et du rouge), *ustulata* (fleurs blanches, devenant brun foncé à l'extrémité de l'épi), *flavo-rosea* (fleurs jaune pâle bordées de rouge), *pallida* (fleurs blanches avec les bords et les extrémités rouges) et *alba* (fleurs d'un blanc pur).

Toutes ces variétés sont probablement visibles à la Seiser-Alm. Malheureusement, lorsque nous y sommes passés le 9 juillet 2004, année où les chutes de neige furent abondantes et relativement tardives sur ce site, peu de plantes étaient déjà fleuries. Ce fait nous a cependant permis de constater, du moins sur ce site, que ces variétés de couleur correspondent peut-être à des plantes un peu plus précoces et plus petites que celles du type; elles peuvent se rencontrer sur toute l'aire de *G. rhellicani*, y compris en France, mais il s'agit généralement de pieds isolés. En dehors de la Seiser-Alm, de rarissimes stations relativement riches sont également connues de Suisse.

(**Bibliographie:** TEPPNER & KLEIN 1990; Christophe BOILLAT, communication personnelle).

10. Le Crosette (Italie; région du Trentin-Haut-Adige) et *Gymnadenia buschmanniae* (Teppner & Ster) Teppner & E. Klein (= *Nigritella buschmanniae* Teppner & Ster) (figures 31 à 33)



31 - Le Crosette. 23 juillet 1997
(Photo W. FOELSCHÉ).

Le Crosette (2 372 m) (Fig. 31) est un petit sommet à la forme originale dans le massif de la Brenta (Gruppo di Brenta), que l'on peut gagner via le Passo del Grotè (2 442 m) à partir de Madonna di Campiglio (1 522 m). Pour les moins courageux, il est possible d'approcher le col du Grotè par le téléphérique du même nom (deux tronçons) qui part de cette célèbre station de ski des Dolomites occidentales. Par le chemin de randonnée n° 301, en direction du lac de Tovel, Le Crosette n'est qu'à une vingtaine de minutes de marche depuis le col. C'est juste avant de l'atteindre, alors que le chemin passe dans une petite



32 – *G. buschmanniae*. Le Crosette.
10 juillet 2004 (Photo O. GERBAUD).



33 – *G. buschmanniae*. Le Crosette.
10 juillet 2004 (Photo O. GERBAUD).

dépression, que se situe le *locus classicus* de *Gymnadenia buschmanniae*: des plantes sont bien visibles sur la gauche (au nord) du chemin, dans un magnifique environnement sauvage où se rencontrent également *G. rubra* et *G. rhellicani*.

G. buschmanniae (Figures 32 et 33) est une nigritelle particulièrement robuste, avec une tige épaisse, et une forte denticulation bien visible à l'œil nu sur les feuilles et les bractées inférieures. Son inflorescence est d'abord hémisphérique puis subovoïde. Ses fleurs sont d'un rose soutenu un peu bleuté, teinte cependant plus claire que celle des boutons floraux presque

rouge foncé. Le labelle est relativement ouvert, subtubulé et un peu ensellé, bien ventru à sa base, et de taille moyenne (6-7,5 mm de long). C'est une plante apomictique (et pentaploïde⁽¹⁾), contrairement aux autres taxons apomictiques présentés ici, tous tétraploïdes⁽¹⁾, plutôt précoce et croissant à des altitudes élevées: elle est rarement visible sous 2000 m et se rencontre surtout à partir de 2200 m. *G. buschmanniae* est très rare et très localisé, uniquement connu de quelques stations voisines de son *locus classicus*.

(**Bibliographie:** TEPPNER & STER 1996; PERAZZA 2001).

⁽¹⁾ Un individu est **diploïde** lorsque le noyau de ses cellules non sexuelles contient deux lots de chromosomes homologues; s'il y a un nombre supérieur de ces lots de chromosomes, les individus sont **polyploïdes** (**triploïdes**: trois lots de chromosomes, **tétraploïdes**, quatre lots et **pentaploïdes**, cinq lots). Le nombre chromosomique est souvent symbolisé par 2n (par exemple, chez *G. buschmanniae*, seule nigritelle pentaploïde, 2n = 100).

DISCUSSION

Considérations sur la reproduction chez les nigritelles... (voir l'annexe concernant la reproduction chez les plantes à fleurs page 10).

Au cours de nos voyages en Autriche et dans les Dolomites, nous avons été surpris de ne pas avoir rencontré le moindre hybride entre deux nigritelles et nous nous sommes aussi souvent interrogés sur le statut qu'il convenait d'attribuer à ces taxons. Avant d'aborder ces deux points, il convient de revenir sur le mode de reproduction de ces plantes.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, et à l'exception donc des seuls *G. rhellicani* et *G. lithopolitana*, la plupart des nigritelles de l'Est des Alpes sont apomictiques. Chez ces dernières, la formation du sac embryonnaire dans l'ovule, qui normalement permet d'obtenir une cellule femelle, l'oosphère, susceptible d'être fécondée par un noyau spermatique, n'aboutit pas (quoique d'éventuelles rarissimes exceptions, jamais rencontrées pour lors, ne peuvent être définitivement écartées). Une reproduction sexuée est donc impossible. Cependant, tandis que l'élaboration complète du sac embryonnaire avorte, des cellules du nucelle, tissu entourant le sac embryonnaire, grossissent et se transforment en cellules embryogènes : généralement une seule, ou plus rarement deux de ces cellules survivent par ovule et donnent chacune un embryon. Ce phénomène nommé apomixie et qui semble lié chez les nigritelles à la polypléidie⁽¹⁾, s'engage très tôt, avant même l'ouverture des boutons floraux. (Pour plus de détails sur ce sujet, voir, par exemple, TEPPNER & KLEIN 1985 ou GERBAUD 1996).

Contrairement à ce qui peut être observé dans les Alpes françaises où les hybrides entre *G. rhellicani*, *G. corneliana* et *G. cenisia* (taxons à reproduction sexuée) foisonnent dès lors qu'ils sont sym-

patriques (GERBAUD 1999), une conséquence certaine de cette apomixie est la quasi-absence d'hybrides de nigritelles en Autriche et dans les Dolomites. Dans l'Est des Alpes, on rencontre même beaucoup plus souvent des hybrides entre une nigritelle (essentiellement *G. rhellicani*) et *G. conopsea* ou *G. odoratissima*! (Ou encore *G. xturnowskyi* W. Foelsche, le superbe et rare hybride *G. conopsea* x *G. lithopolitana*, Fig. 34).

Si la genèse d'un hybride à partir de deux taxons apomictiques est impossible (s'il y a bien absence régulière de noyaux femelles), celle d'un hybride par le croisement d'un taxon apomictique et d'un taxon à reproduction sexuée peut théoriquement être envisagée, avec la dépose du pollen de la plante apomictique sur un



34 – *G. xturnowskyi* (*G. conopsea* x *G. lithopolitana*). Hochobir. 27 juin 2005 (Photo N. GRIEBL).

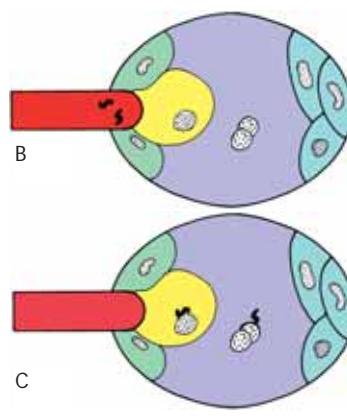
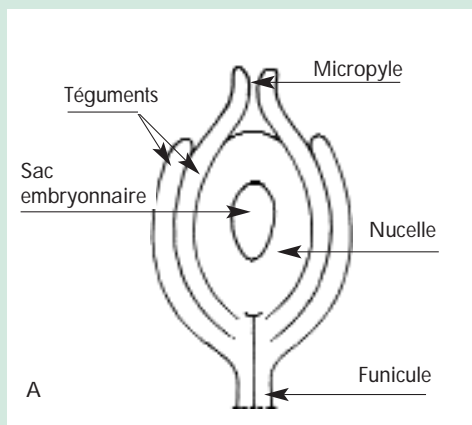
ANNEXE : REPRODUCTION SEXUÉE ET APOMIXIE

La reproduction sexuée chez les plantes à fleurs met en jeu, pour simplifier, deux noyaux mâles (= noyaux spermatiques provenant des grains de pollen) et deux cellules femelles contenues dans l'ovule, l'oosphère et la grande cellule du sac embryonnaire. La fécondation de ces deux dernières cellules par les deux noyaux spermatiques aboutit à former respectivement un embryon et un tissu particulier, l'albumen, qui peut ou non se développer. Cette reproduction sexuée est source de diversité génétique chez les descendants; en son absence (reproduction par apomixie par exemple), les individus formés sont génétiquement identiques et forment un clone. Ci-dessous, schémas pour mieux appréhender ces phénomènes complexes. Plus de détails dans les livres spécialisés comme "Un amour d'Orchidées" (voir *L'Orchidophile* n° 165).

sac (en violet) caractérisée par la présence de deux noyaux. Sur la gauche, (en rouge), on aperçoit l'extrémité d'un **tube pollinique** provenant de la germination d'un grain de pollen, les deux structures (figurées en noir) qu'il contient sont les **deux noyaux spermatiques**, également à nombre de chromosome réduit de moitié; ils sont chacun l'équivalent du noyau contenu dans un spermatozoïde animal.

C. La fécondation et la reproduction sexuée.

L'extrémité du tube pollinique s'ouvre, libérant les deux noyaux spermatiques dans le sac embryonnaire; l'un d'eux va fusionner avec le noyau de l'oosphère pour former une cellule-œuf qui évoluera ultérieurement en **embryon**; l'autre va fusionner avec les deux noyaux de la grande cellule du sac pour former une cellule-œuf accessoire



A. Un ovule. Les ovules se trouvent en ± grand nombre dans l'ovaire de la fleur et ils sont constitués généralement d'un grand nombre de cellules (ils ne sont donc pas l'équivalent des ovules des animaux, formés d'une seule cellule). Chaque ovule est constitué de plusieurs parties dont (1) un ou deux **téguments** protecteurs (2) le **nucelle**, ensemble de cellule entourant le sac embryonnaire et (3) le **sac embryonnaire**.

qui formera, éventuellement, l'**albumen**. Cette **double fécondation**, qui présente en fait diverses modalités, est très caractéristique de la reproduction sexuée des plantes à fleurs; l'ovaire se transforme alors en fruit, les ovules deviennent des graines et la cellule-œuf évolue en embryon.

B. Le sac embryonnaire juste avant la fécondation. Il est constitué de sept cellules à noyaux ayant subi le **méiose**, un phénomène réduisant leur nombre de chromosomes de moitié; deux de ces cellules sont plus particulièrement importantes: (1) L'**oosphère** (en jaune) qui est la cellule sexuelle femelle (et donc le strict équivalent de l'ovule des animaux!) et (2) la **grande cellule du**

L'apomixie. Chez certaines espèces, la fécondation n'a pas lieu car il n'y a pas d'apport de noyaux spermatiques ou, comme chez les nigritelles, pas de formation d'oosphère, mais une ou deux cellules de l'ovule, provenant d'un tégument ou du nucelle ou du sac embryonnaire, peuvent se développer et se multiplier pour former un embryon qui est donc exclusivement d'origine maternelle: c'est l'**apomixie** dont il existe différentes modalités dont l'exposé sortirait du cadre de ce simple rappel.

Dessins Alain JOUY et texte de la rédaction

stigmate de la plante à reproduction sexuée. Néanmoins, en perturbant les mitoses, la polyploïdie du pollen sera presque toujours un handicap à l'obtention d'un embryon viable. De plus, si le nombre de taxons apomictiques est assez grand, leurs individus sont cependant rares et très localisés. De surcroît, en Autriche, *G. rhellicani*, le taxon à reproduction sexuée le plus répandu, présente une aire presque disjointe de celles des *G. rubra* et *G. austriaca*, les deux taxons apomictiques les plus communs (VÖTH 2004). Aussi, l'hybride entre les deux espèces à reproduction sexuée, *G. rhellicani* et *G. lithopolitana*, est-il le seul vraiment prévisible. De fait, il a été décrit de la Petzen en Carinthie comme *Nigritella xpetzenensis* FOHRINGER & REDL : (FOHRINGER & REDL 2002 et 2004 ; Figures 35 et 36) et fut également trouvé cette année par N. GRIEBL sur la Koralpe en Styrie (W. FOELSCHÉ, communication personnelle). Par ailleurs, les photos 6, 7 et 8 publiées comme "*nigritelles indéfinies*" par RAVNIK (1990) illustrent probablement cet hybride en Slovénie et évoquent aussi fortement ceux que nous connaissons entre *G. rhellicani* et *G. corneliana*



36 – *N. x petzenensis* (*G. lithopolitana* x *G. rhellicani*). Petzen, Knipssattel.
12 juillet 1999 (Photo F. FOHRINGER).

(= *G. xdelphineae* M. & O. Gerbaud). *N. xpetzenensis* est cependant rarissime, car *G. rhellicani* et *G. lithopolitana* ne sont guère sympatriques et présentent de plus un décalage de floraison bien marqué.

... et leur statut taxonomique.

Sur le statut taxonomique qu'il convient d'attribuer aux plantes étudiées, notre opinion est nuancée. Pour *G. rhellicani* et *G. lithopolitana*, nous serions enclins à reprendre la proposition que nous avons défendue pour les nigritelles françaises ayant également une reproduction sexuée : il est probable que s'ils étaient plus souvent sympatriques, alors de très nombreux hybrides seraient observés et il nous paraît donc logique de les considérer plutôt comme sous-espèces (GERBAUD 2004). Cette option avait été étayée par les résultats d'une étude portant sur quelques alloenzymes des nigritelles (HEDRÉN, KLEIN & TEPPNER 2000) : pour chaque alloenzyme étudiée, l'allèle le plus répandu chez les taxons diploïdes est presque tou-



35 – *G. lithopolitana* à droite et à gauche l'hybride *G. xpetzenensis*. Koralpe, Seekar.
3 juillet 2005. (Photo N. GRIEBL).

jours le même ; et lorsqu'un allèle n'apparaît que chez un seul d'entre eux (comme c'est le cas chez *G. lithopolitana*, *G. corneliana* ou *G. gabasiana*), c'est toujours chez un nombre réduit d'individus (cet événement ne concerne que 3 à 6 % de l'ensemble des plantes analysées et de plus il ne s'observe pas dans toutes les populations). Par ailleurs, d'autres travaux mentionnés par BATEMAN *et al.*, 2003 (p. 23) indiquent que les séquences ITS⁽²⁾ de *G. rhellicani* et de *G. lithopolitana* sont identiques à celles des taxons tétraploïdes et qu'il en est de même pour les séquences du *trnL* (ADN chloroplastique) étudiées sur d'autres espèces.

Pour les taxons apomictiques, la réponse est plus complexe et a déjà fait l'objet de débats sans conclusions probantes (par exemple sur le site de discussion allemand consacré aux orchidées européennes "www.heimische-orchideen-forum.de", entre le 27 décembre 2002 et le 1^{er} janvier 2003). Les études d'enzymes précitées ont donné des résultats difficiles à interpréter et ne concernent malheureusement ni *G. dolomitensis*, qui n'était pas encore décrit, ni les plantes allemandes et surtout italiennes rapportées à *G. widderi*. Elles sembleraient toutefois indiquer que les nigritelles apomictiques résulteraient plutôt, par allopolyploidie⁽³⁾, du croisement d'un taxon diploïde par un taxon triploïde aux gamètes non réduits. Cette hypothèse semble particulièrement solide pour la genèse de *G. austriaca* var. *austriaca* et de *G. austriaca* var. *iberica*, le parent triploïde étant vraisemblablement *G. nigra*. Le taxon diploïde incriminé serait cependant différent pour chacune de ces variétés et il y aurait donc là deux

voies de spéciation différentes et peut-être deux "bonnes" espèces dites "cryptiques" car indiscernables morphologiquement. La possibilité que l'une de ces variétés soit issue de l'autre par une mutation non létale pérennisée par l'apomixie est aussi envisageable, quoique moins probable. Enfin, l'émergence de nouveaux taxons tétraploïdes par hybridation entre autotétraploïdes⁽³⁾, assez complexe à imaginer, n'est pas non plus écartée. Quand à *G. buschmanniae*, seul taxon pentaploïde du lot, il pourrait provenir du croisement d'une nigritelle tétraploïde aux gamètes non réduits (peut-être *G. widderi*, voire *G. archiducis-joannis* ou encore *G. dolomitensis*?) avec une nigritelle diploïde.

Mais pour certains taxons, les analyses moléculaires compliquent encore les hypothèses. En effet, deux génotypes (pour les alloenzymes étudiées), parfois présents sur une même station, ont été trouvés chez *G. rubra* (et l'un de ces génotypes est identique à celui de *G. stiriaca*!) et chez *G. widderi* (dont l'un est identique à celui de *G. archiducis-joannis*!). Comment interpréter ces faits? Chez *G. rubra* et *G. widderi*, les deux génotypes possibles résultent-ils de mutations non létales pérennisées ou de voies de spéciation séparées (avec encore à la clé des espèces cryptiques?) Et les taxons différents possédant ici un même génotype dérivent-ils d'un ancêtre commun ou d'ancêtres différents ayant un patrimoine génétique identique pour les enzymes étudiées? Autant de questions qui restent aujourd'hui sans réponses.

Cependant, d'un point de vue morphologique, tous ces taxons apomictiques, même lorsqu'ils sont sympatriques, sont

⁽²⁾ **ITS**: "Internal Transcriber Spacer" : portion d'ADN très souvent analysée (séquencée) pour l'étude des relations entre espèces.

⁽³⁾ **Allopolyploidie**: mécanisme de formation d'un individu polyploïde par hybridation entre deux espèces différentes (l'individu est alors un allopolyploïde); un **autopolyploïde** est un polyploïde provenant, par différents mécanismes, de la même espèce (et non par hybridation interspécifique).

facilement identifiables, et des plantes paraissant intermédiaires ne sont jamais observées (voir cependant ci-dessous). De ce fait, et en raison aussi de leur apomixie, nous les tenons tous pour de bonnes espèces.

Seul *G. dolomitensis*, relativement à *G. rubra*, pourrait cependant faire exception. Selon sa description originale (TEPPNER & KLEIN 1998), le premier se distinguerait du second essentiellement par son labelle plus ouvert, peu tubulé et d'une teinte rouge différente, moins carminée et un peu plus rosâtre avec l'avancée de la floraison. Des plantes qui auraient plutôt ces caractères furent d'ailleurs signalées de Bavière et donc rapportées à *G. dolomitensis* (DWORSCHAK 2002). Toujours sur le site de discussion allemand www.heimische-orchideen-forum.de, des échanges passionnés (entre les 16 et 19 septembre 2004) furent échangés (sans vraiment de consensus) sur le thème : peut-on vraiment différencier ces deux taxons ? Plus récemment, en raison des difficultés qu'ils ont rencontrées pour séparer ces nigritelles tant dans les Dolomites qu'en Autriche, G. PERAZZA et R. LORENZ les ont finalement ramenées en variétés, l'une à labelle fermé (*G. rubra* var. *rubra*), l'autre à labelle ouvert (*G. rubra* var. *dolomitensis*) (LORENZ & PERAZZA 2004).

Si nous avons été très surpris par nos premières rencontres de *G. rubra*, d'abord en Suisse il y a quelques années, puis en Italie et en Autriche plus récemment, c'était effectivement du fait que nombre de plantes présentaient des fleurs bien ouvertes là où nous nous attendions, d'après la description de ce taxon, à un labelle particulièrement tubulé. Ce malaise résulte probablement du fait que les fleurs observées étaient toujours les plus inférieures (car les plus visibles), mais donc celles qu'il ne convient pas de retenir pour apprécier ce caractère : chez toutes les nigritelles, y compris *G. gabasiana*, l'aspect

tubulé est plus faible et s'abolit même avec l'avancée de la floraison chez les fleurs inférieures (et chez les taxons de couleur claire, ce phénomène s'accompagne aussi d'une décoloration des fleurs). Il faut donc juger ce caractère sur le milieu de l'inflorescence. Même si cet examen sur photos est délicat, rares (voire quasi absentes) sont alors les plantes rapportées à *G. dolomitensis* qui présentent un labelle ouvert au centre de l'inflorescence et qui ne proviennent pas des Dolomites (y compris celles publiées par LORENZ & PERAZZA 2004, DWORSCHAK 2002 ou encore sur les sites Internet de GRABNER et de MOINGEON). De ce fait, et en l'absence de données génétiques, nous souhaitons rester prudents et continuer de considérer *G. rubra* et *G. dolomitensis* comme deux bonnes espèces.

Remerciements

La famille FOELSCHE nous a accueillis avec beaucoup de gentillesse en Autriche ; partageant nos sorties, le couple "aïeul" formé de Gundel et Wolfram (de Graz en Autriche) nous a chaleureusement guidés sur les stations qu'ils avaient judicieusement sélectionnées. Orietta SERVETAZ et Paolo GRÜNANGER (de Milan en Italie) nous ont sympathiquement reçus dans leur retraite des Dolomites à Ziano di Fiemme, et Paolo nous a fait découvrir le magnifique Passo di Limo. Hans DEKKER (de Hoogeveen aux Pays-Bas), Manfred, Jutta et Jasmin HAAS (de Lindenfels en Allemagne), Sylviane et Jean-Marc MOINGEON (de Goux-les-Usiers en France), K. NEWGER (de Bad Salzuflen en Allemagne) et Gérard REYNAUD (de Vienne en France) nous ont faits part de leurs expériences à la quête des nigritelles de l'Est des Alpes, avec parfois l'apport de stations inédites.

Wolfram et Jean-Marc, déjà cités, par des lectures avisées, ont contribué à une meilleure rédaction de cet article.

Enfin, par le don de diapositives, Franz FOHRINGER (d'Oberndorf a. d.

Melk en Autriche), Norbert GRIEBL (de Stainz en Autriche) et de nouveau Wolfram ont permis d'enrichir l'iconographie

présentée ici. À tous, nous exprimons notre sincère gratitude et l'assurance de notre amitié profonde.

*Martine et Olivier GERBAUD - Chemin de Berlandier, F-38580 Allevard
Courriel : gerbaud.olivier@wanadoo.fr

BIBLIOGRAPHIE ET SITES INTERNET

- ALMERS L., NEWGER K. & WENKER D., 1996.- Die Gattung *Nigritella* - ein allgemeiner Überblick - sowie einige Funde in den Süd- und Ost-Alpen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.*, 13: 41-60.
- BATEMAN R.M., HOLLINGSWORTH P.M., Preston J., Yi-Bo L., Pridgeon A.M. & Chase M.W., 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 142: 1-40.
- BAUM A. & BAUM H., 1996.- Ein neuer Fund von *Nigritella archiducis-joannis* Teppner & Klein und *Nigritella stiriaca* (K. Rech.) Teppner & Klein im Gosau-Gebiet. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.*, 13(2) : 31-33.
- BOURNÉRIAS M. (éd.), 1998.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. Parthénope, Paris, 416 pp.
- BREGANT E. & ERNET D., 1988.- Ein zweiter Fund des Erzherzog-Johann-Kohlröschens (*Nigritella archiducis-joannis* Teppner & Klein) in der Steiermark. *Not. Flora Steiermark* 10: 23-28.
- BREINER E. & BREINER R., 1989.- Ein neuer Fund von *Nigritella archiducis-joannis* Teppner & Klein. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.*, 6: 22-23.
- BREINER E. & BREINER R., 1992.- Neue Funde von *Nigritella* auf dem Schneeberg. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.*, 9: 97-98.
- BRENDICKE K., 1987.- *Nigritella stiriaca* am Schafberg im Salzkammergut. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.*, 4: 300.
- DWORSCHAK W., 2002.- *Nigritella dolomitensis* neu für Bayern. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.*, 19: 93-96.
- ERNET D. & FOELSCH W., 1991.- Widders Kohlröschchen, *Nigritella widderi* Teppner & Klein, auch im Grazer Bergland. *Not. Flora Steiermark*, 12: 9-33.
- FOELSCH W., 1990.- Ein Vorkommen des Steirischen Kohlröschchens, *Nigritella stiriaca* (K. Rech.) Teppner & Klein, im Grazer Bergland entdeckt! *Not. Flora Steiermark*, 11: 7-21.
- FOELSCH W., 1992.- x*Gymnigritella turnowskyi* W. Foelsche, hybr. nat. nov. (Orchidaceae-Orchideae) = *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. x *Nigritella lithopolitanica* Ravnik - ein neuer Gattungsbastard aus Kärnten. *Carinthia II* (Klagenfurt), (182)102 : 187-193.
- FOHRINGER F. & REDL K., 2002.- *Nigritella lithopolitanica* Ravnik x *Nigritella rhellicani* Teppner & Klein - eine neue Hybride der Ost-Karawanken. *Linzer biol. Beitr.*, 33 (2): 787-791.
- FOHRINGER F. & REDL K., 2004.- *Nigritella xpetzenensis* Fohringer & Redl - hybr. nat. nov. = *Nigritella lithopolitanica* Ravnik x *Nigritella rhellicani* Teppner & Klein - eine neue Hybridart der Ost-Karawanken. *Linzer biol. Beitr.* 36 (1): 573-574.
- GERBAUD O., 1996.- Travaux récents et essai de synthèse sur le genre *Nigritella* Rich. *Cahiers de la Soc. Fr. d'Orch.*, 2: 105-123.
- GERBAUD O., 1998.- *Gymnadenia* R. Br. et *Nigritella* Rich.: un seul et même genre? (avec une présentation d'une étude de PRIDGEON et al., basée sur l'examen des séquences nucléaires ITS, relative à la phylogénie des *Orchidinae*). *Cahiers de la Soc. Fr. d'Orch.*, 4: 80-93.
- GERBAUD O., 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges*, 80 (Orchid. 12): 280, 372-386.
- GERBAUD O., 2004.- Les Nigritelles diploïdes de France. Nouvelles observations et considérations taxonomiques. *Bull. Gr. Rhône-Alpes Soc. Fra. Orch.*, 9: 10-26.
- GRÜNANGER P., 2001.- Orchidaceae d'Italia. *Quad. Bot. Ambientale Appl.*, 11 (2000) : 3-80.
- HAAS M. & HAAS J., 2003.- Neue Funde vom Dolomiten-Kohlröschchen *Nigritella dolomitensis* (Teppner & Klein 1998) Hedrén, Klein & Teppner. *Jour. Eur. Orch.*, 35(2): 419-428.

BIBLIOGRAPHIE ET SITES INTERNET (suite)

- HEDRÉN M., KLEIN E. & TEPPNER H., 2000.– Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme data. *Phyton* (Austria) 40: 239-275.
- LORENZ R. & PERAZZA G., 2004.– Studio sulla sistematica delle Nigritelle rosse nelle Dolomiti. *Giros Notizie*, 27: 1-8.
- MÜLLER P. & WUCHERPFENNIG W., 1988.– Die Gattung *Nigritella* L. C. Rich. (*Orchidaceae*) in Bayern - Erstnachweis von *Nigritella widderi* Teppner & Klein. *Ber. Bayer. Bot. Ges.*, 59: 7-11.
- NEWGER K., 2000-2002.– So blüht es in den Alpen. Botanische Wanderungen zu Kohlröschen und anderen Bergorchideen. I. *J. für den Orchideenfreund*, 7(1): 58-69; 7(3): 228-237; 8(1): 74-85; 8(3): 280-285; 9(1): 71-85; 9(3): 259-277.
- PERAZZA G., 2001.– Le “*Nigritella*” rose nel Trentino-Alto Adige (Northern-Italy). *Jour. Eur. Orch.* 33(1): 487-494.
- PERKO M.L. 2000.– Das Steinalpen-Kohlröschen (*Nigritella lithopolitanica* Ravnik) und seine derzeit bekannte Verbreitung in Kärnten. *Carinthia II* (Klagenfurt) (190)110: 135-144.
- RATINI P., 2000.– *Nigritella widderi* nel Lazio *Giros Notizie*, 14: 24.
- RAVNIK V., 1978.– Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* Rich. IV - *Nigritella lithopolitanica* V. Ravnik, spec. nov. *Acta bot. croat.*, 37: 225-228.
- RAVNIK V., 1990.– Rod. *Nigritella* L.C. Richard V Jugovzhodnih Apneniških Alpah - Die Gattung *Nigritella* L.C. Richard in den südöstlichen Kalkalpen - Razprave IV. Razreda sazu XXXI - 18 (Ljubljana): 271-290.
- ROMOLINI R., 1999.– *Nigritella widderi* nelle Marche *Giros Notizie* 12/13: 25-26.
- ROSSI W., CAPINERI R., TEPPNER H. & KLEIN E., 1987.– *Nigritella widderi* in the Apennines. *Phyton* (Austria), 27: 129-138.
- SCHMID H.-E. & SCHMID T., 1998.– Zwei neue Fundorte des Steirischen Kohlröschens, *Nigritella stiriaca* (K. Rech.) H. Teppner & E. Klein, in der Steiermark. *Not. Flora Steiermark*, 15: 3-12.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1985a.– Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducisjoannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. *Phyton* (Austria), 25: 147-176.
- TEPPNER H. & KLEIN, E. 1985b.– *Nigritella widderi* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* (Austria), 25: 317-326.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1990.– *Nigritella rhellicani* spec. nov. und *N. nigra* (L.) Rchb. f. s. str. (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* (Austria), 31: 3-26.
- TEPPNER H. & KLEIN E., 1998.– Etiam atque etiam – *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* (Austria), 38: 220-224.
- TEPPNER H. & STER Th., 1996.– *Nigritella buschmanniae* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*) und eine Bibliographie für Frau Adolfine Buschmann. *Phyton* (Austria), 36: 277-294.
- VÖTH W., 2004.– Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, x*Gymnigritella*-, x*Pseudadenia*-, und x*Pseuditella*-Arten (*Orchidaceae*). *Linzer biol. Beitr.*, 36(1): 493-519.
- WETTSTEIN R. v., 1889.– Untersuchungen über “*Nigritella angustifolia* Rich.” *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 7: 306-317 + 1 pl.
- WITTMANN H., TÜRK R. & ÜBLAGGER J., 1988.– *Nigritella stiriaca* (K. Rech.) Teppner & Klein – neu für Oberösterreich und Salzburg. *Linzer biol. Beitr.*, 20: 79-82.

SITES INTERNET

- GRABNER U.– Site internet. www.grabner-orchideen.com/forum/n_ru_forum.htm/
- HUBER R., 1999.– *Nigritella widderi*. Site internet. www.aho-bayern.de.
- MOINGEON J.-M.– Site internet www.pharmanatur.com/Autriche/Gymnadenia.htm/
- WUCHERPFENNIG, W., 2001.– *Nigritella dolomitensis* in Bayern. Site internet: www.aho-bayern.de/
- www.heimische-orchideen-forum.de (forum allemand de discussion sur les orchidées européennes).