

Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. P. DELFORGE.- *Nomenclatural and taxonomical contribution to the genus Gymnadenia* (Orchidaceae). New combinations for *Gymnadenia austriaca* and *Gymnadenia austriaca* var. *gallica*, known before respectively as *Nigritella austriaca* and *N. nigra* subsp. *iberica* or subsp. *gallica*.

Aux yeux des systématiciens qui envisagent les *Orchidaceae* au niveau mondial, les Orchidées d'Europe, étudiées depuis fort longtemps, semblent avoir été éparpillées dans beaucoup trop de genres dont la validité paraît parfois faible, si on les compare aux genres tropicaux (voir par exemple DRESSLER 1993). Au nombre de ces genres européens controversés figure certainement le genre *Nigritella*, créé en 1817 par RICHARD, et qui ne semble vraiment se séparer morphologiquement des *Gymnadenia* que par la non résupination du labelle, celui-ci étant donc orienté vers le haut, ainsi que par des tubercules un peu plus longuement digités. Beaucoup d'auteurs se sont demandé si ces deux caractères peuvent justifier à eux seuls la séparation en deux genres, d'autant que les hybrides («*Gymnigritella*») sont fréquents dans la nature et qu'il existe même une espèce hybride stabilisée qui relie les deux genres, *Gymnadenia runei* (TEPPNER & KLEIN 1989, 1998; ERICSSON 1997).

Les deux genres ont donc parfois été réunis, soit avec d'autres genres et sous divers noms, par exemple *Sieberia*, *Satyrium* ou encore *Habenaria*, soit par simple intégration des Nigritelles dans le genre *Gymnadenia* (par exemple WAHLENBERG 1826; REICHENBACH fil. 1856; WETTSTEIN 1889; SCHULZE 1894; HAYEK 1933; SUNDERMANN 1975, 1980; voir à ce sujet par exemple GERBAUD 1998). La plupart des auteurs de monographies et de flores de ce siècle, cependant, ont maintenu le genre *Nigritella*, parfois avec réserves, dont les miennes (DELFORGE in DELFORGE & GERBAUD 1997).

Le débat vient cependant d'être fondamentalement relancé avec l'étude biochimique de séquences de nucléotides de l'ADN ribozomal (BATEMAN et al. 1997; PRIDGEON et al. 1997), une technique qui peut apporter des renseignements intéressants pour comprendre la phylogénie des êtres vivants, mais dont l'interprétation des résultats est difficile et contredit souvent ceux obtenus par d'autres approches biochimiques. Si cette technique semble relativement fiable jusqu'au niveau du genre, elle paraît moins efficace pour les taxons inférieurs au genre (voir par exemple FELSENSTEIN 1985; DRESSLER 1993; HARRAP & QUINN 1996).

(*) avenue du Pic Vert, 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse

Les cladogrammes les plus parcimonieux obtenus par BATEMAN et al. (1997: fig. 9) et par PRIDGEON et al. (1997: figs 2 & 4) montrent que *Nigritella nigra* se branche à l'intérieur du genre *Gymnadenia*, au sein du clade formé par *G. conopsea* subsp. *conopsea* et *G. conopsea* subsp. *borealis*. En conséquence de quoi BATEMAN et al. proposent d'inclure toutes les Nigritelles dans le genre *Gymnadenia*, sans toutefois effectuer eux-mêmes de combinaisons nouvelles, probablement du fait qu'ils n'ont pas étudié personnellement la quinzaine d'espèces de *Nigritella* actuellement reconnues (BATEMAN et al. 1997: 129-130).

Les réactions à ces travaux ont été relativement rapides et diverses, soit pour plaider le maintien de la distinction entre *Nigritella* et *Gymnadenia* (par exemple GERBAUD 1998), soit pour accepter l'intégration des Nigritelles dans le genre *Gymnadenia*, option prise, à contrecœur semble-t-il, par TEPPNER et KLEIN, auteurs de nombreuses descriptions de Nigritelles (notamment TEPPNER & KLEIN 1985A, B, 1990, 1993). Ils les ont donc toutes formellement transférées dans le genre *Gymnadenia* (TEPPNER & KLEIN 1998).

Ce faisant, cependant, TEPPNER et KLEIN en sont restés à leurs conceptions premières pour les taxons *austriaca*, présent des Alpes orientales jusqu'aux Dolomites à l'ouest (TEPPNER & KLEIN 1990), *iberica*, présent des Pyrénées espagnoles aux Alpes françaises (TEPPNER & KLEIN 1993) et *gallica*, décrit des Alpes françaises (BREINER & BREINER 1993). Ils considèrent *iberica* et *gallica* comme synonymes, ce qui est généralement admis, et distinguent toujours *austriaca* d'*iberica* dont ils font encore deux subsp. de *Gymnadenia nigra*. Pourtant, de nombreuses objections ont été récemment publiées en ce qui concerne la parenté d'*austriaca* et *iberica-gallica* avec *G. nigra*, le rang subsppécifique d'*austriaca* et, enfin, la distinction entre les subsp. *austriaca* d'une part et *iberica-gallica* d'autre part.

1.- La parenté d'*austriaca* et d'*iberica-gallica* avec *Gymnadenia nigra*. TEPPNER et KLEIN maintiennent *austriaca* comme subsp. de *G. nigra*. Cette dernière espèce est triploïde ($2n=60$), apomictique, et sa distribution est limitée à une petite aire au centre de la Scandinavie. *G. nigra* subsp. *nigra* et *G. nigra* subsp. *austriaca*, ce dernier tétraploïde ($2n=80$), proviennent nécessairement de deux événements de spéciation distincts, probablement de deux réorganisations différentes du génome lors de méioses perturbées (autopolyploïdie) chez des individus d'un taxon diploïde ($2n=40$) à reproduction sexuée, vraisemblablement *G. rhellicani*, de vaste distribution et considéré comme une espèce ancestrale par TEPPNER et KLEIN eux-mêmes (1990: 24). Il eût donc été plus logique de rattacher les subsp. *nigra* et *austriaca* à *G. rhellicani* plutôt qu'à *G. nigra*, ce qu'a d'ailleurs fait KERGUÉLEN (1994) en effectuant ces combinaisons pour *iberica* et *gallica* dans le genre *Nigritella*.

2.- Le rang subsppécifique d'*austriaca*. Par le nombre chromosomique ($2n=80$) et par l'apomixie, les taxons *austriaca* et *iberica-gallica* sont reproductivement isolés de toutes les Nigritelles syntopiques, à reproduction sexuée ou non (par exemple *Gymnadenia rhellicani*, *G. rubra*, *G. corneliana*). Ils le sont a fortiori aussi de *G. nigra*, apomictique, allopatrique strict, dont l'aire scandinave est séparée des Alpes par plus de 1000 km. Comme il existe, en plus des nombres chromosomiques incompatibles, des différences morphologiques tranchées et

décelables par les moyens ordinaires entre l'espèce scandinave et les taxons alpins, il est nécessaire d'élever le taxon *austriaca* (et le taxon *iberica-gallica*, s'il diffère d'*austriaca*) au rang d'espèce à la fois du fait de ses caractères propres, pour le soustraire de l'espèce *G. nigra* à laquelle il ne semble pas directement apparenté et pour éviter de donner le rang de sous-espèce à des taxons lorsque des mécanismes d'isolement, ici particulièrement étanches, semblent exister. J'ai plus longuement argumenté déjà cette nécessité dans DELFORGE et GERBAUD (1997: 81-82). Pour ces raisons, j'avais, dès 1991, effectué la combinaison au rang spécifique d'*austriaca* dans le genre *Nigritella* (DELFORGE et al. 1991). Comme j'adhère à l'intégration des Nigritelles dans le genre *Gymnadenia*, je renouvelle ci-dessous cette combinaison afin de placer *austriaca* au rang spécifique dans le genre *Gymnadenia*.

3.- La distinction entre *austriaca* d'une part et *iberica-gallica* d'autre part. La décision de TEPPNER et KLEIN de maintenir une distinction entre les subsp. *austriaca* et *iberica* est curieuse, parce qu'elle contredit les travaux de KLEIN lui-même qui a montré récemment, par une analyse scrupuleuse, paraissant irréfutable, que les subsp. *austriaca*, *iberica* et *gallica* étaient indiscernables et donc synonymes (KLEIN 1996; KLEIN & DRESCHER 1996), constatation qui avaient déjà été effectuées par d'autres botanistes (par exemple DELFORGE 1994; ALMERS et al. 1996; GERBAUD 1996; GERBAUD & GERBAUD 1996; DELFORGE & GERBAUD 1997; FOELSCHE & FOELSCHE 1997).

Deux arguments sont brièvement invoqués par TEPPNER et KLEIN (1998) pour revenir à la séparation des deux taxons:

— une différence dans la longueur moyenne des éperons, mais il faut savoir que cette différence est de l'ordre de 0,1 mm en moyenne et qu'il existe de nombreux contre-exemples, avec un éperon «court» chez *iberica*, «long» chez *austriaca* (1);

— une étude des isoenzymes qui aurait apporté un premier soutien («erste Unterstützungen») à la distinction des deux taxons, mais les résultats de cette étude ne sont pas publiés et l'on peut se demander quelle est la validité de cette technique pour la distinction de taxons subsécifiques, alors que l'on analyse des populations de plantes apomictiques très séparées géographiquement puisqu'elles ne croissent qu'au-dessus de 1000 m d'altitude. Quand bien même l'étude des isoenzymes pourrait susciter une interprétation allant dans le sens d'une certaine divergence entre l'ensemble des populations d'*austriaca* et l'ensemble des populations d'*iberica* (2), la décision de maintenir une distinction des deux taxons au rang subsécifique ne serait pas pour autant validée puisque tous les caractères morphologiques décelables par les moyens ordinaires s'interpénètrent et que les nombres chromosomiques ainsi que le mode de reproduction

(1) Rappelons que les fleurs de Nigritelles sont très petites, avec un labelle muni d'un éperon d'une longueur de l'ordre de 1 mm. Les mesures publiées par KLEIN pour la longueur de l'éperon sont les suivants (KLEIN & DRESCHER 1996: 237):

<i>Nigritella nigra</i> subsp. <i>austriaca</i>	0,9-1,3	mm
<i>Nigritella nigra</i> subsp. <i>iberica</i>	1,0-1,4	mm
<i>Nigritella nigra</i> taxon du Massif Central	(0,85-)	0,9-1,35 mm.

(2) Qu'en est-il, en effet, des divergences isoenzymatiques intra- et interpopulationnelles de chaque taxon ?

apomictique sont semblables. On se trouverait donc devant une «one-character taxonomy» (DONOGHUE & SANDERSON 1992) dont l'usage devrait être évité (DRESSLER 1993).

Cependant, des observations en 1998, qui ne sont pas prises en compte par TEPPNER et KLEIN (1998), auraient indiqué que les plantes françaises («*iberica-gallica*») seraient un peu plus précoces que les plantes orientales («*austriaca*») et que leur inflorescence serait un peu plus fournie (O. GERBAUD comm. pers.). Ces deux caractères n'expriment que des tendances qui sont évidemment en partie dues à des facteurs édaphiques et climatiques, particulièrement pour des plantes montagnardes (pour la phénologie, voir par exemple DELFORGE & GERBAUD 1997). Il existe ici aussi, d'après mes observations, des contre-exemples sur toute l'aire des deux taxons. Les quelques différences, très peu tranchées, constatées entre les deux taxons se résument donc, au stade actuel des connaissances, à la longueur de l'éperon ($\pm 0,1$ mm), la taille globale de l'inflorescence, la phénologie et, peut-être, les isoenzymes. Ceci permet, au mieux, d'accorder le rang variétal au morphe occidental, option retenue ici.

Si l'on veut faire d'«*iberica-gallica*» une variété de *G. austriaca*, le choix de l'épithète au rang variétal demande quelques précautions. Il existe en effet une *Nigritella nigra* var. *pyrenaica*, décrite par SCHLECHTER (1919), avec pour seule indication géographique: «Verbreitung: Pyrenäen». La description de SCHLECHTER, trop succincte, et les diagnoses publiées ultérieurement pour ce taxon (SCHLECHTER in KELLER & SCHLECHTER 1925-1928; SCHLECHTER in KELLER et al. 1930-1940) ne permettent pas de savoir si cette var. *pyrenaica* est identifiable à «*iberica-gallica*» ou à *Gymnadenia gabasiana*, une espèce diploïde à reproduction sexuée, qui fleurit également dans les Pyrénées. Comme l'herbier de SCHLECHTER, conservé à Berlin, a été détruit lors de la Seconde Guerre mondiale et qu'aucun isotype n'est connu pour cette var. *pyrenaica* (TEPPNER & KLEIN 1993; FOELSCH & FOELSCH 1997), il n'est pas possible d'utiliser comme basionyme *Nigritella nigra* var. *pyrenaica* SCHLECHTER 1919 qui doit être malheureusement considéré comme un *nomen confusum*.

Le choix d'une épithète au rang variétal pour le taxon occidental de *Gymnadenia austriaca* est donc ouvert, création d'un nouveau nom compris. Comme basionymes, deux épithètes sont utilisables, toutes deux publiées au rang de subsp. en 1993: *gallica* (BREINER & BREINER 1993) et *iberica* (TEPPNER & KLEIN 1993), la seconde n'ayant priorité sur la première que par le biais d'une prépublication. L'épithète *gallica* reflétant mieux l'apparente distribution du taxon, centrée sur la France (Massif du Jura, Alpes, Massif Central, Pyrénées), je préfère l'utiliser ici.

***Gymnadenia austriaca* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE comb. nov.**

Basionyme: *N. nigra* (L. 1753) REICHENBACH fil. 1851 subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN, *Phyton*. **31** (1): 17-18 (1990).

Synonymes: *Satyrium nigrum* auct. p.p., non L. 1753.

Nigritella nigra auct. p.p., non (L. 1753) REICHENBACH fil. 1851.

Nigritella austriaca (TEPPNER & KLEIN 1990) P. DELFORGE 1991.

Gymnadenia nigra (L. 1753) REICHENBACH fil. 1856 subsp. *austriaca* (TEPPNER & KLEIN 1990) TEPPNER & KLEIN 1998.

Gymnadenia austriaca (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE **var. *gallica*** (E. BREINER & R. BREINER) P. DELFORGE **comb. nov. et stat. nov.**

Basionyme: *N. nigra* (L. 1753) REICHENBACH fil. 1851 subsp. *gallica* E. BREINER & R. BREINER, *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **25**: 471 (1993).

Synonymes: ? *Nigritella nigra* (L. 1753) REICHENBACH fil. 1851 var. *pyrenaica* SCHLECHTER 1919, nom. confusum.

Nigritella nigra (L. 1753) REICHENBACH fil. 1851 subsp. *iberica* TEPPNER & KLEIN 1993.

Nigritella rhellicani TEPPNER & KLEIN 1990 subsp. *gallica* (E. BREINER & R. BREINER 1993) KERGUÉLEN 1994.

Nigritella rhellicani TEPPNER & KLEIN 1990 subsp. *iberica* (TEPPNER & KLEIN 1993) KERGUÉLEN 1994.

Gymnadenia nigra (L. 1753) REICHENBACH fil. 1856 subsp. *iberica* (TEPPNER & KLEIN 1993) TEPPNER & KLEIN 1998.

Remerciements

Je tiens à remercier Erich KLEIN (Eggersdorf, Autriche) et Alec M. PRIDGEON (Royal Botanic Gardens, Kew, Angleterre) pour les articles de référence qu'ils m'ont procurés. Ma gratitude va particulièrement aussi à Olivier GERBAUD (Allevard-les-Bains, France) pour les documents qu'il m'a aussi fournis et pour les intéressantes discussions que nous avons eues à propos des *Nigritelles*.

Bibliographie

- 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., PRIDGEON, A.M., & CHASE M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassifications to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana*. **12** (3): 113-143.
- BREINER, E. & BREINER, R. 1993. - Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **25**: 467-487.
- DELFORGE, P. & GERBAUD, O. 1997.- Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (TEPPNER & E. KLEIN) P. DELFORGE en France, dans les Alpes et le Jura. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 81-102.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **72**: 99-101.
- DONOGHUE, M.J. & SANDERSON, M.J. 1992.- The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny: in SOLTIS D.E., SOLTIS, P.S. & DOYLE, J.J. [eds], *Molecular systematics in plants*. Chapman and Hall, London.
- DRESSLER, R. L. 1993.- *Phylogeny and classification of the orchid family*: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- ERICSSON, S. 1997.- Om brudkullan, *Gymnadenia runei*, och dess ursprung. *Sven. Bot. Tidskr.* **91**: 139-142.
- FELSENSTEIN, J. 1985.- Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* **39**: 783-791.
- FOELSCH, G. & FOELSCH, W. 1997.- Les *Nigritelles* des Pyrénées, de la chaîne Cantabrique et du Massif Central. *L'Orchidophile* **28**: 111-116, 152-158.
- GERBAUD, O. 1996.- Travaux récents et essai de synthèse sur le genre *Nigritella* RICH. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **13** (1995): 105-123.

- GERBAUD, O. 1998.- *Gymnadenia* R. BR. et *Nigritella* RICH.: un seul et même genre ? *Jéres Journées Rencontres Orchidophiles Rhône-Alpes, Cah. Soc. Franç. Orchidophilie* **5**: sous presse.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1996.- Considérations sur *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD: histoire, variabilité et hybrides. *L'Orchidophile* **27**: 24-36.
- HARRAP, S. & QUINN, D. 1996.- Tits, Nuthatches and Treecreepers: 464p. Christopher Helm, London.
- HAYEK, A. VON 1933.- Prodrum floræ peninsulæ Balcanicæ. *Fedde Repert., Beih.* **30** (3): 371-416 (*Orchidaceae*).
- KELLER, G. & SCHLECHTER, R. 1925-1928.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 1: 304p. + 38 Taf. *Fedde Repert., Sonderbeih.*
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. VON 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472p + 640 pl. *Fedde Repert., Sonderbeih.* Nachdruck 1972, Königstein.
- KERGUÉLEN, M. 1994.- Corrections et compléments à l'Index synonymique de la Flore de France. *Bull. Ass. Inform. appl. Bot.* **1**: 1-189.
- KLEIN, E. & DRESCHER, A. 1996.- *Nigritella nigra* (*Orchidaceae - Orchideae*) im Massif Central (Frankreich). *Phyton* **36**: 231-250.
- KLEIN, E. 1996.- Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae - Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. *Phyton* **36**: 53-62.
- PRIDGEON, A.M., BATEMAN, R.M., COX, A.V., HAPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*. **12** (2): 89-109.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1856.- Über *Nigritella* RICH. *Bonplandia* **4** (20/21): 320-321.
- SCHLECHTER, R. 1919.- Mitteilungen über europäische und mediterrane Orchideen II. *Fedde Repert.* **16**: 257-292.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera, Berlin.
- SUNDERMANN, H. 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungflora: 2. Aufl., 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungflora: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985A.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. un zweier Neukombinationen. *Phyton* **25**: 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985B.- *Nigritella widderi* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* **25**: 317-326.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1989.- *Gymnigritella runei* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*) aus Schweden. *Phyton (Austria)* **29**: 161-173.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1990.- *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* s. str. *Phyton* **31**: 5-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1993.- *Nigritella gabasiana* spec. nov., *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (*Orchidaceae-Orchideae*), und deren Embryologie. *Phyton* **33**: 179-209.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* **38**: 220-224.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* **38**: 220-224.
- WAHLENBERG, G. 1826.- Flora suecica pars posterior. Upsaliæ.
- WETTSTEIN, R. VON 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.». *Ber. Deut. Bot. Ges.* **7**: 306-317 + 1 pl.

*

* *