

Gymnadenia rubra WETTSTEIN 1889 et la taxonomie des nigritelles apomictiques

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN 1889 and the taxonomy of apomictic *Vanilla* Orchids. The history and context of the description of the Red Vanilla Orchid, *Gymnadenia rubra*, apomictic, and its allied, *G. stiriaca*, *G. dolomitensis*, *G. minor*, *G. bicolor*, and *G. hygrophila*, all apomictic too, are evoked. The descriptions of the last 4 species, recently published, are based almost exclusively on the subjective evaluation of some morphological characters without explanation of the basis for these statements nor attempts to investigate the extent to which these characters might be prone to environmentally induced variation. Furthermore, the morphological characters used for the delimitation of these 4 species do not work in many cases in the field. Taxonomy of agamous complexes present in 47 families of Angiosperms has always been considered as very difficult. Surveys of apomictic species in numerous genera have found significant levels of intrapopulation genetic diversity, frequently a paradoxically high level, which is not significantly different from those of congeneric sexual relatives. As a result, the morphological intrapopulation plasticity of apomictic species can be larger than specific differences between two closely related species, because of differential responses among genotypes to a temporally and spatially fluctuating environment. This mechanism contributes to the maintenance of within-population genetic diversity and renders determination very difficult. More objective interpretations of morphological and genetical data of apomictic species complexes have led to grant species status to groups of related apomictic or partly apomictic variants rather than to individual morphotypes. As it seems that *G. minor*, *G. bicolor*, and *G. hygrophila* constitute only morphotypes (or ecomorphs) of *G. rubra*, they are better treated as forms. They are formally named here *G. rubra* f. *minor*, *G. rubra* f. *rosea*, and *G. rubra* f. *hygrophila* respectively. As the rank of variety seems more appropriate for *G. dolomitensis*, it is named *G. rubra* var. *dolomitensis*.

Key-Words: Orchidaceae, *Gymnadenia*, *Gymnadenia* sectio *Nigritella*, *Gymnadenia rubra*, *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *hygrophila* (W. FOELSCH & HEIDTKE) P. DELFORGE comb. et stat. nov., *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *minor* (W. FOELSCH & K. ZERNIG) P. DELFORGE comb. et stat. nov., *Gymnadenia rubra* var. *rubra* f. *rosea* (C. BOILLAT & V. BOILLAT) P. DELFORGE comb. nov., *Gymnadenia rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE comb. nov. Taxonomy, apomixis.

(*) avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 15.IX.2011, accepté le 15.X.2011.

Les Naturalistes belges, 2011, 92, hors-série - spécial Orchidées n°24 [ISSN: 0028-0801]: 87-116

Aux débats dont les nigritelles ont toujours été l'objet au niveau du genre, avec pour conséquence une nomenclature complexe notamment dans les genres *Nigritella* et *Gymnadenia* (cf. DELFORGE 2011A, B), s'ajoutent des difficultés taxonomiques qui leur sont propres et qui sont dues au mode de reproduction de beaucoup d'entre elles. La plupart des espèces de nigritelles récemment décrites sont en effet des allopolyploïdes apomictiques dont la morphologie est très voisine, de sorte que leur statut est controversé. En effet, chez un taxon apomictique, chaque individu constitue une lignée évolutive indépendante et ce taxon fonctionne donc plus comme une collection de lignées évolutives indépendantes juxtaposées que comme une unité évolutive simple et cohérente (HEDRÉN et al. 2000). Par l'apomixie, la moindre variation génétique affectant un caractère morphologique chez un individu peut donner naissance à une population clonale, plantes toutes identiques à la plante-mère portant cette particularité. Faut-il nommer toutes ces variations, au point que chaque sommet alpin pourrait bientôt abriter son ou ses espèces apomictiques endémiques? La question a été posée dans les milieux orchidologiques européens (par exemple PRESSER 2002: 172; ZELESNY 2008: 591). La présente mise au point découle de ces constatations. Elle envisagera le statut de nouvelles espèces apomictiques récemment décrites et qui semblent très proches de la Nigritelle rouge.

1. Les avatars de la Nigritelle rouge

Le nom de la Nigritelle rouge

Dans la littérature récente, deux épithètes ont été utilisées pour désigner la Nigritelle rouge au rang spécifique, soit *miniata* (basionyme: *Orchis miniata* CRANTZ 1769), soit, bien plus fréquemment, *rubra*, (basionyme: *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN 1889). "Miniatus" signifie "vermillon", donc rouge, mais, dans la description d'*Orchis miniata*, les caractères explicitement retenus par CRANTZ (1769: 487) et les références qu'il fait aux figures et aux polynomes notamment de BAUHIN (1623), de SÉQUIER (1745) ou encore de HALLER (1768) concernent quasi toutes les espèces de nigritelles délimitées aujourd'hui, qu'elles soient à fleurs rouges, roses ou pourpre noirâtre. De ce fait, *Orchis miniata* est un indéniable nomen confusum. Il n'est en effet pas possible de désigner, dans les matériaux originaux cités par CRANTZ, un lectotype liant l'épithète *miniata* à la Nigritelle rouge plutôt qu'à la Nigritelle noire sans contredire fortement le protologue. Pour les mêmes raisons, la désignation d'un épitype n'est pas possible non plus. WETTSTEIN (1889) a donc considéré que la Nigritelle rouge n'était pas valablement nommée et il l'a décrite. Comme sa description paraissait concerner, elle aussi, plusieurs espèces à fleurs rouges ou roses, BAUMANN et al. (2002: 176-178) ont désigné un "iconolectotype" qui ne contredit pas le protologue de WETTSTEIN tout en liant définitivement *Gymnadenia rubra* WETTSTEIN à la Nigritelle rouge. Cependant, l'épithète *miniata* est encore parfois utilisée (par exemple LÜNSMANN 2002; BATEMAN et al. 2003; REDL 2003).

Les caractères de la Nigritelle rouge

Selon WETTSTEIN, *Gymnadenia rubra* fleurit de 8 à 14 jours avant *G. "nigra"*. Son inflorescence est allongée, les fleurs rouges à roses, les pétales aussi larges que les sépales, le labelle ovale, graduellement contourné vers le sommet tandis que la base est enroulée en cornet («Lippe [...] eiförmig mit allmählich ausgeschweifter Spitze, dabei gegen den Grund zu tütenartig eingerollt» WETTSTEIN 1889: 314). Par la suite, d'autres caractères morphologiques ont été précisés pour cette espèce par d'autres botanistes. Il est généralement admis aujourd'hui que, chez *G. rubra*, la couleur de l'inflorescence est uniformément rouge rubis lumineux, avec souvent décoloration des fleurs inférieures après l'anthèse, et que les bords des bractées sont généralement glabres. De plus, cette espèce semble inféodée aux pelouses alpines alcalines (calcaires et calcschistes) sèches à fraîches, plus particulièrement au *Seslerio-Sempervirentum*.

La répartition reconnue pour *Gymnadenia rubra* comprend la moitié orientale de l'arc alpin, à l'ouest à partir de la Suisse, ainsi que les Carpates (par exemple BAUMANN & KÜNKELE 1982; BUTTLER 1986, 1991; REINHARD et al. 1991). Par ailleurs, il a été établi que *Gymnadenia rubra* est une espèce allotétraploïde ($2n=80$) à reproduction apomictique (TEPPNER & KLEIN 1985A), qui résulte probablement d'une hybridation ancienne entre une espèce diploïde ($2n=40$) dont les gamètes femelles étaient normalement haploïdes ($n=20$) et une hypothétique espèce triploïde ($2n=60$), ancestrale et disparue, aux gamètes mâles non réduits (HEDRÉN et al. 2000).

La nigritelle rouge de Styrie

En 1906, K. RECHINGER décrit du massif du Salzkammergut (Styrie, Autriche), sous le nom de *Gymnadenia rubra* var. *stiriaca*, une variété précoce de nigritelle rouge à fleurs rose un peu bleuté, dont la base des divisions du périanthe est plus colorée que le sommet (RECHINGER & RECHINGER 1906: 148). Ayant démontré que ce taxon est tétraploïde et apomictique, TEPPNER et KLEIN (1985A) considérèrent qu'il s'agissait d'une espèce. Ils l'ont placée dans le genre *Nigritella* [= *Nigritella stiriaca* (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN], puis transférée dans le genre *Gymnadenia* [= *Gymnadenia stiriaca* (K. RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN] (TEPPNER & KLEIN 1998). L'analyse des alloenzymes révéla ensuite que *G. stiriaca* était porteur d'un allèle particulier, indiquant un événement de spéciation différent de celui ayant donné naissance à *G. rubra*, mais provenant également d'une hybridation ancienne, impliquant une autre espèce diploïde ($2n=40$), dont les gamètes femelles étaient normalement haploïdes ($n=20$), et la même hypothétique espèce triploïde ($2n=60$), ancestrale et disparue, aux gamètes mâles non réduits (HEDRÉN et al. 2000).

Gymnadenia stiriaca, dont les caractères sont stables et qui est aisément déterminable sur le terrain par sa coloration très particulière, a ensuite été signalé de plusieurs massifs autrichiens (par exemple BRENDICKE 1987; WITTMANN et al. 1988; FOELSCH 1990; BAUM & BAUM 1996; SCHMID & SCHMID 1998, 2000; VÖTH 2004). Il est assez généralement considéré comme une espèce, sauf par quelques auteurs prônant une nomenclature très conservatrice et une taxo-

nomie basée sur un concept morphologique large de l'espèce. Dans les ouvrages de ces derniers, la nigritelle rouge de Styrie apparaît sous le nom de *Nigritella rubra* subsp. *stiriaca* (BAUMANN & LORENZ 2005; BAUMANN et al. 2006; KRETZSCHMAR 2008). Des points de vue biologique, phylogénétique et évolutif, cette taxonomie est inadéquate parce qu'elle ne rend pas compte de l'origine hybridogène de la Nigritelle rouge de Styrie, origine dans laquelle, de surcroît, *Gymnadenia rubra* n'est pas intervenu (voir aussi DELFORGE 2011A).

La nigritelle rouge des Dolomites

À partir de deux populations dont la principale se situe au Col Bechei (Passo de Limo, Bolzano, Italie), TEPNER et KLEIN (1998) ont décrit, avec un grand luxe de détails, une nouvelle nigritelle rouge, tétraploïde et apomictique, *Gymnadenia dolomitensis*, qui ne se distinguerait de *G. rubra*, absent des 2 sites, que par des bractées bordées de papilles coniques, une inflorescence s'allongeant plus fort pendant la fructification, une coloration parfois légèrement teintée de violet, des fleurs basales se décolorant souvent après l'anthèse et un labelle plus ouvert, moins enroulé à la base. Malencontreusement, un échantillon de cette nouvelle espèce n'a pas été intégré dans l'étude des alloenzymes des nigritelles (HEDRÉN et al. 2000), de sorte que l'on ne sait toujours pas si *G. dolomitensis* se distingue de *G. rubra* sur ce point, c'est-à-dire si ces deux taxons semblent issus de deux événements de spéciation distincts ou s'ils paraissent conspécifiques lorsque des allèles présents dans leur génotype sont mis en évidence.

Gymnadenia dolomitensis a été ensuite signalé de divers massifs des Dolomites, dans des colonies où, toujours, *G. rubra* semblait absent (HAAS & HAAS 2003). LORENZ et PERAZZA (2004) ont étudié en détail *G. dolomitensis* au locus *typicus* et l'ont comparé à des individus de *G. rubra* provenant de nombreuses populations du Trentin-Haut-Adige (Italie), mais aussi de Suisse et d'Autriche, observées différentes années. Au locus *typicus*, ils ont trouvé, parmi des *G. dolomitensis* typiques, des plantes munies d'une inflorescence assez courte, entièrement rouge rubis, sans décoloration des fleurs basales après l'anthèse, qui ne pouvaient être identifiées, selon eux, qu'à *G. rubra*. Les deux taxons peuvent donc être syntopiques, ce que des auteurs confirmeront sur d'autres sites (par exemple HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010: 23). Ceci peut indiquer que l'aspect des populations de *G. rubra* s.l. varie avec les conditions climatiques qui prévalent chaque année. De plus, il est apparu que l'enroulement de la base du labelle n'est pas en l'occurrence un caractère constant, mais plutôt un caractère à variation graduelle sur toute l'aire de *G. rubra*, les plantes à labelle ouvert étant plus fréquentes au centre de l'aire qu'en périphérie. Quant à la présence de denticules au bord des bractées, elle semble aléatoire, des plantes munies de bractées lisses ou bordées de denticules fleurissant sur toute l'aire, constat déjà fait également par TIMPE et MRKVICKA (1991) et BRÜTSCH (2000). Par ailleurs, *G. dolomitensis* lui-même peut être parfois muni de bractées à bords lisses (DWORSCHAK 2002).

LORENZ et PERAZZA (2004) estiment donc que l'enroulement du labelle et la denticulation du bord des bractées, caractères mis en exergue lors de la description, ainsi que la couleur de l'inflorescence ne permettent pas de distinguer *Gymnadenia rubra* de *G. dolomitensis* sur le terrain lorsque les variations inter- et intrapopulationnelles de *G. rubra* sont envisagées sur une aire vaste. De plus, les deux taxons ont la même phénologie et la même écologie. LORENZ et PERAZZA considèrent que TEPPNER et KLEIN (1998) ont utilisé des individus aux caractères extrêmes de *G. rubra* pour délimiter *G. dolomitensis* («Anche questo carattere si è dunque rivelato instabile e inefficace per una netta separazione tra i due taxa. A questo proposito si può constatare che le foto 2,4 e 5 del protologo sono fuorvianti perché mostrano i dettagli dei fiori di un esemplare con caratteri estremi.» LORENZ & PERAZZA 2004: 4). En conclusion, LORENZ et PERAZZA estiment que la Nigritelle rouge des Dolomites ne représente, au plus, qu'une variété de *G. rubra* et ils effectuent la combinaison nomenclaturale nécessaire pour la nommer à ce rang [= *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) R. LORENZ & PERAZZA]. Cette conclusion est partagée par ZELESNY (2008: 593) et jusqu'à un certain point par WENKER (2007: 194-195) au départ de constatations similaires faites indépendamment d'autres années.

Il est clair que la distinction de *Gymnadenia dolomitensis* vis-à-vis de *G. rubra* s'est faite à partir de prémisses et de raisonnements assez semblables à ceux qui ont amené la description de *G. cenisia* (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A; voir, par exemple, KALTEISEN 2001; DELFORGE 2003, 2011B; WENKER 2007) L'examen de la validité et de la stabilité des caractères dits diagnostiques effectué d'autres années au locus typicus ainsi que sur une aire vaste montre qu'une délimitation suffisamment stable et nette de *G. dolomitensis* ou de *G. cenisia* n'est pas possible et que ces taxons font manifestement partie de la variation de *G. rubra* et de *G. rhellicani* respectivement. Ce qui conduit à considérer que *G. dolomitensis* et *G. cenisia* ne constituent, au plus, que des variétés de ces deux espèces.

La petite nigritelle rouge

Une nouvelle espèce de nigritelle à fleurs rouges, tétraploïde et apomictique, est ensuite décrite de Styrie (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007), selon le protocole habituel, c'est-à-dire une publication extrêmement détaillée qui ne révèle, après examen, que peu de caractères diagnostiques utilisables, caractères paraissant n'appartenir parfois qu'à des individus extrêmes. De surcroît, dans la comparaison avec *Gymnadenia rubra*, les caractères précisés dans le protologue par WETTSTEIN (1889) sont principalement utilisés, mais pas ceux, plus variés, relevés notamment par LORENZ et PERAZZA (2004) à partir d'observations plus étendues. Paradoxalement, FOELSCHÉ précisera pourtant plus tard (in FOELSCHÉ & HEIDTKE 2010: 153-154) qu'il n'est pas de bonne pratique, dans une comparaison, de n'utiliser que les caractères délimités pour l'holotype ou la population-type.

Même de cette manière, le nouveau taxon, nommé *Nigritella minor* et récemment transféré dans le genre *Gymnadenia* (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011), ne se

distingue de *G. rubra*, souvent syntopique, que par des fleurs de couleur légèrement plus pâle et de dimensions plus petites («**Diagnosis:** *Planta Nigritellae rubrae* subsp. *rubrae* similis sed colore florum paululum clariore et dimensionibus minoribus differt.» FOELSCHÉ & ZERNIG 2007: 10). De plus, les bractées semblent, en moyenne également, moins colorées que celles de *G. rubra*. Mais, par exemple, les hauteurs de tige publiées pour les deux espèces [5-17 (-20) cm versus 10-25 cm] ont des intervalles qui se recouvrent largement, comme le font aussi les dimensions de la plupart des autres caractères pris en compte. L'examen d'une population importante de *G. minor* montre, de plus, que les plantes dépassant 20 cm de hauteur ne sont pas rares (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010: 23). Ce caractère n'a donc pas été bien pris en compte lors de la description.

Un moment, dans leur discussion de *Gymnadenia minor*, FOELSCHÉ et ZERNIG (2007: 17) se demandent si leur nouvelle espèce ne rassemblerait pas en fait simplement des individus de *G. rubra* à petites fleurs. Ce n'est pas le cas, selon eux, répondent-ils, parce qu'il n'y pas d'individus intermédiaires entre le taxon à petites fleurs et le taxon à grandes fleurs. Comme il s'agit de deux taxons apomictiques qui forment des clones, est-ce bien étonnant? Et est-ce, de ce fait, un argument recevable?

Les nigritelles rouges du col Pordoi

En avril 2010, paraît un article de HERR-HEIDTKE et HEIDTKE qui complète des observations antérieures (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2006). Ces auteurs délimitent provisoirement 5 taxons, selon eux des morphotypes de *Gymnadenia rubra*, au col Pordoi (Groupe de la Sella, Dolomites, à la limite du Trentin-Haut-Adige et de la Vénétie, Italie). En suivant leur nomenclature, il s'agit de *Nigritella rubra* subsp. *rubra*, qui est rare, *N. rubra* var. *dolomitensis*, qui fleurit 3 jours après la subsp. *rubra*, ainsi que *N. rubra* "Typ 3", qui paraît être une forme de transition entre entre *N. rubra* et *N. widderi*, *N. rubra* "Typ 4", plante robuste, à l'inflorescence de couleur identique à celle de *N. rubra* "Typ 3" mais dont les fleurs ont la même structure que celle de *N. rubra* subsp. *rubra* et enfin *N. rubra* "Typ 5", plantes plus grêles mais à fleurs assez grandes, trouvées dans les zones bordant les ruissellets, et qui fleurit 3 jours après *N. rubra* "Typ 3". Ces taxons semblent chacun liés à des conditions stationnelles particulières et des individus intermédiaires entre ces 5 taxons ont été notés (HERR-HEIDTKE & HEIDTKE 2010).

Beaucoup d'orchidologues européens ont plaidé pour la prise en compte d'une certaine amplitude de variation chez les espèces apomictiques dont, en l'occurrence, *Gymnadenia rubra*. Il est nécessaire de le faire, selon eux, au moins pour deux raisons. D'une part, parce qu'il a été démontré que l'apomixie pouvait ne pas être absolue et que des reproductions sexuées allogames pouvaient exceptionnellement intervenir chez *G. rubra* (TEPPNER 1996), ce qui pourrait maintenir un certain niveau d'hétérozygotie, et donc de variation. D'autre part, parce que le propos du systématicien ne serait pas de considérer le moindre clone comme une espèce (par exemple KRETZSCHMAR 2008: 180; ZELESNY 2008: 591; WUCHERPFENNIG 2009 in FOELSCHÉ 2010a: 68).

Cependant les taxons désignés par "Typ 4" et "Typ 5" chez HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) vont être décrits au rang d'espèce, le premier sous le nom de *Nigritella bicolor* (FOELSCHÉ 2010A), le second sous le nom de *Nigritella hygrophila* (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011).

La nigritelle rouge bicolore

Des 51 pages denses de la description (FOELSCHÉ 2010A) auxquelles s'ajoutent les 31 pages d'un article annexe, téléchargeable sur l'Internet (FOELSCHÉ 2010B), il ressort que la Nigritelle rouge bicolore se distingue de *Gymnadenia rubra*, dont elle est fort proche morphologiquement, par la coloration rouge un peu plus claire de l'inflorescence, avec les fleurs basales décolorées, des sépales environ 2 fois plus larges que les pétales et un éperon long de 1,0-1,8mm. *G. rubra* aurait une inflorescence totalement rouge rubis, des sépales et des pétales de largeurs semblables, un éperon de 0,9-1,1 mm de longueur. *G. bicolor*⁽¹⁾ fleurirait quelques jours après *G. rubra* et quelques jours avant *G. rhellicani*. La distinction de *G. bicolor* n'est pas très compliquée: lorsque l'on se trouve face à une nigritelle dont l'inflorescence est bicolore, il suffit de vérifier si l'on n'est pas en présence d'une espèce allogame à inflorescence bicolore (i.e. *G. corneliana*, *G. lithopolitana* ou une forme peu colorée de *G. rhellicani*) et l'on sait alors que l'on a à faire à *G. bicolor* («Die Unterscheidung von *Nigritella rubra* und *N. bicolor* ist nicht so schwierig, wie das gelegentlich dargestellt wird. Wenn man es mit Pflanzen mit einem zweifarbigen Blütenstand zu tun hat, und lassen sich die sexuellen Arten *N. corneliana*, *N. lithopolitana* oder eine farbliche Varietät von *N. rhellicani* ausschließen, dann kann es sich nur um *N. bicolor* handeln.» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 153). Ce raisonnement est certainement un peu court, parce que plusieurs autres nigritelles apomictiques, dont *G. dolomitensis*, peuvent aussi présenter des inflorescences bicolores.

Par ailleurs, selon FOELSCHÉ (2010A,B), *Gymnadenia bicolor* serait présent sur la quasi-totalité de l'aire de *G. rubra*, au point que ce dernier paraît si rare qu'il faut se demander où il est possible d'encore le trouver. FOELSCHÉ (2010A, B) publie en effet une impressionnante liste de sites pour *G. bicolor* qui va de la Suisse à la Slovénie et atteint les Carpates en Roumanie, ceci à partir d'observations personnelles, mais surtout de déterminations faites sur des photographies publiées sur des sites de l'Internet et dans la littérature. Il apparaît à cette occasion que la plupart des auteurs qui ont voulu illustrer *G. rubra* ont en fait utilisé des clichés montrant *G. bicolor*. Sont dans ce cas, selon FOELSCHÉ (2010A: 36), notamment SUNDERMANN (1980), BUTTLER (1986), DANESCH et DANESCH (1989), RAVNIK (1990), REINHARD et al. (1991), PERAZZA (1992), KLEIN et KERSCHBAUMSTEINER (1996), PRESSER (2000), DWORSCHAK (2002), KREUTZ (2002), LORENZ et PERAZZA (2004), PERKO (2004), BAUMANN et al. (2006),

⁽¹⁾ Le transfert de *Nigritella bicolor* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière invalide par GERBAUD (2010), qui n'a pas cité de basionyme. Le seul nom valide au rang spécifique de la Nigritelle bicolore au moment où le présent article a été rédigé était donc *Nigritella bicolor* W. FOELSCHÉ. Cependant, une rectification avec cette combinaison correctement effectuée vient d'être publiée (GERBAUD 2011).

BOILLAT et BOILLAT (2007) KRETZSCHMAR (2008) ou encore GRIEBL (2009) et GRÜNANGER (2009), c'est-à-dire presque tous les auteurs qui ont illustré les nigritelles ou traité d'orchidées alpines. (Je m'empresse de préciser ici, avec soulagement, que je ne figure heureusement pas dans cette longue liste).

Il en va de même, souvent, pour ceux qui ont pensé illustrer *Gymnadenia dolomitensis* ou des hybrides entre *G. rhellicani* et *G. rubra*: ils ont montré, selon FOELSCHÉ, *G. bicolor* (dans le cas de l'hybride, sont cités par FOELSCHÉ notamment KÜMPEL 1973; REINHARD 1976; PRESSER 1995; REINHARD et al. 1991, GERBAUD & SCHMID 1999). Ce dernier point soulève au moins un problème nomenclatural.

Le nom de la nigritelle rouge bicolore

Si les quelques auteurs qui ont cru déterminer et/ou illustrer le rarissime *Gymnadenia rubra* × *G. rhellicani* se trouvaient en fait face à *G. bicolor*, pour quoi, alors, ne pas utiliser l'épithète de cet hybride, dont l'antériorité au rang spécifique est de 121 ans, pour nommer la Nigritelle bicolore? Si l'on suit FOELSCHÉ (2010A, B), *G. rubra* s. str. est en effet très rare. Le croisement entre une espèce tétraploïde apomictique très rare et une espèce diploïde allogame doit être vraiment rarissime. Pourtant ABEL (1897) décrit du Schneeberg viennois *G. ×wettsteiniana* (selon lui *G. rubra* × *G. "nigra"*) à partir de 9 exemplaires, provenant de 2 sites différents. Certains individus hybrides «sont fort proches de *G. rubra*, mais semblables à *G. "nigra"* pour la forme du labelle et des pétales» (ABEL 1897: 609, traduit). ABEL précise également que les fleurs du bas de l'inflorescence de l'hybride sont plus claires que celles du sommet.

Par ailleurs, il semble qu'au locus typicus de *Gymnadenia ×wettsteiniana* et dans les alpages limitrophes, ce soit non pas *G. rhellicani* mais bien *G. austriaca*, tétraploïde et apomictique, qui est présent (GERBAUD & SCHMID 1999: 15; FOELSCHÉ 2010B: 20). *G. ×wettsteiniana* serait donc issu de deux espèces tétraploïdes apomictiques, dont une est très rare. Ce croisement doit être plus que rarissime, si tant est qu'il soit possible entre deux espèces apomictiques dont aucune, théoriquement, ne peut servir de plante-mère lors d'une éventuelle reproduction sexuée, parce que leurs ovosphères dégénèrent (e.g. TEPPNER & KLEIN 1985A, B; TEPPNER 1996).

De manière étonnante, le même hybride est à nouveau décrit, cette fois sous le nom de *Gymnadenia ×bornmuelleri*, par DALLA TORRE et SARTHEIN (1906: 531), à partir d'une plante récoltée par J. BORNMÜLLER en 1903 dans le massif du Catinaccio (= Rosengarten), près de Bolzano (Dolomites). Si cet hybride quasi impossible est si fréquent, ne s'agit-il pas plutôt de la nigritelle rouge bicolore, puisque la plupart des hybrides supposés de combinaison *G. rubra* × *G. "nigra"*, déterminés et illustrés récemment, représenteraient en fait, selon FOELSCHÉ, des *G. bicolor*? Lorsque j'ai posé la question à W. FOELSCHÉ, celui-ci m'a répondu qu'il tenait *G. ×bornmuelleri* pour un synonyme de *G. ×wettsteiniana*, donc pour un hybride, et il m'a renvoyé à la page 58 de son

article (FOELSCHÉ 2010A) où les noms de DALLA TORRE et SARTHEIN sont simplement cités (W. FOELSCHÉ comm. pers., in litt. 19.VII.2011).

Cependant, si FOELSCHÉ (2010A) considère que *Gymnadenia ×wettsteiniana* est un hybride lorsqu'il s'agit de décrire *G. bicolor*, il n'en va plus de même lorsqu'il décide de décrire peu après l'hybride entre ce même *G. bicolor* et *G. rhellicani*, combinaison qui pourrait être celle nommée *G. ×wettsteiniana* par ABEL (1897) ou *G. ×bornmuelleri* par DALLA TORRE et SARTHEIN (1906): «Cet hybride [*Gymnadenia bicolor* × *G. rhellicani*...] peut-il correspondre à celui décrit sous *Gymnadenia ×wettsteiniana* (*Gymnadenia nigra* × *Gymnadenia rubra*) par O. ABEL en 1897? C'est sinon impossible à l'affirmer [sic], du moins peu probable à l'admettre [sic]: en effet, le typus d'O. ABEL provient du Schneeberg viennois, un site sur lequel se rencontre certes de nos jours *G. rubra* et aussi *G. bicolor* (FOELSCHÉ 2010B: 20), mais pas *G. rhellicani*, le seul partenaire potentiel à reproduction sexuée du Nord-Est de l'Autriche, et partenaire indispensable pour obtenir un tel hybride [...]. Aussi considérons-nous *Gymnadenia ×wettsteiniana* comme un nomen confusum et proposons-nous de décrire l'hybride de la Seiser Alm sous *Gymnadenia ×jabornikana* [sic]» (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011: 31).

Si l'on veut bien suivre GERBAUD et FOELSCHÉ ici, il n'est pas possible que *Gymnadenia ×wettsteiniana* soit un hybride parce que pour qu'une hybridation réussisse avec une espèce tétraploïde apomictique, il faut obligatoirement un partenaire diploïde sexué qui n'est pas présent au Schneeberg. Mais alors, si *G. (×)wettsteiniana* n'est pas un hybride, que peut-il être d'autre que *G. bicolor*? De surcroît, rien n'est dit par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011), ici non plus, de *G. ×bornmuelleri*, lacune regrettable puisque *G. ×jabornikana* et *G. ×bornmuelleri* représentent une combinaison hybride très proche, si pas identique, et qu'ils sont tous deux décrits de massifs voisins qui forment un ensemble dans les Dolomites, respectivement l'Alpe di Siusi (Seiser Alm) et le Catinaccio (Rosengarten).

La Nigritelle bicolore toute rouge

FOELSCHÉ aborde lui-même, à plusieurs reprises (par exemple 2010A: 70), l'éventualité de l'existence d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge. En effet, comme la plupart des orchidées d'Europe, les nigritelles peuvent avoir des fleurs de couleurs variées. Des espèces "bicolores" forment parfois des populations d'individus à inflorescence foncée, rouge, unicolore même après l'anthèse. C'est le cas de *Gymnadenia corneliana* avec sa f. *bourneriasii*. À l'inverse, des nigritelles "unicolores" à inflorescence pourpre noirâtre, par exemple *G. rhellicani*, peuvent présenter des individus à inflorescence orangée (= *fulva* KELLER), jaune (= *flava* JACCARD), rose (= *rosea* VISIANI & SACCARDO ex GOIRAN, = *carnea* E.G. CAMUS), blanche (= *alba* KELLER) ou bicolore rouge/rose (= *ustulata* KELLER) (voir, par exemple, les photographies in KLEIN 1978: 72-73 et in BOILLAT & BOILLAT 2007: II-III).

FOELSCHÉ (2010A: 70-71) estime que la question de l'existence d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge n'est pas encore clarifiée, mais soupçonne que quelques illustrations publiées pour *G. rubra* repré-

sentent en fait des *G. bicolor* à inflorescence unicolore rouge. Ce pourrait être le cas, selon lui, notamment chez REDL (1996, 2003) ou encore BAUMANN et al. (2005). Mais alors, comment séparer ces morphes unicolores de *G. rubra*? Uniquement par la largeur relative des pétales, qui sont deux fois moins larges que les sépales chez *G. bicolor*, environ aussi larges que les sépales chez *G. rubra*. Ce caractère ne doit cependant pas être pris au pied de la lettre; il doit être évalué en faisant une moyenne dans une population (clonale, rappelons-le!) et 3 caractères doivent être utilisés conjointement dans le cas de plantes "critiques": «Die verkürzte Angabe "etwa halb so breit wie die Sepalen" bei FOELSCH (2010A: 48 Tab.1) sollte also nicht zu wörtlich genommen werden! [...] Wie immer bei kritischen Taxa wird es notwendig sein, mehrere Pflanzen zu untersuchen und unter Berücksichtigung einer möglichen Variabilität zumindest drei Merkmale zu verifizieren.» (FOELSCH & HEIDTKE 2011: 153-154). En l'occurrence, dans le cas éventuels d'individus de *Gymnadenia bicolor* à inflorescence entièrement rouge, FOELSCH n'indique cependant pas quels sont les 3 caractères diagnostiques qui pourraient être utilisés pour les distinguer de *G. rubra*.

La Nigritelle bicolor rose

En décembre 2010, Ch. BOILLAT et V. BOILLAT décrivent, sous le nom de *Nigritella rubra* f. *rosea*, une forme de *Gymnadenia rubra* qu'ils ont observée de 2001 à 2009 dans le massif de la Bernina (Grisons, Suisse). Sa floraison est quasi contemporaine de celle de *G. rubra*, présent sur le site, mais «la couleur de l'inflorescence est dans l'ensemble plus claire que la normale et dégradée de rose à rose pâle vers le bas» (BOILLAT & BOILLAT 2010: 488). La parution de cet article a été retardée par le comité de rédaction de la revue où il avait été soumis afin que les auteurs puissent, éventuellement, le remanier: la description de *Nigritella bicolor* par FOELSCH (2010A) était en effet sous presse dans la même revue (BOILLAT & BOILLAT 2010: 488). Les auteurs précisent donc: «Ces plantes ne sont pas identiques à celles présentées sous le nom de *Nigritella bicolor* (FOELSCH 2010) car elles diffèrent de ces dernières entre autres par un rapport des largeurs pétales/sépales de 80% (environ 50% pour *Nigritella bicolor*), par son éperon de 1,1 mm et par sa période de floraison plus précoce de 10 à 15 jours par rapport à *N. rhellicani*» (BOILLAT & BOILLAT 2010: 490). Notons que la longueur de l'éperon de la f. *rosea*, 1,1 mm, se place exactement dans la zone de recouvrement des longueurs des éperons de *Gymnadenia rubra* et de *G. bicolor* précisés par FOELSCH (2010A: 48, Tab.1: 0,9-1,1 mm versus 1,0-1,8 mm) et que la différence constatée dans la phénologie entre la f. *rosea* et *G. bicolor* est de l'ordre de 3-4 jours, ceci dans des sites alpins de haute altitude. Le seul caractère vraiment diagnostique permettant de distinguer les 2 taxons semble donc être la largeur relative des pétales et des sépales, caractère qu'il ne faut pas envisager trop strictement selon FOELSCH et HEIDTKE (2011: 153), nous venons de le voir. Les excellents clichés de plantes entières, d'inflorescences, d'une fleur isolée et d'analyses florales, qui illustrent la description de *Nigritella rubra* f. *rosea*, paraissent, à tout le moins, extrêmement proches de ceux choisis par FOELSCH (2010A, B) pour illustrer *Gymnadenia bicolor*.

D'ailleurs, lorsqu'il fait la liste des très nombreux sites de *Gymnadenia bicolor* sélectionnés majoritairement en déterminant des dizaines de plantes sur photographies, FOELSCHÉ (2010B: 25) y a intégré des sites de Ch. BOILLAT et V. BOILLAT au vu d'une photographie que ceux-ci ont prise dans le massif de la Bernina, au Val Minor (BOILLAT & BOILLAT 2007: IV, Pontresina, 10.VII.2001). Ce même cliché est utilisé par BOILLAT et BOILLAT (2010: 495, Fig. 2, «Suisse, col de la Bernina, 10.07.2001») pour illustrer *Nigritella rubra* f. *rosea*. Mais FOELSCHÉ écrit alors (in FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 150) qu'il ne voit pas très bien ce que représente cette f. *rosea* par rapport à *Gymnadenia bicolor* et *G. rubra* parce que, dans leur description, écrit-il, BOILLAT et BOILLAT n'ont pas donné de mesures détaillées de la largeur des diverses parties du périanthe, que les données sur les dimensions de l'inflorescence et la forme du labelle manquent également, et que la façon de prendre les mesures est différente [«Auf die Neubeschreibung von *Nigritella rubra* f. *rosea* (BOILLAT & BOILLAT 2010: 487-496) und auf die Unterschiede dieser *forma* zur Nominatart bzw. zu *N. bicolor* kann hier nicht näher eingegangen werden, weil erstens die Messmethoden unterschiedlich sind — vergleichbare detaillierte Breitenangaben der Perianthblätter fehlen — und weil Angaben zur Größe des Blütenstandes und zur Lippenform fehlen.» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 150)].

La nigritelle bicolore fantôme

Cependant, au cours de l'été 2010, V. BOILLAT et Ch. BOILLAT ont visité des sites suisses où fleurissent des nigritelles à inflorescences bicolores, dont des sites de *Gymnadenia bicolor* publiés par FOELSCHÉ (2010B). Sur 4 sites des Grisons, ils ont mesuré en détail au total 60 (4 × 15) fleurs de nigritelles bicolores (BOILLAT & BOILLAT 2011) ⁽²⁾. Il ressort de ces observations:

- que les longueurs d'épéron (en moyenne 1,1 mm sur 2 sites, 1,2 mm sur les 2 autres) excèdent parfois de 0,1 mm les longueurs admises par FOELSCHÉ pour *Gymnadenia rubra* et entrent dans la partie inférieure de celles qu'il donne pour *G. bicolor*;

- que le rapport largeur des pétales/largeur des sépales est de 70% ou 82% selon les sites, ce qui renvoie nettement à *Gymnadenia rubra* et non à *G. bicolor* chez qui il devrait se situer aux environs de 50% si l'on suit, même avec une certaine souplesse, la description de FOELSCHÉ (2010A). C'est en effet le seul caractère quantifié, donné explicitement par FOELSCHÉ, qui permette de distinguer *G. rubra* d'éventuelles formes rouges de *G. bicolor* et donc, inversement, de distinguer *G. bicolor* d'éventuelles formes roses de *G. rubra*.

Et Ch. BOILLAT et V. BOILLAT (2011) de conclure avec raison qu'ils n'ont jusqu'à présent vu en Suisse que *Gymnadenia rubra* (f. *rosea*) et de demander si un collègue orchidologue a eu plus de chance qu'eux et a déjà pu observer *G. bicolor* dans ce pays.

⁽²⁾ le nombre de fleurs mesurées n'est pas précisé dans le texte mais il est déterminable sur le graphique publié par BOILLAT et BOILLAT (2011: 31).

La nigritelle rouge hygrophile

À peu près au même moment, FOELSCHÉ et HEIDTKE (2011) décrivent le *Gymnadenia rubra* "Typ 5" du col Pordoi (HERR-HEIDTKE et HEIDTKE 2010) sous le nom de *Nigritella hygrophila*, dans un article à nouveau très détaillé mais où les caractères diagnostiques sont difficiles à cerner. Cette espèce tétraploïde apomictique ne se distinguerait de *Gymnadenia rubra* et de *G. bicolor* que par des gradations différentes dans des caractères à variation continue, par exemple: labelle cintré, mais pas aussi enroulé que celui de *G. rubra* [«Lippen tailliert, aber nicht so stark eingerollt wie bei *N. rubra*» (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011: 142)], une affirmation qui, mise en rapport avec l'étude de LORENZ et PERAZZA (2004, cf. supra, la Nigritelle rouge des Dolomites), est évidemment peu significative. De même, l'inflorescence serait plus courte que celle de *G. rubra*, environ aussi haute que large, mais elle peut parfois être allongée; elle serait unicolore, rouge, mais les fleurs basales peuvent parfois être décolorées, etc. Au final, en l'absence apparente de caractères discontinus, il est probable que les déterminations de ce taxon se feront sur les conditions stationnelles et tous les *G. rubra* trapus fleurrissant dans des suintements ou au bords des ruissellets des alpages pourront être considérés comme appartenant à *Nigritella hygrophila*.

Malgré des difficultés évidentes pour déterminer ce taxon sur le terrain et, a fortiori, sur photographies, FOELSCHÉ et HEIDTKE (2011: 142) parviennent à mener à bien ici cet exercice difficile et à esquisser, à partir de détermination de clichés publiés ou mis en ligne, une répartition qui part des Dolomites pour aboutir en Slovénie en passant par des massifs autrichiens. La présence de la Nigritelle rouge hygrophile est également suggérée sur le versant français du Mont Cenis par FOELSCHÉ (ibid.: 147), information reprise par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011: 32) à l'occasion du transfert de *Nigritella hygrophila* dans le genre *Gymnadenia* [= *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD, comb. inval. ⁽³⁾].

2. Apomixie et taxonomie

Depuis 1841, date de sa première observation chez une Euphorbiacée australienne cultivée dans les jardins botaniques de Kew, l'apomixie, en fait ici l'agamospermie, c'est-à-dire la reproduction asexuée par graines, a été mise en évidence dans environ 130 genres d'Angiospermes appartenant à 47 familles, avec une fréquence particulièrement élevée chez les Asteracées, les Poacées et les Rosacées (e.g. ASKER & JERLING 1992; CARMAN 1997; VAN DIJK & VIJVERBERG 2005; CARNEIRO et al. 2006; SAVIDAN 2007; LO 2008; WHITTON et al. 2008). La taxonomie des genres comportant beaucoup d'espèces apomictiques (e.g. *Amelanchier*, *Antennaria*, *Crataegus*, *Hieracium*, *Panicum*, *Potentilla*,

⁽³⁾ Le transfert de *Nigritella hygrophila* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière incomplète par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011), qui n'ont pas précisé la page où est publié le basionyme. Cette omission rend la combinaison invalide (ICBN, art. 33.4). Cependant, une rectification avec cette combinaison correctement effectuée vient d'être publiée (GERBAUD 2011).

Rubus, *Taraxacum*...) est considérée comme particulièrement ardue (e.g. LAMBINON et al. 1993; 2004; CAMPBELL & WRIGHT 1996; RICHARDS et al. 1996; JUDD et al. 2002; BICKNELL & KOLTUNOW 2004; FEHRER et al. 2009) et nécessite un concept de l'espèce approprié (e.g. HÖRANDL 1998; DICKINSON 1999), qui devra parfois être adapté en fonction des particularités du complexe agame étudié (HÖRANDL & GÜTERMANN 1998; STACE 1998; RICHARDS 2003; DICKINSON et al. 2007; HÖRANDL et al. 2009).

L'apomixie et le concept biologique de l'espèce

Le concept biologique de l'espèce, basé sur l'isolement reproductif, a été défini en vue de délimiter des organismes supérieurs à reproduction sexuée, souvent des Vertébrés, dont l'isolement reproductif, total ou partiel, semblait pouvoir être facilement mis en évidence par le biais de l'étude de l'hybridation (e.g. MAYR 1969; DOBZHANSKY et al. 1977). Les organismes à reproduction uniparentales (par multiplication végétative, autogamie, apomixie ou parthénogénèse) sortent évidemment du champ d'application du concept biologique de l'espèce (e.g. GRANT 1981; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Pour que ces organismes puissent être classifiés, des adaptations de la notion d'espèce sont nécessaires comme, par exemple, la notion de "macrospecies" (ZAHN 1921-1923, 1922-1930), le concept écologique de l'espèce (VAN VALEN 1976), l'"agamospecies concept" (RICHARDS 1973; ERICSSON 1992) ou celui de GRANT (1981) qui modifia, pour les espèces agames, le concept d'espèce évolutive de SIMPSON (1961). En effet, les autres concepts de l'espèce, qui ont été développés récemment pour rendre compte le plus objectivement possible de l'évolution naturelle du vivant, sont eux aussi difficilement applicables sans adaptations aux complexes agames (e.g. DE QUEIROZ 1998, 2005; JUDD et al. 2002; COYNE & ORR 2004).

Par ailleurs, si, chez les espèces autogames, un certain brassage génétique s'effectue encore lors de l'autofécondation, il semble, au premier abord, qu'il n'en va pas de même chez les taxons apomictiques où la production asexuées de graines se fait parfois sans méiose ni recombinaison génétique, ce qui induit l'apparition de clones. Dans ce contexte, à la limite, il ne paraît pas y avoir d'obstacle conceptuel qui empêcherait de reconnaître chaque individu apomictique comme une espèce biologique (COYNE & ORR 2004: 18-20). Mais cette position extrême se heurte évidemment et notamment à une impossibilité pratique: il n'est pas possible de nommer tous les individus apomictiques, pas même tous les clones, parce que certains de ceux-ci ne sont représentés que dans un espace extrêmement réduit.

Théoriquement, 45 types d'agamospermies sont possibles (GUSTAFFSON 1947; MARSHALL & BROWN 1981; MOGIE 1992), qui ont été classés en 2 groupes (GUSTAFFSON 1948; NOGLER 1984; KOLTUNOW 1993). Dans le premier, l'embryon provient du développement du sac embryonnaire, c'est-à-dire du mégagamétophyte haploïde (diplosporie); une dizaine de diplospories différentes ont été décrites (KOLTUNOW et al. 1998). Dans le second groupe, l'embryon provient de la division mitotique de cellules nucellaires ou chalazales de l'ovule

diploïde (aposporie) (ASKER & JERLING 1992; GRIMANELLI et al. 2001; SAVIDAN et al. 2001). De surcroît, une troisième catégorie d'agamospermie a été décrite, dans laquelle l'embryon se développe à partir d'une cellule végétative de l'ovule diploïde (NAUMOVA 1993). Le type d'agamospermie prévalant dans un genre où le nombre d'espèces apomictiques est important influence évidemment les relations évolutives entre taxons et donc leur approche systématique (e.g. DICKINSON 1999; UHLEMANN 2001; NOYES 2007A). Comme il existe parfois des possibilités d'agamospermies aposporique et diplosporique chez un même taxon (CZAPIK 1996), la décision taxonomique peut déjà se révéler très délicate sur ce seul plan (KOLTUNOW & GROSSNIKLAUS 2003).

Chez *Gymnadenia nigra*, l'embryon se forme à partir d'une cellule de l'épiderme nucellaire (AFZELIUS 1928, VEYRET 1967, 1974). Cette forme d'aposporie est également à l'œuvre, semble-t-il, chez les autres nigritelles apomictiques (TEPPNER 1996), mais des développements complets du sac embryonnaire ont été observés occasionnellement chez *G. austriaca* (TEPPNER & KLEIN 1985A, 1993), *G. rubra* (TEPPNER 1996) et *G. widderi* (ROSSI et al. 1985), ce qui indique que la double fécondation de cellules du sac embryonnaire par les 2 noyaux génératifs du tube pollinique est possible et que des reproductions sexuées normales peuvent avoir cours, probablement très rarement, chez ces espèces. De plus, le pollen des espèces apomictiques est généralement fonctionnel (e.g. GADELLA 1982; CHAPMAN & BICKNELL 2000; KRAHULCOVÁ & KRAHULEC 2000; FEHRER et al. 2007) et peut donc intervenir comme parent paternel dans une hybridation. Ce fut notamment le cas lors de l'événement de spéciation qui a donné naissance à *G. runei* (TEPPNER & KLEIN 1989; HEDRÉN et al. 2000; voir aussi DELFORGE 2011A).

L'importance de la sexualité résiduelle dans le maintien de la variabilité et donc de l'adaptabilité des espèces apomictiques a été maintes fois soulignée (e.g. GRANT 1981; NOIROT 1993; KRAHULCOVÁ et al. 2004). Cette sexualité résiduelle apparaît dans pratiquement tous les complexes agames étudiés (e.g. VAN DIJK et al. 1999; VAN DER HULST et al. 2000; SAVIDAN 2007; ALIYU et al. 2010). Dans ces complexes, elle induit forcément une certaine variabilité morphologique et fréquemment une réticulation des lignées évolutives.

L'apomixie et le concept morphologique de l'espèce

Le concept morphologique (ou phénétique) de l'espèce, souvent encore utilisé dans une approche basée sur la similitude générale ("overall similarity") par beaucoup d'orchidologues contemporains (voir, par exemple, DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000), est manifestement celui auquel il est fait recours, implicitement, lors des descriptions de *Gymnadenia minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007; FOELSCHÉ 2010A; FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011). Ce concept, dans cette acception, a montré clairement ses limites pour la classification des complexes agames (e.g. WEBER 1996). Comme l'écrivait par ailleurs VEYRET (1982: 183-184) à propos de la description au rang d'espèce de diverses formes d'une orchidée guyanaise apomictique: «Quand on lit que telle espèce est voisine ou semblable à *Epidendrum nocturnum* mais qu'elle est plus petite ou que ses fleurs sont colorées

un peu différemment, ou pire que certains caractères n'ont pas été reconnus tels qu'ils sont en réalité, [...] on ne peut pas accepter des statuts spécifiques basés sur d'aussi faibles particularités».

En Amérique du Nord, la complexité taxonomique du genre *Crataegus* (Rosaceae) est bien documentée (e.g. PHIPPS & MUNIYAMMA 1980). Elle provient pour partie d'environ 2.000 noms publiés par les taxonomistes américains dans la période 1896-1910 à partir de la variation morphologique montrée par le genre dans une palette assez limitée de spécialisation écologique (RICHARDS 1973). L'attention de ces taxonomistes était focalisée sur le moindre détail permettant une distinction morphologique alors que les informations concernant le type d'apomixie et les niveaux de ploïdie et d'hétérozygotie manquaient (TALENT & DICKINSON 2007). Il en va de même dans le genre *Rubus* (Rosaceae) où la taxonomie a été longtemps basée quasi exclusivement sur l'évaluation subjective de caractères morphologiques divers. Les descriptions mentionnent comment les espèces diffèrent ou sont identiques pour certains caractères sans aucune justification de la valeur taxonomique de ces formulations. En particulier, aucune tentative sérieuse n'a été faite pour examiner l'influence de l'environnement dans la variation morphologique des taxons apomictiques (DICKINSON & PHIPPS 1985; KRAFT & NYBOM 1985). Comme c'était prévisible dans ce contexte, les nouvelles techniques d'investigation génétique ont invalidé, souvent radicalement, les arrangements taxonomiques échafaudés pour les complexes agames à partir de caractères morphologiques non diagnostiques (e.g. KIRSCHNER et al. 2003; TALENT & DICKINSON 2005; VAN DIJK & VIJVERBERG 2005; NOYES 2007b).

Apomixie et variabilité

Les sources de la variabilité dans les complexes agames paraissent souvent difficiles à établir (KRAHULCOVÁ et al. 2000). Dans la majorité des nombreux groupes de végétaux où l'apomixie est présente, elle est associée à l'alloploïdie et à l'hétérozygotie (e.g. STEBBINS 1980; NOGLER 1984; RICHARDS 2003; GUO et al. 2005; DICKINSON et al. 2007). C'est aussi le cas chez les nigritelles (e.g. TEPPNER & KLEIN 1998; HEDRÉN et al. 2000).

On a pensé un temps que la diversité génétique est moindre chez les taxons apomictiques que chez les taxons sexués et que les taxons apomictiques de type aposporique sont engagés dans des "impasses évolutives" s'ils n'ont plus aucune possibilité de reproduction sexuée (e.g. STEBBINS 1950; CLAUSEN 1954; DARLINGTON 1958; GRANT 1981). En effet, en absence de recombinaison génétique, les génomes des taxons obligatoirement apomictiques accumulent les mutations récessives désavantageuses (KONDRASHOV 1993; JUDSON & NORMARK 1996; RICHARDS 2003), alors que chez les espèces sexuées, cette accumulation n'est pas possible à cause du brassage génétique provoqué par la méiose (e.g. ARKHIPOVA & MESELSON 2005).

Cependant, dans le genre *Panicum* (Poaceae), la caractéristique principale du pool génétique des taxons apomictiques est un polymorphisme similaire à celui des taxons diploïdes sexués (MARSHALL & WEIR 1979; ASSIENAN & NOIROT

1995). Cette équivalence a été aussi observée dans d'autres complexes agames, comme, chez les Astéracées, dans les groupes des *Antennaria* (BAYER 1991), de *Taraxacum officinale* (LYMAN & ELLSTRAND 1984; FORD 1985) d'*Eupatorium altissimum* (YAHARA et al. 1991) ou de *Hieracium echinoides* (PECKERT et al. 2005). En utilisant diverses techniques moléculaires d'investigation, il a été démontré qu'à l'intérieur de populations purement apomictiques de *Taraxacum*, avec des types de morphologies similaires, les clones montraient une importante diversité génétique (VAN DER HULST et al. 2000, 2003, MES et al. 2002) et que ces populations étaient elles-mêmes fortement polyclonales (VAN DIJK 2003). Des constatations similaires ont été faites dans un grand nombre de complexes agames (e.g. ELLSTRAND & ROOSE 1987; BAYER 1990; WATKINSON & POWELL 1993; WIDEN et al. 1994; MENKEN et al. 1995; NOYES & SOLTIS 1996; RICHARDS 1996; GABRIELSEN & BROCHMANN 1998; CARINO & DAEHLER 1999; CAMPBELL et al. 1999; DURAND et al. 2000; PERSSON-HOVMALM & GUSTAVSSON 2001; KJOLNER et al. 2004; D'SOUZA et al. 2005; BARCACCIA et al. 2007).

De ce fait, une première approche phénétique d'un complexe agame est problématique parce que la similitude morphologique des clones n'est indicative, ni d'un ancêtre commun, ni d'une histoire évolutive commune. Inversement, des hybrides polyploïdes provenant du croisement de deux espèces sexuées peuvent s'être séparés dans la génération F_2 ou dans les générations suivantes, ce qui crée un large éventail de morphotypes (HÖRANDL et al. 2009). D'après les informations disponibles actuellement, l'apomixie ne survient pas chez les hybrides de la première génération (F_1), mais requiert plusieurs générations ou s'opèrent des entrecroisements récurrents et des polyploïdisations (VAN DIJK & VIJVERBERG 2005). L'acquisition de l'apomixie "gèle" alors l'importante diversité des essaims hybrides (HÖRANDL et al. 2009) qui proviennent cependant tous du même événement de spéciation.

L'évolution réticulée semble la meilleure explication de la distribution en mosaïque des caractères morphologiques dans un complexe agame (FRÖHNER 1990; KIRSCHNER & ŠTĚPÁNEK 1996). Dans ce contexte, il peut être taxonomiquement cohérent de considérer que l'ensemble des morphotypes issus du même événement de spéciation forment une espèce biologique, phylogénétique ou évolutive (WEBER 1996; STACE 1998; HÖRANDL 1998; HÖRANDL & GUTERMANN 1998; HÖRANDL et al. 2009). Le traitement comme sous-espèce de l'ensemble des morphotypes ou de chacun d'entre eux ne paraît pas adéquat parce qu'il ne rend pas compte de l'évolution réticulée (HÖRANDL et al. 2009).

La description de chaque morphotype apomictique au rang d'espèce, qui a été pratiquée sur une base phénétique principalement au siècle passé, est généralement considérée aujourd'hui comme une impasse taxonomique. Ainsi, les morphotypes de *Ruderalia diploïdes* (Asteraceae), décrits autrefois de Tchécoslovaquie comme taxons indépendants, paraissent de bons exemples d'une évaluation erronée sur le terrain (DEN NIJS et al. 1990; BATTJES et al. 1992). Il en va de même dans la plupart des genres où les complexes agames sont dominants.

À la fin du XIX^e siècle, de nombreux morphotypes de *Rubus* suédois de distribution très réduite ont été décrits au rang d'espèce. WEBER (1985) proposa de classer les taxons apomictiques de *Rubus* en 4 catégories taxonomiques différentes 1. les espèces de vaste distribution, dont l'aire dépasse 500 km de diamètre; 2. les espèces régionales dont la distribution mesurait de 20 à 500 km de diamètre; 3. les espèces locales ayant une distribution de moins de 20 km de diamètre; et 4. les espèces constituées de quelques plantes clonales. Il estimait que, seules, les 2 premières catégories méritaient l'attention du taxonomiste. Ultérieurement, à la suite notamment d'analyses génétiques, beaucoup de *Rubus* suédois ont été regroupés, parfois avec des espèces britanniques ou allemandes, ce qui a alimenté d'intenses débats chez les rubologues (KRAFT & NYBOM 1995).

Les *Crataegus* nord-américains, dont 2.000 espèces morphologiques avaient été décrites il y a un siècle, ont également subi une révision systématique fondamentale parce que les taxonomistes spécialisés dans ce genre basent aujourd'hui leur opinion sur des approches multidisciplinaires et n'accordent plus le statut d'espèce qu'à des groupes de variantes apomictiques ou partiellement apomictiques plutôt qu'à chaque morphotype, ce qui a réduit à environ 200 le nombre d'espèces de *Crataegus* pour le monde entier (PHIPPS & al. 2003; TALENT & DICKINSON 2007).

Aspect et dynamique des populations de taxons apomictiques

Les taxons apomictiques se reproduisant par clones, leurs caractères sont très constants au sein des populations. Ils ne sont influencés que par les conditions environnementales, mais cependant au point que la plasticité morphologique d'un taxon peut surpasser les différences spécifiques entre deux espèces étroitement apparentées (HÖRANDL & PAUN 2007; HÖRANDL et al. 2008). Le maintien de la diversité chez les espèces apomictiques est primordial parce que les possibilités d'introduction de nouveaux génotypes dans une population sont extrêmement limitées et que certains génotypes, s'ils parviennent à échapper à l'accumulation des mutations délétères (cf. supra), pourraient à la longue être éliminés par l'effet de la sélection, induite notamment par des changements dans l'environnement (STEBBINS 1950). Il s'avère cependant que c'est par le biais de l'hétérogénéité de l'environnement que la diversité génétique des espèces apomictiques semble préservée (HEDRICK et al. 1976; SEBENS & THORNE 1985; HÖRANDL & PAUN 2007; HÖRANDL 2011). Il a été démontré que la diversité génétique des espèces strictement apomictiques se maintient par des différences et des variations dans les conditions de germination (VAN LOENHOUD & DUYTS 1981), dans les nutriments (OOSTERVELD 1983), dans les conditions climatiques saisonnières (SOLBRIG & SIMPSON 1974), dans la configuration spatiale d'un site (FORD 1981) ou dans l'apparition séquentielle d'espèces végétales compétitrices (MØLGAARD 1977; SOLBRIG & SIMPSON 1977; VAVREK 1998; VELLEND 2006; VELLEND et al. 2009).

Cette dynamique des populations apomictiques avait déjà été très bien perçue par PERNÈS (1972: 150) qui étudia les *Panicum* agames africains (Poaceae):

«L'apomixie absolue n'exclut pourtant pas nécessairement le polymorphisme quand le milieu est spatialement ou temporellement hétérogène; dans le cas d'une hétérogénéité topographique, l'observation peut directement révéler les niches écologiques préférentielles de chaque génotype. Des polymorphismes stables peuvent avoir lieu également dans un environnement homogène. dans le cas de structures particulières des effets de compétition entre génotypes. Lorsque les valeurs adaptatives propres de chaque génotype sont voisines [...], l'évolution de la population peut avoir lieu vers un polymorphisme stable. Toutes les populations construites dans des milieux équivalents à partir des mêmes génotypes évolueront dans ce cas vers une même structure». Certains clones sont géographiquement répandus, vraisemblablement grâce à la plasticité de leur phénotype. Ils représentent probablement des génotypes "généralistes" (VAN DIJK 2003; HOULISTON & CHAPMAN 2004).

Cependant, les résultats des études génétiques utilisant, par exemple, les isoenzymes, contredisent ceux utilisant d'autres marqueurs, notamment les RAPDS et AFLPS (GRIMANELLI et al. 2001; HÖRANDL et al. 2008). Les premiers suggèrent que les génotypes de distribution étendue ont une faible variabilité sans disjonction sur une aire vaste (e.g. KRAFT et al. 1996; GORNALL 1999; HÖRANDL et al. 2001), les seconds que la diversité génétique des plantes apomictiques est essentiellement distribuée au sein des populations (PALACIOS et al. 1999; PAUN et al. 2006A). Les analyses génétiques ne livrent donc jusqu'à présent que des résultats contradictoires ou ambigus sur la délimitation, la variation et la distribution des espèces apomictiques (e.g. HÖRANDL et al. 2008, 2011). Néanmoins, si les analyses génétiques ne permettent pas encore de comprendre tous les aspects du polymorphisme des taxons apomictiques, elles peuvent cependant révéler des histoires évolutives compliquées. L'étude du polymorphisme de séquences de l'ITS chloroplastiques révèle des scénarios biogéographiques complexes pour certains taxons agames, avec fragmentations anciennes de l'aire de distribution, recolonisations, réisolements, ainsi qu'occupations de refuges pendant la dernière glaciation (DOBES et al. 2004A, B; GUO et al. 2005; PAUN et al. 2006A, B; HÖRANDL et al. 2011). Ces incertitudes et cette complexité ne facilitent évidemment pas la tâche du systématicien.

3. Les nigritelles rouges apomictiques: un point de vue taxonomique

Ces brefs rappels, d'une part du contexte de la mise en évidence des diverses nigritelles rouges et de leur description formelle, d'autre part de l'évolution du traitement systématique des complexes agames dans divers genres d'Angiospermes, permettent de faire au moins deux constatations.

L'un des écueils principaux qui guettent le taxonomiste qui aborde la classification d'un complexe agame est l'interprétation de la variation morphologique des populations, particulièrement difficile dans ce cas. Il s'agit en effet dans un premier temps, de distinguer la variation due à l'environnement, qui provoque l'apparition de morphotypes, d'écocomorphes au sens de LABOREL (1970) et de VÉRON et PICHON (1976), ou de "morphological expressions" au sens d'ERICSSON (1992, 2001), de celle indicatrice d'une histoire évolutive commune partagée par les divers clones et écocomorphes, qui permet de les regrouper en

espèces monophylétiques, puis en taxons supraspécifiques naturels. L'approche doit donc être, particulièrement ici, pluridisciplinaire, avec recours notamment à une analyse cladistique des caractères morphologiques et à des analyses génétiques et moléculaires multiples au moyen de marqueurs divers. Sans négliger l'aspect biogéographique, qui paraît souvent compliqué, nous l'avons vu. Un protocole en 10 points, récemment publié, décrit les procédures successives qui permettent, réunies, d'améliorer l'investigation des complexes agames (FEHRER et al. 2007: 363-364). Force est de constater que les diverses opérations préconisées par ce protocole n'ont été que très partiellement envisagées lors de la description de *Gymnadenia dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN 1998) et qu'aucune d'entre elles n'a été complètement effectuée préalablement aux descriptions de *G. minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (FOELSCH & ZERNIG 2007; FOELSCH 2010; FOELSCH & HEIDTKE 2011).

Il semble d'autre part peu productif, au XXI^e siècle, d'aborder la taxonomie des complexes agames comme le faisaient habituellement les botanistes à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle, sur la seule base de l'évaluation subjective de caractères morphologiques minimes dont la valeur diagnostique n'est pas établie, qui plus est sans se documenter sur les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les complexes agames ni sur les diverses solutions taxonomiques élaborées par les systématiciens qui les ont étudiés. Cette pratique devient contreproductive si, de surcroît, les caractères morphologiques justifiant la description des espèces ne permettent ni de les délimiter sur le terrain, ni d'établir des clés basées sur des discontinuités qui rendraient possible leur détermination. C'est malencontreusement le cas dans une certaine mesure pour *Gymnadenia dolomitensis* et totalement pour *G. minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* (cf. supra, Les avatars de la Nigritelle rouge).

L'examen de la morphologie des nigritelles rouges, l'observation de l'aspect de leurs populations et de leur distribution, la prise en compte de l'instabilité de la structure de ces populations, qui peut varier d'une année à l'autre, permettent cependant de penser, à la lumière de ce que l'on comprend actuellement sur la variabilité au sein des espèces agames, que *Gymnadenia minor*, *G. bicolor* et *G. hygrophila* sont des écomorphes de *G. rubra*. En effet, par exemple, la distribution de *G. bicolor*, esquissée par FOELSCH (2010B), coïncide assez bien avec celle de *G. rubra*, vraisemblablement non pas à la suite de deux disséminations parallèles de graines aposporiques qui auraient constitué des aires similaires pour les deux taxons de la Suisse à la Roumanie, mais parce que, comme l'écrivait PERNÈS (1972: 150) à propos de *Panicum apomictiques*: «Toutes les populations construites dans des milieux équivalents à partir des mêmes génotypes évolueront vers une même structure.», un mécanisme confirmé ultérieurement chez les *Taraxacum* par VAVREK (1998) et VELLEND et al. (2009). Notons d'ailleurs qu'au col Pordoi, HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) avaient, avec perspicacité, signalé non pas 5 espèces mais une seule, polytypique: '*Nigritella rubra* subsp. *rubra*', '*N. rubra* var. *dolomitensis*' et 3 morphotypes de '*N. rubra*', liés chacun à des microvariations du milieu. De plus, HERR-HEIDTKE et HEIDTKE (2010) précisaient bien qu'ils avaient observé dans les écotones des formes de transitions entre ces 5 variantes.



Planche 1. Une variété et trois formes de la Nigritelle rouge, *Gymnadenia rubra*.

En haut à gauche: *Gymnadenia rubra* var. *dolomitensis*. Italie, Bolzano (loc. typ.), 24.VII.1998; **à droite:** *Gymnadenia rubra* f. *hygrophila*. Italie, Belluno, col Pordoi (loc. typ.), 13.VII.1987. **En bas à gauche:** *Gymnadenia rubra* f. *minor*. Autriche, Styrie, Trenchtling (loc. typ.), 27.VI.2001; **à droite:** *Gymnadenia rubra* f. *rosea*. Autriche, Styrie, Traweng, 18.VII.1998.

(Photos P. DELFORGE)

Deux des écomorphes du col Pordoi ont depuis été décrits au rang d'espèce (FOELSCHÉ 2010; FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011), alors que pour des écomorphes, le rang de forme eut été plus adapté (e.g. STACE 1998; REDURON 2010). En décrivant *Nigritella rubra* f. *rosea*, c'est le parti qu'ont pris, avec raison, BOILLAT et BOILLAT (2010) pour la nigritelle rouge bicolore. Le cas de *Gymnadenia dolomitensis* est peut-être un peu différent. Certains de ses caractères, son écologie et sa distribution semblent moins liés à ceux de *G. rubra* (WENKER 2007; obs. pers.), ce qui peut justifier qu'il soit traité, provisoirement, comme une variété (au sens de DELFORGE 2010) de *G. rubra*, ainsi que l'ont proposé formellement LORENZ et PERAZZA (2004), mais, en l'occurrence, dans un contexte phénotypique.

Les autres nigritelles apomictiques, *Gymnadenia runei*, *G. nigra*, *G. austriaca*, *G. widderi*, *G. archiducis-joannis*, *G. stiriaca* et *G. buschmanniae*, possèdent, quant à elles, des caractères morphologiques et caryologiques qui permettent réellement leur distinction. Elles ont, de plus, été l'objet d'investigations génétiques (HEDRÉN et al. 2000) qui ont montré une origine particulière pour chacune d'entre elles, même si plusieurs questions sur leur généalogie restent ouvertes. Leur statut d'espèce biologique, phylogénétique ou évolutive peut donc se justifier.

Nomenclature

Les dispositions nomenclaturales qui suivent découlent des conclusions qui viennent d'être énoncées:

Gymnadenia rubra WETTSTEIN; *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 7: 312 (1889) var. *rubra*

- ≡ *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER; *Pl. Eur.* 1: 278 (1890).
- ≡ *Nigritella nigra* subsp. *rubra* (WETTSTEIN) BEAUVERD; *Bull. Soc. Bot. Genève* 17: 337 (1926).
- ≡ *Gymnadenia nigra* subsp. *rubra* (WETTSTEIN) SUNDERMANN; *Eur. Med. Orchid.* 3: 41 (1980).
- = ? *Orchis miniata* CRANTZ *Stirp. Austr. Fasc.* 2(4): 487 (1769) p.p.
 - ≡ *Gymnadenia miniata* (CRANTZ) HAYEK; *Fl. Steierm.* 2(2): 133 (1956).
 - ≡ *Nigritella miniata* (CRANTZ) JANCHEN; *Cat. Fl. Austr.* 1(4): 866 (1959).

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

- Basionyme:** *Nigritella hygrophila* W. FOELSCHÉ & HEIDTKE; *J. Eur. Orch.* 43: 143-144 (2011).
- ≡ *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 11(n°23): 32 (2011), comb. inval. (bas. non rite cit., ICBN Art. 33.4).
- ≡ *Gymnadenia hygrophila* (W. FOELSCHÉ & HEIDTKE) W. FOELSCHÉ, HEIDTKE & O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 11(n°24): 23 (2011).

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) P. DELFORGE comb. et stat. nov.

- Basionyme:** *Nigritella minor* W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG; *Joannea Bot.* 6: 10-11 (2007).
- ≡ *Nigritella rubra* var. *minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) H. KRETZSCHMAR; *Orch. Deutsch.*: 20 (2008).
- ≡ *Gymnadenia minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) W. FOELSCHÉ, K. ZERNIG & O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 11(n°23): 32 (2011).
- ≡ *Gymnadenia minor* (W. FOELSCHÉ & K. ZERNIG) W. FOELSCHÉ, K. ZERNIG & O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* 11(n°24): 23 (2011), comb. superfl.

Gymnadenia rubra var. *rubra* f. *rosea* (C. BOILLAT & V. BOILLAT) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Nigritella rubra* var. *rubra* f. *rosea* C. BOILLAT & V. BOILLAT; *J. Eur. Orch.* **42**: 491 (2010).

= ? *Gymnadenia* × *wettsteiniana* ABEL; *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* **47**: 609 (1897).

≡ *Nigritella* × *wettsteiniana* (ABEL) ASCHERSON & GRÄBNER; *Syn.* **3**: 811 (1907).

≡ *Nigritella* × *wettsteiniana* (ABEL) SCHLECHTER; *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* **16**: 271 (1919), **comb. superfl.**

= ? *Gymnadenia* × *bornmuelleri* DALLA TORRE & SARTHEIN; *Fl. Tir.* **6**(1): 531 (1906).

= *Nigritella bicolor* W. FOELSCHKE; *J. Eur. Orch.* **42**: 60-61 (2010).

≡ *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCHKE) O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* **10**(n°22): 69 (2010), **comb. inval. (bas. non cit.)**.

≡ *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCHKE) O. GERBAUD; *Bull. S.F.O.R.A.* **11**(n°24): 23 (2011).

Gymnadenia rubra var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Gymnadenia dolomitensis* TEPPNER & KLEIN; *Phyton (Horn)* **29**: 163 (1989).

≡ *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDRÉN, TEPPNER & KLEIN; *Phyton (Horn)* **40**: 243 (2000).

≡ *Nigritella rubra* var. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) R. LORENZ & PERAZZA; *GIROS Not.* **27**: 8 (2004).

≡ *Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) KREUTZ; *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **24**(1): 164 (IV.2007).

≡ *Nigritella rubra* subsp. *dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) D. WENKER & S. WENKER; *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **60**: 195 (IX.2007), **comb. superfl.**

Bibliographie

ABEL, O. 1897.- Zwei für Niederösterreich neue hybride Orchideen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* **47**: 609-615.

AFZELIUS, K. 1928. - Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. *Svensk bot. Tidskr.* **22**: 82-91.

ALIYU, O.M., SCHRANZ, M.E. & SHARBEL, T.F. 2010.- Quantitative variation for apomictic reproduction in the genus *Boechera* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* **97**: 1719-1731.

ARKHIPOVA, I. & MESELSON, M. 2005.- Deleterious transposable elements and the extinction of asexuals. *BioEssays* **27**: 76-85.

ASKER, S.E. & JERLING, L. 1992.- Apomixis in Plants: 298p. CRC Press, Boca Raton, (Liechtenstein).

ASSIENAN, B. & NOIROT, M. 1995.- Isozyme polymorphism and organization of the agamic complex of the *Maximae* (*Panicum maximum* JACQ., *P. infestum* ANDERS, and *P. trichocladum* K. SCHUM.) in Tanzania. *Theor. Appl. Genet.* **91**: 672-680.

BARCACCIA, G., ARZENTON, F., SHARBEL, T., VAROTTO, S., PARRINI, P. & LUCCHIN, M. 2007.- Genetic diversity and reproductive biology in ecotypes of the facultative apomict *Hypericum perforatum* L. *Heredity* **96**: 322-334.

BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* **142**: 1-40.

BATTJES, J., MENKEN, S.B.J. & DEN NIJS, H.J.C.M. 1992.- Clonal diversity of some microspecies of *Taraxacum* sect. *Palustria* (LINDEB. fil.) DAHLST. from Czechoslovakia. *Bot. Jahrb. System.* **114**: 315-328.

BAUHIN, G. 1623.- Pinax theatri botanici sive index in Theophrasti Dioscoridis Plinii et botanicorum qui à seculo scripserunt opera plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibiturum nomina cum earundem synonymiis & differentiis methodice secundum genera & species proponens. Jannis Regis, Basileæ.

BAUM, A. & BAUM, H. 1996.- Ein neuer Fund von *Nigritella archiducis-joannis* TEPPNER & KLEIN und *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPPNER & KLEIN im Gosau-Gebiet. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **13**(2): 31-33.

BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.

BAUMANN, H. & LORENZ, R. 2005.- Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* **37**: 705-743.

- BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W. 2005.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* **34**: 129-206.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAYER, R.J. 1990.- Patterns of clonal diversity in the *Antennaria rosea* (Asteraceae) polyploid agamic complex. *Am. J. Bot.* **77**: 1313-1319.
- BAYER, R.J. 1991.- Allozymic and morphological variation in *Antennaria* (Asteraceae, Inuleae) from the low arctic of northwestern. *North Am. Syst. Bot.* **16**:492-506.
- BICKNELL, R.A. & KOLTUNOW, A.M. 2004.- Understanding apomixis: Recent advances and remaining conundrums. *Plant Cell* **16**: S228-S245
- BOILLAT, Ch. & BOILLAT, V. 2010.- Une forme *rosea* pour *Nigritella rubra* (WETTSTEIN) K. RICHTER. *J. Eur. Orch.* **42**: 487-496
- BOILLAT, V. & BOILLAT, Ch. 2007.- *Nigritella*. AGEO Mitteilung. 4/2007: 12-13, I-VIII.
- BOILLAT, V. & BOILLAT, Ch. 2011.- *Nigritella bicolor* W. FOELSCH in der Schweiz. Wo finden wir in der Schweiz diese Art? AGEO Mitteilung. 1/2011: 29-31.
- BRENDICKE, K. 1987.- *Nigritella stiriaca* am Schafberg im Salzkammergut. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **4**(2): 300.
- BRÜTSCH, J.-P.J. 2000.- Die Gattung *Nigritella* RICH. *Bauhiniana* **14**: 21-32.
- BUTTNER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTNER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMPBELL, C.S. & WRIGHT, W.A. 1996.- Apomixis, hybridization, and taxonomic complexity in eastern North American *Amelanchier* (Rosaceae). *Folia Geobot.* **31**: 345-354.
- CAMPBELL, C.S., ALICE, L.A. & WRIGHT, W.A. 1999. Comparisons of within-population genetic variation in sexual and agamosperous *Amelanchier* (Rosaceae) using RAPD markers. *Pl. Syst. Evol.* **215**: 157-167.
- CARINO, D.A. & DAEHLER, C.C. 1999. Genetic variation in an apomictic grass, *Heteropogon contortus*, in the Hawaiian Islands. *Mol. Ecol.* **8**: 2127-2132.
- CARMAN, J.G. 1997.- Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. *Biol. J. Linn. Soc.* **61**: 51-94.
- CARNEIRO, V.T.C., DUSI, D.M.A. & ORTIZ, J.P.A. 2006.- Apomixis: Occurrence, applications and improvements: 564-571 in TEIXEIRA DA SILVA J.A. [ed.] - Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: Advances and Topical Issues. 1st ed., Vol 1. Global Science Books, Isleworth, UK.
- CHAPMAN, H.M. & BICKNELL, R.A. 2000.- Recovery of a sexual and an apomictic hybrid from crosses between the facultative apomicts *Hieracium caespitosum* and *H. praealtum*. *New Zeal. J. Ecol.* **24**: 81-85.
- CLAUSEN, J. 1954.- Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. *Caryologia* **6**: 469-479.
- COYNE, J.A. & ORR, H.A. 2004.- Speciation: 545p. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- VON CRANTZ, H.J.N. 1769.- De Orchidum ordine, generibus discursus 443-508 in VON CRANTZ, H.J.N. *Stirpium Austriacarum ...*, pars II, fasc. VI J.P. Kraus; Wien.
- CZAPIK, R. 1996.- Problems of Apomictic Reproduction in the Families Compositae and Rosaceae. *Folia Geobot.* **31**: 381-387.
- D'SOUZA, T.G., STORHAS, M., SCHULENBURG, H., BEUKEBOOM, L.W. & MICHELS N.K. 2004.- Occasional sex in an 'asexual' polyploid hermaphrodite. *Proc. Royal Soc. B (Biol. Sci.)* **271**: 1001-1007.
- DALLA TORRE, K.W. & SARTHEIN, L.G. 1906.- Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Voralberg und des Fürstentumes Liechtenstein vol. VI (Pteridophyta et Siphonogama), t. 1. Wagner'schen Universität-Buchhandlung, Innsbruck
- DANESCH, E. & DANESCH, O. 1989.- Orchideen Kompaß. Die wildwachsenden Orchideen Mitteleuropas sicher bestimmen: 79p., 94 figs. Gräfe & Unzer.
- DARLINGTON, C.D. 1958.- Evolution of genetic systems. Oliver and Boyd, Edinburgh.

- DELFORGE, P. 2003.- La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France). *Natural. belges* **84** (Orchid. 16): 117-132.
- DELFORGE, P. 2010.- Un nom pour la variété égéenne de l'Orchis papillon. *Natural. belges* **91** (Orchid. 23): 15-25.
- DELFORGE, P. 2011A.- *Gymnadenia*, *Gymnigritella* ou *Nigritella*? Comment classer la Gymnigritelle de Rune? *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 117-123.
- DELFORGE, P. 2011B.- Remarque sur la nomenclature de la Nigritelle robuste du Mont Cenis. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 25-29.
- DEN NIJS, J.C.M., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. & VAN DER HULST, A. 1990.- Distribution of diploid sexual plants of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in east-central Europe, with special reference to Czechoslovakia. *Pl. Syst. Evol.* **170**: 71-84.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 298-322.
- DICKINSON, T.A. & PHIPPS, J.B. 1985.- Degree and pattern of variation in *Crataegus* section *Crus-galli* in Ontario. *Syst. Bot.* **10**: 322-337.
- DICKINSON, T.A. 1999.- Species concepts in agamic complexes: 319-339 in VAN RAAMSDONK, L.W.D. & DEN NIJS, J.C.M. [eds]- Plant Evolution in Man-Made Habitats. Proceedings of the 7th Symposium. IOPB, Amsterdam.
- DICKINSON, T.A., LO, E. & TALENT, N. 2007.- Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. *Pl. Syst. Evol.* **266**: 59-78
- DOBZHANSKY, Th., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. 1977.- Evolution: 572p. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- DURAND, J., GARNIER, L., DAJOZ, I., MOUSSET, S. & VEUILLE, M. 2000.- Gene flow in a facultative apomictic Poaceae, the savanna grass *Hyparrhenia diplandra*. *Genetics* **156**: 823-831.
- DWORSCHAK, W. 2002.- *Nigritella dolomitensis*, neu für Bayern. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **19**(1): 93-96.
- ELLSTRAND, N.C. & ROOSE, M.L. 1987.- Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.* **74**: 123-131.
- ERICSSON, S. 1992.- The microspecies of the *Ranunculus auricomus* complex treated at the species level. *Ann. Bot. Fenn.* **29**: 123-158.
- ERICSSON, S. 2001.- 8. *Ranunculus auricomus* complex : 237-255 in JONSELL, B. & KARLSSON, T. [eds], Flora Nordica, vol. 2, Chenopodiaceae to Fumariaceae. The Bergius Foundation and The Swedish Royal Academy of Sciences, Stockholm.
- FEHRER, J., KRAHULCOVA, A., KRAHULEC, F., CHRTEK, J. jr., ROSENBAUMOVA, R. & BRÄUTIGAM, S. 2007.- Evolutionary aspects in *Hieracium* subgenus *Pilosella*: 359-390 in GROSSNIKLAKUS, U., HÖRANDL, E., SHARBEL, T. & VAN DIJK, P. [eds]- Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. *Regnum Vegetabile* 143, Koeltz, Königstein.
- FEHRER, J., KRAK, K. & CHRTEK, J. Jr 2009.- Intra-individual polymorphism in diploid and apomictic polyploid hawkweeds (*Hieracium*, Lactuceae, Asteraceae): disentangling phylogenetic signal, reticulation and noise. *BMC Evol. Biol.* **9**: 239
- FOELSCHKE, W. 1990.- Ein Vorkommen der Steirischen Kohlröschen, *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPPNER & KLEIN, im Grazer Bergland. *Not. Fl. Steierm.* **11**: 7-21.
- FOELSCHKE, W. 2010A.- *Nigritella bicolor*, ein neues apomiktisches Kohlröschen der Alpen, des Diraischen Gebirges und der Karpaten. *J. Eur. Orch.* **42**: 31-82.
- FOELSCHKE, W. 2010B.- Die Fundstellen von *Nigritella bicolor*. *J. Eur. Orch.* **42**: (1. supplement): 1-41.
- FOELSCHKE, G., FOELSCHKE, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHKE & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* **29**: 177-178.
- FOELSCHKE, G., FOELSCHKE, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHKE & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* **31**: 441-494.
- FOELSCHKE, W. & HEIDTKE, U.H.J. 2011.- *Nigritella hygrophila* spec. nov. und die roten Kohlröschen am Pordojoch in den östlichen Dolomiten. *J. Eur. Orch.* **43**: 131-160.
- FOELSCHKE, W. & ZERNIG, K. 2007.- *Nigritella minor* sp. nova (Orchidaceae), ein neues Kohlröschen aus der Steiermark. *Joannea Bot.* **6**: 5-22.
- FORD, H. 1981.- Competitive relationships amongst apomictic dandelions. *Biol. J. Linn. Soc.* **15**: 355-368.

- FRÖHNER, S. 1990.- *Alchemilla*: 13-242 in CONERT, H.J., HEGL, G. & KRAMER K.U. [eds] - Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 3. Aufl., Vol. IV 2B. Paul Parey, Berlin.
- GABRIELSEN, T.M. BROCHMANN, C. 1998.- Sex after all: high levels of diversity detected in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers. *Mol. Ecol.* 7: 1701-1708.
- GADELLA, T.W.J. 1982.- Cytology and reproduction of *Hieracium pilosella* L. and some related diploid species. *Acta Bot. Neerl.* 31: 140-141.
- GERBAUD, O. 2010.- *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCHÉ) O. GERBAUD). comb. nov. *Bull. S.F.O.R.A.* 10 (22): 69.
- GERBAUD, O. 2011.- Combinaisons nouvelles dans le genre *Gymnadenia*: une mise au point. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* 11 (24): 23.
- GERBAUD, O. & FOELSCHÉ, W. 2011.- *Gymnadenia* \times *jabornikana*, l'hybride entre *Gymnadenia bicolor* et *Gymnadenia rhei* (avec aussi deux nouvelles combinaisons). *Bull. S.F.O.R.A.* 23(2): 29-33.
- GERBAUD, O. & SCHMID, W. 1999.- Les hybrides des genres *Nigritella* et/ou *Pseudorchis* - Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis*: 132p. *Cah. Soc. Franç. Orchidophilie* 5.
- GORNALL, R.J. 1999.- Population genetic structure in agamosperous plants: 118-138 in HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN, R.M. & GORNALL, R.J. [eds]- Molecular systematics and plant evolution. Taylor & Francis, London.
- GRANT, V. 1981.- Plant speciation. 2nd ed.: 563p. Columbia University Press, New York.
- GRIEBEL, N. 2009.- Die Gattung *Nigritella* in Österreich *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 26(1): 76-105.
- GRIMANELLI, D., LEBLANC, O., PEROTTI, E. & GROSSNIKLAUS, U. 2001.- Developmental genetics of gametophytic apomixis. *Trends Gen.* 17: 597-604.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.
- GUO, Y.-P., SAUKEL, J., MITTERMAYER, R. & EHRENDORFER, F. 2005.- AFLP analyses demonstrate genetic divergence, hybridization, and multiple polyploidization in the evolution of *Achillea* (Asteraceae-Anthemidae). *New Phytol.* 166: 273-290.
- GUSTAFSSON, Å. 1947.- Apomixis in higher plants. Part I. The mechanisms of apomixis. *Lunds Univ. Arsskrift* 42: 1-66.
- GUSTAFSSON, Å. 1948.- Apomixis in higher plants. Part II. The causal aspect of apomixis. *Lunds Univ. Arsskrift* 43: 69-179.
- HAAS, M. & HAAS, J. 2003.- Neue Funde vom Dolomiten-Kohlöschen *Nigritella dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDRÉN, TEPPNER & KLEIN. *J. Eur. Orch.* 35: 419-427.
- VON HALLER, A. 1768.- Historia stirpium indigenarum Helvetiæ inchoata...: 3 vol. Berna.
- 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.
- HEDRICK, P. W., GINEVAN, M.E. & EWING E.P. 1976.- Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 1-32.
- HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2006.- *Nigritella widderi* TEPPNER & KLEIN in den Dolomiten und *x**Dactylitella "tourensis"* (GODFREY) JANCHEN in Osttirol. *J. Eur. Orch.* 38: 195-202.
- HERR-HEIDTKE, D. & HEIDTKE, U.H.J. 2010.- Zur Variabilität von *Nigritella rubra* am Pordoijoch (Dolomiten, Italien). *J. Eur. Orch.* 42: 21-30.
- HÖRANDL, E. 1998.- Species concepts in agamic complexes: Applications in the *Ranunculus auricomus* complex and general perspectives. *Folia Geobot.* 3: 335-348.
- HÖRANDL, E. 2009.- A combinational theory for maintenance of sex. *Heredity* 103: 445-457.
- HÖRANDL, E. 2011.- Evolution and biogeography of alpine apomictic plants. *Taxon* 60: 390-402.
- HÖRANDL, E., COSENDAL, A.-C. & TEMSCH, E. 2008.- Understanding the geographic distributions of apomictic plants: a case for a pluralistic approach. *Plant Ecol. Divers.* 2: 309-320.
- HÖRANDL, E., DOBEŠ, Ch., SUDA, J., VIT, P., URFUS, T., TEMSCH, E., COSENDAL, A.-C., WAGNER, J. & LADINIG, U. 2011.- Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. *Ann. Bot.* 108: 381-390.
- HÖRANDL, E., GREILHUBER, J., KLIMOVA, K., PAUN, O., TEMSCH, E., EMADZADE, K. & HODALOVA, I. 2009.- Reticulate evolution and taxonomic concepts in the *Ranunculus auricomus* complex (Ranunculaceae): insights from analysis of morphological, karyological and molecular data. *Taxon* 58: 1194-1215.

- HÖRANDL, E. & GUTERMANN, W. 1998.- Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Österreich. 1. Methodik. Gruppierung der mitteleuropäischen Sippen. *Bot. Jahrb.* **120**(1): 1-44
- HÖRANDL, E., JAKUBOWSKY, G. & DOBEŠ, Ch. 2001.- Isozyme and morphological diversity within apomictic and sexual taxa of the *Ranunculus auricomus* complex. *Pl. Syst. Evol.* **226**: 165-185.
- HÖRANDL, E. & PAUN, O. 2007.- Patterns and sources of genetic diversity in apomictic plants: implications for evolutionary potentials and ecology: 169-194 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAKUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds].- Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).
- HOULISTON, G.J. & CHAPMAN, H.M. 2004.- Reproductive strategy and population variability in the facultative apomict *Hieracium pilosella* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* **91**: 37-44.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, Ch.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P. 2002.- Botanique systématique - Une perspective phylogénétique: 467p. De Boeck Université, Paris & Bruxelles.
- JUDSON, O.P. & NORMARK, B.B. 1996.- Ancient asexual scandals. *Trends Ecol. Evol.* **11**: A41-46.
- KALTEISEN, M. 2001.- Höhenrekord bei *Orchis militaris*. *J. Eur. Orch.* **35**: 924-925.
- KIRSCHNER, J. & ŠTĚPÁNEK, J. 1996.- Modes of speciation and evolution of the sections in *Taraxacum*. *Folia Geobot.* **31**: 415-426
- KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J., MES, T.H.M., DEN NIJS, J.C.M., OOSTERVELD, P., ŠTORCHOVA, H. & KUPERUS, P. 2003.- Principal features of the cpDNA evolution in *Taraxacum* (Asteraceae, Lactuceae): a conflict with taxonomy. *Pl. Syst. Evol.* **239**: 231-255.
- KJOLNER, S., SASTAD, S.M., TABERLET, P. & BROCHMANN, C. 2004.- Amplified fragment length polymorphism versus random amplified polymorphic DNA markers: clonal diversity in *Saxifraga cernua*. *Mol. Ecol.* **13**: 81-86.
- KLEIN, E. 1978.- Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. *Orchidee* **29**: 71-78.
- KLEIN, E. & KERSCHBAUMSTEINER, H. 1996.- Die Orchideen der Steiermark. Eine Ikonographie und Verbreitungsübersicht: 148p. Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Referat Botanik, Graz.
- KOLTUNOW, A.M. 1993.- Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *Plant Cell* **5**: 1437-1452.
- KOLTUNOW, A.M. & GROSSNIKLAKUS, U. 2003.- Apomixis, a developmental perspective. *Ann. Rev. Plant Biol.* **54**: 547-574.
- KOLTUNOW, A.M., JOHNSON, S.D. & BICKNELL, R.A. 1998.- Sexual and apomictic development in *Hieracium*. *Sex. Pl. Reprod.* **11**: 213-230.
- KONDRASHOV, A.S. 1993.- Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *J. Hered.* **84**: 372-387.
- KRAFT, T. & NYBOM, H. 1995.- DNA fingerprinting and biometry can solve some taxonomic problems in apomictic blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*). *Watsonia* **20**: 329-343.
- KRAFT, T., NYBOM, H. & WERLEMARK, G. 1996.- DNA fingerprint variation in some blackberry species (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). *Pl. Syst. Evol.* **199**: 93-108.
- KRAHULCOVÁ, A. & KRAHULEC, F. 2000.- Offspring diversity in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): new cytotypes from hybridisation experiments and from open pollination. *Fragm. Flor. Geobot.* **45**: 239-255.
- KRAHULCOVÁ, A., KRAHULEC, F. & CHAPMAN, H.M. 2000.- Variation in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): what do we know about its sources? *Folia Geobot.* **35**: 319-338.
- KRAHULCOVÁ, A., PAPOŠKOVÁ, S. & KRAHULEC, F. 2004.- Reproduction mode in the allopolyploid facultatively apomictic hawkweed *Hieracium rubrum* (Asteraceae, *H.* subgen. *Pilosella*). *Hereditas* **141**: 19-30.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Feldführer Deutsche Orchideen: 216p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KÜMPEL, H. 1973.- Über den Fund der intragenerischen Hybride *Nigritella nigra* (L.) RCHB. × *N. rubra* (WETTST.) RICH. im Bucegi-Gebirge. *Rev. Roum. Biol.-Bot.* **18** (6): 319-322.
- LABOREL, J. 1970.- Madréporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique. *Résult. Scient. Campagnes "Calypso"* (Paris) **9**(5):171-229.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J. (et coll.) 1993.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions

- voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4^{ème} éd. ["1992"]: CXX+1092p + 1 carte h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LAMBINON, J., DUVIGNEAUD, J., DELVOSALLE, L. (et coll.) 2004.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 5^{ème} éd.: CXXX+1167p + 1 carte h.t. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LO, E.Y.Y. 2008.- Global and fine scale molecular studies of polyploid evolution in *Crataegus* L. (Rosaceae). Ph.D. Thesis: 325p. University of Toronto, Toronto.
- LORENZ, R. & PERAZZA, G. 2004.- Studio sulla sistematica delle Nigritelle rosse nelle Dolomiti. *Giros Notizie* 27: 1-9.
- LÜNSMANN, U. 2002.- Die Gattung *Nigritella* – Eine Übersicht. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 303-307.
- LYMAN, J.C. & ELLSTRAND, N.C. 1984.- Clonal diversity in *Taraxacum officinale* (Compositae), an apomict. *Heredity* 53: 1-10.
- MARSHALL, D.R. & BROWN, A.H.D. 1981.- The evolution of apomixis. *Heredity* 47: 1-15.
- MARSHALL, D.R. & WEIR, B.S. 1979.- Maintenance of genetic variation in apomictic plant population. I. Single-laus models. *Heredity* 42: 159-172.
- MAYR, E. 1969.- Principles of systematic zoology: 428p. McGraw-Hill, New York.
- MENKEN, S.B.J., SMIT, E. & DEN NIJS, J.C.M. 1995.- Genetical population structure in plants: gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia*). *Evolution* 49: 1108-1118.
- MES, T.H.M., KUPERUS, P., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J., ŠTORCHOVA, H., OOSTERVELD, P. & DEN NIJS, J.C.M. 2002.- Detection of genetically divergent clones mates in apomictic dandelions. *Mol. Ecol.* 11: 253-265.
- MOGIE, M. 1992.- The evolution of asexual reproduction in plants. Chapman and Hall, London (UK).
- MØLGAARD, P. 1977.- Competitive effect of grass on establishment and performance of *Taraxacum officinale*. *Oikos* 29: 376-382.
- NAUMOVA, T. 1993.- Apomixis in Angiosperms: Nucellar and Integumentary Embryony: 144p. CRC Press, Boca Raton, (Lichtenstein).
- NOGLER, G.A. 1984.- Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*: V. Conclusion. *Bot. Helv.* 94: 411-423
- NOIROT, M. 1993.- Allelic ratios and sterility in the agamic complex of the *Maximae* (Panicoideae): evolutionary role of the residual sexuality. *J. Evol. Biol.* 6:95-101
- NOYES, R.D. & SOLTIS, D.E. 1996.- Genotypic variation in agamospermous *Erigeron compositus* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 83: 1292-1303.
- NOYES, R.D. 2007A.- Apomixis in the *Asteraceae*: diamonds in the rough. *Functional Plant Sc. Biotech.* 1: 207-222.
- NOYES, R.D. 2007B.- The evolutionary genetics of apomixis in *Erigeron* sect. *Phalacroloma* (Asteraceae): 337-358 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds].- Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Lichtenstein).
- PALACIOS, C., KRESOVICH, S. & GONZALEZ-CANDELAS, F. 1999.- A population genetic study of the endangered plant species *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP). *Molec. Ecol.* 8: 645-657.
- PAUN, O., GREILHUBER, J., TEMSCH, E. & HÖRANDL, E. 2006A.- Patterns, sources and ecological implications of clonal diversity in apomictic *Ranunculus carpaticola* (*Ranunculus auricomus* complex, Ranunculaceae). *Mol. Ecol.* 15: 897-910.
- PAUN, O., STUCESSY, T.F. & HÖRANDL, E. 2006B.- The role of hybridization, polyploidization and glaciation for the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex. *New Phytol.* 171: 223-236.
- PECKERT, T., CHRTEK, J. Jr. & PLAČKOVA, I. 2005.- Genetic variation in agamospermous populations of *Hieracium echinoides* in southern Slovakia and northern Hungary (Danube Basin). *Preslia* 77: 307-315.
- PERAZZA, G. 1992.- Orchidee spontanee in Trentino-Alto Adige - Riconoscimento e diffusione: 183p. Manfrini editori, Calliano (Trento).
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.

- PERNES, J. 1972.- Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique: la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées): 177p. Thèse doctorale, Université de Paris-Sud, Centre scientifique d'Orsay, Paris.
- PERSSON-HOVMALM, H.A. & GUSTAVSSON, B.A. 2001.- The extent of clonality and genetic diversity in lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. *Mol. Ecol.* **10**: 1385-1397.
- PHIPPS, J.B. & MUNIYAMMA, M. 1980.- A taxonomic revision of *Crataegus* (Rosaceae) in Ontario. *Can. J. Bot.* **58**: 1621-1699.
- Phipps, J.B., O'Kennon, R.J. & Lance, R.W. 2003.- Hawthorns and medlars. Timber Press, Portland (Oregon).
- PRESSER, H. 1995.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Variabilität, Biotope, Gefährdung: 222p. Ecomed, Landsberg.
- PRESSER, H. 2000.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung: 374p. Ecomed, Landsberg/Lech.
- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Aufl.: 374p. Nikol, Hamburg.
- DE QUEIROZ, K. 1998.- The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations: 57-75 in HOWARD, D.J. & BERLOCHER, S.H. [eds]- Endless Forms: Species and Speciation. Oxford University Press, Oxford, England.
- DE QUEIROZ, K. 2005.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **56**: 196-215.
- RAVNIK, V. 1990.- Rod *Nigritella* L.C. RICHARD v jugovzhodnih apnenoskih alpah. Die Gattung *Nigritella* L.C. RICHARD in den südöstlichen Kalkalpen. - Razprave IV. *Razreda Sazu (Ljubljana)* **31**(18): 271-290.
- RECHINGER, K. & RECHINGER, L. 1906.- Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm.* **42**: 142-169.
- REDL, K. 1996.- Wildwachsende Orchideen in Österreich. Faszinierend und schützenswert: 281p. K. Redl Eigenverlag, Altenmarkt.
- REDL, K. 2003.- Wildwachsende Orchideen in Österreich. Faszinierend und schützenswert. 3. Aufl. : 309p. K. Redl Eigenverlag, Altenmarkt.
- REDURON, J.-P. 2010.- Remarques conclusives suite à la parution de la monographie pluridisciplinaire "*Ombellifères de France*". Séance de la Société Botanique de France, Vendredi 11 décembre 2009.
- REINHARD, H.R. 1976.- Aspekte der Orchideenflora Graubündens. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württemberg* **8**: 104-117.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- RICHARDS, A.J. 1973.- The origin of *Taraxacum* agamospecies. *Bot. J. Linn. Soc.* **66**: 189-211.
- RICHARDS, A.J. 1996.- Genetic variability in obligate apomicts of the genus *Taraxacum*. *Folia Geobot. Phytotax.* **31**: 405-414.
- RICHARDS, A.J. 2003.- Apomixis in flowering plants: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **358**: 1085-1093.
- RICHARDS, A.J., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. & MARHOLD, K. 1996.- Apomixis and taxonomy: an introduction. *Folia Geobot.* **31**: 281-282.
- ROSSI, W., CAPINERI, R., TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1987.- *Nigritella widderi* in the Apennines. *Phyton* **27**: 129-138.
- SAVIDAN, Y. 2007.- Apomixis in higher plants: 5-22 in GROSSNIKLAUS, U., HÖRANDL, E., SHARBEL, T. & VAN DIJK, P. [eds.] - Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. *Regnum Vegetabile* 143, Koeltz, Königstein.
- SAVIDAN, Y., CARMAN, J.G. & DRESSSELHAUS, T. [eds] 2001.- Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering. CIMMYT, Mexico; IRD, European Commission DG VI, Brussels.
- SCHMID H.-E. & SCHMID, T. 1998.- Zwei neue Fundorte des Steirischen Kohlröschens, *Nigritella stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & E. KLEIN, in der Steiermark. *Not. Fl. Steierm.* **15**: 55-56.
- SCHMID H.-E. & SCHMID, T. 2000.- Die Verbreitung von *Nigritella stiriaca* (K. RECH.) TEPPNER & E. KLEIN in Österreich. *Not. Fl. Steierm.* **16**: 35-36.

- SEBENS, K.P. & THORNE, B.L. 1985.- Coexistence of clones, clonal diversity and the effects of disturbance: 357-398 in JACKSON, J.B.C. & COOK, R.E. [eds] - Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven.
- SÉGUIER, J.F. 1745.- Plantæ Veronenses. 2 vol. Verona.
- SIMPSON, G.G. 1961.- Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- SOLBRIG, O.T. & SIMPSON, B.B. 1974.- Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.* **62**:473-486.
- SOLBRIG, O.T. & SIMPSON, B.B. 1977.- A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (*Taraxacum officinale*). *J. Ecol.* **65**: 427-430.
- STACE, C.A. 1998.- Species recognition in agamosperms - the need for a pragmatic approach. *Folia Geobot.* **33**: 319-326.
- STEBBINS, G.L. 1950.- Variation and evolution in plants: 643p. Columbia University Press, New York.
- STEBBINS, G.L. 1980.- Polyploidy in plants: Unsolved problems and prospects: 495-520 in LEWIS W.H. [ed.] - Polyploidy: biological relevance. Plenum Press, New York.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 3. Aufl.: 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TALENT, N. & DICKINSON, T.A. 2005.- Polyploidy in *Crataegus* and *Mespilus* (Rosaceae, Maloideae): evolutionary inferences from flow cytometry of nuclear DNA amounts. *Canadian J. Bot.* **83**: 1268-1304.
- TALENT, N. & DICKINSON, T.A. 2007.- Apomixis and hybridization in Rosaceae subtribe *Pyrinae* DUMORT.: a new tool promises new insights: 301-316 in HÖRANDL, E., GROSSNIKLAUS, U., VAN DIJK, P. & SHARBEL, T. [eds].- Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985A.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und 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* **29**: 161-173.
- 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* (Austria) **38**: 220-224.
- TEPPNER, H. & STER, T. 1996.- *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine Buschmann. *Phyton* **36**: 277-294.
- TEPPNER, H. 1996.- Adventitious Embryony in *Nigritella* (Orchidaceae). *Folia Geobot.* **31**: 323-331.
- TIMPE, W. & MRKVICKA, A.C. 1991.- Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* (L.) RCHB. fil. subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN und *Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN anhand makroskopischer Merkmale. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* **23**: 449-466.
- TYLER, T. & JONSSON, J. 2009.- Ploidy level analysis of apomictic *Hieracium* (Asteraceae) reveal unexpected patterns and variation. *Nord. J. Bot.* **27**: 490-502.
- UHLEMANN, I. 2001.- Distribution of reproductive systems and taxonomical concepts in the genus *Taraxacum* F.H. WIGG. (Asteraceae, Lactuceae) in Germany. *Feddes Repert.* **112**: 15-35.
- VAN DER HULST, R.G.M., MES, T.H.M., DEN NIJS, J.C.M. & BACHMANN, K. 2000.- AFLP markers reveal that population structure of triploid dandelion (*Taraxacum officinale*) exhibits both clonality and recombination. *Mol. Ecol.* **9**: 1-9.
- VAN DER HULST, R.G.M., MES, T.H.M., FALQUE, M., STAM, P., DEN NIJS, J.C.M. & BACHMANN, K. 2003.- Genetic structure of a population sample of apomictic dandelions. *Heredity* **90**: 326-335.
- VAN DIJK, P.J. & VIJVERBERG, K. 2005.- The significance of apomixis in the evolution of the angiosperms: a reappraisal: 101-116 in BAKKER F, CHATROU, L., GRAVENDEEL, B. & PELSNER, P.B. [eds].- Plant species-level systematics: new perspectives on pattern and process. Gantner Verlag, Ruggell (Liechtenstein).

- VAN DIJK, P.J. 2003.- Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London [Biol.]* **358**: 1113-1120
- VAN DIJK, P.J., TAS, I.C.Q., FALQUE, M. & BAKX-SCHOTMAN, T. 1999.- Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*): II. The breakdown of apomixis. *Heredity* **83**: 715-721.
- VAN LOENHOUD, P. J. & DUYS, H. 1981.- A comparative study of the germination ecology of some microspecies of *Taraxacum* WIGG. *Acta Bot. Neerl.* **30**: 161-182.
- VAN VALEN, L. 1976.- Energy and Evolution. *Evolutionary Theory* **1**:179-229.
- VAVREK, M. 1998.- Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): differential genotype response and effect on interspecific competition. *Am. J. Bot.* **85**: 947-954.
- VAVREK, M.C., MCGRAW J.B. & YANG, H.S. 1996.- Within-Population Variation in Demography of *Taraxacum Officinale*: Maintenance of Genetic Diversity. *Ecology* **77**: 2098-2107.
- VELLEND, M. 2006.- The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* **87**: 304-311.
- VELLEND, M., DRUMMOND, E.B.M. & MUIR, J.L. 2009.- Ecological Differentiation among Genotypes of Dandelions (*Taraxacum officinale*). *Weed Sci.* **57**:410-416
- VÉRON, J.E.N. & PICHON, M. 1976.- *Scleractinia* of Eastern Australia. I. Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *AIMS Monograph Series* **1**: 1-86.
- VEYRET, Y. 1967.- L'apomixie chez le *Cynsorchis lilacina* RIDLEY (Orchidacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* **265**: 1713-1716.
- VEYRET, Y. 1974.- Development of the Embryo and the Young Seedling Stages of Orchids: 223-264 in WITHNER, C.L. [ed.] - The Orchids. Scientific Studies. John Wiley & Sons, New York, London, Sidney, Toronto.
- VEYRET, Y. 1982.- Apomixie et variation chez *Epidendrum nocturnum* JACQ. (Orchidacées). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 4e sèr., Adansonia* **8**: 183-192.
- VON WETTSTEIN, R. 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.». *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **7**: 306-317 + 1 pl.
- VÖTH, W. 2004.- Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *Gymnigritella*-, *Pseudadenia*- und *Pseuditella*-Arten (Orchidaceae). *Linzer Biol. Beitr.* **36**: 493-519.
- WATKINSON, A.R. & POWELL, J.C. 1993.- Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations - a computer simulation of *Ranunculus repens*. *J. Ecol.* **81**: 707-717.
- WEBER, H.E. 1985.- *Rubi Westfalici*. Abhandlungen Weslfälischer Museum für Naturkunde, No. 47.
- WEBER, H.E. 1996.- Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex. *Folia Geobot.* **31**: 373-380.
- WENKER, D. 2007.- Die Gattung *Nigritella* – Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **60**: 177-215.
- WHITTON, J., SEARS, C.J., BACCK, E.J. & OTTO, S.P. 2008.- The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* **169**: 169-182.
- WIDEN, B., CRONBERG, N. & WIDEN, M. 1994.- Genotypic diversity, molecular markers, and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobot.* **29**: 245-263.
- WITTMANN, H., TÜRK, R. & ÜBLAGGER, J. 1988.- *Nigritella stiriaca* (K. RICH.) TEPPNER & KLEIN – neu für Oberösterreich und Salzburg. *Linzer biol. Beitr.* **20**: 79-82.
- YAHARA, T., ITO, M., WATANABE, K. & CRAWFORD, D.J. 1991.- Very low genetic heterozygosity in sexual and agamosperous populations of *Eupatorium altissimum* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* **78**: 706-710.
- ZELESNY, H. 2008.- *Nigritella rubra* subsp. *archiducis-joannis* in Slowenien und Bemerkungen zu *Nigritella rubra*. *J. Eur. Orch.* **40**: 587-598.
- ZAHN, K.H. 1921-1923.- Compositae - *Hieracium*. in ENGLER, A. [ed.] - Das Pflanzenreich IV/280. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- ZAHN, K.H. 1922-1930. *Hieracium*: 1-472 in ASCHERSON, P. & GRÄBNER, K. [eds] - Synopsis der Mitteleuropäischen flora **12**(1). Bornträger, Leipzig.