

La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *The robust Vanilla Orchid of the Mount Cenis (Savoie, France).* New genetic data and personal field research have led to reconsider the taxonomic status of *Gymnadenia (Nigritella) cenisia*, a robust diploid Vanilla Orchid described from Mt. Cenis in 1998. The distinction of *G. cenisia* from *G. rhellicani* (= *Nigritella nigra* s.l. auct. pl.) is difficult. The two taxa are syntopic, their flowering times overlap widely as well as all the characters considered as diagnostic by authors' description, i.e. flowers colour, lip opening, plant height, leaves number, and flowers number. Consequently, the two published keys integrating *G. cenisia* do not work on the field and numerous individuals are not attributable to one or to the other taxon. Observations of intrapopulation variation in 1999 and 2002, comparison of populations from Mt. Cenis (France) with one *G. rhellicani* population from Mt. Falakron (Northern Greece), and recent publishing of allozyme data used to estimate levels of variation inside the Vanilla Orchids have shown that *G. cenisia* is very probably a part of the continuous variation of *G. rhellicani*. To take into account the unusually large inflorescence and the general robustness of some *G. rhellicani* around the Mt. Cenis, *G. rhellicani* var. *robusta* (var. nova) is described here. A list of 14 localities of *G. rhellicani* var. *robusta*, prospected in July 1999 and 2002, is given.

Key-Words. *Orchidaceae*, genus *Gymnadenia*; *Nigritella nigra* s.l. auct. pl., *Gymnadenia cenisia*, *G. rhellicani*, *G. rhellicani* var. *robusta* var. nova; flora of France, Alps, Savoie, Greece.

Introduction

En France, récemment encore, les spécialistes considéraient que le groupe de *Gymnadenia nigra* (= le genre *Nigritella*) comportait quatre espèces, parfois polytypiques, *Gymnadenia rhellicani*, *G. austriaca* var. *gallica*, *G. gabasiana* et *G. corneliana* (var. *corneliana* et var. *bourneriasii*) (par exemple GERBAUD 1996A, 1999; BOURNÉRIAS 1998, sub generis nom. *Nigritella*). Peu après la parution de l'ouvrage collectif sur les Orchidées de France (BOURNÉRIAS 1998),

(*) avenue du Pic Vert 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse
E-mail: p.delforge@belgacom.net

Manuscrit déposé le 14.X.2003, accepté le 5.XI.2003.

une cinquième espèce est décrite du Mont Cenis, sous le nom de *Nigritella cenisia* G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD, dans une communication courte où ne sont publiées que la description latine et la mention d'un holotype qui la valide (FOELSCHÉ et al. 1998). Cette brève description formelle est suivie, quelques mois plus tard, de deux articles détaillés presque similaires (FOELSCHÉ et al. 1999A, B). Dans un addendum, le transfert prochain de la nouvelle espèce dans le genre *Gymnadenia* est annoncé. Cette combinaison sera effectivement publiée à deux reprises un peu plus tard (*Gymnadenia cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD in FOELSCHÉ et al. 1999B: 236; in GERBAUD 1999: 374).

La Nigritelle du Mont Cenis

La Nigritelle du Mont Cenis, *Gymnadenia cenisia*, est une très proche parente de *G. rhellicani*. Les deux taxons sont en effet diploïdes ($2n=40$) et se reproduisent sexuellement; ils possèdent des fleurs de couleurs foncées, des bractées inférieures bordées de denticules et fleurissent sur les mêmes sites de la fin de juin au début d'août, avec tout au plus un décalage de quelques jours de la floraison chez *G. cenisia*, qui, possédant plus de fleurs, fleurit plus longtemps que *G. rhellicani* (FOELSCHÉ et al. 1999A, B).

Sans colorimètre, la couleur des fleurs des nigritelles foncées est difficile à définir, d'autant qu'elle n'est pas la même à l'extérieur du bouton floral que lorsque la fleur est épanouie et qu'elle peut varier chez celle-ci avec l'état d'avancement de la floraison. Elle est, d'autre part, très difficile à reproduire en photographie. FOELSCHÉ et al. (1999A, B) reconnaissent ces problèmes, mais distinguent néanmoins *Gymnadenia cenisia* par la couleur des fleurs «[...] les boutons très foncés, presque rouge noirâtre, donneront des fleurs d'un ton rouge foncé qui, à l'inverse des Nigritelles à fleurs foncées, ne variera guère et ne présentera que rarement [...] des nuances brunes ou violettes.» (FOELSCHÉ et al. 1999B: 237). Ce qui est traduit, dans les tableaux synoptiques par: «*G. rhellicani*: couleur des fleurs brun chocolat à rouge brun ou brun rouge foncé; boutons noirâtres; des populations [à fleurs] rouges ou claires existent — *G. cenisia*: couleur des fleurs rouge foncé (rarement rouge brun foncé); boutons rouge noirâtre à noirâtres.» (FOELSCHÉ et al. 1999B: 239). Ces formulations rendent bien compte de la difficulté de qualifier les couleurs des nigritelles à fleurs foncées et indiquent qu'il n'y a pas d'hiatus dans la variation de couleur puisque des individus à boutons floraux noirâtres et à fleurs brun rouge foncé existent chez les deux taxons.

Un caractère de la morphologie florale est mis en exergue pour différencier *Gymnadenia cenisia* de *G. rhellicani*: le labelle est «plutôt enroulé en cornet», une «combinaison fleurs foncées/labelle resserré jusqu'alors inédite pour les Nigritelles alpines» (FOELSCHÉ et al. 1999A: 468, B: 237). Cependant un des deux articles est illustré notamment de deux croquis dont l'un (FOELSCHÉ et al. 1999A: 454, Abb. 2) montre une fleur munie d'un labelle qualifié, avec raison,

de relativement largement ouvert («relativ weit geöffnete Lippe») (Fig. 1, ci-contre.).

En définitive, *Gymnadenia conisia* semble surtout se différencier de *G. rhellicani*, écrivent les descripteurs, par des caractères quantitatifs. Cependant, les mesures respectives des deux taxons ne montrent pas d'hiatus puisque les intervalles de variation se recouvrent largement. Ce fait est en partie occulté dans les tableaux diagnostiques publiés (FOELSCHE et al. 1999A: 476, Tab. 2, B: 239) parce que, seules, des moyennes y sont données pour les dimensions de l'inflorescence, le nombre de fleurs, la longueur du labelle et celle de l'éperon.

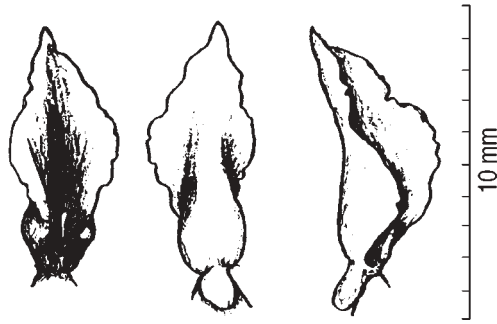


Fig. 1. *Gymnadenia conisia*.

Vues frontale, dorsale et latérale d'un labelle assez largement ouvert («relativ weit geöffnete Lippe») provenant d'un individu du locus typicus, au Mont Cenis, Dessin de D. ERNET publié par FOELSCHE et al. (1999A: 454, Abb. 2).

Lorsque l'intervalle de variation d'un caractère est précisé dans ces tableaux, il apparaît nettement que *Gymnadenia rhellicani* et *G. conisia* sont, dans bien des cas, indiscernables pour ce caractère [par exemple: hauteur de la plante: *G. rhellicani*: (5-) 10-25 (-30) cm; *G. conisia*: (10-) 12-32 (-34) cm]. Il en va de même pour les mesures des parties florales lorsque leurs limites sont connues [par exemple longueur du labelle: *G. rhellicani*: 4,5-7 mm (DELFORGE 2001: 146); *G. conisia*: (5,2-) 6,0-8,0 (-8,5) mm (FOELSCHE et al. 1999A: 458) ou encore longueur de l'éperon: *G. rhellicani*: 1-1,6 mm (DELFORGE 2001: 146); *G. conisia*: 0,9-1,5 mm (FOELSCHE et al. 1999A: 458). Tout au plus, donc, *G. conisia* paraît un *G. rhellicani* «plutôt grand et vigoureux» (FOELSCHE et al. 1999A: 460) dont la hauteur et l'épaisseur de la tige, la longueur des bractées inférieures, le nombre de feuilles et de fleurs, ou encore la densité de l'inflorescence sont en moyenne plus amples.

Lorsque l'on s'éloigne du massif du Mont Cenis, qui semble être le centre de distribution de *Gymnadenia conisia*, «les pieds de [*G.*] *conisia* sont souvent plus petits [...]» (FOELSCHE et al. 1999A: 469) et les intermédiaires entre les deux taxons sont de plus en plus nombreux. Cette présence très fréquente d'intermédiaires est soulignée (FOELSCHE et al. 1999A: notamment 464, 475, 482, 486). Même au Mont Cenis, les populations ne sont que «relativement pures ... [et] l'identification de certaines plantes est un véritable casse-tête...» (ibid.: 483, 485). Néanmoins, un hybride occasionnel entre les deux taxons, provenant de la population type de *G. conisia*, est formellement décrit sous le nom de *G. xrobatschiana* (GERBAUD 1999: 380; GERBAUD & SCHMID 1999); il se distingue grosso modo de ses parents par une inflorescence moins dense que celle de *G. conisia*, avec plus de fleurs que chez *G. rhellicani*...

En juillet 1999, guidé par M. et O. GERBAUD, j'ai eu le plaisir de parcourir plusieurs sites importants, parfois non publiés, de *Gymnadenia conopsea*, dont le locus typicus du Mont Cenis, et j'ai ensuite prospecté seul d'autres alpages savoyards. Les conclusions de ce premier contact furent assez mitigées; si *G. conopsea* apparaît dans le "Guide des Orchidées d'Europe...", c'est avec le commentaire suivant à la rubrique variabilité: «espèce formant souvent des essaims hybrides avec *G. rhellicani*; les individus peu robustes et pauciflores de haute altitude sont parfois difficiles à distinguer de *G. rhellicani*.» (DELFORGE 2001: 147).

J'ai revisité en juillet 2002 quelques-uns des sites parcourus en 1999. Les conditions climatiques particulières de 2002, année caractérisée par un hiver chaud et sec dans les Alpes occidentales et une fin de printemps très froide et humide ont permis de compléter les observations et de les confronter à de nouvelles données de la littérature ainsi qu'à l'observation, en juillet 2003, d'une population grecque de nigritelles à fleurs foncées. L'ensemble de ces données autorise à revoir aujourd'hui le statut de la Nigritelle robuste du Mont Cenis.

Matériel et méthode

Les 24 et 25 juillet 1999, j'ai parcouru, guidé par M. et O. GERBAUD, plusieurs sites importants de nigritelles à fleurs foncées ainsi que le locus typicus de *Gymnadenia conopsea* au Mont Cenis (Annexe: sites 2, 9, 10, 12, 13), j'ai ensuite prospecté seul d'autres alpages, les 26 et 27 juillet 1999 (Annexe: sites 1, 3, 4, 5, 6). Les 19 et 20 juillet 2002, j'ai revisité le locus typicus du Mont Cenis et ses prolongements (Annexe: sites 12, 13), du 21 au 23 juillet 2002, j'ai revisité un alpage parcouru en 1999 (Annexe: sites 6) et j'en ai prospecté d'autres (Annexe: sites 7, 8, 11). Le 22 juillet 2003, en compagnie de K. KREUTZ (Landgraaf, Pays-Bas), j'ai étudié, en tenant compte de la problématique de *G. conopsea*, une population de plus de 200 nigritelles à fleurs foncées en Grèce septentrionale, au mont Phalakron. Au total, plusieurs milliers d'individus de *G. rhellicani* et de *G. conopsea* ont été observés, ainsi que plusieurs centaines d'individus intermédiaires. Plusieurs centaines d'individus ont été examinées sur le terrain au moyen de loupes de grossissement 7× et 10× à éclairage incorporé; 34 plantes ont été mesurées, 7 individus collectés, ainsi qu'une bractée inférieure provenant de 20 individus. Un échantillon d'une centaine de plantes a été photographié sur pellicule KODACHROME 64, au moyen de boîtiers OLYMPUS OM2n pourvus d'objectifs ZUIKO 50 et 80 mm macro avec tube allonge télescopique 65-116 mm, d'une bague allonge supplémentaire de 25 mm, d'un flash annulaire OLYMPUS T10 et d'un flash OLYMPUS T32.

1. Variation des caractères en fonction de la maturation des plantes

L'enroulement plutôt marqué du labelle est le principal caractère "qualitatif" diagnostique invoqué par les descripteurs pour séparer *Gymnadenia conopsea* de *G. rhellicani*, bien qu'ils reconnaissent et illustrent sa variabilité (FOELSCHÉ et al. 1999A: 454: Abb. 2; fig. 1 in hoc op.). Ce caractère est effectivement constant tout au long de la floraison chez certaines espèces apomictiques, comme *G. archiducis-joannis* par exemple. Il est cependant particulièrement difficile à utiliser chez *G. conopsea* parce qu'il varie manifestement souvent avec le vieillissement de la fleur. En effet, les fleurs les plus âgées, au bas de l'inflorescence, ont généralement un labelle plus ouvert que les fleurs du milieu de l'inflorescence (a fortiori du sommet lorsqu'elles sont épanouies), ce qui peut se voir sur

certaines gros plans d'inflorescence publiés (FOELSCHE et al. 1999A: 492, d; DELFORGE 2001: 147B, 2002: 147B, pl. 11 p. 132 in hoc op.). De même, il peut arriver que, chez *G. rhellicani*, le labelle s'enroule plus ou moins fortement, même chez les fleurs inférieures d'une inflorescence bien épanouie (Pl. 11).

Il est bien connu, d'autre part, que la hauteur de tige d'une plante herbacée peut être en partie fonction de son âge et qu'en outre la robustesse générale d'un individu entraîne très fréquemment une surface foliaire plus importante et, partant, un plus grand nombre de feuilles, une épaisseur plus importante de la tige et un plus grand nombre de fleurs. Cette robustesse peut également s'exprimer jusque dans des éléments plus petits, comme, en l'occurrence, la microdentulation des bords de bractées. Ces variables sont donc corrélées et constituent, en réalité, un seul caractère plutôt que des caractères diagnostiques indépendants.

De plus, au sein même d'un clone de plusieurs plantes, la taille de chaque individu et de la plupart de ses parties peut varier, parfois fortement, d'une année à l'autre. Ces variations intraclonales des dimensions des caractères et leurs corrélations ont été très bien mises en évidence notamment par VANHECKE (1990, pour *Dactylorhiza praetermissa*).

2. Variation morphologique intrapopulationnelle

La présentation minutieuse de *Gymnadenia conopsea* et de ses stations (FOELSCHE et al. 1999A), publiée après sa très brève description formelle (FOELSCHE et al. 1998), a déjà été résumée dans l'introduction. En insistant souvent sur la présence d'intermédiaires entre *G. conopsea* et *G. rhellicani* et celle de plantes dont l'attribution à l'une ou l'autre espèce est un «véritable casse-tête», elle rend très bien compte de la situation dans les colonies où de nombreux *G. conopsea* fleurissent avec *G. rhellicani*, ce qui semble être quasi-toujours le cas, puisque, jusqu'à présent, une seule station de *G. conopsea*, formée de quatre micropopulations en l'absence de *G. rhellicani* a été signalée (FOELSCHE et al. 1999A: 480-481, 1999B: 238, massif du Gran Paradiso, Italie).

Lors d'une visite au locus typicus du Mont Cenis (Annexe, site 12) en compagnie de M. et O. GERBAUD, le 24 juillet 1999, il ne fut pas toujours aisé de discerner, dans la vaste colonie, ce qui revenait à *Gymnadenia conopsea* et à *G. rhellicani*, même si, bien entendu, les plantes les plus robustes pouvaient être, à plusieurs mètres de distance, attribuées à *G. conopsea*. En effectuant le tri parmi les nigritelles, il apparut que des individus présentaient une mosaïque de caractères intermédiaires entre les deux taxons, par exemple morphes ayant à la fois une taille et un nombre de fleurs inférieurs à ceux des plantes les plus robustes mais une floraison tardive, ou morphes robustes à labelles largement ouverts, ou morphes grêles à labelles enroulés en cornet, ou morphes robustes à fleurs très foncées, etc. Finalement de nombreux individus, qualifiés d'intermédiaires, ne purent être identifiés ni à *G. rhellicani*, ni à *G. conopsea*, quelle que soit la bonne volonté qu'on mette dans cet exercice (particulièrement en présence des descripteurs du second taxon!). La distinction ne s'avèrera pas plus nette dans les très petites colonies et, sur les sites de très haute altitude, elle est souvent

impossible, ce qui a été admis par FOELSCHÉ et al. (1999A; voir aussi DELFORGE 2001: 147; pl.11 p. 132 in hoc op.).

3. Variation intra- et interpopulationnelles à deux extrémités de l'aire

Les variations morphologiques au sein de grandes colonies alpiennes occidentales qui viennent d'être évoquées, se retrouvent-elles également dans d'autres parties de l'aire de *Gymnadenia rhellicani* s.l. ?

En 2001, une station de nigritelles à fleurs foncées a été confirmée au mont Phalakron (province de Drama, Macédoine, Grèce), à quelques kilomètres au sud de la frontière bulgare (GEMBARDT & GÖLZ 2002), soit à environ 1.300 km à l'est du Mont Cenis. En Europe supraméditerranéenne, les nigritelles sont inféodées à des altitudes bien supérieures, en général, à 1.500 m, si bien que leur distribution est extrêmement fragmentée; le mont Phalakron constitue, en quelque sorte, un îlot lointain dans une distribution évoquant un archipel finement pulvérisé.

GEMBARDT et GÖLZ désiraient vérifier si les mentions plus ou moins anciennes de Grèce pour "*Nigritella nigra*", parfois répercutées jusqu'à nos jours dans la littérature sans vérification selon eux, étaient encore valables (Il convient de remarquer, cependant, que la population du mont Phalakron avait été récemment vue et signalée par BUTTLER in STRID & KIT TAN 1991: 871). L'isolement de cette population grecque du mont Phalakron, l'aspect des plantes et leur possible apomixie ont incité GEMBARDT et GÖLZ à s'interroger sur son identité, à supputer qu'il pouvait s'agir d'une nouvelle espèce et à lui donner provisoirement le nom de *Nigritella macedonica* (nom. nud.) (GEMBARDT & GÖLZ 2002: 804). Leur article est en outre illustré d'une vue d'une plante assez robuste et relativement multiflore et d'une vue rapprochée d'une inflorescence montrant distinctement des labelles assez fermés, aux bords ondulés. Un hybride entre cette nigritelle et *Gymnadenia conopsea* est également figuré (GEMBARDT & GÖLZ 2002: 804).

Le 22 juillet 2003, j'ai eu l'occasion de visiter, en compagnie de K. KREUTZ (Landgraaf, Pays-Bas), cette station de nigritelles du mont Phalakron, située à une altitude de 2.000-2.050 m. Nous avons pu observer et photographier là plus de 200 pieds de nigritelles, dont une trentaine en pleine floraison, une petite centaine avec au moins les fleurs sommitales encore fraîches, une petite centaine d'autres défleuries, ainsi que 11 hybrides avec *Gymnadenia conopsea*. Mon compagnon de voyage, qui, deux semaines auparavant, avait photographié *G. rhellicani* en Suisse, a semblé un moment convaincu, au vu de la morphologie florale, que nous étions en présence d'un taxon différent des *G. rhellicani* alpiens. Pour ma part, j'ai constaté que les bractées inférieures étaient bordées de denticules, que les pollinies étaient cohérentes et que beaucoup d'insectes visitaient les inflorescences et emportaient quelquefois des pollinies, en particulier un *Erebia* sp. (Lepidoptera, *Satyridae*), peut-être *Erebia medusa psodea* Нв. *Erebia medusa medusa* D.& S. est un des pollinisateurs de *Gymnadenia rhellicani* en Basse Autriche (VÖTH 1999: 223, 32B).

J'étais donc sceptique tant pour l'apomixie de ce taxon et que pour sa singularité par rapport à *Gymnadenia rhellicani*. En effet, si un nombre élevé de plantes étaient munies de fleurs à labelle relativement fermé par enroulement, paraissant optiquement trilobé, avec des bords ondulés (Pl. 11 p. 132) d'autres par contre, nombreuses également, portaient des labelles plus ouverts, paraissant entiers, une configuration plus conforme à ce que l'on trouve habituellement chez *G. rhellicani* dans les Alpes. Par ailleurs, quelques individus possédaient une robustesse et un nombre de fleurs qui, au Mont Cenis, les auraient faits identifier à *G. cenisia*, mais les labelles de trois d'entre eux étaient bien ouverts et il n'était pas possible, d'autre part, d'assigner aux plantes robustes une phénologie plus tardives, les plantes plus grêles ayant parfois des fleurs bien plus fraîches. Il y avait, de plus, de nombreux intermédiaires entre les assez grands individus et les assez petits.

À notre retour de Grèce, K. KREUTZ s'est mis en contact avec les divers orchidologues qui avaient vu les nigritelles du mont Phalakron ces dernières années, dont, bien sûr, P. GÖLZ et Ch. GEMBARDT. De ces entretiens il est ressorti que des matériaux frais, prélevés au mont Phalakron en 2002, avaient été confiés pour analyse à E. KLEIN, un des meilleurs spécialistes des nigritelles actuelles. Celui-ci a identifié sans aucune réserve les nigritelles grecques à *Gymnadenia rhellicani* s. strictissimo, dont elles possèdent entre autres le nombre diploïde de chromosomes et la reproduction sexuée (K. KREUTZ in litt.).

Ceci indique qu'un enroulement important du labelle, parfois plus prononcé que chez *Gymnadenia cenisia*, ainsi qu'une robustesse générale sont des caractères qui entrent dans la variation normale de *G. rhellicani* ailleurs qu'au Mont Cenis, en l'occurrence dans une population grecque très isolée. En Grèce aussi, il n'y a pas de corrélation nette entre la robustesse d'une plante, l'enroulement plus ou moins prononcé du labelle de ses fleurs et l'avancement de sa floraison. Cette prise en compte d'une population grecque de *G. rhellicani* dans la présente réflexion montre que la variation morphologique intrapopulationnelle de cette espèce est grande à deux extrémités de l'aire tandis que la variation globale entre ces populations très éloignées géographiquement est assez faible.

4. Détermination de *Gymnadenia cenisia* à l'aide des clés publiées

La clé dichotomique des *Gymnadenia* du "Guide des Orchidées d'Europe..." (DELFORGE 2001: 151) n'est pas d'un grand secours pour déterminer *G. cenisia* sur le terrain. Basée au sixième niveau sur la robustesse, exprimée par le diamètre de la tige («6. tige très robuste, compressible, anguleuse, d'un diamètre pouvant atteindre 10 mm sous l'inflorescence» versus «6*. tige fine, peu ou non compressible, pas ou peu anguleuse au sommet»), elle ne donne pas, faute d'hiatus dans la variation de ce caractère, de limite inférieure qui permette de séparer *G. cenisia* de *G. rhellicani*. Mais quel caractère à variation discontinue pour les deux taxons permettrait de faire cette distinction ?

La clé dichotomique publiée à deux reprises par FOELSCHÉ et al. (1999A: 475, B: 240) n'apporte pas de réponse à cette question, d'autant qu'elle utilise souvent

les aires de répartition pour distinguer les taxons, ce qui est la négation même d'une clé. D'autre part, il y fait explicitement usage de termes inadéquats "hypochile" et "épichile", qui ne peuvent s'appliquer au labelle entier à subentier des nigritelles. Hypochile et épichile ne sont utilisés que pour des labelles clairement divisés en une partie basale et une partie sommitale séparées par un étranglement, ce qui est le cas chez les *Epipactis* et les *Serapias* notamment. Le problème n'est pas que sémantique: sans un étranglement nettement découpé, il est difficile de visualiser les limites, même vagues, des parties basale et sommitale d'un labelle entier plus ou moins fermé par enroulement et ensellement (cf. fig. 1 in hoc op.). C'est le cas a fortiori chez *Gymnadenia rhellicani* dont le labelle est très souvent bien ouvert.

Abstraction faite de cette difficulté, la clef permet d'arriver à *Gymnadenia cenisia* en une étape. Il faut rejeter «1. Hypochile (partie basale ventrue du labelle) paraissant, en coupe transversale, ± ouvert en demi-cercle ou à peine refermé; ensellement (à la jonction hypo-/épichile) peu prononcé.» et suivre: «1*. Hypochile paraissant ± fermé; ensellement prononcé.»

Ce premier niveau de la clé est inutilisable pour deux raisons:

— d'une part parce que les termes "hypochile paraissant ± ouvert" versus "hypochile paraissant ± fermé" ne donne pas de limite précise à l'état de fermeture ou d'ouverture du labelle. En paraphrasant BATEMAN et DENHOLM (2003: 11) qui traitent de ce type de problème, on peut se demander: "Where does the field botanist assign a plant with half-open (or half-closed) lip?";

— d'autre part parce que des individus de petite taille ayant tous les caractères de *Gymnadenia rhellicani* sensu FOELSCHÉ et al. (1999A, B) peuvent être munis de labelle assez "fermés" (notamment en Grèce) ce qui amène, en suivant la clé, à les identifier à *G. cenisia* et donc à considérer que de très petites plantes pauciflores peuvent représenter *G. cenisia* et, inversement, que des plantes très robustes, portant de nombreuses fleurs au labelle assez "ouvert", sont des *G. rhellicani*.

Cette dernière imprécision brouille complètement la délimitation morphométrique des deux taxons, pourtant considérée comme très importante par FOELSCHÉ et al. En effet, un tri basé sur l'état d'enroulement du labelle et portant sur un grand nombre d'individus génère deux groupes où les intervalles de variation liés à la robustesse (hauteur et épaisseur de la tige, nombre de feuilles et de fleurs, etc.) se recouvrent largement (en France) et finissent par coïncider quasi-exactement (en Grèce).

5. Aspect d'une même population d'une année à l'autre

Les visites successives du locus typicus de *Gymnadenia cenisia* au Mont Cenis en 1999 et en 2002 (Annexe, site 12) ont permis de constater l'impact du climat sur l'aspect de cette population et des plantes qui la constituent.

L'absence de neige au cours de l'hiver chaud de 2001-2002 associée, à la fin de mai 2002, à d'abondantes précipitations de type hivernal avait à la fois retardé et contracté les floraisons estivales en altitude et produit une biomasse végétale beaucoup moins importante au niveau des alpages, notamment. Au Mont Cenis, les nigritelles restaient très nombreuses mais la proportion de plantes robustes était nettement moindre qu'en 1999. Cependant, le nombre de plantes intermédiaires, difficilement classables, restait important.

En 2002, les difficultés de tri entre *Gymnadenia cenisia* et *G. rhellicani* restaient donc celles de 1999 et il devenait en outre évident, au terme de deux jours d'observations détaillées, que, comme la plupart des plantes herbacées, beaucoup de nigritelles avaient pâti des conditions climatiques défavorables et qu'elles eussent été en moyenne plus robustes si l'hiver avait été normalement froid et enneigé. En quelque sorte, beaucoup de *G. cenisia* de 1999 étaient devenus, trois années plus tard, des *G. rhellicani*. De plus, plusieurs touffes de plantes, dont certaines sont vraisemblablement des clones, regroupaient *G. cenisia*, *G. rhellicani* et leur intermédiaire (= *G. ×robatschiana* sensu GERBAUD 1999). Il n'a pas été très difficile de trouver un groupe photogénique de trois plantes pour illustrer cette situation (Pl. 11 p. 132).

6. Génétique

Un travail récent utilise les alloenzymes comme marqueurs génétiques en vue de mieux comprendre l'évolution des Nigritelles (HEDRÉN et al. 2000). Des *Nigritella* provenant entre autres du Mont Cenis ont été utilisés pour cette étude. «Nous avons aussi étudié des matériaux de *N. cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD récemment décrit (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A, B), qui est basé sur des plantes diploïdes du Mont Cenis, en Savoie, France. Néanmoins, pour des raisons données à la section résultats (3.2.), nous avons inclus ces plantes dans les *N. rhellicani* de la même localité dans nos analyses.» (HEDRÉN et al. 2000: 246, traduit). En effet, les matériaux «du Mont Cenis étaient morphologiquement variés et contenaient des plantes munies d'une inflorescence de taille normale pour *N. rhellicani* et des plantes munies d'une inflorescence inhabituellement grande (= *N. cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD; FOELSCHÉ et al. 1998). Bien que ces matériaux soient variés pour plusieurs loci, il n'y a néanmoins aucune différenciation génétique correspondant à la variation morphologique et nous avons traité toutes les plantes de la localité comme un seul échantillon de population.» (HEDRÉN et al. 2000: 248-249, traduit).

Conclusions

Il ressort de ce qui précède que:

— Les principaux caractères diagnostiques assez unanimement utilisés aujourd'hui pour séparer les espèces à fleurs foncées du groupe de *Gymnadenia nigra* (par exemple TEPPNER & KLEIN 1990; DELFORGE 1994, 1995A, B, 2001, 2002; GERBAUD 1996A, B; KLEIN 1996; KLEIN & KERSCHBAUMSTEINER 1996; DELFORGE & GERBAUD 1997; BOURNÉRIAS 1998; BREINER 1999; GRÜNANGER

1999; BREINER & BREINER 2000), à savoir le nombre chromosomique, le mode de reproduction, la présence de denticules sur les bractées inférieures et la phéno-
logie ne permettent pas de séparer *G. cenisia* de *G. rhellicani*.

— Les caractères morphométriques à variation continue censés distinguer *Gymnadenia cenisia* de *G. rhellicani* sont pour la plupart corrélés avec la plus ou moins grande robustesse d'un individu; cette robustesse est pour partie fonction de l'âge de l'individu, pour partie des conditions climatiques annuelles, ce qui diminue fortement la validité de ces caractères pour justifier le rang taxonomique d'un taxon.

— En l'absence d'hiatus ou de limites nettes dans les variations dimensionnelles, l'état d'enroulement du labelle ou sa couleur ne permettent pas non plus de séparer *Gymnadenia cenisia* de *G. rhellicani*. Ce point est particulièrement bien illustré par la difficulté d'établir une clé dichotomique fonctionnelle qui puisse amener à une détermination efficace sur le terrain.

— La variation morphologique intrapopulationnelle est ample chez *Gymnadenia rhellicani* dans les Alpes comme en Grèce; cette variation englobe en grande partie celle assignée à *G. cenisia* par ses descripteurs. Le niveau de variation global interpopulationnel apparaît par contre relativement faible, même si des populations alpines occidentales sont comparées à une population de Grèce septentrionale.

— Les marqueurs génétiques, qui par ailleurs séparent bien toutes les autres espèces de nigritelles à fleurs foncées, ne permettent pas de distinguer les individus robustes des autres *G. rhellicani* du Mont Cenis.

Accepter le rang spécifique pour la Nigritelle robuste du Mont Cenis n'est possible que si les représentants les plus robustes de *Gymnadenia rhellicani* sont artificiellement séparés des autres, plus petits et moins florifères. Cette façon de considérer une population est un des facteurs, répertoriés par BATEMAN et DENHOLM (2003), qui amène à des conclusions taxonomiques insatisfaisantes parce que basées sur l'emploi de caractères ou d'états de caractère qui ne conviennent pas. En l'occurrence, pour *G. cenisia*, les caractères retenus sont ceux montrés par des individus robustes et florifères, extrêmes dans les populations (cf.: «3.3. Unsuitable characters or character states: (8) Use of character states that are exhibited only by a few extreme individuals in populations. Examples include highlighting the tallest plants...» (BATEMAN & DENHOLM 2003: 10). Il s'agit en fait de la scission de la variation continue d'une espèce pour délimiter deux espèces alors que les intervalles de variation de tous les caractères supposés diagnostiques, qu'ils soient quantitatifs ou "qualitatifs", se recouvrent. Cette démarche ne peut aboutir qu'à des conclusions erronées (cf. «3.5. Problems inherent in partitioning continuous variation» BATEMAN & DENHOLM 2003: 11).

La convergence de tous ces éléments de conclusion indique que, très vraisemblablement, les deux taxons, impossibles à délimiter nettement, ne forment pas

deux espèces mais une seule, *Gymnadenia rhellicani*, et, qu'en conséquence, les intermédiaires souvent nombreux, signalés dans presque toutes les populations concernées, ne sont pas des hybrides interspécifiques occasionnels mais font partie intégrante de la variation spécifique de *G. rhellicani*.

La Nigritelle robuste du Mont Cenis n'est probablement qu'une simple forme de *Gymnadenia rhellicani*. Cependant, elle peut parfois constituer certaines années, des micro-populations "pures" sur quelques sites alpins (cf. FOELSCHÉ et al. 1999A, B: massif du Gran Paradiso), ce qui peut justifier, avec une certaine cohérence systématique (DELFORGE 1994, 2001; DELFORGE & GÉVAUDAN 2002), le rang variétal.

Nomenclature

La détermination d'un type pour la Nigritelle robuste du Mont Cenis étant particulièrement délicate du fait de la présence de taxons voisins et d'hybrides occasionnels dans ce massif (par exemple BREINER & BREINER 1993; BREINER 1999; FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 1999: 800-801), je préfère, plutôt que d'effectuer une combinaison basée sur un type que je n'ai pas pu autopsier, décrire de novo cette variété en la validant par un holotype que j'ai prélevé moi-même, d'où la diagnose:

Gymnadenia rhellicani (TEPPNER & E. KLEIN 1990) TEPPNER & E. KLEIN 1998 var. ***robusta*** P. DELFORGE var. **nova**

Diagnosis: A *Gymnadenia rhellicani* differt habitu robustiore, foliis floribusque multioribus, tempu floritionis longiore.

Holotypus: Gallia, Sabaudia, Mons Cineris (UTM: 32TLR3812), alt. s.m. 2.120 m, 19.VII.2002. In herb. Pierre Delforge sub n° 0209.

Diagnose: Diffère de *Gymnadenia rhellicani* par l'apparence plus robuste, les feuilles et les fleurs plus nombreuses, le temps de floraison plus long.

Le nouveau rang taxonomique de la Nigritelle robuste du Mont Cenis entraîne des conséquences nomenclaturales pour quelques hybrides qui ont été décrits formellement avec *Gymnadenia cenisia* pour parent. Il ne me paraît ni judicieux ni nécessaire de publier des combinaisons nouvelles amenant ces hybrides au rang de (notho-)variété. Ces morphes entrent donc selon moi soit dans la synonymie de *G. rhellicani*, soit dans celle d'hybrides déjà décrit avec *G. rhellicani* pour parent:

Synonyme de *Gymnadenia rhellicani* (TEPPNER & KLEIN 1990) TEPPNER & KLEIN 1998

—*Gymnadenia ×robatschiana* O. GERBAUD & W. FOELSCHÉ 1999 (= *G. cenisia* × *G. rhellicani*)

Synonyme de *Gymnadenia ×delphineae* (M. GERBAUD & O. GERBAUD 1996) M. GERBAUD & O. GERBAUD 1999 (= *G. corneliana* × *G. rhellicani*)

—*Gymnadenia ×breinerorum* O. GERBAUD & W. FOELSCHÉ 1999 (= *G. cenisia* × *G. corneliana*)

Synonyme de *Gymnadenia ×suavolens* (VILLARS 1787) WETTSTEIN 1889 (= *G. conopsea* × *G. rhellicani*)

— *Gymnadenia ×chanousiana* G. FOELSCHÉ & W. FOELSCHÉ 1999 (= *G. conopsea* × *G. cenisia*)

Bibliographie

- BATEMAN, R.M. & DENHOLM, I. 2003.- The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó) in the British Isles: a cautionary case-study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionary relationships. *J. Eur. Orch.* **35**: 3-36.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BREINER, E. & BREINER, R. 1993. - Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **25**: 467-487.
- BREINER, E. & BREINER, R. 2000.- Some new results of taxonomic research on *Nigritella nigra* s.l. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **14**: 77-80.
- BREINER, R. 1999.- Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* RCHB. fil., \times *Gymnadenia intermedia* PETERM. und der Gattung *Nigritella* L.C. RICH. *J. Eur. Orch.* **31**: 423-440.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C. Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*). *Natural. belges* **79**: 251-256.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. & GERBAUD, O. 1997.- Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (TEPPNER & E. KLEIN) P. DELFORGE en France, dans les Alpes et le Jura. *Natural. belges* **78** (Orchid. 10): 81-102.
- DELFORGE, P. & GÉVAUDAN, A. 2002.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au groupe d'*Epipactis leptochila*. *Natural. belges* **83** (Orchid. 15): 19-35.
- FOELSCHÉ, G. & FOELSCHÉ, W. 1999.- "Une fleur pour la Chanousia" - Die intragenerischen Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. BR. *J. Eur. Orch.* **31**: 795-836.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* **29**: 177-178.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* **31**: 441-494.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999B.- *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) FOELSCHÉ & GERBAUD, une Nigritelle de France et d'Italie. *L'Orchidophile* **30**: 235-240.
- GEMBARDT, Ch. & GÖLZ, P. 2002.- Nachweis von *Nigritella* in Griechenland. *J. Eur. Orch.* **34**: 803-806.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1996.- Considérations sur *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD: histoire, variabilité et hybrides. *L'Orchidophile* **27**: 24-36.
- GERBAUD, O. 1996A.- Le genre *Nigritella* RICH. et sa répartition en France. *Rhône-Alpes-Orchidées* **17**: 9-15.
- GERBAUD, O. 1996B.- Travaux récents et essai de synthèse sur le genre *Nigritella* RICH. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **13** (1995): 105-123.
- GERBAUD, O. 1998.- *Gymnadenia* R. BR. et *Nigritella* RICH.: un seul et même genre ? 1^{ères} Journées Rencontres Orchidophiles Rhône-Alpes, Cah. Soc. Franç. Orchidophilie **4**: 80-93.
- GERBAUD, O. 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 280, 372-386.
- GERBAUD, O. & SCHMID, W. 1999.- Les hybrides des genres *Nigritella* et/ou *Pseudorchis* - Die Hybriden der Gattungen *Nigritella* und/oder *Pseudorchis*: 132p.
- 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.
- KLEIN, E. 1996.- Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae* - *Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. *Phyton* **36**: 53-62.

- KLEIN, E. & KERSCHBAUMSTEINER, H. 1996.- Die Orchideen der Steiermark. Eine Ikonographie und Verbreitungsübersicht: 148p. Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Referat Botanik, Graz.
- STRID, A. & KIT TAN 1991.- Mountain Flora of Greece. Vol. 2: xxv+974p. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1990.- *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* s. str. *Phyton* **31**: 5-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* (Austria) **38**: 220-224.
- VANHECKE, L. 1990.- Intracloonal variation and intercorrelation of morphological characters in *Dactylorhiza praetermissa*: evidence for allometry in *Orchidaceae*. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** (1989): 65-86.
- VÖTH, W. 1999.- Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. *Stapfia* **65**: 1-257.

Annexe. Liste des observations personnelles

Liste des sites

Les sites prospectés sont classés selon leurs coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator), employées dans les travaux de cartographie et de répartition des plantes européennes, notamment dans le cadre du projet OPTIMA. La localisation des sites se fait par référence aux coordonnées kilométriques des carrés UTM de 100 km × 100 km (les deux lettres définissent le carré de 100 km × 100 km dans la zone 32T; les deux premiers chiffres indiquent la longitude dans le carré, les deux derniers la latitude). Les coordonnées des sites ont été déterminées sur le terrain à l'aide d'un GPS réglé sur la norme WGS84. Les distances sont données en ligne droite depuis les localités ou les sommets utilisés comme repères; la mention de l'altitude, déterminée par un altimètre barométrique, est suivie d'une brève description du milieu. Pour chaque site, la mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu et de l'énumération des autres espèces d'orchidées syntopiques. La date de l'observation est suivie du nombre d'individus de la station et de leur état de floraison (Ros: rosette de feuilles; B: boutons; ddF: tout début de floraison, 1 fleur ouverte; dF: début de floraison; F: floraison; ffF: fin de floraison; ffF: extrême fin de floraison, 1-2 fleurs sommitales encore déterminables; FR: fruits ou plantes desséchées). La nomenclature suit celle de DELFORGE (2001).

1. KR9534 E Col de la Madeleine (Savoie). 2.100 m. Pelouse alpine pâturée avec *Arnica montana* et *Campanula barbata* abondants ainsi que *Dactylorhiza* cf. *alpestris* (ffF-FR) et *Gymnadenia albida* (ffF-FR). 26.VII.1999: 100NS *Gy. rhel* ffF-ffF, 100NS *Gy. rhel* var. *robu* ffF ainsi que de nombreux intermédiaires.
2. LR0819 O Val Thorens (Savoie). 2.280 m. Pelouse alpine rase orientée au S avec *Botrychium lunaria* et *Coeloglossum viride* (F), *Gymnadenia conopsea* (dF), *Listera ovata* (FR), *Traunsteinera globosa* (FR). 24.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 100N *Gy. rhel* ffF, ≈ 200Gy. *rhel* var. *robu* F-ffF (dias 993835) et 100N d'intermédiaires.
3. LR1429 Courchevel (Savoie). 2.100 m. SE héliport du Secours Aérien Français. Pelouse alpine pâturée à surpâturée avec *Arnica montana*, *Campanula barbata*, *C. thyrsoides*, *Euphrasia officinalis*, *Gentiana lutea*, *Juniperus communis*, *Veratrum album*, ainsi que *Dactylorhiza alpestris* (dans les parties humides), *Gymnadenia albida* (FR) et *G. conopsea* (B-dF). 26.VII.1999: 1 *Gy. rhel* var. *robu* F, 9 *Gy. rhel* ffF-ffF.
4. LR1529 Courchevel (Savoie). 1.850 m. À mi-distance entre l'altiport de Courchevel et le Chalet d'Arondia. Pelouse alpine pâturée avec *Arnica montana*, *Campanula barbata*, *Dryas octopetala*, *Euphrasia officinalis*, *Gentiana lutea*, *Polygonum viviparum*, *Prunella vulgaris*, *Scabiosa vulga-*

- ris, ainsi que *Coeloglossum viride*, *Listera ovata*, *Traunsteinera globosa*. 26.VII.1999: 50N Gy. *rhel* ff, 12 Gy. *rhel* var. *robu* F (dias) et des intermédiaires.
5. LR1741 Aime-La Plagne (Savoie). 2.150 m. Pelouse alpine entre pistes de ski avec *Arnica montana*, *Campanula barbata*, *C. cenisia*, *Dryas octopetala*, *Euphrasia officinalis*, *Gentiana purpurea*, etc., ainsi que *Coeloglossum viride* (F), *Dactylorhiza alpestris* (ff), *Dactylorhiza savogensis* (F), *Gymnadenia albida* (B-fff), *G. conopsea* (ff-fff), *Traunsteinera globosa* (F). 27.VII.1999: 50N Gy. *rhel* var. *robu* dF-F (dias 994023>), 50N Gy. *rhel* F-ff et des intermédiaires.
 6. LR1962 0,2 k O col Cormet de Roselend (Savoie). 1.950 m. Petits monticules secs, en contrehaut de la route, non pâturés en 1999, entourés de petits marais à linaigrettes avec *Dactylorhiza alpestris*, *D. savogensis* et leur hybride, abondant dans les zones de transition; pelouse alpine avec *Botrychium lunaria*, *Arnica montana*, *Campanula barbata*, *Gentiana purpurea*, *Veratrum album*, ainsi que *Coeloglossum viride* (ff), *Gymnadenia albida* (ff-fff). 27.VII.1999: 13 Gy. *rhel* dF-F (dias 994110>); 2 Gy. *rhel* var. *robu* F difficiles à distinguer de Gy. *rhel*. (dias 994124>; DELFORGE 2001: 147c, 2002: 147c; pl. 11 in hoc op.). 23.VII.2002: aucune Nigritelle visible (sécheresse et pâturage).
 7. LR3019 Termignon (Savoie); NNO la Chavière. 2.050 m. Pelouse alpine avec *Rhododendron ferrugineum*, *Gentiana utriculosa* et *Gymnadenia conopsea* (FR), *Platanthera chlorantha* (ff). 21.VII.2002: 100NS Gy. *rhel* ff (dias 1025501>), 50N Gy. *rhel* var. *robu* F-ff (dias 1025510>) et des intermédiaires.
 8. LR3021 Termignon (Savoie); Plan du lac. 2.220 m. Pelouse alpine par places humide avec *Dactylorhiza alpestris* (F). 21.VII.2002: 100N Gy. *rhel* F, 6 Gy. *rhel* var. *robu* dff (dias 1025517>) et des intermédiaires.
 9. LR3148 Les Arcs 2000 (Savoie). 2.000-2.140 m. Pelouse alpine avec *Arnica montana*, *Rhododendron ferrugineum* abondant et *Gymnadenia albida* (ff). 24.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 100NS Gy. *rhel* ff, 10N Gy. *rhel* var. *robu* F-ff et des intermédiaires.
 10. LR3460 Col du Petit Saint-Bernard (Savoie); jardin alpin La Chanousia et ses alentours. 2.150-2.200 m. Rocailles du jardin alpin et pelouse alpine humide avec *Dactylorhiza savogensis* (F) et *Gymnadenia albida* (F). 25.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 3 Gy. *rhel* dF, 6 Gy. *rhel* var. *robu* F (dias 993917>).
 11. LR3510 Lanslebourg-Mont Cenis (Savoie); E Saint-Bartélémy. 2.000 m. Pelouse alpine avec *Alchemilla alpina*, *Dryas octopetala* et *Chamorchis alpina* (F), *Coeloglossum viride* (ff), *Gymnadenia conopsea* (ff), *G. odoratissima* (B). 19 & 20.VII.2002: 100NS Gy. *rhel* F, 30N Gy. *rhel* var. *robu* dF-ff (dias 1025405>) et des intermédiaires.
 12. LR3812 Lanslebourg-Mont Cenis (Savoie); SO de la pointe de Ronce (loc. typ. de *Gymnadenia rhellicani* var. *robusta* et de *G. cenisia*). 2.100-2.140 m. Pelouse alpine avec *Arnica montana* abondant et *Dactylorhiza sambucina* (FR), *Coeloglossum viride* (F), *Gymnadenia albida* (fff), *G. conopsea* (FR), *Traunsteinera globosa* (fff). 25.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 10NS Gy. *rhel* F, 100NS Gy. *rhel* var. *robu* F-fff (dias 993917>; DELFORGE 2001: 147A, B, 2002: 147A, B; pl. 11 in hoc op.) et de nombreux intermédiaires, ainsi que 3 Gy. *conopsea* × Gy. *rhel* cf. var. *robu* (ff) (= *G. ×suavolens*) (dias 994106>). 19.VII.2002: 100NS Gy. *rhel* F (dias 1025308>), 100NS Gy. *rhel* var. *robu* dF-ff (herb. 0209; dias 1025234>; pl. 11 in hoc op.) et de nombreux intermédiaires, ainsi que 1 Gy. *conopsea* × Gy. *rhel* cf. var. *robu* (ff) (= *G. ×suavolens*) (dias 1025312>).

13. LR3912 Lanslebourg-Mont Cenis (Savoie); Plan des Fontainettes. 2.120-2.180 m. Pelouse alpine avec *Arnica montana* abondant et *Coeloglossum viride* (F), *Gymnadenia albida* (ffF), *G. conopsea* (FR), *Traunsteinera globosa* (ffF). 25.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 10NS *Gy. rhel* F, 100NS *Gy. rhel* var. *robu* F-ffF (dias 993928) et de nombreux intermédiaires, ainsi que *Gy. conopsea* × *Gy. rhel* (fF) (= *G. ×suavolens*) (dias 1025325). 19.VII.2002: 100NS *Gy. rhel* F (dias 1025315), 100NS *Gy. rhel* var. *robu* dF-fF (herb. 10209; dias 1025327; pl. 11 in hoc op.) et de nombreux intermédiaires, ainsi que 2 *Gy. conopsea* × *Gy. rhel* (fF) (= *G. ×suavolens*).
14. LR4634 Pente N du col de l'Iseran (Savoie). 2.200-2.300 m. Pelouse alpine avec quelques mélèzes, *Gentiana lutea*, *Rhododendron ferrugineum*, *Pedicularis rostrata*. 25.VII.1999 (avec M. et O. GERBAUD): 100NS *Gy. rhel* F-ffF, 10NS *Gy. rhel* var. *robu* dF-F et de nombreux intermédiaires.

*

* *



Planche 11. *Gymnadenia rhellicani*.

En haut, à gauche: *G. rhellicani* à labelle assez fermé par enroulement. Grèce, Drama, mont Phalakron, 22.VII.2003. **En haut**, à droite: *G. rhellicani* var. *robusta* à labelle assez ouvert. France, Savoie, Mont Cenis (loc. typ.), 25.VII.1999. **En bas**, à gauche: *G. rhellicani*; individu intermédiaire entre la var. *rhellicani* et la var. *robusta*. Savoie, Cormet de Roselend, 26.VII.1999. **En bas**, à droite: groupe (clone ?) de 3 plantes *G. rhellicani* var. *robusta*, *G. rhellicani* var. *rhellicani* encadrant un individu intermédiaire. Savoie, Mont Cenis (loc. typ. de *G. rhellicani* var. *robusta* et de *G. cenisia*), 22.VII.2002.

(dias P. DELFORGE)