

Les Nigritelles diploïdes de France

Nouvelles observations et considérations taxonomiques

par Olivier GERBAUD*

Abstract. Diploïd *Nigritella* species of France have their own characters which differentiate them. However, they are genetically closely related and form generally many natural hybrids in sympatric populations. Therefore, their taxonomic statute is debated in this report. A determination key and a table summarizing the most notable characteristics of all *Nigritella* species of France are also proposed.

Keywords – Mots-clés. Flora of France, *Orchidaceae*, genus *Gymnadenia*, subgenus *Nigritella*, *Gymnadenia cenisia*, *Gymnadenia corneliana*, *Gymnadenia gabasiana*, *Gymnadenia rhellicani*.

Résumé. Les Nigritelles diploïdes de France possèdent des caractères propres permettant de les différencier. Cependant, étant très proches génétiquement, elles forment généralement de nombreux hybrides naturels lorsqu'elles sont sympatriques. Ce constat incite à se s'interroger sur leur statut taxonomique. Une clef de détermination et un tableau résumant les caractéristiques les plus notables de toutes les Nigritelles de France sont aussi proposés.

Zusammenfassung. Die diploiden Nigritellen Frankreichs lassen sich an Hand ihrer arteigenen Merkmale gut unterscheiden. Wegen ihrer nahen genetischen Verwandtschaft kommt es allerdings, wenn sie gemeinsam vorkommen, naturgemäß häufig zur Entstehung von Hybriden. Diese Situation macht es erforderlich, ihre taxonomische Wertigkeit zu hinterfragen. Ein Bestimmungsschlüssel und eine Tabelle mit den wichtigsten Merkmalen aller französischen Nigritellentaxa werden vorgestellt.

Avant-propos

Le fait de résider à Allevard-les-Bains, aux confins de la Savoie et de l'Isère, nous offre l'opportunité d'accéder rapidement, souvent même en moins de deux heures, aux principaux cols des massifs qui nous entourent, des Bauges à l'Oisans, via la Chartreuse ou le Vercors pour les plus proches, et du Mont-Blanc au Queyras, via la Vanoise, le Mont Cenis, ou le Briançonnais (liste non exhaustive), pour les plus éloignés.

Depuis plus de quinze ans, du 15 juin au 15 août, nous profitons de cette chance pour effectuer des sorties afin d'étudier les orchidées de montagne, tout particulièrement les Nigritelles.

Nombre de stations ont ainsi été suivies sur de nombreuses années, certaines visitées plusieurs fois sur une même saison. Depuis 1999, année de publication du dernier des articles que nous avons plus ou moins exclusivement consacré au sous-genre *Nigritella*, de nouvelles observations (complétées aussi dans les Pyrénées) nous permettent d'avoir un plus juste regard sur ce sujet. Nous en discuterons ici, dans un travail synthétique volontairement limité aux taxons diploïdes (*Gymnadenia corneliana*, *G. rhellicani*, *G. gabasiana* et plus particulièrement *G. cenisia*), travail tenant compte aussi des plus récents travaux de génétique les concernant et que nous accompagnerons d'une réflexion sur leur taxonomie. Au-delà, ce sera pour nous l'occasion d'analyser la proposition récente de P. DELFORGE de ramener *G. cenisia* en variété *robusta* de *G. rhellicani* (DELFORGE 2003).

La répartition des Nigritelles diploïdes de France

En France, *Gymnadenia gabasiana* ne peut être trouvé que dans les Pyrénées à partir de 1500 m d'altitude environ. Sa présence est avérée sur nos cinq départements pyrénéens (Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne, Ariège et Pyrénées-Orientales), où il est d'ailleurs la seule Nigritelle diploïde. (Et contrairement à *G. austriaca* subsp. *iberica*, il ne semble pas avoir été signalé dans l'Aude).

Des trois autres taxons diploïdes, *G. rhellicani* est celui qui possède chez nous l'aire de distribution la plus étendue. On le rencontre sur la façade orientale de notre Pays, du Massif du Jura (départements du Doubs, du Jura et de l'Ain) aux Alpes, massifs préalpins inclus (à savoir dans les départements suivants : Haute-Savoie, Savoie, Isère, Drôme, Hautes-Alpes, Alpes de Haute-Provence et Alpes-Maritimes). Comme *G. gabasiana*, il croît dès 1500 m (rarement plus bas : de telles indications anciennes concernent plus souvent *G. austriaca* subsp. *iberica*) et, selon les différentes cartographies déjà publiées (par exemple CHAS 1989 et SERVIER & HENNIKER 1997), près de 60% de ses populations sont situées à une altitude inférieure à 2000 m.

Presque toujours à plus de 1750 m (environ 75% de ses stations se trouvent au-delà de 2000 m d'altitude), *G. corneliana* n'apparaît que sur la partie sud de l'aire de *G. rhellicani* : à l'ouest, depuis les massifs préalpins de l'Isère (Chartreuse et Vercors ; une unique station en Drôme nous a été signalée par L. GARRAUD près de Lus-la-Croix-Haute), et à l'est, à partir de la vallée de la Maurienne (Vanoise). Plus au sud, des Hautes-Alpes aux Alpes-Maritimes, *G. corneliana* remplace progressivement *G. rhellicani*, taxon d'ailleurs très rare dans ce dernier département (GACHET 1998).

Enfin, depuis sa description en 1998 (FOELSCHÉ et al. 1998), *G. cenisia* n'est toujours connu que d'une zone assez restreinte centrée sur l'est du département de la Savoie, ne débordant qu'à peine sur l'Isère et les Hautes-Alpes (un peu plus sur l'Italie), et grossièrement inséré dans un rectangle de 100 x 75 km² ayant pour sommets Megève, Le Bourg-d'Oisans, Sestrières et Aoste. Sur ce territoire enclavé dans l'aire de *G. rhellicani* et chevauchant celle de *G. corneliana*, *G. cenisia* qui ne pousse qu'en altitude (rarement sous 1850 m, mais plutôt à partir de 2100 m pour plus de

80% de ses stations), peut être observé en différentes situations :

- assez souvent en vastes colonies et au contact de *G. rhellicani* (comme au Mont Cenis) : il existe alors toujours de nombreux pieds hybrides ou introgressés, bien sûr toujours largement minoritaires, ne pouvant être rattachés à l'un ou l'autre des taxons.
- une seule autre fois dans une posture similaire mais confronté au seul *G. corneliana* (à Val Fréjus, station signalée dans *Les Naturalistes belges* in GERBAUD 1999b) : avec là encore de nombreux pieds hybrides ou introgressés ;
- plus rarement sous forme d'une micro-population comprenant un à quelques pieds caractéristiques et en présence de *G. rhellicani* seul (par exemple à Tignes ; in FOELSCHÉ et al. 1999a) ou de *G. rhellicani* et *G. corneliana* (sortie SFO au col du Granon ; in GERBAUD 2002) sans qu'aucune plante introgressée ne soit visible ;
- enfin et encore assez rarement en petites populations pures (plus particulièrement en Italie dans le Massif du Grand-Paradis : FOELSCHÉ et al. 1999a).

[Même s'il sera peut-être difficile de trouver de grandes stations pures de *G. cenisia* dans une zone où *G. rhellicani* est pratiquement omniprésent, il ne faut pas perdre de vue qu'une majeure partie de ce secteur n'a pas encore été prospectée. En montagne, l'orchidophile se contente souvent de parcourir les alentours immédiats des rares routes et des grands cols (et encore, nombreuses sont ici les routes du Parc National de la Vanoise interdites aux véhicules particuliers) ! Pour s'en convaincre il suffit de regarder la liste des stations connues ou de les situer sur une carte : une immense partie de l'aire de *G. cenisia* reste à explorer]¹.

La présence de nombreux hybrides *Gymnadenia xrobatschiana* [*G. cenisia* x *G. rhellicani*], ou du moins de plantes introgressées, ne doit donc pas susciter un trait d'humour douteux. Pour le Mont Cenis, elle fut très tôt notée (KALTEISEN 2001), et plusieurs correspondants me l'ont bien évidemment signalée d'autres lieux, comme par exemple à Aime-La Plagne ("10N *Gy. xrobatsch* F dont 2 très nets" : P. DELFORGE in litt.).

Cette situation, tout à fait comparable à celle observée lorsque de belles populations de *G. corneliana* et de *G. rhellicani* sont en contact, ainsi que nous l'avons déjà souligné (in LUCK 1999) et même montré sur le terrain depuis la Chartreuse jusqu'au Briançonnais lors de sorties organisées par différentes associations, devrait plutôt nous amener à méditer sur la taxonomie de toutes ces Nigritelles diploïdes.

(Il est bien évident que lorsque *G. corneliana* est impliqué, et en raison de leurs couleurs, les hybrides ou les plantes introgressées sont plus facilement décelés et reconnus, sauf à les rapporter

¹ D'ailleurs, si nous voulons bien considérer les découvertes les plus marquantes faites en Isère ces dernières années et relatives aux Nigritelles, on remarquera que toutes ont nécessité une à plusieurs heures d'approche pédestre : immenses et riches stations à *G. corneliana* sur les alpages de Chartreuse (M. et O. GERBAUD 1996. Rappelons cependant qu'un unique pied de *G. corneliana* fut déjà observé à la Dent de Crolles par M. BOURNÉRIAS dès 1991 : M. BOURNÉRIAS in litt.), confirmation de la présence de ce même taxon en Vercors (grâce à de vieilles notes de P. DELFORGE : GERBAUD 1999a), ou encore découverte en 1999 de *G. cenisia* sur les hauteurs de l'Alpe d'Huez (M. et O. GERBAUD ; fait signalé dans le 1^{er} *Bulletin du Groupement Rhône-Loire-Isère de la S.F.O.* de février 2000).

improprement à la var. *bourneriasii*).

Différences morphologiques et caractéristiques des Nigritelles diploïdes de France

Avec leurs feuilles ressemblant plutôt à celle des graminées et leurs nombreuses petites fleurs au labelle relativement simple et aux autres pièces florales peu différenciées, il n'est pas toujours aisé de mettre en exergue les différences morphologiques permettant d'identifier les différentes Nigritelles, d'autant que les caractères morphologiques peuvent être variables au sein d'un même taxon et évoluent même au cours de la floraison. De plus, les principales mesures généralement relevées sur les Nigritelles (longueur ou largeur de telle ou telle partie) s'inscrivent dans des intervalles de variation qui se chevauchent d'un taxon à l'autre.

Plusieurs auteurs ont tenté cet exercice (voir par exemple TIMPE & MRKVICKA 1991, MRKVICKA 1992 ou WUCHERPFENNIG 1999), et tous conviennent qu'il est nécessaire, d'une part de conjuguer plusieurs critères pour obtenir une bonne détermination, en particulier sur les stations ou des introgressions peuvent être observées (FRITSCH 2000), d'autre part de n'apprécier ces caractères que sur plusieurs plantes en pleine floraison (lorsqu'environ 3/4 à 4/5 des fleurs sont déjà épanouies et la plus inférieure non encore fanée). **Convention que nous avons bien entendu adoptée ci-dessous pour l'examen de l'inflorescence, des bractées, de la couleur des fleurs, de l'aspect du labelle ou pour le relevé de mesures sur diverses parties des plantes.**

- L'inflorescence.

La forme de l'inflorescence, et donc le rapport L/l de sa longueur sur sa largeur, sont deux bons critères de détermination, en particulier pour distinguer les Nigritelles à fleurs foncées sympatriques. Pour 99% des plantes, il a ainsi été établi que *G. rhellicani* possédait une inflorescence ovoïde à peine plus haute (hauteur d'environ 2 cm) que large (avec un rapport L/l proche de 1, s'étalant de 0,94 à 1,07) alors que *G. austriaca* montrait une inflorescence hémisphérique plus large que haute (au rapport L/l inférieur à 1, compris entre 0,7 et 0,94) (TIMPE & MRKVICKA 1991). Par comparaison, nous pouvons rajouter que *G. cenisia* a une inflorescence ovoïde à subcylindrique plutôt pointue à son sommet, beaucoup plus longue (excédant généralement 3 cm), avec un rapport L/l dépassant régulièrement 1,25. L'inflorescence de *G. gabasiana* est proche de celle de *G. rhellicani*, parfois un peu plus allongée (le rapport L/l plafonné ci-dessus à 1,07 pour 99% des pieds de *G. rhellicani* nous semble cependant un peu étriqué ; chez ces deux taxons, et surtout chez *G. gabasiana*, il peut souvent approcher 1,2). Enfin, celle de *G. corneliana* est remarquablement variable : on trouve ici des plantes avec des inflorescences sphériques à subcylindriques, situant le rapport L/l entre 1 et 1,3 (rarement 1,4).

- Les bractées.

Sur les bords des bractées, la présence ou non de denticules, et la longueur et la forme de ces derniers lorsqu'ils existent, est un autre caractère de choix permettant de distinguer les Nigritelles, pourvu que l'on veuille bien l'apprécier sur les cinq fleurs inférieures.

Chez *G. cenisia*, le bord des bractées possède une rangée souvent complète de denticules aciculaires (en forme d'aiguilles) ou légèrement claviformes (en massue) à leur sommet, généralement longs (0,07-0,14 mm), quasiment visibles à l'œil nu ! De tels denticules, quoique plus courts (0,05-0,1 mm) se rencontrent aussi, au moins sur la partie supérieure des bractées, chez *G. rhellicani*. Sur quelques plantes, le plus souvent isolées, les bractées peuvent cependant n'avoir que des denticules éparées ou très courts, voire des bords avec de simples ondulations ou même lisses (TEPPNER & KLEIN 1990). Cet ourlet papilleux est moins développé chez *G. gabasania* (et souvent uniquement présent sur la partie médiane des bords des bractées) ou chez *G. corneliana* : les denticules sont plus courts (de 0,02 à 0,05 mm de long), et davantage coniques à subcylindriques. Selon P. DELFORGE, les bractées de certaines populations de *G. gabasiana* des Picos de Europas (chaîne cantabrique, Espagne) sont nettement glabres ou parfois munies de quelques rares papilles (DELFORGE 1992).

La longueur des bractées ne semble pas non plus corrélée à celle de la fleur : à fleurs inférieures de longueurs égales, les bractées de *G. cenisia* sont environ 1,3 fois plus longues que celles de *G. rhellicani* et, très souvent, dépassent ou contournent largement le bas de l'inflorescence.

- La couleur des fleurs.

Le Dr E. KLEIN, l'un des meilleurs spécialistes actuels des Nigritelles, insiste sur l'importance taxonomique de ce caractère ("Die Farbe der Blüten in der Gattung *Nigritella* stellt nach wie vor ein wichtiges taxonomisches Merkmal dar" : in KLEIN 1996).

Certes, la couleur des fleurs des Nigritelles, lorsqu'elle est foncée, est relativement difficile à apprécier. Elle est de surcroît plus difficile à évaluer suivant certains paramètres "extérieurs" : par exemple l'instant (heure, conditions météorologiques,...), ou l'observateur (sa vue, sa position d'observation, ...). De plus, les photographies ne rendent pas toujours les teintes originales, et l'utilisation du flash, pratiquement obligatoire en macrophotographie classique avec des fleurs aussi souvent foncées, accentue cette infidélité. Il n'en demeure pas moins qu'elle varie d'un taxon à un autre comme le montrent les descriptions faites, souvent par les mêmes auteurs. Ainsi, de manière générale, les fleurs de *G. rhellicani* sont-elles brun chocolat foncé à brun rouge, rarement rouge brun, et celles de *G. gabasiana* brun rouge foncé ou rouge brun foncé soit un soupçon plus rouges que celles de *G. rhellicani* (TEPPNER & KLEIN 1990 et 1993). En comparaison, celles de *G. cenisia*, en pleine floraison, sont grenat à rouge foncé, sans nuance de brun (les fleurs ne brunissent qu'en commençant de faner). La différence de teinte entre *G. rhellicani* et *G. cenisia*, souvent sympatriques, peut aussi être appréciée sur des photographies ou des plantes de ces deux taxons sont placées côte à côte².

² Voir par exemple la photo h in FOELSCHÉ et al. 1999 – on appréciera aussi la longueur des bractées de *G. cenisia* –

Contrairement à certaines régions des Alpes (dans les Dolomites), il n'existe pas en France de populations de *G. rhellicani* composées de formes à fleurs claires (rouges, brique, roses, orange, jaunes... de bonnes photos de telles plantes, parfois aussi d'aspect bicolore dans sa variété *rosea* (Vis. & Sacc : Goiran) Teppner & E. Klein, ont été notamment publiées in KLEIN 1978). Chez nous, seuls de tels pieds toujours isolés, extrêmement rares d'ailleurs, ont été pour lors signalés. *G. corneliana* doit donc être considéré comme la seule Nigritelle à fleurs claires présente en France. Les tons rencontrés déclinent toute la palette du rose pâle au rouge vif, mais incluent aussi le blanc, du jaune ou de l'orange. Ces tons s'estompent avec l'avancée de la floraison et l'épi se décolorant par la base semble de loin \pm bicolore. Sa variété *bourneriasii* (E. & R. Breiner) E. Klein est cependant caractérisée par un épi aux fleurs uniformément rouge vif (voir la variabilité de *G. corneliana* in M. & O. GERBAUD 1996).

- L'aspect du labelle

La description du labelle d'une Nigritelle n'est pas aisée. Mais il y a moyen de la simplifier. Lorsque H. TEPPNER et E. KLEIN décrivent une nouvelle Nigritelle, par exemple *G. rhellicani* ou *G. gabasiana* puisqu'elles nous concernent ici, les termes utilisés sont immuables (TEPPNER & KLEIN 1990 et 1993) : ce labelle est composé d'une partie basale ventrue ("bauchiger basaler Teil") et d'un segment distal pointu ("spitzenwärtiger Abschnitt") entre lesquels existe un rétrécissement lié à la présence d'un ensellement dorsal ("am Rücken sattelförmig verengt"). Une définition de l'épichile que nous avons trouvée in DELFORGE 2001 étant celle-ci : "partie distale du labelle de certaines orchidées, séparée de la partie basale (hypochile) par un rétrécissement rigide ou articulé", il nous semble tout à fait opportun de pouvoir utiliser aussi les termes d'épichile et d'hypochile pour pouvoir décrire le labelle des Nigritelles (opinion partagée par M. BOURNÉRIAS, avec qui nous nous étions entretenu sur cette possibilité). Certes, le rétrécissement lié à l'ensellement dorsal du labelle est plus facile à observer au verso du labelle (suivant les taxons, il se situe environ entre 2 et 3,5 mm au dessus de son extrémité proximale, éperon non compris) ; il reste cependant visible sur le recto bien que souvent caché par les autres pièces du périanthe et l'orientation un peu oblique (du moins sur cette partie assez proximale) du labelle³. Cette zone rétrécie (qui au niveau de sa plus faible largeur correspond donc à la jonction épichile/hypochile)

ou la photo 7 in BREINER 1999 qui montre, de gauche à droite, 3 pieds de *G. corneliana* en fin de floraison (pieds probablement introgressés par *G. rhellicani*), puis trois pieds de *G. cenisia* en début de floraison, enfin trois pieds de *G. rhellicani* en pleine floraison – et on appréciera ici la différence de phénologie existant entre ces trois taxons –. Bien que difficile à désigner, on notera aussi que la couleur de *G. xchanousiana* (*G. cenisia* x *G. conopsea*) est différente de celle de *G. xsuaveolens* (*G. rhellicani* x *G. conopsea*), ce qui doit probablement résulter de l'apport de pigments différents par les Nigritelles incriminées dans ces croisements.

³ Voir les photos de fleurs détachées de *G. gabasiana* et même de *G. austriaca*, pourtant considéré comme peu ensellé, in TEPPNER & KLEIN 1993 ; pour mieux apprécier ce caractère, les auteurs ont d'ailleurs dû "préparer" ces fleurs en dégageant certaines pièces du périanthe.

est cependant primordiale (et ce fait n'est pas toujours mis correctement en exergue) : c'est en effet là, et non sur son long segment distal ou sa partie basale toujours courte, qu'il convient d'apprécier, de face, l'état d'enroulement du labelle. Ici, les bords du labelle seront éloignés, rapprochés, ou superposés, et, en corollaire, le labelle sera plutôt ouvert, subtubulé ou tubulé.

Chez nos Nigritelles diploïdes, seul *G. rhellicani*, sauf peut-être chez quelques très rares plantes, possède un labelle n'esquissant ni ne présentant un tube au niveau de son ensellement (TEPPNER & KLEIN 1990)⁴. Par contre, chez *G. gabasiana*, *G. corneliana* et *G. cenisia*, un tube est, sinon souvent réellement présent, du moins toujours quasi formé, au niveau de l'ensellement du labelle (et ce tube est plus particulièrement bien visible chez *G. gabasiana* dont la largeur du labelle, au maximum de son ensellement, peut être inférieure au mm). Cependant, il ne convient pas d'apprécier ce caractère sur les fleurs les plus inférieures : chez ces dernières, y compris chez *G. gabasiana* (TEPPNER & KLEIN 1993), cet aspect tubulaire du labelle peut en effet s'atténuer et disparaître avec l'avancée de la floraison.

- Les mesures sur les plantes

Il ne nous semble pas fondamental de s'attarder sur les mesures (diverses longueurs, largeurs, épaisseurs, ...) qui peuvent être relevées sur les plantes (certaines, parmi les plus discriminantes, ont toutefois été signalées plus haut). En effet, comme nous l'avons déjà précisé, ces mesures se chevauchent, souvent même largement, d'un taxon à l'autre. La plupart sont d'ailleurs de l'ordre du mm ou de quelques mm et donc difficiles à relever (longueur de l'éperon, longueur et largeur des pétales et des sépales...). De plus, la variabilité des taxons reste importante, des plantes naines comme des plantes plus vigoureuses existant chez tous (voir par exemple M. & O. GERBAUD 1996). Rappelons seulement que de manière générale, des taxons diploïdes, *G. cenisia* est le plus robuste et *G. rhellicani* le plus grêle (l'inflorescence de *G. rhellicani* possède environ deux fois moins de fleurs que celle de *G. cenisia*), et que *G. rhellicani* et *G. cenisia* ont des labelles relativement petits (la longueur du labelle est respectivement proche de 6,4 et 7,2 mm et n'excède généralement pas 7,8 mm chez le premier et 8,5 mm chez le second), alors que ceux de *G. gabasiana* et de *G. corneliana* sont assez longs (chez eux, la longueur du labelle est souvent comprise entre 7,5 et 9 mm).

- Autres aspects remarquables

Si la plupart des Nigritelles exhalent une odeur agréable, plutôt vanillée ou chocolatée, *G.*

⁴ Les photos publiées in GEMBARDT & GÖLZ 2002 et in DELFORGE 2003, et surtout les diapositives que P. GÖLZ et K. KREUTZ ont bien voulu nous confier, montrent que les *G. rhellicani* du Falakron (Grèce) ne dérogent que peu à cette règle (en tout cas pour la grande majorité d'entre elles) ; l'existence d'un tube serait plutôt faussement suggérée par les bords ondulés et fortement rabattus vers l'avant du segment distal du labelle. Il conviendrait plutôt de parler ici d'un labelle dont le segment distal, ou épichile, formerait presque un cornet, ce qui peut être rencontré chez presque tous les taxons. Avec les bords plutôt éversés de son segment distal, *G. austriaca* et souvent aussi les fleurs les plus inférieures de *G. rhellicani*, voire de *G. gabasiana*, ont davantage un épichile en forme d'hémi-entonnoir).

gabasania fait figure d'exception, étant quasi inodore ou produisant un vague parfum insignifiant.

Il convient encore de noter que si nos Nigritelles diploïdes peuvent partager les mêmes biotopes, *G. corneliana* est davantage inféodée aux zones calcaires (ou du moins basiques) et s'accommode mieux de lieux un peu humides, et que *G. corneliana* et *G. cenisia* sont plus alpins que *G. gabasiana* et *G. rhellicani* (voir plus haut l'altitude à laquelle ils peuvent être rencontrés).

Enfin, lorsque plusieurs de ces espèces coexistent sur une même station (par exemple au Mont Cenis), il est possible de constater que *G. corneliana* est souvent plus précoce d'une petite semaine que *G. rhellicani* et d'une douzaine de jours que *G. cenisia*.

(Nous n'insisterons pas sur l'aspect des semences, critère inutilisable sur le terrain pour déterminer une Nigritelle. Les études réalisées à ce propos sont encore rares, mais d'un taxon à l'autre, des différences ont pourtant été relevées, qui méritent encore d'être affinées ; par exemple, le nombre de cellules alignées sur toute la longueur d'une graine serait de 6 à 10 chez *G. rhellicani* et de 4 à 6 chez *G. cenisia* : TEPPNER & KLEIN 1990 et FOELSCHKE et al 1999a).

Quelle clef d'identification pour les Nigritelles ?

La réalisation d'une bonne clef, c'est-à-dire permettant de séparer aisément les taxons d'un groupe est un exercice souvent difficile dont la réussite accrédite aussi les taxons que l'on veut bien y faire rentrer. Le choix et l'apparition des critères aux différents niveaux de la clef (propositions généralement dichotomiques) sont donc fondamentaux. Deux options sont alors possibles.

- La première, probablement l'idéale, et par exemple tentée in DELFORGE 2001 pour toutes les Nigritelles décrites, s'appuie sur un ou deux critères par proposition. Mais des considérations de notre paragraphe précédent, il apparaît qu'une telle option est trop fine avec les Nigritelles car les caractéristiques permettant de les différencier sont malgré tout souvent communes à plusieurs taxons. Elle impose une rigueur des propositions et/ou l'utilisation de parenthèses destinées à limiter un peu les variations des caractères quantifiés retenus (afin que les fourchettes des valeurs ne se superposent plus trop d'un taxon à l'autre) qui la rendent difficilement utilisable sur le terrain.

Voyons par exemple cet extrait pris in DELFORGE 2001 et qui concerne trois des cinq Nigritelles françaises :

"11 – bractées inférieures à bords glabres; labelle ouvert... 12

11' – bractées inférieures bordées d'une denticulation nette, serrée ou lâche; labelle fortement enroulé, formant un tube dans la partie basale... 13

12 – plante croissant à plus de (1100-) 1400 m d'alt.; labelle jusqu'à 10 mm de longueur... *G. austriaca*

12' – plante croissant à moins de 1300 m d'alt.; labelle jusqu'à 12 mm de longueur... *G. nigra*

13 – bractées inférieures bordées d'une denticulation serrée; labelle long de 4,5-7 mm... *G. rhellicani*

13' – bractées inférieures bordées d'une denticulation lâche; labelle long de (6,5-) 7-9,1 mm... *G. gabasiana*"

Prenons *G. austriaca* : trois de ses quatre stations du Jura et du Doubs que nous connaissons sont situées à une altitude qui n'excède pas 1250 m (DELFORGE et GERBAUD 1997), et dans chacun des six départements du Massif Central (d'où elle est signalée dès 1180 m d'alt.), au moins une de ses rares stations se trouve à une altitude inférieure à 1400 m (BOITIER 1998) ; comme par ailleurs un labelle faisant moins de 10 mm ne dépasse pas non plus 12 mm, le néophyte qui trouvera dans ces régions, vers 1200 m d'altitude, une Nigritelle ayant les caractéristiques de la proposition 11, sera bien entendu tenté de la rapporter à *G. nigra* (le "1100-" mis entre parenthèses de la proposition 12 devant lui paraître davantage un cas d'exception relativement au "1300" de la proposition 12'). Ce même néophyte aura également beaucoup de peine à identifier *G. rhellicani* avec la proposition 12, puisque ce taxon ne possède qu'exceptionnellement un labelle "fortement enroulé, formant un tube dans la partie basale".

- La seconde, privilégiée par A. MRKVICKA pour les Nigritelles de l'est des Alpes (MRKVICKA 1992), consiste d'une part à formuler des propositions plus fournies, d'autre part à préciser les conditions dans lesquelles cette clef doit être utilisée. Une telle option fut également retenue in BOURNÉRIAS et al. 1998, clef d'ailleurs complimentée par E. KLEIN (in litt.)

Une autre clef de ce type, prenant en compte *G. cenisia*, fut proposée in FOELSCHÉ et al. 1999a puis FOELSCHÉ et al. 1999b. Mais il faut bien admettre que celle-ci a plusieurs défauts : les propositions ne sont pas assez fournies (et de ce fait pas assez nettement séparées), font apparaître des critères géographiques qui n'ont pas leur place dans un tel travail, et achoppent sur la façon d'apprécier l'aspect ouvert ou tubulé du labelle.

Aussi redonnons nous à la fin de cet article une clef des Nigritelles de France que nous espérons plus opérationnelle (à chaque étape, après un ou deux critères principaux mis en relief par des caractères gras, des critères plus secondaires ou un peu moins discriminants, quoique souvent utilisés comme critères principaux à un autre niveau de la clef, sont aussi rajoutés en caractères maigres). Cette clef est doublée d'un tableau récapitulatif de manière simplifiée les éléments de diagnose les plus remarquables de toutes ces Nigritelles. (Ces deux outils devant bien sûr être utilisés dans des conditions bien précises que nous indiquons clairement).

Aspect génétique

En février 1997, E. KLEIN nous fit part de son intention de lancer avec H. TEPPNER et M. HEDRÉN une étude génétique relative aux alloenzymes des Nigritelles⁵. En génétique, les alloenzymes sont

⁵ À cet effet, nous fûmes sollicités, comme par exemple aussi J.-M. LEWIN et W. FOELSCHÉ, afin de récolter une feuille sur une vingtaine de plantes de différentes populations, ainsi qu'une ou deux plantes complètes. Parti pour la Suède en octobre 1997 pour y étudier les chromatogrammes obtenus, E. KLEIN nous avertit assez vite (mai 1998 ; il devait ensuite nous les détailler en août 1998) que les résultats obtenus étaient assez décevants... et qu'il nous enrôlait pour une nouvelle campagne de prélèvements (effectuée au cours de l'été 1998 à partir des fleurs égrenées et soumises à dessiccation d'un épi) en vue d'une étude portant cette fois-ci sur des séquences d'ADN. Etude dont les résultats

des marqueurs essentiellement utilisés pour la reconstruction phylogénétique. Et comme l'indique le titre de l'article consacré aux travaux évoqués ci-dessus (HEDRÉN, KLEIN & TEPPNER 2000), ces derniers permirent surtout de préciser l'origine des Nigritelles polyploïdes, à savoir une allopolyploïdie résultant probablement du croisement de deux taxons diploïdes ou, pour *G. austriaca* subsp. *austriaca* et *G. austriaca* subsp. *iberica*, du croisement de *G. nigra* (taxon triploïde) avec un taxon diploïde (différent pour chacune de ces sous-espèces ; il y aurait donc là deux voies de spéciation différentes). Notons que par l'implication de plusieurs taxons diploïdes dans leur genèse, il n'est pas non plus exclus que différentes voies de spéciation soient également à l'origine de deux génotypes chez *G. rubra* et/ou *G. widderi*.

Les résultats obtenus pour les Nigritelles diploïdes sont par contre décevants et guère exploitables. Pour chaque alloenzyme étudiée, l'allèle dominant est presque toujours le même, ce qui montre la grande proximité de tous ces taxons : "Also, most (diploid) species were similar to each other in allele frequencies with the same dominating allele at most loci... The allozyme data thus indicate that the presentday diploid members of Nigritella are relatively closely related". D'ailleurs, lorsqu'un allèle n'apparaît que chez un seul des taxons diploïdes étudiés (sur la trentaine d'allèles repérés chez ces derniers, c'est le cas d'un unique allèle chez *G. lithopolitana*, *G. corneliana* ou *G. gabasiana*), c'est toujours très faiblement (cet événement ne concerne que 3% à 6% de l'ensemble des plantes analysées, et généralement pas toutes les populations). Chez *G. rhellicani*, il existe aussi des populations présentant un allèle qu'aucune autre population ne possède, et au bilan, la variabilité génétique rencontrée ici sur les Nigritelles diploïdes est assez faible et essentiellement intraspécifique : " We found relatively little total genetic diversity in diploid members of Nigritella. A small proportion of this diversity, 6,6% was due to differentiation among species ". De surcroît, les populations les plus occidentales de *G. rhellicani* apparaîtraient dans cette étude génétiquement plus proches des autres populations de Nigritelles diploïdes que des populations orientales de ce taxon : " However, the variation pattern in *N. rhellicani* and the genetic similarity of western diploids, indicate that the taxonomy of the western diploids may need to be revised after extended studies " ! (Toutes les citations en anglais sont extraites de HEDRÉN, KLEIN & TEPPNER 2000)⁶.

Nous ne connaissons pas en détail les résultats, cependant décevants (E. KLEIN, in litt.), obtenus apparemment également peu probants dès septembre 1998 (E. KLEIN, dans un courrier assez volumineux que nous avons alors échangé).

6 Comme nous l'avons signalé plus haut, tous ces résultats nous furent communiqués dès le début de l'année 1998, donc un peu avant que *G. cenisia* ne soit décrit (en décembre 1998, furtivement, puis en 1999, plus longuement: FOELSCHÉ et al. 1998, 1999a et 1999b). Les feuilles collectées par W. FOELSCHÉ en 1997 au Mont Cenis furent donc considérées comme prélevées sur *G. rhellicani*, même si HEDRÉN et al. reconnaissent à posteriori dans leur article publié en décembre 2000 qu'une partie de ces feuilles provenaient certainement de *G. cenisia* (et sans pour autant amalgamer ces deux taxons). Mais qu'une majorité ou non de ces feuilles concerne *G. cenisia* ne modifie en rien l'analyse effectuée, puisque la population du Mont Cenis a une diversité génétique pour le moins aussi grande que celle de toutes les autres populations de Nigritelles diploïdes étudiées.

par l'équipe de M. HÉDREN sur l'ADN. On peut néanmoins penser qu'ils rejoignent ceux mentionnés in BATEMAN et al 2003 (p. 23) qui indiquent que les séquences ITS de *G. rhellicani* et de *G. lithopolitanica* sont identiques à celles des taxons tétraploïdes et qu'il en est de même pour les séquences du trnL (ADN chloroplastique) étudiées sur d'autres espèces.

***Gymnadenia cenisia*, une forme robuste de *G. rhellicani* ?**

A ce stade de notre présentation, il nous semble que nous avons montré clairement que *G. cenisia* était un taxon dont les caractères principaux forment un ensemble original.

Rappelons ces caractères (observés, bien sûr, dans les conditions exposées au début de notre article) : la robustesse de la plante, l'inflorescence allongée nettement plus longue que large, les bractées inférieures avec de longs denticules, la couleur rouge foncée non mâtinée de brun des fleurs, le labelle subtubulé à tubulé à hauteur de son ensellement.

Alors bien sûr, si l'on fait fi de la couleur, sous prétexte qu'elle reste difficile à apprécier (sauf à posséder un colorimètre !), si l'on occulte l'aspect de l'inflorescence, et si l'on se trompe sur le niveau du labelle où il conviendrait d'apprécier son enroulement, il est certain que *G. cenisia* peut être décrit comme une variété de *G. rhellicani*, d'autant que les plantes introgressées existant presque toujours au contact de ces deux taxons, permettent de décrire un continuum. C'est d'ailleurs la démarche utilisée par P. DELFORGE lorsqu'il propose de ramener *G. cenisia* en variété *robusta* de *G. rhellicani* (DELFORGE 2003). Pour conforter sa démonstration, l'auteur s'appuie aussi sur des études génétiques dont les résultats, ainsi que d'autres, sont pourtant à l'encontre des conclusions qu'il en tire, comme que nous venons de l'exposer !

On notera qu'une telle démarche pourrait s'effectuer en maintes stations dans lesquelles *G. rhellicani* et *G. corneliana* cohabitent (puisqu'il existe de tels continuum aussi), et même, à Val-Fréjus, avec *G. corneliana* et *G. cenisia* !

D'autre part, si l'on veut bien s'attarder sur la variété décrite pourtant *in fine* par P. DELFORGE, de nombreuses questions restent sans réponses, permettant de s'étonner de cette récupération :

- Pourquoi décrire une variété qui n'abolit en rien le continuum annoncé : où se situe donc la limite entre la variété *rhellicani* s.s. et la variété *robusta* ?

- Pourquoi la variété *robusta* (donc le *cenisia* dont les caractéristiques principales, très discriminantes chez les Nigritelles, sont rappelées au début de ce paragraphe) est-elle si différente de la variété *rhellicani*, qu'une description cohérente de *G. rhellicani* devient difficile à réaliser (pour lors, dans les ouvrages classiques, aucune description de *G. rhellicani* ne permet d'identifier ce taxon à partir de pieds de *G. cenisia*) ? On peut effectivement concevoir une variété d'une espèce dès lors qu'un, voire quelques caractères, la différencie du type, par exemple le labelle retourné d'*Epipactis leptochila* dans sa variété *neglecta* ou la coloration de *G. corneliana* dans sa variété *bourneriasii*, ou lorsque les conditions édaphiques favorisent un nanisme ou une robustesse, par exemple la variété (ou plutôt l'écotype) *densiflora* de

Gymnadenia conopsea. Mais lorsque de nombreux caractères fondamentaux sont concernés et que la variété ne ressemble plus du tout au type...

- Comment cautionner aussi une variété *robusta* côtoyant la variété type, et partageant donc le même biotope qu'elle ? Il est d'ailleurs étonnant de constater que cette forme robuste n'apparaît qu'au delà d'une certaine altitude, ce qui va à l'encontre des modifications morphologiques généralement observées lors de l'adaptation de plantes à un milieu plus alpin.

- Enfin, deux variétés aussi distinctes pourraient-elles vraiment perdurer avec autant de plantes introgressées sans que l'une ne finisse par absorber l'autre ? Nous reviendrons sur ce point dans le paragraphe suivant.

Bien entendu, sur le fond, nous respectons totalement l'opinion de P. DELFORGE. Qu'il nous soit cependant permis de déplorer brièvement la forme de son article très inamical.

Quel statut taxonomique pour les Nigritelles diploïdes de France ?

La taxonomie des Nigritelles est un sujet délicat régulièrement discuté.

Par le passé, H. BAUMANN et E. KLEIN, par exemple, avaient été déjà surpris par la possible cohabitation (avec des populations très fournies dans un même biotope) de *G. rhellicani* et de *G. corneliana* (BAUMANN 1976 et KLEIN 1978), deux taxons pourtant morphologiquement très proches et essentiellement distincts par la couleur des fleurs. Le premier auteur en déduisait qu'il devait y avoir là une adaptation à des pollinisateurs différents ; le second considérait qu'il s'agissait de deux sous-espèces et que *G. corneliana* avait acquis un certain isolement génétique lui ayant aussi donné la possibilité de coloniser de nouvelles régions (en effet, seul ce taxon était alors signalé dans les Alpes-Maritimes)⁷.

Comme nous venons de le voir, les Nigritelles diploïdes possèdent certainement un patrimoine génétique très voisin. D'ailleurs, lorsqu'elles partagent une même station, des hybrides ou des plantes introgressées, souvent très nombreux, sont toujours observés (il faut néanmoins considérer que cette abondance est aussi proportionnelle à celle des parents, souvent présents par milliers). Ce type d'événement, qui ne peut être vérifié pour *G. gabasiana* et le rarissime *G. carpatica* (ils ne vivent pas en sympatrie avec d'autres Nigritelles diploïdes), est maintenant bien avéré avec *G. rhellicani*, *G. corneliana* et *G. cenisia* en France et en Italie (voir, par exemple, M. & O. GERBAUD 1996, GERBAUD et al. 1997, GERBAUD 1999b et 2002, ou FOELSCHÉ et al. 1999b). Nous pensons qu'il en est de même pour *G. lithopolitanica*, comme semblent le montrer les

⁷ Ce type de discussion est toujours récurrent et fut même récemment débattu sur internet dans le forum allemand www.heimische-orchideen-forum.de : voir en particulier les interventions de E. GÜGEL, H. KRETZSCHMAR et S. SCZEPANSKI (sous "Re: anacamptis orchis" entre les 27.12.2002 et 01.01.2003 et sous "Re: zur Gattung Nigritella" les 8 et 9 août 2003)... Les avis restent assez confus (mais ces intervenants sont surtout indécis sur l'importance taxonomique qu'il convient d'attribuer à l'apomixie ; n'étant par ailleurs pas concernés chez eux par la cohabitation de Nigritelles diploïdes, ils s'interrogent plutôt sur les possibilités d'hybridation pouvant exister entre ces taxons).

photos publiées in RAVNIK 1990 (les photos 6, 7 et 8, représentent probablement des hybrides entre *G. lithopolitanica* et *G. rhellicani* ; ces plantes rappellent d'ailleurs fortement les hybrides entre *G. corneliana* et *G. rhellicani*) et in FOHRINGER & REDL 2002 (nombreuses photos d'hybrides entre *G. lithopolitanica* et *G. rhellicani*). Même si de nouveaux hybrides sont retrouvés régulièrement dans la station indiquée par F. FOHRINGER et K. REDL, en Autriche et en Slovénie, terres d'accueil de *G. lithopolitanica*, ils sont cependant assez rares : *G. lithopolitanica* et *G. rhellicani* ne s'y côtoient que rarement et le premier est sensiblement plus précoce que le second. Dès lors, le rang spécifique est-il justifié pour les Nigritelles diploïdes ?

A priori, seul le concept de "l'espèce évolutive" (voir DELFORGE 2001) peut permettre de regarder nos Nigritelles diploïdes comme espèces. Il faut bien évidemment considérer qu'elles sont issues d'un événement de spéciation. Mais il faut aussi reconnaître que cette spéciation n'est pas totalement achevée comme le prouvent les nombreuses plantes introgressées. Elles ne sont donc pas encore fortement isolées, et plutôt que de spéculer sur leur avenir (elles pourront peut-être devenir de vraies espèces par un isolement reproductif devenu quasi total, comme elles peuvent aussi se faire encore absorber par un taxon se montrant soudain ou progressivement plus dynamique), il nous semble plus sage de les regarder pour lors comme "pré-espèces" et donc de leur attribuer un rang taxonomique infraspécifique, que leurs faibles différences génétiques semblent aussi justifier. Mais dans le concept très rigide de "l'espèce évolutive" il n'est plus possible de les situer : pas plus que pour *G. cenisia*, ainsi que nous l'avons montré plus haut, la notion de variété (seul niveau infraspécifique retenu in DELFORGE 2001 pour ce concept) n'est acceptable pour *G. rhellicani* ou *G. corneliana*. Aussi, nous semble-t-il essentiel d'introduire un autre niveau infraspécifique plus important auquel doivent être rattachées ces pré-espèces ; un recours auquel de nombreux auteurs font appel aujourd'hui, quel que soit le concept de l'espèce qu'ils utilisent, afin de limiter la pléthore des nouvelles (pré-)espèces décrites depuis quelques années⁸. Nous pensons qu'à cet effet la notion de sous-espèce serait un bon choix, qui ne gênerait pas non plus ceux qui lui portent un regard plus traditionnel ; elle peut en effet s'utiliser pour tous les taxons concernés, y compris ceux qui sont sympatriques⁹.

8 Car la question de statut posée ici ne concerne pas que les Nigritelles. Lorsque nous avons correspondu à propos de la situation du couple *G. rhellicani*/*G. cenisia* au Mont Cenis avec M. KALTEISEN (à la suite de ses observations publiées in KALTEISEN 2002), ce dernier nous évoquait des situations similaires pour les couples *Dactylorhiza fuchsii*/*D. saccifera* ou *Serapias bergonii*/*S. vomeracea* en certaines localités d'Italie. Il est vrai que les exemples ne manquent pas, y compris en France, par exemple avec le couple *Ophrys drumana*/*O. aurelia* en Ardèche.

Des suggestions de révision à la baisse du statut taxonomique de nombreuses Orchidées européennes sont de plus en plus fréquentes. Par exemple in HEDRÉN 2002 pour les *Dactylorhiza*, article que nous avons résumé dans *L'Orchidophile* n°159 (GERBAUD 2003), ou in PEDERSEN & FAURHOLDT 2002 pour les *Ophrys*. Ces propositions semblent par ailleurs confortées par des travaux génétiques récents, comme ceux de M. HÉDRÉN lui-même (HEDRÉN 2002) pour les *Dactylorhiza*, ou ceux de l'équipe de M. SOLIVA (SOLIVA et al. 2001, SOLIVA & WIDMER 2003) pour les *Ophrys*.

9 Les taxons rapprochés ici en sous-espèces sont à considérer sur un même plan et, comme les espèces évolutives, correspondent aussi à un lignage simple. Mais contrairement aux espèces, nous estimons que leur gain d'isolement

En effet, pour reprendre l'exemple de nos Nigritelles diploïdes, deux taxons sympatriques et qui forment des populations souvent fortes de milliers d'individus, sans aussi que l'un ne semble devoir être absorbé par l'autre, témoignent, même en présence de nombreuses plantes intermédiaires, d'un certain isolement reproductif qui ne nous paraît pas relever de la notion de variété. Il serait d'ailleurs intéressant d'étudier ces mécanismes d'isolement qui, en France, permettent à *G. corneliana*, *G. rhellicani* et *G. cenisia* de se maintenir dans nos alpages : adaptation, au moins partielle, à certains pollinisateurs (le grand nombre de plantes généralement trouvées sur les stations pouvant cependant favoriser d'assez nombreux "accidents") ? Hybrides partiellement ou totalement stériles ? Hybrides moins attractifs pour les pollinisateurs ?

Chez les Ophrys, il existe un isolement reproductif prézygotique assez fort, à savoir une attraction très spécifique d'un taxon pour un ou quelques pollinisateurs. Cependant, les observations d'hybrides manifestes, comme certaines études génétiques (par exemple celle de M. SOLIVA et A. WIDMER portant sur les microsatellites : SOLIVA & WIDMER 2003), montrent que cet isolement n'est pas absolu. Pour ces derniers auteurs, le fait que les parents se maintiennent malgré tout, suggérerait que ce même isolement reproductif prézygotique est aussi très fort chez les plantes introgressées, qu'elles soient fertiles ou non (en clair, ces plantes n'attireraient guère les pollinisateurs des deux parents). Il serait intéressant de vérifier si un tel scénario est également valable pour les Nigritelles diploïdes (les Nigritelles apomictiques n'étant évidemment pas concernées par ce problème).

Quoiqu'il en soit, les pistes d'investigations restent nombreuses... alors réjouissons-nous, la chasse aux Nigritelles n'est pas encore fermée !

(Et n'ayant eu d'autres ambitions que celle de susciter une réflexion sur un sujet - les Nigritelles - qui nous passionne depuis de longues années, nous ne proposerons cependant pas ici les combinaisons nouvelles qui découlent normalement de nos propos¹⁰.)

Remerciements

M. GEVAUDAN (Villeurbanne), W. FOELSCHÉ (A-Graz), J. HENNIKER (Lans-en-Vercors), J.-M. MOINGEON (Goux-les-Usiers) et G. SCAPPATICCI (Dieulefit) ont participé à la rédaction et/ou à la relecture, souvent critique, de cet article.

reproductif est encore trop partiel pour pouvoir leur attribuer un si fort rang taxonomique. Il est donc clair que la sous-espèce qui, en suivant le Code de Nomenclature, donne son nom aux autres, ne le fait que de manière "générique" : cela n'indique pas qu'elle est l'aïeule des autres, mais cela signifie que le patrimoine génétique de ces sous-espèces est extrêmement voisin, qu'aucun mécanisme d'isolement reproductif ne les isole très fortement, et qu'en conséquence des plantes hybrides ou introgressées existent le plus souvent lorsque plusieurs d'entre elles sont sympatriques.

¹⁰Notons seulement que dans le cadre d'un genre *Nigritella*, *N. lithopolitana* est prioritaire (d'ailleurs la combinaison *N. lithopolitana* subsp. *corneliana* fut déjà réalisée in TEPPNER & KLEIN 1985). Dans le cadre d'un genre *Gymnadenia*, les choses sont plus compliquées ; les Nigritelles diploïdes furent toutes recombinaées sous *Gymnadenia* in TEPPNER & KLEIN 1998, en commençant par *G. carpatica*.

P. GÖLZ (CH-Winterthur) et C.A.J. KREUTZ (NL-Landgraaf) ont mis à notre disposition du matériel photographique relatif aux Nigritelles grecques du mont Phalakron.

Nous avons enfin utilisé des dessins de D. ERNET (A-Graz) et des photos de W. FOELSCHÉ (A-Graz) et K. NEWGER (D-Bad Salzuflen) pour illustrer notre article.

Que tous soient assurés de notre gratitude et de nos sentiments amicaux les plus sincères.

* Olivier GERBAUD

Chemin de Berlandier

F-38580 Allevard-les-Bains

gerbaud.olivier@wanadoo.fr

Bibliographie

BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L. PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W., 2003. – Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **142** : 1-40.

BAUMANN, H., 1976. - Zur Kenntnis der *Nigritella nigra* ssp. *corneliana* Beauverd aus den Südwestalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **8** : 2-13.

BOITIER, E., 1998. - A propos de *Nigritella nigra*. *L'Orchis Arverne* **2** : 10-11.

BOURNÉRIAS, M. (éd.), 1998.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. Parthénope, Paris.

BREINER, R., 1999. - Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* Rchb. fil., *xGymnadenia intermedia* Peterm. und der Gattung *Nigritella* L.C.Rich. *Jour. Eur. Orch.* **31** (2) : 423-440.

CHAS, E., 1989. – Cartographie des Orchidées des Hautes-Alpes. *L'Orchidophile* **21** (n°90), Supplément.

DELFORGE, P., 1992. - La Nigritelle des Picos de Europa (Espagne). *Natural. belges* **73** - spécial "Orchidées n° 5" - : 137-142.

DELFORGE, P., 2001.- *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Lausanne.

DELFORGE, P., 2003. - La Nigritelle robuste du Mont Cenis (Savoie, France). *Natural. belges* **84** - spécial "Orchidées n° 16" - : 117-132.

DELFORGE, P. & GERBAUD, O., 1997. - Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (H. Teppner & E. Klein) P. Delforge en France, dans les Alpes et le Jura. *Natural. belges* **78** - spécial "Orchidées n° 10" - : 81-102.

FOELSCHÉ, G. & FOELSCHÉ, W., 1999 - "Une fleur pour la Chanousia" - Die intragenerischen

- Hybriden der Gattung *Gymnadenia* R. Br. *Jour. Eur. Orch.* **31** (4) : 795-836.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O., 1998 - *Nigritella cenisia* Foelsche & Gerbaud, *species nova*, Nouvelle espèce de France et d'Italie. *L'Orchidophile* **29** (n°134) : 248.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O., 1999a - *Nigritella cenisia* Foelsche & Gerbaud. *Jour. Eur. Orch.* **31** (2) : 441-494.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O., 1999b - *Gymnadenia cenisia* (Foelsche & Gerbaud) Foelsche & Gerbaud : une Nigritelle de France et d'Italie. *L'Orchidophile* **30** (n°139) : 235-240.
- FOHRINGER, F. & REDL, K., 2002. - *Nigritella lithopolitanica* Ravnik x *Nigritella rhellicani* Teppner & Klein - eine neue Hybride der Ost-Karawanken. *Linzer biol. Beitr.* **33** (2) : 787-791.
- FRICTSCH, R., 2000. - Une nouveauté pour la flore française: la Nigritelle du Mont-Cenis *Gymnadenia cenisia* (Foelsche & Gerbaud) Foelsche & Gerbaud. *Bulletin Soc. Hist. Nat. Savoie* **320** : 7-18.
- GACHET, J.-CL., 1998. - *Atlas préliminaire pour servir à une cartographie des Orchidées des Alpes-Maritimes*. S.E., Belvédère (France).
- GEMBARDT, Ch. & GÖLZ P., 2002. Nachweis von *Nigritella* in Griechenland. *Jour Eur. Orch.* **34** (4) : 803-806.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O., 1996. - Considérations sur *Nigritella corneliana* (Beauverd) Gözl & Reinhard: histoire, variabilité et hybrides. *L'Orchidophile* **27** (n°120) : 24-36.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O., collab. BILLARD, G., 1997. - x*Dactylodenia aravardii* hyb. nat. nov. (= *Dactylorhiza traunsteneri* x *Gymnadenia odoratissima*) et *Pseudorchis albida* x *Nigritella corneliana*, deux rarissimes hybrides intergénériques de l'Isère. *L'Orchidophile* **28** (n°126) : 61-68.
- GERBAUD, O., 1996. - Travaux récents et essai de synthèse sur le genre *Nigritella* Rich. *Cahiers de la Soc. Fra. d'Orch.* N° **2** : 105-123.
- GERBAUD, O., 1998. - *Gymnadenia* R. Br. et *Nigritella* Rich. : un seul et même genre ? (avec une présentation d'une étude de Pridgeon et al., basée sur l'examen des séquences nucléaires ITS, relative à la phylogénie des *Orchidinae*). *Cahiers de la Soc. Fra. d'Orch.* N° **4** : 80-93.
- GERBAUD, O., 1999a. - x*Pseudorhiza nieschalkii* et autres nouvelles observations d'Orchidées en Isère. *L'Orchidophile* **30** (n°137) : 124-126.
- GERBAUD, O., 1999b. - Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* **80** - spécial "Orchidées n° 12" - : 280, 372-386.
- GERBAUD, O., 2002. - Dimanche 23 juin 2002 : Sortie au col du Granon (Hautes-Alpes). *Le Bulletin du Groupement Rhône-Loire-Isère-Ain de la S.F.O.* **6** : 5-6.

- GERBAUD, O., 2003. – Notes de lecture. *L'Orchidophile* **34** (n°159) : 299-300.
- HEDRÉN, M., 2002. – Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (*Orchidaceae*) : evidence from molecular markers. *Jour. Eur. Orch.* **34** (4) : 707-732.
- 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.
- KALTEISEN, M., 2001.- Höhenrekord bei *Orchis militaris*. *Jour. Eur. Orch.* **33** (3) : 924-925.
- KLEIN, E., 1978. - Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiel apochromer Serien. *Die Orchidee* **29** : 71-78.
- KLEIN, E., 1996. - Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae* - *Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. *Phyton* (Horn, Austria) **36** : 53-62.
- LUCK, J.L., 1998. - Endémisme et spéciation (suite). Le Genre *Nigritella* L.C. Rich. *L'Orchidée* **16** (n°61) : 4-27.
- MRKVICKA, A.Ch., 1992. - Die Arten der Gattung *Nigritella* in den Ostalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24** : 644-652.
- PEDERSEN, H.A., & FAURHOLDT, N., 2002. – *Ophrys* – Versuchsweise Definitionen der Kategorien Art, Unterart und Varietät in der Gattung und daraus resultierende taxonomische Änderungen. *Die Orchidee* **53** (3) : 341-346.
- RAVNIK, V., 1990. - Rod. *Nigritella* L.C. RICHARD V Jugovzhodnih Apneniskik Alpak - Die Gattung *Nigritella* L.C. RICHARD in den südöstlichen Kalkalpen - Razprave IV. Razreda sazu XXXI - **18** (Ljubljana) : 271-290.
- SERVIER, J.F. & HENNIKER, C.J., 1997. – *Atlas des Orchidées du département de l'Isère*. Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble, Grenoble.
- SOLIVA, M., KOCYAN A. & WIDMER A., 2001. - Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchidgenus *Ophrys* (*Orchidaceae*) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20** : 78-88.
- SOLIVA, M., & WIDMER A., 2003. - Gene flow across species boundaries in sympatric, sexually deceptive *Ophrys* (*Orchidaceae*) species. *Evolution* **57** (10) : 2252-2261.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1985. - Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. *Phyton* (Austria) **25** : 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1990. - *Nigritella rhellicani* spec. nov. und *N. nigra* (L.) RCHB. f. s. str. (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton* (Austria) **31** : 3-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1993. - *Nigritella gabasiana* spec. nov., *Nigritella nigra* subsp. *iberica* spec. nov. (*Orchidaceae-Orchideae*) und deren Embryologie. *Phyton* (Austria) **33** : 179-209.

TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1998. - Etiam atque etiam - *Nigritella* versus *Gymnadenia* : Neukombinationen und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (*Orchidaceae-Orchideae*). *Phyton (Austria)* **38** : 220-224.

TIMPE, W. & MRKVICKA, A.Ch., 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.

WUCHERPFENNIG, W., 1999. - Die Gattung *Nigritella*. Site internet "www.aho-bayern.de".

Le forum internet sur le site www.heimische-orchideen-forum.de a également été consulté : certains échanges sont cités dans le texte.