

# Nouvelles données sur la répartition de *Nigritella austriaca* (TEPPNER & E. KLEIN) P. DELFORGE en France, dans les Alpes et le Jura

par Pierre DELFORGE (\*) et Olivier GERBAUD (\*\*)

**Abstract.** DELFORGE, P & GERBAUD, O. - *New data on the repartition of Nigritella austriaca (TEPPNER & E. KLEIN) P. DELFORGE in France, in the Alps and the Jura.* The problematic of *Nigritella nigra* s.l. is evoked. Since 1996, *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, *Nigritella nigra* subsp. *gallica*, and *Nigritella nigra* subsp. *iberica* are considered as synonyms. The necessity of the specific status of *N. austriaca* is restated. *N. austriaca* appeared as poorly represented in the Eastern mountains of France, with only 7 localizations published. Research in the Jura massif and in the Alpine and Prealpine range in 1997, as well as reappraisal of mentions of *N. «nigra»* flowering in June, have revealed the very probable or certain presence of *N. austriaca* in 10 departments (01: Ain, 04: Alpes-de-Haute-Provence, 05: Hautes-Alpes, 06: Alpes-Maritimes, 25: Doubs, 26: Drôme, 38: Isère, 39: Jura, 73: Savoie, 74: Haute-Savoie). A list of the 43 localities attributable to *N. austriaca* is given and commented.

**Key-Words:** *Orchidaceae*, Genus *Nigritella*, *Nigritella nigra* s.l., *N. austriaca*. - Alpin flora, flora of France, flora of departments of Ain, Alpes-de-Haute-Provence, Alpes-Maritimes, Doubs, Drôme, Hautes-Alpes, Haute-Savoie, Isère, Jura, Savoie.

## Introduction

Le genre européen *Nigritella* a été l'objet, ces dernières années, d'importantes avancées systématiques, en grande partie sous l'impulsion de quelques botanistes qui se sont spécialisés dans son étude. Pour mesurer le renouvellement taxonomique survenu, il suffit de rappeler qu'aujourd'hui il est assez généralement admis que le genre comporte une douzaine d'espèces, alors que les CAMUS le considéraient encore comme monospécifique (CAMUS & CAMUS 1921-1929), que LANDWEHR (1977, 1982) n'envisageait que deux espèces pour toute l'Europe et que, plus près de nous encore, JACQUET (1983) renseigne d'abord deux espèces pour la France, puis une seule (JACQUET 1988).

Pour la clarté de notre propos, il est donc bon de retracer brièvement les principales étapes de la reconnaissance des nombreuses espèces de *Nigritella*, qui se différencient essentiellement par le nombre de chromosomes, le mode de reproduction, sexué ou apomictique, la composition chimique des pigments

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

(\*\*) chemin de Berlandier, F-38580 Alleverd-les-Bains

Manuscrit déposé le 8.VIII.1997, accepté le 25 août 1997.

Les Naturalistes belges, 1997, 78, 3 - spécial «Orchidées» n° 10: 81-102

floraux, la structure des graines, ainsi que par des caractères morphologiques macroscopiques et phénologiques qui ne sont pas toujours aisés à distinguer sur le terrain dans tous les cas.

### Chronique du genre *Nigritella*

Ce fut LINNÉ qui décrivit, en 1753, la première Nigritelle, aux fleurs pourpre noirâtre, connue aujourd'hui sous le nom de *Nigritella nigra* (L.) REICHENBACH fil. La couleur constamment claire de certaines populations incite ensuite plusieurs auteurs à décrire des formes ou des variétés de *N. nigra* mais ce n'est qu'en 1889 que WETTSTEIN, en publiant *Gymnadenia rubra*, distingua formellement une deuxième espèce qui se révélera par la suite être tétraploïde ( $2n=80$ ) (1).

D'autres taxons à fleurs claires, aujourd'hui largement acceptés comme espèces, ont ensuite été décrits: *Gymnadenia rubra* var. *stiriaca* de Styrie (RECHINGER 1906, = *Nigritella stiriaca* (RECHINGER) TEPPNER & E. KLEIN 1985, tétraploïde), *Nigritella angustifolia* var. *carpatica* de Roumanie (ZAPALOWICZ 1906, = *N. carpatica* (ZAPALOWICZ) TEPPNER, E. KLEIN & ZAGULSKIJ 1994, diploïde), *Nigritella nigra* subsp. *corneliana* du Dauphiné (BEAUVERD 1925, = *N. corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD 1986) et, plus récemment, *Nigritella lithopolitanica* de Slovénie (RAVNIK 1978), espèce diploïde peut-être déjà reconnue comme var. *rosea* de *N. nigra* par GOIRAN (1883).

C'est à partir de 1985 que la taxonomie du genre *Nigritella* va connaître les bouleversements qui lui donnent sa physionomie actuelle. Outre les combinaisons au rang spécifique qui viennent d'être évoquées, paraissent en effet en 1985 les descriptions de nouvelles espèces à fleurs pâles, *N. widderi* et *N. archiducis-joannis*, tétraploïdes et de Styrie toutes deux (TEPPNER & KLEIN 1985A, B). Puis vient la démonstration de l'hétérogénéité de *Nigritella nigra* (2) et sa division en 3 taxons distincts (TEPPNER & KLEIN 1990): une espèce scandinave apomictique et triploïde ( $2n=60$ ), à laquelle est attachée l'épithète *nigra* puisque le type d'herbier régissant ce nom provient de Suède (BAUMANN et al. 1989), une espèce diploïde à reproduction sexuée, présente des Alpes aux Carpates, *N. rhellicani*, et enfin *N. nigra* subsp. *austriaca*, taxon tétraploïde et apomictique, dont la répartition orientale paraissait s'arrêter aux Dolomites à l'ouest. En 1993, quatre nouveaux taxons sont encore publiés: *Nigritella gabasiana*, espèce cantabrico-pyrénéenne, diploïde, à reproduction sexuée (TEPPNER & KLEIN 1993), sur laquelle l'un d'entre nous venait de réattirer l'attention (DELFORGE 1992), *N. nigra* subsp. *iberica*, taxon pyrénéen tétraploïde et

---

(1) = *Nigritella rubra* (WETTSTEIN 1889) K. RICHTER 1890. Les Nigritelles ont souvent été considérées comme des *Gymnadenia* dont elles ne se séparent, à vrai dire, que par la non réupination des fleurs, le labelle étant donc orienté vers le haut, ainsi que par des tubercules un peu plus longuement digités. Il est permis de se demander si ces deux caractères peuvent justifier à eux seuls la séparation en deux genres, d'autant qu'aux yeux des systématiciens qui envisagent les *Orchidaceae* au niveau mondial, les orchidées d'Europe, étudiées depuis fort longtemps, semblent avoir été éparpillées dans beaucoup trop de genres dont la validité paraît parfois faible, si on les compare aux genres tropicaux (cf. par exemple DRESSLER 1993).

(2) Cette hétérogénéité avait parfois déjà été pressentie, par exemple par S. EGGER en 1982 (in TIMPE & MRKVICKA 1991) et surtout par F. BLASCHKA dès 1978 (BLASCHKA 1978).

apomictique, présent également dans le Massif Central (TEPPNER & KLEIN 1993), *N. nigra* subsp. *gallica*, taxon des Alpes françaises (BREINER & BREINER 1993), qui se révélera tétraploïde et apomictique, lui aussi, et *N. corneliana* subsp. *bourneriasii*, distinct de la subsp. nominale principalement par une coloration plus rouge des fleurs, dont les pigments se rapprocheraient de ceux de *N. rubra* (BREINER & BREINER 1993). En 1996, enfin, une espèce pentaploïde ( $2n=100$ ) est décrite du Trentin-Haut-Adige, sous le nom de *Nigritella buschmanniae* (TEPPNER & STER 1996).

### Les avatars de *Nigritella austriaca*

Une telle avalanche de nouveaux taxons, dont les descriptions sont souvent très voisines, devait susciter beaucoup d'embarras chez les orchidologues, particulièrement chez ceux qui s'étaient impliqués dans la cartographie des orchidées d'une région montagneuse. Car, bien évidemment, aucun guide de terrain consacré aux Orchidées d'Europe ne montre actuellement la totalité des espèces et sous-espèces décrites: BUTTLER (1991) présente 7 espèces, dont une, *N. wideri*, a été ajoutée dans un addendum, BAUMANN et KÜNKELE (1988) n'en montrent que 5. Le guide le moins incomplet actuellement est la version danoise mise à jour d'un ouvrage rédigé par l'un d'entre nous et dans lequel *N. carpatica* a encore pu être incorporé (DELFORGE 1995).

D'autre part, on pouvait légitimement s'interroger sur la validité de certains des nouveaux taxons décrits, qui ne semblaient parfois différer que par des détails quantitatifs. En examinant notre matériel d'herbier, en tentant de déterminer les nouveaux taxons sur le terrain ou en rédigeant des synthèses sur le genre (par exemple DELFORGE 1994: 123-129; GERBAUD 1996A, B; GERBAUD & GERBAUD 1996), nous sommes arrivés, chacun de notre côté et à des moments différents, à des conclusions similaires sur deux points:

- 1.— *N. nigra* subsp. *austriaca* doit être considéré au rang d'espèce;
- 2.— *N. nigra* subsp. *austriaca*, *N. nigra* subsp. *iberica* et *N. nigra* subsp. *gallica*, sont indiscernables et donc synonymes.

**1. Le rang d'espèce.** Il était évident pour l'un d'entre nous (PD) qu'avec une conception évolutive ou phylogénétique de l'espèce<sup>(3)</sup>, *N. nigra* subsp. *austriaca* devait être élevé au rang spécifique pour les raisons suivantes:

— a. *Nigritella nigra* subsp. *nigra* et *N. nigra* subsp. *austriaca* sont allopatriques, l'aire scandinave du premier étant séparée de l'aire alpine de la seconde par plus de 1000 km; ces deux entités sont donc isolées géographiquement.

— b. Les deux entités sont apomictiques; elles sont donc reproductivement isolées; de plus, leur pollen semble stérile.

(3) Rappelons que, par définition, le concept biologique de l'espèce, basé sur l'isolement reproductif des entités, n'est pas opérant pour des organismes à reproduction uniparentale, ce qui est le cas des *Nigritelles* apomictiques, et qu'il est difficile à mettre en œuvre pour séparer objectivement des entités strictement allopatriques, comme *N. nigra* et *N. austriaca*. Ces difficultés sont applanies si l'on intègre dans le concept d'espèce une perspective historique, ce qui est le cas du concept évolutif de l'espèce (cf. à ce sujet DELFORGE 1994: 18-19; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 278-280).

— c. *N. nigra* subsp. *nigra* est triploïde ( $2n=60$ ), *N. nigra* subsp. *austriaca* est tétraploïde ( $2n=80$ ). Ce caractère mesurable semble pour lors constant à l'intérieur des populations concernées; c'est un caractère diagnostique permettant de distinguer absolument les deux entités. De plus, si l'on imagine une pollinisation croisée entre des individus des deux entités, les nombres chromosomiques incompatibles des deux parents constitueront probablement un mécanisme d'isolement étanche: les très hypothétiques hybrides (de nombre chromosomique  $2n=140$  ou, plus invraisemblable encore,  $2n=100$ ), même en admettant qu'ils soient viables et bien conformés, qu'ils ne soient pas apomictiques et que leur pollen soit actif, ne pourront plus se recombiner avec les deux parents du fait de l'incompatibilité des nombres chromosomiques. *N. nigra* subsp. *nigra* et *N. nigra* subsp. *austriaca* ne sont donc pas, potentiellement, interféconds. Les deux entités doivent donc être considérées comme biologiquement isolées aussi, même si l'on ne tient pas compte, intellectuellement, des points a et b.

— d. *Nigritella nigra* subsp. *nigra* et *N. nigra* subsp. *austriaca* proviennent nécessairement de deux événements de spéciation distincts, probablement de deux réorganisations différentes du génome lors de méioses perturbées (autopolyploïdie) chez des individus d'un taxon diploïde, vraisemblablement *N. rhellicani*, de vaste distribution et considéré comme une espèce ancestrale par TEPPNER et KLEIN eux-mêmes (1990: 24) (4).

Ces 4 points, auxquels peuvent être ajoutées des différences morphologiques macroscopiques utilisables bien que pas toujours tranchées, montrent que les entités *nigra* et *austriaca* forment deux ensembles irréductibles et distincts d'organismes (sensu CRACRAFT 1983, 1987, 1989) dotés d'avenirs évolutifs nécessairement divergents. Elles correspondent donc exactement chacune à une espèce évolutive ou phylogénétique. La combinaison nouvelle nécessaire pour *Nigritella austriaca* a été effectuée (DELFORGE et al. 1991) en même temps que toutes celles qui demandent l'application cohérente du concept d'espèce évolutive comme base systématique explicite du «Guide des Orchidées d'Europe...» (DELFORGE 1994), alors en cours de rédaction. Nous nous accordons aujourd'hui sur le statut spécifique de *N. austriaca* (GERBAUD 1996A: 119).

**2. Les diverses sous-espèces de Nigritelle en France.** En comparant les notes, les photographies et les exemplaires d'herbier de *N. nigra* subsp. *austriaca*, pris dans les Dolomites en 1987 avec ceux de *N. nigra* subsp. *iberica* qu'il avait récoltés dans les Pyrénées françaises et espagnoles en 1980, 1981, 1985, 1986 et 1988, l'un d'entre nous se rendit compte que ces deux taxons étaient fort probablement synonymes et que, donc, *N. nigra* subsp. *austriaca* était présent en France et en Espagne, ce qu'il publia (DELFORGE 1994) (5). Des conclusions

---

(4) De sorte qu'il eût donc été plus logique de rattacher les subsp. *nigra* et *austriaca* à *Nigritella rhellicani* plutôt qu'à *N. nigra*, ce qu'a fait KERGUÉLEN (1994) pour les subsp. *iberica* et *gallica*.

(5) «[*N. nigra* subsp.] *iberica* [...] représente fort probablement *N. austriaca* dans les Pyrénées (Ga, Hs)» (DELFORGE 1994: 124). Il ne s'agissait donc pas en l'occurrence d'une mise en synonymie nécessitée par un impératif technique d'imprimerie, comme cela a récemment été suggéré (FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 1997: 116, note 2), mais bien de conclusions bâties sur l'examen des matériaux personnels disponibles.

semblables furent émises plus tard pour *N. nigra* subsp. *gallica*, lors d'une présentation du genre *Nigritella* faite au Colloque de la Société Française d'Orchidophilie à Grenoble en 1995 (GERBAUD 1996A) (6).

Le bien-fondé de notre point de vue sera bientôt confirmé par E. KLEIN lui-même qui admet, après une étude biométrique approfondie des *Nigritelles* du Massif Central, qu'il ne convient plus de distinguer les subsp. *iberica* et *austriaca* (KLEIN & DRESCHER 1996); un peu auparavant, de nouvelles recherches sur les pigments floraux l'avaient déjà amené à mettre en synonymie les subsp. *gallica* et *austriaca* tandis que *N. corneliana* subsp. *bourneriasii* s'était vu décerner le rang de simple variété à fleurs rouges (KLEIN 1996).

Il n'est toutefois pas certain qu'il y ait une totale identité entre *N. nigra* subsp. *gallica* et *N. nigra* subsp. *austriaca*. Les BREINER ont très justement constaté qu'il existait, sur de nombreux sites des Alpes françaises, des *Nigritelles* ne pouvant être rapportées «directement» à *N. rhellicani*.



*Nigritella rhellicani*



*Nigritella austriaca*

**Fig. 1.** Bord de bractée chez *Nigritella rhellicani* et *N. austriaca*.

(d'après EGGER in KLEIN & KERSCHBAUMSTEINER 1996)

Dans leur publication, ils insistent en particulier sur le fait qu'à l'Alpe d'Huez au moins, les différences des bords des bractées inférieures ne sont pas révélées aussi tranchées que l'avait découvert EGGER: bords droits ou à peine ondulés chez la subsp. *austriaca* contre présence de denticules aciculés chez *N. nigra* s.l. À l'Alpe d'Huez, locus classicus de *N. nigra* subsp. *gallica*, *N. nigra* subsp. *gallica* et *N. corneliana* «ont tous deux présenté des bords garnis de pointes», écrivent-ils (BREINER & BREINER 1993). Or une caractéristique fondamentale de *N. austriaca* est l'absence d'ourlet denticulé sur le bord des bractées (TEPPNER & KLEIN 1990) (7).

(6) «Peut-être y aurait-il plus de sérénité à considérer [les subsp.] *austriaca*, *gallica* et *iberica* comme trois variétés loco-régionales d'un même taxon...» (GERBAUD 1996A: 119). Un peu dans le même sens, d'autres auteurs se demandaient pourquoi c'était *N. nigra* subsp. *iberica* qui était signalé du Massif Central et pas plutôt *N. nigra* subsp. *gallica*, en regrettant que n'aient pas été publiés de critères macroscopiques permettant de discriminer ces deux taxons sur le terrain (ÄLMERS et al. 1996: 45).

(7) Les minuscules dents, en forme de pointe, bordant les bractées de certaines *Nigritelles* ont parfois été décrites en des termes variés, peut-être parfois inappropriés. Elles sont appelées ici denticules aciculés, c'est-à-dire petites dents en forme d'aiguillon droit et mince.

Grâce aux précisions apportées notamment par TIMPE et MRKVICKA (1991), la distinction sur le terrain de *N. rhellicani* et de *N. austriaca* est généralement aisée, tout du moins en début de saison. Cependant, en maints endroits, les BREINER signalent des plantes d'aspect intermédiaire entre *N. rhellicani* et *N. austriaca*, formes de transition qu'il leur est difficile de rattacher sur la base des seuls caractères macroscopiques à l'une ou l'autre de ces deux espèces. Pour d'autres plantes, ils suggèrent fort justement, et ils sont les premiers à l'avoir fait, la possibilité d'une éventuelle introgression par *N. corneliana*. Effectivement, dans les régions où *N. corneliana* est présent, les hybrides, parfois fréquents, entre *N. rhellicani* et de *N. corneliana*, tous deux diploïdes, peuvent être facilement confondus avec *N. austriaca* (convergence de phénologie, de forme de labelle et d'inflorescence, voire de couleur). C'est le cas dans plusieurs massifs des Alpes françaises (GERBAUD in FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 1997)

L'un d'entre nous (OG) a pu avoir avec les BREINER de nombreux échanges francs et amicaux, tant oraux qu'épistolaires, et a également visité, de manière intensive et répétée depuis trois ans, la plupart des stations où ils avaient mentionné la présence de *N. nigra* subsp. *gallica* ou «de plantes s'en rapprochant». De ce dialogue et de ces investigations s'est dégagée l'impression que, dans ce second groupe, pour lequel les BREINER ne mentionnent d'ailleurs ni nombre chromosomique, ni mode de reproduction, sont réunies des plantes d'origine diverses, se rapportant à *N. austriaca*, à *N. rhellicani*, ou même encore à des hybrides où interviennent *N. rhellicani* et *N. corneliana* (8).

### ***Nigritella austriaca* dans l'Est de la France - 1996**

Le statut taxonomique et la délimitation de *Nigritella austriaca* ayant été semble-t-il mieux définis, sa répartition publiée se dessinait de manière un peu curieuse en 1996. Bien que présent dans les Pyrénées et dans le Massif central («*iberica*», TEPPNER & KLEIN 1993; «*iberica* = *austriaca*» KLEIN & DRESCHER 1996) ainsi que dans les Alpes centrales et orientales (par exemple BREINER & BREINER 1993; TEPPNER & KLEIN 1993; ALMERS et al. 1996), il ne paraissait que très pauvrement représenté dans les Alpes françaises.

Il n'y avait que 7 localités publiées, 6 par les BREINER (1993), lors de la description de *N. nigra* subsp. *gallica*, et une citée oralement par l'un d'entre nous (OG) en 1995, lors du Colloque de Grenoble, où, pour la première fois, un comptage chromosomique attestait la présence d'une *Nigritella* tétraploïde et apomictique dans les Alpes françaises (9). Ces sept localités, géographiquement très concentrées (Carte 1), ne comportaient en outre au total que très peu

---

(8) voir à ce sujet nos remarques pour chaque département.

(9) BREINER et BREINER (1993) donnent les localités suivantes pour *Nigritella nigra* subsp. *gallica*: Alpe d'Huez (locus classicus), col de la Croix de Fer, col du Glandon, Mont-Cenis (2 sites), col de l'Iseran et cols des Posettes/Balme; KLEIN et DRESCHER (1996: 240), dans leur étude sur les *Nigritelles* du Massif central, mentionnent uniquement les 3 localités suivantes pour les Alpes: le Collet d'Allevard, sur lequel l'un d'entre nous (OG) les avait guidés et dont il a été question au Colloque de Grenoble, l'Alpe d'Huez et le col du Glandon, localités déjà citées par les BREINER.

d'individus, alors que dans les Pyrénées et dans le Massif Central, les grandes populations ne sont pas rares.

Nous avons donc chacun la conviction, depuis un certain temps déjà, que les rares localités publiées pour l'Est de la France ne devait pas refléter la réalité de la répartition de *Nigritella austriaca*, d'autant plus que l'un d'entre nous (OG) avait eu communication par E. et R. BREINER, dès 1994, de trois nouvelles stations alpines non publiées et qu'il en avait lui-même trouvé une autre en Charreuse en 1996, elle aussi confirmée par un comptage chromosomique.

La nécessité de revoir les stations françaises de *Nigritella «nigra s.l.»*, en particulier celles des Alpes où sont mentionnées des floraisons précoces, paraissait donc évidente pour pouvoir préciser ce qui revenait respectivement à *N. rhellicana* et à *N. austriaca*, dont la présence était sans doute sous-évaluée à l'est du Rhône. Nous avons envisagé, chacun de notre côté, d'essayer d'apporter quelques précisions sur ce point, ce dont nous nous rendîmes compte fortuitement en juin 1997, en conversant à Allevard-les-Bains, lors d'un séjour qui devait être principalement consacré aux *Dactylorhiza* et aux *Epipactis* du Grésivaudan, superbe région où l'un de nous a la chance de résider. Nous avons alors décidé de conjuguer nos efforts.

### Notre démarche

*Nigritella austriaca* est la plus précoce des Nigritelles de France, de sorte que, par souci d'efficacité, nos recherches sur le terrain se sont principalement déroulées en juin 1997, et même dès le début de ce mois puisque 1997 fut marqué par une fin d'hiver et un printemps particulièrement chauds et secs.

Nos investigations se sont effectuées selon plusieurs axes:

- 1. Visite de contrôle sur des sites parcourus antérieurement par l'un ou l'autre d'entre nous, particulièrement sur ceux où nous avons noté *Nigritella «nigra s.l.»* avant 1991, soit avant les descriptions de *N. rhellicani* et de *Nigritella nigra* subsp. *austriaca*, publiées par TEPPNER et KLEIN le 9 novembre 1990;
- 2. réexamen critique des notes, photos et exsiccata de notre documentation personnelle;
- 3. Visite de sites alpins où *Nigritella «nigra s.l.»* a été signalé tôt en saison par d'autres botanistes et de massifs où aucune Nigritelle à fleurs foncées ne semble avoir été mentionnée jusqu'à présent mais où existent des biotopes susceptibles de convenir à *Nigritella austriaca*; ce point est d'autant plus nécessaire que la plupart des botanistes ne semble rechercher les Nigritelles qu'aux mois de juillet et d'août, alors qu'il est déjà fort tard pour *N. austriaca* (cf. par exemple SERVIER & HENNIKER 1994: 109);
- 4. prise de contact avec des botanistes locaux ou des responsables, pour la Société Française d'Orchidophilie, de la cartographie des départements concernés (Ain, Alpes-de-Haute-Provence, Alpes-Maritimes, Doubs, Drôme, Haute-Savoie, Hautes-Alpes, Isère, Jura, Savoie) afin de collecter des renseignements

et des matériaux permettant une détermination sûre de *Nigritella austriaca*, par comptage des chromosomes essentiellement <sup>(10)</sup>.

La suite du présent article s'attache à rendre compte des résultats auxquels a abouti notre travail commun, ce qui permet de cerner un peu mieux la répartition de *Nigritella austriaca* dans l'Est de la France.

### ***Nigritella austriaca* dans l'Est de la France - 1997**

Alors que 7 localités seulement étaient publiées pour l'Est de la France <sup>(11)</sup>, concentrées dans un petit secteur des Alpes, nos investigations ont permis d'en reconnaître 43, avec la présence, parfois en abondance, de *Nigritella austriaca* dans le massif du Jura, d'où il n'avait jamais été signalé, ainsi que dans 7 départements des Alpes et Préalpes, dont 4 où il n'avait jamais été mentionné.

Nous avons considéré comme certaines les mentions qui sont confirmées par un comptage chromosomique ( $2n=80$ ), par l'examen des graines au microscope ou par l'observation de tous les caractères propres à *Nigritella austriaca* sur le terrain depuis 1995, lors de prospections faites dans ce but. Avec ces critères très stricts, 17 mentions sur les 43 publiées ici apparaissent comme certaines. Nous avons considéré comme très probables les autres mentions. Quelques situations où la détermination est difficile, et que nous avons déjà évoquées, sont expliquées en détails dans les notes qui accompagnent la liste des sites.

Sur les 43 localités retenues ici pour *Nigritella austriaca*, 5, toutes certaines, concernent les Monts du Jura; elles sont réparties sur 3 départements, l'Ain, le Doubs et le Jura, mais sont parfois contiguës, une limite départementale passant au milieu d'un site. Les 38 autres localités sont dispersées dans les 7 départements alpins de manière doublement inégale: certaines mentions ne concernent qu'un seul individu, d'autres de belles populations; certains départements comportent plus de 15 localités, d'autres une seule.

Au stade actuel de nos recherches, nous ne pouvons publier que 4 localités au total pour les 3 départements des Alpes méridionales: 2 pour les Hautes-Alpes, toutes deux dans le Queyras, une dans les Alpes-de-Haute-Provence, sous le col de Vars, une dernière enfin dans les Alpes-Maritimes, au Mercantour. Du

---

<sup>(10)</sup> Ces comptages ont été effectués sur des ovaires fixés dans le Carnoy, après passage ou non dans la colchicine, et selon la technique classique de coloration au carmin acétique.

Sur le terrain, la prise en compte de l'ensemble des caractères observables par les moyens classiques (dates de floraison, état du bord des bractées inférieures, forme de l'inflorescence, forme et dimension des parties florales...) permet de distinguer (avec une loupe) *Nigritella rhellicani* et *N. austriaca* dans la plupart des cas. Cependant un examen au microscope du nombre chromosomique, du type de reproduction et/ou de la forme des graines permet une confirmation incontestable des déterminations; dans les cas litigieux, il est indispensable.

<sup>(11)</sup> Rappelons ici, pour mémoire, que *N. «nigra»* avait été signalé des Vosges il y a 140 ans. Cette mention n'a jamais été confirmée; son auteur, en tant que rapporteur il est vrai, précisait: «floraison mai-juin» (KIRSCHLEGER 1857). Actuellement, on considère qu'il n'y pas de *Nigritelle* dans les Vosges (ENGEL 1986).



fait de la présence de *Nigritella corneliana* dans cette zone, ces quatre mentions devraient être confirmées, idéalement par comptages chromosomiques.

Dans le nord du massif alpin, la situation est plus contrastée. En Savoie, la présence de *Nigritella austriaca* est attestée dans 9 localités, dont 5 certaines, réparties dans 5 massifs montagneux. En Haute-Savoie, par contre, il n'existe qu'une seule mention, dans le Massif du Mont-Blanc, et nous avons été amenés à la considérer comme problématique parce que, malgré des prospections menées sur le terrain depuis 1994, elle n'a pas pu être confirmée.

Près des deux tiers des mentions alpines se concentrent donc dans les deux départements médians comprenant les Préalpes occidentales. *Nigritella austriaca* n'avait jamais été signalé de la Drôme, nous pouvons apporter 5 localités très probables, toutes situées dans le Vercors, sur un haut plateau sud partagé avec le département voisin, l'Isère. Avec 19 localités dont 7 certaines, celui-ci apparaît comme le département où *N. austriaca* semble le mieux représenté. Cette situation tient probablement à deux raisons. D'une part, l'Isère comprend des massifs diversifiés, tant alpins que préalpins, souvent calcaires, qui conviennent bien à *N. austriaca*; il n'est pas étonnant que celui-ci y soit plus fréquent. Mais, d'autre part, à cette qualité intrinsèque viennent s'ajouter des facteurs plus anecdotiques qui doivent influencer, peut-être fortement, les résultats exposés ici: l'un de nous réside en Isère, entre Chartreuse et Belledone, et l'autre a fait de nombreux séjours dans le Vercors depuis 1963. La fréquence plus grande de *N. austriaca* en Isère ne procède donc peut-être que de l'état plus avancé des prospections dans ce département.

## Conclusions

Nos recherches ont permis de confirmer notre intuition de départ et de montrer que *Nigritella austriaca* était présent sur presque toute l'aire reconnue à *N. nigra* dans les Alpes et le Jura. Au stade actuel, il semble qu'il est plus fréquent dans les massifs calcaires périphériques préalpins, Vercors, Chartreuse, Préalpes de Savoie, Monts du Jura où toutes les populations importantes ont été observées. Cependant, la taille des populations de *N. austriaca* observées jusqu'à présent est toujours beaucoup plus faible que celles des autres Nigritelles: leur ordre de grandeur est de quelques dizaines d'individus au maximum contre plusieurs centaines ou même des milliers, parfois, pour *N. rhellicani* ou *N. corneliana*.

Dans les massifs strictement alpins, *N. austriaca* paraît beaucoup plus localisé et rare, avec des stations d'un ou de quelques individus dispersés. Au nord-est des Alpes françaises (Haute-Savoie), c'est *N. rhellicani* qui semble massivement et presque exclusivement présent; au sud-est (Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence, Alpes-Maritimes), c'est *N. corneliana* qui paraît dominant. Au centre enfin, en Isère alpine et en Savoie, *N. austriaca* est présent mais semble de plus en plus localisé et rare si l'on va vers l'est en suivant un axe partant de Belledone, passant par les Rousses et aboutissant au Mont-Cenis.

Il est cependant bien trop tôt pour considérer que les quelques tendances esquissées ici correspondent à la réalité: beaucoup trop de massifs doivent encore être prospectés. De ce fait, il est également tout à fait prématuré d'émettre des hypothèses sur les raisons qui ont provoqué une présence plus importante dans la périphérie du massif alpin français que dans son centre.

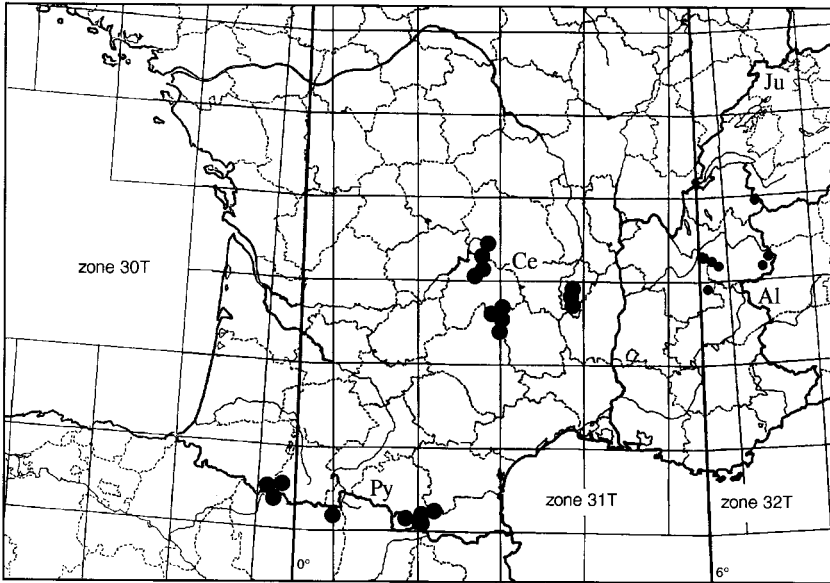
Si les résultats exposés ici contribuent à comprendre un peu mieux les Nigritelles françaises, ils ne sont, comme nous venons de le souligner, que très partiels encore. En les présentant, notre but est aussi de susciter de nouvelles prospections, à la recherche de Nigritelles précoces. Les Alpes sont vastes, et il reste encore tant de choses à découvrir...

### **Remerciements**

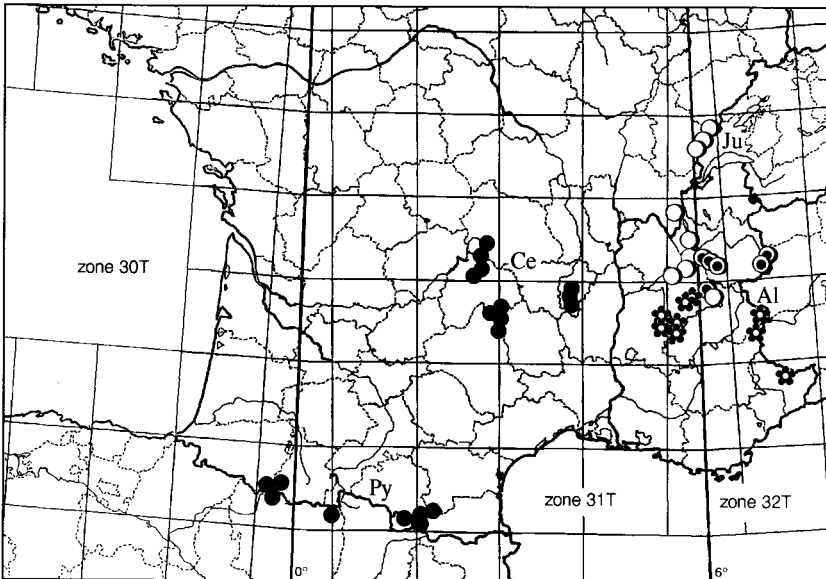
Nous tenons à exprimer notre gratitude à tous les responsables des cartographies départementales et aux orchidologues dont les noms sont cités dans la liste des localités; ils ont souvent orienté nos recherches grâce aux renseignements qu'ils ont bien voulu nous fournir. En outre, nous tenons à remercier tout particulièrement Eva BREINER et son époux, le Dr Robert BREINER (D - Neusäss), pour toutes les stations qu'ils nous ont amicalement indiquées avec des commentaires très pertinents, le Dr Erich KLEIN (A - Eggersdorf) pour ses nombreux conseils et des citations de sites relevés dans des herbiers anciens, Lucien BERGER (F-38 - Vienne), Jean-Marc LEWIN (F-66 - Céret), Sylviane et Jean-Marc MOINGEON (F-25 - Goux-les-Usiers), M. PESSION (F-38 - Claix) et Sébastien THÉRON-BUSCAIL (F-66 - Perpignan) qui nous ont aimablement communiqué leurs observations en nous autorisant à les publier, le Dr Dieter WENKER (D - Dortmund) pour son aide bibliographique, ainsi que le Pr Wolfram FOELSCHE (A - Graz) et son épouse Gundel qui ont souvent partagé avec l'un d'entre nous les recherches, dans les Hautes-Alpes notamment. Enfin, nous aimerions dire toute notre reconnaissance à Martine GERBAUD, qui a participé à la plupart des prospections sur le terrain et dont le sens de l'hospitalité a permis que naisse, dans son chalet d'Allevard-les-Bains, l'idée du présent travail.

\*

\*      \*



**Carte 1.** Répartition connue de *Nigritella austriaca* en France en 1996 (avec limites départementales et quadrillage UTM, maille 100 km × 100 km). **Ju.** Jura. **Al.** Alpes («*gallica*» = *austriaca*): Alpe d'Huez, col de la Croix de Fer, col du Glandon, Mont-Cenis, col de l'Iseran, cols des Posettes/Balme. Collet d'Allevard. **Ce.** Massif Central («*iberica*» = *austriaca*, KLEIN & DRESCHER 1996). **Py.** Pyrénées («*iberica*», TEPPNER & KLEIN 1993).



**Carte 2.** Répartition connue de *Nigritella austriaca* en France en 1997. Apport du présent travail pour les Alpes françaises: ○ : localités certaines; ☆ : localités très probables

## Présentation des résultats

**1. Classement des localités.** Les localités ont été classées séparément pour les Alpes et pour le Jura. Au sein de ces deux ensembles, nous avons classé les localités par département, du nord au sud, puis par massif montagneux, enfin par coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator) employées dans les travaux de cartographie des plantes européennes (cf. BAYER 1982).

**2. Présentation des départements.** Pour chaque département une note résume l'état des connaissances. Des commentaires concernant les massifs devant faire l'objet d'une attention particulière suivent, le cas échéant. Les éventuelles difficultés de détermination sont évoquées dans des notes infrapaginales.

**3. Description des sites.** 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; les deux premiers chiffres indiquent la longitude en km dans le carré, les deux derniers la latitude). Le grillage UTM a été repris de cartes au 1/25.000, de l'I.G.N. Paris, où figurent des amorces kilométriques de cette grille. La mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu (si ces renseignements ont été notés sur le terrain), de la date de l'observation, du nom des observateurs (OG = Olivier GERBAUD, OMG = Olivier & Martine GERBAUD, PD = Pierre DELFORGE).

**4. Mentions des Nigritelles.** Les observations sont classées par années. Lorsque *Nigritella austriaca* (= *Ni. aust*) est accompagnée d'autres Nigritelles ou d'hybrides, leur présence est également détaillée si ces renseignements ont été notés (*Ni. corn* = *N. corneliana*; *Ni. rhel* = *N. rhellicani*; B: boutons; ddF: première fleur ouverte; dF: début de floraison; F: floraison; fF: fin de floraison; ffF extrême fin de floraison, fleur sommitale seule identifiable; FR: fruits ou toutes les fleurs flétries, méconnaissables). La présence d'un astérisque (\*) indique que la détermination a posteriori est très probable mais demande confirmation, idéalement par un comptage des chromosomes.

Il peut paraître surprenant que, sur un même site certaines années, *N. austriaca* soit noté seul à la mi-juin, tandis que seul *N. rhellicani* est observé quelques semaines plus tard. Il faut se rappeler, cependant, que la phase végétative des orchidées des étages alpin et subalpin est très rapide et que les Nigritelles sont de petites plantes aux feuilles graminiformes dont l'inflorescence, lorsqu'elle est très jeune et encore verte, passe totalement inaperçue dans une pelouse. Ce n'est que quand les fleurs sont épanouies et l'inflorescence colorée que la plante est plus facilement repérable; quelques jours chauds suffisent pour passer du stade des boutons floraux verts peu repérables au stade de l'inflorescence colorée avec les premières fleurs ouvertes.

D'autre part, lorsque les trois espèces de Nigritelles viennent sur un même site, *Nigritella austriaca* est toujours la plus précoce. Sa floraison est brève; elle précède de quelques jours seulement celle de *N. corneliana* mais elle bien plus précoce que celle de *N. rhellicani*. L'écart avec ce dernier est d'au moins 12 jours et peut atteindre parfois un mois pour les individus de *N. rhellicani* les

plus tardifs <sup>(12)</sup>. Lorsqu'il vient sur les mêmes sites, *Traunsteinera globosa* fleurit également un peu après *Nigritella austriaca*, mais il est toujours plus précoce que *N. rhellicani*. D'après nos observations et celles de nos correspondants depuis 1995, cette succession dans les floraisons s'avère constante tant dans le Jura que dans les Alpes, ce qui permet de considérer la phénologie de *N. austriaca* comme un des caractères valables pour le déterminer. Toutefois, les décalages dans les floraisons décrits ici sont ceux constatés à une altitude inférieure à 1600 m lors d'une année normale; lors d'une canicule ou à plus haute altitude ou encore dans des stations exposées au froid ou à un enneigement prolongé, les écarts entre les floraisons peuvent s'amenuiser considérablement, ce qui est évidemment vrai pour toute la flore alpine et subalpine.

**5. Variations saisonnières constatées.** Certaines disparités dans les dates de floraison de *Nigritella austriaca* peuvent apparaître sur un même site d'une année à l'autre en fonction de conditions météorologiques particulières. Pour la bonne compréhension des données, les caractéristiques de chaque année d'observation sont précisées, pour autant qu'elles figurent dans nos notes de terrain:

1963: 2<sup>ème</sup> moitié de juillet très pluvieuse et froide (PD, Vercors).

1964: juillet chaud et sec, très peu pluvieux (PD, Vercors).

1971: floraisons fort en retard, environ de 3 semaines (PD, Vercors, juillet).

1976: fin de printemps et début d'été exceptionnellement secs avec de fortes chaleurs; déficit de 50% de neige l'hiver selon l'EDF; le centre de la France et une bonne partie de l'Europe souffrent d'une «sécheresse du siècle»catastrophique. Pluies abondantes dès la mi-juillet dans le Vercors (PD).

1977: floraisons un peu en retard (PD, Vercors, juillet).

1978: année froide, pluvieuse, neige en basse altitude en montagne, empêchant le bon déroulement d'un camp d'initiation à la montagne au début du mois de juillet; floraisons accusant jusqu'à un mois de retard sur certains sites (PD, Vercors, Isère, et Mercantour, Alpes-Maritimes, juillet).

1980: printemps froid, la neige est encore présente dès 1500m d'altitude sur les versants exposés au nord, empêchant l'accès en voiture à certains alpages; retard dans les floraisons d'orchidées estimé à au moins 3 semaines en juin (PD, Vercors).

1981: année paraissant normale (PD, Vercors, mai, juin).

1982: hiver doux, pas de pluie du 10 mai au 12 juin, coup de froid avec chutes de neige à partir de 1800m d'altitude le 13 juin, neige fondue le lendemain (PD, Hautes-Alpes et Vercors, juin).

1983: floraisons relativement précoces (PD, Vercors, juin).

1984: juillet relativement chaud et presque sans pluie, mais les floraisons semblent un peu en retard du fait d'un mois de juin assez froid (PD, Savoie).

1995: la neige a mis longtemps à disparaître des alpages; important retard dans les floraisons au-dessus de 1800 m d'altitude constaté lors du Colloque de Grenoble (OG, début de juillet).

1996: printemps chaud et sec, suivi par un début d'été pluvieux et brutalement plus froid; chutes de neige sous les 2000 m d'altitude dans les Alpes (OG).

1997: fin d'hiver et printemps très chauds et secs, suivis par un début d'été pluvieux et brutalement plus froid; chutes de neige sous les 2000 m d'altitude dans les Alpes (OG, PD).

---

(12) Rappelons ici qu'une espèce entomogame a nécessairement une floraison plus étalée qu'une espèce apomictique, chez qui la maturation des graines commence déjà alors que la plante est encore en boutons.

## Liste des localités de *Nigritella austriaca*

### I. Chaîne du Jura

#### DOUBS (25)

Après un passage en Chartreuse, où l'un d'entre nous (OG) leur a indiqué *Nigritella austriaca*, *N. rhellicani* et *N. corneliana*, S. & J.-M. MOINGEON, guidés par M. ANDRÉ, ont accepté de réévaluer 3 stations de Nigritelles du Doubs. J.-M. MOINGEON a pu y déterminer *N. austriaca*. Ces stations ont des prolongements à la fois sur le département du Jura (site 4) et en Suisse (Montagne du Chasseron) où la présence de *N. austriaca* a chaque fois été constatée. Un comptage chromosomique réalisé sur des ovaires provenant du dernier site a confirmé les déterminations (2n=80, OG).

#### Monts du Jura

1. KS9979 Longevilles-Mont-d'Or, Mont-d'Or, ≈1440 m. Pelouse alpine à *Aconitum napellus*, *Anemone narcissiflora*, *Gentiana clusii*, *G. verna*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Homogyne alpina*, *Polygonum viviparum*, *Pulsatilla alpina* avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula* et *Traunsteinera globosa*. 30.VI.1997 (S. & J.-M. MOINGEON + M. ANDRÉ): ≈20 *Ni. aust* F-ff, ≈10 *Ni. rhel* dF-F.
2. KS8269 Chaux-Neuve, Le Cernois, ≈1100 m. Pelouse alpine. 30.VI.1997 (S. & J.-M. MOINGEON + M. ANDRÉ): ≈30 *Ni. aust* F-ff.
3. KS8260 La-Chapelle-des-Bois, Chaux-Sèche, ≈1250 m. Pelouse alpine à *Aquilegia atrata*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Botrychium lunaria*, *Campanula thyrsoïdes*, *Erinus alpinus*, *Selaginella selaginoides* avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia conopsea*. 30.VI.1997 (S. & J.-M. MOINGEON + M. ANDRÉ): ≈70 *Ni. aust* F-ff.

#### JURA (39)

J. DORNIER et C. LE PENNEC, coresponsables de la cartographie du Jura, ainsi que J. CORCELLE et J.-F. PROST ne connaissent aucune donnée relative à des Nigritelles précoces pour le département (comm. pers. à OG). Le seul site que nous pouvons mentionner ici est en fait la partie sud-ouest du site 3, qui se trouve à cheval sur la limite départementale du Doubs et du Jura.

#### Monts du Jura

4. KS8159 Bois d'Amont, Chaux-Sèche, ≈1250 m. Pelouse alpine à *Aquilegia atrata*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Botrychium lunaria*, *Campanula thyrsoïdes*, *Erinus alpinus*, *Selaginella selaginoides* avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii* et *Gymnadenia conopsea*. 30.VI.1997 (S. & J.-M. MOINGEON + M. ANDRÉ): ≈70 *Ni. aust* F-ff, ≈15 *Ni. rhel* dF-F.

#### AIN (01)

Les ouvrages consacrés aux orchidées de l'Ain (CORCELLE 1989, 1991) ne mentionnent que *Nigritella nigra* pour le département. Consultés, J. CORCELLE, responsable de la cartographie, J. DORNIER, C. LE PENNEC et J.-F. PROST ont répondu qu'il n'existe aucune donnée relative à des Nigritelles précoces pour le département (comm. pers. à OG). Cependant, les sites de Nigritelles de l'Ain, à savoir la Haute-Chaîne jurassienne (qui se prolonge jusqu'au Doubs via le Jura), le plateau du Retord, le Grand Colombier, le col de La Rochette et la prairie d'Échallon (CORCELLE 1991) se situent sur un axe reliant les stations de *N. austriaca* du Doubs, au nord, à celles des Bauges et de la Chartreuse, au sud; ces sites de l'Ain devraient donc être prospectés en juin.

## Monts du Jura

5. GL1386 Virieu-le-Petit et Anglefort, alentours du sommet du Grand Colombier, 1450-1500m. Pelouses alpines non pâturées à *Gentiana lutea* et *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 20.VII.1997 (MOG): 1 *Ni. aust* FR; ≈100 *Ni. rhe* F-FR (2n=40, OG) (13).

## II. Alpes et Préalpes

### HAUTE-SAVOIE (74)

M. SÉRET, responsable de la cartographie orchidées de Haute-Savoie, ne possède actuellement aucune donnée relative à des *Nigritelles* précoces (comm. pers. à OG).

### Massif du Mont-Blanc

6. LR4298 Vallorcine, cols de Balme et des Posettes, entre 1980 et 2100 m. Pelouses  
LR4399 alpines irrégulièrement pâturées et zones humides avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza alpestris*, *D. sudetica*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*. 04.VII.1993 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. rhel*; 14.VII.1994 (MOG + J. HENNIKER): ≈200 *Ni. rhel* F-F; 12.VII.1995 (MOG): ≈200 *Ni. rhel* F (2n=40, OG); 12.VII.1997 (MOG): ≈200 *Ni. rhel* dF-F (14).

---

(13) Le 20 juillet 1997, l'un de nous (OG) a noté, lors d'un passage au Grand Colombier, la présence de plantes défleuries possédant des bractées inférieures presque glabres ou munies de petites dents aciculées; le comptage chromosomique a révélé qu'il s'agissait certainement de *Nigritella rhellicani*, mais peut-être introgressé jadis par *N. corneliana* qui devrait être recherché sur le site; cette situation a déjà été remarquée non loin de là, à l'Alpette (site 21). Par contre, un individu très avancé dans la fructification, chez lequel l'épaisseur des cellules rendait impossible un comptage chromosomique, a clairement montré des graines du type de celles de *N. austriaca* (la présence de graines achevées témoigne d'ailleurs d'une floraison précoce). *N. austriaca* est donc bien présent sur ce site et, de ce fait, dans l'Ain, mais l'évaluation de ses effectifs au Grand Colombier ne pourra être effectuée que lors d'une visite au mois de juin.

(14) *Nigritella nigra* subsp. *gallica* a été signalé des cols de Balme et des Posettes par les BREINER (1993 et comm. pers. BREINER à OG). L'un d'entre nous (OG) a trouvé à plusieurs reprises sur ces stations de belles populations de *N. rhellicani* ainsi que quelques individus à labelles relativement grands et inflorescence pratiquement hémisphérique; mais l'examen des bractées inférieures, au bord fortement denticulé, et du nombre chromosomique les rapporte incontestablement à *N. rhellicani*. Le site des BREINER est cependant repris ici, mais la présence de *N. austriaca* devrait y être encore confirmée. Comme c'est le seul site signalé pour le département, il n'est pas encore possible d'affirmer que *N. austriaca* fait partie des orchidées de sa flore, ce qui semble un peu surprenant.

Cependant, l'un de nous (OG) a aussi cherché *Nigritella austriaca* dans les petits massifs prolongeant vers le sud les Monts du Jura, mais en vain. Ces prospections, tardives il est vrai, ont été menées notamment au Crêt de Châtillon situé à seulement 20 km au nord d'une station des Bauges où *N. austriaca* est abondant (site 7). Mais seul *N. rhellicani*, avec parfois des bractées atypiques, a été observé (cf. site 15). Il serait tentant de considérer ces derniers individus comme hybrides entre *Nigritella austriaca* et *N. rhellicani*. Toutefois, ils n'ont fourni, tous, que des embryons diploïdes. Or, d'après une étude expérimentale récente, réalisée à partir de la fécondation de *N. austriaca* avec du pollen de *N. corneliana* (TEPPNER 1996), d'éventuels hybrides auraient plutôt dû présenter simultanément des embryons en majorité tétraploïdes et en minorité triploïdes, mais pas diploïdes. Il convient néanmoins de rester prudent, cette conclusion n'étant fondée que sur une seule expérimentation.

## SAVOIE (73)

T. DELAHAYE, responsable de la cartographie des orchidées de Savoie, ne possède pas de données relatives à des Nigritelles précoces (comm. pers. à OG). La présence de *Nigritella austriaca* a été authentifiée pour plusieurs massifs mais peu dans le nord-est du département.

### Bauges

7. GL3057 La Feclaz, le Sire, ≈1600 m. Prairies alpines pâturées ou parfois fauchées (pour aménager un départ de parapente) avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 17.VI.1997 (MOG): ≈50 *Ni. aust* F-FR (2n=80, OG); pas de *Ni. rhel* visible, bien que *Ni. aust* soit déjà en fruits.

### Chartreuse

8. GL2837 Saint Pierre d'Entremont, l'Alpe, 1700-1800 m. Vaste pelouse alpine pâturée, se prolongeant en Isère (site 21), avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 16.VI.1997 (MOG): 3 *Ni. aust* F (2n=80, OG), ≈500 *Ni. corn* dF-F, ≈50 *Ni. rhel* B-dF, ≈10 *Ni. corn* × *Ni. rhel* dF-F.

### Massif du Mont-Cenis

9. LR4012 Lanslebourg-Mont-Cenis, Plan des Fontanelles, entre 2080 et 2110 m. Pelouse alpine pâturée avec *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, ×*Gymnigritella suaveolens* (= *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhelliniana*), *Traunsteinera globosa*. 09.VII.1990 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. corn* (et var. *bourneriasii*), *Ni. rhel*; 26.VI.1993 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. rhel*; 22.VI.1997 (OG): ≈10 *Ni. aust* F (2n=80, OG), ≈30 *Ni. corn* (et var. *bourneriasii*) dF-F, ≈100 *Ni. rhel* B-dF, 5 *Ni. corn* × *Ni. rhel* dF-F.

### Vanoise

10. LR4532 Col de l'Iseran, 2020 et 2120 m (2 sites). 26.VI.1993 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. rhel*, *Ni. ?rubr.*

### Chaîne des Grandes-Rousses

11. KR8511 Villarembert, col de la Chal, ≈1800 m. Pelouse alpine humide par place avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. majalis*, *D. sambucina*. 4.VII.1984 (PD): 1 *Ni. aust* ff (\*).
12. KR8416/7 Saint-Colomban-des-Villards et La Toussuire, entre le col de Chaput et le Grand Truc, 2000-2200 m. Pelouse alpine localement humide avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza majalis*, *D. sambucina*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 5.VII.1984 (PD): 5 *Ni. aust* ff-fff (\*).
13. KR8012 Saint-Sorlin-d'Arves, col de la Croix de Fer, 1960-2080 m. 28.VI.1993 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. corn* (et var. *bourneriasii*), *Ni. rhel*. 2050 m. Prairie alpine sur granit avec *Pedicularis foliosa* et *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza alpestris*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 22.VI.1997 (OG): site recouvert par plusieurs cm de neige tombée dans la nuit; 6.VII.1997 (MOG) et 10.VII.1997 (PD): 3 *Ni. aust* ff (2n=80, OG); ≈50 *Ni. corn* (et var. *bourneriasii*) F-ff; ≈50 *Ni. rhel* B-F; ≈10 *Ni. corn* × *Ni. rhel* F.
14. KR7915 Saint-Colomban-des-Villards, Alpage du Sapey, 1550-1600 m. Prairie alpine pâturée où coulent quelques ruisselets avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. fuchsii*, *D. cf. psychrophyla*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Listera ovata*, *Orchis ustulata*, *Platanthera bifolia*, *Traunsteinera globosa*. 6.VII.1997 (OG):



≈50 *Ni. rhel* F; 10.VII.1997 (PD, qui n'a pas prospecté la même partie du site communiqué par OG): 1 *Ni. aust* ff (\*).

15. KR7813 Col du Glandon, 1820-1920. 26.VI.1993 (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*), *Ni. rhel*; ouest du col, 1910 m. Pelouse alpine sur calcaire. 1.VII.1995 (KLEIN & DRESCHER 1996): *Ni. aust* (2n=80).

## ISÈRE (38)

L'«Atlas des Orchidées de l'Isère» (SERVIER & HENNIKER 1994) ne signale que *Nigritella nigra* et *N. corneliana*; la plupart des floraisons observées pour ces taxons se situent en juillet et en août (SERVIER & HENNIKER 1994: 119). Sur les 180 mentions recensées de *Nigritella «nigra»* pour le département, J.-F. SERVIER et J. HENNIKER, coresponsables de la cartographie des orchidées de l'Isère, en ont trouvé 4 seulement qui concernent des floraisons avant le 15 juin et qui semblent corroborer nos propres observations. Il s'agit des sites 17, 18, 22 et 24 (comm. pers. à OG)

### Belledonne

16. KR7020 Allevard-les-Bains, Le Collet d'Allevard, 1580 m. Pelouse alpine avec *Aceras anthropophorum*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. lapponica*, *D. sambucina*, *D. sudetica*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. ustulata*. 26.VI.1995 (OG + E. KLEIN et A. DRESCHER): 4 *Ni. aust* F (2n=80, OG; 2n=80, KLEIN & DRESCHER 1996); ≈50 *Ni. rhel* ddF; 15.VI.1996 (OG): 2 *Ni. aust* dF; 11.VI.1997 (OG + PD): 1 *Ni. aust* dF (2n=80, OG); 1 *Ni. rhel* ddF (2n=40, OG); 05.VII.1997 (OG): 2 *Ni. aust* fff; ≈100 *Ni. rhel* dF-F; 3 *Ni. corn.* × *Ni. rhel* F (2n=40, OG) (15).

### Taillefer

17. GK2888 Lavaldens, Vaunoire, 1800 m. 15.VI.1986 (G. BILLARD): 7 *Ni. aust* F (\*).

### Oisans

18. KQ7288 Mont-de-Lans, la Bergerie (station des Deux-Alpes), 1650-1750 m. Vaste pelouse alpine pâturée et localement très humide avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza alpestris*, *Gymnadenia conopsea*, ×*Gymnigritella suaveolens* (= *Gymnadenia conopsea* × *Nigritella rhellicani*), *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 12.VI.1982 (J. C. VILLARET): ≈100 *Ni. aust* dF-F; 6.VII.1997 (MOG): 1 *Ni. aust* F (2n=80, OG); 3 *Ni. corn* ff; ≈200 *Ni. rhel* dF-FR; 3 *Ni. corn* × *Ni. rhe* F (2n=40, OG).
19. KQ7099 Huez, station de l'Alpe d'Huez, entre la route du Lac Besson et le Lac Noir à ≈2050 m. Pelouse alpine à *Botrychium lunaria*. 07.VII.1997 (L. BERGER, J. -M. LEWIN & S. THÉRON-BUSCAIL): 5 *Ni. aust* F à ff.
20. KQ7098 Huez, station de l'Alpe d'Huez, au-dessus de l'ancienne piste de bobsleigh, 2100 m. Pelouse alpine avec *Gymnadenia conopsea*, *Traunsteinera globosa* (BREINER & BREINER 1993): *Ni. aust* (sub. nom. *Ni. nigra* subsp. *gallica*, locus classicus), *Ni. corn*, *Ni. rhel*. 30.VI.1995 (KLEIN & DRESCHER 1996): *Ni. aust* (2n=80); 07.VII.1997 (L. BERGER): 3 *Ni. aust* F à ff; ≈50 *Ni. corn* F; ≈50 *Ni. rhel* B à dF.

---

(15) Au Collet et au Grand-Collet d'Allevard existent deux sites sur lesquels fleurissent, environ 8 à 10 jours avant *Nigritella rhellicani*, quelques pieds de Nigritelles dont l'inflorescence, parfois obscurément décolorée à la base, se compose de grandes fleurs rouges et est munies de bractées inférieures à bord sans ourlet denticulé, mais présentant néanmoins quelques petites dents triangulaires espacées. Il ne s'agit pas là de *N. austriaca*, mais de plantes résultant de croisements entre *N. rhellicani* et *N. corneliana*, ce dernier semblant actuellement absent de ces deux sites (OG).

## Chartreuse

21. GL2937 Chapareillan, L'Alpette, 1500-1600 m. Vaste pelouse alpine pâturée avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *Leucorchis albida*, *Traunsteinera globosa*. 25.VI.1995 (OG + E. KLEIN & A. DRESCHER): ≈300 *Ni. corn* (et var. *bourneriasii*) dF-F; 16.VI.1996 (MOG): 3 *Ni. aust* F (2n=80, OG); ≈1000 *Ni. corn* B-F; ≈50 *Ni. rhel* B à ddF; 2 *Ni. corn* × *Ni. rhe* dF (2n=40, OG).
22. GL2320 Saint-Pancrace, Dent de Crolles, 1800 et 2000 m (2 stations). 08.VI.1976 (O. MANNEVILLE) 30 *Ni. aust* F (\*).
23. GL1520 Saint-Pierre-de-Chartreuse, Charmant Som, oratoire d'Orgeval, 1620 m. Pelouse alpine sur calcaire avec *Botrychium lunaria*, *Gentiana lutea*, ainsi que *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Orchis mascula*, *O. ustulata*, *Traunsteinera globosa*. 13.VI.1997 (PD): 1 *Ni. aust* F.

## Vercors, plateau nord

24. GL0611 Engins, Sornin, 1550 m. 10.VI.1989 (P. JARIGE): 15 *Ni. aust* dF (\*).
25. GL0511 Engins, Sornin, combe près de l'entrée du Gouffre Berger, 1450 m. Pelouse alpine sur lapiaz calcaire et lisière de sapinière avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. sambucina*, *Epipactis atrorubens*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Listera cordata*, *Orchis mascula*, *Platanthera bifolia*, *Traunsteinera globosa*. 12-21.VII.1964 (PD): *Ni. rhel* F (\*); 25.VII.1971 (PD): ≈20 *Ni. rhel* F (\*); 9.VII.1976 (PD): ≈40 *Ni. rhel* F (\*); 10.VI.1979 (PD): ≈10 *Ni. aust* dF (\*); 14.VI.1983 (PD): 5 *Ni. aust* dF (\*).
26. GL0308 Engins, La Molière, 1640 m. Pelouse alpine sur marnes sableuses fraîches avec *Campanula thyrsoïdes*, *Gentiana clusii*, *G. lutea*, *Geranium nodosum*, *Veratrum album*, ainsi que *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata*, *D. sambucina*, *D. sudetica*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Orchis mascula*, *O. ustulata*, *Traunsteinera globosa*. 18.VII.1963 (PD): *Ni. rhel* F; 12-21.VII.1964 (PD): *Ni. rhel* F; 24.VII.1966 (PD): *Ni. rhel* F; 25.VII.1971 (PD): ≈75 *Ni. rhel* F; 21.VII.1972 (PD): ≈50 *Ni. rhel* F; 10.VI.1973 (PD): ≈40 *Ni. aust* dF; 10.VIII.1973 (PD): ≈60 *Ni. rhel* ff-FR; 9.VII.1976 (PD): ≈30 *Ni. aust* ff-fff, ≈50 *Ni. rhel* dF-F; 20.VII.1977 (PD): ≈30 *Ni. rhel* dF-F; 1.VII.1978 (PD): ≈10 *Ni. aust* F-ff, ≈15 *Ni. rhel* B-ddF; 10.VI.1979 (PD): ≈30 *Ni. aust* dF; 31.VII.1979 (PD): ≈40 *Ni. rhel* ff; 15.VI.1982 (PD): ≈40 *Ni. aust* B-dF; 14.VI.1983 (PD): ≈30 *Ni. aust* B-dF; 10.VI.1997 (PD): ≈50 *Ni. aust* B-dF (2n=80, OG); 15.VI.1997 (OMG + J. HENNIKER): ≈50 *Ni. aust* F, ≈30 *Ni. rhel* ddF.
27. GL0307 Autrans, Charande, 1700 m. Pelouse alpine sur calcaire et lisière de sapinière avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata* s.l., *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera cordata*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 12.VII.1976 (PD): ≈10 *Ni. aust* ff-fff, ≈40 *Ni. rhel* F.

## Vercors, hauts plateaux sud et alentours

28. GK0476/7 Gresse-en-Vercors, Montagne de Gresse, entre la Fontaine de Bournet et les Terces, 1550-1600 m. Pelouse alpine où coulent quelques ruisselets avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza majalis*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. pallens*, *Traunsteinera globosa*. 11.VI.1983 (PD): ≈30 *Ni. aust* dF (\*). 10.VII.1997 (PD): ≈10 *Ni. aust* ff-FR (\*); ≈60 *Ni. rhel* F-ff.
29. GK0173 Gresse-en-Vercors, Grand Brisou, 1650-1670 m. Pelouse alpine calcaire avec *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 11.VI.1983 (PD): 1 *Ni. aust* dF (\*).
30. FK9767 Chichiliane, Jasse de Peyre Rouge, ≈1700 m. Pelouse alpine calcaire avec *Lilium martagon* et *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 18.VII.1976 (PD): 3 *Ni. corn* var. *bourneriasii* F (\*), ≈50 *Ni. rhel* dF-F; 9.VI.1979 (PD): 2 *Ni. aust* dF (\*).

31. FK9969/70 Gresse-en-Vercors, entre le Pas de Chattons et le Pas des Bachassons, 1830-1900 m. Pelouse alpine calcaire avec *Leontopodium alpinum*, *Lilium martagon*, ainsi que *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Leucorchis albida*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 28.VII.1966 (PD): *Ni. rhel* F; 27.VII.1971 (PD): ≈200 *Ni. rhel* dF; 22.VII.1972 (PD): ≈50 *Ni. rhel* F; 10.VI.1973 (PD): 5 *Ni. aust* dF (\*); 14.VIII.1973 (PD): ≈100 *Ni. rhel* ff-ff; 17.VII.1976 (PD): ≈20 *Ni. rhel* F; 23.VII.1978 (PD): ≈10 *Ni. aust* ff-ff (\*), ≈100 *Ni. rhel* dF-F; 9.VI.1979 (PD): 5 *Ni. aust* dF (\*).
32. FK9868 Gresse-en-Vercors, Roc Mazilier, ≈1900 m. Pelouse alpine calcaire avec *Lilium martagon* ainsi que *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 17.VII.1976 (PD): ≈10 *Ni. corn* var. *bourneriasii* (\*) F, ≈500 *Ni. rhel* dF-F; 23.VII.1978 (PD): ≈10 *Ni. aust* ff-ff (\*), ≈10 *Ni. corn* var. *bourneriasii* (\*) F, ≈100 *Ni. rhel* dF-F; 9.VI.1979 (PD): 7 *Ni. aust* dF (\*).
33. FK9771 Gresse-en-Vercors, entre la Fontaine de Gerland et Bonneveau, 1600-1650 m. Pelouse alpine calcaire entre bosquets avec *Aquilegia vulgaris*, *Lilium martagon*, *Polygonatum multiflorum*, *Tulipa silvestris* et *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 29.VII.1966 (PD): *Ni. rhel* F; 26.VII.1971 (PD): 2 *Ni. rhel* dF; 22.VII.1972 (PD): ≈10 *Ni. rhel* F; 10.VI.1973 (PD): 5 *Ni. aust* dF (\*); 14.VIII.1973 (PD): ≈50 *Ni. rhel* ff-FR; 15-18.VII.1976 (PD): ≈50 *Ni. rhel* F; 22.VII.1978 (PD): 1 *Ni. aust* ffF (\*) ≈50 *Ni. rhel* F; 9.VI.1979 (PD): 3 *Ni. aust* dF (\*); 14.VI.1982 (PD): 2 *Ni. aust* B-dF (\*).
34. FK9677 Saint-Andéol, Tiolache du Milieu, 1500-1540 m. Pelouse alpine sur calcaire dans clairière avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. pallens*. 12.VI.1983 (PD): ≈10 *Ni. aust* F-ff (\*).

## DRÔME (26)

Aucune donnée ne semble disponible pour des Nigritelles précoces dans ce département.

### Vercors, hauts plateaux sud

35. GK0261 Trécheny-Creyers, vallée du Combeau, entre la Fontaine des Prêtres et l'Abri de l'Essaure, 1500-1650 m. Pelouse alpine calcaire avec *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 12.VI.1983 (PD): pas de Nigritelle visible. 10.VI.1983 (PD): 1 *Ni. aust* dF (\*).
36. FK9860 Trécheny-Creyers, entre le Jardin du Roi et Rancou, ≈1800 m. Pelouse alpine calcaire avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 18.VII.1976 (PD): ≈20 *Ni. rhel* F; 14.VI.1982 (PD): 5 *Ni. aust* F (\*).
37. FK9475 Saint-Agnan-en-Vercors, Musillet, 1490-1510 m. Pelouse alpine calcaire dans clairière avec *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *O. pallens*. 12.VI.1983 (PD): 5 *Ni. aust* F-ff (\*).
38. FK9473 Saint-Agnan-en-Vercors, Gerland, 1500-1530 m. Pelouse alpine calcaire entre bosquets avec *Aquilegia vulgaris* et *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 22.VII.1978 (PD): 5 *Ni. aust* ff (\*), ≈10 *Ni. rhel* F (\*); 9.VI.1979 (PD): 1 *Ni. aust* dF (\*); 14.VI.1982 (PD): 1 *Ni. aust* B-dF (\*); 12.VI.1983 (PD): aucune Nigritelle visible.
39. FK9163 Saint-Agnan-en-Vercors, Rousset, Montagne de Beure, 1500-1540 m. Pelouse alpine calcaire avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*. 12.VI.1983 (PD): 2 *Ni. aust* ff (\*).

## HAUTES-ALPES (05)

Les ouvrages consacrés à la flore et aux orchidées des Hautes-Alpes (CHAS 1989, 1994) ne renseignent que *Nigritella nigra* subsp. *nigra* et *N. nigra* subsp. *corneliana*: E. CHAS, contacté, n'a pas pu nous indiquer de stations de Nigritelle précoce pour le département (comm. pers. à OG) (16).

### Queyras

40. LQ3155 Pierre Grosse, 1850-1920 m. Pelouse alpine très pentue parfois suintante avec *Fritillaria delphinensis* et *Coeloglossum viride*. 12.VI.1982 (PD): 3 *Ni. aust* dF-F (\*).
41. LQ2757 Sommet Bucher, 2000-2200 m. Pelouse alpine et bois clairs de *Larix decidua* avec *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Leucorchis albida*, *Orchis ovalis*, *Traunsteinera globosa*. 11.VI.1982 (PD): ≈10 *Ni. aust* dF-F (\*).

## ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE (04)

*Nigritella «nigra»* serait assez rare dans ce département, où aucune station de Nigritelle à floraison précoce n'aurait été signalée jusqu'à présent selon R. FASSINO, responsable de la cartographie (comm. pers à OG).

### Parpaillon

42. LQ1933 Saint-Paul, Intra (col de Vars), ≈1800 m. Pelouse alpine parfois humide avec *Anemone narcissifolia*, *Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*, *Pulsatilla vernalis*, *Trollius europaeus*, ainsi que *Dactylorhiza alpestris*, *D. sambucina*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *Traunsteinera globosa*. 11.VI.1982 (PD): 5 *Ni. aust* F (\*).

---

(16) Dans la publication où ils décrivent *N. nigra* subsp. *gallica*, E. et R. BREINER (1993) ne mentionnent aucune station pour ce taxon dans les Hautes-Alpes. Ils devaient cependant indiquer par la suite (comm. pers. à OG) qu'ils avaient noté la présence, au lac du Pontet, au Galibier et à l'Izoard, de plantes dont les caractères morphologiques se situaient entre ceux de *N. rhellicani* et ceux de *N. nigra* subsp. *gallica*.

De 1994 à 1997, l'un de nous (OG) a particulièrement prospecté cette région: 9.VII.1994 (MOG +, en partie, E. & R. BREINER) : secteurs du Lautaret, du Galibier et du Granon; 8 et 9.VII.1995 (MOG + G. & W. FOELSCHÉ) : secteurs du Lautaret, du Galibier et du Granon; 6 et 7.VII.1996 (MOG + G. & W. FOELSCHÉ): secteurs du Lautaret, du Galibier et de l'Izoard; 6.VII.1997 (MOG): secteurs du Lautaret et du Galibier.

Chaque fois, plusieurs centaines voire des milliers de *N. corneliana* et *N. rhellicani* ont été observés, ainsi que leur hybride, plusieurs *×Gymnigritella suaveolens* (*Gymnadenia conopsea*  $\times$  *Nigritella rhellicani*) et *×Gymnigritella truongae* (*Gymnadenia conopsea*  $\times$  *Nigritella corneliana*). Ont été aussi régulièrement trouvés des individus macroscopiquement proches de *N. austriaca* (par une couleur tendant davantage vers le rouge-brun et/ou par des labelles de taille relativement importante et/ou par une inflorescence plutôt hémisphérique ou en calotte). Mais il s'est avéré que les plantes les plus rouges, aux bractées inférieures bordées de petites dents triangulaires correspondaient à des hybrides de formule *N. corneliana*  $\times$  *N. rhellicani*, alors que celles dont les bractées inférieures sont munies de denticules aciculés, représentaient des formes divergentes de *N. rhellicani*, ainsi que l'ont confirmé jusqu'à présent tous les comptages chromosomiques effectués (avec pour résultat constant  $2n=40$ ).

Nous préférons donc, pour le moment, ne considérer que deux stations très probables pour le département, toutes deux situées dans le Queyras.

## ALPES-MARITIMES (06)

*Nigritella rhellicani* serait extrêmement rare dans ce département, selon J.-C. GACHET, responsable de sa cartographie (comm. pers à OG).

### Mercantour

43. LP6843 Saint-Martin-Vésubie, Madone de Fenestre, 1900-2000 m. Pelouse alpine avec *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis mascula*: 4.VII.1978 (PD): ≈10 *Ni. aust* F (\*); 1 *Ni. corn* B.

## Bibliographie

- ALMERS, L., NEWGER, K. & WENKER, D., 1996.- Die Gattung *Nigritella* - ein allgemeiner Überblick - sowie einige Funde in den Süd- und Ost-Alpen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **13**: 41-60.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R., 1989.- Die nomenklatorischen Typen der von Linnæus veröffentlichten Namen europäischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 355-700.
- BAYER, M., 1982.- Anleitung zur Praxis der Orchideenkartierung. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **14**: 125-137.
- BEAUVERD, G. & RUDIO, C., 1925.- Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. *Bull. Soc. Bot. Genève sér. 2*, **17**: 336-338.
- BLASCHKA, F., 1978.- Beobachtungen an Populationen der Gattungen *Gymnadenia* und *Nigritella* (Orchidaceae). *Oberhessische Naturwiss. Zeitsch.* **44**: 67-69.
- BREINER, E. & BREINER, R., 1993.- Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **25**: 467-487.
- BUTTLER, K. P., 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMUS, E. G. & CAMUS, A., 1921-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 133 pl., 559+72p. Lechevalier, Paris.
- CHAS, E., 1989.- Cartographie des Orchidées des Hautes-Alpes. *L'Orchidophile* **20**, supplément au n°90: 1-48.
- CHAS, E., 1994.- Atlas de la flore des Hautes-Alpes: 816p. Conservatoire Botanique de Gap-Charence, Gap.
- CORCELLE, J., 1989.- Cartographie des Orchidées de l'Ain. *L'Orchidophile* **20**, supplément au n° 88: 1-32.
- CORCELLE, J., 1991.- Les Orchidées des pays de l'Ain: 106p. Association pour la connaissance de la flore du Jura, Oyonnax.
- CRACRAFT, J., 1983.- Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* **1**: 159-187.
- CRACRAFT, J., 1987.- Species concepts and the ontology of evolution. *Biol. Philos.* **2**: 63-80.
- CRACRAFT, J., 1989.- Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation: 28-59 in OTTE, D. & ENDLER, J. A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- DELFORGE, P., 1992.- La Nigritelle des Picos de Europa (Espagne). *Natural. belges* **73** (Orchid. 5): 137-142.
- DELFORGE, P., 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P., 1995.- Europas Orkideer: 483p. G. E. C. Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (Orchidaceae). *Natural. belges* **72**: 99-101.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J., 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DRESSLER, R. L., 1993.- Phylogeny and classification of the orchid family: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- ENGEL, R., 1986.- Cartographie des Orchidées du Bas-Rhin et du Haut-Rhin. *L'Orchidophile* **17**, supplément au n° 73: 1-34.

- FOELSCH, G. & FOELSCH, W., 1997.- Les Nigritelles des Pyrénées, de la chaîne Cantabrique et du Massif Central: 1<sup>ère</sup> partie. *L'Orchidophile*, **28**: 111-116.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O., 1996.- Considérations sur *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD: histoire, variabilité et hybrides. *L'Orchidophile* **27**: 24-36.
- GERBAUD, O., 1996A.- Travaux récents et essai de synthèse sur le genre *Nigritella* RICH. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **13** (1995): 105-123.
- GERBAUD, O., 1996B.- Le genre *Nigritella* RICH. et sa répartition en France. *Rhône-Alpes Orchidées* **17**: 9-15.
- GOIRAN, A., 1883.- Nuova specie di Orchidaceae. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* **15**: 332-334.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R., 1986.- Statistische Untersuchungen an alpinen und skandinavischen Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 36-47.
- JACQUET, P., 1983.- Une répartition des Orchidées sauvages de France: 64p. *L'Orchidophile*, n° hors série (s. d.).
- JACQUET, P., 1988.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. 2<sup>ème</sup> éd. mise à jour: 75p. S. F. O. Éditeur, Paris.
- JACQUET, P., 1995.- Une Répartition des Orchidées Sauvages de France (3<sup>ème</sup> édition): 100p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- JACQUET, P., 1997.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. Mise à jour février 1997. *L'Orchidophile* **28** (125): I-VI.
- KERGUÉLEN, M., 1994.- Corrections et compléments à l'Index synonymique de la Flore de France. *Bull. Ass. Inform. appl. Bot.* **1**: 1-189.
- KIRSCHLEGER, F., 1857.- Flore d'Alsace et des contrées limitrophes: vol. II, p. 106.
- KLEIN, E., 1996.- Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (Orchidaceae - Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. *Phyton* **36**: 53-62.
- KLEIN, E. & DRESCHER, A., 1996.- *Nigritella nigra* (Orchidaceae - Orchideae) im Massif Central (Frankreich). *Phyton* **36**: 231-250.
- KLEIN, E. & KERSCHBAUMSTEINER, H., 1996.- Die Orchideen der Steiermark. Eine Ikonographie und Verbreitungübersicht: 148p. Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Referat Botanik, Graz.
- LANDWEHR, J., 1977.- Wilde orchideeën van Europa (2 vol.): 575p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J., 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe: 2 vol., 587p. Piantanida, Lausanne.
- RAVNIK, V., 1978.- Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Nigritella* RICH. IV *Nigritella lithopolitana* V. RAVNIK spec. nov. *Acta Bot. Croat.* **37**: 225-228.
- RECHINGER, K. & RECHINGER, L., 1906.- Beiträge zur Flora von Ober- und Mittelsteiermark. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm.* **42**: 142-169.
- RICHTER, K., 1890.- Plantae Europae I. Engelmann, Leipzig.
- SERVIER, J.-F. & HENNIKER, C. J., 1994.- Atlas des Orchidées du département de l'Isère: 169+68p. Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble, Grenoble.
- TEPPNER, H., 1996.- Adventitious Embryony in *Nigritella* (Orchidaceae). *Folia Geobot. Phytotax.* **31**: 323-331.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1985A.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae), inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. un zweier Neukombinationen. *Phyton* **25**: 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1985B.- *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* **25**: 317-326.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1990.- *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* s. str. *Phyton* **31**: 5-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E., 1993.- *Nigritella gabasiana* spec. nov., *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae), und deren Embryologie. *Phyton* **33**: 179-209.
- TEPPNER, H., KLEIN, E., DRESCHER, A. & ZAGULSKIJ, M., 1993.- *Nigritella carpatica* (Orchidaceae-Orchideae) - ein Reliktendemit der Ost-Karpaten. Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie. *Phyton* **34**: 169-187.
- TEPPNER, H. & STER, T., 1996.- *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine BUSCHMANN. *Phyton* (Austria) **36**: 277-294.
- TIMPE, W. & MRKVICKA, A. C., 1991.- Zur Unterscheidung von *Nigritella nigra* (L.) RCHB. fil. subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN und *Nigritella rhellicani* TEPPNER & KLEIN anhand makroskopischer Merkmale. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* **23**: 449-466.
- WETTSTEIN, R. VON, 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.».. *Ber. Deut. Bot. Ges.* **7**: 306-317 + 1 pl.
- ZAPALOWICZ, H. 1906. *Conspectus florae Galiciæ criticus*, 1. Cracoviæ.