

Gymnadenia, Gymnigritella ou Nigritella ? Comment classer la Gymnigritelle de Rune ?

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Gymnadenia, Gymnigritella or Nigritella ? How to classify the Rune's Gymnigritella ?* The genus *Nigritella* was created by RICHARD (1817) to separate the Vanilla Orchids from the *Gymnadenia*. However, on the basis of morphological analysis, REICHENBACH f. (1856), WETTSTEIN (1889) or SUNDERMANN (1980), among others, have concluded that the Vanilla Orchids are *Gymnadenia*. In 1997, phylogenetics based on nuclear ITS sequences has shown that the Vanilla Orchids (*Nigritella*) are nested within *Gymnadenia* and thus that *Nigritella* must be synonymized with *Gymnadenia* to achieve the monophyly of the latter. As further analysis, based on allozyme data, seemed not to have corroborated the nuclear ITS sequences analysis, numerous authors have carried on using *Nigritella* in spite of the existence of a newly described species joining up the 2 genera: *Gymnigritella runei*. If one considers that the Vanilla Orchids are part of the genus *Gymnadenia* in which they form the section *Nigritella* beside the section *Gymnadenia*, a new section must be created for *Gymnigritella runei* which possesses morphological and genetical characters from both *Gymnadenia* and *Nigritella*. It is described here as *Gymnadenia* sectio *Junctura* P. DELFORGE sect. nova.

Key-Words: *Orchidaceae, Gymnadenia, Nigritella, Gymnadenia* sectio *Gymnadenia, Gymnadenia* sectio *Nigritella, Gymnadenia* sectio *Junctura* sect. nova, *Gymnigritella runei* TEPPER & KLEIN. Taxonomy.

Le genre *Gymnadenia* a été créé par R. BROWN (in AITON 1813: 191), qui considérait cependant que la seule nigritelle reconnue à son époque, décrite par LINNÉ (*Satyrium nigrum* L. 1753), appartenait au genre *Habenaria* au même titre que *Pseudorchis albida* ou que *Coeloglossum viride* [respectivement sous les noms de *Habenaria nigra* (L.) R. BROWN, *H. albida* (L.) R. BROWN et *H. viridis* (L.) R. BROWN]. Quatre ans plus tard, RICHARD (1817) plaça *Pseudorchis albida* et *Coeloglossum viride* dans le genre *Gymnadenia* [respectivement sous les noms de *G. albida* (L.) L.C.M. RICHARD et de *G. viridis* (L.) L.C.M. RICHARD] et décrivit le genre *Nigritella* parce que, pensait-il après examens d'exsiccata, les nigritelles étaient pourvues d'une bursicule enveloppant plus ou moins complètement les viscidies de leurs pollinies tandis que les *Gymnadenia* ne possé-

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

Manuscrit déposé le 26.VIII.2011, accepté le 25.IX.2011.

daient pas de bursicules (d'où le nom de "glande nue" donné à ce genre par BROWN).

Comme d'autres botanistes, dont son père, REICHENBACH fil. (1851) accepta le genre *Nigritella*, puis se rendit compte, en examinant des plantes fraîches, que les nigritelles ne possédaient pas de bursicules et qu'elles étaient très proches, pour la plupart des caractères, des *Gymnadenia*. Il n'existait pas de différences, selon lui, entre les gynostèmes des deux genres: «Säulenbau von *Satyrrium nigrum* L. in keinem punkte auch nur entfernt von der *Gymnadenien* verschieden.» (REICHENBACH fil. 1856). En conséquence, il plaça la Nigritelle noire de LINNÉ, toujours la seule reconnue à l'époque, dans le genre *Gymnadenia* [*G. nigra* (L.) REICHENBACH fil.]. Plus tard, WETTSTEIN (1889) décrit une deuxième nigritelle qu'il plaça également dans le genre *Gymnadenia* (*G. rubra* WETTSTEIN). L'intégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia* a été également accepté notamment par SCHULZE (1894), RECHINGER et RECHINGER (1906), HAYEK (1933) ou encore SUNDERMANN (1975, 1980), mais dans leur très grande majorité, les botanistes du XX^e siècle ont préféré rassembler les nigritelles dans le genre *Nigritella*. C'est généralement dans ce genre que les descriptions de nouvelles espèces, sous-espèces ou variétés de nigritelles ont été faites au siècle passé (par exemple BEAUVERD 1925; RAVNIK 1978; TEPPNER & KLEIN 1985A, B, 1990, 1993; TEPPNER & STER 1996; FOELSCHÉ et al. 1998) ou que les nigritelles ont été présentées dans les articles spécialisés, les guides et les monographies.

Le débat a été relancé par les analyses moléculaires basées sur des séquences ITS de l'ADN ribosomal (BATEMAN et al. 1997, 2003; PRIDGEON et al. 1997). Le cladogramme le plus parcimonieux généré à partir des matrices résultant de ces analyses a montré que les 3 nigritelles prises en compte (*nigra* s. str., *rubra* et *austriaca*) formaient un clade très groupé qui se branchait au sein des *Gymnadenia*. Cette position des nigritelles dans les cladogrammes vient d'être à nouveau confirmée (STARK et al. 2011). Dans cette configuration, distinguer un genre *Nigritella* rend *Gymnadenia* paraphylétique, tandis que l'inclusion des nigritelles dans *Gymnadenia* rend ce genre monophylétique. Les réactions à ces travaux ont été diverses. Quelques auteurs ont plaidé pour le maintien de la ségrégation entre *Nigritella* et *Gymnadenia* en insistant explicitement sur la prééminence des caractères morphologiques ou chimiques qui doivent guider le systématicien dans ce cas (par exemple BREINER 1999; GRÜNANGER 1999, 2001; WUCHERPFENNIG 1999, 2002; BREINER & BREINER 2000; VÖTH 2000; BUTTLER 2001). D'autres auteurs ont acceptés la réintégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia* et ont procédé aux combinaisons nomenclaturales qui semblaient nécessaires (par exemple ERICSSON 1997; DELFORGE 1998), parfois cependant à contrecœur (TEPPNER & KLEIN 1998). D'autres enfin ont adopté une position plus indécise, présentant quelques nigritelles sous *Nigritella* et une autre sous *Gymnadenia* dans le même ouvrage (PRESSER 2002), ou décrivant une nouvelle espèce de nigritelle dans un des deux genres tout en annonçant qu'ils la transféreraient bientôt dans l'autre (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A, B; GERBAUD 1999).

De nouvelles études génétiques sur les nigritelles, basées cette fois sur les alloenzymes (HEDRÉN et al. 2000), aboutirent par deux fois à des «résultats assez décevants», c'est-à-dire qui confirmaient plus ou moins ceux de BATEMAN et al. (E. KLEIN, fide GERBAUD 2004: 17, note 5). Dans un troisième temps, quelques conclusions, formulées avec beaucoup de réserves, semblèrent indiquer que, par le biais de ces analyses, le cladogramme de BATEMAN et al. (1997) justifiant l'intégration des nigritelles dans *Gymnadenia* n'était, semble-t-il, plus confirmé et que donc, avec les seules différences morphologiques, il était encore possible de considérer que les nigritelles formaient un genre particulier: «Our data indicated that *Gymnadenia* and *Nigritella* may indeed be sister groups, and that it is not necessary to unite the genera in order to reflect the phylogenetic pattern. We regard the morphological differences between genera large enough to treat *Nigritella* as a separate genus. However, the findings by PRIDGEON & al. 1997 are thought-provocative and it should be of interest to perform extended studies on the relationship between the genera. In order to get more precise informations from allozyme data, it would be necessary to characterise other populations of *Gymnadenia* over the entire distribution area. It would also be necessary to examine the allozyme composition of a relevant outgroup and to perform strict cladistic analyses of these data» (HEDRÉN et al. 2000: 262-263). Malgré ces importantes réserves sur la validité de leurs conclusions, les auteurs de cette étude ont immédiatement transféré dans le genre *Nigritella* une nigritelle récemment décrite dans le genre *Gymnadenia* par deux d'entre eux (TEPPNER & KLEIN 1998) [= *N. dolomitensis* (TEPPNER & KLEIN) HEDRÉN, TEPPNER & KLEIN: HEDRÉN et al. 2000: 243]. Par ailleurs, les nombreuses et diverses analyses complémentaires qui semblaient nécessaires à HEDRÉN et al. (2000) pour affiner ou confirmer leurs conclusions n'ont toujours pas été effectuées 11 ans plus tard.

Beaucoup d'auteurs ont néanmoins continué à utiliser le genre *Nigritella* (par exemple KREUTZ 2004, PERKO 2004; VÖTH 2004; BAUMANN 2005; BAUMANN et al. 2006; WENKER 2007; GRIEBEL 2009), tout en acceptant parfois, paradoxalement, le genre *Anacamptis* élargi proposé par BATEMAN et al. (1997, 2003) où se cotoient des espèces aussi différentes par la morphologie et la caryologie que "*Orchis*" *coriophora*, "*Orchis*" *palustris* et "*Orchis*" *collina* (par exemple KREUTZ 2005, 2010; KRETZSCHMAR 2008; GRÜNANGER 2009; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Par ailleurs, pour marquer les différences qui séparent les nigritelles au sein des *Gymnadenia*, deux auteurs ont proposé de les rassembler dans un sous-genre *Nigritella* (O. GERBAUD & QUENTIN in GERBAUD 1999), puis dans une section *Nigritella* ("*Nigritellae*" O. GERBAUD & QUENTIN in BOURNÉRIAS & PRAT 2005) ⁽¹⁾.

(1) La combinaison du nom de genre *Nigritella* L.C.M. RICHARD 1817 au rang subgénérique a été effectuée correctement par GERBAUD (1999: 374). La combinaison au rang de section est boiteuse dans la mesure où le nom cité est «Section *Nigritellae* O. GERBAUD & P. QUENTIN» avec cependant un basionyme: «Basionyme: Subgenus *Nigritella* (L.C.M. RICHARD) O. GERBAUD & P. QUENTIN 1999 *Natural. belges* 80: 374.» à la suite duquel le basionyme correct n'apparaît que comme synonyme «[*Nigritella* L.C.M. RICHARD 1817 *Orch. Eur. Annot.*: 19, 26, 34.» (BOURNÉRIAS & PRAT 2005: 478). Le nouvel article 33.6 de l'ICBN₂₀₀₆ (MACNEILL et al. 2006) permet cependant de considérer que ces erreurs n'affectent pas la validité de cette combinaison. La citation correcte du nom de cette section est: *Gymnadenia* R. BROWN 1813 sectio *Nigritella* (L.C.M. RICHARD) O. GERBAUD & QUENTIN 2005. (ICBN₂₀₀₆: article 21.2).

Cependant, O. RUNE découvrait en 1961 en Laponie suédoise une nigritelle curieuse par la couleur bordeaux des fleurs et la morphologie, puisque le labelle est ouvert et les sépales latéraux étalés. Il l'identifia à "*Nigritella nigra*" (RUNE in CURRY-LINDAHL 1963). Lorsqu'ils furent en mesure d'étudier ce taxon sur le terrain, TEPPNER et KLEIN (1989) se rendirent compte qu'il ne s'agissait pas de *Gymnadenia nigra*, qui est triploïde ($2n=60$) et apomictique, mais d'un taxon allotétraploïde apomictique ($2n=80$) dont ils supposèrent que 60 chromosomes provenaient du pollen non réduit de *G. nigra* et 20 d'un gamète femelle normalement haploïde de *G. conopsea*. Cette hypothèse a été pleinement confirmée ultérieurement par l'analyse des isoenzymes (HEDRÉN et al. 2000). TEPPNER et KLEIN ont décrit ce taxon sous le nom de *Gymnigritella runei*, tout en reconnaissant que le placement de cette nouvelle espèce dans un nothogénère conçu pour rassembler les hybrides occasionnels non stabilisés entre *Gymnadenia* et *Nigritella* posait un problème taxonomique qu'ils se proposaient de discuter ultérieurement (TEPPNER & KLEIN 1989: 172). À ma connaissance, cette clarification n'a jamais été publiée.

Cependant, BREINER et BREINER (1996), ainsi qu'ERICSSON (1997), contestèrent, à tort, la nature hybridogène de cette espèce. Comme ce dernier auteur était partisan de l'intégration des nigritelles dans le genre *Gymnadenia*, il effectua la combinaison nécessaire pour placer la *Gymnigritella* de Rune dans ce genre [ERICSSON 1997: 142, = *Gymnadenia runei* (TEPPNER & KLEIN) ERICSSON].

La présence plus ou moins fréquente d'hybrides occasionnels non stabilisés entre espèces appartenant à deux genres différents est souvent un des arguments avancés, parfois péremptoirement, pour réunir ces genres. Cela a été notamment le cas pour justifier l'intégration d'*Aceras* dans *Orchis* (s. str.) ou celle de groupes d'*Orchis* s.l. dans un genre *Anacamptis* amplifié (par exemple BATEMAN et al. 1997; KRETZSCHMAR et al. 2007; KRETZSCHMAR 2008). Inversement, l'absence d'hybrides occasionnels avérés entre groupes d'espèces est un des arguments invoqués pour scinder un genre (par exemple la séparation *Orchis* s.str. — *Androrchis* par TYTECA & KLEIN 2008, 2009). Paradoxalement, l'existence de très nombreux hybrides occasionnels et d'une espèce hybridogène stabilisée entre *Gymnadenia* et *Nigritella* n'a pas poussé certains de ces auteurs à tirer des conséquences taxonomiques similaires, ce qui diminue certainement la cohérence systématique de leurs travaux. En effet, KLEIN et KRETZSCHMAR, par exemple, restent partisans de séparer *Gymnadenia* et *Nigritella*.

De même, considérer la *Gymnigritella* de Rune comme une espèce de *Nigritella* (KREUTZ 2004) ou une sous-espèce de *Nigritella nigra* (BAUMANN & LORENZ 2005; BAUMANN et al. 2006) n'est justifiable que dans un concept d'espèce morphologique très approximatif, qui ne tient pas compte de la part évidente qui provient de *Gymnadenia conopsea* dans le génotype et le phénotype de la *Gymnigritella* de Rune. WENKER (2007: 204) relève très bien cette inadéquation, tout en n'en tirant pas, lui non plus, les conséquences taxonomiques nécessaires: «Da DELFORGE alle Taxa zu *Gymnadenia* einordnet, ist in seinem Konzept der name *Gymnadenia runei* korrekt. BAUMANN und LORENZ kombinieren zu *Nigritella*

nigra subsp. *runei* um, KREUTZ zu *Nigritella runei*. Beide Kombinationen werden dem hybridogenen Charakter des Taxons nicht gerecht. Der Name *Gymnigritella runei* TEPFNER & KLEIN ist beizubehalten.» WENKER (2007: 204).

Si, comme GERBAUD et QUENTIN (in BOURNÉRIAS & PRAT 2005), on considère que le genre *Gymnadenia* doit être divisé en deux sections monophylétiques, *Gymnadenia* section *Gymnadenia* et *Gymnadenia* section *Nigritella*, il est tout aussi évident que, pour les raisons qui viennent d'être exposées, la *Gymnigritelle* de Rune ne peut appartenir ni à l'une, ni à l'autre section et que la cohérence systématique impose de définir une troisième section dans le genre, intermédiaire entre les deux premières, où cette espèce hybridogène pourrait être adéquatement placée. D'où la description:

Gymnadenia R. BROWN sectio *Junctura* P. DELFORGE sectio nova

Descriptio: Herba hybridae originis, Nigritellae habitu, sed flores cum sepalis lateralibus patulis et labelli parte basali valde aperta ut in *Gymnadeniarum* sectionis speciebus.

Description: Plante d'origine hybride, ayant l'aspect d'une nigritelle, mais fleurs avec les sépales latéraux étalés et la base du labelle largement ouverte, comme chez les espèces de la section des *Gymnadenia*.

Typus (hoc loco selectus): *Gymnigritella runei* TEPFNER & KLEIN, *Phyton* 29: 163 (1989).

Étymologie: *junctura*, æ: nom féminin signifiant jointure, assemblage. Allusion au fait que les espèces de cette section, actuellement monospécifique, ont une origine hybride qui joint ou assemble des caractères morphologiques et des chromosomes provenant d'une espèce de la section *Gymnadenia* et d'une espèce de la section *Nigritella*.

Bibliographie

- AITON, W.T. 1813.- Hortus Kewensis; or, a catalogue of the plants cultivated in the Royal botanic garden at Kew. By the late William Aiton. The second edition enlarged by William Townsend Aiton, gardner to his Majesty. vol 5: III+568p (*Orchidaceae*: 188-220). Longman, Hurst, Rees, Orme and Brown, London.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A.L. & CHASE, M.W. 2003.- Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BATEMAN, R.M., PRIDGEON, A.M., & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (*Orchidoideae*, *Orchidaceae*) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassifications to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana*. 12 (3): 113-143.
- BAUMANN, H. 2005.- *Nigritella* RICH.: 516 in BAUMANN, H., BLATT, H., DIERSSEN, K., DIETRICH, H., DOSTMANN, H., ECCARIUS, W., KRETZSCHMAR, H., KÜHN, H.-D., MÖLLER, O., PAULUS, H.F., STERN, W. & WIRTH, W.- Die Orchideen Deutschlands: 800p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & LORENZ, R. 2005.- Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *J. Eur. Orch.* 37: 705-743.
- BEAUVERD, G. 1925.- Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. *Bull. Soc. Bot. Genève sér.* 2 17: 336-338.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.

- BREINER, R. 1999.- Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* RCHB. fil., *Gymnadenia intermedia* PETERM. und der Gattung *Nigritella* L.C. RICH. *J. Eur. Orch.* **31**: 423-440.
- BREINER, E. & BREINER, R. 1996.- Auf der Suche nach der schönsten und der seltensten europäischen Orchidee (*Calypso bulbosa* und *Lysiella oligantha*). *Ber. Naturw. Ver. Schwaben* **100**: 31-41.
- BREINER, E. & BREINER, R. 2000.- Some new results of taxonomic research on *Nigritella nigra* s.l. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **14**: 77-80.
- BUTTLER, K.P. 2001.- Taxonomy of Orchidaceae tribus Orchidaea, a traditionnal approach. *J. Eur. Orch.* **33**: 7-32
- CURRY-LINDAHL, K. 1963.- Natur i Lappland 1. Bokförlaget Svensk Natur, Uppsala. [n.v.]
- DELFORGE, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (Orchidaceae). *Natural. belges* **79**: 251-256.
- ERICSSON, S. 1997.- Om brudkullan, *Gymnadenia runei*, och dess ursprung. *Sven. Bot. Tidskr.* **91**: 139-142.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1998.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD nouvelle espèce de France et d'Italie (communication provisoire). *L'Orchidophile* **29**: 177-178.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999A.- *Nigritella cenisia* FOELSCHÉ & GERBAUD. *J. Eur. Orch.* **31**: 441-494.
- FOELSCHÉ, G., FOELSCHÉ, W., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 1999B.- *Gymnadenia cenisia* (FOELSCHÉ & GERBAUD) FOELSCHÉ & GERBAUD, une Nigritelle de France et d'Italie. *L'Orchidophile* **30**: 235-240.
- GERBAUD, O. 1999.- Considérations sur les Nigritelles et les hybrides qu'elles forment entre elles. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 280, 372-386.
- GERBAUD, O. 2004.- Les Nigritelles diploïdes de France. Nouvelles observations et considérations taxonomiques. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* **9**: 10-26.
- GRIEBL, N. 2009.- Die Gattung *Nigritella* in Österreich. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **26**(1): 76-105.
- GRÜNANGER, P. 1999.- Ricente novità in materia di Nigritelle. *A.I.G.B.A. Notes* 1999: 16-20.
- GRÜNANGER, P. 2001.- Orchidacee d'Italia. *Quad. Bot. Ambientale Appl.* **11** ["2000"]: 3-80.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. II Castello, Milano.
- VON HAYEK, A. 1933.- Prodrum floræ peninsulæ Balcanicæ. *Fedde Repert., Beih.* **30**(3): 371-416 (Orchidaceae).
- HEDRÉN, M., KLEIN, E. & TEPPNER, H. 2000.- Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. *Phyton* **40**: 239-275.
- KRETZSCHMAR, H. 2008.- Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen: 285p. Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- KRETZSCHMAR, H., ECCARIUS, W. & DIETRICH, H. 2007.- The Orchid Genera *Anacamptis*, *Orchis*, *Neotinea*. Phylogeny, Taxonomy, Morphology, Biology, Distribution, Ecology and Hybridation: 544p. EchinoMedia, Bürgel (Germany).
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kretz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2005.- Korrekturen und Ergänzungen zum Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids, ISBN: 90-806626-4-X. *Eurorchis* **19**: 97-128.
- KREUTZ, C.A.J. 2010.- Ergänzungen zur Kenntnis der europäischen, mediterranen und vorderasiatischen Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **26**(2) ["2009"]: 25-61.
- KREUTZ, K. & ÇOLAK, A.H. 2009.- Türkiye Orkideleri – Botanik Özellikleri, Ekolojik İstekleri, Doğal Yayılış Alanları, Yaşam Tehditleri, Koruma Önlemleri: 848p. Rota Yayınları, İstanbul. [en turc]
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. 2006.- International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code, July 2005). *Regnum Vegetabile* **146**. A.R.G. Gantner Verlag KG.
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.

- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Aufl.: 374p. Nikol, Hamburg.
- PRIDGEON, A.M., BATEMAN, R.M., COX, A.V., HAPPEMAN, J.R. & CHASE, M.W. 1997.- Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana*. **12** (2): 89-109.
- 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.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1851.- Icones Florae Germanicae et Helveticae simul Pedemontanae, Lombardoveneticae, Istriacae, Dalmaticae, Hungaricae, Transsylvanicae, Borussicae, Danicae, Belgicae, Hollandicae, Alsaticae ergo Mediae Europae. Vol. XIII-XIV: 194p + 170pl. F. Hofmeister, Lipsiae.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1856.- Über *Nigritella* RICH. *Bonplandia* **4** (20/21): 320-321.
- RICHARD, L.C. 1817.- De orchideis Europaeis annotationes praesertim ad genera dilucidanda spectantes: 39+2p + 1 pl. A. Belin, Paris.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera-Untermhaus. Fr. Eugen Kuhler's Verlag, Berlin.
- STARK, Ch., MICHALSKI, S.G., BABIK, W., WINTERFELD, G. & DURKA, W. 2011.- Strong genetic differentiation between *Gymnadenia conopsea* and *G. densiflora* despite morphological similarity. *Plant Syst. Evol.* **293**: 213-226
- SUNDERMANN, H. 1975.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 2. Aufl.: 243p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora. 3. Aufl.: 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985A.- Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) inkl. *N. archiducis-joannis* spec. nov. und zweier Neukombinationen. *Phyton* **25**: 147-176.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1985B.- *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* **25**: 317-326.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1989.- *Gymnigritella runei* spec. nov. (Orchidaceae-Orchideae) aus Schweden. *Phyton* **29**: 161-173.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1990.- *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* s. str. *Phyton* **31**: 5-26.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1993.- *Nigritella gabasiana* spec. nov., *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae-Orchideae) und deren Embryologie. *Phyton* **33**: 179-209.
- TEPPNER, H. & KLEIN, E. 1998.- Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* (Austria) **38**: 220-224.
- TEPPNER, H. & STER, T. 1996.- *Nigritella buschmanniae* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae) und eine Biographie für Frau Adolfine BUSCHMANN. *Phyton* **36**: 277-294.
- TYTECA, D. & KLEIN, E. 2008.- Genes, morphology and biology - The systematics of *Orchidinae* revisited. *J. Eur. Orch.* **40**: 501-544.
- TYTECA, D. & KLEIN, E. 2009.- Genes, morphology and biology - The systematics of *Orchidinae* revisited: a reappraisal. *J. Eur. Orch.* **41**: 473-480.
- VÖTH, W. 2000.- *Gymnadenia*, *Nigritella* und ihre Bestäuber. *J. Eur. Orch.* **32**: 547-573.
- VÖTH, W. 2004.- Verbreitungskarten von in Österreich anzutreffenden *Gymnadenia*-, *Nigritella*-, *Gymnigritella*-, *Pseudadenia*- und *Pseuditella*-Arten (Orchidaceae). *Linzer Biol. Beitr.* **36**: 493-519.
- WENKER, D. 2007.- Die Gattung *Nigritella* - Rückkehr zu taxonomischer Stabilität. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **60**: 177-215.
- VON WETTSTEIN, R. 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.»». *Ber. Deut. Bot. Ges.* **7**: 306-317 + 1 pl.
- WUCHERPENNIG, W. 1999.- Gedanken zu einer Neuordnung der Gattung *Orchis* L. - Nachtrag. *J. Eur. Orch.* **31**: 329-346.
- WUCHERPENNIG, W. 2002.- *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **55**: 46-61.