

# Tautonymes et noms alternatifs, deux motifs rares d'invalidité du nom scientifique chez les orchidées d'Europe

par Pierre DELFORGE (\*)

**Abstract.** DELFORGE, P. - *Tautonyms and alternative names, two rare motives for scientific name invalidity in European Orchids.* The International Code of Nomenclature of Algae, Fungi and Plants (Shenzhen Code 2018) imposes many rules for the valid publication of new names. Are considered here invalidities of European Orchids scientific names due to (1) the use of tautonyms as species names (i.e. the specific epithet repeat exactly the generic name) and (2) the publication of alternative names (i.e. names accepted simultaneously for the same taxon by the same author and accepted as alternatives by that author in the same publication). For the tautonyms, the case *Corallorhiza* is exposed and the influence of the American Code of Botanical Nomenclature in this issue is evoked. The case of a quasi-tautonym, *Comperia comperiana*, is also considered. For the alternative names, three occurrences are taken into account: *Corallorhiza* versus *Rhizocorallon*, *Ophrys iricolor* subsp. *eleonorae* versus *O. iricolor* subsp. *maxima*, as well as, for the Vanilla Orchids, the problematic *Nigritella* versus *Gymnadenia*. In the latter case, the history of the controversy, the contribution of genetics and of morphology in understanding the problem as well as possible taxonomic solutions are discussed. Some authors, for more than 20 years, have been describing Vanilla Orchids in genus *Nigritella* while announcing that they will quickly transfer them to genus *Gymnadenia*. Although so far any names generated in this way are valid, this practice does not respect the spirit of the International Code of Nomenclature regarding alternative names.

**Key-Words:** Nomenclature, nomen invalidum, tautonyms, alternative names; Orchidaceae, *Comperia*, *Corallorhiza*, *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Ophrys iricolor*, *O. eleonorae*.

## Introduction

Dans de précédentes contributions, j'ai envisagé les principaux cas qui provoquent l'invalidité et l'illégitimité de noms scientifiques d'Orchidées (DELFORGE 2021A, 2021B, 2022). La présente note aborde des situations plus rares, qui ont pu ou qui pourraient entraîner des problèmes d'invalidité de noms scientifiques chez les orchidées d'Europe. Il s'agit des tautonymes et des noms alternatifs. La plupart des références aux prescriptions et recommandations du Code de Nomenclature qui seront citées sont celles de l'actuel Code International de Nomenclature des Algues, des Champignons

---

(\*) [www.orchidelforge.eu](http://www.orchidelforge.eu)

Communication mise en ligne le 11.IV.2022.

et des Plantes, dit "Code de Shenzhen" (TURLAND et al. 2018), dans sa version agréée bilingue anglais-français (LOIZEAU et al. 2019), ouvrage téléchargeable sur l'Internet (DOI: 10.5281/zenodo.2558315).

## 1. Les tautonymes

Le Code International de Nomenclature Zoologique permet les tautonymes, c'est-à-dire les binômes linnéens dans lesquels l'épithète répète à l'identique le nom de genre, par exemple *Giraffa giraffa* (VON SCHREBER, 1784) pour la Girafe d'Afrique australe, *Rattus rattus* (LINNAEUS, 1758) pour le Rat noir ou encore *Crex crex* (LINNAEUS, 1758) pour le Râle des genêts et *Pica pica* (LINNAEUS, 1758) pour la Pie bavarde. Les botanistes n'ont pas suivi les zoologues sur ce point.

Dans les *Lois de la Nomenclature Botanique*, adoptées lors du premier Congrès international de nomenclature de Paris (CANDOLLE 1867), il est recommandé, à l'Article 36.9°, d'éviter: «les noms qui forment pléonasme avec le sens du nom du genre». Dans les codes de nomenclature suivants, cette recommandation deviendra une obligation d'éviter les tautonymes qui ne peuvent être considérés comme valablement publiés. Par exemple, le Code de Sydney (VOSS et al. 1983: 105), stipule, dans son Article 23.4: «L'épithète spécifique ne doit pas répéter exactement le nom générique (tautonyme), qu'il y ait ou non addition d'un symbole transcrit». Cet Article 23.4 figure également dans l'actuel Code de Shenzhen (LOIZEAU et al. 2019): «L'épithète spécifique ne doit pas répéter exactement le nom de genre (une désignation formée par une telle répétition est un tautonyme)». Des exemples sont donnés: «Ex. 3. "*Linaria linaria*" et "*Nasturtium nasturtium-aquaticum*" sont des tautonymes et ne peuvent pas être valablement publiés. – Ex. 4. *Linum radiola* L. (Sp. Pl. : 281. 1753) lorsqu'il a été transféré à *Radiola* HILL ne peut pas être nommé "*Radiola radiola*", comme cela a été fait par KARSTEN (Deut. Fl. : 606. 1882), parce que cette combinaison est un tautonyme et ne peut pas être valablement publiée.» (LOIZEAU et al. 2019: 77).

Ce rejet des tautonymes peut entrer en conflit avec le principe de base des codes de nomenclature botanique successifs, à savoir la priorité à chaque rang du nom le plus ancien publié valablement, principe proposé pour la première fois par A.P. DE CANDOLLE (1813) dans sa *Théorie élémentaire de la Botanique*. Ce principe a été repris par son fils A. DE CANDOLLE (1867) dans les *Lois de la Nomenclature Botanique* qui constituent en fait le premier Code International de Nomenclature Botanique. Il est toujours essentiel dans l'architecture du Code de Shenzhen: «Principe IV: Chaque groupe taxonomique de délimitation, position et rang donnés ne peut porter qu'un seul nom correct, à savoir le plus ancien en conformité avec les Règles» (LOIZEAU et al. 2019: 3).

### *Corallorhiza*

Prenons par exemple l'espèce que nous appelons depuis des décennies *Corallorhiza trifida* (Fig. 1). Cette espèce a été décrite par LINNÉ sous le nom d'*Ophrys corallorhiza*, c'est-à-dire l'Ophrys à racine de corail (LINNAEUS 1753: 945) (Fig. 2). GAGNEBIN (1755: 61) a ensuite créé le genre *Corallorrhiza* pour cette espèce (Fig. 3). Le nom du genre créé par GAGNEBIN a fait l'objet



donc le premier nom légitime disponible, créé après celui de LINNÉ, *Corallorrhiza trifida* (CHÂTELAIN 1760), qu'il nous faut utiliser selon le Code International de Nomenclature. Notons cependant que pour être tout à fait

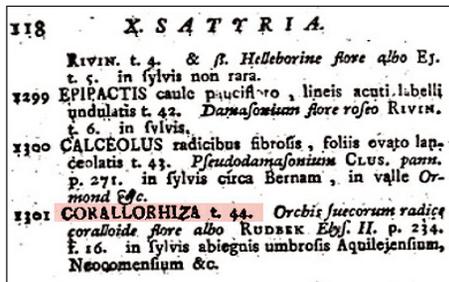


Fig. 4. Description de *Corallorrhiza*. HALLER, Nomenclator: 118, sp. 1301 (1769).

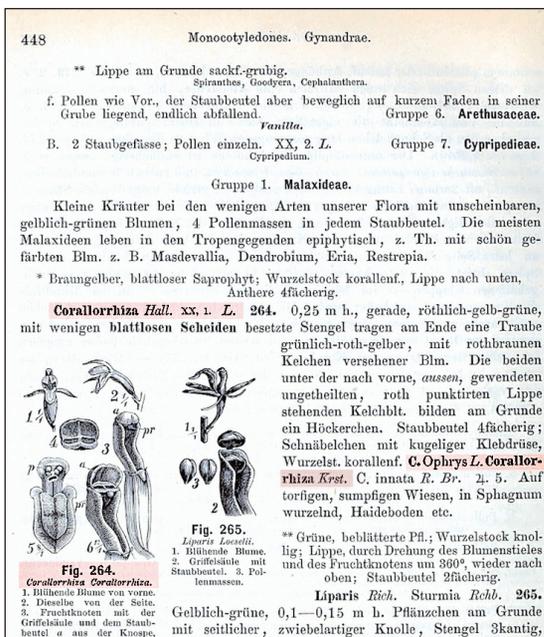


Fig. 5. *Corallorrhiza corallorrhiza* (L.) Krst. KARSTEN, Deutsche Flora: 448 (1883).

correcte du point de vue philologique, la graphie de ce nom de genre devrait être *Coralliorrhiza*, comme l'ont préconisé BECK (1890: 220) et FOURNIER (1946), parce que le corail, en grec, c'est *Κοράλλιον* (*Korallion*). BAUMANN et BAUMANN (1988: 65) ont aussi, un temps, opté pour cette graphie (cf. également TRAUTMANN 2014).

Cette mise au second plan du principe de priorité pour éviter les tautonymes n'a pas été acceptée par tous les botanistes. Ainsi KARSTEN (1880-1883), dans sa *Deutsche Flora*, va transférer l'espèce décrite par LINNÉ dans le genre *Corallorrhiza* HALLER<sup>(1)</sup> (Fig. 4). *Corallorrhiza corallorrhiza* (LINNAEUS) H. KARSTEN (Fig. 5) est un tautonyme et n'est donc pas valablement publié selon le Code International de Nomenclature.

En Amérique également, certains botanistes ont préféré qu'il n'y ait pas d'exception au principe de priorité. Ainsi MACMILLAN (1892A) va lui aussi transférer *Ophrys corallorrhiza* LINNAEUS dans le genre *Corallorrhiza* (Fig. 6) et présenter l'espèce sous le nom de *Corallorrhiza corallorrhiza* (LINNAEUS) dans sa Flore du bassin du Minnesota (MACMILLAN 1892B). *Corallorrhiza corallorrhiza* (LINNAEUS) MACMILLAN a ensuite été régulièrement employé par les botanistes

(1) En fait HALLER (1769: 118, espèce 1301) écrit *Corallorrhiza*, mais KARSTEN corrige en *Corallorrhiza*, graphie privilégiée aussi par GAGNEBIN (1755), comme nous venons de le voir.

d'Amérique du Nord. Ceux-ci avaient en effet créé leur propre code de nomenclature parce qu'ils n'étaient pas satisfaits des nombreuses exceptions aux règles acceptées lors du Deuxième Congrès International de Nomenclature Botanique tenu à Vienne en 1905 (BRIQUET 1906). Le "Philadelphia Code" (ARTHUR et al. 1904), devenu l'*American Code of Botanical Nomenclature* (ARTHUR et al. 1907) n'admettait pas d'exception au principe de priorité du plus ancien nom valablement publié, de sorte qu'il acceptait les tautonymes. Ce schisme de la plupart des botanistes américains vis-à-vis des règles internationales de nomenclature ne prit fin qu'en 1930, lors du Congrès International de Nomenclature de Cambridge (BRIQUET 1935; TURLAND 2019). À partir de cette date, les tautonymes furent à nouveau rejetés par tous les botanistes.

### Comperia

Remarquons encore qu'une orchidée européenne, *Himantoglossum comperianum* (STEVEN) P. DELFORGE, peut porter un nom valide qui est un quasi-tautonyme. Cette espèce (Fig. 7) a été décrite de Crimée par STEVEN (1829: 259) sous le nom d'*Orchis comperiana*, parce que le type avait été récolté par un colon français, C. COMPERE, dans sa vaste propriété qu'il avait baptisée 'Comperia'.

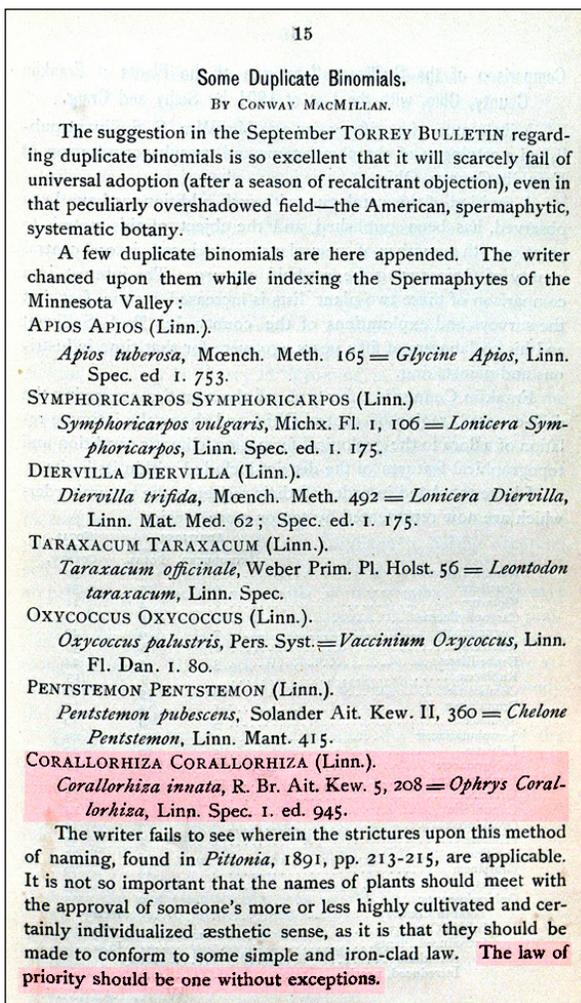


Fig. 6. *Corallorhiza corallorhiza* (Linn.) combinaison de MACMILLAN (1892: 15) qui crée également six autres tautonymes. Dans la dernière phrase, MACMILLAN écrit qu'il ne doit y avoir aucune exception à la règle de priorité.

Considérant que ce taxon était très original, KOCH (1849: 287) créa pour celui-ci le genre monospécifique *Comperia*, en nommant, de manière illégitime, *Comperia taurica* l'espèce décrite 20 ans auparavant par STEVEN. ASCHERSON et GRAEBNER (1907) transférèrent correctement *Orchis comperiana* dans le genre créé par KOCH, ce qui donne *Comperia comperiana* (STEVEN) ASCHERSON & GRAEBNER, un quasi-tautonyme considéré comme valide et qui est encore parfois utilisé (e.g. KREUTZ & ÇOLAK 2009; KREUTZ et al. 2018; GRIEBL & PRESSER 2021).



Fig. 7. *Himantoglossum comperianum*. Turquie, Antalya, 30.V.1990.

Photo P. DELFORGE

## 2. Les noms alternatifs

Selon le Code International de Nomenclature, «Lorsque, dès le 1<sup>er</sup> janvier 1953 inclus, deux ou plusieurs noms différents basés sur le même type sont acceptés simultanément pour le même taxon par le même auteur et acceptés comme alternatives par cet auteur dans la même publication (ainsi nommés noms alternatifs), aucun d'eux, s'il est nouveau, n'est valablement publié» (Code de Shenzhen, Article 36.3; LOIZEAU et al. 2019: 111).

### *Corallorrhiza* ou *Rhizocorallon* ?

Lorsque GAGNEBIN (1755: 61) a créé le genre *Corallorrhiza*, il a en fait présenté simultanément deux noms, «*Corallorrhiza* ou *Rhizocorallon*» (Fig. 3). Ces noms alternatifs pour le même taxon ont été publiés bien avant le 1<sup>er</sup> janvier 1953; ils sont donc tous les deux valides. FREUDENSTEIN a proposé la conservation de *Corallorrhiza* (avec cette orthographe, cf. supra) contre *Rhizocorallon*, parce que, depuis 1755, *Rhizocorallon* n'avait jamais été utilisé par les botanistes (FREUDENSTEIN 1996: 696).

### *Ophrys eleonora* et ses avatars nomenclatureaux

Plus récemment, dans un article sur les pollinisateurs d'*Ophrys* de Corse et de Sardaigne, PAULUS et GACK (1995) ont tenté de clarifier à leur manière le statut du taxon cyrno-sarde du groupe d'*Ophrys iricolor*, décrit sous le nom d'*Ophrys eleonora* par J. DEVILLERS-TERSCHUREN et P. DEVILLERS (in DELFORGE et

al. 1991) (Fig. 8). Considérant que ce taxon constitue plutôt une sous-espèce d'*O. iricolor*, PAULUS et GACK le nomment, par une combinaison nouvelle, *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO) PAULUS & GACK, en utilisant comme basionyme *O. fusca* f. *maxima* TERRACCIANO. Ce faisant, PAULUS et GACK n'ont pas vérifié si la forme décrite par TERRACCIANO (1910: 22) concerne bien le taxon du groupe d'*O. iricolor*. Conscients de cette lacune et au cas où *O. fusca* f. *maxima* TERRACCIANO ne représenterait pas l'*O. iricolor* cyrno-sarde, PAULUS et GACK (1995: 199) formalisent, pour le même taxon et à la même page, la combinaison *Ophrys iricolor* subsp. *eleonorae* (J. DEVILLERS-TERCHUREN & P. DEVILLERS) PAULUS & GACK (Fig. 9).



Fig. 8. *Ophrys eleonorae*. Italie, Sardaigne, Nuoro, 9.IV.1996.  
Photo P. DELFORGE

La publication simultanée de deux noms différents pour un même taxon (= noms alternatifs) semble rendre les deux combinaisons de PAULUS et GACK (1995) invalides, bien qu'en l'occurrence ces deux combinaisons ne

Der Name muß jetzt noch neu kombiniert werden:

*Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO 1910) H.F. PAULUS & C. GACK comb.nov.; Basionym: *Ophrys fusca* f. *maxima* TERRACCIANO, Bull. Soc. Bot. Ital. 1910, S. 22.

Im Falle der Nicht-Verfügbarkeit muß die Umkombination anders vorgenommen werden: *Ophrys iricolor* subsp. *eleonorae* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS) H.F. PAULUS & C. GACK comb.nov.; Basionym: *Ophrys eleonorae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991, Natural. Belg. 72: S.100.

Fig. 9. Combinaisons d'*Ophrys iricolor* subsp. *maxima* et d'*Ophrys iricolor* subsp. *eleonorae* faites simultanément par PAULUS & GACK (1995: 199) pour le taxon cyrno-sarde du groupe d'*O. iricolor*.

soient pas basées sur le même type. Cependant, PAULUS et GACK sont avertis que leur démarche nomenclaturale pose un problème et ils écrivent alors que leurs deux combinaisons sont illégitimes (PAULUS & GACK 1999: 361). Pour sortir de cet imbroglio, ils republient la combinaison *O. iricolor* subsp. *maxima* pour l'*O. iricolor* sarde et la combinaison *O. iricolor* subsp. *eleonorae* cette fois pour ce qui est, selon eux, l'hybride *O. iricolor* subsp. *maxima* × *O. lupercalis* (sub nom. *O. fusca*) (ibid.).

Cette nouvelle disposition semble elle aussi problématique. D'une part parce que le type utilisé par TERRACCIANO (1910: 22) pour *Ophrys fusca* f. *maxima* n'a toujours pas été examiné (s'agit-il d'*O. eleonorae* ou bien d'un autre taxon ?). D'autre part parce que, si *O. iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO) PAULUS & GACK et *O. iricolor* subsp. *eleonorae* (J. DEVILLERS-TERCHUREN & P. DEVILLERS) PAULUS & GACK sont des noms illégitimes, comme l'écrivent PAULUS et GACK, ces noms sont définitivement illégitimes et ne peuvent pas être réutilisés (Code de Shenzhen Art. 6.4: «Un nom qui selon ce Code était illégitime lors de sa publication ne peut devenir légitime ultérieurement) (cf. aussi DELFORGE 2021B).

Les assertions successives de PAULUS et GACK ont amené DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2000) à confirmer qu'en décrivant *Ophrys eleonora*, ils ont bien décrit le taxon cyrno-sarde du groupe d'*O. iricolor* et non un hybride de celui-ci avec *O. lupercalis* ou avec un autre membre du groupe d'*O. fusca*. Ils notent d'autre part que PAULUS et GACK n'ont pas examiné non plus le type d'*O. eleonora* et estiment avec raison que les démarches taxonomiques et nomenclaturales successives de PAULUS et GACK vis-à-vis de cette espèce constituée : «un cas relativement extrême de traitement cavalier du matériel-type» qui a abouti à une interprétation abusive et sans fondement (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000: 324).

## *Nigritella* ou *Gymnadenia* ?

### Historique

Lorsque BROWN a créé le genre *Gymnadenia* (in AITON 1813: 191), il considérait que la seule nigritelle reconnue à son époque, la Nigritelle noire, *Satyrium nigrum* LINNAEUS 1753, appartenait au genre *Habenaria* dans lequel il intégrait également *Pseudorchis albida* et *Coeloglossum viride*. Quatre ans plus tard, RICHARD (1817) plaça *Pseudorchis albida* et *Coeloglossum viride* dans le genre *Gymnadenia* mais décrivit le genre *Nigritella* pour la Nigritelle noire, parce qu'il pensait qu'elle était munie d'une bursicule enveloppant plus ou moins complètement les viscidies de ses pollinies tandis que les *Gymnadenia* ne possèdent pas de bursicule, d'où le nom de "glande nue" donné à ce genre par BROWN. RICHARD (1817: 34) redécrivit la Nigritelle noire sous le nom (superflu donc illégitime) de *Nigritella angustifolia*, tout en citant comme synonyme *Habenaria nigra* [(LINNAEUS) L.C.M. RICHARD].

REICHENBACH fil. (1851), comme beaucoup d'autres botanistes, accepta dans un premier temps le genre *Nigritella*. Mais il se rendit compte, en examinant des plantes fraîches, que les Nigritelles ne possèdent pas de bursicule et que, pour la plupart des caractères, elles sont très voisines des *Gymnadenia*. Il n'existe pas de différences, selon lui, entre les gynostèmes des deux genres: «Säulenbau von *Satyrium nigrum* L. in keinem punkte auch nur entfernt von der *Gymnadenien* verschieden.» (REICHENBACH fil. 1856). Il plaça donc dans le genre *Gymnadenia* la Nigritelle noire décrite par LINNÉ, la seule nommée à l'époque. Plus tard, WETTSTEIN (1889) décrivit une nigritelle qu'il plaça également dans le genre *Gymnadenia* (= *G. rubra* WETTSTEIN). L'intégration des Nigritelles dans le genre *Gymnadenia* a ensuite été acceptée notamment par SCHULZE (1894), RECHINGER et RECHINGER (1906), HAYEK (1933) ou encore SUNDERMANN (1975, 1980).

Cependant, de nombreux botanistes du XX<sup>e</sup> siècle, tenant compte de particularités morphologiques qui leur paraissent considérables, ont préféré rassembler les Nigritelles dans le genre *Nigritella* et 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).

Les premières analyses moléculaires consacrées aux orchidées d'Europe, basées sur des séquences ITS de l'ADN ribosomal (BATEMAN et al. 1997, 2003; PRIDGEON et al. 1997), ont montré que les trois nigritelles prises en compte dans ces travaux (i.e. *nigra*, *miniata* et *austriaca*) (Fig. 10) formaient un clade très groupé qui se branchait au sein des *Gymnadenia*, position confirmée ensuite par STARK et al. (2011). Dans cette configuration, distinguer un genre *Nigritella* rend évidemment *Gymnadenia* paraphylétique; si l'on tient à ce que *Gymnadenia* soit monophylétique, il faut y inclure les Nigritelles.



Fig. 10. *Gymnadenia austriaca*. Italie, Trentin-Haut-Adige, 10.VII.2012.

Photo P. DELFORGE

Les réactions à ces travaux ont été diverses. Quelques auteurs ont plaidé pour le maintien de la ségrégation qu'ils estiment traditionnelle entre *Nigritella* et *Gymnadenia* en insistant sur la prééminence des caractères morphologiques qui doivent guider le systématicien dans ce cas (e.g. BREINER 1999; GRÜNANGER 1999, 2001; WUCHERPFENNIG 1999, 2002; BREINER & BREINER 2000; VÖTH 2000; BUTTLER 2001). D'autres auteurs ont accepté d'intégrer des Nigritelles dans le genre *Gymnadenia* et ont procédé aux combinaisons nomenclaturales qui leur paraissaient nécessaires (par exemple ERICSSON 1997; DELFORGE 1998), parfois à contrecœur (TEPPNER & KLEIN 1998). D'autres enfin ont adopté une position plus indécise, présentant des nigritelles, tantôt sous *Nigritella*, tantôt sous *Gymnadenia*, dans la même publication (e.g. PRESSER 2002).

D'autres études génétiques sur les Nigritelles, basées cette fois sur les allo-enzymes (HEDRÉN et al. 2000), aboutirent par deux fois à des «résultats assez décevants» pour les tenants du genre *Nigritella*, c'est-à-dire qu'ils confirmaient ceux de BATEMAN et al. (E. KLEIN, fide GERBAUD 2004: 17, note 5). Mais ensuite, quelques conclusions formulées avec beaucoup de réserves, indiquèrent que le cladogramme de BATEMAN et al. (1997) justifiant l'intégration des Nigritelles dans *Gymnadenia* n'était plus totalement confirmé et que donc, avec les seules différences morphologiques, il était encore possible de considérer que les Nigritelles formaient un genre particulier, séparé de *Gymnadenia* (HEDRÉN et al. 2000: 262-263). Malgré les importantes réserves

d'HEDRÉN et al. sur la validité de leurs propres conclusions, beaucoup d'auteurs ont donc encore utilisé le genre *Nigritella* (e.g. KREUTZ 2004; PERKO 2004; VÖTH 2004; BAUMANN 2005; BAUMANN et al. 2006; WENKER 2007; GRIEBL 2009, 2013; GRÜNANGER 2016).

Plus récemment, enfin, de nouvelles analyses génétiques et moléculaires ont semblé donner des arguments aux partisans d'un genre *Nigritella* (HEDRÉN et al. 2018; BANDRUD et al. 2019). Cependant, leurs auteurs reconnaissent que leurs travaux ont, jusqu'à présent, donné autant d'arguments pour intégrer les Nigritelles dans *Gymnadenia* que pour les séparer dans un autre genre: «So far, molecular phylogenetic studies have either given support for the inclusion of *Nigritella* in *Gymnadenia*, or for their separation as different genera.» (BANDRUD et al. 2019: 21).

### **Que peut nous apprendre la morphologie dans le genre *Gymnadenia* ?**

Suivant les techniques et les algorithmes utilisés, les analyses génétiques et moléculaires donnent donc des résultats paraissant contradictoires pour le statut des Nigritelles. Les particularités morphologiques de celles-ci, considérées globalement et non cladistiquement, servent de dernier argument pour maintenir un genre *Nigritella* séparé de *Gymnadenia*. Comment ces particularités morphologiques peuvent-elles être interprétées?

Il est clair que, dans le genre *Gymnadenia* (Nigritelles comprises), comme dans le genre *Platanthera* (BATEMAN et al. 2013), «se manifeste une certaine tendance à la pédomorphose, c'est-à-dire au maintien et à la conservation, dans la plante et la fleur totalement développées, de caractères qui ne sont normalement que transitoires dans la plantule et dans le bouton floral. Cette aptitude à la pédomorphose est un des moteurs de la spéciation dans le genre.» (DELFORGE 2021C: 82; cf. BOX et al. 2008; BOX & GLOVER 2010).

Dans la stature de la plante, la pédomorphose peut se marquer par la réduction de la hauteur de la hampe florale chez l'individu adulte, ce qui donne une inflorescence très compacte, caractéristique chez les Nigritelles. Dans la morphologie florale, la pédomorphose peut se marquer notamment:

1. par la résupination incomplète de la fleur, qui reste inclinée (*Gymnadenia odoratissima*, *G. frivaldii*), ou par l'absence de résupination, maintenant le labelle tourné vers le haut comme dans le bouton floral, à l'instar des Nigritelles;

2. par la réduction de la taille générale de la fleur: classés par taille décroissante des fleurs: *Gymnadenia conopsea*, *G. odoratissima*, *G. frivaldii* et enfin les Nigritelles;

3. par la réduction de la longueur de l'éperon, long chez *Gymnadenia conopsea*, plus court chez *G. odoratissima*, très court chez *G. frivaldii*, minuscule chez les Nigritelles (BOX et al. 2008).

### **Un problème systématique, plusieurs solutions**

Par ailleurs, le maintien d'un genre *Nigritella* présente d'autres inconvénients, cette fois d'ordre systématique. En effet, «il existe une espèce scandinave stabilisée, *Gymnadenia runei* (TEPPNER & E. KLEIN) ERICSSON, d'origine hybride entre la Nigritelle noire

(*G. nigra*) et *G. conopsea*. Admettre le genre *Nigritella* oblige à créer un troisième genre, *Gymnigritella*, pour classer cette espèce, ce qui indique vraisemblablement que le genre *Gymnadenia* est divisé artificiellement en trois genres» (DELFORGE 2021c: 82; cf aussi DELFORGE 2011).

Pour prendre en compte les différences morphologiques qui séparent les Nigritelles au sein des *Gymnadenia*, deux auteurs ont proposé de les rassembler, soit dans un sous-genre *Nigritella* (O. GERBAUD & QUENTIN in GERBAUD 1999), soit dans une section *Nigritella* ("*Nigritellae*" O. GERBAUD & QUENTIN in BOURNÉRIAS & PRAT 2005). J'ai adopté cette dernière solution et considéré que les Nigritelles formaient une section au sein du genre *Gymnadenia* (DELFORGE 2012, 2016, 2021c).

### ***Nigritella* et *Gymnadenia*, alternativement et plusieurs fois**

Cependant, quelques auteurs, fort impliqués dans la description de nigritelles depuis de nombreuses années, les publient d'abord dans le genre *Nigritella*, puis, méthodiquement, les déplacent ensuite plus ou moins rapidement dans le genre *Gymnadenia*.

Ainsi, *Nigritella cenisia* G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD, espèce décrite par deux fois (FOELSCHÉ et al. 1998, 1999A), deviendra assez rapidement, par deux fois également, *Gymnadenia cenisia* (G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD) G. FOELSCHÉ, W. FOELSCHÉ, M. GERBAUD & O. GERBAUD (FOELSCHÉ et al. 1999B, 1999C).

La première description de *Nigritella cenisia* tient en une page. Elle est valide, mais considérée par ses auteurs eux-mêmes comme provisoire (FOELSCHÉ et al. 1998). La seconde description de *N. cenisia* (FOELSCHÉ et al. 1999A) est plus ample et très argumentée; elle se termine par un post-scriptum en petits caractères: «Notre manuscrit était déjà achevé lorsque nous avons eu connaissance du travail suivant: TEPPNER, H. & E. KLEIN (1998): Etiam atque etiam, *Nigritella* versus *Gymnadenia*: Neukombinationem und *Gymnadenia dolomitensis* spec. nova (Orchidaceae-Orchideae). *Phyton* (Austria) 38: 220-224. Pour des raisons techniques et personnelles nous n'avons pu modifier à temps notre article; nous souhaitons toutefois suivre l'exemple de ces auteurs et procéder à temps, dans un des prochain [sic] numéros de l'Orchidophile, à la recombinaison (malheureusement nécessaire) de notre taxon sous *Gymnadenia cenisia*» (FOELSCHÉ et al. 1999A: 492).

Nous sommes ici dans un cas de figure illustré par deux exemples du Code de Shenzhen à propos des noms alternatifs:

«Article 36.3. Ex. 11. Les espèces de *Brosimum* Sw. décrites par DUCKE (dans *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 3: 23-29. 1922) ont été publiées avec des noms alternatifs sous *Piratinera* AUBL. ajoutés en note de bas de page (pp. 23-24), dans laquelle DUCKE indiquait l'acceptabilité de ces noms sous le *American Code* concurrent (alternatif). La publication des deux ensembles de noms est valide parce qu'elle a été effectuée avant le 1<sup>er</sup> janvier 1953.

Ex. 12. "*Euphorbia jaroslavi*" (POLJAKOV dans *Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR* 15: 155. 1953) a été publié avec une désignation alternative, "*Tithymalus jaroslavi*". Aucune n'a été valablement publiée» (LOIZEAU et al. 2019: 111).

Comme la publication de *Nigritella cenisia* est postérieure au 1<sup>er</sup> janvier 1953, *Nigritella cenisia* et *Gymnadenia cenisia* pourraient être considérés comme des noms alternatifs, donc invalides, au vu de la seule seconde description (FOELSCHÉ et al. 1999A), s'il n'y avait eu la courte publication "provisoire" antérieure où *Nigritella cenisia* avait été brièvement décrit sans allusion au genre *Gymnadenia* (FOELSCHÉ et al. 1998).

Il reste que ces auteurs, s'ils respectent ici (de justesse) la lettre du Code International de Nomenclature, n'en respectent pas l'esprit parce que, depuis près de 25 ans maintenant, pour chacune de leur description de nigritelle nouvelle, c'est d'abord le genre *Nigritella* qui est choisi, puis, les mêmes auteurs, "fidèles à leurs convictions"<sup>(2)</sup>, transfèrent ensuite le taxon dans le genre *Gymnadenia*. C'est le cas notamment pour *Nigritella minor* (FOELSCHÉ & ZERNIG 2007), *N. bicolor* (FOELSCHÉ 2010), *N. hygrophila* (FOELSCHÉ & HEIDTKE 2011), *N. kossutensis* et *N. ravnikii* (FOELSCHÉ et al. 2017), *N. graciliflora* (FOELSCHÉ 2018), ainsi que pour *N. karawankarum* (FOELSCHÉ et al. 2018). Ces taxons deviennent ensuite, combinés souvent par les mêmes parrains, respectivement *Gymnadenia minor* (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011; GERBAUD 2011)<sup>(3)</sup>, *G. bicolor* (GERBAUD 2010, 2011)<sup>(4)</sup>, *G. hygrophila* (GERBAUD & FOELSCHÉ 2011; GERBAUD 2011)<sup>(5)</sup>, *G. kossutensis* et *G. ravnikii* (GERBAUD et al. 2018), *G. graciliflora* (GERBAUD 2019A, B)<sup>(6)</sup>, ainsi que *G. karawankarum* (GERBAUD 2019A, B)<sup>(7)</sup>.

Il est raisonnable d'espérer que des spécialistes, descripteurs de nombreuses nigritelles à partir de travaux minutieux, sachent, après un quart de siècle de publications, à quel genre leurs orchidées favorites appartiennent. Cela

---

(2) Cette "justification" revient depuis près de 25 ans comme un leitmotiv lors des combinaisons amenant au genre *Gymnadenia* les nigritelles décrites dans le genre *Nigritella*. Par exemple: «Cependant, fidèle à nos convictions, il nous semble légitime, en accord d'ailleurs avec Wolfram FOELSCHÉ et Roland WÜEST, de ramener [sic] ces nouveaux taxons dans le genre *Gymnadenia*» (GERBAUD et al. 2018: 46).

(3) Le transfert de *Nigritella minor* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière invalide par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011) qui n'ont pas cité correctement la référence de la publication du basionyme. Cette erreur rendait la combinaison invalide. Une rectification a ensuite été publiée (GERBAUD 2011).

(4) Le transfert de *Nigritella bicolor* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière invalide par GERBAUD (2010), qui n'a pas cité de basionyme. Cette omission rendait la combinaison invalide. Une rectification a ensuite été publiée (GERBAUD 2011).

(5) Le transfert de *Nigritella hygrophila* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière incomplète par GERBAUD et FOELSCHÉ (2011), qui n'ont pas précisé la page où est publié le basionyme. Cette omission rendait la combinaison invalide. Une rectification a ensuite été publiée (GERBAUD 2011).

(6) Le transfert de *Nigritella graciliflora* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière incomplète par GERBAUD (2019A), qui n'a pas cité l'auteur du basionyme avant les noms des parrains de la combinaison nouvelle. Cette omission rendait vraisemblablement la combinaison invalide. Une rectification a ensuite été publiée (GERBAUD 2019B).

(7) Le transfert de *Nigritella karawankarum* dans le genre *Gymnadenia* a été effectué de manière incomplète par GERBAUD (2019A), qui n'a pas cité les auteurs du basionyme avant les noms des parrains de la combinaison nouvelle. Cette omission rendait vraisemblablement la combinaison invalide. Une rectification a ensuite été publiée (GERBAUD 2019B).

permettrait notamment d'éviter une surcharge de la nomenclature par des noms qui sont alternatifs, en fait sinon en droit. Cette présomption est peut-être trop optimiste. En effet, ces mêmes auteurs ont encore participé récemment à plusieurs descriptions d'espèces, de variétés et d'hybrides dans le genre *Nigritella* (FOELSCHÉ et al. 2020; WÜEST et al. 2020; KREUTZ et al. 2021). On peut donc prévoir la publication prochaine, par les mêmes auteurs, d'une nouvelle salve de combinaisons de ces taxons dans le genre *Gymnadenia*.

Sans attendre la formalisation de cette démarche, deux de ces auteurs ont récemment présenté dans un article deux nigritelles de Roumanie, l'une sous le nom de *Gymnadenia carpatica* et l'autre sous le nom de *Nigritella suceveana* (GERBAUD & GERBAUD 2021). Une curieuse conception de la cohérence en systématique...

## 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, gardener to his Majesty. vol 5: iii+568p. Longman, Hurst, Rees, Orme and Brown, London.
- ARTHUR, J.C., BARNHART, J.H., BRITTON, N.L., BROWN, S., CLEMENTS, F.E., COOK, O.F., COULTER, J.M., COVILLE, F.V., EARLE, F.S., EVANS, A.W., HAZEN, T.E., HOLLICK, A., HOWE, M.A., KNOWLTON, F.H., MOORE, G.T., MORRIS, E.L., MURRILL, W.A., RUSBY, H.H., SHEAR, C.L., TRELEASE, W., UNDERWOOD, L.M., WHITE, D. & WIGHT, W.F. 1904. Code of Botanical Nomenclature. *Bull. Torrey Bot. Club* **31**: 249-261.
- ARTHUR, J.C., BARNHART, J.H., BRITTON, N.L., CLEMENTS, F.E., COOK, O.F., COVILLE, F.V., EARLE, F.S., EVANS, A.W., HAZEN, T.E., HOLLICK, A., HOWE, M.A., KNOWLTON, F.H., MOORE, G.T., RUSBY, H.H., SHEAR, C.L., UNDERWOOD, L.M., WHITE, D. & WIGHT, W.F. 1907. American Code of Botanical Nomenclature. *Bull. Torrey Bot. Club* **34**: 167-178.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. 1907.- Synopsis der Mitteleuropäischen Flora III (Monocotyledones). Engelmann, Leipzig.
- BANDRUD, M.K., PAUN, O., LORENZ, R., BAAR, J., HEDRÉN, M. 2019.- Restriction-site associated DNA sequencing supports a sister group relationship of *Nigritella* and *Gymnadenia* (Orchidaceae). *Mol. Phylog. Evol.* **136**: 21-28.
- 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.
- BATEMAN, R.M., RUDALL, P.J. & MOURA, M. 2013.- Systematic revision of *Platanthera* in the Azorean archipelago: not one but three species, including arguably Europe's rarest orchid. *PeerJ*: 1-86; DOI 10.7717/peerj.218.
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H. 1988.- Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Epipactis* ZINN im Mittelmeergebiet. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **20**: 1-68.
- 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.
- BEAUVERD, G. 1925.- Le polymorphisme du *Nigritella nigra* (L.) RCHB. *Bull. Soc. Bot. Genève sér.* **2** 17: 336-338.

- BECK VON MANNAGETTA, G.R. 1890. – Flora von Nieder-Österreich. Handbuch zur Bestimmung, Vol. 1: vi+430p. C. Gerold's Sohn. Wien.
- BOBOCEA, M.-M., GERBAUD, O. & KREUTZ, K. 2021.- *Nigritella suceveana* C.A.J. KREUTZ, M.M. BOBOCEA & O. GERBAUD, spec. nov. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* 21 (44): 35-36.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BOX, M.S. & GLOVER, B.J. 2010.- A plant developmentalist's guide to paedomorphosis: reintroducing a classic concept to a new generation. *Trends Plant Sci.* 15 (5): 241-246.
- BOX, M.S., BATEMAN, R.M., GLOVER, B.J. & RUDALL, P.J. 2008.- Floral ontogenic evidence of repeated speciation via paedomorphosis in subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 157: 429-454.
- BREINER, R. 1999.- Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den *Orchidaceae*. Am Beispiel von *Orchis stevenii* RICH. fil., *Gymnadenia intermedia* PETERM. und der Gattung *Nigritella* L.C. RICH. *J. Eur. Orch.* 31: 423-440.
- BREINER, E. & BREINER, R. 2000.- Some new results of taxonomic research on *Nigritella nigra* s.l. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* 14: 77-80.
- BRIQUET, J. 1906.- Règles Internationales de la Nomenclature Botanique adoptées par le Congrès International de Botanique de Vienne 1905: 99p. Gustav Fischer, Jena.
- BRIQUET, J. 1935.- International Rules of Botanical Nomenclature: Adopted by the International Botanical Congresses of Vienna, 1905, and Brussels, 1910; Revised by the International Botanical Congress of Cambridge, 1930: 151p. Gustav Fischer, Jena.
- BUTTLER, K.P. 2001.- Taxonomy of *Orchidaceae* tribus *Orchidaea*, a traditional approach. *J. Eur. Orch.* 33: 7-32
- DE CANDOLLE, A. 1867.- Lois de la Nomenclature botanique adoptées par le Congrès international de Botanique tenu à Paris en août 1867 [...]: 64p. H. Georg Éditeur, Genève et Bâle; J.-B. Baillièrre et fils, Paris.
- DE CANDOLLE, A.P. 1813.- Théorie élémentaire de la Botanique ou exposition des Principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les Végétaux: 500+37p. Déterville, Paris.
- CHÂTELAIN, J.J. 1760. – Specimen inaugural de *Corallorhiza* quod jussu et autoritate [sic] gratiosi medicorum ordinis pro summis in inclyta rauracorum Universitate honoribus et privilegiis doctoralibus legitime obtinendis publice defendet Joan. Jacob. Châtelain. Neostadiensis as diem 13 Mai MDCCCLX: 15p. H.L.Q.S. [Basel].
- DELFORGE, P. 1998.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au genre *Gymnadenia* (*Orchidaceae*). *Natural. belges* 79: 251-256.  
[www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/NB1998Gymnadenia.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/NB1998Gymnadenia.pdf)
- DELFORGE, P. 2011.- *Gymnadenia*, *Gymnigritella* ou *Nigritella*? Comment classer la *Gymnigritelle* de Rune? *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 117-123.  
[www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/24%20P/24%20Sect%20Junct.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/24%20P/24%20Sect%20Junct.pdf)
- DELFORGE, P. 2021A.- À propos de quelques noms invalides d'Orchidées. *Orchidelf. Comm.* 1: 1-16. [www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/Comm1.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/Comm1.pdf)
- DELFORGE, P. 2021B.- À propos de quelques noms illégitimes d'orchidées d'Europe. *Orchidelf. Comm.* 3: 1-9. [www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/Comm3.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/Comm3.pdf)
- DELFORGE, P. 2021C.- Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 3<sup>e</sup> éd.: 352p. Les guides Delachaux, Delachaux et Niestlé, Paris. [www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/Pga3.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/Pga3.pdf)
- DELFORGE, P. 2022.- *Ophrys truncata* et les autres noms illégitimes d'Orchidées créés par l'abbé DULAC. *L'Orchidophile* 53 (233): 149-154.  
[www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/orch233\\_Dulac.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/orch233_Dulac.pdf)
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* 72: 99-101.  
[www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF\\_P19/0\\_nonNS\\_PDF/NB1991combnov.pdf](http://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF_P19/0_nonNS_PDF/NB1991combnov.pdf)
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000.- Le type d'*Ophrys eleonorae*. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 323-330 + 4 figs.
- 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.
- FOELSCHÉ, W. 2010.- *Nigritella bicolor*, ein neues apomiktisches Kohlröschen der Alpen, des Diraischen Gebirges und der Karpaten. *J. Eur. Orch.* **42**: 31-82.
- FOELSCHÉ, W. 2018.- *Nigritella graciliflora* das Schmalblütige Kohlröschen, eine weitere apomiktische Sippe des Trenchtlings in der Hochschwabgruppe. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **35**(1): 153-170.
- FOELSCHÉ, W., FOELSCHÉ, G., WÜEST, R., MERZ, E., GERBAUD, M., GERBAUD, O., KREUTZ, C. & KREUTZ, K. 2020.- *Nigritella carniolica* und *Nigritella lithopolitanica* var. *luciae*, *Nigritella hygrophila* var. *pauciflora* und drei neue Hybriden von der slowenischen Seite der Koschuta. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **37**(2): 140-187.
- FOELSCHÉ, W. & HEIDTKE, U.H.J. 2011.- *Nigritella hygrophila* spec. nov. und die roten Kohlröschen am Pordojoch in den östlichen Dolomiten. *J. Eur. Orch.* **43**: 131-160.
- FOELSCHÉ, W., WÜEST, R., DOLINAR, B., DAKSKOBLER, I. & PAUSIG, I. 2017.- *Nigritella kossutensis* und *Nigritella ravnikii*, zwei neue diploide Arten auf der slowenischen Seite der Karawanken. *J. Eur. Orch.* **49**: 473-550.
- FOELSCHÉ, W., WÜEST, R., MERZ, E., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 2018.- *Nigritella lithopolitanica* und *Nigritella karawankarum* spec. nov., das Steiner-alpen-Kohlröschen und das neue Karawanken-Kohlröschen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **35**(1): 47-121.
- FOELSCHÉ, W. & ZERNIG, K. 2007.- *Nigritella minor* sp. nova (Orchidaceae), ein neues Kohlröschen aus der Steiermark. *Joannea Bot.* **6**: 5-22.
- FOURNIER, P. 1946.- Les quatre flores de la France, Corse comprise (Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale). Manuel botanique d'excursions de l'étudiant, du touriste, de l'amateur, du spécialiste: 1091p. Paul Lechevalier, Paris.
- FREUDENSTEIN, J. V., 1996. - (1260) Proposal to conserve the name *Corallorhiza* GAGNEBIN (Orchidaceae) with a conserved spelling. *Taxon* **45** (4): 695-696.
- GAGNEBIN, A. 1755.- Observations faites sur le système des auteurs [sic] de botanique et sur l'*Ophris* [sic] *minima* C.B. *Acta Helv. Phys.-Math.* **2**: 56-75.
- GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 2021.- Observations d'orchidées, dans le nord-est de la Roumanie début juillet 2021. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **21** (44): 37-42.
- GERBAUD, M., GERBAUD, O., LAMAURT, C. & LAMAURT, G. 2018.- Quelques observations d'orchidées en Slovénie, notamment du genre *Gymnadenia*, début juillet 2017. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **18** (37): 34-46.
- 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. S.F.O. Rhône-Alpes* **4** (9): 10-26.
- GERBAUD, O. 2010.- *Gymnadenia bicolor* (W. FOELSCHÉ) O. GERBAUD. comb. nov. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **10** (22): 69.
- GERBAUD, O. 2011.- Combinaisons nouvelles dans le genre *Gymnadenia*: une mise au point. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **11** (24): 23.
- GERBAUD, O. 2019A.- Présentations, avec recombinaisons sous *Gymnadenia*, de deux nigritelles décrites récemment d'Autriche. *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **19** (39): 33-35.
- GERBAUD, O. 2019B.- Rectificatif des «Présentations, avec recombinaisons sous *Gymnadenia*, de deux nigritelles décrites récemment d'Autriche». *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **19** (40): 79.
- GERBAUD, O. & FOELSCHÉ, W. 2011.- *Gymnadenia xjabornikana*, l'hybride entre *Gymnadenia bicolor* et *Gymnadenia rhellicani* (avec aussi deux nouvelles combinaisons). *Bull. S.F.O. Rhône-Alpes* **11**(23): 29-33.
- GRIEBL, N. 2009.- Die Gattung *Nigritella* in Österreich. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **26**(1): 76-105.
- GRIEBL, N. 2013.- Die Orchideen Österreichs, mit 72 Orchideenwanderrungen: 478p. Freya-Verlag, Linz.
- GRIEBL, N. & PRESSER, H. 2021.- Orchideen Europas: 496p. Kosmos Naturführer, Frankh Kosmos Verlag, Stuttgart.
- 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. Il Castello, Milano.
- GRÜNANGER, P. [dir. scient.] 2016.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 2<sup>da</sup> ed., 368p. Il Castello, Milano.
- VON HAYEK, A. 1933.- Prodrum florae peninsulae Balcanicae. *Fedde Repert., Beih.* **30** (3): 371-416.
- VON HALLER, A. 1769.- Nomenclator ex Historia plantarum indigenarum Helvetiae: iv+216p. Societatis Typographicae, Bernae.
- HEDRÉN, M., KLEIN, E. & TEPPNER, H. 2000.- Evolution of Polyploids in the European Orchid Genus *Nigritella*: Evidence from Allozyme Data. *Phyton* (Austria) **40**: 239-275.
- HEDRÉN, M., LORENZ, R., TEPPNER, H., DOLINAR, B., GIOTTA, C., GRIEBL, N., HANSSON, S., HEIDTKE, U., KLEIN, E., PERAZZA, G., STÄHLBERG, D. & SURINA, B. 2018.- Evolution and systematics of polyploid *Nigritella* (Orchidaceae). *Nordic J. Bot.* **36**: 1-32.
- KARSTEN, H. 1880-1883.- Deutsche Flora. Pharmaceutisch-medicinisch Botanik. Ein Grundriss der systematischen Botanik zum Selbststudium für Aerzte, Apotheker und Botaniker : iii+1284p. J.M. Spaeth, Berlin.
- KOCH, C. 1849.- Beiträge zu einer Flora des Orientes. *Linnaea* **22**: 177-596.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J., FATERYGA, A.V. & IVANOV, S.P. 2018.- Orchids of the Crimea: 576p. Kreutz Publishers, Sint-Geertruid.
- 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]
- LINNÆUS, C. 1753.- Species Plantarum. Editio 1: 1200p. Holmiæ [Stockholm].
- LOIZEAU, P.-A., MAEDER, A. & PRICE, M.J. (trad.) 2019.- Code International de Nomenclature pour les Algues, les Champignons et les Plantes (Code de Shenzhen) adopté par le Dix-Neuvième Congrès International de Botanique, Shenzhen, Chine, Juillet 2017: 316p. Publication h.s. 19. Conservatoire et Jardin botaniques de la ville de Genève. Genève. (DOI: 10.5281/zenodo.2558315).
- MACMILLAN, C. 1892A.- Some duplicate binomials. *Bull. Torrey Bot. Club* **xix**: 15.
- MACMILLAN, C. 1892B.- The Metaspermæ of the Minnesota Valley. Reports of the survey, botanical series: xiii+828p. Harrison & Smith, Minneapolis, Minnesota.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1995.- Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardiens und Korsikas. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **48**: 188-227; Farbtaf. 1-2.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1999.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO-Frankreich) Ligurien und Toscana (NW-Italien) (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *J. Eur. Orch.* **31**: 347-422.
- 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 Auflage: 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 lithopolitanica* V. RAVNIK spec. nov. *Acta Bot. Croat.* **37**: 225-228.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1856.- Über *Nigritella* RICH. *Bonplandia* **4** (20/21): 320-321.
- RICHARD, L.C.[M.] 1818.- De orchideis Europæis annotationes præsertim ad genera dilucidanda spectantes. *Mém. Mus. Hist. Nat.* **4**: 23-61, pl. 5.
- SCHULZE, M. 1894.- Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz: 92 Taf. Gera-Untermhaus. Fr. Eugen Kuhlner'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

- VON STEVEN, C. 1829.- Observaciones in plantas rossicas et descriptiones specierum novarum. *Nouv. Mém. Soc. Impér. Natural. Moscou* 1: 259-279.
- 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. 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.
- TERRACIANO, A. 1910.- Nuovi habitat e nuova entità di Orchideae in Sardegna. *Boll. Soc. Bot. Ital* 1910: 17-32.
- TRAUTMANN, Th., 2014.- NON à la délinquance orthographique des noms scientifiques. *Bull. Liaison Soc. Bot. Alsace* n° 33 : 5-30.
- TURLAND, N. 2019.- The Code decoded. A user's guide to the International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants. 2d ed.: 196p. Pensoft, Sofia (Bulgaria).
- TURLAND, N.J., WIERSEMA, J.H., BARRIE, F.R., GREUTER, W., HAWKSWORTH, D. L., HERENDEEN, P.S., KNAPP, S., KUSBER, W.-H., LI, D.-Z., MARHOLD, K., MAY, T.W., MCNEILL, J., MONRO, A.M., PRADO, J. PRICE, M.J. & SMITH, G.F. (eds) 2018.- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Koeltz Scientific Books, Glashütten. (DOI: 10.12705/Code.2018)
- 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.
- VOSS, E.G., BURDET, H.-M., DEMOULIN, V., HIEPKO, J., MCNEILL, J., MEIKLE, R.D., NICOLSON, D.H., ROLLINS, R.C., SILVA, P.C., & GREUTER, W. [eds]. 1983.- International Code of Botanical Nomenclature (Sydney Code), Thirteenth International Botanical Congress, Sydney, August 1981: 472p. *Regnum Vegetabile* 111. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht / Antwerpen; Junk, The Hague, Boston.
- VON WETTSTEIN, R. 1889.- Untersuchungen über «*Nigritella angustifolia* RICH.» . *Ber. Deut. Bot. Ges.* 7: 306-317 + 1 pl.
- WUCHERPFENNIG, W. 1999.- Gedanken zu einer Neuordnung der Gattung *Orchis* L. - Nachtrag. *J. Eur. Orch.* 31: 329-346..
- WUCHERPFENNIG, W. 2002.- *Nigritella*: Gattung oder Untergattung? *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 46-61.
- WÜEST, R., MERZ, E., GERBAUD, M. & GERBAUD, O. 2020.- *Nigritella* ×*wulfeniana*, *Nigritella* ×*hennigsiana* und *Nigritella* ×*foelscheana*, drei neue Hybriden aus der Kohlröschen-Vielfalt der Koschuta-Südseite im slowenischen Teil der Karawanken. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 37(2): 122-139.

\*

\*            \*