

LES NATURALISTES BELGES

NUMERO SPECIAL DE LA SECTION ORCHIDEES D'EUROPE

volume 94 (Orchid. 26)

hors-série - 2013



Publication annuelle de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges



Créée en 1979 au sein des Naturalistes belges, la Section regroupe les membres intéressés par les Orchidées du Paléarctique occidental. Ses buts sont l'observation et l'étude des Orchidées dans leurs milieux naturels.

Beaucoup d'espèces d'Orchidées indigènes étant menacées par la disparition de leurs milieux et par les prélèvements abusifs, la Section entreprend et appuie toute action allant dans le sens de la protection des habitats. Elle veille également au respect scrupuleux, par ses membres et par toutes les personnes, des mesures prises en vue de la sauvegarde des espèces végétales et de leurs milieux.

La Section Orchidées d'Europe organise, au cours des mois d'avril à septembre, des excursions et séjours consacrés à la prospection des sites, à l'étude des Orchidées indigènes ainsi qu'à l'initiation à la connaissance des Orchidées. D'octobre à février, sont proposés des conférences et exposés sur des thèmes divers (comptes rendus d'excursions et de voyages, études approfondies sur la systématique et la répartition des orchidées indigènes...). Les programmes des activités sont consultables sur notre site <http://www.orchideurope.be/>.

Première Présidente: Françoise COULON † (1979-1997)

Président: Claude PARVAIS, rue les Tiennes 14, 1421 Ophain-Bois-Seigneur-Isaac
E-mail: claud@parvais.com

Membres du Comité: François BRIGODE, Colleta DELFORGE-ONCKELINX, Pierre DELFORGE, Jean DEVILLERS-TERSCHUREN, Pierre DEVILLERS, Marc DUCHATEAU, Thomas LAMBRECHTS, Éric WALRAVENS.

Numéro spécial de la Section Orchidées d'Europe

Rédacteur: P. DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique
E-mail: pierredelforge@skynet.be

Comité de lecture de ce numéro: C. DELFORGE-ONCKELINX, M. DUCHATEAU, A. FLAUSCH †, A. GÉVAUDAN, J. MAST DE MAEGHT, É. WALRAVENS, G. WOUTERS-NEVIN.

Les articles sont toujours soumis à 2 referees évaluateurs.

La reproduction même partielle ou reformulée, par quelque procédé que ce soit, des articles publiés dans *Les Naturalistes belges* n'est autorisée qu'après accord écrit préalable de l'éditeur.

Suggestions aux auteurs

Les notes et articles originaux en français ou en anglais contenant des informations nouvelles se rapportant aux Orchidées européennes sont les bienvenus. Le manuscrit doit être approuvé par le Comité de lecture et ne pas avoir déjà été publié ou déposé auprès d'une autre revue. Le travail sera fourni avant le 30 septembre, sur CD-ROM ou par fichier joint à un e-mail, document Word 1997-2004. Le texte sera en Times 12, les fichiers graphiques en 600 dpi format TIFF ou JPEG haute qualité. Pour le titre, les notes infrapaginales, qui doivent être évitées, les références et la bibliographie, l'auteur se conformera aux usages de notre revue. Seuls les titres qui sont cités dans le texte peuvent figurer dans la bibliographie. L'article commencera par un résumé en anglais et une liste de mots-clés. Un résumé en français accompagnera également les articles en anglais. Un PDF des articles est offert à l'auteur ou au premier auteur. Les articles refusés ne seront pas retournés. La correspondance relative aux manuscrits est à adresser au Rédacteur.

Section Orchidées d'Europe Bilan des activités 2011-2012

par Pierre DELFORGE (*) et Pierre DEVILLERS (**)

Abstract. DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. - *Section Orchids of Europe - Report of activities 2011-2012.* The winter program comprised illustrated talks on a wide variety of topics: distribution, systematics, identification, hybrids, ecology, protection, as well as discussions on techniques and other aspects of orchid study. Summer field trips and significant observations are reported.

Key-Words: Orchidaceae; flora of Belgium, France, Germany, Greece, Italy, Portugal, Spain; biogeography, species concept, taxonomy.

En octobre 2011, nous entamons la trente-troisième année d'activités de notre Section qui comptait, en mars 2012, 111 membres, issus des 3 communautés et des 3 régions de Belgique, ainsi que de 8 pays étrangers.

Activités d'hiver

Ces activités ont eu lieu à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, à Bruxelles. Tous les exposés étaient illustrés de photographies numériques.

22 octobre 2011.- a. Bilan des activités de la Section pour 2010-2011 présenté par F. BRIGODE (BRIGODE & DELFORGE 2012), exposé complété par D. TYTECA qui compare les *Dactylorhiza sphagnicola* vus les 19 juin et 2 juillet 2011 au Plateau des Tailles (Bihain, province de Liège) aux variations extrêmes de cette espèce, observées sur d'autres sites ardennais.

b. *Pseudorchis albida* en Wallonie par P. DEVILLERS qui lit une communication de Ph. FRANKART, attaché scientifique à la Région Wallonne, détaillant

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

(**) Institut royal des Sciences naturelles de Belgique
Section de Biologie de la Conservation
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
E-mail: j.a.p.devillers.terschuren@skynet.be

Manuscrit déposé le 16.I.2013, accepté le 11.II.2013.

les circonstances de la redécouverte de *Pseudorchis albida* en Wallonie, sur le plateau d'Elsenborn (partie orientale du Plateau des Hautes-Fagnes, Eifel belge, province de Liège). Les sites concernés font l'objet d'une gestion conservatoire et, situés dans un domaine militaire, ils ne sont pas accessibles au public.

Rappelons qu'avant 1930, *Pseudorchis albida* (var. *albida*), espèce des landes et des prairies non amendées sur sols acides, était connu de 4 carrés de 1 km × 1 km (VAN ROMPAEY & DELVOSALLE 1979: carte 1256, sub nom. *Leucorchis albida*). Ces pointages sont situés en Haute-Ardenne, dans le nord du Plateau des Hautes-Fagnes. En 1930, *Pseudorchis albida* a encore été observé à la Baraque Michel, près de la Fontaine Périgny, mais cette station a elle aussi disparu, vraisemblablement à la suite de son enrésinement (e.g. TYTECA 1983). Un individu en boutons de *Pseudorchis albida* a ensuite été mentionné le 28 juin 1964, près de la frontière belge, non loin de Givet, aux Vieux Moulins de Thilay (VANDEN BERGHEM & DUVERNEAU 1965, sub nom. *Leucorchis albida*), où il n'a plus été revu ensuite (e.g. COULON 1984; COULON & DUVERNEAU 1991; LAMBINON et al. 1992; DUSAK & PRAT 2010).

c. Succès reproducteur dans les populations de *Platanthera* par D. TYTECA (avec la collaboration d'A. DUTRANOIT). Dans le cadre d'un travail de fin d'études à l'Université catholique de Louvain (Belgique), des observations ont été menées dans 13 populations de *Platanthera* de Famenne, de Calestienne et d'Ardenne, populations qui, fort heureusement, n'ont pas été perturbées durant l'étude. Dans certaines d'entre elles se trouvaient de nombreux hybrides dont le succès reproducteur et la répartition spatiale ont été également étudiés. Les platanthères sont pollinisées par des lépidoptères, diurnes, principalement Noctuidae, chez *Platanthera chlorantha*, mais nocturnes, principalement Noctuidae et Sphingidae, chez *Platanthera bifolia* (e.g. NILSSON 1978, 1983; VAN DER CINGEL 1995; CLAESSENS & KLEYNEN 2011).

L'étude fait apparaître que la gestion des sites, la hauteur importante des plantes et le nombre élevé de fleurs composant l'inflorescence ont un effet positif sur le succès reproducteur, tandis que l'eutrophisation du milieu, au contraire, diminue le succès reproducteur des platanthères probablement parce que les autres végétaux, trouvant plus de nutriments, sont plus nombreux et leur taille est plus élevée, ce qui diminue la visibilité des orchidées. Par ailleurs, il apparaît qu'une année favorable à la fructification chez les platanthères est généralement suivie par une année nettement moins bonne chez elles sur ce plan.

19 novembre 2011.- a. Orchidées du Portugal par D. TYTECA. Deux séjours au Portugal en 2011, l'un à la fin de février et au début de mars, l'autre à la fin d'avril et au début de mai, ont permis diverses confirmations et observations nouvelles. Parmi les confirmations d'espèces très rares dans le pays, retenons *Vermeulenella collina*, vu en fleurs le 27 février dans l'Alentejo, *Gennaria diphylla*, *Neotinea conica* et *Ophrys tenthredinifera* en Algarve, *Orchis mascula* et *O. langei* en Estrémadure, *Epipactis tremolsii*, *Himantoglossum robertianum*, *Limodorum abortivum* var. *trabutianum* et *Orchis provincialis* dans le Beira Littoral, puis, dans la haute vallée du Douro (Trás-os-Montes), *Herorchis picta*, ainsi que l'unique station portugaise de *Neotinea ustulata*, ce

dernier représenté par des individus de floraison tardive, munis d'une inflorescence allongée.

De cette dernière région, nous voyons aussi *Serapias perez-chiscanoi*, présent également plus au sud, où des exemplaires à fleurs entièrement rouges et non blanchâtres ou jaunâtres, comme il est normal chez cette espèce, ont été observés. Il apparaît d'autre part, selon le conférencier, que *S. occidentalis*, décrit d'Espagne (VENHUIS et al. 2006) et présent au Portugal, serait en fait constitué d'un ensemble d'essaims hybrides entre *S. cordigera* et *S. vomeracea* (= *S. xkelleri* A. CAMUS 1926).

La deuxième partie de l'exposé est consacrée à quelques *Pseudophrys* nouveaux, dont deux allaient être publiés quelques semaines plus tard (LOWE & TYTECA 2012). Nous voyons tout d'abord un taxon proche d'*Ophrys lupercalis*, qui possède le même pollinisateur et la même phénologie que celui-ci, mais qui peut apparaître comme distinct dans des analyses multivariées basées sur 12 mesures de parties florales; ce taxon, difficile à séparer d'*O. lupercalis*, ne sera finalement pas décrit formellement. C'est ensuite *O. lenae* qui nous est présenté. Proche d'*O. dyris*, *O. lenae*, connu de 8 populations, s'en distingue par un labelle plus allongé dont la base est creusée par un sillon médian; d'autre part, il est en moyenne plus grand qu'*O. vasconica*. De l'abondante illustration photographique accompagnant l'exposé, il ressort qu'*O. lenae* est parfois très proche d'*O. dyris* et qu'il montre une variation importante, suggérant un essaim hybride peu stabilisé entre celui-ci et une espèce du groupe d'*O. fusca*.

Nous voyons enfin *Ophrys pintoii*, taxon de floraison assez précoce (de la mi-février au début d'avril), assez répandu dans le centre du Portugal; c'est une plante grêle, munie de peu de petites fleurs, elles aussi morphologiquement proches de celles d'*O. lupercalis*, chez qui elles sont plus grandes.

L'exposé se termine à Madère, île portugaise où fleurit *Goodyera macrophylla*, l'une des plus rares orchidées européennes. Au bord de l'extinction, elle n'était plus représentée que par quelques exemplaires mis en culture dans le jardin botanique de Ribeiro Frio (e.g. DELFORGE 1996). Récemment, des botanistes portugais l'ont retrouvée dans la nature; leurs photographies clôturent l'exposé.

b. Natura 2000 et Orchidées, une alliance prometteuse par J.-L. GATHOYE. Le Réseau Natura 2000 est aujourd'hui bien implanté dans la plupart des États membres de l'Union européenne. En Wallonie, au centre de nombreux projets LIFE-Nature, de vastes zones font l'objet de restaurations dont beaucoup ont déjà porté leurs fruits et sont prises en exemple par l'Europe. Cependant, la vision européenne ne tient pas assez compte, d'après l'orateur, de l'évolution locale des projets, qui est fonction des pressions exercées par les propriétaires de terrains, les chasseurs, les agriculteurs ou encore les forestiers.

Après une présentation des habitats wallons, le conférencier rappelle que depuis 1950, de 5 à 15% du patrimoine naturel wallon a disparu, une régression notable bien illustrée par celle d'*Herorchis morio*, par exemple.

La Wallonie, en partie sous influence atlantique, en partie sous influence continentale, abrite de nombreux habitats et espèces vivantes d'intérêt communautaire; de ce fait, de vastes zones ont été délimitées, totalisant plus de 200.000 ha, qui doivent être maintenues en l'état par une gestion adéquate.

Dix habitats prioritaires ont en outre été reconnus, plaçant de ce point de vue la région dans la moyenne européenne. Parmi les mesures préconisées, l'orateur cite la préservation du bocage, la diminution des pulvérisations de produits phytosanitaires, l'opposition à l'abattage des arbres isolés, le maintien du bois mort en forêt, la protection des fonds de vallée, la lutte contre le drainage ou le comblement des zones humides, contre l'amendement et la fertilisation des zones sensibles, contre l'artificialisation des berges des cours d'eau ou encore contre l'accès du bétail à ces mêmes cours d'eau.

Passant en revue les dispositions administratives et juridiques permettant la protection des sites, l'orateur constate que ces procédures sont souvent beaucoup trop lentes. Néanmoins, l'Europe a consacré 1,5 milliards d'euros à la réalisation de 3.000 projets LIFE-Nature depuis 1992 et l'on peut constater que, même si ces travaux de gestion ne touchent pas de manière ciblée la conservation de nos espèces d'Orchidées, ces dernières ont déjà très largement bénéficié des mesures mises en œuvre. Des exemples en sont donnés, notamment avec le projet Saint-Hubert, en Ardenne, où ce ne sont pas moins de 677 ha qui sont concernés, dans lesquels 2.600 mares ont été restaurées et interconnectées.

3 décembre 2011.- a. Orchidées rares dans des écosystèmes créés par l'Homme par M. TANGHE qui se penche sur l'arrivée d'orchidées, principalement *Dactylorhiza fuchsii* et *D. incarnata*, dans des milieux récemment remaniés en Brabant Wallon. L'exposé commence par un rappel d'observations de colonisations récentes de divers milieux anthropiques en Belgique par *Anacamptis pyramidalis*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Ophrys apifera*, *Orchis militaris* ou encore *Platanthera chlorantha*, par exemple talus d'autoroutes et de chemin de fer, friches postculturales suburbaines, remblais urbanisés dans la région bruxelloise, notamment à Ixelles, sur le campus de la 'Vrije Universiteit Brussel' (e.g. SAINTENOY-SIMON et al. 2011) ou encore vaste terrains d'épandage de boues de dragage, notamment à Lanaye (province de Liège, cf. e.g. BRIGODE & DELFORGE 2012: 7 et leurs références).

L'orateur rappelle ensuite ses observations, de 2002 à 2011, de la colonisation d'une pelouse de son jardin, à Rixensart, par *Dactylorhiza fuchsii*. Une plantule, repérée pour la première fois en 2002 (TANGHE 2004), a produit une population de près de 250 individus 7 ans plus tard, en partie par multiplication végétative, mais surtout fructification à la suite de pollinisations par des insectes, d'abord gitonogamie chez la plante-mère, puis pollinisations croisées avec les plantes-filles, processus qui ont produit des individus plus petits, probablement à cause d'une dépression de consanguinité (TANGHE & LEFEBVRE 2010). Se demandant d'où vient la graine initiale, l'orateur pense évidemment au transport par le vent (anémochorie), mais également par l'Homme (anthropochorie) puisque lui-même fréquentait à l'époque, pour des raisons professionnelles, de nombreuses réserves naturelles de Wallonie, où des graines auraient pu adhérer à ses chaussures. Par ailleurs, la mycorhize nécessaire à la germination de la graine n'est pas un problème puisque 40 souches de champignons endophytes différents ont été trouvées associées à des graines de *D. fuchsii* (SALMAN et al. 2002), dont 3 au moins sont présentes dans le jardin de Rixensart (TANGHE & LEFEBVRE 2010).

La seconde partie de l'exposé est consacrée à l'installation de *Dactylorhiza incarnata* dans la réserve naturelle de Gentissart à Mellery (entité de Villers-la-Ville). Les sables calcaireux du Bruxellien de la sablière de Gentissart, propriété de Cockerill-Sambre (aujourd'hui Arcelor-Mittal), étaient utilisés en sidérurgie. Leur exploitation a cessé en 1995 et le site de 26 ha, dénué à ce moment de toute végétation, est devenu propriété de la Région Wallonne qui l'a érigé en réserve naturelle afin de le réhabiliter.

Spontanément, le site s'est rapidement boisé, s'est en partie inondé, puis la réserve a fait l'objet d'un plan de gestion et des mares ont été créées (SAINTENOY-SIMON & TANGHE 2008). Une dépression sableuse dénommée "zone H", proche de la nappe phréatique et submergée par 40-70 cm d'eau, s'est brusquement asséchée en 2004, ce qui a engendré un milieu singulier, très similaire aux pannes dunaires littorales établies sur sables conchyliens (TANGHE 2011).

La zone H a été fauchée annuellement à partir de 2007 pour éviter sa colonisation par les saules et les bouleaux. Transformée en lande par le débroussaillage, elle a été l'objet d'un suivi phytoécologique (TANGHE 2008, 2011). Environ 70 espèces, dont de nombreuses espèces hygrophiles assez rares en Brabant, l'ont rapidement colonisée; l'apparition d'un pied très robuste de *Dactylorhiza incarnata* a été notée en 2009 dans ce qui était devenu alors un *Caricion davallianae* (TANGHE 2011).

Depuis 2009, *Dactylorhiza incarnata* a fleuri chaque année à Gentissart et a connu un succès reproducteur proche de 100%, la plupart des ovaires ayant fructifié, ce qui évoque l'autogamie ou, plus probablement, la geitonogamie. En effet, la population de *D. incarnata* la plus proche se situe aux marais d'Hensies, à Bernissart, dans le Hainaut, à une quarantaine de km de Gentissart (DELFORGE 1998; DELVOSALLE 2009), soit bien au-delà des capacités de vol d'un insecte pollinisateur, ce qui exclut donc la possibilité de pollinisations croisées. L'essaimage des graines à Gentissart a été particulièrement rapide puisqu'en 2011 une trentaine de plantes juvéniles et stériles de *D. incarnata* et une plante-fille, fleurie, ont été comptées dans la zone H (TANGHE 2011).

La première graine de *Dactylorhiza incarnata* est peut-être arrivée à Gentissart par anémochorie, mais la réserve, avec ses nombreuses mares, est très fréquentée par les oiseaux d'eau; de ce fait, la possibilité d'ornithochorie ne doit pas être exclue, même s'il faut remarquer que la plante est apparue 3 ans après l'assèchement de la zone H, qui n'attirait donc plus les oiseaux paludicoles depuis longtemps. L'orateur rappelle également que la réserve est aussi visitée par des botanistes qui parcourent d'autres sites d'où *D. incarnata* est connu; ici aussi, le transport de graines par anthropochorie ne peut être tout à fait exclu. Cependant, une arrivée de graines emportées par le vent semble la plus vraisemblable, d'autant que d'autres installations spontanées de *D. incarnata* ont été récemment signalées dans les environs de Bruxelles (SAINTENOY-SIMON et al. 2011), sans oublier celle, plus ancienne, d'une population aujourd'hui disparue sur un rond-point de l'autoroute d'Ostende, à Grand-Bigard, dans le Brabant Flamand, au nord de la région de Bruxelles-Capitale (ROMMES & TYTECA 1980; SAINTENOY-SIMON 1995). Notons enfin qu'une excursion à Gentissart, guidée par le conférencier, a été organisée au printemps 2012 (cf. infra, 9 juin 2012 et pl. 2, p. 15).

b. Orchidées et concepts modernes de l'espèce par P. DEVILLERS, exposé illustré de photographies de J. DEVILLERS-TERSCHUREN. L'objectif du conférencier est (1) de placer en contexte l'instabilité apparente de la nomenclature des orchidées européennes, (2) de rappeler que toutes les démarches taxonomiques sont légitimes pour autant que soit explicité le cadre conceptuel et opérationnel dans lequel elles s'inscrivent et que les conséquences des choix soient appliquées de manière cohérente, (3) de nous interroger sur l'utilité opérationnelle de certaines approches, en particulier de la prolifération de nouvelles combinaisons infraspécifiques, (4) de regretter que des choix sans doute valables mais qui restent subjectifs, en particulier lors de passages du rang d'espèce au rang de sous-espèce, soient présentés comme des vérités révélées, sans respecter les vues d'autres chercheurs qui utilisent des modèles différents.

Dans la première partie de l'exposé, divers concepts de l'espèce sont évoqués, répartis en 4 classes: l'espèce taxonomique, l'espèce phénétique, l'espèce biologique, l'espèce évolutive et leurs divers avatars. La deuxième partie de l'exposé examine sous divers angles les conséquences du choix de l'un ou l'autre concept en considérant le type de distribution des organismes vivants, leur mode de reproduction et leur susceptibilité de s'hybrider. Est ensuite brièvement envisagé l'usage de catégories infraspécifiques, sous-espèces ou variétés, usage controversé, tant par les zoologistes que par les botanistes. L'exposé se termine par quelques réflexions sur l'applicabilité de différents concepts de l'espèce à 3 genres d'orchidées européennes, *Ophrys*, *Epipactis* et *Orchis* s.l. Un article détaillé reprenant ces thèmes est publié dans le présent bulletin (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A).

17 décembre 2011.- a. Facteurs explicatifs de la vitalité et du succès reproducteur de trois espèces de *Dactylorhiza* par D. TYTECA (avec la collaboration de Y. El. BAHYAQUI). Un travail de fin d'études, à l'Université catholique de Louvain (Belgique), a eu pour but de comprendre comment la gestion d'un site et les conditions environnementales influencent le succès reproducteur chez les Orchidées. À cet effet, 4 populations de *Dactylorhiza fuchsii* et 4 populations de *D. majalis* de Calestienne et de Famenne, ainsi que 4 populations de *D. maculata* d'Ardenne ont été observées et des comparaisons du succès reproducteur entre populations, espèces et groupes d'espèces ont été effectuées, notamment pour comprendre les avantages et les inconvénients de l'attraction des insectes pollinisateurs en les leurrant (leurre nourricier: *Dactylorhiza*) ou en les récompensant réellement avec du nectar (espèces nourricières, en l'occurrence ici *Platanthera bifolia* et *P. chlorantha*, cf. supra, 22 octobre, exposé c).

Les sites retenus pour l'étude sont gérés de différentes manières: pâturage, fauche régulière, fauche occasionnelle ou encore débroussaillage. Des échantillons de *Dactylorhiza fuchsii* ont été suivis au Tienne Saint-Inal (pelouse calcaire) et au Bois-Niau (chênaie-frênaie alluviale, avec *Neottia ovata* et *Platanthera bifolia*), ceux de *D. majalis* au Ry d'Howisse (zone humide gérée par pâturage extensif de bovins, avec *D. maculata* en bordure de ruisseau), au Ry d'Aujes (pâturage par des chevaux), ainsi que dans des prairies de fauche maigres, notamment au Coin de Suzin, près de Rochefort. Quant à *D. macu-*

lata, il a été étudié dans le domaine provincial du Fournaux Saint-Michel (populations d'environ 3.500 pieds dans une prairie fauchée tous les 3 ans) et dans la Fagne de Saint-Hubert; un dernier échantillon de *D. maculata*, choisi aux anciennes Troufferies de Libin, a malheureusement été détruit en cours d'étude par des sangliers.

Le succès reproducteur relevé par espèce est de 14% pour *Dactylorhiza fuchsii*, de 24% pour *D. majalis* et de 34% pour *D. maculata*, mais les résultats pour cette dernière espèce sont "tirés vers le haut" par la population de Saint-Hubert, attribuée à la var. *elodes*, chez laquelle le succès reproducteur s'est avéré être très élevé, ce qui traduit peut-être une tendance à l'autogamie. Un regroupement net par population ressort des diverses analyses statistiques.

Au sein des populations, les individus de taille élevée portant beaucoup de fleurs sont plus pollinisés. Si les 3 espèces paraissent réagir différemment selon les variables, il semble cependant que le succès reproducteur est augmenté chez ces 3 espèces si la population est composée d'un petit nombre de plantes dispersées. Par ailleurs, le fauchage diminue la biodiversité des stations, tandis que le pâturage extensif maintient cette diversité probablement en préservant plus de refuges pour les insectes pollinisateurs.

L'orateur évoque ensuite le problème lié à l'influence de l'étiquetage de l'échantillon sur le succès reproducteur, qui peut être comparé sur ce point à la présence d'individus hypochromes à proximité de plantes à fleurs normalement colorées dans une population. En effet, il a été démontré que, dans une population d'*Orchis mascula* (leurre nourricier), la présence d'un individu à fleurs blanches fleurissant à 1-1,6 m d'individus à inflorescence normalement pourpre augmentait considérablement le succès reproducteur de ces derniers; l'insertion de leurres constitués par des balles de ping-pong blanches a le même effet (DORMONT et al. 2010). Les drapelets marquant les plantes étudiées pourraient donc fausser les résultats de l'étude sur le succès reproducteur des *Dactylorhiza*.

Le succès reproducteur est ensuite comparé entre espèces nourricières et espèces leurres; il est plus faible chez les *Dactylorhiza* (leurres nourriciers, indice 0,24) que chez les *Platanthera* (espèces nectarifères, indice 0,55) (voir aussi TREMBLAY et al. 2005). Il semble d'autre part que la polyploïdie favorise le succès reproducteur, probablement parce que la variabilité morphologique et les contrastes entre plantes différemment colorées attirent les pollinisateurs tout en ralentissant leur apprentissage, hypothèse émise depuis fort longtemps et récemment encore confirmée (e.g. SPAETHIE et al. 2001; LUNAU et al. 2006).

Enfin, du fait de la sécheresse anormale qui a sévi pendant l'année 2010, les influences du substrat sur le succès reproducteur des orchidées étudiées n'ont pas pu être clairement évaluées.

b. Endémisme dans la flore orchidéeenne cyrno-sarde par P. DEVILLERS, exposé illustré de photographies de J. DEVILLERS-TERSCHUREN. L'orateur évoque des facteurs qui sous-tendent l'endémisme de la flore orchidéeenne du sous-continent cyrno-sarde à travers l'examen de 2 genres, *Ophrys* et *Serapias*. Le conférencier résume tout d'abord les concepts d'espèces et explique son choix du concept unifié, assorti des critères définis par le

concept phylogénétique, indépendance évolutive et diagnosabilité (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012: 100, 2013A). Il s'attache ensuite à l'examen du facteur essentiel qui conditionne l'indépendance évolutive de taxons allopatriques, les barrières au maintien d'un flux génétique créées par l'isolement géographique, puis passe en revue quelques *Ophrys* et *Serapias* cyrno-sardes étudiés au cours de visites effectuées en 1984, 1985, 1986, 1991, 1992 et 2011. Un article détaillé est publié à ce sujet dans le présent bulletin (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013B)

14 janvier 2012.- a. Orchidées des Corbières et du nord de l'Espagne par J. MAST DE MAEGHT qui nous rend compte de deux voyages effectués au printemps 2011, l'un dans les Corbières (Aude, France) au début de la seconde quinzaine d'avril et le deuxième dans le nord de l'Espagne (La Rioja, province de Burgos, Navarre et Pays Basque) au début du mois de juin. Malgré la sécheresse exceptionnelle qui a caractérisé le printemps dans ces régions, des observations intéressantes ont été réalisées, dont nous retiendrons, dans les Corbières, *Dactylorhiza insularis*, *Ophrys catalaunica*, *O. forestieri*, ce dernier observé près de Bugarach, ainsi qu'*O. virescens*. Du nord de l'Espagne nous sont présentés, notamment, *Dactylorhiza elata*, *Orchis langei*, *Anteriorchis fragrans* var. *martrinii*, *Ophrys arnoldii*, *O. ficalhoana*, *O. picta*, *O. sphegodes*, *O. caloptera* et quelques individus hybrides du complexe d'*O. sphegodes*, parfois globalement similaires à *O. aveyronensis* (cf. DELFORGE 2005A & 2006A: 605, 2012A: 263) et qui ont été décrits sous le nom d'*O. vitorica* (KREUTZ 2007: 123).

b. Orchidées de l'île de Rhodes (Dodécanèse, Grèce) par V. et M. DUCHATEAU qui passent en revue les 48 espèces d'Orchidées, dont de nombreuses espèces d'*Ophrys*, vues lors de prospections effectuées du 1^{er} au 9 avril 2011. Parmi les observations les plus marquantes, nous citerons *Orchis provincialis*, *O. anthropophora*, *Paludorchis laxiflora*, *Herorchis picta* var. *caucasica* ou encore *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*.

Les orateurs passent ensuite aux *Pseudophrys* avec *Ophrys iricolor*, *O. parvula*, *O. attaviria*, *O. pelinaea*, *O. blitopertha*, *O. persephonae*, *O. lindia*, *O. cinereophila* et s'interrogent sur l'identité d'*O. eptapiigiensis* (PAULUS 2001); nous voyons ensuite *O. sicula* et *O. phryganae*, puis *O. omegaifera* et *O. appoloniae*, ce dernier, récemment décrit (PAULUS & HIRTH 2009), fait l'objet d'un débat avec des intervenants dans la salle. Les *Euophrys* sont ensuite envisagés avec notamment *Ophrys eos* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009) et *O. regis-ferdinandii*, *O. leochroma* (DELFORGE 2005B, 2006B), *O. bombyliflora*, *O. umbilicata*, *O. colossaea* (DELFORGE 2006C), *O. polyxo* (MAST DE MAEGHT et al. 2005), *O. cornutula* (PAULUS 2001), *O. calypsus* et sa variété *pseudoapulica*, *O. reinholdii*, *O. [cretica var.] beloniae*, *O. lucis*, *O. mammosa* et, enfin *O. ferrum-equinum*.



Activités d'été

12 mai 2012. Excursion en Lorraine belge et française, guidée par P. DEVILLERS et consacrée aux pelouses sur calcaires jurassiques du bassin de la Chiers afin d'y revoir, en particulier, la diversité des populations d'*Ophrys sphegodes*.

a. Nous commençons l'excursion en Belgique, par la visite de la réserve naturelle Raymond Mayné à Torgny, première réserve créée par Ardenne et Gaume, en 1943. Le site de 6,5 ha s'étend sur un promontoire de calcaire bajocien dominant le village de Torgny et la vallée de la Chiers. Ses pelouses xériques bordées de bois et de plantations d'épicéas couvrent des déblais d'une ancienne carrière. Exposé au sud et bien abrité des vents froids, le site jouit d'un microclimat exceptionnel qui permet sa colonisation par une flore et une faune subméditerranéennes (e.g. SAINTENOY-SIMON 1994). C'est la seule station attestée en Belgique d'*Ophrys sphegodes* qui n'y est généralement représenté que par 1 ou 2 individus fleurissant très sporadiquement (DELFORGE 1998: 186 et ses références).

Nous avons visité cette réserve les 9 mai 1992, 18 mai 1996 et 13 juin 1998 (COULON 1993, 1997; COULON et al. 1999), sans avoir la chance de voir *Ophrys sphegodes*. Il en sera de même aujourd'hui. Nous n'observons, d'ailleurs, sur le site, que très peu d'orchidées, soit 2 *Neottia nidus-avis* en boutons près du parking de l'entrée, une centaine de *N. ovata*, souvent sous forme de rosettes foliaires stériles, sinon en boutons, 3 *Ophrys insectifera* en début de floraison, 12 *Orchis militaris* en boutons, un seul en fleurs, et 5 rosettes de feuilles de *Platanthera chlorantha*. Ce maigre résultat est probablement dû pour partie au climat très froid de la fin de l'hiver, mais pour partie aussi à un problème de gestion de la réserve.

La moitié de la réserve a été un temps gérée par débroussaillage mécanique, tandis que l'autre moitié était pâturée assez intensivement par les chèvres. En 1996, par exemple, 140 jours de pâturage par 12 chèvres ont été programmés dans un enclos de 80 ares (COULON et al. 1999). Si ce type de pâturage s'est avéré fort efficace pour éliminer les espèces ligneuses, il s'est par contre révélé trop agressif pour beaucoup de plantes herbacées, dont les Orchidées. Pour adoucir la gestion, de nouveaux enclos ont été construits, dans lesquels le pâturage a été limité, ce qui a permis d'enregistrer, à partir de 1997, une certaine amélioration dans les floraisons des espèces herbacées (COULON et al. 1999). Aujourd'hui, malheureusement, la gestion du site fait l'objet d'un conflit et les pelouses évoluent rapidement vers un *Brachypodium* dense, dégradation entraînée notamment par l'apport d'azote amené par les pluies fertilisantes.

b. Traversant la frontière toute proche, nous continuons notre excursion dans le département de la Meuse, en France. Nous y visitons l'un des plus beaux sites de la région, la côte d'Urbule, à Épiez-Charency, réserve que nous avons parcourue les 9 mai 1992, 18 mai 1996, 27 mai 2000 et 9 mai 2010 (COULON 1993, 1997; DELFORGE et al. 2001, 2011). Constituée principalement de pelouses calcicoles orientées au sud, installées sur de fortes pentes dominant la vallée de la Chiers, à une altitude de 220-260 m, la réserve est gérée par le Conservatoire des Sites Lorrains, essentiellement par débroussailllements. Le

long du chemin en sous-bois menant aux pelouses, nous notons *Cephalanthera damasonium* en rosettes foliaires ou en boutons, quelques hampes desséchées de *Neottia nidus-avis*, qui avait fleuri en 2011, *N. ovata* en début de floraison, ainsi que quelques *Platanthera chlorantha* en boutons ou en début de floraison.

Sur les pelouses, nous observons de nombreux exemplaires de 3 espèces d'*Ophrys*, *O. fuciflora* et *O. insectifera*, en boutons, en début de floraison ou en fleurs, ainsi qu'*O. sphegodes* en pleine floraison ou parfois déjà en fin de floraison. Nous ne trouvons pas aujourd'hui *O. apifera* qui, plus tardif, n'est pas encore visible, mais nous voyons, par contre, 2 exemplaires de l'hybride *O. fuciflora* × *O. sphegodes* (= *O. xobscura* BECK). De nombreux groupes, parfois denses, de 3 espèces d'*Orchis* sont également en début de floraison sur les pelouses: *Orchis militaris* et *O. anthropophora*, accompagnés de leur hybride, *O. xspuria* REICHENBACH fil., ainsi qu'*O. purpurea*, moins fréquent, et son hybride avec *O. militaris*, *O. xhybrida* BOENNINGHAUSEN ex REICHENBACH.

c. Nous terminons la journée sur les vastes pelouses qui dominent le village de Villécloye, toujours dans la vallée de la Chiers. La Section Orchidées d'Europe les avait déjà visitées les 18 mai 1985 et 9 mai 1992 (COULON 1986, 1993). Cette réserve est gérée conjointement par l'Office National des Forêts et le Conservatoire des Sites Lorrains. Dans les pentes herbeuses, sous quelques pins clairsemés, nous remarquons une vingtaine d'*Epipactis atrorubens* en boutons, une dizaine d'*Orchis anthropophora* en début de floraison, certains munis de labelles jaune vif, une vingtaine d'*Ophrys fuciflora* en début de floraison et, surtout, environ 500 pieds d'*O. sphegodes*, principalement en pleine floraison, ainsi, à nouveau, que 2 *O. xobscura*.

Les *Ophrys sphegodes* des 2 sites que nous venons de parcourir ont fait l'objet de nombreuses discussions au sein de notre association. Représentent-ils *O. sphegodes* s. str., des *O. sphegodes* "influencés" ou introgressés par *O. araneola*, des essaims hybrides entre *O. sphegodes* et *O. araneola*? Du fait de la présence d'individus à petites fleurs parfois munies d'un labelle bordé de jaune à Villécloye, à la côte d'Urbule, mais aussi à la Ramonette de Velosnes, site de la vallée de la Chiers que nous n'avons pas visité aujourd'hui, l'opinion à ce sujet des participants aux excursions a été variée (COULON 1986: 133-134, 1988A: 24-25, 1997: 69; DELFORGE et al. 2011: 5-6), d'autant qu'aucun *O. araneola* "pur" n'a jamais été trouvé dans la région, bien qu'il y ait été signalé quelquefois (COULON 1986) et qu'il soit pointé dans la maille correspondant à la vallée de la Chiers dans le récent 'Atlas des Orchidées de France' (DUSAK & PRAT 2010: 295), mais pas dans la 'Cartographie des Orchidées de la Meuse' (MILLARAKIS et al. 2002: 42). Lors d'une excursion de 3 jours, en mai 1986, la Section Orchidées d'Europe s'était proposé «d'établir la continuité dans la distribution d'*Ophrys araneola* par la vallée de la Meuse entre la Haute-Marne (où sa présence est abondante) et la région de Montmédy-Velosnes [= vallée de la Chiers], où elle reste à confirmer» (COULON 1988A: 26). Malgré la prospection de nombreuses pelouses, cette tentative n'avait pas été couronnée de succès.

Quelques 25 ans plus tard, l'expertise supplémentaire acquise dans la connaissance du genre *Ophrys* par notre guide et certains participants à l'excursion permet de conclure sans plus d'hésitation que tous les *O. sphegodes* vus dans la vallée de la Chiers, aujourd'hui comme lors des excursions



Planche 1. *Ophrys* de Villécloye (Meuse, France), 12.V.2012.

En haut, à gauche: *Ophrys sphegodes*, fleur assez grande, labelle sans bord jaune; à droite: *O. sphegodes*, fleurs un peu plus petites, labelle bordé de jaune. En bas, à gauche: *O. fuciflora*; à droite: *O. fuciflora* × *O. sphegodes* (= *O. xobscura* BECK).

(photos P. DELFORGE)

précédentes, même ceux à fleurs assez petites, sont bien des *O. sphegodes* s. str.; il n'y a dans les populations de la vallée, aucun signe d'hybridation avec *O. araneola*, ni d'introggression d'*O. sphegodes* par *O. araneola*.

19 mai 2012. Excursion dans la région de Philippeville, guidée par A. DUTRANOIT et consacrée, d'une part, à la visite de pelouses et bois sur calcaires dolomitiques frasniens de l'anticlinal de Philippeville et, d'autre part, à des prés de Fagne voisins de ces pelouses. Nous avions déjà parcouru plusieurs de ces sites les 17 mai 1980, 4 juin 1983, 3 juin 1989, 26 mai 1990, 20 mai 1995 et 6 juin 1998 (COULON 1980, 1984, 1990, 1992, 1996; COULON et al. 1999).

a. Nous commençons par "Le Tombeau", Site de Grand Intérêt Biologique (SGIB), situé à Franchimont, entité de Philippeville. Le nom du site provient de la présence de nombreuses tombes franques. Il est constitué d'un plateau et d'un versant dolomitiques. Le plateau est occupé par des pelouses du *Mesobromion* rases et sèches, dominées par *Brachypodium pinnatum* et, dans le prolongement oriental du site, par une belle hêtraie calcicole du *Cephalanthero-Fagion*. Les pelouses, très riches sur le plan floristique, sont maintenues ouvertes par les lapins; les plantes y sont souvent nanifiées. Plusieurs espèces d'Orchidées y ont été signalées: *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis atrorubens*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia ovata*, *Orchis mascula* et *Platanthera chlorantha*. Nous notons aujourd'hui *Cephalanthera damasomium* et *Platanthera* sp. en boutons, *Dactylorhiza fuchsii*, *Neottia ovata* et *N. nidus-avis*.

b. Nous nous rendons ensuite à la Carrière du Bois de Rinval, ancienne carrière de dolomie comblée vers 1995-2000, SGIB situé à Merlemont, entité de Philippeville. Le site s'organise autour d'une longue tranchée assez étroite, limitée vers le nord et le sud par des falaises irrégulières et dénudées. Un lambeau de pelouse sur schistes plus ou moins embroussaillée s'étend au sud de l'excavation. Le replat occidental porte une flore discontinue mais diversifiée. Nous y observons, souvent en boutons, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia ovata*, *Orchis purpurea*, *Platanthera chlorantha* et, en sous-bois, un individu de *Cephalanthera longifolia* en fleurs, espèce très rare en Belgique (voir, par exemple, DELFORGE 1998).

c. Nous nous engageons une première fois dans la dépression de la Fagne, pour parcourir le SGIB "Les Tournailles" à l'ouest de Sart-en-Fagnes, entité de Philippeville. Cette réserve, gérée par Natagora, s'étend au nord de la forêt de la Fagne, sur les schistes verdâtres du Famennien inférieur (assise de Senzeilles). On y trouve une mosaïque de prairies peu ou moyennement amendées, plus ou moins humides, typiques des anciens prés de Fagne. Ils comprennent des prés de fauche de l'*Eu-Molinion*, à *Molinia caerulea* et *Silau silaus* avec *Dactylorhiza maculata*, *D. majalis*, *D. incarnata* et *Herorchis morio*, des mégaphorbiaies, des phalaridaies, des magnocariçaies, des prairies du *Cynosurion* et de l'*Arrhenatherion*. Nous y observons aujourd'hui de belles floraisons de *Dactylorhiza majalis* et d'*Herorchis morio*, ainsi qu'un grand barrage construit par des castors.

d. Nous revenons ensuite sur l'anticlinal pour parcourir le SGIB de la clairière de Moriachamps à Sautour, entité de Philippeville. Ce site magnifique,

souvent visité par notre Section, est formé d'un ensemble de pelouses, de forêts et de lisières forestières installées sur de la dolomie frasnienne, substrat relativement filtrant, et comprenant une hêtraie calcicole du *Cephalanthero-Fagion*, une chênaie à charme de substitution du *Carici-Carpinetum*, des lisières du *Berberidion* et du *Trifolion medii*, des pelouses du *Mesobromion* exceptionnellement riches en orchidées. *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *E. muelleri*, *Gymnadenia conopsea*, *Neotinea ustulata*, *Neottia nidus-avis*, *N. ovata*, *Ophrys apifera*, *O. insectifera*, *Orchis mascula*, *O. purpurea*, *Platanthera chlorantha* ont été trouvés sur le site de Moriachamps dont l'étude, la mise en évidence et la conservation doivent énormément à nos membres fondateurs Françoise COULON et Jacques DUVIGNEAUD (DUVIGNEAUD 1955, 1961, 1983; COULON 1975, 1989, 1990; DUVIGNEAUD & COULON 1980). Le bref passage effectué aujourd'hui n'a permis l'observation que de 7 *Neottia nidus-avis* et de 2 *Cephalanthera damasonium*.

e. Nous terminons la journée à la Réserve Naturelle Agréée (RNA) "Vallée de l'Hermeton" à Romedenne, gérée par Natagora, ainsi qu'aux argilières de Romedenne. Le site de cette RNA est formé de prairies de fauche actives ou abandonnées, de friches, de magnocariçaises, de fourrés, de bois, développés sur des schistes du Famennien inférieur, typiques de la Fagne. Les sols sont des sols alluviaux et des sols hydromorphes à pseudogley. Quelques bras morts de l'Hermeton sont encore en place.

Du point de vue orchidologique, la vallée de l'Hermeton est célèbre notamment parce qu'elle a abrité la dernière population belge d'*Anteriorchis coriophora*, observée encore en 1946, puis disparue (JANS 1970, sub nom. *Orchis coriophora*). Le site des argilières de Romedenne comprend des habitats divers résultant de travaux d'extraction de l'argile. Ils vont des milieux les plus secs aux plus humides: friches sèches ouvertes sur schistes ou recolonisées par des bouleaux et des genêts, boisements de saules et d'aulnes, mares et ornieres à différents stades d'atterrissement et de recolonisation végétale. Onze individus de *Dactylorhiza incarnata* y ont été observés lors de l'excursion.

25-27 mai 2012. Un voyage autour du Vercors (France) a été effectué par des membres de la Section Orchidées d'Europe à l'initiative de M. DUCHATEAU. Avec les réflexions qu'il a suscité, il fait l'objet d'un compte rendu séparé dans le présent bulletin (DELFORGE 2013).

9 juin 2012. Excursion en Brabant Wallon, centrée sur la visite de la réserve naturelle agréée de Gentissart (Mellery, entité de Villers-la-Ville), site réhabilité qui a fait l'objet d'un exposé de notre guide, M. TANGHE, au cours du programme de conférences de l'hiver (cf. supra, 3 décembre 2011). C'est par un temps maussade, bien trop frais pour la saison, que nous parcourons, après une présentation détaillée de la réserve et de sa gestion, la dépression nommée "zone H" du site.

Un exemplaire robuste de *Dactylorhiza incarnata* y est apparu en mai 2009 (TANGHE 2011). Nous dénombrons aujourd'hui 27 *D. incarnata*, quelques-uns en fin de floraison, les autres sous forme de rosettes de feuilles stériles. Les

rares exemplaires qui ont fleuri sont protégés par des treillis pour éviter qu'ils soient broutés par le chevreuil qui a élu domicile dans la réserve. Nous voyons également, principalement dans la saulaie qui borde la dépression, une trentaine de *D. fuchsii* en boutons ou en début de floraison, ainsi qu'une vingtaine de *Neottia ovata* en rosettes foliaires ou avec de très jeunes hampes munies de très petits boutons floraux. L'endroit où apparaît sporadiquement un individu d'*Anacamptis pyramidalis* nous est précisément situé; cette espèce n'est pas visible cette année.

Nous parcourons ensuite d'autres parties de la réserve, en particulier le pourtour de la vaste pièce d'eau B1, où la population de Bernache du Canada (*Branta canadensis*), trop importante, doit être gérée. Dans toutes les saulaies qui entourent les pièces d'eau, nous trouvons de nombreuses rosettes foliaires d'*Epipactis helleborine*, certaines portant déjà des hampes florales naissantes.

16 juin 2012. Excursion dans l'Eifel calcaire allemand (Parc naturel du Nord-Eifel, Rhénanie du Nord - Westfalie), guidée par B. et J. BREUER, nos guides attitrés pour cette région. Nous résisterons stoïquement toute la journée à une pluie battante continue et à des températures bien trop basses pour la saison, de 12 à 14°C seulement.

a. Nous commençons l'excursion au "Naturschutzgebiet Seidenbachtal", sur les flancs du Froschberg, près de Blankenheim. La Section avait déjà visité cette remarquable réserve les 27 juin 1987, 27 juin 1998, 21 juin 2003 et 12 juillet 2008 (COULON 1988b; COULON et al. 1999; DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2004; BREUER & DELFORGE 2009).

Dans la hêtraie mixte à *Fagus sylvatica* près du parking à l'entrée de la réserve, nous voyons une dizaine de *Cephalanthera damasonium* en fin de floraison et, en lisière, quelques *Platanthera chlorantha* en boutons ou en début de floraison, ainsi que quelques rosettes foliaires de *Neottia ovata*. En nous dirigeant vers le Nonnenbachtal, nous longeons une prairie de fauche qui ne fait pas partie de la réserve; elle est couverte de *Lychnis flos-cuculi* parmi lesquels commencent à fleurir des centaines de *Dactylorhiza fuchsii* un peu atypiques, accompagnés de dizaines de *D. majalis* en extrême fin de floraison ou en fruits, de 6 hybrides entre ces 2 espèces *D. xbraunii* (HALÁCSY) BORSOS & SOÓ, d'une cinquantaine de *Gymnadenia conopsea* en boutons ou en début de floraison et d'autant de *Neottia ovata* en rosettes stériles ou en début de floraison.

Nous atteignons les pelouses mésophiles à *Carex flacca*, *Globularia bisnagaria*, *Phyteuma orbiculare* et *Sanguisorba minor*, au nord du Nonnenbachtal; nous y trouvons 2 *Coeloglossum viride* en fleurs, des dizaines de *Dactylorhiza fuchsii* et de *Gymnadenia conopsea* en boutons ou en début de floraison, une vingtaine de *Neottia ovata* en début de floraison et surtout une centaine d'*Herminium nonorchis* en boutons, en fleurs ou déjà en fin de floraison, qui font l'essentiel de l'intérêt orchidologique de ces pelouses. Un autre joyau du lieu, l'Anémone pulsatille, *Pulsatilla vulgaris*, est déjà en fruits.

b. Nous nous rendons ensuite à Baasem, où nous visitons une prairie de fauche acidocline humide en pente, entourée d'une pessière, aux environs de 560 m d'altitude. Nous y observons une vingtaine de *Neottia ovata* en début

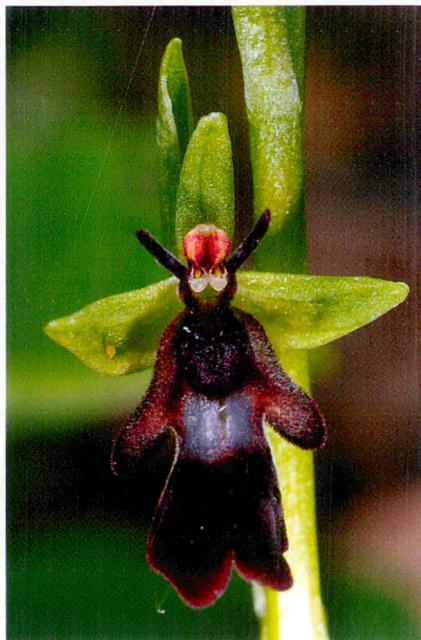


Planche 2. Excursions à Gentissart (Brabant Wallon) et en Eifel (Allemagne).
Gentissart, 9.VI.2012. En haut, à gauche: *Dactylorhiza incarnata* dans sa protection de treillis.
Eifel, 16.VI.2012. En haut, à droite: Froschberg, *Hermium monorchis*; en bas, à gauche:
Baasem, *Pseudorchis albida* var. *albida*; à droite: Kerpen Niederehe, *Ophrys insectifera*.

(photos P. DELFORGE)

de floraison, une centaine de *Dactylorhiza maculata* en fleurs, eux aussi un peu atypiques, et une trentaine de *Pseudorchis albida* var. *albida*, en boutons ou en fleurs. Cette dernière espèce est rare en Eifel, rarissime en Wallonie (cf. supra, 22 octobre 2011).

c. Toujours sous la pluie, nous gagnons le lieu-dit Ormont à Steinert - Leuwersberg, au sud de Kronenburger Hütte. Il s'agit d'une prairie humide silicicole gérée par fauchage, qui se développe à 600 m d'altitude. Nous y observons notamment *Arnica montana*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca nigrescens*, *Galium saxatile*, *Meum athamanticum*, *Nardus stricta*, *Narthecium ossifragum*, *Pedicularis sylvatica*, *Polygala serpyllifolia* ainsi qu'un seul individu de *Platanthera bifolia* en boutons, une cinquantaine de *Neottia ovata* en début de floraison, environ 200 *Dactylorhiza maculata* en fleurs dont certains tendent vers la var. *elodes* et d'autres évoquent *D. ericetorum*, et une vingtaine, seulement, de *Pseudorchis albida* var. *albida* en boutons ou en début de floraison; nous en avons compté une soixantaine en 1987 (COULON 1988b) et plus d'une centaine en 1998 (COULON et al. 1999).

d. Nous terminons la journée en parcourant la vaste réserve de Kerpen Niederehe, constituée par une très grande pelouse calcicole s'étendant sur les pentes d'une crête de dolomie et de marnes, avec intrusions de basalte. Entre les innombrables groupes de genévriers (*Juniperus communis*), nous voyons de très nombreuses orchidées: une trentaine d'*Anacamptis pyramidalis* en boutons ou en début de floraison, des centaines de *Dactylorhiza* cf. *fuchsii* dont certains évoquent, par l'un ou l'autre caractère, *D. maculata* var. *elodes*, sans qu'une tendance constante, allant dans une même direction, ne se dégage de cette mosaïque; nous notons également une dizaine d'*Epipactis atrorubens* en boutons, environ 1.000 *Gymnadenia conopsea* en boutons ou en début de floraison, des centaines de *Neottia ovata* en début de floraison, 5 *Neotinea ustulata* en fin de floraison, environ 500 *Ophrys insectifera* en fleurs, 1 *Orchis mascula* défleurie et, à l'abri des genévriers, des centaines de *Platanthera chloantha* à tous les stades de floraison.

Une année plus favorable, les orchidées peuvent être ici plus nombreuses encore; le 19 juin 2010, par exemple, la population d'*Ophrys insectifera* a été évaluée à plus de 10.000 individus fleuris sur ce site (obs. pers. B. & J. BREUER, P. DELFORGE, M. DUCHATEAU).

23 juin 2012. Excursion en Lorraine belge, guidée par R.-M. LAFONTAINE et P. DEVILLERS, avec la collaboration de M. AMEELS, et menée conjointement avec Gomphus, le groupe d'étude des Libellules attaché aux Naturalistes belges. Cette journée, qui a bénéficié d'un temps radieux, était centrée sur la visite de sites d'intérêt exceptionnel et d'accès difficile, parce que compris dans le périmètre du camp militaire de Stockem et nécessitant donc des autorisations. Il s'agit des landes sur sables sinémuriens de Lagland, des tourbières qui y sont enclavées et des bas-marais du Landbruch qui les bordent. Nous y avons ajouté une brève visite au marais de Vance.

a. La matinée a été consacrée à un long périple sur les plateaux qui forment le camp militaire proprement dit. Ils portent le dernier grand complexe de landes à bruyères sur sable de Wallonie. Ils abritent également les plus

grandes pelouses à *Corynephorus canescens* de la région, ainsi que de vastes surfaces de landes humides à *Erica tetralix*, des landes à *Arnica montana*, des bas-marais acides à *Trichophorum cespitosum*.

Les landes humides abritent de superbes colonies de *Dactylorhiza sphagnicola* que nous avons pu voir il y a 30 ans, le 13 juin 1982 (COULON 1983), il y a 20 ans, le 21 juin 1992, sous la conduite de Georges-Henri PARENT (COULON 1993; PARENT 1993), le 13 juin 1998 (COULON et al. 1999), ainsi que, plus récemment, le 23 juin 2007 (DELFORGE et al. 2008). Nous y examinons aujourd'hui 3 stations de *D. sphagnicola*. Les 2 premières comptent peu de plantes, environ 10 chacune, proches de la fin de floraison. La troisième, par contre, située dans une grande tourbière basse très humide, est superbe. Elle comprend plus de 50 individus, en pleine floraison. Nous nous contenterons d'examiner quelques plantes très proches du bord de la tourbière, de manière à ne pas endommager inutilement ce milieu très fragile.

La seule autre orchidée vue en nombre dans le camp est *Dactylorhiza maculata* qui se présente sous 2 formes. La forme la plus abondante est typique de l'espèce dans nos régions: l'inflorescence est souvent grande, cylindrique, très dense; les fleurs sont presque blanches avec des dessins discrets. La forme du labelle est celle que l'on attribue généralement à *D. maculata*, avec des lobes latéraux formant une large jupe et un très petit lobe médian. Les plantes de ce type sont en pleine floraison. La deuxième forme est beaucoup plus rare et plus tardive, la plupart de ses plantes ouvrant leurs premières fleurs. Elle est représentée par des individus graciles, petits, à feuilles étroites, portant des inflorescences lâches et pauciflores, composées de fleurs roses ornées de dessins appuyés. La forme du labelle évolue davantage vers celle de *D. fuchsii*: le labelle est triangulaire, sa plus grande largeur située dans la partie distale et le lobe central est proéminent, bien que toujours nettement plus petit que les lobes latéraux. Deux *D. xwiefelspuetziana* D. TYTECA, l'hybride entre *D. maculata* (forme typique) et *D. sphagnicola*, sont observés.

Outre les orchidées, nous voyons de belles formations de *Scirpus cespitosus*, des landes à *Calluna vulgaris*, des buttes à *Vaccinium oxycoccos*, de belles floraisons de *Jasione montana* et d'*Arnica montana*. Parmi les éléments caractéristiques de la faune, nous avons la chance de pouvoir observer et photographier à loisir des exemplaires complaisants du Lézard des souches, *Lacerta agilis*, et d'un lépidoptère, le Damier du plantain, *Melitaea cinxia*.

b. L'après-midi, nous nous rendons à travers bois jusqu'au bord du marais du Landbruch dont nous traversons de part en part le grand diverticule, le plus intéressant pour la flore orchidéenne. Le marais est alimenté par 2 ruisseaux qui prennent leurs sources dans le domaine militaire: le ruisseau du Landbruch et celui de l'Engelbach. Les habitats qui font la renommée de ce site sont tout à fait remarquables: complexe de bas-marais alcalins et acides, tourbière bombée à sphaignes, tourbières de transition à *Carex lasiocarpa* et *C. limosa*, tapis inondé de Prêle des eaux (*Equisetum limosum*), grandes étendues de cariçaies à Laïche paniculée (*Carex paniculata*), mares avec tapis flottant de Trèfle d'eau (*Menyanthes trifoliata*), vaste aulnaie marécageuse, prairies du *Molinion*, landes sèches à callune et myrtille, mégaphorbiaies à Reine-des-prés (*Filipendula ulmaria*) et Aconit napel (*Aconitum napellus*).



Planche 3 Landes à bruyères sur sable, camp militaire de Stockem, 23.VI.2012.
À gauche, en haut: *Dactylorhiza sphagnicola* dans la grande tourbière basse très humide; en bas: *D. maculata*, forme précoce à inflorescence grande, cylindrique et dense, fleurs presque blanches avec dessins discrets. À droite: *D. maculata*, forme plus tardive, gracile, à inflorescence lâche et pauciflore, fleurs roses ornées de dessins appuyés.

(photos J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Les populations d'Orchidées sont très fournies dans la zone parcourue. Nous voyons *Epipactis palustris* en grande abondance, mais toujours en boutons, sauf quelques plantes qui avaient ouvert 1-3 fleurs. *Neottia ovata* est omniprésent. Quelques pieds de *Gymnadenia conopsea* en boutons sont déjà reconnaissables et un certain nombre de *Dactylorhiza majalis* défleuris le sont encore. Une autre plante défleurie est peut-être *D. incarnata*.

Les orchidées les plus difficiles à cerner sont ici aussi des *Dactylorhiza* du complexe de *D. maculata*/*D. fuchsii*, très abondant dans tout le diverticule. Certaines plantes appartiennent clairement à *D. maculata*, avec un labelle très large, un très petit lobe central et des macules fines et pâles; d'autres représentent nettement *D. fuchsii*, avec un lobe central très proéminent et une ornementation pourpre en double boucle très appuyée; d'autres encore combinent les caractères de ces 2 taxons de diverses manières. En outre, quelques plantes ont l'aspect des exemplaires graciles à floraison tardive décrits ci-dessus pour la bruyère de Lagland. L'une d'entre elles est un individu remarquable par ses feuilles très longues et extrêmement étroites, densément tachetées. C'est une plante assez grande, avec une inflorescence lâche et pauciflore et des fleurs roses fortement ornées qui n'évoquent en rien un hybride avec *D. majalis* ou *D. incarnata*.

Des hybrides entre *D. majalis* et *D. maculata* sont bien présents, mais pour la plupart défleuris, avec parfois quelques fleurs sommitales fraîches. Par ailleurs, beaucoup de plantes caractéristiques des bas-marais acides, des bas-marais alcalins et des buttes de tourbières hautes sont en pleine floraison, notamment *Menyanthes trifoliata*, *Vaccinium oxycoccos*, *Potentilla palustris*, *Pyrola rotundifolia* ou encore *Carex lepidocarpa*.

c. En fin d'après-midi, une partie des participants gagnent le marais de Vance, situé sur la Haute Semois, sur le territoire de la commune d'Étalle. Ce marais, que nous avons déjà visité en juin 1999 et 2007 (DELFORGE et al. 2000, 2008), est formé en grande partie par une tourbière engendrée par la combinaison de suintements d'eau carbonatée issus, d'une part, de la Cuesta des sables et grès calcarifères sinémuriens et, d'autre part, du niveau imperméable constitué par les marnes hettangiennes. Il comprend des phragmitaies, des moliniaies, des buttes de sphaignes, des suintements à végétation mosaïquée de bas-marais acides, bas-marais alcalins et tourbières de transition du *Caricion lasiocarpae* et des buttes plus sèches couvertes d'une pelouse du *Nardo-Galion* à *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Galium saxatile*, *Carex ovalis*, *Calluna vulgaris*, *Luzula multiflora* var. *congesta*, *Deschampsia flexuosa*. Nous y trouvons de nombreux pieds de *Dactylorhiza majalis*, pour la plupart entièrement défleuris et 12 individus de *D. incarnata* en fin de floraison, mais parmi lesquels quelques-uns ont des fleurs sommitales photographiables et deux, une inflorescence relativement fraîche. Tous ces *D. incarnata* sont munis de feuilles qui n'atteignent pas la base de l'inflorescence. Leurs fleurs sont rose pâle, sauf pour une plante, la moins avancée du groupe, chez qui elles sont pourpres. Ces orchidées sont accompagnées par de nombreuses laïches, notamment *Carex lepidocarpa*, *C. appropinquata*, des tapis de Comaret (*Potentilla palustris*) et de belles floraisons de *Pedicularis palustris*.

30 juin 2012. Excursion aux environs de Bruxelles, guidée par P. DEVILLERS, avec principalement la visite des marais de Berg (Kampenhout, Brabant Flamand), établi sur des sables calcaires du Bruxellien. Ces marais constituaient la plus belle tourbière alcaline de Belgique avant des travaux désastreux de “mise en valeur” urbanistique et récréative contre lesquels la communauté naturaliste s’était mobilisée dans les années 1940 et 1950 (par exemple DUVIGNEAUD et al. 1942). Ces marais étaient déjà bien connus des botanistes du XVIII^e siècle, qui y récoltaient notamment *Liparis loeselii* et des *Carex* rares, ce dont témoignent encore leurs herbiers conservés au Jardin botanique national de Meise (BR). *Liparis loeselii* est éteint depuis plusieurs décennies au Torfbroek (DUVIGNEAUD et al. 1942; VIVEY & STIEPERAERE 1981; MEEUWIS 1997).

Des aménagements récents et des travaux de gestion bien conçus s’efforcent de rendre aux marais leur éclat d’antan. Ils ont déjà obtenu de remarquables succès: le site est actuellement riche en orchidées et il a retrouvé plusieurs des espèces du *Caricion davallianae* qui faisaient sa renommée; il abrite aussi une faune variée, notamment d’oiseaux paludicoles et d’insectes. Nous avons déjà visité ce site le 19 juin 2004 (DELFORGE et al. 2005)

a. Le matin, par très beau temps, nous parcourons la réserve du Torfbroek, installée dans la partie occidentale de l’ancienne tourbière de Berg. Les floraisons y sont superbes, en particulier celles des spectaculaires *Ononis spinosa*, *Lysimachia vulgaris* et *Lythrum salicaria*. Plusieurs espèces indicatrices du *Caricion davallianae* sont très en évidence. *Juncus subnodulosus* est abondant, dominant par endroits. De très belles colonies d’*Anagallis tenella* sont en pleine floraison. Berg est la station la plus importante de Belgique pour cette espèce. De petites populations de *Carex lepidocarpa* sont en fin de floraison.

En ce qui concerne les orchidées, *Epipactis palustris* est au pic de la floraison et forme de superbes populations, *Gymnadenia conopsea* est en début de floraison ou en pleine floraison, *Dactylorhiza fuchsii* en pleine floraison ou en fin de floraison; tous trois sont abondants. *Gymnadenia conopsea* et *Dactylorhiza fuchsii* comprennent, comme c’est la règle dans les bas-marais alcalins, des plantes d’aspects très variés, sans qu’il y ait de ségrégation de morphes distincts. Johan DIERCKX nous montre un hybride entre *D. fuchsii* et *G. conopsea* (\times *Dactyloдения sancti-quintinii*, cf. BAETEN et al. 2011, 2013), qu’il avait trouvé sur le site quelques jours auparavant, le 19 juin (RIEPE & DIERCKX 2013).

b. L’après-midi, nous visitons la réserve naturel Ter Bronnen, situé dans la partie orientale de l’ancienne tourbière de Berg et inséré dans le lotissement par lequel avait débuté, dans les années 1930, la destruction du site (DUVIGNEAUD et al. 1942). *Epipactis palustris* forme ici d’immenses populations très spectaculaires. Nous voyons aussi *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza fuchsii* et plusieurs espèces indicatrices du *Caricion davallianae*, parmi lesquelles *Juncus subnodulosus*, *Carex lepidocarpa* et *C. hostiana*, dans l’une de ses très rares stations de Belgique. *Cladium mariscus* et *Schoenus nigricans*, qui contribuaient autrefois à la célébrité du site et avaient disparu, le premier dans les années 1930, le second dans les années 1940, ont réapparu. *Cladium mariscus* forme d’imposants massifs en bordure d’étang et nous pouvons admirer quelques belles touffes de *Schoenus nigricans*, dont c’est la seule station de Belgique.



Planche 4. Marais de Berg (Kampenhout), 30.VI.2012.

À gauche, en haut: *Epipactis palustris*; en bas: *Dactylorhiza fuchsii*.

À droite, en haut: *Gymnadenia conopsea*; en bas: *Dactylorhiza fuchsii* × *Gymnadenia conopsea*
[= ×*Dactylodenia sancti-quintinii* (GODFREY) J. DUVIGNEAUD].

[photos J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DELFORGE (infér. dr., 25.VI.2012)]

c. En fin d'après-midi, nous quittons le site de Berg pour nous rendre en Forêt de Soignes, dans la région de Bruxelles-Capitale, et y revoir la grande station d'*Epipactis phyllanthos* de la chaussée de Tervueren. Cette station a été découverte par notre guide en 1988 (COULON 1989; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN in COULON 1990). Elle se situe dans une zone où les sables lédiens calcarifères sont à très faible profondeur et ont sans aucun doute été ramenés en talus de part et d'autre de la chaussée lors de son élargissement ou même lors de sa construction, ancienne puisque la route figure sous son tracé actuel sur les relevés cadastraux du début du XIX^e siècle. La station est entièrement en "hêtraie-cathédrale", bien connue pour ses qualités esthétiques exceptionnelles, dans une zone où la canopée est particulièrement dense et forme un tunnel de verdure et d'ombre au-dessus de la chaussée. Elle est limitée au voisinage immédiat de la route, développée aussi bien au nord qu'au sud de la chaussée, concentrée dans la bordure du ruban asphalté, entre celui-ci et les talus raides qui le flanquent, dans la pente de ces talus et le long de son faîte.

Les *Epipactis* émergent d'un tapis de feuilles mortes, du sol nu ou parfois de tapis de lierre. Cette distribution particulière, linéaire et liée au microrelief, souvent caractéristique des *Epipactis* forestiers, s'explique sans doute ici par la disposition des levées de sable calcarifère, par le schéma d'écoulement et d'accumulation de l'humidité provenant des précipitations, peut-être aussi par l'influence de la circulation routière sur le chimisme des sols. La tolérance de plusieurs *Epipactis* forestiers aux métaux lourds, et leur concentration sur des sols contaminés où la compétition est ainsi limitée, a été plusieurs fois observée (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999). La population sonienne d'*E. phyllanthos* est la seule de l'espèce trouvée jusqu'ici sur le continent européen entre le Danemark et la Vendée (France). Elle constitue incontestablement l'entité botanique la plus remarquable de la Région de Bruxelles-Capitale.

4 août 2012. Excursion sur le littoral de la Mer du Nord (Flandre occidentale), guidée par P. DEVILLERS et C. PARVAIS. Cette journée, consacrée à l'observation d'*Epipactis neerlandica* dans les dunes du littoral occidental, a bénéficié d'un temps très agréable. La végétation des systèmes dunaires et de leurs pannes était très fleurie et nous avons pu étudier à loisir de belles populations d'*E. neerlandica* en pleine floraison.

a. La matinée est consacrée aux dunes de la réserve du Westhoek, à La Panne, réserve que la Section avait déjà visitée les 14 août 1988, 3 août 1996 et 8 juin 2002 (COULON 1989, 1997; DELFORGE & MAST DE MAEGHT 2003). Ce vaste ensemble comprend de grandes étendues de dunes blanches, de dunes grises et de fourrés d'Argousier (*Hippophae rhamnoides*). Des pannes très humides y sont enclavées et abritent une très riche végétation du *Caricion davallianae* sur sables conchyliens. Elles ont beaucoup souffert des pompages destinés à l'urbanisation littorale et sont aujourd'hui pour la plupart desséchées, comme partout le long du littoral continental de la Mer du Nord.

Néanmoins, quelques belles associations subsistent, notamment celles qui sont dominées par le Saule rampant (*Salix repens*), arbrisseau auquel *Epipactis neerlandica* est strictement lié par l'association mycorrhizienne. Au

cours d'un assez long périple traversant dunes et pannes dunaires, nous avons l'occasion de voir, notamment, *Parnassia palustris*, *Senecio jacobaea*, *Erodium lebelii*, *Ononis repens*, *Viola curtisii*, *Galium verum*, *Blackstonia perfoliata*, *Centaureum pulchellum*, *C. erythraea*, *C. littorale*, *Carex arenaria*, ainsi que les orchidées *Epipactis palustris*, *E. helleborine* et *E. neerlandica*. Ce dernier a été trouvé dans 3 pannes, 16 individus dans la première, 2 dans la deuxième et 35 dans la troisième.

b. L'après-midi, une partie du groupe a visité les dunes d'Oostduinkerke, dans le complexe de Mariapark. Deux autres stations d'*Epipactis neerlandica* ont été examinées, l'une forte de 35 individus sur une pente dunaire envahie par *Salix repens* et située en bordure d'une panne sèche, l'autre de 2 individus dans une panne à *S. repens*.



Dans le domaine des publications, nous avons vu, le 25 octobre 2011, la parution du vingt-quatrième numéro Spécial Orchidées, un volume de 204 pages comportant 11 articles et 79 illustrations en couleurs, contributions de 8 auteurs différents. D'autre part, en avril 2012, paraissait chez Delachaux et Niestlé (Paris) la deuxième édition revue et augmentée du *Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux* (DELFORGE 2012A) dont les modifications rédactionnelles et les principaux changements taxonomiques et nomenclaturaux ont été détaillés dans notre revue (DELFORGE 2012B).

Remerciements

Nous remercions Bruno et Jeanine BREUER (Eupen), Amandine DUTRANOIT (Romedenne), James MAST DE MAEGHT (Bruxelles) et Martin TANGHE (Rixensart) qui nous ont fourni des documents et des renseignements nous permettant de compléter ce bilan.

Bibliographie

- BAETEN, F., DIERKX, J. & DELFORGE, P. 2011.- Présence en Belgique d'un \times *Dactylodenia*, hybride intergénérique naturel entre *Dactylorhiza* et *Gymnadenia*. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 45-70.
- BAETEN, F., DIERKX, J. & DELFORGE, P. 2013.- Het voorkomen in België van een \times *Dactylodenia*, natuurlijke intergenerische hybride tussen *Dactylorhiza* en *Gymnadenia*. *Liparis* 19: 45-74.
- BREUER, B. & DELFORGE, P. 2009.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2007-2008. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 1-14.
- BRIGODE, F. & DELFORGE, P. 2012.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2010-2011. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 1-16.

- VAN DER CINGEL, N.A. 1995.- An Atlas of Orchid pollination - European Orchids: 175p + 123 pl. A.A. Balkema, Rotterdam.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 2011.- The flower of the European Orchid. Form and function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (The Netherlands).
- COULON, F. 1975.- In Memoriam Merlemont. *Natura mosana* 27 (1974): 57-59.
- COULON, F. 1980.- Section Orchidées d'Europe. Bilan d'une saison d'activités. *Natural. belges* 61: 87-98.
- COULON, F. 1982.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1980-1981. *Natural. belges* 63: 135-137.
- COULON, F. 1984.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1982-1983. *Natural. belges* 65: 97-105.
- COULON, F. 1986.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1984-1985. *Natural. belges* 67 (Orchid. 1): 131-138.
- COULON, F. 1988.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1986-1987. *Natural. belges* 69 (Orchid. 2): 55-64.
- COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* 70(Orchid. 3): 65-72.
- COULON, F. 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges* 71 (Orchid. 4): 65-74.
- COULON, F. 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1989-1990. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 65-70.
- COULON, F. 1993.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1991-1992. *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 77-85.
- COULON, F. 1996.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1994-1995. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 97-109.
- COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 65-74.
- COULON, F. (+), DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 1999.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1997-1998. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 97-110.
- COULON, F. & DUVIGNEAUD, J. 1991.- Cartographie des Orchidées des Ardennes. *L'Orchidophile* 22, supplément au n°96: 1-34.
- DELFORGE, P. 1996.- Europe, North Africa, and the Near East: 80-85 in HAGSATER, E. & DUMONT, V. [eds], Orchids - Status Survey and Conservation action Plan: 153p. + 8 pl. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- DELFORGE, P. (coll. F. COULON, P. DEVILLERS, J. DUVIGNEAUD & É. WALRAVENS) 1998.- Orchidées de Wallonie - Évaluation de la situation de treize espèces menacées ou devant faire l'objet d'une attention particulière. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 131-200.
- DELFORGE, P. 2005A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2005B.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-140.
- DELFORGE, P. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles données sur la distribution d'espèces du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen oriental (Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 23-35.
- DELFORGE, P. 2006C.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Rhodes (Dodécannèse, Grèce): *Ophrys colossaena* sp. nova. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 201-216.
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012A.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012B.- Deuxième édition revue et augmentée du *Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux*: modifications taxonomiques, rédactionnelles et nomenclaturales. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 17-32.
- DELFORGE, P. 2013.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d'*Ophrys* observées dans cette région. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 27-52.

- DELFORGE, P., ÉVRARD, D. & MAST DE MAEGHT, J. 2011.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2009-2010. *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 1-13.
- DELFORGE, P., LION, J.-P. & MAST DE MAEGHT, J. 2005.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2003-2004. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 1-20.
- DELFORGE, P. & MAST DE MAEGHT, J. 2003.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2001-2002. *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 1-18.
- DELFORGE, P. & MAST DE MAEGHT, J. 2004.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2002-2003. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 1-26.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2008.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2006-2007. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 1-15.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, M. 2000.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1998-1999. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 65-82.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, M. 2001.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1999-2000. *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 1-18.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DELVOSALLE, L. 2009.- Atlas Floristique IFFB. France NW.N et NE. Belgique- Luxembourg. Inventaire Institut Floristique Franco-Belge. Version CD-rom, Bruxelles
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1999.- Évolution des stations d'*Epipactis phyllanthos* G.E. SMITH en Forêt de Soignes (Belgique). *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 282, 311-320.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 97-162.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013A.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 61-74.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013B.- Endémisme dans la flore orchidéenne cyrno-sarde. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 75-84.
- DORMONT, L., DELLE-VEDOVE, R., BESSIERE, J.-M., HOSSAERT-MC KEY, M. & SCHATZ, B. 2010.- Rare white-flowered morphs increase the reproductive success of common purple morphs in a food-deceptive orchid. *New Phytologist* 185: 300-310.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- DUVIGNEAUD, J. 1955.- L'herborisation générale de la Société royale de Botanique de Belgique dans la Fagne de l'Entre-Sambre-et-Meuse: 29 et 30 mai 1954. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 87: 209-229.
- DUVIGNEAUD, J. 1961.- La végétation de l'Entre-Sambre-et-Meuse: la hêtraie des sols calcaires. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 93: 161-174, 209-229.
- DUVIGNEAUD, J. 1983.- La protection de deux sites d'intérêt écologique dans la partie méridionale de l'Entre-Sambre-et-Meuse. *Natural. belges* 64: 127-132.
- DUVIGNEAUD, J. & COULON, F. 1980.- Les sites dolomitiques de Belgique, hier et aujourd'hui. Problèmes de la préservation de leur flore et de leur végétation. *Natura Mosana* 33: 10-25.
- DUVIGNEAUD, P., VANDEN BERGHIEN, C. & HEINEMANN, P. 1942.- À propos de la disparition d'un site naturel: Le marais de Bergh et sa flore. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 74: 139-153.
- JANS, A. 1970.- Les orchidées indigènes. *Rés. Natur. Orni. Belg.* 1970: 27-32.
- KREUTZ, C.A.J. 2007.- Beitrag zur Taxonomie und Nomenklatur europäischer, mediterraner, nordafrikanischer und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 24(1): 77-141.
- LOWE, M.R., & TYTECA, D. 2012.- Two new *Ophrys* species from Portugal. *J. Eur. Orch.* 44: 207-229.
- LUNAU, K., FIESELMANN, G., HEUSCHEN, B. & VAN DE LOO, A. 2006.- Visual targeting of components of floral colour patterns in flower-naïve bumblebees (*Bombus terrestris*; Apidae). *Naturwissenschaften* 93: 325-328.
- MAST DE MAEGHT, J., GARNIER, M.-A., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 2005.- *Ophrys polyxo*, a scolopaxoid *Ophrys* from Rhodes. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 147-156.
- MEEUWIS, R. 1997.- Excursieverslagen. Torfbroek en Vorsdonkbos-Turfputten. 15 juni 1996. *Liparis* 3: 10-15.

- MILLARAKIS, P., PARENT, G.-H., VOGEL, G. & WEIMERSKIRCH, J.-J. 2002.- Carthographie des Orchidées de la Meuse: 55p. *L'Orchidophile*, suppl. au n°151, Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- NILSSON, L.A. 1978.- Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). *Bot. Not.* 131: 35-51.
- NILSSON, L.A. 1983.- Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) RICH. and *P. chlorantha* (CUSTER) REICHB. (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc. London* 87: 325-350 +10 figs.
- PARENT, G.H. 1993.- Les Orchidées du terrain militaire de Stockem-Lagland (Arlon, Belgique). *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 86-92.
- PAULUS, H.F. 2001.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoneae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiგიensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 38-86.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2009.- *Ophrys appoloniae* spec. nov., eine neue Art der *Ophrys omegaifera*-Gruppe aus Rhodos, Samos und Chios. *J. Eur. Orch.* 41: 643-662.
- RIEPE, D. & DIERKX, J. 2013.- *xDactylodenia sancti-quintinii* in het Torfbroek bij Kampenhout. *Liparis* 19: 79-84.
- ROMMES, J. & TYTECA, D. 1980.- Une importante station à *Dactylorhiza* aux portes de l'agglomération bruxelloise. *Dunortiera* 17: 14-15.
- VAN ROMPAEY, E. & DELVOSALLE, L. 1979.- Atlas de la Flore belge et luxembourgeoise, Ptéridophytes et Spermatophytes, 2^e édition revue par L. DELVOSALLE (et coll.): 1542 cartes. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- SAINTENOY-SIMON, J. 1994.- Répertoire des réserves naturelles d'Ardenne et Gaume (suite et fin). *Parcs Nationaux* 49: 51-66; 86-98.
- SAINTENOY-SIMON, J. 1995.- Orchidées dans la ville. *Adoxa* n°6/7: 17-20.
- SAINTENOY-SIMON, J., ROMMES, J. & VERHELPE, B. 2011.- *Ophrys apifera* aux abords de Bruxelles (Zellik/Asse). *Adoxa* n°68 : 20-24.
- SAINTENOY-SIMON, J. & TANGHE, M. 2008.- Excursion de l'A.E.F. à Gentissart et Strichon le 17 mai 2008. *Adoxa* n°60: 10-16.
- SALMAN, R., PRENDERGAST, G. & ROBERTS, P. 2002.- Germination of *Dactylorhiza fuchsii* seeds using fungi from non-orchid sources: 133-153 in KINDLMANN, P., WILLEMS, J.H. & WHIGHAM, D.F. [eds].- Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Backhuys, Leiden.
- SPÄETHE, J., TAUTZ, J. & CHITTKA, L. 2001.- Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 98: 3898-3903.
- STAMOS, D.N. 2003.- The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology: 390p. Lexington Books, Lanham, Maryland.
- STEARNS, W.T. 1983.- Botanical latin: 566p. David & Charles, London.
- TANGHE, M. 2004.- L'orchis des bois sur les traces de l'épipactis à larges feuilles ? *Adoxa* n°42: 23-24.
- TANGHE, M. 2008.- Les avatars d'une mare et de sa végétation dans la RN provinciale de Gentissart (Mellery — Villers-la-Ville). *Adoxa* n°60: 41-48.
- TANGHE, M. 2011.- *Dactylorhiza incarnata* et *Ophioglossum vulgatum* dans l'ancienne sablière de Gentissart (RN provinciale, Mellery — Villers-la-Ville). *Adoxa* n°60: 15-22.
- TANGHE, M. & LEFEBVRE, C. 2010.- Dynamique à moyen terme d'une population spontanée de *Dactylorhiza fuchsii* (DRUCE) Soó dans un milieu horticole suburbain. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 29-46.
- TREMBLAY, R.L., ACKERMAN, J.D., ZIMMERMAN, J.K. & CALVO, R.N. 2005.- Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc. London* 84: 1-54.
- VANDEN BERGHE, C. & DUVIGNEAUD, J. 1965 - Une excursion aux Hauts-Buttés, en Ardenne (département des Ardennes, France) (20 juin 1965). *Natural. belges* 46: 392-403.
- VENHUIS, C., VENHUIS, P. & ELLIS-ADAM, A.C. 2006.- A new Tongue-orchid (Orchidaceae) in southwest Spain: *Serapias occidentalis*. *Anal. Jard. Bot. Madrid* 63: 131-143.
- VIVEY, Q., & STIEPERAERE, H. 1981.- The rich-fen vegetation of the nature reserve «Het Torfbroek» at Berg-Kampenhout (Prov. Brabant, Belgium). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 114: 106-124.

Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d'*Ophrys* observées dans cette région

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - Account of a journey of the Section Orchids of Europe around the Vercors (France) in May 2012 and remarks on four *Ophrys* species seen in this area. A detailed account of a 3 days field trip made in the Vercors (France, departments Drôme and Isère), in May 2012 is provided. 42 species, on which 36 in flowers were seen, as well as 9 inter-specific hybrids. Discussion is made about *Ophrys* species sometimes not recognized in the region: *O. saratoi*, species of the *O. bertolonii* group, frequently misidentified, and species of the *O. tetraloniae* group, frequently confused under the catch all name *O. pseudoscolopax*.

Key-Words: Orchidaceae; flora of France, Vercors, Drôme (26), Isère (38), *Ophrys fuciflora* species complex, *Ophrys bertolonii* species group, *Ophrys drumana*, *Ophrys saratoi*, *Ophrys tetraloniae* species group, *Ophrys brachyotes*, *Ophrys druentica*, "Ophrys du Tricastin".

Introduction

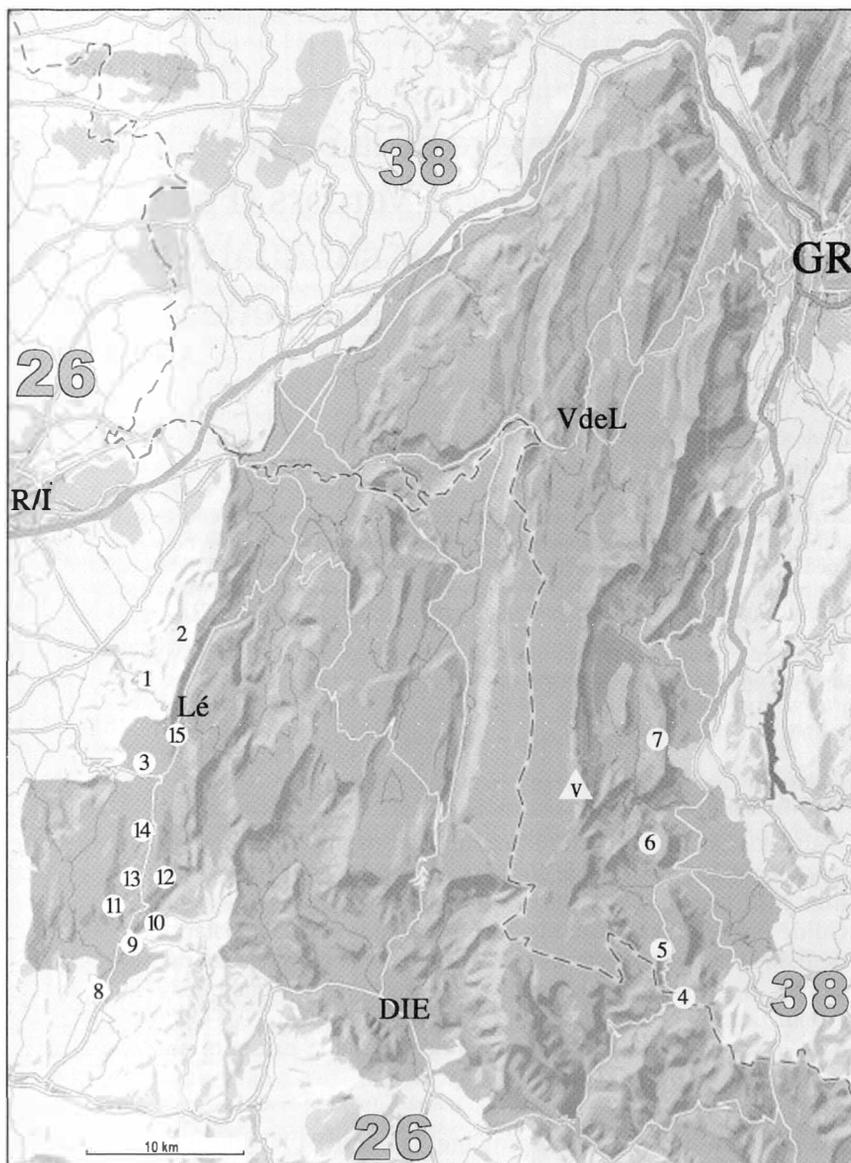
Pour renouer avec une tradition un peu négligée ces dernières années, un voyage de 3 jours dans le Vercors (France) a été proposé puis organisé en mai 2012 par M. DUCHATEAU, alors Vice-Président de notre association. Guidé par M. DUCHATEAU avec, pour certains sites, l'assistance sur le terrain de B. BREUER, P. DELFORGE et Ch. VERSTICHEL, ce périple s'est déroulé du 25 au 27 mai. Il a suscité de belles observations et généré quelques remarques sur l'identification et la distribution d'espèces des groupes d'*Ophrys bertolonii* et d'*O. tetraloniae*. Celles-ci sont résumées dans la présente note, que j'ai été chargé de rédiger.

Au moment choisi pour le voyage, les hauts plateaux du Parc Naturel Régional du Vercors n'étaient pas encore très fleuris, notamment parce que l'hiver avait été très sec dans le sud de la France et le mois de février 2012 particulièrement froid. Ce sont donc les contreforts méridionaux et drômois

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 31.I.2013, accepté le 19.III.2013.



Carte 1. Le Vercors (en grisé) et la localisation des sites visités.

Départements. 26: Drôme; 38: Isère. **Montagne.** V: Grand Veymont (2.341 m), sommet du Vercors. **Villes et villages.** DIE: Die, point de départ des excursions; GR: Grenoble; Lé: Léoncel; R/I: Romans-sur-Isère; VdeL: Villars-de-Lans.

Sites. 1. Barbières; 2. Vallon de Saint-Genis à Rochefort-Samson; 3. Col des Limouches; 4. Col de Menée; 5. Col du Prayet; 6. Trésanne; 7. Pas de Serpaton dans la Montagne de Gresse; 8. 3 km SSE de Beaufort-sur-Gervanne; 9. Beaufort-sur-Gervanne; 10. Vallée de la Gervanne, entre Beaufort-sur-Gervanne et L'Escoulin; 11. Les Vignes à Gigors, commune de Gigors-et-Lozeron; 12. Gorges d'Ombléze; 13. Bermont à Plan-de-Baix; 14. Les Combes, sous le col de Bacchus. 15. Lavacherie, commune du Chaffal.

du Vercors, sous influence méditerranéenne, qui ont été parcourus les 25 et 27 mai (sites 1-3 & 6-15, carte 1), tandis qu'étaient abordés, le 26 mai, les contreforts orientaux du Vercors, dans le département de l'Isère, sous le Mont Aiguille et le Grand Veymont (sites 4-7), où le climat est plus humide et plus influencé par les grands massifs alpins voisins.

Rappelons ici que le premier voyage organisé par la Section Orchidées d'Europe avait également eu pour cadre le Vercors (COULON 1982; DELFORGE in COULON 1983); il s'était déroulé du 27 au 31 mai 1981 et c'est principalement sur des sites du Royans et des hauts plateaux du massif que j'avais alors guidé les membres participants.

Relation du voyage

25 mai 2012

Après s'être retrouvés en fin de matinée dans le petit village de Léoncel, au pied de la Montagne du Grand Échaillon, les 11 participants à ce voyage se dirigent vers le Royans en passant par le col de Tourniol (1.154 m), dont les pelouses sont bleues, couvertes de gentianes, mais où les orchidées en fleurs sont très rares cette année, alors qu'un peu au sud du col, sous Pierre Chauve, les pentes sont couvertes de *Dactylorhiza sambucina*, d'*Orchis mascula* et d'*O. pallens* (obs. pers. 24.V.2012).

1. Dans la descente vers Chabeuil, nous nous arrêtons sur le territoire de la commune de Barbières, vers 530 m d'altitude, en contrehaut d'un camping. Nous visitons une prairie en pente vallonnée, établie sur des marnes calcaires par places suintantes avec, çà et là, *Buxus sempervirens*, *Juniperus communis* et quelques arbres isolés, notamment *Pinus sylvestris* et *Quercus pubescens*. Nous y voyons une dizaine d'*Orchis purpurea* fructifiant, une centaine de *Gymnadenia conopsea* en rosettes foliaires ou en très petits boutons et, en début de floraison, en fleurs ou en fin de floraison, 11 autres espèces: *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Neotinea ustulata*, *Neottia ovata*, *Ophrys apifera*, *O. druentica*, "O. du Tricastin", *O. drumana*, *O. insectifera* et *Platanthera bifolia*. Nous ne trouvons ni l'hybride *Ophrys drumana* × *O. insectifera*, ni *Serapias vomeracea* que notre guide avait signalé sur ce site en 2009 (SCAPPATICCI 2009: 22).

2. Nous gagnons ensuite la combe de Saint-Genis (commune de Rochefort-Samson) pour parcourir une vaste pente, semblable à celle du site précédent, mais qui monte rapidement, entre 620 et 730 m d'altitude, vers le pied d'une falaise du Vercors. Cette vaste pelouse, bien connue des orchidophiles depuis longtemps (e.g. H.R. REINHARD in litt. 1988; DELFORGE 1990: 13; JACQUET 1990A, 1991A; BONARDI & SCAPPATICCI 2012: 280-281), est entourée par une charmaie. Bien que dispersées, les orchidées y sont abondantes, représentées souvent par des dizaines de plantes fleuries. Nous notons *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, 3 individus d'*Herorchis morio* fanés, quelques *Limodorum abortivum* en lisière, *Neotinea ustulata*, *N. tridentata*, *Neottia ovata*, *Ophrys apifera*, dont un exemplaire aux fleurs



Planche 1. *Ophrys* du Vercors (France), 25-27.V. 2012.

En haut, à gauche: *O. drumana*, Les Vignes (site 11); à droite: *O. saratoi*, Saint-Genis (site 2).
 En bas, à gauche: "Ophrys du Tricastin", Beaufort-sur-Gervanne (site 8); à droite: *O. druenticata*, Saint-Genis (site 2).

(photos P. DELFORCE)

munies de pétales allongés, sépaloïdes [= *O. apifera* f. *botteronii* (CHODAT) P.D. SELL], un seul pied encore déterminable d'*O. araneola* très net (non *O. virescens*, contra BLAIS in SCAPPATICCI et al. 2012: 7), *O. druentica*, *O. fuciflora*, "Ophrys du Tricastin", des centaines d'*O. drumana*, 5 *O. saratoi*, *Orchis anthropophora*, *O. mascula* (défleuri), *O. militaris*, *O. provincialis* (défleuri), *O. purpurea* (défleuri) et *O. simia*.

Ophrys saratoi est en tout début de floraison, *O. drumana* en fin de floraison et leur distinction est aisée, tant à partir du décalage phénologique, ou du port des plantes que de la morphologie et la morphométrie florales. Comme au site précédent, la situation est plus compliquée dans le complexe d'*O. fuciflora* où, à côté de plantes pouvant être encore représenter *O. fuciflora*, fleurissent des individus à grandes fleurs, identifiables à *O. druentica*, ainsi que des plantes élancées, à petites fleurs, au labelle quadrangulaire-arrondi assez globuleux, identifiées parfois, lors de notre visite, à *O. brachyotes*, mais qui sont désignées ici sous le nom provisoire d'"Ophrys du Tricastin", un nom de travail donné par DEMANGE (2011B) et qui, provisoirement, leur convient mieux.

Dans une telle colonie, où se cotoient et fleurissent en abondance 7 espèces d'*Ophrys* et 4 espèces d'*Orchis* de la section *Orchis*, il y a généralement des hybrides. Nous détectons en effet ici 2 *Ophrys apifera* × "Ophrys du Tricastin", 3 "Ophrys du Tricastin" × *O. drumana* (probablement *O. ×chiesesica* KLEYNEN), ainsi que 4 *Orchis anthropophora* × *O. simia* (*O. ×bergonii* NANTEUIL) et, un peu avant le lieu de stationnement des voitures, un magnifique groupe d'*O. militaris* × *O. purpurea* (= *O. ×hybrida* BOENNINGHAUSEN ex REICHENBACH) aux couleurs chatoyantes.

3. Nous terminons la première journée au col des Limouches (commune du Chaffal) dans une pelouse pâturée entourée d'une hêtraie, qui se situe à 1.080-1.090 m d'altitude, environ 200 m à l'est du col. Les orchidées les moins défleuries croissent en lisière de hêtraie ou à l'ombre de 2 grands hêtres isolés dans la pâture. En lisière de hêtraie, nous notons quelques *Neottia nidus-avis* en boutons et une dizaine de *Cephalanthera longifolia* en fin de floraison et, dans la pelouse, une trentaine de *Coeloglossum viride* en fleurs, 3 *Neotinea ustulata* en fin de floraison et une centaine d'*Orchis mascula* dont une vingtaine seulement, à l'ombre, sont encore fleuris. Ce sont surtout ici les *Dactylorhiza* qui retiennent l'attention. Nous évaluons la population de *D. sambucina*, à fleurs rouges et à fleurs jaunes, à un millier d'individus, déjà en fin de floraison ou fanés, sauf à l'ombre des arbres isolés. Une vingtaine de *D. fuchsii* sont encore en rosettes foliaires ou en boutons. Près d'un groupe de *D. sambucina* en fin de floraison entourés de rosettes foliaires de *D. fuchsii*, nous remarquons 2 individus en pleine floraison du très bel hybride entre ces 2 espèces, *D. ×influenza* M. SCHULZE.

26 mai 2012

4. Nous quittons la jolie petite ville de Die (Drôme), où nous logeons, pour nous rendre, par Châtillon-en-Diois, au col de Menée (1.457 m), à la limite des départements de la Drôme et de l'Isère. Sur le versant drômois du col,

nous parcourons la pente qui surplombe l'entrée du tunnel de la route départementale D120, une vaste pelouse calcicole piquetée d'arbustes et d'arbres isolés, notamment *Buxus sempervirens*, *Fagus sylvatica*, *Juniperus communis*, *Pinus sylvestris*. Nous y voyons une dizaine de *Dactylorhiza sambucina* à inflorescence jaune en fleurs, une centaine d'*Orchis mascula* en fleurs, une cinquantaine d'*O. pallens* en fin de floraison et 2 pieds de leur hybride, *O. xhausknechtii* M. SCHLITZE, ainsi qu'une dizaine d'*O. purpurea* en boutons ou en début de floraison. Une année au printemps normal, *Traunsteinera globosa* est également abondant ici. Aujourd'hui, nous ne voyons que quelques rosettes foliaires de cette espèce, parfois munies de hampes florales naissantes. Nous nous intéressons également à un beau coléoptère vert métallique, le Carabe doré (*Carabus auratus* L.), dont des mâles courent en tous sens sur la pelouse ensoleillée.

Nous avons prévu de nous rendre ensuite au col du Prayet (1.197 m), en Isère. Ce col se situe à 5,5 km du col de Menée par la route départementale D7. Mais celle-ci est barrée par un éboulement, ce qui nous oblige à un détour d'une quarantaine de kilomètres pour atteindre notre objectif, un contretemps qui ne nous permettra pas de visiter tous les sites prévus aujourd'hui.

5a. La pinède sur marbre et marnes à l'ouest du col du Prayet est un haut-lieu de l'orchidologie en Isère; sa visite ne nous déçoit pas. Dans l'ombre profonde de la pinède ou à ses lisières nous trouvons une vingtaine de *Corallorhiza trifida* en boutons ou en fleurs, une trentaine de rosettes foliaires, parfois munie d'une jeune hampe florale, de *Cypripedium calceolus*, une cinquantaine de *Dactylorhiza fuchsii* en boutons ou en début de floraison, une centaine de *Neottia cordata* en fleurs, environ 70 *N. nidus-avis* en boutons ou en fleurs, une centaine de *N. ovata* en boutons, 5 *Orchis militaris* en fleurs, une dizaine d'*O. purpurea* en tout début de floraison et, 'last but not least', 17 pieds d'*O. spitzelii* en début de floraison ou en fleurs. Cette dernière espèce était considérée jadis comme rarissime en France (DELFORGE 1981); elle semble en relative expansion dans les Préalpes françaises depuis une trentaine d'années (e.g. DELFORGE 1983; SERVIER 1989; LAVOUÉ & ROCHER 1995; AMARDEILH & DUSAK 2005).

5b. Nous nous rendons ensuite à pieds à environ 300 m au sud du col du Prayet en empruntant la route D7, qui monte vers le col de Menée. Elle serpente entre des prairies au bord desquelles nous remarquons un *Dactylorhiza majalis* en fleurs, des *D. sambucina* en fin de floraison, ainsi qu'une vingtaine de *Coeloglossum viride* en fleurs, dont un individu, très robuste, retient notre attention.

5c. Vers 1.260 m d'altitude, nous entrons dans une pâture en très forte pente ascendante à l'ouest de la route, en contrebas du col de Claret. Elle est par places boisée et entrecoupée par de petits bosquets mixtes à *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Juniperus communis* ou encore *Pinus sylvestris*. Nous y retrouvons une vingtaine de *Cephalanthera longifolia* en fleurs, une trentaine de *Cypripedium calceolus*, dont beaucoup en fleurs, une vingtaine de *Dactylorhiza*



Planche 2. Orchidées du Vercors (France), Col du Prayet, 26.V. 2012.

En haut, à gauche: *Cypripedium calceolus*; à droite: *Corallorhiza trifida*. En bas, à gauche: *Ophrys spitzelii*; à droite: *Ophrys arancola*.

(photos P. DELFORGE)

fuchsii en boutons, de *D. sambucina* en fleurs et de *Gymnadenia conopsea* en boutons, des dizaines de *Neottia ovata*, souvent en rosettes foliaires stériles, une dizaine d'*Ophrys araneola* et d'*O. insectifera* en fleurs, 1 *Orchis anthropophora* et quelques *O. simia* en début de floraison, une dizaine d'*O. militaris* et d'*O. purpurea* en début de floraison ou en fleurs, accompagnés de 5 exemplaires de leur hybride, *O. xhybrida*, ainsi, enfin, que 2 pieds d'*O. spitzelii* en début de floraison.

6. Poursuivant vers le nord, nous prenons la direction du col de Papavet et nous nous arrêtons à Tréसानne, au pied du Mont Aiguille, à environ 1.340 m d'altitude, pour prospecter la lisière d'une pinède à *Pinus sylvestris* en contrehaut d'une pâture humide en pente où déambulent quelques vaches. L'hybride entre *Ophrys araneola* et *O. insectifera* (= *O. xapicula* J.C. SCHMIDT ex REICHENBACH f.) a été vu sur ce site en 2009 par notre guide ainsi que celui entre *Orchis pallens* et *O. spitzelii* (*O. xklopfensteiniae* P. DELFORGE) dédié à Eliza KLOPFENSTEIN (DELFORGE 1985), membre fondateur de notre association et aquarelliste botanique de renom. Ces hybrides ont été plusieurs fois signalés sur ce site (e.g. G. REYNAUD in SCAPPATICCI 2009). Malgré nos recherches, nous ne trouvons ni ces hybrides, ni leurs parents, à l'exception de 2 individus en fleurs d'*O. spitzelii*. Nous notons également *Cephalanthera longifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia nidus-avis*, *N. ovata*, *Orchis mascula*, *O. purpurea* et *Platanthera chlorantha*.

7. Nous gagnons ensuite le Pas de Serpaton, à 1,7 km à l'est-nord-est de Gresse-en-Vercors, et, en allant vers la croix de Saint Paul, nous parcourons le vaste alpage qui se développe sur les crêtes de la Montagne de Gresse, entre 1.560 et 1.700 m d'altitude et qui a souvent été visité par les botanistes locaux (e.g. JACQUET 1990A). Nous y notons quelques *Cephalanthera longifolia* en début de floraison, des milliers de *Dactylorhiza sambucina* à fleurs jaunes et rouges, ces dernières parfois très foncées, de nombreuses rosettes foliaires de *Gymnadenia conopsea*, environ un millier d'*Orchis mascula* en début de floraison, 2 individus proches d'*O. ovalis* en fleurs, une dizaine d'*O. pallens* en fin de floraison, ainsi que quelques *Traunsteinera globosa* en boutons. Une forte averse orageuse nous oblige à quitter rapidement les lieux et à renoncer à nous rendre au col de l'Allimas, que nous projetions de visiter encore aujourd'hui.

27 mai 2012

Pour cette dernière journée, nous abordons les contreforts méridionaux du Vercors drômois par la vallée de la Gervanne.

8. Sur mes indications, nous nous arrêtons tout d'abord à environ 3 km au sud-sud-est de Beaufort-sur-Gervanne, à 320 m d'altitude, pour prospecter sur une centaine de mètres un talus herbeux en lisière de chênaie qui borde la route départementale D70. Nous y voyons une dizaine d'*Anacamptis pyramidalis* en début de floraison, quelques rosettes foliaires d'*Epipactis tremolsii*,

quelques *Himantoglossum hircinum* en boutons, 12 *Limodorum abortivum* en boutons se desséchant, 1 *Ophrys apifera* en début de floraison, 2 *O. insectifera* en fin de floraison, 1 *Orchis purpurea* en fin de floraison et 5 *Platanthera bifolia* en début de floraison.

L'intérêt de ce site tient à la présence d'une centaine d'"Ophrys du Tricastin" en fleurs, aux labelles à découpeure et à convexité variées, scolopaxoïdes à fucifloroïdes. Depuis 1971, je suis passé à plusieurs reprises différentes années sur ce site, en mai, en juin, parfois même en juillet, pour constater que des floraisons de plusieurs *O. fuciflora* s.l. différents, à petites fleurs, s'y succèdent. La majorité des plantes que nous voyons ici aujourd'hui correspond assez bien à ce que DEMANGE a délimité sous le nom d'"Ophrys du Tricastin", mais, certaines années, s'y mêlent d'autres plantes évoquant ce qu'il a nommé provisoirement "Ophrys du Comtat" (DEMANGE 2011B, C), d'autres encore le taxon rhône-alpin que j'ai, avec réserves, identifié à *O. gracilis*, espèce du sud de l'Italie péninsulaire (DELFORGE 2000, 2001, 2007, 2012A). Plus tard en saison, des plantes proches d'*O. brachyotes*, puis d'autres, probablement identifiables à *O. gresivaudanica*, fleurissent également ici.

9. Nous traversons ensuite Beaufort-sur-Gervanne et visitons une chênaie pubescente claire implantée sur une pente assez forte en contrehaut du talweg de la Gervanne, à 0,7 km au nord-nord-est du centre du village. Il y a une quarantaine d'années, cette chênaie remontait d'un seul tenant vers la D70 et vers le nord-est jusqu'au Bellone, mais elle a été fragmentée, en partie cultivée, en partie lotie à proximité de Beaufort-sur-Gervanne, de sorte que nous ne visitons, aujourd'hui, que la partie basse, intacte, de la pente, aux environs de 370-390 m d'altitude. Le locus typicus d'*Ophrys drumana* (DELFORGE 1988), dont le type a été prélevé dans cette chênaie en 1981, est maintenant un banal jardin entourant une villa. Dans le bas de la pente subsistent par places de très anciennes petites terrasses de cultures depuis longtemps abandonnées. Ce qui reste de la chênaie est colonisé par des fourrés souvent épais de *Buxus sempervirens* et par des *Juniperus communis* dispersés; les parties les plus ouvertes sont envahies par une garrigue à *Dorycnium pentaphyllum* où *Aphyllanthes monspeliensis* est abondant.

Dans le bas de la pente, que nous parcourons, nous notons 6 *Cephalanthera damasonium* en boutons, 11 *C. rubra* en boutons ou en début de floraison, 3 rosettes foliaires d'*Epipactis tremolsii*, 1 *Himantoglossum hircinum* en boutons, 4 *Limodorum abortivum* en boutons, quelques *Neottia ovata*, 2 *Ophrys apifera* en fleurs, une trentaine d'"Ophrys du Tricastin" en fleurs, 26 *O. drumana* défleuris, quelques *Orchis anthropophora* en début de floraison, une vingtaine d'*O. simia* en toute fin de floraison et quelques *Platanthera bifolia* en début de floraison. Cette partie du site était beaucoup plus riche en orchidées dans les années 1970 et 1980 (obs. pers.). Assez xérique, d'aspect méditerranéen, la chênaie a manifestement souffert de l'hiver très sec et froid qui a inhibé bien des floraisons dans le sud de la France au printemps 2012.

10. Nous nous dirigeons ensuite vers L'Escoulin par la route départementale D172 qui serpente dans l'étroite vallée de la Gervanne et nous arrêtons à environ 3,8 km de Beaufort-sur-Gervanne pour parcourir une banquette



Planche 3. Orchidées hybrides du Vercors (France), 25-27.V. 2012.

En haut, à gauche: *Dactylorhiza fuchsii* × *D. sambucina*, Col des Limouches (site 3); à droite: *Ophrys apifera* × "Ophrys du Tricastin", Saint-Genis (site 2). En bas, à gauche: *Ophrys drumana* × *O. insectifera*, Les Vignes (site 11); à droite: *Ophrys drumana* × "Ophrys du Tricastin", Saint-Genis (site 2).

(photos P. DELFORGE)

alluviale sur la rive gauche de la rivière ainsi qu'un bosquet environnant. Ce site était occupé, il y a une trentaine d'années encore, par un petit champ. C'est aujourd'hui un *Brachypodium* avec quelques fourrés d'églantiers et de genévriers. Nous y trouvons une dizaine de *Cephalanthera longifolia* en fleurs et d'*Epipactis tremolsii* en boutons, 5 *Limodorum abortivum* en boutons, 1 hybride entre *Neotinea tridentata* et *N. ustulata* [*N. xdiétrichiana* (BOENNINGHAUSEN) H. KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H. DIETRICH] en fin de floraison, alors que, curieusement, ni *N. tridentata*, ni *N. ustulata* ne sont visibles. Dans un sous-bois frais voisin, nous notons encore 5 *Ophrys insectifera* en fleurs et 1 *Orchis purpurea* en début de floraison.

11. Repassant par Beaufort-sur-Gervanne, nous nous dirigeons vers Les Vignes, à Gigors (commune de Gigors-et-Lozeron), pour visiter un assez vaste site, aux environs de 500 m d'altitude. Il est constitué notamment par des garrigues à thym où fleurit en abondance *Aphyllanthes monspeliensis*, par une pinède à *Pinus nigra* avec *Buxus sempervirens* et *Juniperus communis* ou encore par un *Brachypodium* en lisière de chênaie à *Quercus pubescens*. Les orchidées y sont très nombreuses. En boutons ou en début de floraison, nous voyons une cinquantaine d'*Anacamptis pyramidalis*, 12 *Cephalanthera rubra*, 3 *Epipactis tremolsii*, une cinquantaine de *Neottia ovata*, en fleurs ou en fin de floraison, une soixantaine de *Limodorum abortivum*, une dizaine de *Neotinea tridentata*, une trentaine de *N. ustulata*, une quarantaine d'*Ophrys apifera*, un bon demi-millier d'"*Ophrys* du Tricastin" et à peu près autant d'*O. drumana*, 23 *O. insectifera*, une quinzaine d'*Orchis anthropophora*, 5 *O. purpurea* et 12 *O. simia*.

La détermination des représentants du complexe d'*Ophrys fuciflora* est compliquée sur ce site par la présence, dans un apparent continuum, de l'"*Ophrys* du Tricastin", de plantes munies de labelles qui rappellent *O. fuciflora* et d'autres, si scolopaxoïdes, qu'ils évoquent *O. scolopax* s. str., ce que des collègues français, visitant le site le 19 mai, avaient également noté (SCAPPATICCI et al. 2012: 3). Selon Ch. VERSTICHEL, qui connaît bien cet endroit, il y avait effectivement, il y a quelques années, une grande population d'*O. scolopax* aux Vignes, dans une partie du site qui est actuellement mise en culture. Cette présence est également indiquée par un pointage (de 10 km de diamètre) pour *Ophrys scolopax* dans l'Atlas des Orchidées de France (DUSAK & PRAT 2010: 281), par un pointage plus précis, de 1 km × 1 km, dans la cartographie des orchidées de la Drôme de la base de données de la Société Française d'Orchidophilie Rhône-Alpes (G. SCAPPATICCI in litt. 2012), ainsi que par une photographie dans BONARDI et SCAPPATICCI (2012: 217: «23 mai 2005, Beaufort-sur-Gervannes, Drôme»). Ce que nous voyons par places aux Vignes aujourd'hui pourrait probablement représenter quelques essaims hybrides entre *O. fuciflora* ou l'"*Ophrys* du Tricastin", d'une part, et *O. scolopax*, d'autre part. Nous trouvons finalement 2 individus qui semblent pouvoir encore être déterminés comme *O. scolopax*.

Outre les très probables hybrides *Ophrys fuciflora* s.l. × *O. scolopax*, nous trouvons également un groupe de 8 *O. apifera* × "*Ophrys* du Tricastin" en fleurs et de 6 *O. drumana* × *O. insectifera* (= *O. xroyanensis* M. GERBAUD, O. GERBAUD & C.J. HENNIKER), qui font la renommée de ce site.

12. En repassant une dernière fois par Beaufort-sur-Gervanne, nous partons vers Plan-de-Baix et nous engageons dans les gorges d'Omblyze. À l'ouest des Blaches, vers 700 m d'altitude, nous parcourons une pâture enclavée dans une pinède que surplombe l'impressionnante falaise des Rochers de Veillan. Sur les talus en contrebas de la pâture, à l'ombre de la pinède et à sa lisière, nous dénombrons environ 35 *Cephalanthera damasonium* en boutons, en fleurs ou en fin de floraison, quelques *C. longifolia* en fleurs, 1 *Himantoglossum hircinum* en boutons, 1 *Limodorum abortivum* en tout début de floraison, 3 *Neottia nidus-avis* en boutons, une vingtaine de *N. ovata* en boutons ou en début de floraison et 1 *Orchis simia* en fleurs. Dans la pelouse, nous notons 7 *Anacamptis pyramidalis* en boutons, 9 *Coeloglossum viride* en fin de floraison ou fructifiant, 5 *Herorchis morio* en fruits, une vingtaine de *Neotinea tridentata* et 3 *N. ustulata* en fleurs, accompagnés de 3 individus de leur hybride, *N. xdietchiana*, 3 *Ophrys araneola* en fruits (en fleurs le 13 mai, obs. pers.), 13 "Ophrys du Tricastin" en fin de floraison, 3 *O. fuciflora* en fin de floraison, 2 *O. druentica* très robustes mais trapus en fin de floraison et 1 *O. insectifera* en fin de floraison.

La présence d'*Ophrys druentica* sur ce site était suggérée comme très probable lors de la description de cette espèce (DELFORGE & VIGLIONE 2006: 138, fig. 2; 140, site 39, obs. 19.V.2001). Nous pouvons la confirmer aujourd'hui.

Je connais ce site depuis plus de 40 ans; je peux donc attester qu'il n'a pas été modifié pendant cette période et qu'il a gardé tout son intérêt orchidologique. Durant cette période, la prairie n'a pas été amendée et a été pâturée très extensivement, tantôt par quelques chevaux, tantôt par quelques vaches, une "gestion" qui semble très bien convenir aux orchidées. Cette information semble beaucoup intéresser un agent de l'Office National des Forêts, rencontré par hasard sur le site, et qui doit préparer une réunion destinée aux agriculteurs de la région dans le cadre d'un projet Natura 2000, dont ce site, notamment, fait partie.

13. Nous regagnons Plan-de-Baix et parcourons en contrebas du village, au lieu-dit Bermont, vers 720 m d'altitude, une pâture et une pelouse calcicole à *Stipa*, avec, par places, des tapis de thym, ainsi que les broussailles qui les entourent. Nous y trouvons une dizaine d'*Anacamptis pyramidalis* en début de floraison, quelques *Gymnadenia conopsea* et *Himantoglossum hircinum* en boutons, des centaines de *Neotinea tridentata* et 11 *N. ustulata* en fleurs, ainsi que 5 *N. xdietchiana*, leur hybride, une quinzaine d'"Ophrys du Tricastin" en fleurs, une centaine d'*Ophrys drumana* en fin de floraison et 1 *O. xchiesesica*, leur hybride, ainsi que quelques *Orchis anthropophora* et *O. simia* en début de floraison.

14. Nous nous dirigeons vers le col de Bacchus et nous arrêtons un peu avant le col, aux Combes, vers 950 m d'altitude, pour visiter une vaste pâture calcicole en cours d'embroussaillage et en partie recolonisée par des pins. Les orchidées y sont très nombreuses, mais leurs populations paraissent moins fournies que d'autres années, lorsque l'hiver est moins sec et moins rude (obs. pers. de 1973 à 2001; voir également CLAESSENS & KLEYEN 1989). Nous voyons cependant quelques *Cephalanthera longifolia* en début de

floraison, 2 *Epipactis atrorubens* en boutons, une dizaine d'*Herorchis morio* en toute fin de floraison, une vingtaine de *Neotinea tridentata* et de *N. ustulata* en fleurs, ainsi que 3 *N. xdiétrichiana*, leur hybride, quelques *Neottia nidus-avis* en boutons, une vingtaine d'"Ophrys du Tricastin" en fleurs, plus de 120 *O. drumana* en fin de floraison, 2 *O. xchiesesica*, leur hybride, en fleurs et une vingtaine d'*O. insectifera* en fleurs. Les *Orchis* sont également bien représentés avec une dizaine d'*O. anthropophora* en fleurs, une cinquantaine d'*O. mascula* en fin de floraison, une vingtaine d'*O. militaris* en fleurs, une cinquantaine d'*O. provincialis* en fin de floraison ou défleuris, une vingtaine d'*O. militaris* en fleurs, une dizaine d'*O. simia* et quelques pieds d'*O. xbergonii*, l'hybride entre *O. anthropophora* et *O. simia*.

15. Nous terminons cette journée presque là où nous avons entamé ce voyage, non loin de Léoncel, dans des pâtures calcicoles en pente à 0,5 km au sud-sud-ouest de Lavacherie (commune du Chaffal). Elles se développent à une altitude de 950-960 m et sont piquetées, notamment, par des *Juniperus communis* et des *Pinus sylvestris* isolés, ainsi que par de petits fourrés de *Buxus sempervirens*. C'est également un site reconnu depuis longtemps pour ses orchidées (e.g. JACQUET 1990A, 1991A, SCAPPATICCI & SCAPPATICCI 1992). Nous y voyons des centaines de *Dactylorhiza sambucina*, la plupart défleuris et à inflorescence jaune (environ 1% seulement à fleurs rouges), environ 600 *Herorchis morio* également défleuris, une trentaine de *Neotinea tridentata* en fleurs, 1 *N. ustulata* en fin de floraison, 6 *Neottia nidus-avis* en lisière de bosquet, quelques *Ophrys insectifera* en fleurs, une centaine d'*Orchis anthropophora* en fleurs ou en fin de floraison, environ 500 *O. mascula*, la plupart défleuris, dont un individu hypochrome, à fleurs blanc pur, et une centaine d'*Orchis militaris* en fleurs.

La pluie, qui se met à tomber vers 17 heures, nous oblige à clôturer la journée sur ces magnifiques prairies. Nous regagnons Die pour fêter ensemble, le soir, la fin de ce très agréable voyage qui nous a permis de parcourir 15 sites, la plupart superbes, dans des paysages souvent grandioses et ensoleillés.

Conclusions à propos du voyage

En 3 jours, nous avons observé pas moins de 42 espèces déterminables (Tableau 1). Nous avons pu en photographier 36, seules 6 d'entre elles, plus tardives, n'ayant pas encore ouvert leurs fleurs aux altitudes où nous les avons trouvées (*Epipactis atrorubens*, *E. tremolsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Himantoglossum hircinum*, *Platanthera chlorantha* et *Traunsteinera globosa*). Par ailleurs, nous avons eu le plaisir de voir et de photographier aussi 9 hybrides interspécifiques, certains spectaculaires.

Parmi les espèces observées, 26, soit près des deux tiers, nous sont familières parce qu'elles fleurissent également en Belgique (*Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. majalis*, *Epipactis atrorubens*, *Gymnadenia conopsea*, *Herorchis morio*, *Himantoglossum hircinum*, *Limodorum abortivum*, *Neotinea*

Tableau 1. Liste alphabétique des espèces d'Orchidées observées autour du Vercors du 25 au 27 mai 2012 et nombre de stations sur 15 où elles ont été vues

1. <i>Anacamptis pyramidalis</i>	6	29. <i>Ophrys saratoi</i>	1
2. <i>Cephalanthera damasonium</i>	4	30. <i>Ophrys</i> cf. <i>scolopax</i>	1
3. <i>Cephalanthera longifolia</i>	8	31. <i>Orchis anthropophora</i>	7
4. <i>Cephalanthera rubra</i>	2	32. <i>Orchis mascula</i>	7
5. <i>Coeloglossum viride</i>	3	33. <i>Orchis militaris</i>	4
6. <i>Corallorhiza trifida</i>	1	34. <i>Orchis</i> cf. <i>ovalis</i>	1
7. <i>Cypripedium calceolus</i>	1	35. <i>Orchis pallens</i>	2
8. <i>Dactylorhiza fuchsii</i>	4	36. <i>Orchis provincialis</i>	2
9. <i>Dactylorhiza majalis</i>	1	37. <i>Orchis purpurea</i>	8
10. <i>Dactylorhiza sambucina</i>	5	38. <i>Orchis simia</i>	7
11. <i>Epipactis atrorubens</i>	1	39. <i>Orchis spitzelii</i>	2
12. <i>Epipactis tremolsii</i>	4	40. <i>Platanthera bifolia</i>	3
13. <i>Gymnadenia conopsea</i>	8	41. <i>Platanthera chlorantha</i>	1
14. <i>Herorchis morio</i>	4	42. <i>Traunsteinera globosa</i>	2
15. <i>Himantoglossum hircinum</i>	4		
16. <i>Limodorum abortivum</i>	6		
17. <i>Neotinea tridentata</i>	6		
18. <i>Neotinea ustulata</i>	8		
19. <i>Neottia cordata</i>	1		
20. <i>Neottia midus-avis</i>	6		
21. <i>Neottia ovata</i>	8		
22. <i>Ophrys apifera</i>	5		
23. <i>Ophrys araneola</i>	3		
24. <i>Ophrys druentica</i>	3		
25. <i>Ophrys drumana</i>	7		
26. "Ophrys du Tricastin"	8		
27. <i>Ophrys fuciflora</i>	3		
28. <i>Ophrys insectifera</i>	8		
		Hybrides	
		1. <i>Dactylorhiza fuchsii</i> × <i>D. sambucina</i>	1
		2. <i>Neotinea tridentata</i> × <i>N. ustulata</i>	4
		3. <i>Ophrys apifera</i> × "O. du Tricastin"	2
		4. "Ophrys du Tricastin" × <i>O. drumana</i>	3
		5. <i>Ophrys fuciflora</i> s.l. × <i>O. scolopax</i>	1
		6. <i>Ophrys drumana</i> × <i>O. insectifera</i>	1
		7. <i>Orchis anthropophora</i> × <i>O. simia</i>	2
		8. <i>Orchis mascula</i> × <i>O. pallens</i>	1
		9. <i>Orchis militaris</i> × <i>O. purpurea</i> .	1

ustulata, *Neottia midus-avis*, *N. ovata*, *Ophrys apifera*, *O. fuciflora*, *O. insectifera*, *Orchis anthropophora*, *O. mascula*, *O. militaris*, *O. purpurea*, *O. simia*, *Platanthera bifolia* et *P. chlorantha*) ou dans des localités françaises proches de la frontière belge (*Cephalanthera rubra*, voir, par exemple, DELFORGE et al. 2007: 12).

Ce sont donc surtout les espèces montagnardes (*Dactylorhiza sambucina*, *Neottia cordata*, *Orchis* cf. *ovalis*, *O. pallens*, *O. spitzelii*, *Traunsteinera globosa*) et les espèces [sub]méditerranéennes (*Epipactis tremolsii*, *Neotinea tridentata*, *Ophrys araneola*, *O. druentica*, *O. drumana*, *O. saratoi*, *O. scolopax*, "Ophrys du Tricastin", *Orchis provincialis*), ainsi que leurs hybrides, et, bien entendu, l'emblématique *Cypripedium calceolus*, qui ont retenu principalement notre attention.

Remarques sur des espèces d'*Ophrys* observées au cours du voyage

Groupe d'*Ophrys bertolonii*

Ophrys drumana et *O. saratoi*

Comme expliqué plus haut (site 9), *Ophrys drumana* a été signalé puis décrit de Beaufort-sur-Gervanne (DELFORGE in DELFORGE & TYTECA 1982; DELFORGE 1988). Ses affinités ont ensuite été discutées lors d'une révision de l'intégralité du groupe d'*Ophrys bertolonii*, dans laquelle 10 espèces phylogénétiques ont été délimitées, dont 3 pour le sud-est de la France, *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS, *O. drumana* P. DELFORGE et *O. saratoi* E.G. CAMUS (pro hybr.) (DELFORGE 1989, 1990; DELFORGE et al. 1989). En corollaire, il était démontré qu'*Ophrys bertolonii*, nom sous lequel ces espèces étaient jusqu'alors connues en France, ne faisait pas partie de la flore française. À cette occasion, les aires de répartition de ces 3 espèces étaient également esquissées: littoral méditerranéen pour *O. aurelia*, préalpes calcaires proches de la Méditerranée pour *O. saratoi*, flancs méridionaux du Vercors et basse vallée de la Drôme, mais aussi moyenne côte du Rhône au sud de Valence et préalpes de Digne pour *O. drumana*, ces 2 dernières régions étant citées notamment à partir de données de la littérature (e.g. DESCOING 1988; CAMUS & CAMUS 1928-1929; PLAN 1980).

Cette révision taxonomique, qui bousculait de vieilles habitudes, a d'abord entraîné rapidement des réactions se définissant elles-mêmes comme "poétiques" ou "délirantes" (e.g. JACQUET 1990B; FORTIN 1991; MARCACCI 1991), auxquelles il fut parfois répondu (e.g. FLAUSCH 1991; PAIN 1992; RAYNAUD 1992). Elle a ensuite généré des initiatives plus intéressantes, visant à reconnaître ces nouveaux taxons et à les intégrer notamment dans les cartographies (JACQUET 1991B) ou dans les comptes rendus d'excursion (e.g. JACQUET 1990A, 1991A; JASLIN & PERRIN 1992; SCAPPATICCI & SCAPPATICCI 1992). Cette reconnaissance ne s'est pas faite sans approximations.

Par exemple, lors d'une excursion en Ardèche à la mi-mai 1994, des populations d'*Ophrys bertolonii* s.l. sont observées (PAIN 1994). À leur propos, PAIN écrit (p. 286): «La station [...] regorge d'*Ophrys* dont beaucoup, à l'étiquette large et légèrement incurvée, se rattachent à *Ophrys aurelia*, espèce à laquelle, pour l'instant, nous assimilons *O. saratoi*. Certains individus, en revanche, évoquent *O. drumana*, mais avec un étiquette de dimensions 2 fois plus grandes». Les photographies prises à Valvignères, qui accompagnent l'article, sont légendées «*Ophrys drumana* à grosses fleurs», «*Ophrys* d'aspect intermédiaire entre *O. drumana* > *O. aurelia*», et «*Ophrys aurelia*». Elles montrent toutes *O. saratoi*, ce que j'ai pu vérifier en visitant à la mi-mai 1999 la plupart de ces stations archéchoises grâce à l'amabilité des parents de Thierry PAIN, dont le père, le regretté Gérard PAIN, était à l'époque responsable de la cartographie des Orchidées de l'Ardèche à la Société Française d'Orchidophilie (voir aussi DELFORGE 2011). *O. saratoi* était donc, dans ce cas, déterminé tantôt comme *O. aurelia*, tantôt comme *O. drumana*.

Près de 20 ans plus tard, la situation n'a pas vraiment évolué, comme l'indiquent l'exemple suivant. Guidant un groupe dans le vallon de Saint-Genis

(notre site 2), le 18 mai 2012, une semaine avant notre passage, TISSERAND note: «C'est un vrai festival d'orchidées: des *Orchis anthropophora* par dizaines, souvent hybrides avec *O. simia* ou *O. militaris*, des *Ophrys pseudoscolopax* qui vont du *scolopax* au *fulciflora* avec toutes les formes, toutes les teintes, des *O. drumana* parfois bien curieux, [...]» (SCAPPATICCI et al. 2012: 7). Ces *Ophrys drumana* "bien curieux" sont vraisemblablement des *O. saratoi* en début de floraison, qui ouvrent leurs premières fleurs un peu après *O. drumana*, et que nous verrons sur le site le 25 mai.

Le refus de considérer *Ophrys saratoi* comme une espèce au même titre qu'*O. aurelia* ou qu'*O. drumana* va entraîner, on le voit, de grandes difficultés de détermination sur le terrain et bien des confusions taxonomiques et nomenclaturales. Dans la première édition de la monographie sur les 'Orchidées de France ...' (BOURNÉRIAS 1998), *O. saratoi* est présenté comme un synonyme d'*O. aurelia*, ainsi que le faisait PAIN (1994). En conséquence, la carte de répartition d'*O. aurelia* (BOURNÉRIAS 1998: 316) montre une remontée dans la vallée du Rhône jusqu'à Valence parce qu'elle rassemble en fait les aires de distribution d'*O. aurelia* et d'*O. saratoi*. Par ailleurs, la fiche descriptive d'*O. aurelia* est illustrée de photographies légendées «*Ophrys aurelia* "forme *aurelia*"» et «*Ophrys aurelia* "forme *saratoi*"». Adoptant la même conception, DUSAK et al. (2009: 106), ainsi que BONARDI et SCAPPATICCI (2012: 226), écrivent qu'*O. aurelia* atteint la Drôme et l'Ardèche.

Dans la seconde édition de la monographie des 'Orchidées de France ...' (BOURNÉRIAS & PRAT 2005), «*O. saratoi* pro hybr., nom. conf. pro parte» est toujours synonyme d'*Ophrys aurelia*, qui possède encore une «"forme *saratoi*"» (p. 392), mais est également synonyme d'*O. drumana*, par le biais d'*O. bertolonii* subsp. *saratoi* (p. 394). Si *O. saratoi* est un nomen confusum («*O. saratoi* [...] nom. conf.»), il paraît difficile qu'une forme puisse porter ce nom. D'autre part, comment deux espèces peuvent-elles, simultanément, avoir pour synonyme *O. saratoi*, sans que soit indiqué dans quelle partie de l'acception («*O. saratoi* [...] pro parte») se situe le type d'*O. saratoi*: chez *O. aurelia* ou chez *O. drumana*? Cette curieuse synonymie est reprise par DUSAK et PRAT (2010).

Si cette synonymie est admise, il faudrait alors obligatoirement appeler *Ophrys saratoi* une des deux espèces, celle où le type d'*O. saratoi* se situe. En effet, *O. saratoi* E.G. CAMUS 1893 est un nom qui a près d'un siècle d'antériorité sur *O. drumana* P. DELFORGE 1988 et *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989. Subsidairement, il faut encore noter qu'*Ophrys aurelia* f. *saratoi*, est une combinaison qui n'a jamais été formellement publiée. Le serait-elle qu'elle serait illégitime, puisque l'épithète spécifique devrait être *saratoi*, prioritaire, et non *aurelia*. Ces erreurs nomenclaturales ont été également relevées et discutées par PAULUS et GACK (1999).

Dans le récent ouvrage collectif sur les orchidées de Rhône-Alpes (BONARDI & SCAPPATICCI 2012: 226), à la fiche descriptive d'*Ophrys aurelia*, il est à nouveau indiqué que «Les plantes de Rhône-Alpes peuvent se rapporter à la forme *saratoi* (labelle en forme de selle)»; de plus, *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823, y est indiqué comme synonyme d'*O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989,

pourtant postérieur de 166 ans ! Ces partis pris nomenclaturaux ne tiennent évidemment pas compte, à plusieurs reprises, d'un des principes de base du Code International de Nomenclature, le principe de priorité, qui vient encore d'être réaffirmé dans le récent Code de Melbourne (MACNEILL et al. 2012). Ces errements nomenclaturaux ont pour source l'article de PAIN (1994), nous l'avons vu, mais ils ont été nourris également par une publication de SOCA (2001).

Selon SOCA (2001), qui publie également sous le nom de SOUCHE, *Ophrys drumana* et *O. saratoi* ne forment qu'un seul taxon qu'il considère comme une sous-espèce d'*O. bertolonii* [= *O. bertolonii* subsp. *saratoi* (E.G. CAMUS) SOCA] ⁽¹⁾. Il illustre ce taxon d'abord par 2 photographies prises l'une à Beaufort-sur-Gervanne (probablement notre site 9), l'autre à Barbières (notre site 1) les 18 et 19 mai 2001 (SOUCHE 2004: 229), puis par 2 photographies prises aux mêmes dates, l'une à nouveau à Beaufort-sur-Gervanne, l'autre à Rochefort-Samson (probablement notre site 2) (SOUCHE 2009: 143). Ces 4 photographies représentent *Ophrys drumana*.

Rappelons qu'*Ophrys saratoi* a été décrit valablement par E.G. CAMUS (1893: 159) à partir d'une plante récoltée par SARATO en avril 1866 au col de Villefranche (Alpes-Maritimes). *O. saratoi* n'est en rien un nomen confusum même si CAMUS le considérait comme un hybride occasionnel entre *O. bertolonii* et *O. "aranifera vel atrata"*. Ce taxon avait été préalablement décrit par BARLA et SARATO (in BARLA 1868: 70) comme variété ou hybride d'*O. bertolonii*. L'excellente figure de BARLA (1868: pl. 58, fig.16-18, reproduite ici à la fig. 1, p. suivante) montre bien qu'il ne s'agit pas d'un hybride occasionnel, notamment par la forme du labelle et l'absence de suffusion verte dans la couleur des sépales et des pétales [ce qui est noté par CAMUS (1893: 159) dans sa description, point déjà discuté et figuré in DELFORGE 1989]. La plante qui sert d'holotype à BARLA et à CAMUS représente sans doute possible l'espèce que j'ai présentée à de multiples reprises sous le nom d'*O. saratoi* (e.g. DELFORGE 2005 & 2006: 618, 2007: 250, 2012A: 266). D'ailleurs, la population type du col de Villefranche comportait encore des centaines de pieds en 1954, sans autres *Ophrys* dans son voisinage immédiat qu'*O. "fusca"* et *O. "funerea"* (DIDRY 1958); ces deux *Pseudophrys* ne peuvent prétendre avoir engendré un tel "hybride".

D'autre part, dans les années 1970, il est apparu que le nom *Ophrys bertolonii* recouvrait, non une espèce, mais un groupe d'espèces. Certaines de ces espèces, considérées comme des paléohybrides entre *O. bertolonii* et *O. sphegodes* s.l., ont été décrites: *Ophrys bertoloniiiformis* du Monte Gargano, Italie (DANESCH & DANESCH 1971), *O. catalaunica* de Catalogne, Espagne (DANESCH & DANESCH 1972) et *O. [bertoloniiiformis subsp.] benacensis* d'Insubrie, Italie (REISIGL 1972; DANESCH et al. 1975).

(1) De surcroît, SOCA considère, à la suite d'une démarche nomenclaturale erronée, que le binôme *Ophrys bertolonii* doit s'appliquer à *O. aurelia*. Cette controverse et sa conclusion définitive sont évoquées dans le présent bulletin (DELFORGE 2013).



Fig. 1. Reproduction d'une partie de la planche 58 de BARLA (1868).

À gauche: trois inflorescences d'*Ophrys aurelia*, que BARLA appelle «*Ophrys Bertoloni* Morett.». À droite (flèche): inflorescence de l'holotype de «*Ophrys Bertoloni* Morett. var. *aranifero-Bertoloni* Barla et Sarato», taxon qui sera décrit plus tard, à partir de la même plante, sous le nom d'*Ophrys saratoi* par E.G. CAMUS (1893).

La différence de taille des fleurs et les caractères floraux propres aux deux espèces apparaissent très bien sur cette superbe lithogravure. Même au vu de ce seul document, il paraît difficile de considérer qu'*Ophrys saratoi* est un nomen confusum.

À cette occasion, GÖLZ et REINHARD (1975, 1979) ont utilisé une méthode "bio-statistique" afin, d'une part, de mesurer les "distances taxonomiques" qui séparent les divers taxons nouvellement délimités au sein d'*O. bertolonii* s.l. et, d'autre part, de voir si l'influence supposée d'*O. sphenodes* s.l. dans la genèse de ces taxons pouvait être objectivée par le biais de l'analyse statistique. Pour ce travail, ils ont échantillonné des populations d'*O. "bertoloniiiformis* s.l." en Insubrie (= *O. benacensis*), aux Baléares (= *O. balearica*), au Monte Gargano (= *O. bertoloniiiformis* s. str.), ainsi qu'en France, dans les environs de Nice (Col d'Eze, n=11, 12.V.1973 = *O. saratoi*) et aux environs d'Hyères (Carqueirannes, Col de Serre, n=16, 7.IV.1973, 1.IV.1974 = *O. aurelia*). Il ressort des résultats publiés par GÖLZ et REINHARD (1975: 46) que la différence spécifique totale («Gesamtsippen Differenz») est de 48 entre *Ophrys bertolonii* et *O. saratoi*, de 31 entre *Ophrys bertolonii* et *O. aurelia* et de 34 entre *O. saratoi* et *O. aurelia*. Rappelons que pour GÖLZ et REINHARD, 30 est l'indice à partir duquel deux taxons peuvent être considérés comme des espèces, ce qui est le cas des trois taxons envisagés ici.

Par ailleurs, lors d'un échange de correspondance, Hans R. REINHARD m'a indiqué (in litt. 26.VI, 20.VII, 1.IX, 6.X & 29.XI.1988) qu'il avait tenté d'échantillonner également ce qu'il appelait «*Ophrys bertoloniiiformis* Drôme» (= *O. drumana*), mais qu'il était arrivé trop tard en saison (1 & 2.VI.1988) sur les sites et n'avait trouvé que des plantes défleuries. Il n'avait pu mesurer que trois plantes, deux aux Ravets (commune de Rochefort-Samson, immédiatement au sud de notre site 2), et une seule au col de la Chaudière, sur la rive gauche de la Drôme, au sud de Saillans, dans la Montagne de Couspeau qui fait face au Vercors. Cet échantillon était beaucoup trop réduit pour pouvoir être valablement intégré dans une étude statistique. Cependant REINHARD considérait que le taxon drômois, pour ce qu'il en avait vu, différait de toutes les autres populations d'*O. bertoloniiiformis* s.l. qu'il avait étudiées et il estimait que le taxon drômois pouvait être décrit comme "petite espèce", ce qu'il m'aida à faire en me fournissant, fort aimablement, une copie des mesures qu'il avait prises en 1988 (in litt. 6.XI.1988).

Se penchant à leur tour sur la problématique du groupe d'*Ophrys bertolonii*, vu principalement, cette fois, sous l'angle des pollinisateurs, PAULUS et GACK (1999) rappellent les résultats des analyses statistiques de GÖLZ et REINHARD (1975, 1979), ainsi que l'observation d'une pseudocopulation de *Chalicodoma pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* à Hyères, publiée par E. WALRAVENS (1995). Ils observent des pseudocopulations de *Chalicodoma parietina* et de *C. pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* et découvrent le pollinisateur d'*O. saratoi*, *Chalicodoma albo-notata* (RAD.). Ces observations confirment, selon eux, le statut spécifique de ces deux taxons. Ne connaissant pas personnellement *Ophrys drumana*, PAULUS et GACK (1999) ne prennent pas position à l'égard de son statut, tout en notant que s'il apparaissait qu'*O. saratoi* et *O. drumana* sont conspécifiques, c'était évidemment l'épithète *saratoi* qui avait priorité sur *drumana* pour nommer cette espèce.

J'ai tenté, ces 35 dernières années, à plusieurs reprises et sans succès, d'observer le pollinisateur d'*Ophrys drumana* dans des stations où il est le seul représentant du groupe d'*O. bertolonii* (notamment sur nos sites 9 et 14). En mai 2012 et 2013, j'ai constaté à nouveau que très peu de plantes portaient des fleurs pollinisées ou des ovaires fructifiant. Les visites du ou des pollinisateur(s) d'*O. drumana* semblent donc fort rares.

Dans un article où HAIN et SALKOWSKI publient la découverte du pollinisateur d'un autre membre du groupe d'*Ophrys bertolonii*, *O. flavicans*, de Croatie, apparaît dans une liste une communication orale de PAULUS qui désigne *Chalicodoma albonotata* comme pollinisateur d'*Ophrys drumana* (HAIN & SALKOWSKI 2005: 56). Il n'y a pas, jusqu'à présent, de précisions publiées pour cette observation, de sorte qu'il n'est pas possible de savoir dans quelle localité ni à quelle époque elle a été faite. Cependant, cette information a été répercutée (e.g. DELFORGE 2005, 2006, 2007, 2012A; VEREECKEN & PATIGNY 2005; CLAESSENS & KLEYNEN 2011).

Plus récemment, HAAS (2011) a signalé une observation de pseudocopulation sur *Ophrys drumana* par un *Chalicodoma* qui a été déterminé, sur photographie, comme *Chalicodoma albonotata*. L'observation a été faite le 2 juin 2010 à Beauregard-Baret, c'est-à-dire à quelques centaines de mètres au nord de notre site 2, soit sur une pelouse de faible altitude, où, au début de juin d'une année normale, c'est normalement plutôt *O. saratoi* qui est encore suffisamment frais pour pouvoir attirer des pollinisateurs. La photographie qui accompagne l'article (ibid.: 42) ne permet pas de déterminer avec précision l'*Ophrys* ni, me semble-t-il, l'abeille, *Chalicodoma* étant un genre dont la systématique est complexe (e.g. WALRAVENS 1995; HAAS 2011).

Il apparaît donc que le chapitre de la détermination du ou des pollinisateur(s) d'*Ophrys drumana* est loin d'être clos. Il faut encore noter que, même s'il s'avérait qu'*O. drumana* et *O. saratoi* partagent le même pollinisateur, le statut spécifique d'*O. drumana* ne serait pas forcément remis en question, du fait des différences morphologiques et phénologiques qui séparent les deux taxons et qui ont été rappelées ci-dessus. En effet, *O. bertolonii* et *O. aurelia* sont tous deux pollinisés par *Chalicodoma parietina* et *C. pyrenaica* et sont syntopiques en Ligurie, sans que leur statut spécifique soit contesté, notamment par PAULUS (e.g. in PAULUS & GACK 1999; PAULUS 2007); il en va de même pour *Ophrys explanata* de Sicile et *O. balearica* de Majorque (Baléares), qui sont tous deux pollinisés par *Chalicodoma sicula* (ibid.), mais qui sont strictement allopatriques, il est vrai.

Groupe d'*Ophrys tetraloniae*

Ophrys brachyotes et "Ophrys du Tricastin"

Pendant le voyage, sur le terrain, nous avons parfois appelé, avec réserves, *Ophrys brachyotes* un taxon du complexe d'*O. fuciflora* remarquable notamment par son port élané à grêle et ses fleurs nombreuses, assez petites,

munies d'un labelle subglobuleux, obscurément à nettement trilobé, fréquemment un peu scolopaxoïde, orné d'une pilosité marginale complète bien que souvent atténuée dans les quarts latéro-distaux. Ces caractères, ainsi qu'une floraison relativement tardive, peuvent indiquer une appartenance au groupe d'*O. tetraloniae*.

Ce taxon est fréquent dans la région visitée et bien distinct d'*Ophrys fuciflora*, que nous avons vu durant notre séjour. Il a traditionnellement été déterminé comme *O. fuciflora* et donc signalé sous ce nom (e.g. JACQUET 1995; BOURNÉRIAS 1998). Sur le terrain, notamment au vallon de Saint-Genis (notre site 2), sa variation a parfois été "partitionnée", certains botanistes déterminant comme *O. scolopax* les individus munis de labelles scolopaxoïdes (e.g. JACQUET 1990A), un parti pris fréquent avec les espèces des groupes d'*O. tetraloniae* et d'*O. heldreichii* (cf, par exemple, DELFORGE 2010: 125). Plus récemment, ce taxon a souvent été intégré, notamment avec *O. linearis*, dans *O. pseudoscolopax* (e.g. SCAPPATICCI et al. 2005: 352; DUSAK et al. 2009: 116; TISSERAND in SCAPPATICCI et al. 2012, cf. citation supra), un synonyme postérieur d'*O. vetula*. Cette pratique fait que le binôme *O. pseudoscolopax* commence à être considéré, même par ceux qui l'emploient, comme désignant une espèce "fourre-tout" «qui englobe au moins deux, voire plusieurs taxons» (DUSAK & PRAT 2010: 268).

Dans son étude sur le complexe d'*Ophrys fuciflora* en France et en Italie, le regretté Michel DEMANGE appelle un des taxons rhodaniens à petites fleurs "Ophrys du Tricastin". Il estime qu'il s'agit d'une espèce non décrite et très proche d'*O. lorenae* (DEMANGE 2011B: 219-221), mais ne juge pas opportun de l'appeler *O. brachyotes* parce que, écrit-il: «*O. brachyotes* se rencontre dans les collines du sud des Alpes italiennes (Monte Baldo, lac de Garde, Colli Euganei), dans les provinces de Vérone et de Padoue. Le locus typicus d'*O. brachyotes* serait situé dans cette région selon DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN tandis que DELFORGE le situe dans les environs de Gênes. Nous garderons ici le nom d'*O. brachyotes* pour ces plantes du sud des Alpes» (ibid.: 223).

Cette assertion de DEMANGE est malheureusement erronée. En délimitant le taxon du complexe d'*Ophrys fuciflora* qu'ils assimilent à *O. brachyotes*, DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2004: 45) l'illustrent effectivement par deux photographies prises l'une près du Lac de Garde, l'autre dans les Colli Euganei. Cependant, en annexe (ibid. 47-48), ils figurent l'holotype d'*O. brachyotes* de REICHENBACH pat. qu'ils ont retrouvé dans l'herbier de l'Université de Vienne (w) et ils précisent bien qu'*O. "brachyotus"* a été décrit par REICHENBACH pat. (1830: 128) sur la base d'un spécimen récolté par HEYNOLD dans les collines qui entourent Gênes, en Ligurie, ce que rappelle également REICHENBACH fil. (1851: 88) qui estime, quant à lui, que tous les *Ophrys fuciflora* transalpins à petites fleurs doivent être rapporté à *O. brachyotes*.

L'holotype et la description d'*Ophrys brachyotes* peuvent paraître conformes à un des *Ophrys fuciflora* s.l. à petites fleurs du sud-est de la France dont il est parfois question ici. Il ne semble donc pas exister d'obstacles morphologiques ni même biogéographiques insurmontables pour considérer, comme l'ont fait

DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2004), qu'un des taxons à petites fleurs du sud-est de la France puisse être rapporté à *O. brachyotes*. Cette identification, cependant, devrait probablement être corroborée par une étude morphologique plus détaillée, par celle des pollinisateurs et par une meilleure délimitation des différents taxons à petites et à grandes fleurs du complexe qui fleurissent dans le sud-est de la France, tâche à laquelle s'était récemment attelé DEMANGE (2011A, B, C).

À la suite du travail de DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2004) et d'observations clairvoyantes de J. VIGLIONE (Marseille, comm. pers. 2001, 2006), j'ai également identifié un taxon du sud-est de la France à *Ophrys brachyotes* (DELFORGE 2005 & 2006A: 475, 2007: 226), mais en y intégrant, dans un premier temps, *O. gresivaudanica*. J'ai ensuite séparé *O. gresivaudanica* d'*O. brachyotes*, tout en attribuant à ce dernier une distribution probablement trop étroite et trop littorale (DELFORGE 2007, 2012A: 242). En effet, des plantes identifiables à *O. brachyotes* ou à un taxon très voisin fleurissent notamment dans la région drômoise que nous avons visitée. La prise en compte de la grande diversité du complexe d'*O. fuciflora* en Drôme et celle des travaux de DEMANGE (2011A, B, C), incitent cependant à utiliser provisoirement ici le nom de travail "Ophrys du Tricastin" pour un des *O. fuciflora* à petites fleurs que nous avons vu durant nos prospections à la fin de mai 2012.

Comme celle du groupe d'*Ophrys bertolonii*, la clarification du complexe d'*O. fuciflora* en France est, on le voit, une entreprise de longue haleine à laquelle je me suis déjà attaché (e.g. DELFORGE 1996, 2000, 2001, 2005, 2007, 2012A, B; DELFORGE et al. 2000), parfois avec des collègues et amis français (DELFORGE & GÉVAUDAN 1998, DELFORGE & VIGLIONE 2006), et que je compte poursuivre. Notre excursion dans le Vercors montre, à nouveau, que plusieurs chapitres de cette clarification restent manifestement à écrire.

Ophrys druentica

Ophrys druentica a été décrit des Alpes-de-Haute-Provence (DELFORGE & VIGLIONE 2006). C'est une espèce munie de fleurs souvent grandes à très grandes, de pétales allongés, d'un labelle fréquemment fucifloroïde, ample, et d'une cavité stigmatique souvent proportionnellement petite; le champ basal est noirâtre ou brun très foncé, plus rarement brun plus clair; dans la plupart des cas, il est concolore avec le centre du labelle. L'aire de distribution d'*O. druentica* est centrée sur le bassin de la Durance, mais sa présence sur les contreforts méridionaux du Vercors, dans les gorges d'Ombrière, que nous avons confirmée en 2012 (cf. supra, site 12), avait été suggérée dès sa description (DELFORGE & VIGLIONE 2006: 140 & fig. 2, p. 138), sur la base d'une observation personnelle faite le 19.V.2001.

En mai 2012, nous avons également trouvé des plantes isolées, pouvant être identifiées à *Ophrys druentica* à Barbières et au vallon de Saint-Genis, à Rochefort-Samson (cf. supra, sites 1 et 2), où elles avaient déjà retenu l'atten-

tion. En effet, la présence d'*O. druentica* peut être détectée dans d'anciens comptes rendus d'excursion. Par exemple, le 26 mai 1991, à propos d'*O. fuciflora* de la combe de Saint-Genis, JACQUET écrit que: «...quelques énormes *Ophrys fuciflora* faisaient la joie des photographes» (JACQUET 1991A: 235). Plus récemment, des *O. druentica* de Saint-Genis sont également publiés sur l'Internet notamment par CHABBERT (2013) qui montre sous le nom d'*O. pseudoscolopax*, à la fois un exemplaire de l'"Ophrys du Tricastin" et deux *O. druentica* très nets, dont un individu hypochrome. Il en va de même à Barbières (notre site 1) d'où HIRSCHY et BENNERY (2013) illustrent *O. druentica* par des photographies prises les 20.V.2008 et 12.V.2011, sans cependant l'identifier.

Comme lors de la mise en évidence des différentes espèces françaises du groupe d'*Ophrys bertolonii*, la description d'*O. druentica* a suscité des réactions en sens divers, allant de l'embarras pour la prise en compte de ce taxon qui fait partie «d'un complexe mal résolu» (e.g. DUSAK & PRAT 2010: 268) à l'acceptation (e.g. DUSAK et al. 2009: 116; DEMANGE 2011A, B, C), en passant par son assimilation à une espèce de Croatie centrale, *O. dinarica* (e.g. FAURHOLDT 2008, 2009; SOUCHE 2009; voir, à ce sujet DELFORGE 2012B: 24-25). *O. druentica* est maintenant intégré dans une nouvelle cartographie des Orchidées de la Drôme, mais les pointages de 1 km × 1 km qui le concernent restent concentrés dans les Baronnie, à l'extrême sud du département, à plus de 50 km au sud des stations du Vercors, qui demeurent ignorées (G. SCAPPATICCI comm. pers. et in litt. 2012).

Remerciements

Jeanine et Bruno BREUER (Eupen), Pascaline NEIRINCK et Jean-Claude CIAES (Hour), Brigitte et Vincent DUCHATEAU (Nalinnes), Cécile et Marc DUCHATEAU (Saint-Martin), Marie-Claude et Charles VERSTICHEL (Lillois) ont participé au voyage du Vercors qui fut, grâce à chacune et à chacun, aussi intéressant que convivial; Marc DUCHATEAU a eu l'initiative de ce voyage et l'a organisé; Bruno BREUER, Marc DUCHATEAU, Alain GÉVAUDAN (Villeurbanne, France) et Gil SCAPPATICCI (Dieulefit, France) m'ont fourni des informations et des documents qui ont permis de compléter cette note. À toutes et à tous je voudrais dire ici ma reconnaissance et mon amitié.

Bibliographie

- AMARDEILH, J.-P. & DUSAK, F. 2005.- Genre *Orchis* LINNÉ 1753: 236-261 in: BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BARLA, J.-B. 1868.- Flore illustrée de Nice et des Alpes Maritimes. Iconographie des orchidées: 83p + 63 pl. Caisson et Mignon, Nice.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* 34: 129-206.
- BERTOLONI, A. 1804.- *Plantæ genuenses quas annis MDCCCIII observavit et recensuit Antonius Bertoloni M.D. nunc publici juris facit. Mem. Soc. Med. Æmul. Gen.* 3: 1-64.

- BERTOLONI, A. 1806.- *Rariorum Italiae plantarum decas secunda*: 126p. Typis R. Prosperi, Pisis.
- BERTOLONI, A. 1810.- *Rariorum Italiae plantarum decas tertia*. Accedit specimen zoophytorum Portus Lunæ: 145p. Typis R. Prosperi, Pisis.
- BONARDI, D. & SCAPPATICCI, G. [coords] 2012.- À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- CAMUS, E.G. 1893.- Monographie des Orchidées de France. *Ophrys. J. Bot.* 7: 155-160.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- CHABBERT, P. 2013.- Vercors; site vallon de Saint-Genis. <http://p.chabbert.free.fr/spip.php?article198> (site consulté le 26.I.2013).
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1989.- Een orchideeënvakantie in de Vercors. *Euroorchis* 1: 139, 142-145.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 2011.- The flower of the European Orchid. Form and function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (The Netherlands).
- COULON, F. 1982.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1980-1981. *Natural. belges* 63: 135-137.
- COULON, F. 1983.- Section Orchidées d'Europe. Rapport des activités 1981-1982. *Natural. belges* 64: 89-92.
- CUPANI, G. 1713.- *Pamphyton siculum*. Bonanni, Panormi.
- DANESCH, E. & DANESCH, O. 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden: 271p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1971.- *Ophrys bertoloniiiformis* O. et E. DANESCH, sp. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. *Orchidee* 22: 115-117.
- DANESCH, O., DANESCH, E., EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, K. 1975.- Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 124: 79-123.
- DELFORGE, P. 1981.- Une nouvelle station de *l'Orchis spitzelii* SAUTER en France. *L'Orchidophile* 12(47): 1829-1833
- DELFORGE, P. 1983.- *Orchis spitzelii* SAUTER en France. *L'Orchidophile* 14(56): 346-350.
- DELFORGE, P. 1985.- *Orchis xklopfensteiniae* hybr. nat. nov. *L'Orchidophile* 16(68): 912-914.
- DELFORGE, P. 1988.- Une orchidée nouvelle dans la Drôme. *Natural. belges* 69: 188.
- DELFORGE, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* 20 (85): 13-21.
- DELFORGE, P. 1990.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* MORETTI. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 (1989): 7-29.
- DELFORGE, P. 1996.- L'*Ophrys* du Gers, *Ophrys aegirtica*, une espèce méconnue de la flore française. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 191-217.
- DELFORGE, P. 2000.- Remarques sur les *Ophrys fuciflora* tardifs d'Italie péninsulaire méridionale et description d'*Ophrys posidonia* sp. nova. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 157-175 + 8 figs.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2010.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- DELFORGE, P. 2012a.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.

- DELFORGE, P. 2012B.- Deuxième édition revue et augmentée du *Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux*: modifications taxonomiques, rédactionnelles et nomenclaturales. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 17-32
- DELFORGE, P. 2013.- *Ophrys bertolonii*, *Ophrys aurelia*, *Ophrys romolinii*. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 53-60.
- DELFORGE, P., DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000.- *Ophrys linearis*, le nom correct au rang spécifique de l'*Ophrys* "fuciflora à longs pétales" du sud-est de la France. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 145-156 + 4 figs.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges* 70 (Orchid. 3): 73-84.
- DELFORGE, P. & GÉVAUDAN, A. 1998.- Nouvelles données sur la répartition d'*Ophrys aegirtica* P. DELFORGE en France. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 81-98.
- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2007.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2005-2006. *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 1-17.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DELFORGE, P. & VIGLIONE, J. 2006.- L'*Ophrys* de la Durance, *Ophrys druentica* sp. nova. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 113-140.
- DEMANGE, M. 2011A.- Contribution à la connaissance du complexe d'*Ophrys fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH en France et en Italie (1^e partie). *L'Orchidophile* 42: 5-17.
- DEMANGE, M. 2011B.- Contribution à la connaissance du complexe d'*Ophrys fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH en France et en Italie (2^e partie). *L'Orchidophile* 42: 213-223.
- DEMANGE, M. 2011C.- Contribution à la connaissance du complexe d'*Ophrys fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH en France et en Italie (3^e partie et fin). *L'Orchidophile* 42: 289-299.
- DESCOING, B.-M. 1988.- Le statut des espèces végétales protégées dans le département de l'Ardèche. *Bull. Soc. Liméenne Lyon* 57(6): 177-200.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004.- Small-flowered *Ophrys* of the *Ophrys fuciflora* complex in the northern Adriatic and its approaches. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 39-48.
- DIDRY, J. 1958.- Orchidées des Alpes-Maritimes *Ophrys bertoloni* (Moretti). *Riviera scient.* 45: 10-11.
- DURAZZO, I. 1804.- Giardino botanico del Zerbino ossia Catalogo delle piante ivi coltivate: 28p. Stameroa Scioni, Genova.
- DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- FAURHOLDT, N. 2008.- Notes on small-flowered *Ophrys fuciflora* s.l. in the Central Mediterranean. *J. Eur. Orch.* 40: 51-64.
- FAURHOLDT, N. 2009.- Notes on *Ophrys fuciflora* s.l. in Croatia and Central Italy. *J. Eur. Orch.* 41: 635-640.
- FLAUSCH, A. 1991.- Puisqu'il vaut mieux en rire... Réponse au billet d'humeur délirante. *L'Orchidophile* 22: 86.
- FORTIN, P. 1991.- Lettre ouverte aux botanistes orchidologues. *L'Orchidophile* 22: 230.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1975.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii-formis* O. & E. DANESCH. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 31-56.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1979.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii-formis* O. & E. DANESCH (2. Teil). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 89: 63-79.
- HAAS, J.-M. 2011.- Le complexe d'*Ophrys bertolonii*. *Bull. SFO Lorraine-Alsace* 2011. 25(2): 8-9, fig. p. 42.
- HAHN, W. & SALKOWSKI, H.-E. 2005.- Zur Kenntnis von *Ophrys flavicans*. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 21 (1) ["2004"]: 48-58.
- HIRSCHY, O. & BENNERY, L. 2013.- Les Orchidées de France métropolitaine. http://www.orchideesdefrance.com/crbist_239.html/ site consulté le 26.1.2013.
- JACQUET, P. 1990A.- Compte rendu des excursions 1990 de la région Rhône-Alpes. *L'Orchidophile* 21: 180-181.
- JACQUET, P. 1990B.- La mort du Poète - Billet d'humeur délirante. *L'Orchidophile* 21: 219-220.
- JACQUET, P. 1991A.- Compte rendu des excursions lyonnaises de 1991. *L'Orchidophile* 22: 234-235.

- JACQUET, P. 1991b.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. Mise à jour 1991. *L'Orchidophile* 22: 14-15.
- JACQUET, P. 1995.- Une Répartition des Orchidées Sauvages de France (3^{ème} édition): 100p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- JASLIN, P. & PERRIN, J.-F. 1992.- Une nouvelle orchidée dans les Bouches-du-Rhône. *L'Orchidophile* 23: 91-95.
- LAVOUÉ, P. & ROCHER, M. 1995.- Une nouvelle espèce pour le département de la Savoie (73): *Orchis spitzelii*. *L'Orchidophile* 26: 78.
- MACNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., HERENDEEN, P.S., KNAPP S., MARHOLD, K., PRADO, J., PRUD'HOMME VAN REINE, W.F., SMITH, G.F., WIERSMA, J.H. & TURLAND, N.J. [eds] 2012.- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code, July 2011). *Regnum Vegetabile*. Ruggell, Gantner Verlag KG.
- MARACCI, P. 1991.- À propos de l'*Ophrys bertolonii*: lettre ouverte aux taxinomistes. *L'Orchidophile* 22: 230.
- MORETTI, G. 1823.- De quibusdam plantis Italiæ decas sexta. *Giorn. Fis. Chim. Stor. nat. Medic.* D2, 6. Ed. Arti.
- PAIN, Th. 1992.- Réponse de Thierry Pain. *L'Orchidophile* 23: 58.
- PAIN, Th. 1994.- Excursion en Ardèche et dans le Gard 12-15 mai 1994. *L'Orchidophile* 25: 285-286.
- 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.
- PLAN, P. 1980.- Un *Ophrys bertolonii* du bord sud des Alpes. *L'Orchidophile* 11(43): 1601-1602.
- RAYNAUD, Ch. 1992.- Réponse de Christian Raynaud. *L'Orchidophile* 23: 57-58.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1851.- *Icones Floræ Germanicæ et Helveticæ simul Pedemontanæ, Lombardoveneticæ, Istriacæ, Dalmaticæ, Hungaricæ, Transsylvanicæ, Borussicæ, Danicæ, Belgicæ, Hollandicæ, Alsaticæ ergo Mediæ Europæ*. Vol XIII-XIV: 194p. + 170pl. F. Hofmeister, Lipsiæ.
- REICHENBACH, H.G.L. 1830-1833.- *Flora Germanica excursiora ex affinitate regni vegetabilis naturali disposita, sive primitia synopsis plantarum in Germania terrisque in Europa media adjentibus...* : 1-136 (1830), 137-434 (1831), 435-878 (1832a), Index (1-10), [1]-140 (1833). C. Knobloch, Lipsiæ.
- REISIGL, H. 1972.- *Ophrys bertolonii*formis ssp. *benacensis*, eine palæohybride Sippe des zentralen Südalpenrandes. *Die Orchidee* 23: 160-165.
- SCAPPATICCI, G. 2009.- Dernière découvertes et observations. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°20: 20-27.
- SCAPPATICCI, G., DEMANGE, M. & GERBAUD, O. 2005.- Genre *Ophrys*: 310-399 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- *Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg*: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- SCAPPATICCI, C. & SCAPPATICCI, G. 1992.- Compte rendu des sorties lyonnaises 92. *L'Orchidophile* 23: 245-246.
- SCAPPATICCI, G., TISSERAND, J.-F., GEVAUDAN, A., SÉRET, M., GAUTHIER, J. & BONARDI, D. 2012.- Compte rendu des activités 2012. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°26: 3-16.
- SERVIER, J.-F. 1989.- *Orchis spitzelii* en Dauphiné. *L'Orchidophile* 20(85): 36-38.
- SOCA, R. 2001.- Les *Ophrys* de la Section *bertoloniorum*. *Monde Pl.* 96 (472): 10-15.
- SOUCHE, R. 2004.- *Les Orchidées sauvages de France grandeur nature*: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SOUCHE, R. 2009.- *Orchidées de Genova à Barcelona*: 224p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- VERECKEN, N.J. & PATINY, S. 2005.- On the pollination of *Ophrys catalaunica* O. DANESCH & E. DANESCH by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (LEPELETIER) (Hymenoptera, Megachilidae). *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 57-64.
- WALRAVENS, É. 1995.- Un pollinisateur pour *Ophrys aurelia* P. DELFORGE, J. & P. DEVILERS-TERSCHUREN 1989. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 98-102.

Ophrys bertolonii, *Ophrys aurelia*, *Ophrys romolinii*

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Ophrys bertolonii*, *Ophrys aurelia*, *Ophrys romolinii*. The nomenclatural controversy about *Ophrys bertolonii* and its solution are evoked. After the neotypification of *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823 by BAUMANN and KÜNKELE (1986) and the selection of an epitype by BAUMANN et al. (2002), *Ophrys romolinii* SOCA 1823 is definitively a posterior synonym of *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823. Consequently, *Ophrys aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989 is not a posterior synonym of *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823. The presence of *Ophrys bertolonii* during two centuries in the surroundings of Genoa (Liguria, Italy), where it was described by BERTOLONI (1804) under the name of *Ophrys speculum* (nom. illegit., non LINK 1800), is confirmed.

Key-Words: Orchidaceae; *Ophrys bertolonii* species group, *Ophrys aurelia*, *Ophrys bertolonii*, *Ophrys romolinii*. Nomenclature.

Introduction

Les controverses purement nomenclaturales ont été et sont malheureusement assez fréquentes chez les Orchidées d'Europe, dont des taxons peuvent, encore aujourd'hui, apparaître au même rang sous des noms qui diffèrent selon les auteurs. Cette situation obscurcit et complique souvent leur abord comme leur étude et génère bien des difficultés notamment lorsqu'il faut prendre des dispositions légales pour leur conservation. En l'occurrence, quel nom donner, dans un arrêté, au taxon que l'on souhaite protéger ? La résolution définitive de ces problèmes agaçants est donc hautement souhaitable et, lorsqu'elle intervient pour un taxon, elle ne devrait pas être négligée ni esquivée.

Parmi les problèmes nomenclaturaux récemment apparus figure celui qui a affecté un moment l'espèce méridionale du complexe d'*Ophrys sphegodes*, à l'étiquette en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales, très généralement connue depuis près de deux siècles sous le nom d'*Ophrys bertolonii* MORETTI 1823 (Fig. 1). R. SOCA, qui publie également sous le nom de R. SOUCHE, a pensé un moment que cette espèce n'était pas nommée et l'a décrite sous le nom d'*Ophrys romolinii* (SOCA 2001), binôme qu'il utilise

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

depuis pour cette espèce. Il applique l'épithète *bertolonii* aux autres taxons du groupe qu'il rassemble en une espèce, dont la sous-espèce type est le taxon généralement appelé *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989 (SOUCHE 2004, 2008, 2009; ROMOLINI & SOUCHE 2012).

L'épithète *romolinii* étant parfois utilisée par d'autres auteurs pour désigner l'espèce à labelle en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales (e.g. PERILLI 2012), il n'est pas toujours possible de savoir, en lisant certaines revues spécialisées, ce que désigne *Ophrys bertolonii* dans une liste d'espèces ou lorsque des illustrations sont légendées «*Ophrys bertolonii* subsp. *benacensis*», «*Ophrys bertolonii* subsp. *explanata*» ou «*Ophrys bertolonii* subsp. *bertoloniiformis*» (e.g. CAMPO 2012; CARCANO in Redazione di GIROS 2012; DI SANTO & PEZZETTA 2012). Dans ce dernier cas, les auteurs de ces mentions considèrent-ils qu'il s'agit de sous-espèces d'*O. bertolonii* au sens habituel ou de sous-espèces d'*O. aurelia*, que SOCA (SOUCHE) appelle *Ophrys bertolonii* subsp. *bertolonii*?

Pourtant, cette confusion nomenclaturale, née en 2001 (SOCA 2001) a trouvé une solution définitive, conforme à l'usage habituel et général, dès avril 2002, malencontreusement dans un article rédigé en allemand et en anglais (BAUMANN et al. 2002) qui concerne les Orchidées d'Allemagne, pays où aucune espèce du groupe d'*Ophrys bertolonii* ne fleurit. Cette situation n'a peut-être pas facilité la diffusion de cette démarche nomenclaturale auprès des botanistes français ou italiens.

Ayant contribué jadis à l'étude du groupe d'*Ophrys bertolonii* (e.g. DELFORGE in DELFORGE & TYTECA 1982; DELFORGE 1988, 1989, 1990; DELFORGE et al. 1989) et disposant d'éléments non publiés qui permettent de conforter, s'il était encore besoin, les conclusions de BAUMANN et al. (2002), il me paraît utile de refaire le point sur ce problème nomenclatural résolu depuis plus de 10 ans, afin qu'il ne vienne plus brouiller notre connaissance de ce groupe du genre *Ophrys*, où les difficultés sont suffisamment nombreuses.

Ophrys speculum

La première mention de l'espèce que nous connaissons généralement aujourd'hui sous le nom d'*Ophrys bertolonii* revient probablement à DURAZZO (1804: 20) qui, dans un 'Catalogue des plantes cultivées dans le jardin botanique du Zerbino', la nomme, sans la décrire, «*Ophrys arachnites* var. γ *speculum* nobis». Ce trinôme est donc un nomen nudum.

Un peu plus tard, BERTOLONI (1804: 145) décrit le même taxon, cette fois sous le nom d'*Ophrys* ["*Ophris*"] *speculum*, un nom illégitime puisqu'il avait déjà été utilisé pour une autre espèce (*Ophrys speculum* LINK 1800). Dans sa description, BERTOLONI cite, en synonymie, le nom publié par DURAZZO (1804) et donne, comme localités, pour sa nouvelle espèce: «In collibus *al* Lagazzo et secus aquæductum dello Zerbino», lieux aujourd'hui inclus et urbanisés dans la ville de Gênes et où ne fleurissent plus d'orchidées (e.g. GÖLZ & REINHARD 1979).



Fig. 1. À gauche: *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823. La courbure en forme de selle du labelle et l'absence des parois latérales de la cavité stigmatique sont bien visibles. Sicile, Palerme, 13.IV.1987. À droite: *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989. France, Bouches-du-Rhône, 4.IV.1996.

(photos P. DELFORGE)

Pour défendre le rang de 'son' espèce contre les objections de son collègue VIVIANI, qui la considère comme une variété, BERTOLONI (1806, 1810) va montrer que son '*Ophrys speculum*' existe ailleurs en Italie, notamment en Sicile, en citant entre autres une illustration de CUPANI (1713: tab. 28, planche reproduite in BAUMANN & KÜNKELE 1986: 673).

Ophrys bertolonii

Se rendant compte que le nom *Ophrys speculum* BERTOLONI 1804 est illégitime, MORETTI (1823) va publier un nom de remplacement, un nom nouveau, bien avant que le Code de Nomenclature ne prévoise cette procédure. Dans ce but, il rebaptise explicitement *Ophrys bertolonii* l'espèce de BERTOLONI, sans désigner de type, mais en citant *Ophrys speculum* BERTOLONI 1804, qu'il qualifie justement d'illégitime, ainsi que la description de l'espèce par BERTOLONI (1804: 145) et la référence à l'illustration de CUPANI (1713: tab. 28).

L'holotype d'*Ophrys speculum* BERTOLONI 1804 nom. illeg., qui est aussi celui d'*O. bertolonii* MORETTI 1823 nom. nov., est perdu à la suite de l'incendie des herbiers de Gênes et de Bologne, lors des bombardements de ces villes durant la seconde Guerre Mondiale (W. GREUTER in BAUMANN et al. 2002: 183).

Lorsque DANESCH et DANESCH (1971, 1972) ont entrepris de délimiter des espèces auparavant confondues sous le nom d'*Ophrys bertolonii*, ils ont considéré que l'espèce méridionale à labelle en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales, représentait *O. bertolonii* s. str. et ils ont, en conséquence, décrit *Ophrys bertoloniiformis*, du Monte Gargano (Pouilles, Italie) et *Ophrys catalaunica*, de Catalogne, espèces dont la cavité stigmatique, munie de parois latérales, est proche de celle d'*O. sphegodes* s.l. À peu près au même moment, REISIGL (1972) a pris le même parti lorsqu'il a décrit *Ophrys [bertoloniiformis subsp.] benacensis*.

La quasi-totalité des auteurs ont, depuis, accepté le point de vue de DANESCH et DANESCH (e.g. GÖLZ & REINHARD 1975, 1979; LANDWEHR 1977, 1982; SUNDERMANN 1980; BAUMANN & KÜNKELE 1982, 1986, 1988; DELFORGE & TYTECA 1984; BUTTLER 1986, 1991; DAVIES et al. 1988; DEL PRETE & TOSI 1988; DELFORGE 1990, 1994, 1995A, B, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007, 2012; LIVERANI 1991; BOURNÉRIAS 1998; PAULUS & GACK 1999; PRESSER 2000, 2002; KREUTZ 2004; BOURNÉRIAS & PRAT 2005; KRANJČEV 2005; BAUMANN et al. 2006; PEDERSEN & FAURHOLDT 2007; ANTONOPOULOS 2009; DUSAK et al. 2009; GRÜNANGER 2009; DUSAK & PRAT 2010; PETROU et al. 2011).

Ophrys aurelia

Cette interprétation pourrait cependant être remise en cause par le biais de la désignation d'un néotype pour *Ophrys bertolonii*, notamment parce que Gênes se situe dans la zone de contact entre *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989 et *O. bertolonii* MORETTI 1823 (sensu DANESCH & DANESCH) et qu'il n'est pas possible de comprendre, à partir de la description de BERTOLONI, lequel des deux taxons a été décrit en 1804 sous le nom d'*O. speculum* nom. illeg., puis renommé par MORETTI (1823).

Pour remédier à cette situation, HAUZINGER a, en 1977, désigné, sans le publier, un "holotype" sur une part d'herbier de MORETTI conservée à Padoue (PAD) (BAUMANN & KÜNKELE 1986; SOCA 2001; BAUMANN et al. 2002).

De leur côté, GÖLZ et REINHARD ont eu l'intention de stabiliser la nomenclature dans le sens de DANESCH et DANESCH en publiant un néotype pour *Ophrys bertolonii*, un exemplaire récolté aux environs de Gênes par BASTRERIO GIULO en avril 1891, exsiccatum déposé dans l'Herbier Bernoulli conservé à Zürich (ZT) (H.R. REINHARD comm. pers. et scriptus in litt. mihi 1988). GÖLZ et REINHARD n'ont finalement pas accompli cette démarche.

Dans leur note non publiée, GÖLZ et REINHARD précisent que l'exsiccatum qu'ils projetaient d'élire comme néotype possède tous les caractères d'*Ophrys bertolonii* MORETTI (sensu DANESCH & DANESCH) et le décrivent : «Die [...] deutlich eingesattelte Lippe wirkt optisch schmal, das Mal liegt im apikalen Lippendrittel, die Säule ist hoch und schlank, der Narbenrand ist zurückversetzt und lässt so an der Lippenbasis das typische "Podest" mit den isolierten Basalschwien frei». Ceci indique que l'espèce à labelle en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales,

était bien présente à Gênes et dans ses environs au XIX^e siècle, même si *O. aurelia* paraît plus fréquent aujourd'hui dans cette région. H.R. REINHARD me confirmera d'ailleurs avoir lui-même trouvé quelques *O. bertolonii* MORETHI (sensu DANESCHI & DANESCHI) près de Gênes dans les années 1980 (in litt. mihi 1988).

Toujours dans le but de stabiliser la nomenclature, BAUMANN et KÜNKELE (1986: 329) ont choisi comme "lectotype" pour *Ophrys bertolonii* la figure centrale de la planche de CUPANI (1713, tab. 28) citée par BERTOLONI (1806, 1810) et par MORETTI (1823). Ce "lectotype" est en fait un néotype (W. GREUTER in BAUMANN et al. 2002: 183). La plante figurée par CUPANI provient de la région de Palerme, en Sicile; sa représentation n'est pas suffisamment précise et ne permet pas de savoir s'il s'agit d'*O. bertolonii* MORETTI (sensu DANESCHI & DANESCHI) OU d'*O. explanata* (LOJACONO) P. DELFORGE, autre espèce du groupe, endémique de Sicile.

Ophrys romolinii

Cependant, SOCA (2001) considère qu'un néotype pour *Ophrys bertolonii* doit nécessairement provenir des environs de Gênes où, selon lui, l'espèce à l'étiquette en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales, n'existe pas, ce qui n'est pas exact, nous venons de le voir. SOCA a donc jugé que le néotype sicilien désigné par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 329) n'était pas choisi correctement. En conséquence, il a procédé à une seconde néotypification d'*O. bertolonii* en sélectionnant un exsiccatum génois dans les récoltes de MORETTI conservées à Padoue (PAD). Il a choisi en fait le même spécimen que celui qui avait été désigné comme "holotype" par HAUZINGER en 1977 (BAUMANN et al. 2002).

Selon SOCA (2001), cet exsiccatum n'a pas les caractères d'*Ophrys bertolonii* MORETTI (sensu DANESCHI & DANESCHI) mais ceux d'*O. aurelia*. En conséquence, si cette seconde néotypification est correcte et si la détermination de ce néotype-là est exacte, le nom *Ophrys aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS 1989 devient un synonyme postérieur d'*Ophrys bertolonii* MORETTI 1823. De ce fait également, l'espèce méridionale à l'étiquette en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales, généralement connue depuis 1823 sous le nom d'*Ophrys bertolonii*, paraît non nommée. Cette situation, qu'il a créée, semble permettre à SOCA (2001) de décrire cette espèce sous le nom d'*Ophrys romolinii*.

W. GREUTER, qui a présidé pendant de nombreuses années les Congrès Internationaux de Botanique qui ont pour objet de réviser périodiquement le Code international de Nomenclature, a été consulté par des orchidologues allemands sur l'action de SOCA, qui paraissait problématique et particulièrement dommageable pour la stabilité de la nomenclature. Selon GREUTER (in BAUMANN et al. 2002: 181-183), la redésignation d'un néotype par SOCA (2001) n'est pas correcte, notamment parce que l'exsiccatum de MORETTI, qu'il a choisi comme néotype, ne fait pas partie des matériaux originaux cités par BERTOLONI. L'exsiccatum désigné par SOCA (2001) ne peut donc pas prétendre remplacer le néotype désigné antérieurement par BAUMANN et KÜNKELE (1986:

329). Le choix de BAUMANN et KÜNKELE basé, lui, sur une illustration citée par BERTOLONI (1806, 1810) et par MORETTI (1823) n'est évidemment pas en contradiction grave avec le protologue de BERTOLONI (1804). Il doit donc être respecté (article 9.17 des Codes Internationaux de Nomenclature Botanique, notamment de Saint-Louis, 1999, et de Vienne, 2004, ainsi que du Code International de Nomenclature de Melbourne, 2011).

Afin de clore définitivement la polémique, BAUMANN et al. (2002: 181) ont désigné un épitype pour *Ophrys bertolonii*, une fleur prélevée près de Palerme, en Sicile, qui montre bien l'absence de parois latérales de la cavité stigmatique et le fort ensellement du labelle.

Conclusions

Ophrys romolinii SOCA 2001 est donc irrévocablement un synonyme postérieur d'*Ophrys bertolonii* MORETTI 1823. *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823 est le nom correct pour désigner l'espèce méridionale du complexe d'*O. sphegodes*, à labelle en forme de selle et cavité stigmatique étroite, dépourvue de parois latérales.

SOUCHE (SOCA) a récemment écrit «Pour pratiquer la botanique, il suffit de respecter quelques règles simples émises depuis un peu plus d'un siècle par l'IAPT (International Association for Plant Taxonomy). Environ tous les cinq ans, à la suite de la réunion d'un congrès, paraît l'International Code of Nomenclature (Code International de Nomenclature).» (ROMOLINI & SOUCHE 2012: 24).

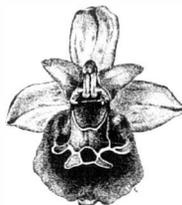
La mise au point de BAUMANN et al. (2002), rappelée ci-dessus, ainsi que les éléments complémentaires, apportés ici, qui la conforte encore, inciteront certainement tous les botanistes légitimement soucieux de respecter les règles de nomenclature à utiliser *Ophrys bertolonii* MORETTI 1823 plutôt qu'*Ophrys romolinii* SOCA 2001, synonyme postérieur.

Bibliographie

- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* 34: 129-206.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BERTOLONI, A. 1804.- Plantæ genuenses quas annis MDCCC-MDCCCIII observavit et recensuit Antonius Bertoloni M.D. nunc publici juris facit. *Mem. Soc. Med. Æmul. Gen.* 3: 1-64.
- BERTOLONI, A. 1806.- Rariorum Italiæ plantarum decas secunda: 126p. Typis R. Prosperi, Pisis.

- BERTOLONI, A. 1810.- Rariorum Italiae plantarum decas tertia. Accedit specimen zoophytorum Portus Lunae: 145p. Typis R. Prosperi, Pisis.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CAMPO, V. 2012.- Tre nuovi ibridi naturali di *Ophrys* della Sicilia sud-orientale. *GIROS Notizie* n°51: 104-107.
- CUPANI, G. 1713.- Pamphyton siculum. Bonanni, Panormi.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1971.- *Ophrys bertoloniiiformis* O. et E. DANESCH, sp. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. *Orchidee* 22: 115-117.
- DANESCH, E. & DANESCH, O. 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden: 271p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A. 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256p + 328 figs. The Hogarth Press, London.
- DELFORGE, P. 1982.- *Ophrys bertolonii* sensu lato en France: 273-276 in DELFORGE, P. & TYTECA, D. - Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DELFORGE, P. 1988.- Une orchidée nouvelle dans la Drôme. *Natural. belges* 69: 188.
- DELFORGE, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* 20 (85): 13-21.
- DELFORGE, P. 1990.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* MORETTI. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 11 (1989): 7-29.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges* 70 (Orchid. 3): 73-84.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1984.- Guide des orchidées d'Europe dans leur milieu naturel: 48p +144 pl. Duculot, Gembloux-Paris.
- DEL PRETE, C. & TOSI, G. 1988.- Orchidee Spontanea d'Italia: 172p + 48 pl. Mursia, Milano.
- DI SANTO, D. & PEZZETTA, A. 2012.- Le *Orchidaceae* di Lama dei Peligni. *GIROS Notizie* n°49: 71-74.
- DURAZZO, I. 1804.- Giardino botanico del Zerbino ossia Catalogo delle piante ivi coltivate: 28p. Stameroa Scioni, Genova.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1975.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiiformis* O. & E. DANESCH. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 31-56.

- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1979.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii-formis* O. & E. DANESCH (2. Teil). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 89: 63-79.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.
- KRANJEV, R. 2005.- Hrvatske Orhideje: 518p. Agencija za Komercijalnu Djelatnost, Zagreb.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids: 239p. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- 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, La Bibliothèque des Arts, Paris.
- LIVERANI, P. 1991.- Orchidee. Specie spontanee: 149p. Editrice Sardegna, Cagliari.
- MORETTI, G. 1823.- De quibusdam plantis Italiae decas sexta. *Giorn. Fis. Chim. Stor. nat. Medic.* D2, 6. Ed. Arti.
- 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.
- PEDERSEN, H.Æ. & FAURHOLDT, N. 2007.- *Ophrys* – The Bee Orchids of Europe: 297p. Kew Publishing, Royal Botanical Gardens, Kew.
- PERILLI, M. 2012.- Le *Orchidaceae* di San Marcos in Lamis (Gargano, Puglia). *GIROS Notizie* n°51: 97-101.
- PETROU, N., PETROU, M. & GIANNAKOULIAS, M. 2011.- Orchids of Greece: 320p. Koan "Eight clouds", Athens.
- PRESSER, H. 2000.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung: 222p. Ecomed, Landsberg/Lech.
- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Auflage: 374p. Nikol, Hamburg.
- REDAZIONE DI GIROS 2012.- Lucilla Carcano: 30-31 in Catalogo della mostra "Orchidee spontanee italiane" organizzata dalla Limonaia Scienza Viva dal G.I.R.O.S. nella Limonaia di Palazzo Ruschi a Pisa. *GIROS Notizie* n°49: 26-59.
- REISGL, H. 1972.- *Ophrys bertolonii-formis* ssp. *benacensis*, eine palaeohybride Sippe des zentralen Südalpenrandes. *Die Orchidee* 23: 160-165.
- ROMOLINI, R. & SOUCHE, R. 2012.- *Ophrys* d'Italia: 575p. Éd. Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- SOCA, R. 2001.- Les *Ophrys* de la Section *bertoloniorum*. *Monde Pl.* 96 (472): 10-15.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SOUCHE, R. 2008.- Hybrides d'*Ophrys* du bassin méditerranéen occidental: 288p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- SOUCHE, R. 2009.- Orchidées de Genova à Barcelona: 224p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- SUNDERMANN, H. 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflorea: 3. Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.



Orchidées et concepts modernes de l'espèce

par Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN^(*)

Abstract. *DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - Orchids and modern species concepts.* The most frequently used species concepts are reviewed, with particular emphasis on the biological species concept, the evolutionary species concept, the phylogenetic species concept and the unified species concept. The divergences in taxonomic treatment that result from the adoption of different species concepts are discussed in relation to the type of distribution, the mode of reproduction and the susceptibility to hybridisation of the taxa concerned. Focusing on the example of genus *Ophrys*, we explain our choice of a unified species concept which regards existence as a separately evolving segment of a metapopulation lineage as the only necessary property of species (DE QUEIROZ 2005A, 2005B), with as criteria of evolutionary independence, those that underpin the phylogenetic species concept as proposed by, in particular, CRACRAFT (1983, 1987, 1989) and GROVES and GRUBB (2011). We thus identify as species entities that are diagnosable and subject to no or limited gene flow from relatives. The rationale for the criterion of diagnosability is explained as a measure of the independent evolutionary tendencies and historical fate (SIMPSON 1961, WILEY 1981) of the taxa. The advisability of recognising some infraspecific taxa, normally excluded by the phylogenetic concept, is briefly considered.

Key Words. Orchidaceae, *Ophrys*, species, species concepts, taxonomic species, phenetic species concept, biological species concept, recognition species concept, evolutionary species concept, phylogenetic species concept, monophyletic species concept, unified species concept, diagnosability, infraspecific categories, subspecies, variety, evolutionarily significant unit, ESU.

Introduction

Le désir d'identifier, de nommer et de classer les entités qui nous entourent est sans doute aussi ancien que la communication. CONFUCIUS, ou un proverbe chinois, énonce que "la sagesse commence par l'acte de donner aux choses un nom exact" (e.g. GILL & DONSKER 2013). Dès que cette démarche s'organise, elle oscille entre l'ambition de rendre compte le plus finement possible de la diversité du monde réel et un réflexe de simplification et de synthèse, ainsi qu'entre l'aspiration à suivre les avancées de la connaissance et le repli conservateur anxieux de stabilité. C'est dans ce double dilemme

^(*) Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique
Section de Biologie de la Conservation
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
E-mail: j.a.p.devillers.terschuren@skynet.be

Manuscrit déposé le 9.X.2013, accepté le 25.X.2013.

Les Naturalistes belges, 2013, 94, hors-série - spécial Orchidées n°26 [ISSN: 0028-0801]: 61-74

que continue aujourd'hui à s'inscrire la systématique, dans le domaine orchidologique comme dans d'autres.

La connaissance et l'inventorisation systématique des orchidées circum-méditerranéennes a considérablement progressé au cours du dernier quart du xx^e et de la première décennie du xxi^e siècles. On peut mesurer le niveau de définition atteint dans l'analyse biogéographique par le nombre de taxons possédant des caractères distinctifs et une aire de distribution propre décrits, quel que soit le rang auquel ils le sont. Cette augmentation est due principalement, dans le cas particulier du genre *Ophrys* par exemple, d'une part aux analyses détaillées de morphologie florale que permettent les énormes progrès, tant en qualité qu'en accessibilité, de la macrophotographie, d'autre part au développement de l'expertise, des techniques et des efforts dans l'étude des pollinisateurs et de leurs interactions avec les plantes, développement auquel est surtout attaché le nom de Hannes F. PAULUS. Y ont aussi contribué le perfectionnement des outils morphométriques, tels qu'utilisés par Peter GÖLZ et Hans R. REINHARD, l'analyse génétique et, bien sûr, l'exploration plus intensive et mieux répartie dans la saison de floraison des régions méditerranéennes et proche-orientales.

Les sources modernes s'accordent très largement sur la reconnaissance des taxons élémentaires ou entités irréductibles au sens de CRACRAFT (1983, 1987, 1989). Elles ne diffèrent en général que par la traduction de ces unités taxonomiques en entités nomenclaturales, c'est-à-dire par le choix du rang nomenclatural, espèce, sous-espèce ou variété, qu'il y a lieu de leur donner. Ces divergences, qui sont parfois présentées comme une considérable instabilité de la taxonomie, procèdent le plus souvent de divergences de vues relatives au concept d'espèce, divergences parfaitement légitimes pourvu qu'elles soient explicitées.

L'inflation du nombre de taxons irréductibles connus s'est traduite par une augmentation rapide du nombre d'espèces nommées lors d'une première vague de découvertes, essentiellement alimentée par les grandes expéditions de la fin du $xviii^e$ et du xix^e siècles, puis par les explorations détaillées et les recensements du xix^e et de la première moitié du xx^e siècles. Vers le milieu du xx^e siècle, une certaine frilosité s'est établie vis-à-vis de la mise en évidence de la diversité du vivant, accompagnée par un souci réducteur de simplification et de hiérarchisation (e.g. GROVES & GRUBB 2011). Il en a résulté une diminution du nombre d'espèces reconnues et une prolifération concomitante des taxons infra-spécifiques nommés. L'application de concepts évolutifs de l'espèce a inversé cette tendance pour beaucoup de groupes d'organismes.

L'objet de cette note, qui reprend essentiellement un exposé présenté le 3 décembre 2011 à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges (DELFORGE & DEVILLERS 2013), est de:

— placer en contexte l'instabilité apparente de la nomenclature des orchidées européennes,

— rappeler que toutes les démarches taxonomiques sont légitimes pour autant que soit explicité le cadre conceptuel et opérationnel dans lequel elles s’inscrivent et que les conséquences des choix soient appliquées de manière cohérente,

— nous interroger sur l’utilité opérationnelle de certaines approches, en particulier de la prolifération de nouvelles combinaisons infraspécifiques,

— regretter que des choix sans doute valables mais qui restent subjectifs, en particulier lors de passages du rang d’espèce au rang de sous-espèce, ou vice-versa, soient présentés comme des vérités révélées, sans respecter les vues d’autres chercheurs qui utilisent des modèles différents.

Concepts d’espèce

L’espèce est une notion intuitive, omniprésente dans les classifications populaires, unité élémentaire des classifications et nomenclatures fixistes, de LINNÉ comme de CUVIER, unité fondamentale de l’évolution pour DARWIN, mais aussi pour ses précurseurs, comme BUFFON. Elle est à la base de toutes les analyses écologiques et biogéographiques, de toutes les évaluations de diversité ou de richesse biologique. Néanmoins, cette unité élémentaire, apparemment universelle, peut relever d’approches très différentes, utilisées concurremment par la systématique moderne. WILKINS (2008), par exemple, répertorie 26 définitions de l’espèce clairement distinctes, mettant en évidence des visions de l’espèce comme entité abstraite ou comme entité physique (STAMOS 2003), héritées de méthodologies fixistes ou inspirées par la découverte de l’Évolution, et dans ce dernier cas, privilégiant soit la protection du patrimoine génétique, soit le parcours évolutif (ALSTRÖM & MILD 2003). Quatre classes de définitions sont d’application fréquente, complémentaire ou antagoniste, dans l’étude des orchidées européennes.

L’**espèce taxonomique** est la base de la classification formelle et de la nomenclature (GRANT 1981, 1985). Son usage est régi par les codes de nomenclature zoologique et botanique. Elle comprend nécessairement le type et les individus que l’on peut y associer. Ses limites sont établies sur la base de discontinuités dont la nature et l’ampleur ne sont pas fixées par les codes (GRANT 1981: 79). Il est depuis longtemps estimé souhaitable de faire coïncider l’espèce taxonomique avec un concept biologique ou évolutif, mais ce n’est pas obligatoire et pas toujours possible (GRANT 1981: 79). Dit autrement, la nomenclature linnéenne n’étiquette pas des espèces phylogénétiques, pas plus que des espèces biologiques ou des espèces phénétiques. Elle ne concerne que des espèces taxonomiques, ensembles qui n’ont d’autre définition que d’inclure le type et les individus que l’on choisit de lui associer (GRANT 1981). C’est dans l’établissement des limites de cet ensemble qu’interviennent les nuances apportées par les divers concepts d’espèce.

Le **concept phénétique** (morphologique, typologique), issu des approches fixistes, définit l’espèce, sur une base strictement typologique, comme «une collection d’individus morphologiquement semblables entre eux, et différente d’autres collections»

(GRANT 1981, traduit), ou comme «le plus petit ensemble régulièrement et constamment distinct et distinguable par des moyens ordinaires» (CRONQUIST 1978, traduit), ou encore comme «une communauté, ou un ensemble de communautés apparentées, dont les caractères morphologiques distinctifs sont de l'avis d'un systématicien compétent suffisamment définis pour lui ou leur valoir un nom spécifique» (HUXLEY 1942, traduit). La délimitation d'une espèce phénétique exige des conventions nécessairement arbitraires sur la mesure du niveau de ressemblance et la nature des "moyens ordinaires" d'investigation (GRANT 1981).

Le concept biologique de l'espèce (Biological Species Concept, BSC) et les concepts apparentés mettent l'accent sur un patrimoine génétique harmonieux protégé par des caractères d'isolement (ALSTRÖM & MILD 2003). L'**espèce biologique** est définie, sur base de l'isolement reproductif observé ou estimé, comme un groupe de communautés d'individus potentiellement capables de se reproduire entre eux et dont l'échange de gènes avec d'autres communautés est limité ou empêché par des mécanismes d'isolement (MAYR 1942, 1963, 1969; DOBZHANSKY et al. 1977; AMADON & SHORT 1992). L'espèce biologique est une entité objectivement caractérisable, au moins théoriquement ou partiellement, à partir des propriétés du monde réel et MAYR (1969, traduit) a pu écrire qu'elle est «la seule catégorie taxonomique dont les frontières sont définies objectivement». Alors que la plupart des zoologistes ont convenu avec MAYR (1969, traduit) que «le développement du concept biologique de l'espèce est la première manifestation de l'émancipation de la biologie par rapport à une philosophie inappropriée basée sur les phénomènes de la nature inanimée», beaucoup de botanistes restent attachés au concept phénétique. Ainsi HEYWOOD et MOORE (1984, traduit) écrivent que «les efforts menés pour remplacer la définition taxonomique de l'espèce ont conduit à l'adoption graduelle du concept dit biologique de l'espèce par les zoologistes et les botanistes, un épisode curieux dans l'histoire de la systématique animale et végétale» et plus loin que «le concept biologique de l'espèce n'était acceptable ni sur le plan théorique, ni sur le plan pratique. Son abandon, aujourd'hui général, est le résultat d'études détaillées sur la nature et la structure des populations et des flux de gènes en leur sein et entre elles». Cette profession de foi a toute son importance puisque Vernon HEYWOOD est l'inspirateur et le promoteur de 'Flora Europaea' et que donc une très grande majorité de flores, d'ouvrages botaniques et de guides de terrain, y compris dans le domaine de l'orchidologie, procèdent explicitement ou implicitement de sa philosophie. Néanmoins le concept biologique a trouvé de nombreux défenseurs parmi les botanistes, en particulier GRANT (1981) ou STUESSY (2009) et ses disciples, et il sous-tend les travaux de Hannes F. PAULUS.

Le **concept de l'espèce par reconnaissance** (Recognition Species Concept, RSC) est apparenté au concept biologique. Aux termes du RSC, une espèce se distingue par la possession de systèmes uniques de reconnaissance sexuelle (SMRS). Une espèce est une population ou un groupe de populations dont les membres partagent un système donné (PATERSON, 1978, 1985). Les problèmes posés par cette définition, dans le cas d'organismes complexes, incluent la détermination des systèmes de reconnaissance sexuelle, le seuil à partir duquel ils peuvent être considérés comme différents et le traite-

ment de populations similaires par leurs systèmes de reconnaissance sexuelle mais très distinctes par ailleurs.

Au contraire du concept biologique et des concepts apparentés, les concepts évolutifs ou phylogénétiques privilégient l'histoire évolutive des taxons dans le passé et le présent. Ils comprennent plusieurs variantes. Le concept le plus général est celui de l'**espèce évolutive** définie comme une lignée unique de populations d'ancêtre-descendants qui maintient son identité par rapport aux autres lignées de même nature et qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique (SIMPSON 1961: 153; WILEY 1978, 1981; GROVES, 2012: 45-46). Cette définition capture le sens du concept phylogénétique au sens large. Les définitions qui en sont dérivées, concept phylogénétique s. str. (ROSEN 1978, 1979; NELSON & PLATNICK 1981; CRACRAFT 1983, 1987, 1989), concept monophylétique (MISCHLER & DONOGHUE 1982, DONOGHUE 1985, ALSTRÖM 2002, ALSTRÖM & MILD 2003), concept génétique (BAKER & BRADLEY 2006), ne font que préciser la manière dont l'indépendance des tendances évolutives et du destin historique est évaluée.

L'**espèce phylogénétique** est définie comme un ensemble irréductible d'organismes, différant d'autres ensembles par des caractères diagnostiques, et à l'intérieur duquel est circonscrit un réseau de liens parentaux d'ascendance et de descendance (CRACRAFT 1983, 1987, 1989). Elle est donc une espèce évolutive à laquelle il est imposé d'être un ensemble irréductible et diagnosable. Par "ensemble irréductible" il faut entendre que l'entité définie ne contient pas de sous-ensembles ayant les mêmes propriétés qu'elle, c'est-à-dire différenciabilité diagnostique et inclusion entière d'un réseau de liens parentaux d'ascendance et de descendance. Des "caractères diagnostiques" sont ceux qui, seuls ou par leur combinaison, permettent de caractériser de manière unique et différentielle, selon les principes d'une diagnose (STEARNS 1983), l'ensemble des individus de l'entité concernée. Enfin, la dernière partie de la définition, tout en mettant sur la cohésion reproductive (cf. aussi PATERSON 1985) l'accent nécessaire pour écarter organismes individuels, sexes, morphes ou stades développementaux du champ d'application de la définition, assure par sa formulation, en conjonction avec la condition d'irréductibilité, la monophylie des entités définies.

Une nouvelle approche des controverses générées par les diverses notions d'espèce est offerte par le **concept unifié de l'espèce** introduit par DE QUEIROZ (2005A, B, C). Ce concept unifié reconnaît qu'être un segment de lignage évoluant séparément est l'unique propriété nécessaire des espèces et que les diverses propriétés secondaires sont soit des indices pertinents dans l'évaluation de la séparation des lignages, soit des propriétés qui définissent différentes sous-catégories de la catégorie d'espèce (espèces reproductivement isolées, espèces monophylétiques, espèces diagnosables). C'est en fait un retour pour l'essentiel à l'espèce évolutive de SIMPSON (1961), les autres "définitions" biologiques et phylogénétiques devenant des orientations d'application du principe.

Conséquences du choix d'un concept

Les divergences dans l'évaluation du statut d'espèce qui résultent de l'application de divers concepts, et, en particulier, des concepts phénétique, biologique, monophylétique et phylogénétique, les plus fréquemment utilisés dans l'étude des êtres supérieurs, dépendent largement de trois attributs des populations, leur type de distribution, leur mode de reproduction et leur susceptibilité à l'hybridation.

En ce qui concerne les types de distribution, le traitement des taxons sympatriques ne diffère pas entre les concepts biologique, monophylétique et phylogénétique, tandis que le concept phénétique accepte aujourd'hui la conspécificité d'organismes sympatriques si les différences entre eux sont jugées inférieures à un seuil arbitrairement fixé. Le traitement des taxons en contact primaire ne diffère pas entre les quatre approches, sauf que le concept phylogénétique, dans sa plus stricte expression, n'accepte pas la reconnaissance d'entités infraspécifiques. Pour les taxons en contact secondaire, les concepts biologique, monophylétique et phylogénétique donnent à nouveau des résultats très similaires, le traitement phénétique restant lié à l'évaluation arbitraire des différences. C'est pour les taxons allopatriques que les différences entre les trois approches non phénétiques sont les plus marquées. Toutes trois reconnaissent évidemment la barrière présente que représente l'isolement géographique. Mais la manière dont cette barrière est examinée diffère fondamentalement entre l'approche biologique d'une part, les approches dérivées du concept évolutif d'autre part. En introduisant l'adverbe "potentiellement" dans l'expression «communautés d'individus potentiellement capables de se reproduire entre eux» le concept biologique implique des hypothèses sur l'avenir, sur ce qui se passerait si les taxons se retrouvaient en contact (GROVES & GRUBB 2011: 1-2). Au contraire, les concepts monophylétique et phylogénétique ne tiennent compte que de l'histoire évolutive des taxons et ne retiennent comme condition nécessaire au statut d'espèce que l'indépendance évolutive présente. À cette condition essentielle d'indépendance, le concept phylogénétique ajoute la diagnosabilité, le concept monophylétique la durée de séparation, dont il se sert pour fixer le rang auquel il distingue le taxon, puisque, contrairement au concept phylogénétique, il accepte de manière routinière les unités infraspécifiques.

Les modes de reproduction n'ont guère d'influence sur l'application du concept phénétique dont l'évaluation arbitraire des taxons est peu liée aux particularités éco-éthologiques. Le concept biologique, conçu à l'origine dans le cadre de l'étude des oiseaux, organismes à reproduction entièrement sexuée et allogames, s'applique mal à l'autogamie et est inapplicable à l'apomixie (MAYR 1969). Les concepts évolutifs s'appliquent sans difficulté de principe à l'allogamie et à l'apomixie. Leurs variantes sont plus ou moins performantes dans l'application pratique, le concept phylogénétique pouvant utiliser la diagnosabilité pour introduire des phénomènes de cohésion qui tempèrent l'indépendance des lignées autogames ou d'ensembles apomictiques tout en rencontrant, dans ce dernier cas, et comme tous les concepts, des problèmes de délimitation (cf. DELFORGE 2011).

Les phénomènes d'hybridation entre taxons en contact secondaire sont traités de manière équivalente, bien que sur des bases conceptuelles quelque peu différentes, par les approches monophylétique, phylogénétique et, du moins telle qu'amendée par SHORT (1969), MAYR et SHORT (1970) et AMADON et SHORT (1992), biologique. L'hybridation primaire, génératrice de spéciation ou favorisant son succès est par contre difficilement prise en compte par le concept monophylétique, ce qui fait dire, par exemple, à STUESSY (2009) que les principes de monophylie sont de peu d'utilité dans le domaine botanique où les phénomènes d'évolution réticulée sont fréquents.

L'exemple du genre *Ophrys*

C'est dans un concept unifié de l'espèce que nous inscrivons nos analyses du genre *Ophrys* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2004, 2009, 2011, 2012, 2013), considérant qu'être un segment de lignage qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique (SIMPSON 1961: 153; DE QUEIROZ 2005A, 2005B) est la seule propriété nécessaire des espèces. Nous adoptons comme critère d'indépendance évolutive ceux qui sous-tendent le concept d'espèce phylogénétique tel que proposé par, en particulier, CRACRAFT (1983, 1987, 1989) et GROVES et GRUBB (2011). Nous identifions donc comme espèces des entités qui sont **diagnosables** et qui sont **génétiqument isolées de leur parents les plus proches ou ne leur sont reliées que par un flux génétique limité**. Les espèces identifiées par les critères issus du concept biologique de l'espèce, tel qu'adopté, de manière entièrement cohérente et constante, depuis de nombreuses années, dans les études orchidologiques menées par Hannes F. PAULUS et ses collègues (e.g. PAULUS 1988, 2006, 2007; PAULUS & GACK 1990, 1994), présentent toujours ces propriétés. En général, d'ailleurs, pour les taxons sympatriques ou partiellement sympatriques, l'application des concepts biologique et phylogénétique de l'espèce donnent des résultats identiques. Leurs résultats peuvent différer par contre dans le cas de taxons allopatriques. Les deux concepts demandent qu'ils soient identifiables. Au-delà, les décisions prises à leur égard aux termes du concept biologique dépendent d'hypothèses quant à la compatibilité reproductrice en cas de reprise de contact (MAYR 1963). Aux termes du concept phylogénétique par contre, il suffit de vérifier si le flux génétique qui existe entre eux est suffisamment faible pour qu'ils constituent des lignées évoluant indépendamment. Les décisions induites par le concept phylogénétique peuvent aussi différer de celles qui sont obtenues par l'application de la définition biologique dans le cas d'entités essentiellement parapatriques, s'hybridant massivement dans leurs zones de contact; il en reconnaît en effet les passés évolutifs distincts pour autant que leurs divergences n'aient pas été désintégrées par l'établissement de flux génétiques étendus à des fractions importantes de leurs aires de distribution (CRACRAFT 1983, 1987, 1989).

Nous avons discuté précédemment des raisons qui nous font préférer le concept phylogénétique au concept biologique (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Une argumentation beaucoup plus militante, mais que nous partageons, est présentée par Colin GROVES (in GROVES & GRUBB

2011: 1-4). Il suffit de rappeler ici que, faisant coïncider l'espèce avec l'unité évolutive, la définition phylogénétique est non seulement la plus appropriée à la poursuite - largement intellectuelle - de la reconstruction des phylogénèses, mais aussi à celle plus vitale de la recherche des orientations nécessaires à la préservation de la diversité biologique.

C'est en effet la conservation du spectre complet d'unités évolutives autonomes, de leurs populations constitutives, et des relations qui les unissent en écosystèmes, qui est l'objet de la démarche de la biologie de la conservation. L'espèce phylogénétique est aussi proche que possible d'une unité évolutive autonome, totalement compatible avec l'analyse populationnelle et génétique. Il faut aussi se souvenir que, historiquement, le concept biologique de l'espèce a été introduit par Ernst MAYR dans le but explicite de réduire le nombre d'espèces d'oiseaux décrites, en particulier le grand nombre d'endémiques insulaires liés à la poussière d'îles du Pacifique tropical. Il n'est donc pas très adapté à mettre en évidence la diversité biologique.

S'il est évident que les démarches procédant des concepts biologique et phylogénétique de l'espèce donnent très souvent des résultats congruents, elles sont par contre fondamentalement différentes de celle qui procède explicitement ou implicitement du concept phénétique, lequel identifie les espèces sur la base de la ressemblance globale, ne tient pas compte de l'existence de mécanismes d'isolement ou de l'absence de flux génétiques significatifs, et ne distingue pas obligatoirement entre convergence et parenté. Cette démarche n'a pas de base évolutive explicite et cohérente et ne se prête donc pas aux reconstructions phylogénétiques ni aux décisions de gestion des espèces et des populations.

Par contre, pour le strict usage des démarches taxonomiques, dénomination, classement, détermination, la définition phénétique de l'espèce peut être adéquate. Elle reste très utilisée dans le domaine botanique. Elle est la base de la référence européenne principale, la 'Flora Europaea', et ce de manière tout à fait explicite comme l'indiquent très clairement les affirmations de HEYWOOD et MOORE (1984) citées plus haut. Elle est aussi manifestement, mais de manière malheureusement moins explicite, à la base d'une référence internationale, la 'World Checklist of Selected Plant Families' (WCSP 2012), suivie par un certain nombre d'institutions en matière de classification et de nomenclature des Orchidées d'Europe.

C'est aussi ostensiblement de la définition phénétique que procèdent de multiples arrangements hiérarchiques des Orchidées d'Europe qui utilisent la panoplie des rangs infra-spécifiques pour désigner des entités qui possèdent les attributs biologiques d'espèces. La volonté réductrice, inspirée par un souhait de synthèse plutôt que d'analyse, qui avait été à l'origine de l'introduction du concept biologique préside actuellement aux choix arbitraires qu'implique le concept phénétique. Comme ce fût le cas pour le concept biologique, cette application réductrice au niveau des espèces de

l'approche phénétique s'accompagne d'une inflation du nombre d'entités infraspécifiques décrites et nommées.

Diagnosabilité

Le concept évolutif de SIMPSON (1961), met l'accent sur des "destins évolutifs indépendants". On peut ne voir cette indépendance que sous l'angle de la génétique de population, ce qui, à la limite, pourrait faire considérer chaque entité insularisée comme une espèce distincte. Mais la définition comprend deux aspects, l'évolution séparée du lignage, mais aussi un rôle et des tendances évolutives propres (SIMPSON 1961; WILEY 1981; TEMPLETON 1989; GROVES 2012). Imposer un critère de diagnosabilité, comme le font, notamment, CRACRAFT (1983, 1987, 1989) et GROVES et GRUBB (2011), revient conceptuellement à admettre que le fait de s'adapter à des pressions environnementales tellement normatives qu'elles engendrent une invariance morphologique et comportementale doit être considéré comme une limitation de l'indépendance évolutive. En d'autres termes, deux populations, génétiquement isolées l'une de l'autre, mais qui occupent des niches tellement semblables qu'elles ne diffèrent en rien l'une de l'autre ne suivent pas véritablement des "destins évolutifs indépendants".

Cette démarche, qui revient bien à regarder la diagnosabilité comme un critère d'indépendance au sens de DE QUEIROZ (2005A, 2005B) et non comme une propriété nécessaire à la définition de l'espèce, est indispensable si l'on veut que la définition phylogénétique de l'espèce s'applique aux autogames. En effet, chez ceux-ci, à chaque évènement de reproduction, des lignées génétiques isolées sont engendrées. Penser, comme on le fait parfois, que se sont les accidents d'allogamie occasionnelle qui maintiennent la cohérence de l'espèce, relève de l'illusion, d'autant plus que ces évènements ont plus de chance d'impliquer une autre espèce, allogame, qu'une autre lignée de l'autogame concernée. Il faut donc admettre que ce sont les pressions normatives qui conservent à l'espèce autogame une invariance morphologique et comportementale. Dans le cas des allogames du genre *Ophrys*, avec leur arsenal très complexe d'adaptations à un pollinisateur spécifique, il est raisonnable de penser que c'est la persistance chez deux populations directement apparentées du recours à des populations d'un même pollinisateur présentant les mêmes préférences comportementales, qui constitue la principale pression normative.

Vérifier la diagnosabilité implique une analyse qui peut s'adresser à des caractères morphologiques, chimiques ou génétiques, aux mécanismes de reproduction, aux préférences écologiques. Cette analyse recherche un ou plusieurs caractères dont l'état soit diagnostique des populations concernées. Elle s'apparente donc à la démarche cladiste (HENNIC 1966; CRACRAFT 1979, 1982; STACE 1989; DRESSLER 1993). Les caractères morphologiques qu'il est souhaitable d'utiliser, dans une telle analyse, sont ceux qui présentent des états tranchés plutôt que ceux dont la variation est continue, peu utilisables en dehors de l'étude des populations. Ces caractères sont malheureu-

sement peu nombreux pour certains groupes, comme par exemple les *Pseudophrys* qui sont, à de rares exceptions près, très homogènes en ce qui concerne la cavité stigmatique, les pétales et les sépales. Ils se limitent pratiquement aux détails de la forme et de la sculpture du labelle, à l'arrangement, au système de coloration et aux variations de densité et d'orientation de la pilosité qu'il porte, ainsi qu'à la disposition du réseau de veines qui le traverse (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000_{A,B}, 2009; GERBAUD 2002).

La plupart de ces caractères interviennent certainement de manière importante dans la régulation des signaux visuels et surtout tactiles qui facilitent la pollinisation par pseudocopulation. En particulier, la sculpture du labelle et la disposition de la pilosité sont certainement essentielles pour le positionnement exact de l'insecte après son attraction (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; ASCENSÃO et al. 2005; BRADSHAW et al. 2010; VERECKEN et al. 2011; BATEMAN et al. 2011). Des configurations quelque peu différentes peuvent sans doute parfois expliquer l'indépendance en sympatrie d'espèces recourant aux mêmes pollinisateurs mais nécessitant des positions légèrement différentes de ce pollinisateur par rapport aux pollinies et à la cavité stigmatique. Ce cas de figure est bien connu pour des espèces induisant, l'une la pseudocopulation avec pollinisation céphalique, l'autre avec pollinisation abdominale. Il n'y a pas de raison pour qu'il n'existe pas aussi dans des cas moins évidents pour l'observateur. D'autres mécanismes pouvant expliquer une telle sympatrie existent, bien entendu (cf. GÖGLER et al. 2009).

L'examen de la diagnosabilité est une approche méthodologique entièrement liée au concept phylogénétique de l'espèce. Cet examen ne fait pas appel à des estimations de ressemblance globale. Ces évaluations de ressemblance globale, qui n'ont de sens que dans l'optique d'un concept phénétique de l'espèce, avaient atteint, dans les années 1960, un haut degré de notoriété et de régulation mathématique avec la taxonomie numérique qui proposait d'associer et de classer des unités taxonomiques en fonction de distances établies par la combinaison d'un certain nombre de caractères (SOKAL & SNEATH 1963; SOKAL 1965) nécessairement arbitrairement choisis et parfois pondérés. Les nombreuses contributions à l'orchidologie européenne de GÖLZ et REINHARD (1979, 1980, 1983, 1985, i.a.) relèvent de cette démarche. L'approche est encore usitée aujourd'hui (e.g. LOWE 2010, 2011), avec des outils mathématiques quelque peu différents, mais relevant tout autant de la combinaison de caractères. Il est parfois oublié que cette démarche s'inscrit strictement dans le cadre d'un concept phénétique de l'espèce.

Catégories infraspécifiques

La nature et l'utilité de catégories infraspécifiques, sous-espèces ou variétés, ont toujours été et sont encore controversées, tant par les zoologistes que par les botanistes. Aux termes du concept phénétique de l'espèce, tel qu'utilisé par la 'Flora Europaea' et les botanistes qui s'inspirent explicitement ou implicitement de sa philosophie, la sous-espèce est une entité de même nature que l'espèce, le niveau de différenciation apparent fixant le choix du rang.

La démarche des praticiens du concept monophylétique est semblable, le rang étant ici fixé par le temps de séparation. Aux termes du concept biologique, la sous-espèce est de nature fondamentalement différente de celle de l'espèce. C'est une entité majoritairement, mais pas nécessairement entièrement, diagnosable et dont il est estimé qu'elle n'est - ou ne serait - pas séparée d'autres entités par des caractères intrinsèques d'isolement.

Le concept phylogénétique de l'espèce ("ensemble irréductible") n'accepte par définition aucune entité infraspécifique. Toutefois il est possible, notamment dans le cadre d'une utilisation des principes sur lesquels reposent sa définition comme critères d'application du concept unifié (DE QUEIROZ 2005A, B; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012) de distinguer, pour des raisons pratiques, certaines entités qui, soit sont diagnosables mais ne paraissent pas génétiquement indépendantes, soit sont clairement indépendantes mais ne sont pas entièrement diagnosables (cf. ATWOOD 1988: 61). Colin GROVES qui a, le premier, appliqué de manière totalement cohérente et constante le concept phylogénétique à un important groupe d'organismes, les Ongulés, résume très clairement cette démarche (GROVES & GRUBB 1911: 4, traduit): «Les sous-espèces peuvent être classées en Bonnes, Mauvaises et Horribles. Les Bonnes sous-espèces sont diagnosables à 100%; ce sont des espèces qui se font passer pour des sous-espèces, victimes du sentiment qui prévalait au milieu du XX^{ème} siècle, sous l'influence du BSC [Biological Species Concept], que les taxons devaient être, si possible, relégués au statut de sous-espèce de l'espèce la plus proche pour autant qu'ils ne soient pas sympatriques avec elle. Les Mauvaises sous-espèces sont des points le long d'un gradient ou sont différenciées à des niveaux très faibles. Les ensembles qu'elles représentent peuvent être intéressants pour la génétique des populations ou à d'autres égards, mais ils n'ont pas de statut taxonomique. Les Horribles sous-espèces sont celles qui restent. Elles peuvent être différenciées à des niveaux élevés mais ne sont pas absolument diagnosables. Le dilemme est: qu'en faire ? Il semble y avoir certains avantages à leur accorder un trinôme, notamment à des fins de conservation. C'est ce que nous avons à l'esprit lorsque nous reconnaissons des sous-espèces dans ce livre». Dans le domaine botanique, étant donné les ambiguïtés qui s'attachent au terme de sous-espèce, nous préférons, pour ces "Horribles sous-espèces", suivre DELFORGE (e.g. 2005: 17) et utiliser le rang de **variété**.

En dehors de la sous-espèce zoologique et des sous-espèce ou variété botaniques, une entité infraspécifique sans statut nomenclatural a été proposée dans le domaine de la biologie de la conservation, c'est l'**unité évolutive significative** (ESU). Elle présente les mêmes difficultés et la même profusion de définitions que l'espèce. Elle est de plus en plus synonyme d'espèce phylogénétique, utilisée par les auteurs qui ont peur du mot espèce, ou s'accrochent au concept biologique de l'espèce (GROVES & GRUBB 2011).

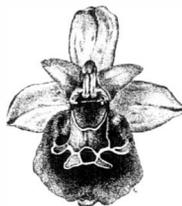
Bibliographie

- ALSTRÖM, P. 2002.- Species limits and systematics in some passerine birds. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 726: 1-31.
- ALSTRÖM, P. & MILD, K. 2003.- Pipits and wagtails of Europe, Asia and North America. Identification and systematics: 496p. Christopher Helm, London.
- AMADON, D. & SHORT, L.L. 1992.- Taxonomy of lower categories - suggested guidelines. *Bull. B.O.C. Centenary Suppl.* 112A: 11-38.

- ASCENÇÃO, L., FRANCISCO, A., COTRIM, H. & PAIS, M.S. 2005.- Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *Ophrys lutea* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **92**: 1059-1067.
- ATWOOD, J.L. 1988.- Speciation and geographic variation in black-tailed gnatcatchers. American Ornithologists' Union, *Ornithological Monographs* **42**: vi-vii, 1-75.
- BAKER, R.J. & BRADLEY, R.D. 2006.- Speciation in mammals and the genetic species concept. *J. Mammalogy*, **87**:643-662.
- BATEMAN, R.M., BRADSHAW, E., DEVEY, D.S., GLOVER, B.J., MALMGREN S., SRAMKO, G., THOMAS, M.M. & RUDALL, P.J. 2011.- Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys*. *Bot. J. Linn. Soc.* **165**: 336-347.
- BRADSHAW, E., RUDALL, P.J., DEVEY, D.S., MURPHY THOMAS, M., GLOVER, B.J. & BATEMAN, R.M. 2010.- Comparative labellum micromorphology of the sexually deceptive temperate orchid genus *Ophrys*: diverse epidermal cell types and multiple origins of structural colour. *Bot. J. Linn. Soc.* **162**: 504-540,
- COZZOLINO, S., D'EMERICO, S. & WIDMER A. 2004.- Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **271** (Suppl. 254): 259-262
- CRACRAFT, J. 1979.- Phylogenetic analysis, evolutionary models, and paleontology, in CRACRAFT, J. & ELDRIDGE, N. [eds].- Phylogenetic analysis and paleontology. Proceedings of a symposium, «Phylogenetic Models», North American Paleontological Convention II, Lawrence, Kansas, August 8 1977. Columbia University Press, New York.
- CRACRAFT, J. 1982.- Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: Reconstructing the tempo and mode of evolution. *Amer. Zool.* **22**: 411-424.
- 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. [eds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- CRONQUIST, A. 1978.- Once again, what is a species? *Beltsville Symposium on Agricultural Research* **2**: 3-20.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2011.- *Gymnadenia rubra* WETSTEIN et la taxonomie des nigritelles apomictiques. *Natural. belges* **92** (Orchid. 24): 87-116.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. 2013.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 2011-2012. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 1-26.
- DE QUEIROZ, K. 2005A.- Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**: 6600-6607. Also published as pp. 243-263 (Chapter 13) in HEY, J., FITCH, W.M. & AYALA F.J. [eds.] - Systematics and the Origin of Species, on Ernst Mayr's 100th Anniversary. National Academies Press, Washington DC.
- DE QUEIROZ, K. 2005B.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **56**: 196-215.
- DE QUEIROZ, K. 2005C.- Different species problems and their resolution. *BioEssays* **27**: 1263-1269.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000A.- Observations sur les ophrys du groupe d'*Ophrys subfusca* en Tunisie. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 209-210, 283-297.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000B.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 298-322.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004.- Small-flowered *Ophrys* of the *Ophrys fuciflora* complex in the northern Adriatic and its approaches. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 39-48.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* **90** (Orchid. 22): 233-290.

- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2011.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. Exposé à la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes Belges, 3 décembre 2011. PPT: 34p.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 97-162.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013.- Endémisme dans la flore orchidéenne cyrno-sarde. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 75-84.
- DOBZHANSKY, Th., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. 1977.- Evolution: 572p. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- DONOGHUE M.J. 1985.- A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- DRESSLER, R.L. 1993.- Phylogeny and classification of the orchid family: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- GERBAUD, O. 2002.- Considérations sur «*Ophrys* cf. *fuciflora* assez tardif et à petites fleurs souvent trilobées ou scolopaxoïdes de l'Isère». *J. Eur. Orch.* 34: 63-86.
- GILL, F. & DONSKER D. [eds] 2013.- IOC world bird list (v 3.4). Available at <http://www.worldbirdnames.org>.
- GÖGLER, J., STOKL, J., SRAMKOVA, A., TWELE, R., FRANCKE, W., COZZOLINO, S., CORTIS, P., SCRUGLI, A. & AYASSE, M. 2009.- Ménage à trois - Two endemic species of deceptive orchids and one pollinator species. *Evolution* 63: 2222-2234.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1979.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii-formis* O. & E. DANESCH (2. Teil). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 89: 63-79.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1980.- Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von «*Ophrys arachnitiiformis*» (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 136: 7-39.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1983.- Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen III. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 36: 17-24.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1985.- Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* N. SCHULZE und *Ophrys kotschyi* H., FLEISCHMANN & SOÖ. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 446-491.
- GRANT, V. 1981.- Plant speciation. 2nd ed.: 563p. Columbia University Press, New York.
- GRANT, V. 1985.- The evolutionary process: 499p. Columbia University Press, New York.
- GROVES, C. 2012.- Speciation in hominin evolution: 45-62 in REYNOLDS, S.C. & GALLAGHER, A. [eds] - African genesis: perspectives on hominin evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- GROVES, C. & GRUBB, P. 2011.- Ungulate taxonomy: 317p. John Hopkins University Press, Baltimore.
- HENNIG, W. 1966.- Phylogenetic systematics: 263p. University Press, Urbana, Illinois.
- HEYWOOD, V.H. & MOORE, D.M. 1984.- The Systematics Association Special Volume n°25; Current concepts in plant taxonomy. Academic Press (Harcourt Brace Jovanovich), London.
- Huxley J. 1942. Evolution, the Modern Synthesis. London: Allen and Unwin.
- LOWE, M.R. 2010.- Studies in *Ophrys* L. sectio *Pseudophrys* GODFREY — I. *Ophrys forestieri* and *O. malacitana* spec. nov. *J. Eur. Orch.* 42: 541-562.
- LOWE, M.R. 2011.- Studies in *Ophrys* L. sectio *Pseudophrys* GODFREY — II. *Andrena flavipes* Pz. pollinated taxa. *J. Eur. Orch.* 43: 455-497.
- MAYR, E. 1942.- Systematics and the origin of species: 339p. Columbia University Press and Dover Publications, New York.
- MAYR, E. 1963.- Animal species and evolution: 797p. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E. 1969.- Principles of systematic zoology: 428p. McGraw-Hill, New York.
- MAYR, E. & SHORT, L.L. 1970.- Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. *Publ. Nuttall Ornith. Club* [Cambridge, Massachusetts] 9: 1-127.
- MISHLER, B.D. & DONOGHUE, M.J. 1982.- Species concepts: a case of pluralism. *Syst. Zool.* 31: 491-503.
- NELSON, G.J. & PLATNICK, N.I.- 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- PATERSON, H.E.H. 1978.- More evidence against speciation by reinforcement. *South African J. Sci.* 74: 369-371.

- PAFFERSON, H.E.H. 1985.- The recognition concept of species: 21-29 in VRBA, E.S. [ed.].- Species and speciation. Transvaal Museum Monograph 4, Transvaal Museum, Pretoria, South Africa.
- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys siliaca* H.F. PAULUS & C. + A. ALBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegafifera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 817-882.
- PAULUS, H.F. 2006.- Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). *J. Eur. Orch.* 38: 303-353.
- PAULUS, H.F. 2007.- Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* 20, n.s. 66: 255-294.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990.- Pollinators as pre-pollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* 39: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1994.- Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung: 45-71 in BREDEROO, P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. [eds] - Euroorchis 92 - Proceedings of the International Symposium on European Orchids held in Nijmegen, The Netherlands on September 26th 1992: 124p. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging & Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Utrecht/Haarlem.
- ROSEN, D.E. 1978.- Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *System. Zool.* 27: 159-188.
- ROSEN, D.E. 1979.- Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala; revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162: 267-376.
- SHORT, L.L. 1969.- Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86: 84-105.
- SIMPSON, G.G. 1961.- Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- SOKAL, R.R. 1965.- Statistical methods of mathematics. *Biol. Rev.* 40: 337-391.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H.A. 1963.- Principles of numerical taxonomy: 359p. Freeman, San Francisco.
- STACE, C.A. 1989.- Plant taxonomy and biosystematics: 2nd ed., 264p. Cambridge University Press, Cambridge.
- STAMOS, D.N. 2003.- The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology: 390p. Lexington Books, Lanham, Maryland.
- STEARNS, W.T. 1983.- Botanical Latin: 566p. David & Charles, London.
- STUESSY, T.F. 2009.- Plant taxonomy. 2nd ed.: 539p. Columbia University Press, New York.
- TEMPLETON, A.R. 1989.- The meaning of species and speciation: a genetic perspective: 3-27 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [eds] - Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- WCSP 2012.- World Checklist of Selected Plant Families. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://apps.kew.org/wcsp/>
- WILEY, E.O. 1978.- The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17-26.
- WILEY, E.O. 1981.- Remarks on Willis' species concept. *Syst. Zool.* 30: 86-87.
- WILKINS, J. 2008.- Species concepts in modern literature: summary of 26 species concepts. Addendum to WILKINS, J. 2006. Species, kinds and evolution. *Reports Nat. Center Sci. Educ.* 26 (4): 36-45.



Endémisme dans la flore orchidéenne cyrno-sarde

par Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN(*)

Abstract. DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - *Endemism in the Cyrno-Sardinian orchid flora.* The Cyrno-Sardinian subcontinent is the largest of the isolated insular ensembles in the Mediterranean. We have used two parameters to measure its isolation. One is the previously defined insularity index (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012: Table 1), which shows that the Cyrno-Sardinian subcontinent is about 5 times more isolated than Rhodes and Krakatau, about as isolated as Cyprus. The second is its degree of isolation from north-western Africa, an important source of colonists, measured by taking into account the angular areas spanned by possible pathways of wind transport as well as the distances involved. Cyrno-Sardinia is 140 times more isolated from Africa than Rhodes is from Anatolia. By way of comparison the Iberian Peninsula is only 3 times, but Sicily about 125 times, Cyrenaica 220 times, the Balearics 240 times, Malta 250 times, Greece and Crete more than 7,000 times more isolated from north-western Africa than Rhodes is from Anatolia. It is thus highly unlikely that a significant gene-flow can be sustained between the *Ophrys* populations of Cyrno-Sardinia and those of any other land mass, or between Africa and any of the large Mediterranean islands, including Sardinia. The very high level of endemism of the Cyrno-Sardinian *Ophrys* flora is thus to be expected. The *Ophrys* species groups present in the subcontinent are briefly reviewed and hypotheses evoked on their pattern of colonisation and evolutionary history. It is suggested that north-western Africa and Sicily are the main sources of colonists, and that 3 local radiations can be observed, in the groups of *O. lutea*, *O. funerea* and *O. parvimaculata*. In the last part of the communication, genera *Serapias* and *Platanthera* are briefly envisaged to illustrate the question of whether less endemism in other genera is better explained by different dispersal capabilities and responses to environmental pressures of the orchids, or by a lack of tools to evaluate their diagnosability.

Key words. Orchidaceae, *Ophrys*, *Serapias*, *Platanthera*; Mediterranean basin, Cyrno-Sardinian subcontinent, Corsica, Sardinia, biogeography, distribution, dispersal, endemism, phylogeny, speciation, evolution.

Introduction

Le sous-continent cyrno-sarde est, en Méditerranée, le plus grand ensemble proprement insulaire, c'est-à-dire jamais rattaché, dans un passé récent, aux masses continentales qui ceignent le bassin. Il a, très naturellement, donné lieu à un niveau élevé d'endémisme dans divers groupes animaux et végé-

(*) Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique
Section de Biologie de la Conservation
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
E-mail: j.a.p.devillers.terschuren@skynet.be

Manuscrit déposé le 8.X.2013, accepté le 25.X.2013.

Les Naturalistes belges, 2013, 94, hors-série - spécial Orchidées n°26 [ISSN: 0028-0801]: 75-84

taux. C'est évidemment particulièrement le cas pour les groupes à faible pouvoir de dispersion. La plupart des batraciens, par exemple, sont endémiques. Mais de nombreux endémiques ou quasi-endémiques se trouvent même dans des groupes dotés d'un bon pouvoir de dispersion, de colonisation et d'échange de gènes, comme les oiseaux *Sitta whiteheadi*, *Certhia corsa*, *Sylvia sarda*, *S. moltonii*, *Muscicapa tyrrhenica*, *Loxia corsicana* et *Serinus corsicanus*. L'objectif de cette note, qui résume un exposé présenté à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges le 17 décembre 2011, est d'examiner les mécanismes de cet endémisme pour les orchidées, en particulier à travers l'examen du genre *Ophrys*.

Isolement géographique et indépendance évolutive

Comme souvent expliqué (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2012: 100, 2013B), nous faisons, pour toutes nos analyses du genre *Ophrys*, le choix d'un concept unifié de l'espèce (DE QUEIROZ 2005A, B, C) assorti des critères définis par le concept phylogénétique, indépendance évolutive et diagnosabilité (CRACRAFT 1983, 1987, 1989; GROVES & GRUBB 2011). Dans le cas de taxons allopatriques, comme ceux qui occupent des ensembles insulaires distincts, ou ceux-ci et des masses continentales, le facteur essentiel qui conditionne leur indépendance évolutive est la force des barrières que crée l'isolement géographique au maintien d'un flux génétique.

Dans le cas des Orchidées, les événements de colonisation ne peuvent résulter que du transport de graines, tandis que le flux génétique peut être entretenu en principe soit par le transport de graines, soit par le transport du pollen. Les très petites graines remplies d'air des orchidées sont adaptées au transport par le vent et le vent est certainement le principal vecteur de dispersion à longue distance dans la famille (ARDITTI 1992; RASMUSSEN 1995). Tout transport autre que de graines est probablement négligeable. Le transport de grains de pollen par le vent est important pour de nombreuses familles de plantes, mais, dans le cas des Orchidées et, en particulier, des *Ophrys*, la cohérence des pollinies et la faible densité des récepteurs potentiels rend ce mécanisme totalement irréaliste. Des pollinisateurs peuvent voler avec le vent sur des distances significatives, mais certainement en nombre beaucoup moindre et avec moins de facilité que les graines. En effet, les données limitées pour les pollinisateurs d'*Ophrys* ou des espèces qui en sont proches indiquent que, même pour les espèces d'insecte les plus mobiles, le rayon d'action ne dépasse pas 100 m (PEAKALL & SCHIESTL 2004; FRANZÉN et al. 2009).

Deux ensembles de paramètres sont essentiels pour le transport des graines vers une zone d'implantation, la distance qui la sépare de sources potentielles et le rapport cible/distance (cf. BROODBANK 2000) d'une part, la direction, la force, les caractéristiques des rafales, et le potentiel d'ascendance des vents au moment de la déhiscence des fruits et de la libération des graines d'autre part (SOONS & BULLOCK 2009).

Des distances de dispersion de graines par le vent allant de 40 à 2000 km sont notées pour la famille des Orchidaceae par ARDITTI (1992: 610), en fonction des événements de colonisation connus. Ces cas sont toutefois rares et les occurrences les plus courantes varient entre 5 et 10 km (RASMUSSEN 1995: 10). On peut donc estimer, en première approximation, que des événements rares de colonisation peuvent se produire à partir de sources situées jusqu'à 2.000 km environ, tandis que le maintien d'un flux génétique, qui suppose une immigration fréquente, n'est probable qu'entre des zones distantes de moins d'une vingtaine de kilomètres.

Nous avons essayé de préciser un peu plus les limites d'isolement géographique au-delà desquelles il n'est pas raisonnable de postuler le maintien d'un flux génétique après colonisation en utilisant comme orientation les seules données chiffrées disponibles, celles qui proviennent du suivi de la recolonisation du Krakatoa après l'explosion de 1883 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2012). Ce suivi a indiqué l'arrivée de 25 espèces d'Orchidées en 50 ans, soit une espèce tous les 2 ans. Si l'on suppose que la probabilité d'implantation d'un individu d'une espèce qui a déjà colonisé l'île est la même que celle d'un individu d'un nouveau colonisateur, la fréquence d'immigration est de l'ordre d'un immigrant tous les 2 ans. Ce taux d'immigration se situe dans la fourchette des taux pour lesquels l'indépendance évolutive des populations est possible (moins de 4 migrants par génération), mais pas certaine (moins d'un migrant par génération), selon les ordres de grandeur donnés par DOBZHANSKY et al. (1977: 158-159). Les conditions climatiques et les paramètres biologiques des espèces d'Orchidées sont bien sûr très différents dans le bassin méditerranéen de ce qu'ils sont sur le Krakatau, mais les données obtenues permettent néanmoins un étalonnage en ordre de grandeur des paramètres géographiques de distance par rapport aux sources et d'angle de capture entre sources et cible. Cette démarche peut être appliquée à divers cas de figure. Nous en avons retenu deux, le niveau d'insularité comparatif des grandes îles méditerranéennes d'une part (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2012), la probabilité de flux génétique entre le nord-ouest de l'Afrique, source de colonisation principale pour plusieurs des groupes d'espèces représentés sur le sous-continent cyrno-sarde, et les terres qui l'entourent, d'autre part.

En ce qui concerne les grands ensembles insulaires, nous avons comparé les probabilités d'immigration dans chacun d'entre eux d'un taxon qui se trouverait dans toutes les grandes terres qui l'entourent, ou en tout cas dans les plus proches. Sachant que le transport de la poussière par le vent décroît avec le carré de la distance, nous avons calculé pour chaque entité insulaire l'intégrale sur un cercle de 360° de $1/\text{distance}^2$ jusqu'aux sources les plus proches. Les résultats obtenus, exprimés sous forme d'"indices d'insularité" (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012: 103, tab. 1) montrent que Rhodes a des paramètres géographiques d'insularité du même ordre de grandeur que ceux du Krakatoa et qu'elle se situe dans une zone des paramètres pour laquelle la possibilité de maintien d'un flux génétique dépend sans doute des caractéristiques individuelles de chaque espèce. Les paramètres d'insularité des fragments du sous-continent cycladique sont environ la moitié de

ceux de Rhodes, rendant le maintien de flux génétiques probable en général. Ceux de la Crète, de Chypre, du sous-continent cyrno-sarde et des Baléares sont beaucoup plus élevés que ceux de Rhodes, ce qui rend le maintien de flux génétiques entre eux et les masses continentales plus ou moins proches très peu probable.

Il faut rappeler que les indices d'insularité obtenus comparent la probabilité d'immigration par des taxons qui seraient répandus dans toutes les sources ou au moins présents dans les sources les plus proches. La probabilité d'immigration de taxons qui ne se trouvent que dans une source lointaine est évidemment beaucoup moindre. Ces indices ne prennent pas en compte le régime des vents. Une correction pondérant la contribution de chaque distance par la fréquence des vents correspondant à cette direction réduirait sensiblement l'indice d'insularité pour des entités comme les Baléares, où les vents dominants proviennent principalement de la direction des masses continentales les moins éloignées, et l'augmenterait pour des entités comme le sous-continent cyrno-sarde et Chypre, pour lesquels les vents provenant de la direction des masses continentales les plus proches sont rares. Plus importante peut-être serait une correction tenant compte de la fréquence des vents capables de soulever, de transporter et de déposer des quantités importantes de poussière, comme les vents du sud en provenance des déserts d'Afrique du Nord et du Proche-Orient qui ont probablement joué un rôle prépondérant dans la colonisation du bassin méditerranéen (KUBILAY et al. 2000, STUUT et al. 2009).

Nous avons utilisé ici le même mode de calcul pour évaluer le degré d'isolement de diverses régions européennes et du nord-est de l'Afrique par rapport au nord-ouest de l'Afrique qui nous paraît avoir été la principale aire de diversification de plusieurs groupes d'*Ophrys*. Nous avons cette fois intégré $1/\text{distance}^2$ entre l'Afrique et les régions concernées sur le segment de cercle reliant source et cible. Calibrés de la même manière que pour les ensembles insulaires cités au paragraphe précédent, les résultats montrent que le degré d'isolement de la péninsule ibérique par rapport à l'Afrique est de l'ordre de 3 fois celui de Rhodes vis-à-vis des régions continentales voisines. Le degré d'isolement de la Sicile vis-à-vis de l'Afrique du nord-ouest est environ 125 fois supérieur à celui de Rhodes par rapport à la côte anatolienne, celui de la Sardaigne 140 fois, celui de la Cyrénaïque 220 fois, celui des Baléares 240 fois, celui de Malte 250 fois, ceux de la Grèce et de la Crète plus de 7.000 fois. Ces chiffres sont sans doute quelque peu réduits si l'on tient compte de la fréquence des vents chargés de poussière venant du sud. Néanmoins, étant donné qu'ils mesurent la probabilité d'immigration d'une espèce qui pourrait partir de n'importe quel point du continent nord-ouest africain et y aurait donc une aire très vaste, il est certain que la probabilité réelle de maintien d'un flux génétique entre l'aire de distribution, généralement beaucoup plus réduite, d'un taxon nord-africain et n'importe laquelle des entités géographiques précitées, à l'exception de la péninsule ibérique, est quasi-nulle.

Isolement géographique du sous-continent cyrno-sarde

Formé par les bouleversements qu'occasionne la collision des plaques africaine et arabe avec la plaque eurasiatique, le sous-continent cyrno-sarde se détache de la péninsule ibérique à la fin de l'Eocène et au début de l'Oligocène, il y a environ 35 à 30 millions d'années et entame une rotation qui l'amène à établir un contact entre le cap Corse et la côte liguro-toscane au début du Messinien, il y a environ 7 millions d'années. Jusqu'à la fin du Messinien, à la faveur de l'assèchement temporaire d'une grande partie du bassin méditerranéen, des ponts habitables par la faune et la flore se forment certainement avec la péninsule italienne mais peut-être aussi avec l'Afrique du Nord. C'est à cette époque qu'une faune très originale, comprenant des éléphants et des hippopotames nains, des rongeurs, des musaraignes et des cygnes géants colonisent Corse et Sardaigne. Après l'inondation de ces ponts, il y a 5,33 millions d'années, l'archipel ne sera plus jamais relié ni au continent européen ni au continent africain. Les distances qui le séparent de la France, du nord de la Sicile, de l'Afrique du Nord et de l'Espagne seront à peu de choses près les mêmes qu'aujourd'hui à travers tout le Pliocène, le Pléistocène et l'Holocène. Celles qui le séparent de la terre la plus proche, la péninsule italienne, seront considérablement plus grandes qu'aujourd'hui au Pliocène et lors des périodes chaudes du Pléistocène, un petit peu plus faibles qu'aujourd'hui lors des périodes froides. Ces périodes froides voient aussi la réunion de la Corse et de la Sardaigne.

À l'heure actuelle, l'ensemble cyrno-sarde est à 85 km de la péninsule italienne, 290 km de la Sicile, 160 km du Maghreb, 320 km des Baléares, 430 km de la péninsule ibérique, et 180 km de la côte liguro-provençale. Ces distances et la direction des vents dominants sont telles que toutes ces masses continentales ou insulaires sont des sources possibles de colonisation du sous-continent cyrno-sarde par des orchidées, grâce au transport de graines par le vent. Par contre, toutes sont trop loin pour qu'il soit raisonnable d'imaginer une immigration suffisamment fréquente pour s'opposer certainement (plus de 4 immigrants par génération) ou même pour pouvoir s'opposer (plus d'un immigrant par génération) à une indépendance évolutive. Les 2 paramètres définis au chapitre précédent, indice d'insularité et indice d'isolement par rapport à l'Afrique, montrent un isolement considérable du sous-continent cyrno-sarde. Son indice d'insularité est environ 5 fois supérieur à celui de Rhodes ou du Krakatoa, à peu près égal à celui de Chypre. Son degré d'isolement vis-à-vis de l'Afrique du nord-ouest est environ 140 fois supérieur à celui de Rhodes par rapport à la côte anatolienne. Son insularité est d'autant plus grande que les vents dominants ne soufflent pas de la terre la plus proche, la péninsule italienne, vers la Corse et que ceux qui le font occasionnellement, le Levant et le Grigali, sont peu aptes au soulèvement et au transport des poussières et donc des graines d'Orchidées. Les vents les plus favorables à ce transport viennent du sud-ouest et du sud, amenant les poussières sahariennes. Secondairement le Mistral peut occasionnellement se charger de graines provenant d'une région relativement étroite. En effet, son interaction avec la brise de mer provoque par

moments une très forte ascendance à une vingtaine de kilomètres en retrait de la côte provençale.

Il résulte de l'histoire géologique de l'ensemble cyrno-sarde, de son isolement géographique et de la disposition des vents qui le balaient que l'indépendance évolutive des taxons insulaires doit être la norme plutôt que l'exception, que l'application du concept phylogénétique de l'espèce se limite, en tout cas pour de nombreux groupes d'organismes, à l'évaluation de la diagnosabilité de ces taxons insulaires, et qu'un endémisme important est à prévoir pour tous les groupes, sauf peut-être les disperseurs les plus performants. Quelques exemples particulièrement marquants d'endémisme existent dans des groupes très divers, plantes, batraciens, reptiles, oiseaux. Parmi les plantes, certaines, comme le Pin laricio, *Pinus laricio*, et la centauree épineuse, *Centaurea horrida*, sont des espèces clé, constructrices d'habitats originaux.

Endémisme et origine des *Ophrys* cyrno-sardes

L'inventaire des *Ophrys* cyrno-sardes qui sert de base aux quelques considérations de cette section est celui de DELFORGE (2005, 2012), complété par les *Neue Orchideentaxa* de Wolfgang WUCHERPFENNIG, et examiné à la lumière de visites que nous avons effectuées en 1984, 1985, 1986, 1991, 1992, 2011 et 2013, entre le 2 avril et le 25 juin. Au moins 11 des 29 groupes reconnus par DELFORGE (2005) à l'intérieur du genre *Ophrys* sont représentés sur le sous-continent. Ce sont ceux d'*Ophrys iricolor*, *O. funerea*, *O. lutea*, *O. speculum*, *O. tenthredinifera*, *O. apifera*, *O. bormmuelleri* (*O. parvimaculata*), *O. argolica*, *O. exaltata*, *O. incubacea* et *O. lunulata*.

Le groupe d'*Ophrys iricolor*, presque certainement d'origine africaine, est représenté par *O. eleonorae*, espèce à grandes fleurs appartenant à un sous-ensemble méditerranéen occidental caractérisé par le dessous du labelle rouge entouré d'une marge verte. *O. eleonorae* est vraisemblablement un endémique cyrno-sarde. Nous avons vu en Tunisie des plantes qui sont probablement celles qui lui sont attribuées par diverses publications et nous ne pensons pas qu'elles appartiennent à l'espèce. Nous ne connaissons pas celles qui lui ont été rattachées mais fleurissent en des lieux plus distants que l'Afrique, mais les photos publiées ne nous paraissent pas étayer une identité.

Le groupe d'*Ophrys funerea* comprend probablement l'intégralité des espèces cyrno-sardes qui correspondent au concept traditionnel d'*O. fusca*. *O. funerea*, *O. zonata* et *O. ortuabis* y sont rattachés par DELFORGE (2005). Il situe par contre *O. marmorata* et *O. peraiolae* dans le groupe d'*O. obaesa*. Nous ne connaissons pas ces deux espèces, mais, d'après les photos publiées, il ne nous semble pas exclus qu'elles appartiennent également au groupe d'*O. funerea*. Nous avons nous-mêmes signalé *O. lupercalis* en Corse, mais nous ne sommes plus convaincus du bien-fondé de l'allocation des plantes concernées. L'origine du groupe est obscure, peut être sicilienne ou italo-sicilienne, mais toutes ses composantes cyrno-sardes semblent endémiques et

constituent probablement une radiation locale. Nous ne connaissons qu'*O. funerea*, observé dans la région de Corte, et *O. zonata*, répandu en Sardaigne et dans les régions calcaires de la Corse. Il est possible qu'*O. funerea* ait été à l'origine d'*O. hespera*, très semblable et localisé sous le vent dans l'île capturée du mont Argentario.

Le groupe d'*Ophrys lutea* est probablement d'origine africaine, comme le groupe d'*O. iricolor*, avec un relais en Sicile. Il est principalement représenté en Corse et en Sardaigne par l'endémique *O. corsica*, une espèce qui résulte peut-être d'une double invasion de l'île par *O. lutea* et *O. sicula*. La colonisation par le second se serait nécessairement faite depuis la Sicile ou le sud de l'Italie. Le premier aurait pu venir de la même région ou d'Afrique. Le fait que les relations de sympatrie sans beaucoup d'hybridation qui prévalent en Sicile aient été ici remplacées par une fusion suggère plutôt la deuxième hypothèse. Il est probable qu'*O. corsica*, a été lui-même à l'origine d'une radiation locale dont fait partie par exemple *O. lepida*. Les caractères et relations du groupe dans l'espace cyrno-sarde sont discutés plus en détail ailleurs dans cette revue (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A).

Ophrys speculum, très commun en Sardaigne, rare en Corse, ne semble pas avoir constitué une population diagnosable. L'invariabilité de ce taxon à l'intérieur de son aire ouest-méditerranéenne disjointe est difficile à expliquer, mais son apparition fréquente et souvent sporadique loin de ses aires principales de distribution suggère une faculté de dispersion exceptionnelle à l'intérieur du genre, ce qui, conjugué avec des floraisons massives en colonies très denses, notamment en Afrique du Nord, pourrait expliquer cette homogénéité. Il est possible aussi que son pollinisateur, *Dasyscolia ciliata*, soit lui-même très constant, morphologiquement et olfactivement, dans toute son aire de distribution, et exerce dès lors une pression normative sur des colonisateurs éventuels, plutôt qu'une accélération de leur dérive.

La mouvance d'*Ophrys bombyliflora*, par contre, est représentée par une population diagnosable pour laquelle le binôme *O. caniculata*, rarement utilisé actuellement, est disponible. Celle d'*O. tenthredinifera* est représentée par au moins trois espèces. *O. aprilis*, caractéristique du sud de la Corse, fait partie du sous-ensemble d'*O. tenthredinifera* s. str., mais est très fortement différencié. *O. normanii*, du sud de la Sardaigne, appartient vraisemblablement au même sous-ensemble mais est encore plus divergent. Le troisième taxon décrit est très voisin d'*O. neglecta* mais peut-être distinct. Il appartient en tout cas certainement à l'ensemble italo-sicilien et maghrébo-hispanique qui regroupe *O. neglecta*, *O. grandiflora*, *O. ficalhoana* et des plantes nord-africaines.

La question de l'insularité se pose peu pour *Ophrys apifera*. *O. apifera* est autogame, de sorte que chaque événement de reproduction donne lieu à des lignées génétiquement isolées et que seules les pressions adaptatives maintiennent la cohésion de l'espèce. Tout au plus peut-on s'étonner de sa constance, si l'on excepte les morphes et lusos qui sont aussi une conséquen-

ce de son système reproducteur. Cette constance suppose de toute évidence la constance, à travers de vastes espaces, des forces normatives.

Les espèces du complexe d'*Ophrys fuciflora* nous semblent former une troisième radiation endémique. Nous les avons incluses dans le groupe oriental d'*O. bornmuelleri* mais il est probablement préférable de reconnaître qu'avec *O. biancae* de Sicile et *O. parvimaculata* du sud de l'Italie elles forment un groupe occidental assez homogène, peut-être d'ailleurs apparenté au groupe d'*O. bornmuelleri*, mais sans doute aussi à celui d'*O. fuciflora*. *O. annae* et *O. chestermanii* sont les espèces cyrno-sardes que nous placions dans ce groupe dès 1994 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994), mais en découvrant cette année en Sardaigne *O. conradiae*, nous avons réalisé qu'il était clairement apparenté à *O. annae* et *O. chestermanii*. Les trois espèces sont endémiques. *O. conradiae* a été signalé d'Italie péninsulaire, mais les photographies publiées à cet égard sont loin d'être convaincantes.

Les quatre autres espèces d'*Euophrys* semblent toutes être des représentants de groupes différents. Le très original et très variable *O. morisii* est probablement un représentant du groupe d'*O. argolica*. *O. praecox* fait certainement partie du groupe d'*O. exaltata*. Il est souvent considéré comme conspécifique avec *O. panormitana* de Sicile, mais les deux entités sont aisément diagnosables et la distance qui les sépare rend toute suggestion de flux génétique les unissant irréaliste. *O. panattensis*, autre espèce très variable, avec une distribution très limitée dans l'arrière-pays du golfe d'Orseï, appartient vraisemblablement au groupe d'*O. lunulata*. Seul *O. incubacea* ne semble pas former en Corse ou en Sardaigne des populations diagnosables. La constance des caractères dans une large aire de distribution en partie disjointe, est d'ailleurs un attribut de cette espèce dont nous ne connaissons pas d'explication satisfaisante.

Endémisme dans d'autres genres d'orchidées cyrno-sardes

Le degré d'endémisme paraît moins élevé dans d'autres genres. Ainsi, le genre *Serapias* ne semble pas former de populations diagnosables dans l'archipel cyrno-sarde. Toutes les espèces répertoriées en Corse et en Sardaigne, y compris les six que nous y avons vues, *Serapias vomeracea*, *S. cordigera*, *S. neglecta*, *S. parviflora*, *S. nurrica* et *S. lingua*, forment en dehors de l'archipel des populations qui ne semblent pas pouvoir être distinguées des populations insulaires (DELFORGE, 2005, 2012; GERBAUD 2005). Il est toutefois difficile de savoir si cette apparente constance est liée au mode de pollinisation, au pouvoir de dispersion, au petit nombre de caractères qualitatifs observables ou à notre incompetence dans l'examen de ces caractères.

Que la dernière hypothèse soit la plus vraisemblable est suggéré par un survol des opinions qui ont eu ou ont cours à propos du genre *Platanthera*. Deux espèces se trouvent en Sardaigne. Elles ont longtemps été confondues avec les espèces médio-européennes *P. chlorantha* et *P. bifolia*. On sait aujourd'hui qu'elles sont apparentées au contraire aux espèces africaines *P. algeriensis* et

P. kuenkelei (PAVARESE et al. 2011, LORENZ et al. 2012). Pour *P. algeriensis*, aucune différence morphologique n'a été décelée entre populations nord-africaines et populations sardes. La deuxième espèce sarde, représentée par une seule population connue, est, par contre, diagnosable, tant morphologiquement (LORENZ et al. 2012) que génétiquement (PAVARESE et al. 2011). L'analyse génétique de PAVARESE et al. (2011) a confirmé qu'elle était plus apparentée à *P. kuenkelei* qu'à *P. bifolia*. Les résultats de cette analyse s'accordent bien avec une colonisation à longue distance. Curieusement, les auteurs semblent chercher une explication paléoclimatique à l'unicité et à la chronologie possible de cette colonisation, alors qu'elle semble s'inscrire parfaitement dans la stochasticité à laquelle on doit s'attendre pour les phénomènes rares que sont les transports transocéaniques. En tout état de cause il est clair que *Platanthera* [*kuenkelei* subsp. *kuenkelei* var.] *sardoa* (LORENZ et al. 2012) est une espèce phylogénétique. *P. chlorantha* et *P. bifolia*, ou des populations qui en sont proches, semblent bien exister en Corse, en compagnie de *P. algeriensis*. Si tel est le cas, on se trouve probablement en présence d'une double invasion du sous-continent cyrno-sarde, chacune de ses composantes étant exemplative des principaux mécanismes de colonisation orchidéenne du sous-continent. Des espèces africaines arrivent par la Sardaigne, déposées sans doute par les vents porteurs de poussières qui nous semblent avoir amené d'Afrique ou de Sicile la plupart des *Ophrys*. Par ailleurs, des espèces européennes arrivent en Corse, un phénomène dont le Mistral est probablement responsable. En effet, aussi bien *P. chlorantha* que *P. bifolia* sont présents (DABONNEVILLE 2010) dans la frange collinéenne liguro-provençale où les ascendances provoquées par l'interaction entre le Mistral et la brise de mer peuvent lui permettre de se charger de graines.

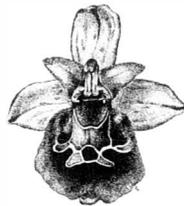
Remerciements

Nous sommes extrêmement reconnaissants à Maria Pia GRASSO, Gianni ORRU, Gabriele TUVERI et leurs collègues de la gentillesse avec laquelle ils nous ont accueillis et de l'aide qu'ils nous ont apportée lors de notre plus récent séjour en Sardaigne. C'est à leur compétence, leur connaissance approfondie de la flore sarde et les efforts qu'ils ont bien voulu déployer que nous devons de nous être familiarisés avec *Ophrys conradiae* et les deux *Platanthera* sardes. Anne DEVILLERS et André FLAUSCH (†) avaient participé à nos visites précédentes.

Bibliographie

- ARDITTI, J. 1992.- Fundamentals of Orchid biology: 691p. John Wiley & Son, New York, NY.
- BROODBANK, C. 2000.- An island archaeology of the Early Cyclades: 136p. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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. [eds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- DABONNEVILLE, F. 2010.- Genre *Platanthera* L.C.M. RICHARD: 352-356 in DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] - Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DE QUEIROZ, K. 2005A.- Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 6600–6607. Also published as pp. 243-263 (Chapter 13) in HEY, J., FITCH, W.M. & AYALA F.J. [eds] - Systematics and the Origin of Species, on Ernst Mayr's 100th Anniversary. National Academies Press, Washington DC.
- DE QUEIROZ, K. 2005B.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 56: 196–215.
- DE QUEIROZ, K. 2005C.- Different species problems and their resolution. *BioEssays* 27: 1263–1269.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 97-162.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013A.- *Pseudophrys* du groupe d'*Ophrys lutea*: un aperçu. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 115-164.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013B.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 61-74.
- DOBZHANSKY, Th., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. 1977.- Evolution: 572p. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- FRANZÉN, M., LARSSON, M. & NILSSON, S.G. 2009.- Small local population sizes and high habitat patch fidelity in a specialised solitary bee. *J. Insect Conserv.* 13: 89-95.
- GERBAUD, O. 2005.- Genre *Serapias* LINNÉ 1753: 294-309 in BOURNERIAS, M. & PRAT, D. [éds] - Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Méze.
- GROVES, C. & GRUBB, P. 2011.- Ungulate taxonomy: 317p. John Hopkins University Press, Baltimore.
- KUBILAY, N., NICKOVIC, S., MOULIN, C. & DULAC, F. 2000.- An illustration of the transport and disposition of mineral dust onto the eastern Mediterranean. *Atmospheric Environment* 34: 1293-1303.
- LORENZ, R., AKHALKATSI, M., BAUMANN, H., CORTIS, P., COGONI, A. & SCRUGLI, A. 2012.- *Platanthera kuenkelei* s.l. auf Sardinien und in Georgien, eine für Europa neue Art – ein Beitrag zu ihrer Taxonomie. *J. Eur. Orch.* 44: 3-62.
- PAVARESE, G., TRANCHIDA-LOMBARDO, V., COGONI, A., CRISTAUDO, A. & COZZOLINO, S. 2011.- Where do Sardinian orchids come from: a putative African origin for the insular population of *Platanthera bifolia* var. *kuenkelei*? *Bot. J. Linnean Soc.* 167: 466-475.
- PEAKALL, R. & SCHIESTL, F. 2004.- A mark-recapture study of male *Colletes cunicularius* bees: implications for pollination by sexual deception. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56: 579-584.
- RASMUSSEN, H.N. 1995.- Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant: 460p. Cambridge University Press, Cambridge.
- SOONS, M.B. & BULLOCK, J.M. 2009.- Non-random seed abscission, long distance wind dispersal and plant migration rates. *J. Ecol.* 96: 581-590.
- STUUT, J.-B., SMALLFY, I. & O'HARA-DHAND, K. 2009.- Aeolian dust in Europe. African sources and European deposits. *Quaternary International.* 198: 234-245.



Epipactis leptochila (GODFERY) GODFERY en Meuse dinantaise (province de Namur, Belgique)

par Philippe MARIAMÉ (*) et Pierre DELFORGE (**)

Abstract. MARIAMÉ, Ph. & DELFORGE, P. - *Epipactis leptochila* (GODFERY) GODFERY in the Dinant Meuse (province of Namur, Belgium). *Epipactis leptochila* is a very rare species, known from few stations in Wallonia. It was recorded first in limestone beech forests of southern Belgian Lorraine in 1981, then in western Calestienne in 1987; these stations are very small and appear to be declining or extinct. Two individuals were mentioned near Dinant (Poilvache, 1989, and Freyr, 1998), but these observations were not confirmed. After 1994, some stations were found in the central Calestienne; the main Belgian populations are now localized in this region. In 2009, the first author have found a small population at Awagne, near Dinant. In July 2013, we have observed and documented that population and we have also found two very small new stations near it. The precise identification of the plants is difficult owing to the uncertainties of the delimitation of *E. leptochila* beside the allied taxa, e.g. *E. neglecta*. The main characters of *E. [viridiflora var.] leptochila* and *E. [leptochila subsp.] neglecta*, provided respectively by GODFERY (1919) and KÜMPEL (1982) at the time of the description, and the following controversies about the taxonomical status of *E. neglecta* are evoked. Finally, we identify the Dinant populations to *E. leptochila*, considering, as many specialists, that a narrow delimitation of *E. leptochila* and *E. neglecta* doesn't fit well the observations on the field: as in many other European populations, the Dinant individuals possess the main characters of *E. leptochila* var. *leptochila*, but an epichile close to *E. leptochila* var. *cordata* nom. illeg. and, less obviously, sometimes to *E. leptochila* var. *neglecta*.

Key-Words: Orchidaceae, *Epipactis leptochila*, *E. leptochila* var. *leptochila*, *E. leptochila* var. *cordata*, *E. leptochila* var. *neglecta*; Taxonomy; Flora of Belgium, Wallonia, province of Namur.

Introduction

Lors d'une randonnée effectuée le 4 juillet 2009 dans un bois situé sur le territoire de l'ancienne commune d'Awagne (entité de Dinant, province de Namur), le premier auteur eut son attention attirée par 4 tiges groupées d'un *Epipactis* en début de floraison, dont le feuillage vert jaunâtre tranchait sur le vert foncé de la végétation herbacée qui tapissait un sous-bois sombre. Il prit quelques photographies de cet *Epipactis* qu'il ne put, à l'époque, déterminer (Pl. 1).

(*) avenue de Belle-Vue 11, 1410 Waterloo, Belgique

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

Manuscrit déposé le 5.VIII.2013, modifié le 24.VIII.2013, accepté le 22.X.2013.

S'étant affilié à la 'Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges', le premier auteur fit part de son observation au second auteur et lui soumit, le 9 février 2013, une photographie de la plante vue en 2009 en demandant s'il pouvait s'agir d'*Epipactis leptochila* ou d'un taxon proche. Au vu notamment du port des tiges et des feuilles et de la grande longueur des bractées inférieures qui pendent mollement, le second auteur confirma provisoirement cette détermination et indiqua l'intérêt de cette observation, *E. leptochila* et ses alliés étant des orchidées rares, aux effectifs généralement déclinants sur toute l'aire connue, britannique et médio-européenne (e.g. VLČKO et al. 2003; LANG 2004; PERKO 2004; BAUMANN et al. 2005; GÉVAUDAN 2005; KRANJČEV 2005; LIPOVŠEK et al. 2006; WARTMANN 2006; GRÜNANGER 2009; DUSAK & PRAT 2010). Il est très rare en Belgique, où il n'a été observé qu'en Wallonie (e.g. DEVILLERS et al. 1990; DELFORGE 1998; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; DEFLORENNE et al. 2001; TYTECA et al. 2001).

Il fut donc décidé d'un commun accord de revoir ces plantes en juillet 2013. Le premier auteur parcourut le site dès la mi-juin et constata que les plantes étaient encore loin de la floraison, en partie, probablement, du fait de l'hiver particulièrement long que nos régions eurent à subir cette année. Une visite conjointe fut effectuée le 4 juillet. Les plantes étaient encore en boutons. L'autopsie de l'un de ceux-ci confirma qu'il s'agissait bien d'*Epipactis leptochila*, ce qu'indiquait également la présence de tous les autres caractères non floraux propre à cette espèce, notamment port de la plante, pilosité de la tige, morphologie et coloration des feuilles et des bractées, denticulation du bord des feuilles. Les hampes florales étaient trop jeunes, cependant, pour que puissent être appréciées avec certitude la coloration du pédicelle floral et celle du labelle, les éventuels pigments pourpres de ces parties ne s'exprimant pleinement que lorsque la floraison a débuté (obs. pers. PD).

Le premier auteur effectua plusieurs visites au site après le 4 juillet, afin de ne pas manquer la floraison, souvent fugace, de cette espèce autogame, d'autant qu'un temps très chaud, puis caniculaire, s'était installé sur la Belgique. Ce n'est cependant que le 20 juillet qu'il eut l'opportunité de photographier des hampes fleuries. Au cours de ces visites, il trouva 2 plantes isolées à environ 540 m au sud-est / est-sud-est de la première station. Le second auteur se rendit sur le site le 24 juillet, examina les 5 hampes fleuries en pleine floraison ou en fin de floraison (Pl. 1-2) et pu faire toutes les observations rapprochées complémentaires nécessaires à la détermination. Recherchant les 2 plantes isolées signalées par le premier auteur, il parcourut une autre partie de la forêt et trouva également une plante isolée, avortée, en cours de dessèchement, à environ 430 m à l'est-sud-est de la station principale et à 180 m au nord-nord-ouest de la station secondaire.

Les stations d'Awagne

Ce sont donc au total 3 stations que nos prospections ont mis à jour dans des parcelles forestières qui s'étendent sur l'ancienne commune d'Awagne et qui font peut-être encore partie du Bois Wuilmotte, dont les limites sont peu pré-



Planche 1. *Epipactis leptochila* à Awagne (Dinant, province de Namur).

En haut à gauche: groupe de 4 tiges en début de floraison, 4.VII.2009; à droite : groupe de 3 tiges en fleurs, site 1, 24.VII.2013. En bas à gauche: inflorescences, site 1, 20.VII.2013; à droite: tige isolée portant 6 boutons floraux qui vont dégénérer, site 2, 12.VII.2013.

(photos Ph. MARIAMÉ sauf haut droite: P. DELFORCE)

cises. Dans les 3 cas, il s'agit d'un habitat classique pour *Epipactis leptochila* dans nos régions, une variante régressive, entretenue en taillis, de la chênaie-charmaie calcicole. C'est ici une forêt subhumide dense, sombre, sur sol en pente à l'exposition sud et nord-ouest, à humus carbonaté profond, avec notamment quelques grands chênes (*Quercus petraea*), quelques grands hêtres (*Fagus sylvatica*), quelques pins (*Pinus sylvestris*) et un taillis dense de Charme (*Carpinus betulus*) avec notamment des noisetiers (*Coryllus avellana*). La strate herbacée est couverte par un tapis de Mercuriale (*Mercurialis perennis*) et de Lierre (*Hedera helix*) où fleurissent également une primevère (probablement *Primula elatior*) et un sceau de Salomon (*Polygonatum odoratum*). L'altitude des 3 stations est comprise entre 215 et 240 m.

En 2013, la station principale (site 1) comportait, sur une surface d'environ 50 m², un groupe de 4 tiges d'*Epipactis leptochila* dont 3 ont fleuri, un groupe de 2 tiges qui ont fleuri, et un autre groupe de 4 tiges dont la hampe florale a été presque totalement broutée, probablement par un chevreuil, et ne portait chacune plus que 1 à 2 boutons floraux basaux le 4 juillet; ceux-ci ont dégénérés et brunis; ils étaient presque tous tombés le 24 juillet. Nous avons encore noté sur ce site une hampe, vraisemblablement d'*E. helleborine*, qui a été également broutée avant notre première visite et dont nous n'avons pas pu voir un seul bouton floral. Cette station se situe sur le carré UTM_{wcs,84} 31UFR3773 (Carte 1).

Il faut encore noter que les hampes florales observées par le premier auteur le 4 juillet 2009 (Pl. 1) se trouvaient à environ une trentaine de mètres à l'est de la station présentée ici, mais que nous n'avons vu aucune plante d'*Epipactis* à cet endroit en 2013.

Les deux autres stations se situent dans le carré UTM_{wcs,84} 31UFR3873. Elles sont séparées de la première station par de petits champs et une prairie de fauche que la forêt contourne non loin du lieu-dit Comognes. Celle trouvée par le premier auteur (site 2) comporte 2 hampes d'*Epipactis leptochila*, distantes de plusieurs mètres, la première assez petite et pauciflore, dont les fleurs vont avorter (Pl. 1), la seconde stérile; aucune autre orchidée n'a été notée sur ce site. La dernière station (site 3) n'est constituée que par un seul pied d'*E. leptochila* qui s'est flétri avant floraison; il était accompagné, à quelques mètres, par 2 individus de *Neottia nidus-avis* fructifiant.

Nos observations sont conformes aux comportement habituel d'*Epipactis leptochila* sur toute son aire, et plus particulièrement en Belgique et dans les régions limitrophes. C'est une espèce rare, sporadique, trouvée généralement en très peu d'exemplaires, certains parfois stériles, dans des stations éparées, où elle fleurit en formant souvent des groupes dans les parties les plus sombres de bois calcicoles, subhumides et denses (e.g. REICHLING 1955, 1964, 1970; BEHR & DUVIGNEAUD 1981; JENKINSON 1995; KÜMPFEL 1996, ECCARIUS 1997; DEFLORENNE et al. 2001; BAUMANN et al. 2005; GÉVAUDAN 2005).

L'habitat que nous venons de décrire pour les 3 stations est malheureusement peu étendu. La parcelle forestière du site 1 ne comprend qu'une vingtaine

d'ares; elle est bordée, à l'ouest et au sud, par des mélèzaies assez âgées et embroussaillées, au nord, par une clairière cultivée enclavée dans la forêt, à l'ouest, par un chemin et de petits champs. Le site 2 est plus exigu encore et fortement perturbé par un ensemble de terriers (de renards ou de blaireaux) et par l'entretien d'un petit chemin en sous-bois. Le site 3 est un peu plus étendu, mais il comporte des points de nourrissage pour le gibier qui altèrent par places son intégrité.

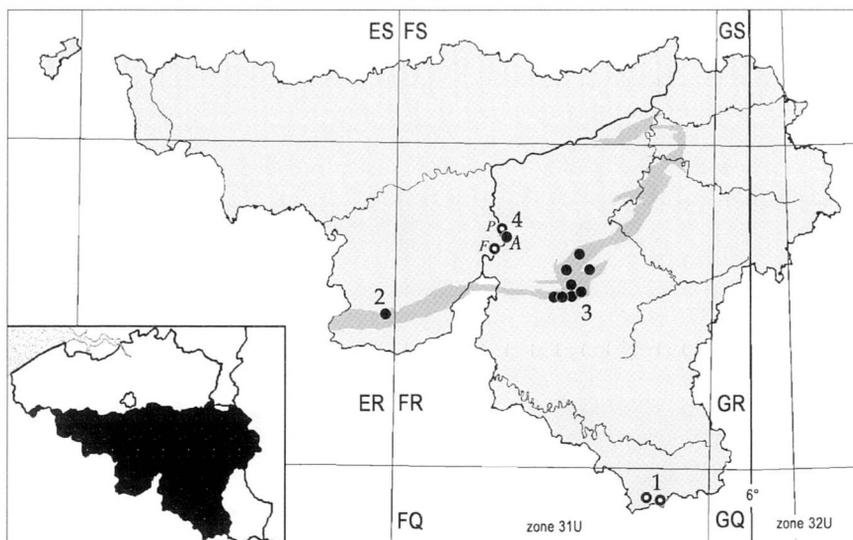
Le Bois Wuilmotte a été inclus un temps dans le Réseau Natura 2000 (BE35NR026) avec les réserves domaniales de Champalle et de Poilvache (entité d'Yvoir). Il n'apparaît plus aujourd'hui dans le réseau Natura 2000 redéfini puis mis en ligne par la Région Wallonne⁽¹⁾. Les terrains qui abritent les 3 sites d'*Epipactis leptochila* sont des propriétés privées sans statut de protection, dont une partie au moins appartient à la ville de Dinant.

Mentions d'*Epipactis leptochila* en Belgique

L'historique des mentions d'*Epipactis leptochila* en Belgique a été retracé à quelques reprises (e.g. DELFORGE 1998; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; DEFLORENNE et al. 2001; TYTECA et al. 2001). Bien que décrit d'Angleterre il y a près d'un siècle (GODFREY 1919), *E. leptochila* n'a été identifié dans notre pays qu'en 1981, en Lorraine belge (province du Luxembourg), sur la côte bajocienne, à Ruelle-Grandcourt (Carte 1), d'abord avec quelques réserves (TERSCHUREN & DEVILLERS 1981), puis sans restriction (DEVILLERS et al. 1990); cette station a été détruite (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; DEFLORENNE et al. 2001; TYTECA et al. 2001). *E. leptochila* est aussi mentionné à Saint-Mard, également en Lorraine belge (COULON 1988). Il est ensuite signalé de Calestienne occidentale, à Lompret et à Virelles (entité de Chimay, province du Hainaut) (DEFLORENNE et al. 1987; COULON 1992), où ses effectifs sont très peu nombreux et déclinants (DEFLORENNE et al. 2001). Les stations belges les plus importantes seront détectées en Calestienne centrale, dans la région de Lesse et Lomme (province de Namur); *E. leptochila* y est trouvé d'abord à Ave-et-Auffe, puis notamment à Belvaux, Rochefort et On (DELVAUX DE FENFFE & TYTECA 1995; DELFORGE 1998).

En dehors de ces trois zones, il n'existe que deux mentions d'*Epipactis leptochila*, toutes deux non documentées, toutes deux en Meuse dinantaise (province de Namur). Un individu d'*E. leptochila* aurait été observé au début du mois d'août 1989 dans la réserve domaniale de Poilvache (entité d'Yvoir) lors d'une excursion des Naturalistes belges (COULON 1989) et, d'autre part, un individu d'*E. leptochila* aurait été vu à Freyr (entité d'Hastière), en rive gauche de la Meuse, sur le versant calcaire en contrehaut du château (J. DUVIGNEAUD, comm. pers à PD, in DELFORGE 1998: 139). Ces deux mentions n'ont, à notre connaissance, jamais été confirmées, mais la présence d'*E. leptochila* à Awagne, attestée en 2009 et 2013, leur donne néanmoins une certaine vraisemblance.

(1) (<http://biodiversité.wallonie.be/fr/sites-natura-2000-bd.html?IDC=2892>).



Carte 1. Les stations d'*Epipactis leptochila* (s.l.) en Wallonie.

(Quadrillage UTM_{WGS84} 100 km × 100 km)

En grisé: la Calectienne; (●): stations actuelles; (○): stations disparues ou non confirmées depuis 2001; 1: Lorraine belge (Rulette-Grandcourt et Saint-Mard); 2: Calectienne occidentale (Chimay); 3: Calectienne centrale; 4: Meuse dinantaise (A: Awagne; F: Freyr; P: Poilvache).

Epipactis leptochila en Belgique, une espèce polymorphe, deux espèces ?

Après la description d'*Epipactis viridiflora* var. *leptochila* (GODFERY 1919), puis sa prise en compte comme espèce (GODFERY 1920, 1921A, B), plusieurs taxons paraissant très proches de lui ont été décrits des îles Britanniques comme du continent européen, soit comme sous-espèces ou variétés, notamment *E. leptochila* var. *praematura* nom. illeg. (KRÖSCHE 1929), *E. leptochila* var. *cordata* nom. illeg. (BROOKE & BONE 1950), *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* et *E. leptochila* var. *altensteimiana* (KÜMPEL 1982, 1987), *E. leptochila* subsp. *dinarica* (HERTEL & RIECHELMANN 2003), soit comme espèces, notamment *E. cleistogama* (THOMAS in RIDDELSDELL et al. 1948), *E. viridiflava* (LÖW 1968), *E. komoricensis* (MERED'A jun. 1996), *E. peitzii* (NEUMANN & WUCHERPFENNIG 1997), *E. futakii* (MERED'A jun. & POTUČEK 1998), *E. thesaurensis* (AGREZZI et al. 2007), *E. ioessa* (BONGIORNI et al. 2007A) ou encore *E. savelliana* (BONGIORNI et al. 2007B). Ces taxons ont ensuite été combinés à des rangs infraspécifiques divers, voire considérés parfois comme des synonymes d'*E. leptochila* (e.g. YOUNG & RENZ 1958; YOUNG 1962; NIESCHALK & NIESCHALK 1970; SENGIAS 1970; BAYER 1980; BUTTLER 1986, 1991; DELFORGE 1997, 2004, 2005, 2006A, B, 2007, 2008, 2012; CLAESSENS & KLEYNEN 1999; GÉVAUDAN 1999; VÖTH 1972, 1999; CLAESSENS et al. 2000; DELFORGE & GÉVAUDAN 2002, 2004, 2008; KREUTZ 2004; PERKO 2004; REINHARDT & RICHTER 2004, 2006; BAUMANN et al. 2005, 2006). Cependant, KÜMPEL (1996) va au contraire élever au rang d'espèce *E. leptochila* subsp. *neglecta* qu'il avait décrit en 1982.

La plupart de ces taxons ne concernent pas la Belgique. Si *Epipactis cleistogama* C. THOMAS a parfois été cité comme variante d'*E. leptochila* dans la 'Nouvelle Flore de la Belgique...' (e.g. LAMBINON et al. 1993), c'est parce que ce taxon avait été mentionné du Grand-Duché de Luxembourg par REICHLING (1970). C'est donc essentiellement à propos du statut taxonomique d'*E. neglecta* et de l'importance de ses effectifs en Belgique que des controverses existent.

Dans ce contexte, en effet, l'appartenance des mentions belges à *Epipactis leptochila* a été mise en doute et une partie, voire la majorité d'entre elles a parfois été attribuée à *E. neglecta* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; TYTECA et al. 2001; TYTECA 2003, 2008), à *E. leptochila* subsp. *neglecta* (e.g. Liste rouge de la flore de Wallonie) ou à *E. leptochila* var. *neglecta* (e.g. DELFORGE 2007, 2012). Après cette réévaluation, dont ont été exclues, faute de documentation, les mentions de Saint-Mard (Lorraine belge), de Poilvache et de Freyr (Meuse dinantaise), il apparaîtrait que, seules, 3 stations de Calestienne concernent effectivement *E. leptochila* s. str.

En Calestienne occidentale, dans l'entité de Chimay, *Epipactis leptochila* forme une petite population pure, quasi permanente à Virelles (DEFLORENNE et al. 2001; TYTECA et al. 2001) et une autre, plus sporadique, à Lompret, où il est accompagné d'*E. neglecta* ⁽²⁾. Dans la station de Virelles, jusqu'à 16 hampes fleuries ont été comptées en 1991, mais aucune plante n'était visible en 1999, en 2009 et en 2012; lors des comptages de 2010 et 2011, respectivement 3 et 2 plantes fleuries seulement ont été observées (DEFLORENNE et al. 2001; Ph. DEFLORENNE in litt. PD 31.VII.2013). Au Franc Bois de Lompret, il a semblé un moment que seul *E. neglecta* subsistait (DEFLORENNE et al. 2001); cependant 2 individus d'*E. leptochila* ont été retrouvés à Lompret en 2008 après une longue éclipse (Ph. DEFLORENNE in litt. PD 12.X.2008); ils n'ont refleurit qu'en 2012, en compagnie d'un pied d'*E. neglecta* (Ph. DEFLORENNE in litt. PD 31.VII.2013).

En Calestienne centrale, à Ave-et Auffe, une petite station d'*Epipactis leptochila* a été détectée et documentée (DELVAUX DE FENFFE & TYTECA 1995; COULON 1997; DELFORGE 1998: 140, fig. 1; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; DEFLORENNE et al. 2001; TYTECA et al. 2001; TYTECA 2003). Elle a compté jusqu'à 3 pieds (obs. pers. PD 14.VII.1995); les floraisons y ont été observées de 1995 à 1997; sur ce site croissaient également, à quelque distance, des hybrides *E. helleborine* × *E. leptochila*, reconnaissables notamment à la teinte rose pâle de la base de leurs pédicelles floraux (DELFORGE 1998; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999; TYTECA et al. 2001). Ces hybrides ne semblent pas rares et sont parfois confondus avec *E. neglecta* ou intégrés dans sa variation, ce qui fausse évidemment la délimitation de celui-ci (e.g. DELFORGE 1998; COULON et al. 1999; REINHARDT & RICHTER 2004; DELFORGE & GÉVAUDAN 2008).

(2) Une troisième station a été notée dans la réserve naturelle du lac de Virelles. Elle ne comportait qu'un individu d'*Epipactis leptochila* qui n'a fleuri qu'en 1987 et n'a plus reparu (DEFLORENNE et al. 1987, 2001).

L'identification des *Epipactis leptochila* d'Ave-et-Auffe a été fluctuante. Tous les auteurs qui ont vu les plantes de 1995 à 1997 admettent qu'il y avait bien là *E. leptochila*, présence attestée par des photographies dont une au moins a été publiée (DELFORGE 1998: 140, fig. 1). Ainsi, DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1999: 329) écrivent: «Les plantes d'Ave-et-Auffe ont un passage relativement large entre hypochile et épichile et nous paraissent bien constituer *E. leptochila*, comme déjà indiqué par DELVAUX DE FENFFE et TYTECA (1995) et DELFORGE (1998), même si, comme noté aussi par DELFORGE (1998), un certain nombre de plantes peuvent avoir des caractères de la partie distale de l'épichile atypiques pour cette espèce ou évoquant *E. neglecta*, mais probablement plutôt suite à des hybridations avec *E. helleborine*, suggérées par une coloration occasionnelle de la base du pédicelle».

Ces déterminations seront confirmées mais aussi nuancées en 2001: «Dans l'une des stations, celle d'Ave-et-Auffe, les populations sont beaucoup plus mélangées. Ils s'y trouve en effet, à côté d'*Epipactis muelleri* et d'*E. helleborine*, des *E. leptochila* absolument typiques et des hybrides entre *E. leptochila* et *E. helleborine*, clairement marqués par la coloration des pédicelles floraux. La présence d'*E. neglecta* y est possible mais reste à établir» (TYTECA et al. 2001: 106) et «[La station d'Ave-et-Auffe] ne semble pas comprendre plus d'un ou deux individus. Cette dernière station, signalée par DELVAUX DE FENFFE et TYTECA (1995), discutée par DELFORGE (1998) et que deux d'entre nous ont vue le 8 juillet 1997 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1999), est complexe, formée de sous-ensembles séparés par quelques centaines de mètres. L'un de ces sous-ensembles paraît être un groupe d'hybrides entre *E. leptochila* et *E. helleborine* (DELFORGE 1998; obs. pers.), un deuxième est vraisemblablement attribuable à *E. neglecta* (Marc WALRAVENS, comm. pers.; obs. pers.), mais le troisième constitue incontestablement une très petite population d'*E. leptochila* typique» (DEFLORENNE et al. 2001: 115-116).

Par la suite, la totalité des plantes d'Ave-et-Auffe et même de Calestienne centrale, fleurissant après 1998, vont être attribuées à *Epipactis neglecta*: «En 1995, nous identifions pour la première fois en Lesse et Lomme la présence d'*Epipactis leptochila*, en quatre populations (DELVAUX DE FENFFE & TYTECA 1995). Depuis lors d'autres populations ont été indiquées (TYTECA 2001c; TYTECA et al. 2001); dans la mise au point proposée dans la deuxième de ces références, nous suggérons de rattacher ces plantes à *E. neglecta*. Chaque année depuis 1995, de nouvelles localités sont répertoriées, à un point tel que cette espèce, largement méconnue antérieurement, est pratiquement aussi abondante qu'*E. helleborine* et fait, elle aussi, tout comme *E. muelleri*, partie du "paysage" de Lesse et Lomme. Quant à *E. leptochila* au sens strict, il est extrêmement rare et sporadique en Lesse et Lomme, n'ayant été observé qu'en un seul exemplaire trois années successives seulement (1995-1997: DELFORGE 1998)». (TYTECA 2003: 38).

Dans son 'Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme' TYTECA (2008) n'établira pas de fiche descriptive pour *Epipactis leptochila* et ne le retiendra pas dans sa liste des orchidées de cette région, alors qu'il inclut pourtant dans son ouvrage un chapitre "Autres espèces d'orchidées, plausibles en Lesse et Lomme ou dont la présence est douteuse". Il ne fera qu'une allusion à *E. leptochila* dans la fiche descriptive d'*E. neglecta*: «L'épipactis à l'étiquette étroite [*Epipactis leptochila* (GODFERVY) GODFERVY] n'est cité ici que pour mémoire: se différenciant assez peu de l'épipactis négligé (au point que différents auteurs les considèrent comme simple variété l'un de l'autre [*sic*]), il n'a

été observé, en Lesse et Lomme, qu'en un pied unique qui n'est apparu que trois années de suite aux alentours de 1995» (TYTECA 2008: 100).

Ces variations dans la détermination des *Epipactis leptochila* d'Ave-et-Auffe amènent au moins deux remarques:

1. La présence d'*Epipactis leptochila* dans cette station a peut-être été sporadique; la disparition (l'éclipse?) d'*E. leptochila* a peut-être été suivie ou accompagnée de l'apparition d'*E. neglecta*. Mais qu'en est-il des hybrides avec *E. helleborine*, qui sont souvent confondus avec *E. neglecta* (cf. supra). Les *E. "neglecta"* qui ont fleuri après 1997 ne seraient-ils pas plutôt ces hybrides *E. helleborine* × *E. leptochila* (= *E. xstephensonii* GODFERY 1933)? Cet hybride est également présent sur d'autres sites de Lesse et Lomme où seul *E. neglecta* a été signalé (obs. pers. PD à Wavreille, 2000).

2. Pour distinguer *Epipactis leptochila* d'*E. neglecta*, les déterminations ne se baseraient-elles pas sur un nombre trop restreint de caractères (structure du labelle essentiellement) plutôt que sur un faisceau de caractères? Y-a-t-il effectivement plusieurs caractères diagnostiques qui permettent de séparer *E. leptochila* d'*E. neglecta* ?

Dans une telle situation, avant de préciser à quel taxon il convient de rattacher les *Epipactis leptochila* d'Awagne, il paraît nécessaire de rappeler les caractères qui permettent de distinguer *E. leptochila* d'*E. neglecta* et des *Epipactis* voisins.

***Epipactis leptochila* (GODFERY) GODFERY**

Epipactis viridiflora var. *leptochila* a été décrit à partir d'une population observée en fleurs le 28 juillet 1918 à West-Horsley, près de Guildford (Surrey, Angleterre) par GODFERY (1919). Selon cette description, les tiges mesurent 20-70 cm; elles sont pileuses et souvent groupées. Le feuillage est vert jaunâtre ou vert sombre; les feuilles inférieures ovales, mesurent jusqu'à 7 × 5 cm, les médianes, lancéolées, jusqu'à 10 × 3,5 cm; les bractées inférieures sont jusqu'à 2 fois plus longues que la fleur. Le racème mesure jusqu'à 23 cm de hauteur et est très multiflore et assez lâche. Les fleurs sont grandes, largement ouvertes comme chez *E. purpurata* (sub nom. *E. violacea*). Les sépales lancéolés, acuminés, mesurent 12-15 × ± 4 mm. Le labelle est projeté en avant; il mesure 10 × 4 mm et est plus court que les sépales; l'hypochile est petit, hémisphérique, d'un diamètre de 4 mm; l'épichile est cordiforme, longuement acuminé, 8 × 4 mm, généralement non rabattu, verdâtre bordé de blanc, orné à la base 2 gibbosités rugueuses blanchâtres, parfois légèrement rosâtres. L'anthère, ovoïde et assez pointue, est pourvue à la base d'un pédicule (filament) courbe («curved nibshaped stalk (filament)») qui la projette sur la moitié de sa longueur au-dessus du bord supérieur du stigmat; la présence de ce pédicule crée une incision en V séparant la base du gynostème de l'anthère (vu de profil, le gynostème est "troué", cf. fig. 1 p. suivante). La glande rostellaire est présente dans le bouton floral mais elle sèche et disparaît dès l'ouverture de la fleur; les pollinies se désagrègent rapidement, par-

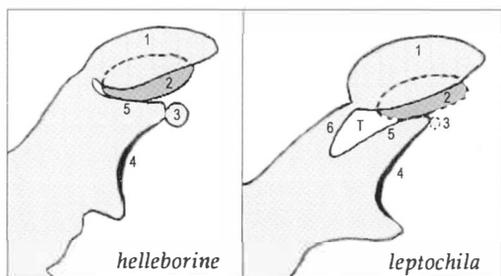


Fig. 1. Vue latérale du gynostème d'*Epipactis helleborine* et d'*E. leptochila*. 1: anthère; 2: pollinie; 3: glande rostellaire; 4: surface stigmatique; 5: clinandre; 6: pédicule de l'anthère; T: chez *E. leptochila*, trouée en forme de V engendrée par la présence d'un pédicule et visible latéralement.

(d'après REINHARD et al. 1991 et GÉVAUDAN 1999, modifié)

développé, où reposent les pollinies, la disposition souvent assez large, en forme de V de la jonction entre l'hypochile et l'épichile, la grande longueur des bractées inférieures, molles et généralement pendantes, la présence d'une tache jaunâtre à la base des bractées et souvent des feuilles (e.g. GODFERY 1933; REICHLING 1955, 1970; YOUNG & RENZ 1958; YOUNG 1962; KÜMPEL 1982, 1996; ROBATSCH 1988; GÉVAUDAN 1999).

Il apparaîtra également que GODFERY (1919) a malheureusement basé sa description d'*Epipactis viridiflora* var. *leptochila* sur une population de plantes extrêmes, à épichile étroitement subcordiforme, acuminé, étalé, dont souvent le sommet ne se rabat qu'en fin de floraison. Ces plantes ne sont pas représentatives de l'intégralité ni même du centre de l'intervalle de variation de l'espèce (YOUNG 1962; FOLEY & CLARKE 2005). Il faut noter également que, lorsqu'ils ont illustré *E. leptochila*, la plupart des auteurs de monographies (et de sites internet) ont sélectionné des photographies de fleurs très proches du type extrême choisi par GODFERY, ce qui peut donner l'impression que la variabilité de cette espèce est très étroite.

Ce n'est pourtant pas le cas. Même au locus typicus d'*Epipactis leptochila* (Horsley, Surrey), des plantes portent des épichiles souvent très allongés, certes, mais qui ne sont pas plans, dont les bords ne se relèvent pas "en cuillère" et dont le sommet, très acuminé, se courbe parfois vers le bas, même dans les fleurs fraîches (cf. ETTLINGER 1998: 24). D'ailleurs, BROOKE et BONE (1950) ont décrit d'Angleterre *E. leptochila* var. *cordata* nom. illeg., un taxon extrême inverse, pour le labelle, de celui décrit par GODFERY. *E. leptochila* var. *cordata* possède tous les caractères d'*E. leptochila* sauf que chez lui l'épichile est plus large que long, cordiforme, peu acuminé et rabattu. Ce taxon est présent à Horsley avec des transitions vers la var. *leptochila* (cf. ETTLINGER 1998: 26).

De leur côté, NIESCHALK et NIESCHALK (1970) ont souligné les différences de structure florale entre les *Epipactis leptochila* du nord de la Hesse (Allemagne)

fois déjà dans le bouton floral, puis les grains de pollen contournent le rostellum et atteignent le stigmate; l'autogamie est obligatoire (GODFERY 1919: 38-40).

GODFERY (1921B) va ensuite élever au rang spécifique la var. *leptochila*. Quelques caractères, qui ne sont qu'implicites ou ne sont pas traités dans la description de GODFERY (1919), seront mis en évidence plus tard, notamment la présence d'un clinandre plus ou moins

et les plantes britanniques, en insistant sur la constance morphologique intrapopulationnelle mais la forte variabilité interpopulationnelle de l'espèce. Ils décrivent 5 combinaisons de caractères observées dans des populations allemandes. Paradoxalement, dans cet échantillon, les plantes qui correspondent le plus largement au type anglais d'*E. leptochila* possèdent un épichile qui peut être complètement rabattu (GÉVAUDAN 1999). Quant à la structure du gynostème des plantes ayant totalement le port et le labelle d'*E. leptochila*, elle apparaît comme très variée: l'anthère peut être pédiculée ou subsessile, la glande rostellaire très réduite et inefficace ou présente et efficace quelques heures, le clinandre assez important à parfois subnul et alors semblable à celui d'*E. muelleri*, avec une surface stigmatique redressée vers l'anthère et sur laquelle repose la base des pollinies (e.g. BAYER 1980; REINHARDT 1985; CLAESSENS et al. 2000; DELFORGE & GÉVAUDAN 2002, 2008; REINHARDT & RICHTER 2004, 2006). Étudiant en détail 20 populations des Alpes et du Jura français, GÉVAUDAN (1999) fait des constatations semblables.

Epipactis leptochila subsp. *neglecta* KÜMPEL

Epipactis leptochila subsp. *neglecta* a été décrit de Thuringe (Allemagne) par KÜMPEL (1982, 1987), sur un site où fleurit également *E. leptochila* subsp. *leptochila*. C'est un taxon dont la floraison est de 10 jours plus précoce que celle de la subsp. *leptochila*, qui commence à fleurir lorsque la subsp. *neglecta* est fanée. *E. leptochila* subsp. *neglecta* est muni d'un feuillage vert sombre; la fleur est teintée de violet; le labelle possède un hypochile peu profond, plat, en "forme de poêle" («flach-pfannenförmig»), l'épichile est relativement court, 5,5 × 4,5 mm, rabattu, orné de 2 gibbosités atténuées et d'une nervure centrale pourprée; l'anthère est sessile, la glande rostellaire est présente dans le bouton floral et visible à l'ouverture de la fleur mais elle n'est pas fonctionnelle et l'autogamie des fleurs est obligatoire [KÜMPEL 1982: 32-33; les caractères repris ici sont ceux mis en évidence en grasses par KÜMPEL dans sa description parce qu'il les considérait comme discriminants; il faut noter que pour KÜMPEL (1982: 29), le feuillage d'*E. leptochila* serait toujours vert jaunâtre, ce qui contredit la description de GODFERY (1919) et de nombreuses observations faites tant dans les îles Britanniques que sur le continent (cf. supra)].

Selon KÜMPEL (1982), les morphes décrits par KRÖSCHIE (1928, 1929, 1930A, B, 1932, 1934, 1936) ainsi que ceux étudiés par NIESCHALK et NIESCHALK (1970) et par BAYER (1980) doivent être inclus dans la variation d'*Epipactis leptochila* subsp. *neglecta*, dont l'aire de distribution semble un moment limitée à la Hesse et la Thuringe (e.g. BUTTLER 1986, 1991; TAUSCH 1995, 1997).

Cependant, *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* va être signalé des Carpates blanches tchèques et slovaques (BATOUŠEK 1985; TLUSTAK & JONGEPIEROVA-HLOBILOVA 1990), d'Autriche (ROBATSCH 1988; MRKVICKA 1990; HARTL et al. 1992), de Suisse (PETER in litt. KÜMPEL 1996: 67), de France (ROUSSELLE & ROYER 1991; QUENTIN 1995), du nord de l'Italie (PERAZZA 1993) et même d'Angleterre (SELL & MURRELL 1996). Dans ces pays aussi, il est souvent syntopique avec *E. leptochila* s. str. et les transitions entre les 2 taxons sont fré-

quentes. Dans ces populations, sont signalés parfois des *E. leptochila* subsp. *neglecta* dont la floraison est plus tardive d'une semaine que celle d'*E. leptochila* subsp. *leptochila* et/ou qui sont munis de feuilles vert jaunâtre, de fleurs dont l'épichile est nettement plus long que celui des plantes allemandes et rabattu avec une torsion asymétrique (ROBATSCH 1988). À la même époque, en Allemagne, sont signalées des plantes facultativement allogames (TAUSCH 1990, 1992, 1995) ou cléistogames (TAUSCH 1997).

Epipactis neglecta (KÜMPEL) KÜMPEL

L'élargissement de l'aire de répartition d'*Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* incite KÜMPEL (1996) à le considérer comme une espèce. La description qu'il fait d'*E. neglecta* lors de la publication de cette combinaison nomenclaturale (ibid.: 67) est identique à celle publiée en 1982, à ceci près que 2 caractères nouveaux, censés distinguer *E. neglecta* d'*E. leptochila* sont ajoutés: chez *E. neglecta*, d'une part, le périanthe est largement ouvert et, d'autre part, la jonction entre l'hypochile et l'épichile est très étroite, en forme de point d'exclamation ("!"). La fiche descriptive mentionne également que l'anthère est pédiculée («gestielt»), mais il s'agit d'une erreur⁽³⁾. Un peu plus tard, KÜMPEL fait une description plus détaillée d'*E. neglecta*, en insistant sur la faible coloration des fleurs et leur large ouverture. À ce moment, il admet que l'anthère peut être parfois pédiculée et que, quelquefois, du fait de la présence d'une glande rostellaire rudimentaire efficace pendant quelques heures, la fleur peut être facultativement allogame (KÜMPEL 1997).

Pour la répartition d'*Epipactis neglecta*, KÜMPEL (1997) cite la Thuringe, la Hesse et la Basse-Saxe, la France, les "pays" alpins (Suisse, Autriche, nord de l'Italie, Bavière méridionale) ainsi que la Tchéquie et la Slovaquie. Ce faisant, il accepte implicitement qu'*E. neglecta* peut posséder des feuilles vert jaunâtre et que sa floraison suit parfois celle d'*E. leptochila* alors qu'il avait écrit le contraire en 1982, 1996 et 1997, ce qui brouille un peu plus la délimitation des deux taxons. En effet, des individus, munis de feuilles vert jaunâtre ou vert foncé et de fleurs plus ou moins ouvertes et colorées, avec l'épichile plus ou moins rabattus, avec ou sans torsion, et l'anthère sessile ou pédiculée, peuvent être observés çà et là sur toute l'aire d'*E. leptochila* et dans ses populations. Ces situations fréquentes ont été mentionnées par divers auteurs, nous l'avons vu; elles apparaîtront encore parfois clairement dans les nouveaux signalements d'*E. leptochila* ou d'*E. neglecta*. Cette disposition génère évidemment des commentaires critiques sur le statut taxonomique d'*E. neglecta* (e.g. GÉVAUDAN & GÉVAUDAN 1998; CLAESSENS & KLEYNEN 1999; GÉVAUDAN 1999; VÖTH 1999; CLAESSENS et al. 2000; PRESSER 2000, 2002; PERAZZA & DECARLI PERAZZA 2001, 2002; DELFORGE & GÉVAUDAN 2002, 2004, 2008; PETER 2002; HERTEL & RIECHELMANN 2003; MOLNÁR 2003; PERKO 2004; REINHARDT & RICHTER 2004, 2006; HARRAP & HARRAP 2005; DELFORGE 2006c;

⁽³⁾ Le second auteur possède en effet un exemplaire de "Die wild-wachsenden Orchideen der Rhön" que Horst KÜMPEL lui a dédié et dans lequel il a fait quelques corrections manuscrites du texte; à la p. 67, KÜMPEL a corrigé "gestielt" en "ungestielt".

MÜLLER 2006; BERGFELD et al. 2007; ADE 2008; GRÜNANGER 2009; BERGFELD & BERLINGHOF 2011).

Par ailleurs, des échantillons d'*Epipactis neglecta* ont été intégrés dans une étude génétique (SQUIRELL et al. 2002). Quels en furent les résultats ? «L'échantillon d'*Epipactis leptochila* étudié par SQUIRELL et al. (2002) provient de 20 populations, 7 britanniques, 7 françaises, 6 allemandes. Parmi les 13 populations continentales, 5 populations étudiées personnellement par le deuxième auteur [= A. GÉVAUDAN], 3 françaises et 2 allemandes, étaient nettement constituées de plantes représentatives d'*E. neglecta* (...). Alors que l'analyse isoenzymatique et les séquençages d'ADN utilisés ont clairement discriminé et confirmé les lignages issus d'événements de spéciation indépendants que la morphologie suggère (*E. dunensis*, *E. leptochila*, *E. muelleri*, *E. sancta* et, dans une moindre mesure, l'*Epipactis* rivulaire de la vallée de la Tyne), ils n'ont décelé aucune variation allélique intra- ou interpopulationnelle au sein de chaque lignage. Ces lignages de plantes autogames s'avèrent totalement homozygotes et uniformes pour les 9 loci analysés. Cette nouvelle approche indique donc qu'à ce stade il n'y a pas de différence génétique diagnosable entre *E. leptochila* et *E. neglecta*, qui paraissent deux taxons similaires ne constituant qu'une seule et même lignée génétique homozygote.» (DELFORGE & GÉVAUDAN 2002: 29; voir aussi FOLEY & CLARKE 2005). Ceci s'ajoute à la grande difficulté d'assigner une délimitation phénologique et morphologique claire au taxon décrit par KÜMPPEL (1982, 1987, 1997).

La séparation au rang spécifique de deux taxons autogames peut parfois s'envisager s'ils suivent des chemins écologiques distincts (cf. e.g. COYNE & ORR 2004). Mais *Epipactis leptochila* et *E. neglecta* sont très fréquemment syntopiques, ce qui exclut cette possibilité.

Au vu des résultats des analyses morphologiques et génétiques évoquées ici et de leurs propres observations, beaucoup de spécialistes ont considéré qu'*Epipactis neglecta* constitue une sous-espèce, ou mieux une variété ou une forme d'*E. leptochila*, plutôt qu'une espèce (encore récemment e.g. BAUMANN et al. 2005, 2006; FOLEY & CLARKE 2005; GÉVAUDAN 2005; DELFORGE 2005, 2006A, C, 2007, 2012; DELFORGE & GÉVAUDAN 2008; ROSSINI & QUITADAMO 2008; DUSAK et al. 2009; GRÜNANGER 2009; DUSAK & PRAT 2010; CLAESSENS & KLEYNEN 2011; BONARDI & SCAPPATICCI 2012). Le même parti taxonomique est assez unanimement adopté pour les différents morphes d'une autre espèce autogame à morphologie florale variée, *E. phyllanthes* (e.g. YOUNG 1952; DELFORGE 1997). En effet, il est très généralement admis qu'il est préférable de baser le statut taxonomique d'un taxon, particulièrement d'un taxon autogame, sur un faisceau de caractères (morphologiques, écologiques, biogéographiques, génétiques...) et non sur des différences portant sur la seule configuration du labelle ou même sur la seule structure de l'épichile, particularités qui ne semblent pas avoir, en l'occurrence, la valeur diagnostique prééminente qui leur est parfois attribuée.

Description des *Epipactis leptochila* d'Awagne

La description est basée sur les plantes de la station principale (site 1), soit, pour les feuilles, sur 10 hampes formant 3 groupes distincts, pour les inflo-

rescences (rachis, bractées et fleurs), sur 5 hampes appartenant à 2 groupes distincts (les 5 autres hampes sont soit broutées, soit stériles). Un groupe dense de hampes est très généralement porté par un seul rhizome, c'est-à-dire que ce groupe ne représente qu'un individu. Notre description s'appuie donc sur 3 individus pour les caractères foliaires, sur 2 individus pour les autres caractères. Il a toutefois été tenu compte de la seule plante fleurie du site 2 pour la quantification du nombre de hampe par individu, de leur hauteur et du nombre de fleurs. Étant donné la petitesse de notre échantillon, il n'est pas adéquat, du point de vue statistique, de calculer, à partir de nos mesures, des moyennes et des écarts types.

Herbes de coloration générale vert jaunâtre, à rhizome portant 1-4 tiges assez épaisses, flexueuses, parfois stériles, hautes de (30-) 41-52 cm, vert blanchâtre, pubescentes au sommet; **pilosité** masquant presque la couleur verte du rachis, formée de 80-100 éléments hyalins au mm², enchevêtrés, dont les plus longs atteignent 1 mm de longueur (protocole selon DELFORGE 1997); pilosité du pédicelle floral assez dense, pilosité de l'ovaire plus épars, présente principalement sur ses nervures; (3-) 4-7 **feuilles** caulinaires, tachées de jaunâtre à la base, étalées, arquées vers le bas, les bords ondulés, munis d'une denticulation fine et assez régulière, similaire à celle d'*Epipactis helleborine*, formée de denticules hyalins de 0,1-0,25 mm; feuilles médianes ovales à lancéolées, la plus grande 8,2-10 x 3-4,3 cm, feuille supérieure étroitement lancéolée, pendante; les 3 **bractées** inférieures comme la dernière feuille, très grandes, souvent pendantes, jusqu'à 7,8 cm de longueur, tachées de jaunâtre à la base, dépassant très nettement les fleurs; **inflorescence** assez lâche, subunilatérale, haute de 14-17 cm, occupant ± 1/3 de la hauteur de la tige; (6-) 15-21 **fleurs** autogames, ± ouvertes, restant closes ou parfois avortant et brunissant, un peu campanulées, subhorizontales à pendantes, vert lavé de rose; **sépales** lancéolés, acuminés, carénés, subglabres, les latéraux 10 x 5-6 mm, le dorsal 9 x 7 mm; **pétales** subégaux, 8 x 6 mm, moins carénés, verts, ± largement bordés de rose; **labelle** divisé en hypochile et épichile bien conformés; **hypochile** cupulaire, hémisphérique, d'un diamètre de 4 mm, nectarifère, rose et nervuré en dehors, brun rougeâtre et luisant en dedans; **jonction hypochile/épichile** en forme de **V** ± large, jamais en forme de **!** avec les parois de l'hypochile qui se touchent à cet endroit; **épichile** verdâtre à rose, 4-4,5 x 4,5-5 mm, cordiforme, peu allongé, acuminé, muni, à la base, dans le prolongement des parois de l'hypochile, de 2 petites gibbosités arrondies, nettes, rosâtres à rose franc, et, parfois, au centre, d'un fin bourrelet linéaire; épichile parfois étalé, dirigé obliquement en avant, les bords réfléchis, plus souvent le sommet ou la moitié distale rabattue, rarement avec une légère torsion asymétrique et les bords étalés ou rabattus (ces 3 conditions pouvant coexister sur la même hampe florale); **gynostème** muni d'une anthère assez étroite, longuement pédiculée, dont le sommet dépasse le rebord supérieur de la surface stigmatique; clinandre moyennement développé; glande rostellaire rudimentaire, présente dans le bouton floral, peu développée, séchant rapidement, inefficace; **pollinies** friables puis pulvérulentes se désagrégant sur la partie supérieure du stigmate dès l'ouverture de la fleur; **ovaire** long de 7-8 mm, fructifiant rapidement chez toutes les fleurs bien développées; **pédicelle floral** long de 5-6 mm, la base jaune verdâtre à légèrement bronzée [quantification colorimétrique de 5 bases de pédicelle sur clichés numériques Nikon D300s JPEG haute résolution selon le protocole de DELFORGE (in DELFORGE & KREUTZ 2003: 26): pédicelles vert jaunâtre: cyan: 19%; magenta: 12%; jaune: 43%; noir: 0%; pédicelles bronzés: cyan: 28%; magenta: 19%; jaune: 41%; noir: 0%. Rappelons que pour les pédicelles à base pourprée d'*E. helleborine*, les mesures donnent en moyenne: cyan: 42%; magenta: 71%; jaune: 73%; noir: 3%].

Les individus d'Awagne ont fleuri du 18 au 26 juillet 2013, floraison fugace, habituelle chez une espèce autogame, particulièrement en cas de canicule. En l'absence d'autres espèces d'*Epipactis* ou d'autres espèces d'Orchidées en



Planche 2. *Epipactis leptochila* à Awagne, 24.VII.2013 (Dinant, province de Namur). Toutes les fleurs: hypochile hémisphérique, autogamie (pollinies pulvérulentes, pas de glande rostellaire), jonction hypochile/épichile en **V** assez étroit. **En haut** à gauche: sommet de l'épichile ± rabattu sans torsion; à droite: avec ébauche de torsion asymétrique. **En bas**, à gauche: fleur assez peu ouverte, épichile rose étalé (noter la couleur verdâtre de la base du pédicelle floral, indiqué par une flèche); à droite: fleur assez âgée, campanulée, épichile étalé avec les bords réfléchis "en cuillère".

(photos P. DELFORGE)

fleurs en juillet 2013 sur les 3 sites d'Awagne, il est difficile de situer la phénologie relative des *E. leptochila* que nous signalons ici, et donc d'utiliser ce caractère pour affiner la détermination de ces plantes.

Cependant, le 4 juillet 2013, lors d'une excursion en Lesse et Lomme organisée par la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges et guidée par Daniel TYTECA, des *Epipactis* en boutons ont été observés et présentés comme étant des *E. "neglecta"*. Cette détermination, à ce stade, ne peut qu'être fondée sur des observations d'années antérieures; elle devrait être confirmée par l'examen de fleurs épanouies. En effet, nous l'avons vu, *E. leptochila* est une espèce à éclipses, qui peut reflleurir sur un site après une longue absence apparente et, d'autre part, la coloration pourpre des pédicelles floraux des hybrides *E. helleborine* × *E. leptochila* ne s'exprime pleinement qu'après l'anthèse, ce qui ne permet pas d'exclure cette possibilité lorsque une plante n'est examinée qu'en boutons. Le premier auteur, qui participait à l'excursion, a pu observer et photographier ces *E. "neglecta"* de Lesse et Lomme; il a constaté qu'ils différaient nettement des *E. leptochila* d'Awagne notamment par l'absence de groupe de tiges, par le port très droit et l'aspect robuste de celles-ci alors que les hampes sont sinuées et d'apparence fragile à Awagne, ainsi que par les feuilles raides, dressées, vert foncé en Lesse et Lomme, et non molles, pendantes et vert jaunâtre, comme à Awagne.

Diagnose des *Epipactis leptochila* d'Awagne

Il ressort de leur description détaillée que les quelques *Epipactis leptochila* d'Awagne s'inscrivent bien dans la variabilité "en mosaïque" de cette espèce, telle qu'elle a été mise en évidence notamment en Angleterre (e.g. YOUNG 1962), en Allemagne (e.g. NIESCHALK & NIESCHALK 1970; BAYER 1980), en Autriche (e.g. MRKVICKA 1990; VÖTH 1999) ou encore en France (GÉVAUDAN 1999). Les plantes d'Awagne montrent une combinaison assez originale de caractères, notamment des fleurs très colorées avec la présence simultanée d'un épichile court, à sommet souvent rabattu et d'un gynostème correspondant quasi parfaitement à celui décrit par GODFERY (1919, 1933) pour *E. leptochila*.

Avec *Epipactis leptochila* var. *leptochila*, var. *cordata* et var. *neglecta*, les individus d'Awagne partagent un grand nombre de caractères communs, notamment l'aptitude à faire des groupes de tiges, le port de celles-ci et leur pilosité, la forme, le port et la denticulation des feuilles, la forme, la coloration, le port et la grande longueur des bractées inférieures, la structure de l'inflorescence, sa hauteur relative, le nombre de fleurs, les dimensions florales, l'autogamie et l'écologie.

Cependant, par la combinaison des caractères qu'ils possèdent, les individus d'Awagne ne s'intègrent bien dans aucune des trois variétés d'*Epipactis leptochila* envisagées ici, particulièrement si est prise en considération l'acception étroite qui a été attribuée à chacune d'entre elles lors leur description, acception qu'il convient de retenir si l'on veut, au moins en théorie, pouvoir les distinguer.

Avec *Epipactis leptochila* var. *leptochila*, les individus d'Awagne partagent notamment la couleur vert jaunâtre du feuillage, la forme campanulée et assez peu ouverte des fleurs, la structure du gynostème, l'hypochile hémisphérique, l'ouverture en **V**, mais ici un peu plus serrée en moyenne, de la jonction hypochile/épichile, l'ornementation de l'épichile et, assez rarement, son étalement. Cependant, l'épichile est, à Awagne, constamment beaucoup trop court, trop fréquemment rabattu au sommet et souvent trop coloré pour ce qui est généralement admis chez la var. *leptochila*.

En fait, chez la majorité des fleurs d'Awagne, la coloration du labelle, la forme de la jonction épichile/hypochile, la forme de l'épichile, sa relative brièveté et son rabattement fréquemment sans torsion asymétrique rappellent *E. leptochila* var. *cordata* nom. illeg., qui est probablement le taxon qu'elles approchent le plus. Cependant, la var. *cordata* se distingue par un épichile un peu plus large que long (à 0,5 mm près) et totalement rabattu, ce qui n'est pas le cas à Awagne.

Plusieurs caractères jugés importants pour la délimitation d'*Epipactis leptochila* var. *neglecta* par KÜMPEL (1982, 1996, 1997) n'apparaissent pas chez les plantes d'Awagne, notamment la couleur vert sombre du feuillage, la teinte à prédominance verdâtre ou blanchâtre des fleurs, la large ouverture du périanthe, la faible profondeur de l'hypochile dont le fond est plat, l'étroitesse de la jonction entre hypochile et épichile, endroit où les bords de l'hypochile peuvent se toucher, les dimensions de l'épichile, trop court, son ornementation et sa couleur, la structure du gynostème. La torsion asymétrique de l'épichile lors de son rabattement, signalée par ROBATSCH (1988) pour des plantes autrichiennes puis retenue dans sa description d'*E. neglecta* par KÜMPEL (1997), est un caractère spectaculaire qui a fréquemment été mis en avant pour la détermination de ce taxon. Ce caractère est inconstant et souvent peu marqué à Awagne, probablement en partie parce que, chez les fleurs où cette torsion se dessine, l'épichile est trop court pour qu'elle puisse se réaliser suffisamment.

Conclusions

Quel nom attribuer aux *Epipactis* d'Awagne? La meilleure solution semble l'identification à *E. leptochila*, si l'on accepte d'élargir l'amplitude de variation morphologique de cette espèce afin de mieux tenir compte de son polymorphisme qui a été fréquemment constaté et documenté sur le terrain, aussi bien dans les îles Britanniques (e.g. THOMAS in RIDDELSDELL et al. 1948; BROOKE & BONE 1950; YOUNG 1962, 1970; SELL & MURRELL 1996; ETTLINGER 1998; FOLEY & CLARKE 2005) que sur le continent (auct. plur., cf. supra). Cette position s'accorde également avec le résultat des analyses génétiques de SQUIRELL et al. (2002).

L'attribution des populations d'Awagne à *Epipactis leptochila* var. *cordata* nom. illegit. ou même à *E. [leptochila] neglecta* sera peut-être envisagée par des botanistes qui, implicitement, font de ce dernier taxon une nébuleuse polyphy-

létique rassemblant des morphes divergeant, par un ou quelques caractères, d'*E. leptochila* var. *leptochila* lorsque celui-ci est délimité de manière étroite, en ne prenant en compte que les caractères floraux extrêmes retenus par GODFREY lors de la description (e.g. DELFORGE & GÉVAUDAN 2008).

Quel que soit le nom qu'on leur attribue, il reste que les *Epipactis leptochila* d'Awagne représente un taxon très rare et fragile qui disparaît lorsque des perturbations ou des travaux de foresterie modifient son environnement (cf. e.g. DELFORGE 1998; DEFLORENNE et al. 2001). La station principale d'Awagne, probablement permanente, peut être considérée comme importante pour la Belgique. Avec ses deux sites satellites, cette station devrait faire l'objet de mesures de conservation.

Remerciements

Le second auteur adresse ses meilleurs remerciements à Philippe DEFLORENNE (Froidchapelle, Belgique) pour les informations concernant l'évolution récente des stations d'*Epipactis leptochila* de Virelles et de Lompret.

Bibliographie

- ADE, U. 2008. - *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* in der Umgebung von Nagold / Altensteig, bei Illingen und Böblingen (Baden-Württemberg). *J. Eur. Orch.* 40: 609-611.
- AGREZZI, L., OVATALI, M. & BONGIORNI, L. 2007. - *Epipactis thesaurensis* AGREZZI, OVATALI & BONGIORNI spec. nov. (Orchidaceae) nel Nord Italia. *J. Eur. Orch.* 39: 135-147.
- BATOUŠEK, P. 1985. - *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. subsp. *neglecta* KÜMPEL - nový poddruh na uzemi Československa. *Roezliana* (Brno) 17: 23-24.
- 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. 2005. - 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.
- BAYER, M. 1980. - Die Gattung *Epipactis* ZINN in Baden-Württemberg. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 12: 219-268.
- BEHR, R. & DUVIGNEAUD, J. 1981. - Notes sur la flore du département des Ardennes (seconde contribution). *Bull. Soc. Hist. nat. Ardennes* 70 (1980): 33-35.
- BERGFELD, D. & BERLINGHOF, N. 2011. - Erstfunde von *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* (KÜMPEL) [sic] in Rheinland-Pfalz (SW-Deutschland). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27 (1) [“2010”]: 237-242.
- BERGFELD, D., BERLINGHOF, N. & HEITZ, H. 2007. - Erstfunde von *Epipactis leptochila* subsp. *neglecta* in Nord- und Südbaden. *J. Eur. Orch.* 39: 663-667.
- BONARDI, D. & SCAPPATICCI, G. [coords] 2012. - À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BONGIORNI, L., DE VIVO, R. & FORI, S. 2007b. - *Epipactis savelliana* BONGIORNI, DE VIVO & FORI spec. nov. (Orchidaceae) nel gruppo della Maiella (Abruzzo, Italia Centrale). *J. Eur. Orch.* 39: 149-164.
- BONGIORNI, L., DE VIVO, R., FORI, S. & ROMOLINI, R. 2007a. - *Epipactis ioessa* BONGIORNI, DE VIVO, FORI & ROMOLINI spec. nov. (Orchidaceae) nel gruppo della Pollino (Sud Italia). *J. Eur. Orch.* 39: 551-566.
- BROOKE, B.J. & BONE, G. 1950. - The Wild Orchids of Britain: 139p + 40 pl. The Bodley Head, London.
- BUTTNER, K.P. 1986. - Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.

- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 1999.- Quelques réflexions sur le polymorphisme dans le genre *Epipactis*. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 333-342.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 2011.- The flower of the European Orchid. Form and function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (The Netherlands).
- CLAESSENS, J., KLEYNEN, J. & REINHARDT, J. 2000.- Some notes on the genus *Epipactis*. *Euroorchis* 12: 75-83.
- COULON, F. 1988.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1985-1986. *Natural. belges* 69: 21-32.
- COULON, F. 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges* 70(Orchid. 3): 65-72.
- COULON, F. 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1990-1991. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 145-154.
- COULON, F. 1997.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1995-1996. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 65-74.
- COULON, F. (†), DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 1999.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1997-1998. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 97-110.
- COYNE, J.A. & ORR, H.A. 2004.- Speciation: 545p. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- DEFLORENNE, Ph., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 2001.- *Epipactis leptochila* (GODFERY) GODFERY en Caléstiennne occidentale (Belgique). *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 110-118.
- DEFLORENNE, Ph., LAMBERT, M. & DUVIGNEAUD, J. 1987.- *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. dans le sud de l'Entre-Sambre-et-Meuse. *Dumortiera* 39: 26.
- DELFORGE, P. 1997.- *Epipactis phyllanthos* G.E. SMITH, en France et en Espagne - Données nouvelles, révision systématique et conséquences taxonomiques dans le genre *Epipactis*. *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 223-256.
- DELFORGE, P. (coll. F. COULON, P. DEVILLERS, J. DUVIGNEAUD & É. WALRAVENS) 1998.- Orchidées de Wallonie - Évaluation de la situation de treize espèces menacées ou devant faire l'objet d'une attention particulière. *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 131-200.
- DELFORGE, P. 2004.- Remarques sur *Epipactis distans* ARVET-TOLVET et description d'*Epipactis molochina* sp. nova, une espèce espagnole jusqu'ici méconnue. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 149-187.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 258-261.
- DELFORGE, P. 2006C.- Contribution à la connaissance des Orchidées de Croatie. Résultats de cinq années de prospections. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 141-200.
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2008.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 250-251.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. & GÉVAUDAN, A. 2002.- Contribution taxonomique et nomenclaturale au groupe d'*Epipactis leptochila*. *Natural. belges* 83 (Orchid. 15): 19-35.
- DELFORGE, P. & GÉVAUDAN, A. 2004.- *Epipactis maestrazgona* sp. nova, une espèce du groupe d'*Epipactis leptochila*, endémique du Système ibérique méridional (province de Teruel, Aragon, Espagne). *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 49-70.
- DELFORGE, P. & GÉVAUDAN, A. 2008.- Remarques sur *Epipactis leptochila* en Italie, dans les provinces de Plaisance (Émilie-Romagne) et de Vérone (Vénétie). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 39-61.
- DELFORGE, P. & KREUTZ, C.A.J. 2003.- *Epipactis heraclea*, une nouvelle espèce grecque du groupe d'*Epipactis helleborine*. *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 19-33.

- DELFORGE, P., MAST DE MAEGHT, J. & WALRAVENS, É. 2008.- Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2006-2007. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 1-15.
- DELVAUX DE FENFFE, M.-C. & TYTECA, D. 1995.- Nouvelles stations d'*Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. en Caléstiennne centrale. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 124-127.
- DEVILLERS, P., BEUDELS, R.C., DEVILLERS-TERSCHUREN, J., LEBRUN, Ph., LEDANT J.-P. & SÉRU-SIAUX, E. 1990.- Un projet de surveillance de l'état de l'environnement par bio-indicateurs. *Natural. belges* 71 (Orchid. 4): 74-98.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1999.- *Epipactis neglecta* (KÜMPEL) KÜMPEL dans le Sud de la Belgique. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 281, 321-332.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
- ECCARIUS, W. [réd.] 1997.- Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- ETTLINGER, D.M.T. 1998.- Illustrations of British and Irish Orchids: 214p. D.M. Turner Ettlinger, Dorking.
- FOLEY, M. & CLARKE, S. 2005.- Orchids of the British Isles: 390p. Griffin Press and Royal Botanic Garden Edinburgh, Cheltenham and Edinburgh.
- GÉVAUDAN, A. 1999.- *Epipactis leptochila* (GODFER) GODFERY - Variabilité des populations des Alpes et du Jura français, considérations systématiques et taxonomiques. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 278-279, 343-371.
- GÉVAUDAN, A. 2005.- Genre *Epipactis* ZINN 1757 nom. cons.: 422-449 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] - Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Pathénope, Mèze.
- GÉVAUDAN, A. & GÉVAUDAN, M. 1998.- *Epipactis leptochila* (GODFER) GODFERY, variabilité, taxonomie. *1^{ères} Journées Rencontres Orchidophiles Rhône-Alpes, Cah. Soc. Franç. Orchidophilie* 4: 56-67.
- GODFER, M.J. 1919.- *Epipactis viridiflora* REICH. *J. Bot. (London)* 57: 37-42.
- GODFER, M.J. 1920.- *Epipactis viridiflora* REICH. *J. Bot. (London)* 58: 33-37, pl. 553.
- GODFER, M.J. 1921A.- A new european *Epipactis*. *J. Bot. (London)* 59: 101-106.
- GODFER, M.J. 1921B.- *Epipactis leptochila* GODF. *J. Bot. (London)* 59: 146-147.
- GODFER, M.J. 1933.- Monograph and iconograph of native British Orchidaceae: 259p. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRÜNANGER, P. [ed.] 2009.- Orchidee d'Italia. Guida alle Orchidee spontanee: 303p. Il Castello, Milano.
- HARRAP, A. & HARRAP, S. 2005.- Orchids of Britain and Ireland. A Field and Site Guide: 480p. A&C Black, London.
- HARTL, H., KNIELY, G., LEUTE, G.H., NIKLFELD, H. & PERKO, M. [eds]. 1992.- Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Kärntens: 451p. Naturwissenschaftlichen Verein für Kärnten, Klagenfurt.
- HERTEL, S. & RIECHELMANN, A. 2003.- Spät blühende Orchideen in Kroatien und Slowenien. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 20 (1): 4-44.
- JENKINSON, M.N. 1995.- Wild orchids of Hampshire and the Isle of Wight: 198p. Orchid Sundries, Gillingham.
- KRANIČEV, R. 2005.- Hrvatske Orhideje: 518p. Agencija za Komercijalnu Djelatnost, Zagreb.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Kompendium der Europäischen Orchideen - Catalogue of European Orchids: 239p. Kreuz Publishers, Landgraaf.
- KRÖSCHE, E. 1928.- *Epipactis viridiflora* auct. (em. KRÖSCHE) f. *acutiflora* KRÖSCHE. *Fedde Reper.* 24: 305-308.
- KRÖSCHE, E. 1929.- Nochmals *Epipactis viridiflora* auct. (em. KRÖSCHE) f. *acutiflora* KRÖSCHE. *Fedde Reper.* 26: 88-92.
- KRÖSCHE, E. 1930A.- Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL. im braunschweiger Weserlande (West-Braunschweig) und bei Hildesheim (Prov. Hannover). *Fedde Reper.* 27(1929/1930): 368-379.
- KRÖSCHE, E. 1930B.- Vergleichende Betrachtungen des Epichils und Gynostems aus der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL. *Fedde Reper.* 27(1929/1930): 379-383.
- KRÖSCHE, E. 1932.- Ergänzungen zu den "Beobachtungen an der Gesamtart *Epipactis latifolia* ALL.". *Fedde Reper.* 30: 239-245.
- KRÖSCHE, E. 1934.- *Epipactis latifolia* ALL. B. *Muelleri* (GODF.). *Fedde Reper.* 35: 102-104.

- KRÖSCHE, E. 1936.- Gynostemien der *Epipactis latifolia* ALL. (sensu lato). *Fedde Repert.* 40: 356-360.
- KÜMPEL, H. 1982.- Zur kenntnis von *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. *Mitt. Arb. Kr. Heim. Orchid. DDR* 11: 29-35.
- KÜMPEL, H. 1987.- Nachtrag zur Kenntniss von *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. *Mitt. Arb. Kr. Heim. Orchid. DDR* 15 ["1986"]: 58.
- KÜMPEL, H. 1996.- Die wildwachsenden Orchideen der Rhön. Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 141p. G. Fischer, Jena.
- KÜMPEL, H. 1997.- *Epipactis neglecta*: 107-109 in ECCARIUS, W. [réd.] 1997.- Orchideen in Thüringen: 256p. Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen e.V., Uhlstädt.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J. (et coll.) 1993.- Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4^{ème} éd. ["1992"]: CXX+1092p + 1 carte h.t.. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- LANG, D. 2004.- Britain's Orchids, a guide to the identification and ecology of the wild orchids of Britain and Ireland: 192p. WILDguides Ltd, Old Basing, Hampshire.
- LIPOVŠEK, M., DOLINAR, B., KOSEC, J., PAUŠIČ, I. & KLENOVŠEK, D. 2006. - Prispavek k pregledu taksonov iz oblikovnega koga širokolistne močvirnice (*Epipactis helleborine* s.l.). *Annales Ser. list. nat.* 16: 241-252.
- MERED'A, P. jun. & POTŮČEK, O. 1998.- *Epipactis futakii*, spec. nova (Orchidaceae) - eine neue kleistogam blühende Sitter-Art aus der Slowakei. *Preslia* 70: 247-258.
- MOLNÁR, A. 2003.- Az *Epipactis* ZINN nemzetség fajai Magyarországon. *Flora Pannonica. J. Phytogeogr. Taxon.* 1(1): 44-57.
- MRKVICKA, A.C. 1990.- Beobachtungen an *Epipactis*-Arten in Niederösterreich. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 325-331.
- MÜLLER, P. 2006.- Verbreitungsübersicht der Orchideen in Bayern. 3. Auf.: I-XVI + 173p. Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid., Beih. 7, München.
- NEUMANN, H. & WUCHERPENNIG, W. 1997.- *Epipactis peitzii* H. NEUMANN, & WUCHERPENNIG sp. nov., eine neue Orchideenart aus Deutschland. *J. Eur. Orch.* 28 (1996): 746-754.
- NIESCHALK, A. & NIESCHALK, C. 1970.- Autogame *Epipactis*-Arten in Nordhessen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 98-103.
- PERAZZA, G. 1993.- Le Orchidee del Trentino (Die Orchideen des Trentino). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 25: 73-109.
- PERAZZA, G. & DECARLI PERAZZA, M. 2001.- Il genere *Epipactis* ZINN (Orchidaceae) in Trentino. *J. Eur. Orch.* 33: 377-390.
- PERAZZA, G. & DECARLI PERAZZA, M. 2002.- Addendum a «Il genere *Epipactis* ZINN (Orchidaceae) in Trentino». *J. Eur. Orch.* 34: 543-574.
- PERKO, M.L. 2004.- Die Orchideen Kärntens. Heimische Arten. Ikonographie, Verbreitung, ökologische Ansprüche, Gefährdung und Schutz: 320p. Arge Naturschutz, Klagenfurt.
- PETER, R. 2002.- Die Gattung *Epipactis* in der Schweiz. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 189-251.
- PRESSER, H. 2000.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung: 222p. Ecomed, Landsberg/Lech.
- PRESSER, H. 2002.- Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen, Variabilität - Biotope - Gefährdung. 2. völlig überarbeitete und erweiterte Auflage: 374p. Nikol, Hamburg.
- QUENTIN, P. 1995.- Synopsis des orchidées européennes. Édition no. 2 revue et corrigée. *Calh. Soc. Franç. Orchidophilie* 2: 1-141.
- REICHLING, L. 1955.- Les *Epipactis* de la Flore Luxembourgeoise. *Arch. Inst. Grand-Ducal Luxembourg* NS 22: 123-145.
- REICHLING, L. 1964.- Notes floristiques. Observations faites dans le Grand-Duché de Luxembourg en 1961. *Bull. Soc. Nat. Lux.* 66 ["1961"]: 95-129.
- REICHLING, L. 1970.- Die Gattung *Epipactis* in Luxemburg. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 88-97.
- REINHARD, H.R., GÖLZ, P., PETER, R. & WILDERMUTH, H. 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg (Switzerland).
- REINHARDT, J. 1985.- Bemerkungen zum Vorkommen der *Epipactis leptochila* GODF. und *Epipactis muelleri* GODF. im Di in - eine Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse aus den Jahren 1979-1984. *Mitt. Arbeitskr. Heim. Orch. DDR.* 14: 70-75.

- REINHARDT, J. & RICHTER, R. 2004.- Bemerkungen zur Variabilität der Übersehenen Stendelwurz – *Epipactis neglecta* (KÜMPEL) KÜMPEL – in Nordwest- und Nordthüringen (Orchidaceae). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 20 (2) [“2003”]: 97-113.
- REINHARDT, J. & RICHTER, R. 2006.- Bemerkungen zur Variabilität der Schmallippen Stendelwurz – *Epipactis leptochila* subsp. *leptochila* (GODFREY) GODFREY – in Nordwest- und Nordthüringen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 22 (2) [“2005”]: 78-95.
- RIDDELSDELL, H.J., HEDLEY, G.W. & PRICE, W.R. [eds] 1948.- Flora of Gloucestershire: 892p + 60 pl. Arbroath, Bristol.
- ROBATSCH, K. 1988.- *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. subsp. *leptochila* und *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. subsp. *neglecta* KÜMPEL - zwei Orchideenneufunde für Kärnten. *Carinthia II.* 178: 587-591.
- ROSSINI, A. & QUITADAMO, G. 2008.- *Epipactis leptochila* (GODFREY) GODFREY var. *neglecta* (KÜMPEL) A. GEVALDAN. *CIROS Notizie* n°39: 26-27 + 1 fig.
- ROUSSELLE, T. & ROYER, J.-M. [éds] 1991.- Cartographie des orchidées de la Haute Marne. *L'Orchidophile* 22, suppl. au n°99: 1-41.
- SELL P.D. & MURRELL, G. 1996.- Flora of Great Britain and Ireland: 5 (*Blutomaceae* – *Orchidaceae*). Cambridge University Press, Cambridge.
- SENGHAS, K. 1970.- Übersicht zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Epipactis*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 26-37.
- SQUIRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN R.M., TEBITT, M.C. & HOLLINGSWORTH, M.L. 2002.- Taxonomic complexity and breeding system transitions: conservation genetics of the *Epipactis leptochila* complex (Orchidaceae). *Molecular Ecol.* 11: 1957-1964.
- TAUSCH, F. 1990.- Eine neue Variante des Epichils bei *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 7(2): 71-72.
- TAUSCH, F. 1992.- Bemerkenswerte *Epipactis*-Vorkommen in Niedersachsen, Osthessen und Unterfranken. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 7(2): 111-122.
- TAUSCH, F. 1995.- Beobachtungen an autogamen *Epipactis leptochila* in Hessen und Thüringen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 12(1): 91-101.
- TAUSCH, F. 1997.- Kleistogamie bei *Epipactis neglecta* KÜMPEL. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 14(1): 126-127.
- TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1981.- Quelques observations d'orchidées en Belgique. *Natural. belges* 62: 264-274.
- TLUSKAK, V. & JONGEMEROVA-HLOBILOVA, I. 1990.- Orchideje Bílych Karpat: 128p. Krajské vlastivedné muzeum v Olomouci, Olomouc.
- TYTECA, D. 2001c.- Dimanche 8 juillet: Les *Epipactis* précoces en Lesse-et-Lomme. *Les Barbouillons, Bull. Natural. Haute-Lesse* 201: 65-68.
- TYTECA, D. 2003.- Orchidées de Lesse et Lomme (Famenne, Belgique): statut actuel et perspectives. *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 34-54.
- TYTECA, D. 2008.- Atlas des Orchidées de Lesse et Lomme: 216p. Ministère de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Série "Faune-Flore-Habitats" n°3, Gembloux.
- TYTECA, D., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 2001.- *Epipactis neglecta* (KÜMPEL) KÜMPEL en Caestienne centrale (Belgique). *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 105-109.
- VIČKO, J., DÍTĚ, D. & KOLNÍK, M. 2003.- Vstavačovitě Slovenska – Orchids of Slovakia: 120p. Zo Szopopk Orchidea, Zvolen
- VÖTH, W. 1972.- *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. in Niederösterreich. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 25: 166.
- VÖTH, W. 1999.- Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. *Stapfia* 65: 1-257.
- WARTMANN, B.A. 2006.- Die Orchideen der Schweiz. Eine Feldführer: 256p. Ed. Sternenvogel, Feldmeilen.
- YOUNG, D.P. 1952.- Studies in the British *Epipactis*. IV. A revision of the *phyllanthes-vectensis-pendula* group. *Watsonia* 2(4): 259-276.
- YOUNG, D.P. 1962.- Studies in the British *Epipactis*. V. *Epipactis leptochila*; with some notes on *E. dumensis* and *E. muelleri*. *Watsonia* 5(3): 127-135.
- YOUNG, D.P. 1970.- Bestimmung und Verbreitung der autogamen *Epipactis*-Arten. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 23: 43-52.
- YOUNG, D.P. & RENZ, J. 1958.- *Epipactis leptochila* (GODF.) GODF. - Its occurrence in Switzerland and its relationship to other *Epipactis* species. *Bauhinia* 1: 151-156.

Complément à la cartographie des orchidées de l'île d'Icaria (Îles égéennes orientales, Grèce)

par Christian BURRI (*) et Pierre DELFORGE (**)

Abstract. BURRI, Ch. & DELFORGE, P. - Further information on the cartography of the orchids of the island of Icaria (East Aegean islands, Greece). In a comprehensive recent survey of the orchids of Icaria (DELFORGE 2012), 31 species were accepted for the island and the rare mentions of *O. oestrifera*, *O. [oestrifera subsp.] brevis*, and *O. scolopax*, made without illustrations, were attributed to scolopaxoid morphs of *O. icariensis*. First author's observation and photographs show that a species of the *O. oestrifera* group, very probably *O. minutula*, was present in the center of Icaria in April 2000. Consequently, 32 orchid species are known from the island. A provisional distribution map of *O. minutula* and a actualized chronological list of orchid mentions for Icaria are provided.

Key-Words: Flora of Greece, flora of East Aegean, flora of Icaria; Orchidaceae, *Ophrys oestrifera* species group, *Ophrys minutula*.

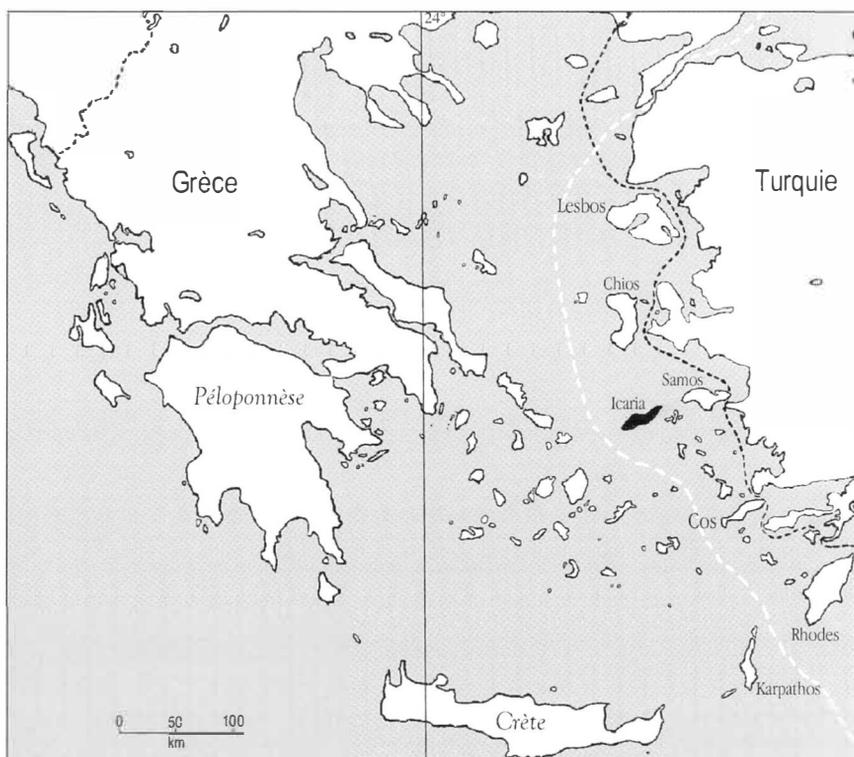
Introduction

Lors de prospections effectuées dans l'île d'Icaria du 15 au 28 mars 2008 par le second auteur, 19 espèces d'Orchidées ont pu être observées et déterminées, dont 5 n'avaient pas été signalées jusqu'alors de l'île. Les résultats de ces prospections ont récemment été détaillés (DELFORGE 2012), accompagnés d'une compilation de déterminations de dépôts d'herbier et d'observations d'Orchidées déjà publiées pour l'île (RECHINGER 1943; DAVIS 1984; BAUMANN & BAUMANN 1990, 1991; HIRTH & SPAETH 1990; CHRISTODOULAKIS 1996; HERTEL & HERTEL 2005). Cette compilation tenait compte aussi d'informations non publiées qui provenaient de prospections dans l'île du premier auteur et de ses collègues [24 avril au 5 mai 2000; WALDBURGER et al. 2000 (MS)], de H. KRETZSCHMAR (9 au 14 avril 2004; in litt. PD), ainsi que de K. KREUTZ et W. VAN DEN BUSSCHE [5 avril 2005, VAN DEN BUSSCHE 2005 (MS) in litt. PD].

(*) Pänatsch 29, 7203 Trimmis, Suisse

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

Manuscrit déposé le 22.IV.2013, accepté le 2.VIII.2013.



Carte 1. Situation de l'île d'Icaria dans le bassin égéen. En pointillés blancs, la ligne de Reichenow, qui marque la limite phytogéographique entre les flores européenne et asiatique (REICHINGER 1950; TUTIN et al. 1993; STRID 1996).

L'intégration des mentions anciennes et leur localisation dans un travail de synthèse sur la flore orchidéenne d'une île ou d'une région se heurte toujours à de nombreuses difficultés, principalement du fait des progrès récents de la systématique des Orchidées, en particulier dans le genre *Ophrys*. En l'occurrence, que recouvrent en effet, dans le bassin égéen oriental en général et à Icaria en particulier, les mentions anciennes d'*O. fusca* ou d'*O. fuciflora* par exemple, si l'on tient compte des apports taxonomiques récents qui concernent le genre *Ophrys* en Grèce et en Anatolie occidentale, apports résumés notamment par DELFORGE (2005, 2006), DELFORGE et SALIARIS (2007) ou encore ANTONOPOULOS (2009) ?

Parmi les espèces mentionnées plus ou moins anciennement d'Icaria, la plupart de celles du complexe d'*Ophrys fuciflora*, signalées sous les noms d'*O. brevis*, *O. fuciflora*, *O. holosericea*, *O. oestrifera* ou encore *O. scolopax*, sont problématiques. En effet, ces noms désignent des taxons qui n'appartiennent vraisemblablement pas à la flore égéenne (voir, par exemple, DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2004, 2009; DELFORGE & SALIARIS 2007;

PAULLUS 2007; DEVILLERS et al. 2010). Une partie de ces mentions ont cependant été mieux comprises avec la description, par HIRTH et SPAETH (1990), d'*O. icariensis*, espèce vraisemblablement hybridogène et stabilisée, mêlant les caractères d'*O. ferrum-equinum* et d'un taxon, non déterminé, du groupe d'*O. oestrifera*. Avant 1990, *O. icariensis* avait en effet été signalé à Icaria sous différents noms, notamment *O. fuciflora* et *O. oestrifera* (cf., par exemple, RECHINGER 1943; DAVIS 1984; CHRISTODOULAKIS 1996 et tabl. 1 in hoc op.).

Les prospections du second auteur en mars 2008 ont été faites trop tôt en saison pour voir en fleurs ou même en boutons la plupart des espèces égéennes du groupe d'*Ophrys oestrifera*, dont beaucoup sont de floraison tardive. De plus, sur des sites où *O. oestrifera* (subsp. *oestrifera*), *O. [oestrifera subsp.] brevimifera* ou *O. scolopax* avaient été signalés, ne fleurissaient en mars 2008 qu'*O. icariensis*, dont certains individus, au labelle nettement scolopaxoïde, exprimaient très fortement l'apport d'*O. oestrifera* s.l. dans leur morphologie (DELFORGE 2012: 226). D'où la conclusion trop peu nuancée: «L'événement de spéciation qui a abouti à Icaria, peut-être par hybridation, à la naissance d'*O. icariensis* a absorbé totalement ses parents putatifs et [...] les mentions d'*O. spruneri*, *O. ferrum-equinum*, *O. fuciflora*, *O. holoserica*, *O. oestrifera*, *O. [oestrifera subsp.] brevimifera* et *O. scolopax*, faites pour l'île, concernent toutes *O. icariensis*. Ces espèces ne font pas (plus ?) partie de la flore d'Icaria» (ibid.: 227).

Présence documentée d'une espèce du groupe d'*Ophrys oestrifera* à Icaria

Afin d'actualiser la détermination des photographies d'Orchidées qu'il avait prises à Icaria en 2000, le premier auteur a lu très attentivement la synthèse du second auteur (DELFORGE 2012). Il s'est aperçu qu'il avait photographié en 2000, dans la partie centrale de l'île, 3 individus d'un *Ophrys* du groupe d'*O. oestrifera* (Fig. 1 in hoc op.). Cette observation apparaît sous le nom d'«*Ophrys scolopax* ssp. *oestrifera* (BIEB.) SOO» dans le compte rendu de voyage non publié de WALDBURGER et al. (2000: 22).

La station, visitée le 30 avril 2000, se trouve à mi-chemin entre Xanthi et Ypapanti (Carte 2), à 200 m d'altitude. Elle est constituée d'une phrygana sur marbre avec intercalations de schistes. Les 3 individus, groupés, étaient les seules orchidées présentes sur le site. Ils étaient en fin de floraison. *Ophrys icariensis*, *O. sicula*, *Orchis anatolica* et *Anteriorchis sancta* ont été notés dans la région à ce moment, mais à plus de 1 km de cette station.

Une brève description des fleurs figure dans les notes de terrain et est reprise par WALDBURGER et al. (2000: 22). Il en ressort que les sépales de ces 3 individus mesurent 8-10 (-12) mm de longueur, les pétales possèdent de 1/5 à 1/2 de la longueur des sépales, le labelle mesure 8-12 mm de longueur. Les autres caractères morphologiques décrits très succinctement apparaissent bien sur la photographie (Fig. 1 in hoc op., p. suivante).

Le premier auteur a beaucoup hésité pour identifier précisément ces 3 individus appartenant à un groupe difficile, où les descriptions de taxons égéens



Fig 1. *Ophrys minutula*. Grèce, île d'Icaria, entre Xanthi et Ypapanti, 30 avril 2000.

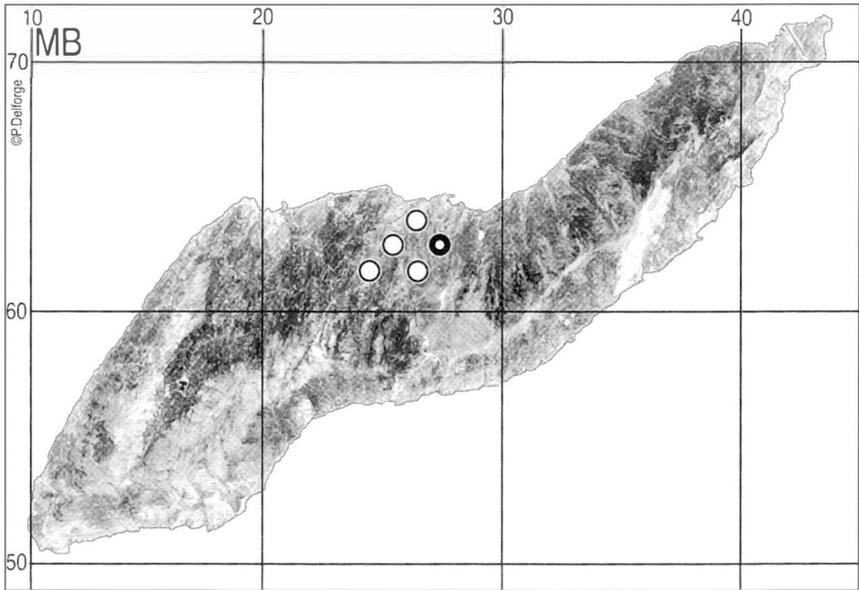
(photo Ch. BURRI)

nouveaux ont été nombreuses ces 15 dernières années. Après avoir utilisé les noms *O. scolopax* subsp. *oestrifera*, *O. [scolopax subsp.] brevis*, *O. cornuta* s.l. et *O. cf. ceto*, il pense, aujourd'hui, que ces plantes représentent plus probablement *O. minutula*, décrit de l'île de Lesbos (GÖLZ & REINHARD 1989) et présent également à Chios (DELFORGE & SALIARIS 2007) et à Samos (DELFORGE 2008), îles voisines d'Icaria. Cette détermination semble bien correspondre à la phénologie et à la morphologie des fleurs vues le 30 avril 2000, telles qu'elles apparaissent sur les photographies. Elle demanderait cependant à être confirmée par un nouvel examen de plantes sur le terrain.

Répartition d'*Ophrys minutula* à Icaria

Les mentions d'*Ophrys oestrifera* s.l., soit *O. oestrifera* subsp. *oestrifera* et *O. oestrifera* subsp. *brevis* (HIRTH & SPAETH 1990; BAUMANN & BAUMANN 1990) ou celles d'*O. scolopax* (KRETZCHMAR in litt. PD) faites à Icaria ne peuvent évidemment pas être attribuées automatiquement à *O. minutula*. Elles ne sont pas illustrées et pourraient appartenir, en tout ou en partie, à d'autres taxons du groupe d'*O. oestrifera* ou à des *O. icariensis* à labelle très scolopaxoïde, comme le second auteur a pu le vérifier sur certains sites en 2008 (DELFORGE 2012).

La carte de répartition présentée ici (Carte 2) reprend donc le pointage (●), équivalent à un cercle de 1 km de diamètre, correspondant au site où



Carte 2. Répartition supposée d'*Ophrys minutula* à Icaria avec une maille de 1 km × 1 km. (Zone 35S, carroyage UTM_{WGS84} de 10 km × 10 km). Les pointages figurés par (O) concernent fort probablement un taxon du groupe d'*O. oestrifera*, mais leur appartenance à *O. minutula* devrait être confirmée.

3 exemplaires d'*Ophrys minutula* ont été vus par le premier auteur le 30 avril 2000. À cette unique localité documentée, nous avons ajouté 4 pointages (O) qui correspondent aux mentions d'*O. oestrifera* et d'*O. scolopax* qui ont été faites sur des sites où *O. icariensis* semble absent, afin d'éviter d'intégrer dans la répartition des localités qui pourraient ne concerner que des *O. icariensis* à labelle scolopaxoïde. Au final, ces pointages, qui sont concentrés dans la partie centrale de l'île, sur des roches alcalines, demandent tous à être vérifiés. La carte 2, présentée ici, doit donc être considérée comme provisoire. Les pointages (O) qui correspondent souvent à des mentions datant de 1990, ont été affectés des corrections nécessaires lorsqu'ils proviennent de sites dont les coordonnées n'ont pas été déterminées sur le terrain, à l'époque, au moyen d'un GPS (voir, à ce sujet, DELFORGE 2012: 179-180).

Actualisation de la liste des orchidées présentes à Icaria

La mention documentée d'*Ophrys minutula*, qui n'apparaît pas dans le travail de synthèse du second auteur (DELFORGE 2012), entraîne une modification des espèces d'Orchidées présentes à Icaria, qui sont actuellement au nombre de 32 et non de 31. Elle entraîne également des modifications dans la liste chronologique des mentions d'Orchidées pour l'île, présentée au tableau 1.

Tableau 1. Liste chronologique actualisée des mentions d'Orchidées pour Icaria

année de récolte	nom	auteur(s) de la récolte	nom dans DELFORGE 2012 (si différent)
1. 1934	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	RECHINGER	<i>Anacamptis pyramidalis</i> var. <i>brachystachys</i>
2.	<i>Limodorum abortivum</i>	RECHINGER	
3.	<i>Ophrys spruneri</i>	RECHINGER	<i>Ophrys icariensis</i>
4.	<i>Orchis anatolica</i>	RECHINGER	
5.	— <i>coriophora</i> var. <i>fragrans</i>	RECHINGER	<i>Anteriorchis fragrans</i>
6.	<i>Serapias cordigera</i> [Agh. Nikolaos]	RECHINGER	
7.	— <i>cordigera</i> [Agh. Kirykos]	RECHINGER	<i>S. orientalis</i> var. <i>carica</i>
8. 1958	<i>Cephalanthera longifolia</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	
	<i>Ophrys ferrum-equinum</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Ophrys icariensis</i>
	— <i>fuciflora</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Ophrys icariensis</i>
9.	— <i>iricolor</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	
10.	— <i>lutea</i> subsp. <i>lutea</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Ophrys phryganae</i>
11.	— <i>mammosa</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	
12.	<i>Orchis laxiflora</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Paludorchis laxiflora</i>
13.	— <i>morio</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Herorchis picta</i> var. <i>caucasica</i>
14.	<i>Serapias vomeracea</i> subsp. <i>laxiflora</i>	RUNEMARK & SNOGERUP	<i>Serapias bergonii</i>
15. 1975	<i>Orchis sancta</i>	TZANOUDAKIS	<i>Anteriorchis sancta</i>
16. 1976	<i>Neotinea macidata</i>	RECHINGER	
17.	<i>Serapias parviflora</i>	RECHINGER	
18. 1988	<i>Spiranthes spiralis</i>	HIRTH & SPAETH	
	<i>Ophrys fusca</i>	HIRTH & SPAETH	<i>Ophrys pelinaea</i> ou <i>O. parosica</i>
19.	— <i>lutea</i> subsp. <i>minor</i>	HIRTH & SPAETH	<i>Ophrys sicula</i>
20.	— <i>tentlediniifera</i> subsp. <i>villosa</i>	HIRTH & SPAETH	<i>Ophrys villosa</i>
21. 1990	— <i>oestrifera</i> subsp. <i>oestrifera</i>	HIRTH & SPAETH	? <i>Ophrys minutula</i>
	— <i>oestrifera</i> subsp. <i>bremifera</i>	BAUMANN & BAUMANN	? <i>Ophrys minutula</i>
22.	<i>Orchis quadripunctata</i>	BAUMANN & BAUMANN	? <i>Orchis xezikiana</i>
24.	— <i>italica</i>	HIRTH & SPAETH	
23.	<i>Barlia robertiana</i>	HIRTH & SPAETH	<i>Himantoglossum robertianum</i>
2000	<i>Ophrys leucadica</i>	BURRI et coll.	<i>Ophrys pelinaea</i> ou <i>O. parosica</i>
	— <i>lutea</i> subsp. <i>nirbeckii</i>	BURRI et coll.	<i>Ophrys sicula</i>
	— <i>scolopax</i> subsp. <i>oestrifera</i>	BURRI et coll.	<i>Ophrys minutula</i>
25. 2002	<i>Comperia comperiana</i>	HERTEL & HERTEL	<i>Himantoglossum comperianum</i>
	<i>Ophrys mesaritica</i>	HERTEL & HERTEL	<i>Ophrys iricolor</i> x <i>O. parosica</i>
	— <i>sitiaca</i> tardif	HERTEL & HERTEL	probablement <i>Ophrys pelinaea</i>
26.	<i>Orchis papilionacea</i> subsp. <i>heroica</i>	HERTEL & HERTEL	<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i>
27. 2004	<i>Aceras anthropophorum</i>	KRETZSCHMAR	<i>Orchis anthropophora</i>
28. 2008	— <i>basilissa</i>	DELFORGE	
29.	— <i>cinereophila</i>	DELFORGE	
30.	— <i>parosica</i> var. <i>parosica</i>	DELFORGE	
31.	— <i>pelinaea</i>	DELFORGE	
32.	— <i>sitiaca</i> s. str.	DELFORGE	

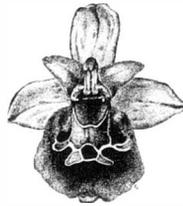
Ophrys minutula et *O. icariensis*

Ophrys minutula, seule espèce du groupe d'*Ophrys oestriifera* paraissant actuellement bien documentée à Icaria, est-il, avec *O. ferrum-equinum*, l'un des deux parents d'*O. icariensis* ? Au stade actuel des connaissances, seules des analyses génétiques permettraient de l'établir. En effet, il est possible que les 3 individus d'*O. minutula* trouvé en avril 2000 par le premier auteur proviennent d'une arrivée récente de graines à Icaria et que l'espèce du groupe d'*O. oestriifera* probablement à l'origine d'*O. icariensis* avec *O. ferrum-equinum* soit un autre taxon, arrivé ou implanté plus anciennement dans l'île et qui aurait été, lui, détecté par nos prédécesseurs ou totalement absorbé, comme *O. ferrum-equinum*, dans les hybridations récurrentes qui ont abouti à la naissance d'*O. icariensis*.

Bibliographie

- ANTONOPoulos, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H. 1990.- Orchideenfunde von der ostägäischen Insel Ikaria (Nördliche Sporaden, Griechenland) *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 730-735.
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H. 1991.-Hybridogene Populationen zwischen *Orchis anatolica* Boiss.und *Orchis quadripunctata* Cyr.ex TEN. in der Ostmediterraneis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 23: 203-242.
- CHRISTODOULAKIS, D. 1996.- The flora of Ikaria (Greece, E Aegean Islands). *Phyton (Austria)* 36: 63-91.
- DAVIS, P.H. [ed.] 1984.- Flora of Turkey and the East Aegean Islands, vol. 8: xxi+632p, 110 cartes, 9 figs. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2008.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.
- DELFORGE, P. 2012.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île d'Icaria (Îles égéennes orientales, Grèce). *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 163-241.
- DELFORGE, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOC, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2010.- Orchids of Lesbos: Distributional and Biogeographical Notes. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 206-245.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004.- Scolopaxoid *Ophrys* of the Adriatic. Diversity and biogeographical context. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 188-234.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1989.- Zur Orchideenflora von Lesbos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 1-87.
- HERTEL, S. & HERTEL, K. 2005.- Orchideenreise durch die Inselwelt der Ostägäis. *J. Eur. Orch.* 37: 419-466.
- HIRTH, M. & SPÄETH, H. 1990.- Beitrag zur Orchideenflora der Insel Ikaria — *Ophrys icariensis*, eine neue *Ophrys*art. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 22: 693-729.
- PAULUS, H.F. 2007.-Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* 20, n.s. 66: 255-294.

- RECHINGER, K.H. 1943.- Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105: 1-924.
- RECHINGER, K.H. 1950.- Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I-III. *Vegetatio* 2: 55-119, 239-308, 365-386.
- STRID, A. 1996.- Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 (B Suppl.): 279 -289.
- TUTIN, T.G., BURGESS, N.A., CHATER, A.O., EDMONDSON, J.R., HEYWOOD, V.H., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., assisted by AKEROYD, J.R. & NEWTON, M.E. 1993.- *Flora Europaea*, ed. 2. vol. 1: XLVI+581p. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, Melbourne.
- VAN DEN BUSSCHIE, W. 2005.- Report field trip Greek Islands 22/03/2005 – 08/04/2005 Kefalonia – Zakynthos – Astypaleia – Lipsi – Patmos – Ikaria – Andros: 26p [MS].
- WALDBURGER, E., BURRI, Ch. & KAUFMANN, W. 2000.- Pflanzenliste Ikaria 24.4-5.5.2000: 37p. [MS].



Pseudophrys du groupe d'*Ophrys lutea*: un aperçu

par Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN(*)

Abstract. DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - *Pseudophrys of the Ophrys lutea group: an overview.* In the course of recent analyses of the *Ophrys* of Rhodes, Lesbos, Cyprus and the Cyrno-Sardinian continent (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2011b, 2012; DEVILLERS et al. 2010), we have encountered some problems in the placement of species of the *Ophrys lutea* group within a coherent context of related species and in the application of a homogeneous approach to species limits. Several new taxa belonging to this group have been discovered since the last revisions based explicitly on a phylogenetic or biological species concept (PAULUS 1988, 2001; DELFORGE 1994a, 2005; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000a). We have thus endeavoured to assemble documents that can contribute to the understanding of the group and to examine them from a phylogenetic species concept point of view. The note summarises our observations. The limits of the group of *Ophrys lutea* are re-defined, taking into account the problems of placing the taxa that have previously been associated with the assemblage called the "*O. subfusca* group". Two new taxa are formally named: *Ophrys hellenica* and *Ophrys sicula* var. *transadriatica*, and a change of status is made, *Ophrys quarteirae* (KREUTZ, M.R. LOWE & WÜCHERPFENNIG) P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN.

Key Words: Orchidaceae, *Ophrys*, *O. lutea*, *O. phryganae*, *O. galilaea*, *O. sicula*, *O. melena*, *O. corsica*, *O. lepida*, *O. liveranii*, *O. quarteirae*, *O. praemelena*, *O. heracleotica*, *O. subfusca*, *O. battandieri*, *O. aspea*, *O. numida*, *O. carpitana*, *O. lucentina*, *O. laurensis*, *O. flammeola*, *O. archimedeae*, *Ophrys hellenica* sp. nov., *Ophrys sicula* var. *transadriatica* var. nov., *Ophrys quarteirae* comb. nov. et stat. nov., Mediterranean basin, Greece, Croatia, Hvar, Sicily, Iberian peninsula, North Africa, biogeography, distribution, dispersal, phylogeny, speciation, nomenclature, phylogenetic species concept, integrated species concept.

Introduction

Lors d'analyses récentes des *Ophrys* de Rhodes, de Lesbos, de Chypre et du continent cyrno-sarde (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2011b, 2012; DEVILLERS et al. 2010), nous avons éprouvé quelques difficultés à situer les espèces du groupe d'*Ophrys lutea* que nous avons rencontrées dans un contexte cohérent d'espèces affines et à appliquer une approche homogène

(*) Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique
Section de Biologie de la Conservation
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
E-mail: j.a.p.devillers.terschuren@skynet.be

Manuscrit déposé le 31.VII.2013, accepté le 25.X.2013.

Les Naturalistes belges, 2013, 94, hors-série - spécial Orchidées n°26 [ISSN: 0028-0801]: 115-164

des limites d'espèces. En effet, depuis les dernières révisions du groupe explicitement basées sur un concept phylogénétique ou biologique de l'espèce (PAULUS 1988, 2001; DELFORGE 1994A, 2005; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000A), plusieurs nouveaux taxons ont été découverts dans le groupe ou dans les groupes adjacents, de nombreux documents illustrant le spectre de variation de taxons connus ont été publiés et diverses vues sur la complexité du groupe ont été exprimées. Nous avons donc entrepris de rassembler les informations dispersées qui peuvent contribuer à la compréhension du groupe et de les examiner sous l'angle d'un concept phylogénétique de l'espèce. Cette note résume nos observations. Elle n'est qu'une étape vers une analyse plus détaillée, basée sur une expérience de terrain, et ne considère que brièvement les espèces qui n'entrent pas directement en considération pour la détermination et la délimitation des plantes de Chypre et de l'Égée orientale.

Matériel et méthodes

Des populations appartenant à 15 espèces du groupe ont été observées au cours de déplacements effectués sur le territoire européen et nord-africain de 1977 à 2012. Ont été inclus, en particulier, la France méditerranéenne en avril 1981, 1984, 1986, 1991, 1992, 1993, 2000, 2001, 2003, 2005, 2006, 2007, en mai 1986, en février 1993, la péninsule Ibérique en juin 1987, en avril 1988 et 1994, le Maroc en avril 1994, la Tunisie en avril 1993, 1999 et en mars 2002, Chypre en mars 2012, la Crète en avril 1989, Rhodes en avril 2009, Samos en avril 2008, Lesbos en avril 1990 et 2010, la Grèce continentale en mai 1985, en avril 1987, 1989, 1990, 1995, en mai 2008, Céphalonie en mars 1989, Corfou en avril 1990, la Croatie en avril 2002, l'Italie péninsulaire en avril 1985, 1986, 1989, 1990, 1995, 1997, 2000, 2001, en mai 1985, en mars 1989, la Sicile en avril 1986, la Sardaigne en avril 1985, 1986, 1992, en mai 2011, la Corse en avril 1984, 1985, 1991, 1992, en mai 1986. Les plantes étudiées ont été photographiées, à partir de 2008, au moyen d'un appareil digital EOS 400D équipé d'un objectif CANON AF 100mm f 2,8 macro et d'un flash annulaire CANON MR-14EX (format JPEG haute résolution). Jusqu'à 2007, elles ont été photographiées sur pellicule KODACHROME 64, KODACHROME 200 ou FUJICHROME 200, au moyen d'un boîtier PENTAX LX pourvu d'un objectif SMC PENTAX M 50 mm macro, de bagues d'allonge et d'un flash annulaire PENTAX AF O80C, ou de boîtiers CANON EOS 1, EOS 5, EOS 100 et EOS 33, pourvus d'un objectif CANON AF 100 mm f 2,8 macro et d'un flash annulaire CANON ML-3 ou MR-14EX, ou d'objectifs CANON AF 75-300 mm et AF 35-80 mm. Un certain nombre de fleurs ont été prélevées pour examen en herbier. Ce sont surtout les caractères qualitatifs des taxons qui ont été examinés en détail pour cette note. Ils ont été comparés au moyen de photographies à haute résolution des spécimens, prises soit en lumière directe, soit par transparence (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009). Lorsque des ordres de grandeur étaient utiles pour situer les dimensions et les proportions du labelle, trois grandeurs ont été considérées, la longueur axiale du labelle, sa largeur et l'angle à la base des bords externes du labelle. Ces grandeurs, mesurées sur des spécimens étalés et séchés, sont définies comme dans une synthèse précédente (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 276): en particulier, la longueur du labelle est la distance qui sépare, le long de l'axe du labelle, le sommet de l'échancre de la gorge et l'intersection entre l'axe et le segment joignant les extrémités du lobe central; la largeur est la plus grande dimension obtenue perpendiculairement à l'axe. En outre, des spécimens critiques du groupe d'*O. lutea* ont été examinés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (P), du Royal Botanic Gardens, Kew (K), du Royal Botanical Gardens, Edinburgh (E), de l'Herbarium Berolinense, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (B), du Jany Renz Herbarium, Bale (RENZ HB), de l'Herbarium du Museum d'Histoire Naturelle de Vienne (W), de l'Herbarium de l'Université de Vienne (WU), de l'Herbarium du Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (STU), de l'Herbarium de la Botanische Staatssammlung Muenchen, Munich (M), de l'Herbarium Haussknecht, Jena (JE), de l'Herbarium de l'Université de Zurich (Z). Il a

rarement été possible de les mesurer selon la même méthode. À défaut, nous avons essayé d'obtenir une estimation de la taille du labelle en évaluant le paramètre décrit dans une précédente analyse des *Euophrys* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2004), à savoir la distance, mesurée à la surface supérieure du labelle, entre l'avant de la cavité stigmatique et l'extrémité du labelle; nous avons indiqué, dans la référence citée, les limitations et imprécisions de l'usage de ce paramètre. Les spécimens ont été photographiés soit au moyen des boîtiers SLR cités plus haut, avec objectif macro et flash annulaire, soit au moyen d'appareils digitaux NIKON Coolpix 995 puis NIKON Coolpix 4600 (résolution "normale", mode macro, format JPEG).

Concept d'espèce

Comme dans nos précédentes analyses du genre *Ophrys* (e.g. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2004, 2009, 2012, 2013A, B), nous nous inscrivons dans un concept unifié de l'espèce, considérant qu'être un segment de lignage qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique (SIMPSON 1961: 153; DE QUEIROZ 2005A, 2005B) est la seule propriété nécessaire des espèces. Nous adoptons comme critère d'indépendance évolutive ceux qui sous-tendent le concept d'espèce phylogénétique tel que proposé par, en particulier, CRACRAFT (1983, 1987, 1989) et GROVES et GRUBB (2011). Nous identifions donc comme espèces des entités qui sont diagnosables et qui sont génétiquement isolées de leurs parents les plus proches ou ne leur sont reliées que par un flux génétique limité. Les raisons de notre préférence pour le concept unifié et la justification de l'inclusion du critère de diagnosabilité ont été brièvement discutées dans les études précédentes et sont développées plus en détail ailleurs dans cette revue (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013).

Le choix de faire coïncider (GRANT 1981) l'espèce taxonomique avec une espèce phylogénétique ou biologique nécessite parfois la création de nouvelles combinaisons pour désigner des entités qui n'ont été nommées qu'à un rang infraspécifique sur la base d'un concept phénétique de l'espèce. Nous l'avons fait lorsque nous disposions d'éléments suffisants. Dans le cas contraire, nous avons utilisé provisoirement des noms de travail (illégitimes) inspirés par la notation extrêmement utile introduite par Wolfgang WUCHERPFENNIG dans ses 'Neue Orchideentaxa', qui met l'accent sur l'épithète de rang le plus bas disponible.

Limites du groupe d'*Ophrys lutea*

Le complexe d'*Ophrys lutea*-*Ophrys fusca*-*Ophrys iricolor* forme un ensemble relativement difficile à subdiviser. En effet, si des groupes cohérents d'espèces s'individualisent facilement, leurs frontières sont souvent incertaines et leurs contours par conséquent difficiles à dessiner. Dans notre analyse d'ensemble du genre *Ophrys* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994) nous avons tenté un premier arrangement de ce complexe en neuf groupes. Ce sont deux de ces groupes, ceux d'*O. lutea* et d'*O. subfusca*, que nous souhaitons revisiter ici.

Nous avons défini le groupe d'*Ophrys lutea* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 319-320, 2000A: 285-286) par:

— l'angle à la base que forment les bords externes des lobes latéraux du labelle avec son axe longitudinal qui excède généralement 45° dans le groupe d'*Ophrys lutea*, alors qu'il est inférieur à 45° dans les groupes traditionnellement rattachés à *O. fusca* ou à *O. iricolor*;

— le rapport de la longueur des sections basales, divergentes, de ces bords externes à la longueur de leurs sections distales, parallèles ou convergentes qui est de l'ordre de l'unité dans le groupe d'*Ophrys lutea* alors que, dans les autres groupes, il est très supérieur à 1;

— le lobe médian du labelle qui est généralement moins massif, moins long, et plus fortement bilobé dans le groupe d'*Ophrys lutea* que dans les autres groupes;

— le rapport entre la largeur du labelle et sa longueur qui est plus grand dans le groupe d'*Ophrys lutea* que dans tous les autres groupes, de l'ordre de 0,95 à 1,20;

— une apparence large et aplatie du labelle, avec des bords étalés dans le plan du labelle, et souvent redressés au dessus de ce plan, des mammosités courtes, arrondies et relativement larges situées de part et d'autre de la gorge, un bord du labelle glabre, souvent jaune, large à très large, et une couronne de longs poils jaunes ou dorés qui entoure la pilosité brune et la sépare du bord glabre du labelle, aucun de ces caractères qualitatifs n'étant toutefois entièrement limité au groupe, ni bien exprimé chez tous ses membres.

Nous avons défini le groupe d'*Ophrys subfusca* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 329-332, 2000A: 285-286) par:

— l'angle à la base que forment les bords externes des lobes latéraux du labelle avec son axe longitudinal, de l'ordre de 45°;

— le rapport de la longueur des sections basales, divergentes, de ces bords externes à la longueur de leurs sections distales, parallèles ou convergentes, de l'ordre de 1 à 2;

— le rapport entre la largeur du labelle et sa longueur, de l'ordre de 0,83 à 0,93, compris entre les rapports caractéristiques du groupe d'*O. lutea* et ceux des groupes traditionnellement associés à *O. fusca*;

— des caractères qualitatifs qui sont intermédiaires entre ceux du groupe d'*O. lutea* et ceux des groupes traditionnellement associés à *O. fusca*; un labelle qui tend à être bombé, les lobes latéraux s'incurvant vers l'intérieur, passant sous le plan du lobe central qui s'étale vers l'avant ou vers le haut; des mammosités courtes, arrondies et relativement larges, situées dans la partie proximale de la macule, très semblables à celles du groupe d'*O. lutea*, et se terminant distalement, comme dans ce groupe, par un changement abrupt de courbure donnant souvent l'impression d'une cassure; une couronne de longs poils jaunes ou dorés qui entoure la pilosité brune comme dans le groupe d'*O. lutea*, mais qui, contrairement à la disposition habituelle

dans ce groupe, s'avance jusqu'aux bords du labelle ou presque, englobant une marge jaune dont la limite interne ne correspond pas à une discontinuité de la pilosité et ne laissant qu'un bord glabre généralement mince et limité vers l'intérieur par une transition souvent progressive à contour irrégulier; une tendance, partagée elle aussi avec le groupe d'*O. lutea*, pour les pétales et le dessous du labelle à être vivement colorés.

Les différences entre les deux groupes retenues dans les analyses précédentes se résument à des paramètres numériques liés à la forme du labelle, avec des fourchettes de valeurs apparemment distinctes mais contiguës, et à trois paramètres qualitatifs, la cambrure axiale et latérale du labelle, le port de ses lobes et l'extension de la couronne de pilosité jaune ou dorée qui le décore. Ce dernier caractère semblait particulièrement important, puisque la présence même de cette couronne constitue une synapomorphie qui permet de définir les groupes d'*Ophrys lutea* et d'*O. subfusca*, pris ensemble, par rapport à la totalité des autres constituants de la constellation d'*O. iricolor-O. fusca-O. lutea* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 320).

La description de plusieurs nouvelles espèces rattachées à l'un ou à l'autre de ces groupes, en Sicile d'abord, puis sur le continent cyrno-sarde, dans la péninsule ibérique et en Grèce a élargi, explicitement ou implicitement, le spectre de variation des caractères supposés distinctifs entre les deux groupes au point d'estomper fortement leurs frontières. Surtout, ces descriptions ont mis en évidence davantage de taxons qui correspondent par certains de leurs caractères à l'un des groupes, mais pas par tous. Elles ont renforcé l'impression, déjà exprimée (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A: 294), que «vérifier l'appartenance d'espèces au groupe d'*O. subfusca* était compliqué par la nature fondamentalement intermédiaire entre les attributs du groupe d'*Ophrys lutea* et ceux du groupe d'*Ophrys fusca* des caractères que partagent globalement les espèces du groupe connues jusqu'ici et qui s'expriment par des combinaisons différentes chez chacune d'entre elles».

Dix espèces et "sous-espèces" ont été décrites après nos synthèses de 1994 et 2000 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000A, B) ou n'y avaient pas été incluses, trois en Sicile, trois sur le sous-continent cyrno-sarde, deux dans la péninsule ibérique, deux en Grèce (MELKI & GENIEZ 1992; DELFORGE 1999, 2000; FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 2002; GRASSO & ORRU 2004, 2005; MOINGEON & MOINGEON 2005; KREUTZ et al. 2007; HERTEL & PRESSER 2010; ANTONOPOULOS et al. 2010). Les trois espèces siciliennes, *Ophrys laurensis*, *O. archimedeae* et *O. flammeola*, ont été rattachées au groupe d'*O. subfusca* dès leur première description détaillée (DELFORGE 2000). Le port des lobes du labelle, le rapport de la largeur à la longueur de celui-ci et l'angle formé à la base par ses côtés, de l'ordre de 45°, justifiaient bien ce choix. Par contre, les descriptions mentionnent explicitement un bord glabre sur tout le pourtour du labelle, sans doute étroit et irrégulier pour deux d'entre eux, mais tranchant néanmoins avec des zones porteuses de pilosité, en contradiction avec la principale caractéristique discriminante du groupe d'*O. subfusca*. DELFORGE (2001B) a observé par ailleurs que la position que prenait le pollinisateur sur le labelle d'*O. laurensis* était exactement celle qu'il prend sur les labelles des espèces

du groupe d'*O. lutea* s. str. Parmi les trois espèces cyrno-sardes, *O. corsica* a été décrit d'emblée dans le groupe d'*O. lutea* (FOELSCHE & FOELSCHE 2002) et s'y inscrit tout à fait. Nous avons d'ailleurs tenu compte dans la synthèse de 1994 de ce taxon que nous connaissions bien et dont nous regrettons qu'il ne soit pas nommé, une lacune que nous avons été heureux de voir combler par FOELSCHE et FOELSCHE (op. cit.). Les deux autres taxons, *O. lepida* et *O. [subfusca subsp.] liveranii*, ont été décrits dans le groupe d'*O. subfusca* (GRASSO & ORRU 2004, 2005; MOINGEON & MOINGEON 2005), auquel il se rattachait par plusieurs traits. Le port des lobes du labelle et l'angle à la base de ses côtés ne sont toutefois pas entièrement caractéristiques et la présence d'un très large bord glabre chez *O. lepida* est peu compatible avec cette affiliation. Des deux espèces ibériques, la première, *O. luentina*, fut lors de sa description, explicitement exclue du groupe d'*O. subfusca*, dont elle paraissait ne pas présenter les caractéristiques essentielles (DELFORGE 1999). Plus tard, elle y est néanmoins incluse (DELFORGE 2001A, 2004, 2005). Pour le deuxième taxon, *O. [lutea subsp.] quarteirae*, ses descripteurs indiquent qu'il appartient clairement («eindeutig») au groupe d'*O. lutea* (KREUTZ et al. 2007), dont il a en effet les caractères, sauf, apparemment, l'angle à la base des côtés du labelle, et ils le décrivent comme sous-espèce d'*O. lutea*. Plus tard, toutefois, l'un de ces descripteurs (LOWE 2011) en fait une sous-espèce d'*O. "murbeckii"* dans le groupe d'*O. subfusca*. Les deux espèces grecques, *O. praemelena* et *O. heracleotica*, sont décrites dans le groupe d'*O. lutea* et considérées comme très voisines d'*O. melena*. Les proportions et la cambrure du labelle sont toutefois tout à fait aberrantes pour le groupe et l'ornementation du labelle étend encore plus loin des limites qu'*O. melena* étirait déjà. Ces difficultés, hésitations et contradictions, ont remis en lumière le fait que les caractères sur lesquels nous avons fondé le groupe d'*O. subfusca* ne sont totalement exprimés, parmi les espèces déjà incluses dans le groupe, que chez *O. battandieri* et *O. aspea* et qu'ils sont plus atténués chez *O. numida* et chez le taxon auquel nous avons essayé d'appliquer le nom d'*O. subfusca* (voir ci-dessous).

Ces considérations nous amènent à penser que les limites que nous avons proposées pour les groupes d'*Ophrys lutea* et d'*O. subfusca* ne sont pas satisfaisantes et ne définissent pas des groupes monophylétiques. Il nous semble préférable d'unir les deux groupes, en attendant de pouvoir avancer des divisions mieux étayées. Ainsi élargi, le groupe d'*O. lutea* est défini notamment par une ornementation du labelle très constante dans sa disposition et ne variant d'espèce à espèce que par l'expression et l'importance relative de ses composantes. Le labelle porte une macule bilobée centrale bleuâtre, en partie subglabre ou recouverte d'une pilosité courte à très courte. Cette macule englobe à la base des mammosités arrondies et courtes, souvent délimitées distalement par une ligne de cassure. La macule est entourée par une zone de pilosité plus longue, formée de poils bruns, plus ou moins mêlés à des poils jaunes, à des poils blancs, ou à des poils bicolores. La base de cette pilosité est plus ou moins uniformément pigmentée, parfois seulement vers ses bords externes. La largeur de la zone brune le long des côtés de la macule est variable, comme le sont la netteté, la régularité et la nature de ses transitions vers la macule d'un côté, vers les zones externes de l'autre. Une couronne de poils jaunes ou jaunes et blancs entoure toujours la zone brune, une

caractéristique qui semble exclusive du groupe et qui permet de le définir. Très souvent, cette zone de pilosité jaune est formée de deux bandes. La bande interne part des épaulements et borde étroitement le fuseau central, jusqu'à la région apicale. Elle est formée de poils blancs dressés sur les épaulements. Au-delà elle peut être très distincte, formée de poils blanchâtres, jaunâtres ou couleur paille, ou se mêler aux zones adjacentes, n'apparaissant parfois que comme une zone de transition qui devient peu distincte. La zone externe est formée de poils jaunes, courts et dressés ou longs et, en partie au moins, appliqués sur la surface. Cette zone externe est souvent très large. Elle peut, dans de rares cas, s'étendre jusqu'au bord du labelle. Le plus souvent, elle fait place avant celui-ci à un bord glabre plus ou moins large. La transition entre les deux zones est souvent graduelle et difficile à déceler sans examen détaillé.

Les chapitres suivants passent en revue les espèces qui forment le groupe. Un certain nombre d'espèces appartenant à d'autres ensembles ont parfois été associées au groupe, particulièrement à l'ancien "groupe d'*Ophrys subfusca*", sur la seule base de critères qui relèvent de la ressemblance superficielle globale, comme la présence d'un bord jaune important, sans qu'aucun caractère discriminant du groupe d'*O. lutea*-*O. subfusca* ne soit présent. Ces espèces ne sont pas discutées ici. Dans l'ensemble de la section *Pseudophrys* les affinités entre groupes sont généralement difficiles à déceler. C'est toutefois avec le groupe d'*O. obaesa* que le groupe d'*O. lutea* paraît présenter le plus de similitudes. Celles-ci se marquent particulièrement dans la forme des mammosités basales et dans leur interaction avec la disposition de la macule.

Ophrys lutea et ses alliés

Populations ibériques, françaises, italiques, siciliennes, *Ophrys lutea* s. str.

Ophrys lutea CAVANILLES est connu depuis très longtemps. Il a été décrit par CAVANILLES (1793:46, pl.160) sur la base de spécimens récoltés près d'Albaida, dans la région de Valence en Espagne. La description et la planche qui l'accompagne, dessinée par CAVANILLES lui-même, ne laissent aucun doute sur son appartenance à l'espèce que nous connaissons sous ce nom. La feuille d'herbier dont les annotations correspondent à la description (MA-CAV 476034) porte un échantillon qui paraît composite, mais un lectotype adéquat a été choisi sur cette feuille en 1972 par F. BELLOT et M.E. RON et formellement désigné par VAZQUEZ (2008: 714). L'aire de distribution jointive ou plus ou moins jointive de l'espèce comprend les régions méditerranéennes et subméditerranéennes de la péninsule ibérique, de France, de la péninsule italique et de Sicile.

Nous avons détaillé précédemment les caractères de structure, de port et de décoration du labelle d'*Ophrys lutea* dans son aire continue (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 320). Nous répétons ici cette diagnose de manière à faciliter la comparaison avec les autres taxons. Nous l'avons

amendée lorsque des observations nouvelles le demandent, et surtout parce qu'elle combinait *O. lutea* s. str. avec les populations africaines et grecques discutées plus loin. *O. lutea* est une espèce à grandes fleurs (longueur axiale de 9 mm à 11,5 mm), particulièrement "large d'épaules", avec un angle à la base des bords externes du labelle habituellement très supérieur à 45°, le plus souvent de l'ordre de 60° à 70°, et un rapport de la largeur à la longueur du labelle de 0,9 à 1,1. Le labelle est le plus souvent très genouillé à la base, ce qui lui donne un port pendante. Il est orné d'un fuseau central allongé et relativement étroit, avec des bords latéraux peu convexes dans leur partie centrale, formé par une zone de pilosité brune encadrant une macule gris bleu ou argentée. La macule, qui englobe les mammosités courtes et arrondies de la base du labelle, porte une pilosité courte, presque rase. La zone qui l'entoure, uniformément pigmentée, est couverte d'une pilosité brune, régulière et généralement ordonnée, dense, mi-longue. Le passage de la pilosité courte de la macule à la pilosité plus longue du labelle est généralement progressif, sans qu'il y ait de limite précise coïncidant avec le bord de la macule. En dépit de la progressivité des changements de longueur de poils, la démarcation de couleur entre les zones brunes et bleutées d'une part, brune et jaune d'autre part, est nette et régulière. Le fuseau central est entouré d'une couronne de poils jaunes longs, fins et soyeux, ne contrastant pas avec leur support, sur lequel ils sont souvent couchés, de sorte qu'ils sont difficiles à voir sur la plante vivante ou sur les macrophotographies; leur présence se traduit d'habitude sur ces dernières par une bande d'un jaune un peu plus intense occupant la partie interne du bord. Ils sont par contre très évidents sur les spécimens séchés. Le bord glabre du labelle est extrêmement large et souvent d'un jaune très vif. L'échancrure en V de la gorge est relativement profonde et porte une pilosité blanche bien développée, parfois prolongée dans un sillon court s'avançant entre les mammosités de la base de la macule. La base du labelle porte en outre deux étroites bandes de pilosité blanche qui descendent de part et d'autre de la pilosité brune. Elles sont parfois courtes, limitées aux épaulements, mais le plus souvent elles se prolongent tout le long de la pilosité brune par une bande plus étroite, plus irrégulière, moins visible, de poils blancs ou jaunâtre clair qui se mêlent en partie aux poils bruns du centre, en partie aux poils jaunes de la périphérie.

Ophrys lutea est dans l'ensemble peu variable dans son aire de distribution ibérique, française et italo-sicilienne. Des plantes présentant une forme de labelle très particulière, beaucoup plus allongée, apparaissent ici et là. Outre la forme du labelle, elles présentent souvent aussi un allongement de la macule et une plus nette différenciation des bandes latérales de poils blancs qui restent faciles à distinguer sur toute leur longueur. Nous les avons vues au Portugal, dans la Serra da Arrábida, en France, dans les Causses, dans les Corbières et dans les régions avoisinantes, mais toujours par pieds isolés parmi de nombreux individus de port habituel. Elles ont été décrites d'Extrémadoure sous le nom d'*O. lutea* var. *speculissima* (VAZQUEZ 2008: 706). Elles représentent probablement un morphe d'*O. lutea*, mais leur statut devrait être étudié davantage.

Dans une partie de l'aire française d'*Ophrys lutea*, des plantes à petites fleurs sont communes. Nous avons observé pendant plusieurs années (1981-2001) des populations nombreuses et pures de ces plantes (longueur axiale de 9 mm, avec une largeur de 9 mm, à 11,5 mm, avec une largeur de 10,5 mm) dans le massif provençal de l'Estaque (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Tous leurs caractères de structure, et en particulier, la forme du fuseau brun central du labelle, la longueur et l'ordonnement de la pilosité du labelle et de la macule, la disposition de la pilosité gulaire, les rattachent indubitablement à *O. lutea*. Nous avons vu des plantes semblables dans le massif de la Clape, mais plus mélangées à des plantes à grandes fleurs. Nous les avons vues aussi dans les collines du Gard et de l'Hérault, aux confins sud-orientaux du Massif central. Là, des colonies homogènes des deux types étaient présentes, à proximité beaucoup plus grande les unes des autres que dans l'Estaque. Des plantes à petites fleurs avaient été précédemment signalées, en grandes colonies et en l'absence de plantes à grandes fleurs, dans la région d'Hyères par RUPPERT (1926). Il avait noté qu'elles n'appartenaient vraisemblablement pas à *O. sicula*. PAULUS et GACK (1999) ont étudié ces plantes dans la région d'Hyères et ont vérifié qu'elles attiraient le même pollinisateur que les *O. lutea* à grandes fleurs. LEMOINE et LEWIN (1998) ont signalé ces plantes à petites fleurs dans le Tarn-et-Garonne, les Pyrénées Orientales et l'Aude. Les relations entre les deux entités ne nous semblent pas élucidées et demandent des études de terrain plus approfondies. La sculpture et l'ornementation du labelle des plantes à petites fleurs sont en tout cas exactement celles d'*O. lutea*, pas celles, discutées plus loin, d'*O. corsica*, une espèce dont on pourrait être tenté, sur base des dimensions du labelle, de les rapprocher. L'angle à la base des bords du labelle peut être, comme noté par LEMOINE et LEWIN (1998), plus faible que chez les plantes à grandes fleurs, mais la différence n'est pas constante.

En dehors de l'aire jointive à laquelle appartient le type d'*Ophrys lutea*, des populations que l'on rattache à l'espèce se trouvent en Afrique du Nord, aux Baléares (BENISTON & BENISTON 1999, GALAN CELA & GAMARRA 2003), à Malte (BARTOLO et al. 2001, MIFSUD & LEWIS 2011), dans les Cyclades (DELFORGE 1995, 1997) et dans la péninsule hellénique. Nous ne connaissons pas les plantes des Baléares, de Malte et des Cyclades et n'avons pas vu de spécimens d'herbier. Les deux autres populations sont discutées dans les chapitres qui suivent. Lorsque leurs dimensions ou proportions sont comparées à celles des populations européennes sud-occidentales, les plantes de type "*speculissima*" et les plantes à petites fleurs sont exclues de l'échantillon de ces dernières.

Populations nord-africaines, *Ophrys glabra*

Les plantes d'Afrique du Nord, que nous avons observées dans plusieurs massifs tunisiens, ne diffèrent pas des plantes européennes par la longueur absolue du labelle. Les proportions du labelle sont un peu différentes; le rapport de la largeur à la longueur du labelle est légèrement supérieur à l'unité en moyenne chez les plantes africaines, inférieur chez les plantes euro-

peénnes, une différence qui n'est toutefois pas diagnostique. La forme du labelle est plus caractéristique. L'angle à la base des bords externes du labelle est généralement beaucoup plus grand, le plus souvent de l'ordre de 80° à 90°. Les sinus qui séparent les lobes du labelle sont plus larges, moins aigus, spatulés. Ces deux traits donnent au labelle étalé un aspect souvent très particulier, avec des «épaules» très larges et des lobes latéraux en faucille. L'ornementation du labelle est globalement la même que pour les plantes européennes. Le bord glabre est toutefois plus large par rapport à la largeur de la couronne de poils jaunes. Les bandes de pilosité blanche qui descendent de part et d'autre de la pilosité brune à la base du labelle sont plus larges et presque toujours limitées aux épaulements; elles s'ouvrent souvent en éventail pour atteindre la limite entre pilosité jaune et bord glabre. Ces caractères sont peut-être suffisants pour rendre les entités africaines et européennes diagnosables. Nous n'avons toutefois pas vérifié leur persistance dans l'ensemble de leurs aires de distribution respectives et l'Afrique du Nord et la péninsule ibérique sont suffisamment proches pour qu'un flux génétique soit concevable. Si la diagnosabilité peut être confirmée, un nom est disponible pour le taxon nord-africain, *Ophrys glabra* PERSOON (PERSOON 1807: 210; BAUMANN & KÜNKELE 1986: 357).

Populations helléniques, *Ophrys hellenica*

Des plantes à grandes fleurs et labelle genouillé à la base, très similaires à *Ophrys lutea* s. str. fleurissent, généralement en petit nombre, dans une grande partie de la péninsule hellénique (e.g. HÖLZINGER et al. 1985, WILLING & WILLING 1985, DELFORGE 1994B, ANTONOPOULOS 2009). Nous les avons vues (Pl. 1) en fleurs dans les derniers jours de mars et la première décade d'avril dans les îles Ioniennes de Corfou et Céphalonie, et dans la troisième décade d'avril et la première décade de mai en Épire (au nord de Kato Mirsini, au sud d'Igoumenitsa), en Étolie (près de Douneika), et en Locride, au bord du golfe d'Eubée (Theologos, 21 avril 1987). À Céphalonie, dans les derniers jours de mars, nous avons vu de grandes stations dans les régions côtières. Les plantes à grandes fleurs étaient généralement en compagnie d'*O. sicula*, parfois en colonies pures. Dans toutes les autres stations ces plantes étaient en compagnie d'*O. sicula* et étaient généralement en petit nombre, toujours inférieur aux effectifs de l'autre espèce. L'Herbier Jany Renz contient 46 exemplaires à grandes fleurs, étiquetés *O. lutea* f. *grandiflora* Terraciano, récoltés dans les îles ioniennes, 33 à Corfou, 11 à Leucade et 2 à Céphalonie. DELFORGE (1994B) signale *O. lutea* à Leucade et à Céphalonie, mais aussi à Ithaque et à Zante. WILLING et WILLING (1985) décrivent sa présence dans le nord-ouest de la Grèce continentale. ANTONOPOULOS (2009) cartographie *O. lutea* en Épire occidentale en Étolie-Acaranie, dans les régions côtières locrido-phocéennes du golfe de Corinthe, en Attique, dans la moitié nord du Péloponnèse et dans la plupart des îles Ioniennes. À sa carte il faut ajouter Zante (DELFORGE 1993, 1994B), l'Eubée (DELFORGE 1995A) et la Locride égéenne, citée plus haut. GÖLZ et REINHARD (1984) étendent sa distribution jusqu'à l'extrême sud de l'Albanie, dans le prolongement de l'aire épirote et corcyrienne.



Planche 1. *Ophrys hellenica* P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN sp. nova, Grèce.

En haut à gauche: Étolie, près de Douneika (loc. typ.), 21.IV.1990; à droite: Locride, près de Theologos, 21.IV.1987. En bas: près de Tzannata, sud de Céphalonie, 28.III.1989; à gauche: détail, mammosités; à droite: en compagnie de 2 *Ophrys sicula* (au-dessus, derrière).

(Photos J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Les plantes grecques rattachées à *Ophrys lutea* ne diffèrent pas substantiellement par les dimensions et les proportions florales des plantes occidentales. Leur labelle est néanmoins plus grand, de presque 20%, avec une longueur axiale moyenne de 12,8 mm (n=21) au lieu de 10,8 mm (n=20) pour les populations africaines et ouest-européennes. Le rapport de la largeur à la longueur du labelle (1,07) ne diffère pas de celui des plantes africaines (1.1). Le labelle a des "épaules larges" avec un angle à la base des bords externes du labelle dont l'intervalle de variation recouvre largement ceux des plantes africaines et des plantes ouest-européennes. Les sinus qui séparent les lobes du labelle sont souvent étroits mais chez quelques individus ils peuvent être très larges. Le labelle est fortement genouillé à la base.

C'est dans l'ornementation du labelle que les plantes helléniques se différencient très nettement des *Ophrys lutea* occidentaux, pris dans leur ensemble. Chez ces plantes helléniques, le fuseau central occupé par la macule et la pilosité brune est plus large, avec des bords latéraux plus convexes dans leur partie centrale et qui très souvent atteignent ou atteignent presque les sinus, et même parfois en englobent le fond. La macule elle-même est plus étroite, de sorte qu'une zone de pilosité brune plus large se forme entre elle et le bord du fuseau. Le fuseau s'avance plus habituellement vers les lobes apicaux, comme chez *O. sicula*. La pilosité brune centrale est plus désordonnée, plus hirsute, et il y a peu de différence de texture entre elle et la couronne de poils jaunes qui l'entoure, de sorte que la frontière entre les deux zones est moins bien définie. La macule des plantes orientales est beaucoup moins évidente que celle des plantes occidentales, contrastant peu avec le fuseau qui l'entoure. Cette différence est marquante aussi bien sur le terrain que sur les spécimens d'herbier, dont la macule est souvent difficile à détecter. Elle provient de ce que la région de pilosité courte, presque rase, est limitée à la partie distale des lobes de la macule. Près de la base du labelle, au contraire, une zone de pilosité uniforme, mi-longue, part des épaules et traverse tout le labelle, englobant les mammosités qui se forment au point de genouillement, la base de la macule, et le creusement central. Cette pilosité est claire à l'extérieur, brune à la base des côtés du fuseau central, bleu terne, violacé ou ardoise sur les mammosités et la base de la macule. Elle est en général saupoudrée de poils blancs, soit en partie, soit dans toute son étendue. Cette pilosité basale est beaucoup plus uniforme et fournie que celle qui peut envahir les mammosités d'*O. lutea*. L'échancre en V de la gorge semble moins profonde; reliée à la pilosité de la base du labelle, elle est souvent prolongée par une cravate large de poils blancs.

Cet ensemble de caractères écarte les populations orientales de celles qui composent *Ophrys lutea* s. str. à un degré au moins égal à celui qui distingue ces populations d'*O. sicula*. Il nous paraît donc approprié de reconnaître aux populations grecques un statut spécifique. Il semble malheureusement qu'aucune épithète n'ait été proposée. *O. lutea* f. *olochela* RENZ (RENZ, 1928: 261, Table LXV, Fig. 2), qui aurait pu être considéré, se rapporte sans ambiguïté à une espèce à petites fleurs (Type dans l'Herbier Jany Renz, n° 231 !). Nous proposons de nommer la plante grecque à grandes fleurs

Ophrys hellenica, un nom qui nous paraît approprié pour une espèce quasi endémique de la Grèce continentale et de ses îles côtières (Annexe 1.1).

La grande taille des fleurs et le genouillement du labelle font évidemment d'*Ophrys hellenica* le pendant oriental d'*O. lutea*. Toutefois le détail de l'ornementation du labelle le rapproche tellement plus des alliés orientaux d'*O. sicula*, et dans une certaine mesure, d'*O. phryganae*, qu'il nous paraît plausible qu'il participe plutôt d'une radiation locale. Sans doute des analyses moléculaires conduites au niveau de résolution atteint par, notamment, PAULUS et SCHLÜTER (2007), SCHLÜTER et al. (2009) et GÖGLER et al. (2009), permettraient-elles de falsifier - ou non - cette hypothèse.

Ophrys sicula, *O. galilaea* et leurs alliés

Populations italo-siciliennes, *Ophrys sicula* s. str.

Ophrys sicula TINEO a été décrit par TINEO (1846: 13-14) sur base de spécimens obtenus près de Palerme. La récolte qui constitue le type se trouve sur une feuille d'herbier conservée au Museo di Storia Naturale, sezione Botanica "F. Parlatore", Università degli Studi di Firenze. Des photos à haute résolution sont disponibles en ligne sur le site du musée. Elles permettent de confirmer, par l'examen de la pilosité du labelle, que le type appartient bien à l'espèce que nous connaissons actuellement sous ce nom, une vérification nécessaire étant donné le nombre d'espèces affines qui ont été décrites récemment de Sicile. L'aire de distribution jointive ou plus ou moins jointive de l'espèce est limitée à la Sicile et à la péninsule italique, au nord jusqu'à la Maremme (DEL PRETE et al. 1993) et au Molise (GRÜNANGER 2001). La plante a souvent, mais toujours erronément, été citée de France ou de la péninsule Ibérique.

Les caractères les plus saillants d'*Ophrys sicula* sont les fleurs de petite taille et le labelle non genouillé, déployé horizontalement. Ce sont ceux qui le distinguent clairement et absolument d'*O. lutea*, souvent sympatrique. Une diagnose plus détaillée des caractères de structure, de port et de décoration du labelle est toutefois nécessaire pour délimiter *O. sicula* par rapport à des espèces affines, sympatriques ou non. Celle qui est proposée ci-dessous, adaptée de notre analyse précédente (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 321), est basée sur des plantes vues en Sicile (région panormitaine, Madonie, Iblei), dans les Pouilles (plateaux et région côtière des Murge, Gargano), et sur la côte toscane (Monte Argentario, Maremme).

Le labelle d'*Ophrys sicula* est plus petit que celui d'*O. lutea* (environ de 10 à 15% en dimensions linéaires, la longueur axiale étant en moyenne de 9,5 mm, pour 11 mm chez *O. lutea*). Le rapport de la largeur du labelle étalé à sa longueur est un peu inférieur à l'unité; l'angle à la base des bords externes du labelle est beaucoup plus faible que chez *O. lutea*, variant entre 30° et 60°, avec une moyenne de 45°. Le labelle n'est pas genouillé et son port est horizontal. Les mammosités de sa base sont bien marquées, quoi que moins évi-

dentes que chez *O. lutea*, du fait de l'absence de courbure de la base. Le fuseau central formé par la pilosité brune et la macule qu'elle encadre est moins allongé que chez *O. lutea*, avec des bords plus convexes, plus parallèles aux bords du labelle, surtout dans la région médiane. La macule centrale paraît glabre, y compris dans la région des mammosités de la base du labelle qu'elle englobe. La limite entre la macule et la zone de pilosité brune qui l'entoure est nette et abrupte. La zone brune du fuseau porte une pilosité brune plus longue que chez *O. lutea*, plus ébouriffée, souvent même laineuse, mêlée de poils jaunes et blancs. Un examen par transparence de spécimens séchés montre que la base de cette pilosité est très peu pigmentée, sauf dans une très étroite bande marginale, développée en forme d'ancre dans la région distale et latéro-distale. Les bandes de pilosité blanche aux côtés de la base du labelle sont semblables à celles d'*O. lutea*, mais elles se prolongent toujours le long du fuseau de pilosité brune par une bande souvent très bien délimitée de poils couleur paille, parfois plus ou moins mêlés de poils orange. Cette bande est occasionnellement étroite et difficile à voir, sauf en semi-profil, habituellement large et évidente. La couronne de pilosité jaune qui lui fait suite est à peine plus large. Elle est formée de poils assez courts et dressés, moins fins que chez *O. lutea*, de sorte qu'ils sont mieux visibles sur le fond jaune. Les limites entre les trois zones, brune, paille et jaune sont parfois irrégulières ou estompées par l'invasion de poils d'une bande dans une autre. Un bord jaune glabre entoure le labelle sur tout son pourtour. Il est en général, mais pas toujours, moins large que chez *O. lutea*, mais néanmoins large par rapport à la couronne de pilosité jaune. La transition entre la couronne de pilosité jaune et le bord glabre est souvent atténuée par le raccourcissement progressif des poils jaunes. Bord jaune et pilosité jaune peuvent être envahis par des zones de coloration brune. C'est généralement le cas dans la partie apicale du lobe central, mais parfois aussi sur les lobes latéraux. L'échancrure de la gorge est un peu moins profonde que chez *O. lutea* et elle porte une pilosité blanche plus limitée et plus dissimulée par la courbure de la cavité stigmatique, parfois prolongée par quelques poils blancs dans le sillon central.

En dehors de l'aire jointive à laquelle appartient le type d'*Ophrys sicula*, des populations que l'on rattache fréquemment à l'espèce occupent diverses entités géographiques plus ou moins isolées, en particulier, la côte et l'archipel dalmates, la Grèce continentale, les îles Ioniennes et l'Eubée, les archipels égéens, les marges continentales anatolienne et levantine et leurs îles associées, Rhodes, la Crète, Chypre et Malte. Il est très probable que plusieurs espèces sont incluses dans cet ensemble très éclaté (cf. PAULUS & SALKOWSKY 2008). Néanmoins, l'habitude d'*O. sicula* et de ses alliés de fleurir en vastes colonies, et leur période de floraison prolongée les rendent certainement plus aptes que d'autres au maintien ultramarin de flux génétiques. Nous n'avons d'expérience que des plantes des îles dalmates, des îles Ioniennes et des régions occidentales de Grèce continentale, des îles continentales d'Egée orientale, de Rhodes, de Crète et de Chypre, et la discussion des chapitres suivants est limitée à celles-ci.

Populations dalmates et helléniques, *Ophrys sicula* var. *transadriatica*

Nous avons vu des représentants d'*Ophrys sicula* s.l. à Hvar dans la troisième décennie d'avril 2002 (Pl. 2.), à Corfou dans la première décennie d'avril 1990, à Céphalonie à la fin de mars 1989, et, en plus petit nombre, en Épire et en Étolie dans la troisième décennie d'avril et les deux premières décennies de mai (1985 - 2008). Les plantes dalmates ont les mêmes proportions de labelle que les plantes italiennes (rapport de la largeur du labelle étalé à sa longueur de 0,98 en moyenne, angle à la base des bords externes du labelle variant entre 38° et 72°, avec une moyenne de 49°). Leur labelle est toutefois nettement plus petite que celle des plantes italiennes (environ de 15% en dimensions linéaires, la longueur axiale étant en moyenne de 8,2 mm, pour 9,5 mm chez les plantes italiennes). La différence de dimensions entre plantes dalmates et plantes italiennes est à peu près du même ordre de grandeur (environ 15%) que celle qui sépare ces dernières d'*O. lutea*. En ce qui concerne l'ornementation du labelle, les plantes dalmates sont très constantes. La disposition d'ensemble de la pilosité et les caractéristiques qualitatives des diverses plages sont semblables à celles des plantes italiennes. Les différences qui existent résident largement dans le détail de leur expression. La macule, glabrescente et délimitée de manière tranchée par rapport à la pilosité brune, est en général plus grande, à la fois plus large et plus longue. Il est possible que ses dimensions absolues soient les mêmes que celles de la macule des plantes italiennes et qu'elle occupe donc plus de place sur un labelle plus petit. Le fuseau de pilosité brune qui encadre la macule est plus réduit, une conséquence directe de l'extension de celle-ci. Il est de teinte plus claire, plus piqué de jaune, foncé seulement sur les bords. La pilosité qu'il porte est plus courte, plus ordonnée et moins dense, surtout dans la partie médiane. Il se termine distalement par une queue d'aronde particulièrement bien dessinée. La bande de pilosité blanche ou paille qui sépare le fuseau de la pilosité jaune est présente mais étroite, et parfois difficile à voir sauf en semi-profil. La pilosité jaune est relativement courte et dressée. Les bords glabres, jaunes, sont relativement étroits et les marges du labelle se relèvent rarement. L'échancre de la gorge est peu profonde.

Les plantes que nous avons vues à Corfou et à Céphalonie sont très semblables aux plantes dalmates et elles ont environ les mêmes dimensions et les mêmes proportions. Nous avons aussi trouvé une ornementation du labelle globalement similaire, et des dimensions et proportions peu différentes pour les plantes, trop peu nombreuses pour constituer un échantillon significatif, que nous avons examinées en Épire et en Étolie.

Il semble exister des différences constantes et significatives entre les plantes à port d'*Ophrys sicula* qui fleurissent des deux côtés de l'Adriatique. Elles méritent probablement une reconnaissance formelle, de manière à clarifier la situation biogéographique. Ces différences portent toutefois surtout sur les dimensions et beaucoup moins sur des caractères qualitatifs. Il n'est pas certain d'autre part, étant donné les distances et les surfaces impliquées, que les deux ensembles ne sont pas reliés par le maintien de flux génétiques. Il nous semble dès lors qu'une différenciation au rang variétal est appropriée. Nous

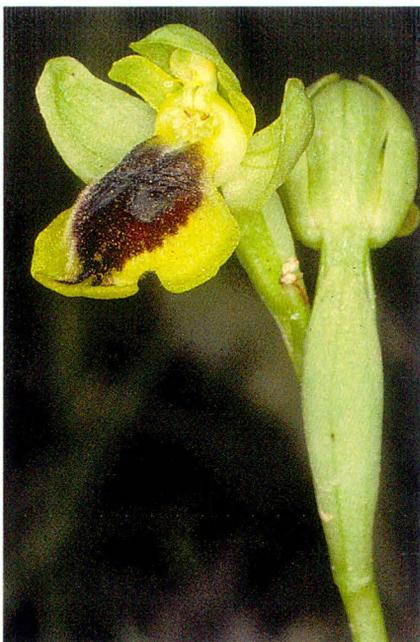


Planche 2. *Ophrys sicula* var. *transadriatica* P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN var. nova,
Hvar, 22.IV.2002.

En haut et en bas à gauche: près de Bogomolje, à l'est de l'île (loc. typ.). En bas à droite:
près de Jelsa, au centre de l'île.

(Photos J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

proposons de nommer les plantes de la péninsule helléno-balkanique *Ophrys sicula* var. *transadriatica* (Annexe 1.1) pour mettre en exergue leurs probables affinités avec les plantes italo-siciliennes plutôt qu'avec les plantes orientales traitées au chapitre suivant. Des analyses florales, provenant de l'archipel dalmate, ont été publiées par GÖLZ et REINHARD (1986).

Populations orientales, *Ophrys galilaea* i.a.

Les plantes ayant le port et les dimensions florales d'*Ophrys sicula* que nous avons vues à Lesbos, à Samos, à Rhodes, en Crète et à Chypre (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009, 2012; DEVILLERS et al. 2010) ne paraissent pas entièrement homogènes en ce qui concerne les dimensions et les proportions du labelle. Les plantes de Lesbos ont de très petites fleurs (longueur axiale de 8 mm en moyenne, soit du même ordre de grandeur que pour les plantes dalmates et ioniennes); les plantes de Samos et de Chypre ont des fleurs un peu plus grandes (longueur axiale de l'ordre de 9 mm en moyenne, intermédiaire entre celle des plantes dalmates et celle des plantes italiennes). Le rapport de la largeur du labelle étalé à sa longueur est toujours un peu plus grand que pour les plantes italiennes et dalmates, mais il varie d'environ 1 pour les plantes de Chypre et de Samos, à 1,07 pour les plantes de Lesbos, une valeur très élevée pour le groupe d'*O. lutea* dans son ensemble (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009). Elles partagent par contre un certain nombre de caractères de forme et d'ornementation du labelle qui les distinguent collectivement des populations italiennes et balkano-helléniques d'*O. sicula*. Leur cavité stigmatique est très aplatie, plus encore que chez *O. sicula*. L'angle à la base des bords externes du labelle est toujours assez grand, avec une moyenne de l'ordre de 60°. Le labelle n'est pas genouillé, mais il porte néanmoins des callosités importantes à la base, plus importantes que chez *O. sicula*. Il est assez fortement convexe, les lobes latéraux s'abaissant à la base, comme chez *O. sicula*, ce qui rend le grand angle à la base et la grande largeur relative du labelle beaucoup moins évidents que chez *O. lutea* ou *O. hellenica*. Toutefois, les bords des lobes latéraux et du lobe central se redressent en général très fortement, une contre-courbure qui peut se présenter chez *O. phryganae*, et plus rarement, chez *O. sicula*, mais de manière moins prononcée et beaucoup moins constante. Ce relèvement des bords contribue à rendre particulièrement marquantes les zones jaunes de ces lobes, qui sont par ailleurs généralement beaucoup plus grandes que chez *O. sicula*. La macule gris-bleu glabrescente est moyenne à grande, tant en largeur qu'en longueur. Elle est habituellement envahie à la base par une pilosité qui englobe les mammosités, comme chez *O. phryganae* et *O. hellenica*, mais qui est toutefois plus courte et plus couchée sur le support. Le fuseau de pilosité brune qui encadre la macule est assez réduit, comme chez *O. sicula* var. *transadriatica*, mais plus uniforme que chez cette dernière. La pilosité qu'il porte est luxuriante, parfois ébouriffée, voire bouclée, parfois plus ordonnée. La bande de pilosité blanche ou paille qui entoure le fuseau est très bien marquée, souvent large, formée de poils ordonnés ou ébouriffés de même longueur que ceux de la zone brune adjacente. Elle se colore parfois dans sa partie médiane ou distale de jaune foncé ou d'orange. Une large plage de pilosité jaune fait suite à cette bande. Elle est particulière-

ment caractéristique des populations discutées ici parce qu'elle est formée de poils peu serrés, longs, appliqués sur le labelle, orientés de manière apparemment désordonnée, souvent sinueux. Cette plage de pilosité occupe une proportion importante du bord jaune, laissant des bords glabres encore larges, mais nettement plus étroits qu'elle. L'échancrure de la gorge est peu profonde, en V assez ouvert, mais elle est souvent prolongée par une ligne de poils blancs qui peut être assez longue dans le sillon qui bissecte la macule.

Ces particularités paraissent suffisantes pour rapprocher les populations égéennes orientales, rhodiennes, cypristes et crétoises et les distinguer des populations italo-siciliennes et adriatico-ioniennes. Elles se retrouvent sur les plantes photographiées sur les côtes de Thrace, d'Anatolie égéenne, de Pamphylie et du golfe d'Alexandrette (KREUTZ 1998; 2003), ainsi qu'en Israël (e.g. SCHOT 2009; BEN TOV 2011; DANIN 2012; Herbarium Renz, collection photographique). Elles se retrouvent aussi sur le type d'*Ophrys galilaea* FLEISCHMANN & BORNMÜLLER décrit à partir de matériel récolté par BORNMÜLLER le 21 avril 1897, «près de Hunin, à 990 m d'altitude» (FLEISCHMANN 1923, type à Berlin !). La localité type, Hunin, est un village transféré du mandat français du Liban au mandat britannique de Palestine en 1924, situé aujourd'hui près de la frontière entre Israël et le Liban, en territoire contesté, et remplacé par le village israélien de Margalioth. *O. galilaea* est donc le nom qui peut être utilisé pour l'ensemble de ces populations.

Il est possible que tel qu'utilisé ici *Ophrys galilaea* recouvre encore plusieurs entités. Les populations de Chypre et surtout de Crète (ou plus d'un taxon existent peut-être), géographiquement très éloignées de celles de la bordure anatolienne et levantine, ont beaucoup de chances d'être indépendantes. Toutefois, outre les caractères détaillés dans la description des chapitres précédents il existe des traits qui, sans être partagés par toutes les plantes, paraissent fréquents dans les populations levantines et se retrouvent à un degré plus ou moins grand dans les autres populations. La principale est la tendance de la macule à être traversée par des lignes longitudinales qui souvent la partitionnent en trois bandes. Cette tendance est très commune à Chypre comme en Israël. Elle est fréquente à Samos et à Rhodes et existe, mais peut-être rarement, en Crète (KRETZSCHMAR et al. 2002: 235, Fig. 365). Il arrive, particulièrement dans les populations levantines et cypristes, parfois aussi crétoises (PRESSER 2006; ALIBERTIS 2006), que les bords jaunes soient envahis par une couleur brune. Le plus souvent la couronne brune ainsi formée est séparée du fuseau central par une couronne jaune bien marquée ou, au moins, par une zone de dilution mêlée de jaune (KREUTZ 2004; GRABNER 2005; SCHOT 2009; BEN TOV 2011; PETTEMERIDES in MAST DE MAEGHT 2011; DANIN 2012; Herbarium Renz; collection photographique; obs. pers., côte nord de Chypre), une condition qui apparaît parfois chez *O. melena*, très rarement, ou pas du tout, chez les exemplaires mélanisants d'autre espèces. Ces particularités fréquentes confirment que les populations orientales forment au moins un ensemble monophylétique. C'est sans doute aussi l'hypothèse émise par BAUMANN et KÜNKELE (1986, 1988) et BAUMANN et al. (2006) qui traitent sur un pied d'égalité, comme sous-espèces d'*O. lutea*, *O. galilaea* et *O. sicula* (sub nom. *O. lutea* subsp. *minor*). La limite nord-occidentale de

l'aire de distribution d'*Ophrys galilaea* n'est pas clarifiée, comme le notent BAUMANN et al. (2006). Elle ne peut être précisée que sur base d'un examen détaillé des fleurs, étant donné qu'*O. galilaea* et *O. sicula* var. *transadriatica* ont des dimensions très voisines. C'est d'ailleurs l'une des raisons qui nous incitent à décrire la var. *transadriatica*, pour éviter que les frontières de l'aire d'*O. galilaea* ne soient cherchées sur des bases biométriques, par comparaison avec *O. sicula* s. str. d'Italie.

Ophrys phryganae

Ophrys phryganae J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS a été décrit sur la base de spécimens récoltés en Crète près de Gournia, sur la côte nord de l'isthme de Ierapetra, le 1^{er} avril 1989 (DELFORGE et al. 1991: 100; holotype: Herbarium J. & P. Devillers-Terschuren). La description originale est très brève, une description plus détaillée a été publiée ultérieurement (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 324). Nous la complétons ci-dessous sur la base de spécimens récoltés et de photographies prises en Crète, à Rhodes, en Épire (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: Fig. 8c), en Étolie, à Corfou et à Céphalonie, ainsi que de l'examen de photos à haute résolution disponibles en ligne, en particulier les excellents documents publiés par GRABNER (2003, 2005).

Les principaux caractères d'*Ophrys phryganae* sont la petite taille des fleurs, comparable à celle des fleurs d'*O. sicula* et d'*O. galilaea*, et leur labelle fortement genouillé, comparable à celui d'*O. lutea* et d'*O. hellenica*. Ce genouillement s'accompagne de callosités plus massives que celles d'*O. galilaea*. La cavité stigmatique est visiblement plus large que haute, sans toutefois l'impression d'aplatissement d'*O. galilaea*. Le rapport de la largeur du labelle étalé à sa longueur est plus grand que chez *O. sicula*, un peu supérieur à l'unité, proche de celui d'*O. galilaea*. Les épaules sont larges, l'angle à la base des bords externes du labelle de l'ordre de 45° à 80°. Les bords jaunes du labelle se relèvent de manière beaucoup moins constante et moins prononcée que chez *O. galilaea*. L'échancre de la gorge est en V ouvert mais très profonde. Elle porte une abondante pilosité blanche et est souvent prolongée par une ligne de poils blancs qui peut être assez longue dans le sillon qui bissecte la macule. La disposition de la pilosité du labelle est très singulière. Elle est souvent luxuriante et plutôt ordonnée, passant sans rupture de hauteur d'une zone de couleur à l'autre. La macule gris-bleu, le plus souvent moins étendue que celle d'*O. sicula* var. *transadriatica* et d'*O. galilaea*, est généralement envahie de manière plus ou moins complète par cette pilosité. Au plus typique, elle est entièrement couverte par une pilosité de même longueur ou presque que celle du fuseau brun qui l'encadre. Dans d'autres cas, la couverture est complète mais la pilosité plus rase, voire couchée sur le support, en particulier au niveau des mammosités. Parfois, mammosités et lunules paraissent glabrescentes, au moins en macrophotographie. Sur des spécimens récemment récoltés, le labelle semble toujours uniformément pileux, la pilosité d'habitude plus rase sur les lunules, mais avec une transition progressive. La pilosité peut disparaître localement avec la durée de conservation et il est possible que, sur les plantes vivantes, la présence et

l'abondance de la pilosité de la macule soient également corrélées avec l'état de fraîcheur des fleurs. Le fuseau de pilosité brune qui encadre la macule est plus étendu et plus uniformément coloré, mais de forme moins convexe, que chez *O. sicula* var. *transadriatica* et *O. galilaea* et la pilosité qu'il porte est luxuriante, mais souvent ordonnée. Sa démarcation par rapport aux plages jaunes qui l'entourent est plus nette, tranchée et régulière. La netteté de cette frontière est remarquable, parce qu'elle ne correspond pas à un changement dans la nature ou la longueur de la pilosité. En effet, la bande de pilosité blanche ou paille qui entoure le fuseau, très bien marquée et souvent large, est formée de poils de même nature et de même longueur que ceux du fuseau brun, mais aussi que ceux de la plage de pilosité jaune qui lui fait suite. Cette plage, est formée de poils densément implantés, dressés et ordonnés, dont la longueur diminue vers l'extérieur, pour faire place à des bords glabres d'une largeur à peu près égale à la sienne.

Ophrys phryganae a été signalé en Crète, à Carpathos, à Rhodes, dans les îles de l'Égée orientale et le long de la côte anatolienne adjacente, dans l'archipel formé par le sous-continent cycladique, dans l'ouest, le sud et le sud-est de la péninsule hellénique, dans les îles Ioniennes, dans le Péloponnèse et à Cythère (DELFORGE 1992, 1993, 1994A, B, C, 1995B, 1997, 2002, 2005, 2008, 2009, 2010, 2011; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2009; GÖLZ et al. 1995; KREUTZ 1998, 2002, 2003; PAULUS 2001; KRETZSCHMAR et al. 2002; BIEL 2005; PRESSER 2006; DELFORGE & SALIARIS 2007; PAULUS & SALKOWSKY 2008; ANTONOPOULOS 2009). Il est plus que probable que plus d'un taxon évolutivement indépendant est concerné par cette aire de distribution très large (e.g. PAULUS 2001; PAULUS & SALKOWSKY 2008; DELFORGE 2009). Les dimensions des fleurs diffèrent en effet fortement entre certaines populations. Les plantes de Corfou, par exemple, ont des fleurs extrêmement petites (longueur axiale moyenne 6,9 mm). Toutefois, les caractères qualitatifs de forme et d'ornementation du labelle sont similaires dans toutes les populations que nous avons examinées. *O. phryganae* a aussi été signalé plus à l'ouest, dans l'archipel de Quarnero, en Italie, à Malte, dans l'archipel cyrno-sarde. Mais il s'agit en général de plantes qui offrent une ressemblance superficielle avec *O. phryganae*, en particulier la combinaison d'une assez petite taille des fleurs avec un genouillement du labelle, mais pour lesquelles la présence des caractères qualitatifs diagnostiques n'a pas été documentée.

Ophrys melena, *O. praemelena*, *O. heracleotica*

Ophrys melena (RENZ) PAULUS & GACK a été décrit, sous le nom d'*Ophrys lutea* (*× fusca*) subsp. *melena*, sur la base de spécimens récoltés sur le mont Hymette, en Attique, le 25 avril 1927 (RENZ 1928: 264-265, Table LXIX; type: Herbarium Renz !; voir Annexe 1.3) et présenté comme un taxon probablement espèce d'origine hybride. Le statut d'espèce lui a été conféré par PAULUS et GACK (1990: 79). *O. melena* est une espèce à fleurs grandes ou moyennes, de floraison tardive, à labelle peu ou pas genouillé. Les épaules du labelle sont beaucoup plus arrondies que chez *O. lutea*, l'angle à la base étant du même ordre de grandeur que chez *O. sicula*. Les bords des lobes

latéraux du labelle présentent de la base à l'extrémité une courbure quasi continue, sans angle marqué entre sections divergentes, parallèles et convergentes, ce qui donne au labelle étalé un aspect orbiculaire très caractéristique, aspect souvent renforcé par une grande longueur des lobes latéraux et une faible profondeur des sinus qui les séparent du lobe central. À part la forme du labelle, le principal caractère qui marque *O. melena* est l'aspect glabrescent de l'ensemble du labelle (e.g. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: fig. 8d). Le fuseau central, porteur de pilosité brune, qui entoure la macule est un peu plus élargi à nettement plus élargi dans la partie médiane que chez *O. sicula* mais la pilosité qui le couvre est courte, droite et souvent peu dense. Les bandes de pilosité blanche ou paille qui bordent la région de pilosité brune sont généralement bien marquées et portent des poils un peu plus longs que ceux du fuseau central. La couronne externe de poils jaunes est par contre très réduite à quasi absente. Le bord glabre du labelle, un peu plus étroit que chez les autres espèces du groupe, est soit jaune comme c'est habituel dans le groupe, soit envahi, en tout ou en partie, par une pigmentation brune, souvent lacunaire.

Ophrys praemelena HERTEL & PRESSER a été décrit très récemment sur base de spécimens récoltés près d'Igoumenitsa, en Épire, le 28 mars 2009. C'est une plante à fleurs mélanisantes, dont le labelle est beaucoup plus cambré, longitudinalement aussi bien que transversalement, que celui d'*O. melena*, et qui fleurit plus tôt que lui (HERTEL & PRESSER 2010). La description originale, les photos qui l'accompagnent et celles que ses auteurs ont publiées en ligne montrent un apparentement étroit avec *O. melena*. Cette proximité est confirmée par les quelques spécimens que nous avons examinés, récoltés à Corfou et conservés dans l'Herbarium Renz, ou récoltés par nous près de Killini, dans le nord-ouest du Péloponnèse, le 27 mars 1989. Particulièrement caractéristique est la pilosité uniformément rase du labelle, un peu plus développée seulement au voisinage de la macule, et la présence de bandes claires encadrant un fuseau central. HERTEL et PRESSER (2010) indiquent une distribution qui inclut l'Épire, les îles Ioniennes, l'Attique et l'Eubée. Une photo publiée par DIEKJOBST et SISCHKA (2006) suggère qu'elle s'étend jusqu'au sud de l'Albanie.

Ophrys heracleotica ANTONOPOULOS, GAVALAS & KREUTZ a été décrit la même année qu'*O. praemelena* sur la base de spécimens récoltés à Herakleia, dans les Cyclades, le 26 mars 2010. C'est aussi une plante à fleurs mélanisantes, au labelle plus cambré que celui d'*O. melena*, mais à floraison plus tardive que celle d'*O. praemelena* et se séparant d'elle, en particulier, par une échancrure plus profonde à la gorge (ANTONOPOULOS et al. 2010). La description originale rend un peu moins claires que pour *O. praemelena* les affinités avec *O. melena*, mais certaines des photos qui l'accompagnent montrent distinctement la pilosité assez uniformément rase du labelle et les bandes de pilosité claire qui encadrent le fuseau central.

Il est probable qu'*Ophrys praemelena* et *O. heracleotica* ne sont pas les seuls taxons indépendants qui présentent les caractères essentiels d'*O. melena*.

L'existence de tels taxons est difficile à détecter par l'examen de la littérature parce que les caractères qui permettent de les distinguer d'exemplaires mélanisants d'*O. sicula* ou d'*O. galilaea* sont rarement documentés. Il semble cependant au vu des photos publiées par KRETZSCHMAR et al. (2002: 227) qu'un taxon de ce type, non nommé, existe en Crète (cf. toutefois ALIBERTIS 2006).

Espèces cyrno-sardes: *Ophrys corsica*, *O. lepida* et leurs alliés

Le sous-continent cyrno-sarde abrite un très riche cortège d'*Ophrys*, probablement formé en grande partie d'espèces endémiques. L'isolement géographique de l'archipel a toujours été sous-estimé et aucun effort n'a été ménagé pour rattacher les espèces qui composent sa flore à des espèces continentales. Ceci est vrai pour le groupe d'*O. lutea* comme pour les autres groupes. L'espèce du groupe qui est la plus répandue dans l'archipel et qui est connue depuis le plus longtemps a été, tout au long du xx^e siècle, allouée soit à *O. lutea* soit à *O. sicula*, ou répartie entre les deux ou encore, après la description formelle d'*O. phryganae*, jointe en tout ou en partie à cette lointaine espèce. Ce traitement chaotique a persisté jusqu'à ce que FOELSCHÉ et FOELSCHÉ (2002) retrouvent le nom d'*O. corsica* qui lui avait été donné dans le deuxième quart du xx^e siècle par SOLEIROL, mais jamais légitimé. Lorsque, plus récemment encore une ou deux autres espèces du groupe ont été détectées en Sardaigne elles ont été d'emblée rapprochées des espèces africaines et siciliennes comprises sous le concept d'*O. subfusca* s.l. plutôt que de l'espèce locale. Il nous semble plus vraisemblable que les taxons cyrno-sardes constituent une radiation locale dont la diversité n'est probablement pas encore complètement cernée.

Ophrys corsica SOLEIROL ex G. FOELSCHÉ & W. FOELSCHÉ est décrit sur base de spécimens récoltés près de Bonifacio, en Corse, le 15 avril 2002 (FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 2002). La description originale est très détaillée et elle met en exergue des caractères qualitatifs qui permettent d'évaluer la position d'*O. corsica* par rapport aux autres taxons du groupe. Ces caractères concordent entièrement avec ceux que nous avons pu relever au cours de nombreuses observations de l'espèce en Corse du Sud en avril et mai 1984, 1985, 1986, 1991 et 1992, et en Sardaigne en avril et mai 1985, 1986, 1992 et 2011. Nous les retrouvons aisément sur les photographies assemblées et sur les quelques spécimens récoltés. *O. corsica* est une plante à fleurs petites à moyennes, un peu plus grandes en moyenne que celles d'*O. sicula*, avec un labelle qui présente une grande diversité de courbures à la base, de très à très peu genouillé. Les mammosités de la base du labelle sont très massives, beaucoup plus importantes, même sur des labelles non genouillés, que chez *O. sicula*, plus massives même que chez *O. lutea*; elles convergent vers le sillon central et sont limitées distalement par une cassure mieux marquée et plus constante que chez *O. lutea*, beaucoup mieux marquée que chez *O. sicula*. La cavité stigmatique est très différente de celles d'*O. sicula*, *O. galilaea* et *O. phryganae*. Loin d'apparaître aplatie, elle est généralement haute, presque sphérique. La différence est très frappante. Le rapport de la largeur du label-

le étalé à sa longueur est à peu près égal ou un peu supérieur à l'unité, jusqu'à 1,2. Les épaules sont tombantes, l'angle à la base des bords externes du labelle généralement de l'ordre de 40° à 50°. La découpeure des lobes varie; les sinus sont toujours profonds, mais parfois étroits, parfois très larges, sculptant des lobes étroits, triangulaires ou falciformes. Les bords jaunes du labelle se relèvent peu. L'échancrure de la gorge est très peu profonde, un caractère qui écarte fortement *O. corsica* d'*O. lutea* et d'*O. phryganae*. La disposition de la pilosité du labelle est elle aussi distinctive. La gorge arrondie est soulignée par un plastron triangulaire de forte pilosité blanche, qui peut donner l'impression, sur des spécimens étalés, d'une gorge échancrée, et qui correspond à la couverture dense et blanche de la face interne des mammosités basales convergentes; il est traversé par une ligne de poils blancs insérés dans un profond sillon central, ligne qui peut se prolonger par des poils blancs ou bruns s'avancant dans un sillon bissecteur de la macule. La macule gris-bleu, assez étendue, est parfois glabrescente, plus souvent couverte, en tout ou en partie, par une pilosité courte ou moyenne, généralement couchée sur le support, parfois renforcée et plus dressée le long de la ligne centrale. Le fuseau de pilosité brune qui encadre la macule est assez étendu et uniformément coloré, de forme relativement convexe, et la pilosité qu'il porte est luxuriante, dressée, en général ordonnée, souvent parsemée de longs poils blanchâtres. La couleur de fond de la pilosité brune diffère quelque peu entre populations corses et sardes; elle est d'un brun très foncé en Corse, avec peu de dilution marginale, brun plus clair et souvent dilué sur les bords en Sardaigne. Contrairement à ce qui se passe chez *O. phryganae*, et même chez *O. lutea*, le passage de la pilosité maculaire à la pilosité du fuseau est abrupte et tranchée, passage d'une pilosité couchée, peu dense, à une pilosité dressée et dense. Le fuseau brun envahit beaucoup moins les lobes apicaux que chez les autres espèces à petites fleurs, souvent pas du tout. La bande de pilosité blanche ou paille qui entoure le fuseau est très bien marquée et souvent large, formée de poils de même texture que ceux du fuseau brun. La plage de pilosité jaune qui lui fait suite paraît plus complexe que chez les espèces du groupe traitées jusqu'ici. La zone interne est dominée par de longs poils densément implantés, dressés et ordonnés, similaires à ceux de la bande précédente. Leur densité diminue vers l'extérieur mais ils sont accompagnés par des poils jaunes plus fins et plus courts, semblables à ceux d'*O. lutea*, créant, en photographie verticale, une bande jaune intense. Les bords glabres, ou presque glabres, sont larges, mais parsemés, presque jusqu'à la marge, d'assez longs poils éparpillés. Ceux-ci rappellent ceux d'*O. galilaea*, sauf qu'ils sont encore plus dispersés, et dressés au lieu d'être couchés. Des photos d'*O. corsica* qui documentent en partie son spectre de variation sont publiées par, notamment, GIOTTA et PICCITTO (1990: 104-105, sub nom. *O. lutea*), FOELSCHIE et FOELSCHIE (2002: 881-883), DELFORGE (2002: 202, sub nom. *O. sicula*, 203, sub nom. *O. phryganae*; 2005: 420, sub nom. *O. phryganae*; 2012: 219), FOELSCHIE (2003: 8), BOILLAT et BOILLAT (2004: 26, sub nom. *O. sicula*), SOUCHIE (2004: 186, sub nom. *O. lutea* subsp. *phryganae*; 2009: 104), BERGER in JACQUET (2004: 149), SCAPPATICCI et al. (2005: 336), GRABNER (2006, 2007); DEMANGE (2007: 28), CORD-LANDWEHR (2010: 103), DUSAK et PRAT (2010: 253).

Ophrys corsica présente une mosaïque de similitudes avec *O. lutea* d'une part, avec *O. sicula* d'autre part, ce qui explique les traitements contradictoires dont il a fait l'objet. Il ne présente par contre, contrairement à ce que FOELSCHIE et FOELSCHIE (2002) suggèrent dans leur protologue, aucune similitude spécifique avec *O. phryganae*, dont il diffère toujours par la forme de la cavité stigmatique, par l'échancrure de la gorge, par la forme des mammosités et par la disposition de la pilosité du labelle. Une des caractéristiques de la plante est sa variabilité quant aux dimensions du labelle et au degré de genouillement de la base de celui-ci. Le spectre de variation est relativement important en Corse mais il est encore beaucoup plus prononcé en Sardaigne, comme décrit par GRASSO (2004). Nous avons vu côte à côte dans des colonies manifestement homogènes du Sarcidano, d'une part des labelles presque parfaitement plans et des labelles genouillés presque à 90°, d'autre part des labelles très petits et d'autres assez grands, sans qu'il y ait de corrélation entre les deux caractères. *O. corsica* représente probablement un cas typique de diversité accrue (au lieu d'une perte de diversité) dans une population insulaire lorsqu'elle résulte de colonisations multiples (KOLBE et al. 2004). *O. lutea* et *O. sicula* ont vraisemblablement contribué à cette colonisation, et la diversité plus grande en Sardaigne qu'en Corse suggère qu'elle s'est faite par le sud, ce qui est en accord avec la distribution des vents porteurs potentiels de poussières et donc de semences.

C'est sans doute la genèse d'*Ophrys corsica* qui explique que l'espèce ait gardé la capacité d'attirer à la fois le pollinisateur d'*O. lutea*, *Andrena cinerea*, et celui d'*Ophrys sicula*, *Andrena hesperia* (PAULUS & GACK 1995; GRASSO & MANCA 2002: 738; FOELSCHIE 2004; GRASSO 2005; VERECKEN 2009). Il serait intéressant de vérifier si tous les individus attirent les deux pollinisateurs, ou si au contraire il existe des différences individuelles ou par groupes d'individus. Le deuxième cas n'impliquerait pas automatiquement une division actuelle en plusieurs espèces, puisque les potentiels d'attraction, comme tout autre caractère, peuvent s'exprimer différemment dans la descendance en fonction des recombinaisons. Toutefois il indiquerait la possibilité pour des groupes d'individus de fixer l'un des deux pollinisateurs potentiels et donc de développer à terme des mécanismes d'isolement (cf. PAULUS & GACK 1995; STÖKL et al. 2008, 2009).

Ophrys lepida S. MOINGEON & J.-M. MOINGEON est décrit sur base de spécimens récoltés près de Laconi, dans le Sarcidano, en Sardaigne centre-orientale, le 29 avril 2005 (MOINGEON & MOINGEON 2005). La description originale est détaillée, met en exergue des caractères qualitatifs significatifs et propose une diagnose par rapport à d'autres espèces du groupe, dont la sélection est malheureusement limitée au "groupe d'*O. subfusca*" et n'inclut pas *O. corsica*, sympatrique et syntopique. Trois photos accompagnent cette description, reproduites à plus haute résolution par MOINGEON (2005); des documents à haute résolution sont par ailleurs publiés par GRABNER (2007) et GÜGEL (2007), et des compléments de diagnose sont apportés par GRABNER (2007) et MAST DE MAEGHT (2004). Nous avons vu l'espèce, en fin de floraison et en petit nombre, près de la localité type, au nord de Laconi, les 7 et 8 mai 2011. Nous avons reconnu, sans hésitation, l'originalité de l'espèce, mais avons

néanmoins été frappés par sa ressemblance avec *O. corsica*, une ressemblance confirmée par l'examen détaillé des caractères qualitatifs des 4 spécimens que nous avons récoltés et de 11 spécimens qui nous avaient été envoyés, à l'état frais, en avril 2003 par Maria Pia GRASSO. Les différences qui existent entre les deux taxons sont de degré plutôt que de fond. Les fleurs d'*O. lepida* sont un peu plus grandes en moyenne que celles d'*O. corsica*. Le labelle est le plus souvent modérément genouillé à la base (MOINGEON & MOINGEON 2005), mais des individus à labelle très peu genouillé et d'autres à labelle très genouillé existent. Les mammosités de la base du labelle sont très massives, aussi importantes que chez *O. corsica*. Elles ne convergent pas en général vers le sillon central et sont moins fréquemment limitées distalement par une cassure. La cavité stigmatique est similaire à celle d'*O. corsica*. Le rapport de la largeur du labelle étalé à sa longueur est en général très inférieur à celui que présente *O. corsica*, de l'ordre de 0,8, mais des recouvrements existent. Les épaules sont généralement tombantes, l'angle à la base des bords externes du labelle de l'ordre de 45°, mais certains spécimens ont des épaules beaucoup plus carrées, une condition qui apparaît aussi occasionnellement chez *O. corsica*. Comme chez *O. corsica*, la découpeure des lobes varie; les sinus sont toujours profonds, parfois étroits, mais plus souvent très larges, sculptant des lobes étroits, triangulaires ou falciformes. Les labelles à lobes falciformes et les labelles à forte courbure longitudinale sont plus fréquents que chez *O. corsica*. Les bords jaunes du labelle se relèvent peu. L'échancrure de la gorge est en V, nettement plus profonde que chez *O. corsica*. La gorge est beaucoup moins souvent soulignée par un plastron de pilosité blanche. La macule gris-bleu est généralement courte et nettement plus étroite que celle d'*O. corsica*. Elle est, comme celle d'*O. corsica*, parfois glabrescente, mais plus souvent couverte par une pilosité couchée sur le support. Le fuseau de pilosité brune qui encadre la macule est similaire à celui d'*O. corsica* mais généralement plus étendu, touchant ou intersectant les sinus et envahissant, parfois de manière très importante, les lobes latéraux ainsi que la région apicale et ses lobes. La pilosité qu'il porte est souvent encore plus luxuriante et la quantité de poils blancs qui la parsème est d'habitude beaucoup plus importante. Sa teinte de fond est très foncée, plus foncée que celle qui est habituelle chez *O. corsica* en Sardaigne, similaire à celle d'*O. corsica* en Corse. Elle présente souvent une zone d'apparente dilution, créée par des poils plus clairs et plus roussâtres que ceux du centre. Les bandes de pilosité paille et jaune qui entourent le fuseau sont globalement de même nature que chez *O. corsica*. Les bords glabres sont, comme chez *O. corsica*, en partie parsemés de poils éparpillés, qui sont toutefois plus rares et occupent une surface plus limitée, de sorte que les bords entièrement glabres sont nettement plus larges.

Ophrys [*subfusca* (RCHB. fil.) HAUSSKN. subsp.] *liveranii* G. ORRU & M.P. GRASSO est décrit sur base de spécimens récoltés dans la province d'Oristano, en Sardaigne centre-occidentale, le 10 avril 2003 et le 30 mars 2005, l'holotype et un isotype étant choisis parmi les plantes de la deuxième récolte, un paratype parmi celles de la première (GRASSO & ORRU 2005: 10). L'holotype est déposé dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de l'Université de Florence (Sezione Botanica «F. Parlatore») et des photos à très haute résolu-

tion sont disponibles sur le site de l'université (<http://parlatore.msn.unifi.it/types>). Nous ne connaissons pas le taxon sur le terrain, mais la description originale est très détaillée et bien illustrée (GRASSO & ORRU 2004: 19-20, 2005) et, grâce à l'amabilité de Maria Pia GRASSO, nous avons pu examiner, en avril 2003, 15 spécimens topotypiques, à l'état frais (cf. aussi WUCHERPFENNIG 2013: 244-247). Les fleurs d'*O. [subfusca subsp.] liveranii* ont des dimensions et des proportions très voisines de celles des fleurs d'*O. lepida*. Elles partagent avec elles plusieurs caractères qui les distinguent de celles d'*O. corsica*, en particulier, le rapport de la largeur à la longueur du labelle de l'ordre de 0,8 en moyenne, l'échancrure plus profonde de la gorge et l'extension du fuseau central qui touche ou intersecte les sinus et s'étend dans la région distale, souvent en épousant les contours des lobes distaux. *O. [subfusca subsp.] liveranii* diffère par contre d'*O. lepida* dans l'extension de la macule, plus grande, et par les détails de la pilosité qui orne le labelle. Le saupoudrage de poils blancs ou paille dans l'ensemble du fuseau central est encore plus important que chez *O. lepida* mais, par contre, une ceinture périphérique de poils blancs ou paille ne s'individualise pas nettement sur ses côtés. L'envahissement des zones périphériques par des poils jaunes relativement clairsemés est beaucoup plus étendu. Chez certains individus, cet envahissement est comparable à celui qui caractérise les espèces africaines dont nous avons composé le "groupe d'*O. subfusca*". La présence d'une pilosité périphérique et un faible rapport de la largeur à la longueur du labelle sont les deux principaux caractères par lesquels nous avons défini ce groupe et le rattachement d'*O. [subfusca subsp.] liveranii* au groupe d'*O. subfusca* choisi par les descripteurs était donc complètement logique. Il est notable qu'à ce point de vue *O. lepida* et *O. [subfusca subsp.] liveranii* divergent de manière opposée par rapport à *O. corsica* puisque les marges glabres sont en général plus importantes chez *O. lepida* que chez *O. corsica*. Outre ces différences florales entre les deux taxons, des différences de port des plantes ont été signalées (GRASSO & ORRU 2004, 2005, GRABNER 2007, TANDÉ 2011), mais WUCHERPFENNIG (2013: 245) estime qu'elles pourraient être dues aux conditions stationnelles.

Il paraît vraisemblable qu'*Ophrys lepida* et *O. [subfusca subsp.] liveranii* se sont formés localement à partir d'*O. corsica*. La nature de leurs différences suggère qu'ils proviennent de deux événements distincts, peut-être de l'adaptation à un même pollinisateur de segments différents des populations du très variable *O. corsica*. Il serait dès lors cohérent de donner à tous deux le rang spécifique. Nous souhaitons toutefois laisser aux descripteurs d'*O. subfusca subsp. liveranii*, Gianni ORRU et Maria-Pia GRASSO, le choix de créer la combinaison nouvelle qui serait nécessaire.

Il est possible que d'autres entités distinctes existent dans l'ensemble quelque peu hétérogène qui constitue *Ophrys corsica*. En particulier, le statut de plantes à très grandes fleurs qui ont été signalées en Corse (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 329) et en Sardaigne (loc. cit.) est obscur. L'observation occasionnelle d'un exemplaire unique à Puerto Vecchio le 14 avril 1993 (FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 2002: 838) se rapporte sans aucun doute à une apparition, apparemment éphémère, d'*Ophrys lutea*, comme le montre la

photo publiée (op cit. 881, fig. 7). Par contre, les plantes que nous avons vues en Corse, près de Bonifacio, le 4 mai 1986, et dans le Sarcidano, en Sardaigne, le 28 avril 1986 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 329), une région dans laquelle FOELSCHE (2004: 1020) a aussi rencontré des plantes à très grandes fleurs, n'avaient pas les caractères essentiels d'*O. lutea*. Le labelle n'était pas genouillé (Corse) ou pas à peu genouillé (Sardaigne) et la gorge ne présentait pas l'échancrure profonde caractéristique d'*O. lutea*. Les spécimens que nous avons récoltés montrent une échancrure de la gorge et un arrangement de la pilosité du labelle identiques à ceux d'*O. corsica*, y compris le plastron blanc sous la gorge, le saupoudrage de poils blancs dans la pilosité centrale et la présence de poils jaune épars dans les régions périphériques. Les labelles sont très grands (longueurs axiales 13,5, 12, 12, 13; largeurs 12,5, 13, 13,5, 13,5) et de forme presque orbiculaire. Ces plantes représentent soit des extrêmes de la variation d'*O. corsica*, soit un taxon de sa mouvance qui reste à délimiter.

Espèces africaines: *Ophrys battandieri*, *O. aspea*, *O. numida*, *O. carpitana* et leurs alliés

Le groupe d'*Ophrys lutea* est représenté en Afrique du Nord par au moins cinq espèces, *O. lutea* (ou *O. glabra*), *O. battandieri*, *O. aspea*, *O. numida* et *O. carpitana*. La première est discutée plus haut, les quatre autres, que nous avons placées dans le "groupe d'*O. subfusca*", ou, probablement à tort, dans celui d'*O. obaesa*, ont été décrites en détail précédemment (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A, B: 311-313). Nous ne reprenons ici à leur sujet que quelques éléments qui nécessitent un commentaire additionnel.

Ophrys battandieri E.G. CAMUS a été décrit sur base de spécimens récoltés par Jules Aimé BATTANDIER dans la grande banlieue d'Alger le 27 mars 1907, envoyés à Edmond Gustave CAMUS et déposés dans son herbier (CAMUS 1908: 307-308; CAMUS & CAMUS 1929: 361). Ces spécimens étaient considérés par CAMUS (loc. cit.), comme des hybrides entre *O. fusca* (s.l.) et *O. lutea* («*x O. battandieri* G Cam.»). L'holotype est actuellement préservé dans l'herbier de l'Université de Montpellier II et une photo en bonne résolution est disponible sur le site du Museum National d'Histoire naturelle (<http://coldb.mnhn.fr>). Son examen confirme que le binôme de CAMUS s'applique bien à la plante que GÖLZ. et REINHARD (2000), comme nous (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000A), ont observée communément en Tunisie, et à laquelle nous l'avions attaché sur la base des descriptions et des illustrations de CAMUS (1908: 307-308, pl. 25 n° 863) et CAMUS et CAMUS (1921: pl. 81 n° 8; 1929: 361). La fleur séparée, étalée, de l'holotype est, par exemple, identique, tant pour la découpe du labelle que pour le détail de la pilosité, à celle dont nous avons publié une photo pour illustrer la comparaison d'*O. battandieri* avec les taxons voisins (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A: 288, fig. 1A; reproduite par DELFORGE 2005: 416). *O. battandieri* est parmi les espèces africaines dont nous avons composé le "groupe d'*O. subfusca*" celle dont l'apparence superficielle rappelle le plus *O. lutea* par l'extension habituellement très grande des bords jaunes, par l'aspect de la macule et par le

port relativement pendant du labelle. Les proportions du labelle sont aussi, parmi ces espèces, celles qui sont les plus proches du groupe d'*O. lutea*, avec un rapport moyen de la largeur à la longueur de l'ordre de 0,93. *O. battandieri* est par contre l'espèce qui exprime le plus complètement le caractère que nous avons retenu comme principal critère discriminant du groupe, la présence d'une pilosité importante dans les bords jaunes. La disposition des zones concentriques de pilosité est bien la même chez *O. battandieri* que chez tous les autres membres du groupe d'*O. lutea*, fuseau de pilosité brune, couronne plus ou moins marquée de poils blancs ou paille, couronne de poils jaunes. La qualité de cette dernière couronne est par contre entièrement différente chez *O. battandieri* de ce qu'elle est chez toutes les espèces que nous avons passées en revue jusqu'ici. Une fourrure dense et luxuriante de poils jaunes relativement épais s'étend presque sans réduction de hauteur jusqu'aux bords ou presque jusqu'aux bords du labelle. Ceci contraste fortement avec la bipartition de la périphérie jaune entre une couronne de poils fins et appliqués sur le support ou de poils relativement courts et de larges bords glabres que l'on trouve chez *O. lutea*, *O. sicula* et *O. phryganae*, mais aussi avec l'envahissement d'une grande partie de la périphérie par des poils épars qui apparaît chez *O. galilaea*, *O. corsica* ou *O. [subfusca subsp.] liveranii*. Pour le reste, *O. battandieri* présente un très large spectre de variation en ce qui concerne l'importance relative des plages brunes et jaunes et donc la position de la limite, souvent irrégulière et diluée, qui les sépare. C'est la diversité montrée par cette espèce commune à l'égard de ce dessin, contrastant avec sa constance dans les caractères de structure et de pilosité du labelle, qui explique sans aucun doute la vision, longtemps prévalente, d'une abondance chaotique d'essaims hybrides entre *O. lutea* et *O. fusca* dans les régions méditerranéennes d'Afrique du Nord. La plupart des excellentes photographies publiée par GÖLZ et REINHARD (2000) pour illustrer la variabilité de cette nébuleuse en Tunisie se rapportent à *O. battandieri*, tandis qu'un très petit nombre montre les très constants *O. aspea* et *O. numida* ou peut-être de véritables hybrides. Des photos d'*O. battandieri* qui cernent bien les caractères qui permettent néanmoins d'identifier au premier coup d'œil de très nombreux exemplaires "typiques" sont publiés sous le nom d'*Ophrys lutea* var. *minor* ou subsp. *minor* par RINGOT (1981: 1842), par VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988: 79), par Ch. SAUVAGE (in RAYNAUD, 1985: 17), sous celui d'*O. sicula* par DE BÉLAIR (2000: 224) et sous celui d'*O. battandieri* par DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (1994: 323, 2000A: 209), HERVOUET et HERVOUET (1998: 31), VÉLA (in DE BÉLAIR et al. 2005: 341, 354), DELFORGE (2005: 416), AÜTHIER (2010: 144) et MARTIN et al. (2013: 16).

Ophrys aspea J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS est décrit sur la base de spécimens récoltés sur le Cap Bon, près de Korbous, en Tunisie, le 5 avril 1993 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A). L'holotype est déposé dans l'Herbier J. et P. Devillers-Terschuren. *O. aspea* est une deuxième espèce du groupe d'*O. lutea* qui présente une pilosité dense, luxuriante et abondante s'avancant jusqu'aux bords du labelle, ou presque. Cette pilosité est tout à fait similaire à celle d'*O. battandieri*, dont *O. aspea* diffère principalement par des fleurs un peu plus grandes, avec un labelle plus massif et plus cambré latéralement, une macule qui évoque d'avantage celle d'*O. fusca* s.l. et une

zone de pilosité brune plus étendue, plus uniforme et beaucoup plus nettement délimitée. Le labelle est très convexe, les lobes s'abaissant fortement avant de, souvent, se redresser à la marge, le plan d'étalement des lobes latéraux se plaçant très en dessous de celui du lobe central. Le dessin du labelle est très constant. La macule est grande, généralement, mais pas toujours, indivise, parfois creusée à la base par un début de sillon cilié, bleu sombre, assez rarement terminée par un w plus clair. La zone de pilosité brune forme un fuseau bien défini dont l'extrémité épouse à une certaine distance la forme de l'extrémité du lobe central, et dont les côtés épousent aussi, habituellement à une plus grande distance, la forme des lobes latéraux. Cette zone brune englobe ou touche le sommet des sinus, un caractère propre à l'espèce. La démarcation entre la zone brune et la périphérie jaune est habituellement très nette, sans zone de dilution rougeâtre. La zone de démarcation s'accompagne d'un changement correspondant dans la couleur de la pilosité, mais pas dans son abondance ou sa hauteur. Forte dans la zone brune, elle s'affaiblit progressivement dans la périphérie jaune, mais habituellement sans laisser de région glabre au bord du labelle. La constance de cette plante est remarquable, surtout par comparaison avec *O. battandieri* et *O. carpitana* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A; FAURHOLDT 2003)

Ophrys numida J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS est décrit sur base de spécimens récoltés sur le Jebel Skarna, près de Makthar, en Tunisie, le 14 avril 1999 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A). L'holotype est déposé dans l'Herbier J. et P. Devillers-Terschuren. Les fleurs d'*O. numida* combinent un aspect évocateur d'*O. sicula* avec des traits rappelant les petites espèces du groupe d'*O. fusca*. Le plan principal du labelle est généralement tenu à l'horizontale, alors qu'il est incliné de 45° ou plus sous l'horizontale chez *O. aspea* et *O. battandieri*. Les mammosités basales sont très atténuées, plus que chez toutes les autres espèces du groupe d'*O. lutea*. L'échancrure de la gorge est peu profonde mais très bien marquée, formant un V ou un U étroit et court. Le labelle a une longueur axiale très voisine de celle d'*O. sicula* s. str. mais il est plus étroit, avec un rapport moyen de la largeur à la longueur du labelle étalé de 0,88, un rapport nettement inférieur à celui qui est obtenu pour les espèces européennes auxquelles *O. numida* ressemble (0,98 pour *O. sicula*, 1 à 1,07 pour *O. galilaea*, 1,02 pour *O. corsica*). Les lobes latéraux du labelle se redressent aux bords, formant souvent une gouttière marginale. C'est ce caractère, joint au port élevé et aux fleurs distantes, tenues à l'horizontale, qui confère à *O. numida* son aspect le plus caractéristique. Le dessin du labelle est très constant. La macule est relativement grande, bleu sombre, habituellement indivise, presque toujours terminée par un w bleu violacé plus clair, peu contrasté. La zone de pilosité brune forme un fuseau bien défini s'avancant habituellement jusqu'au centre des divisions du lobe central et parfois un peu sur les lobes latéraux. Les sinus restent généralement entourés de jaune. La démarcation entre la zone brune et la périphérie jaune est nette mais presque toujours accompagnée d'une zone de dilution rougeâtre, généralement étroite. Cette zone de dilution s'étend souvent dans la périphérie jaune, particulièrement sur les lobes latéraux. La disposition de la pilosité est celle de toutes les espèces du groupe d'*O. lutea*, avec une pilosité brune ceinturée d'une couronne de pilosité blanche, puis d'une pilosité

jaune qui, comme chez les deux espèces africaines précitées, s'avance loin sur les lobes latéraux. La zone de démarcation entre pilosité brune et pilosité jaune ne s'accompagne pas d'un changement dans l'abondance ou la hauteur de la pilosité. Celle-ci s'affaiblit progressivement dans la périphérie jaune jusqu'à laisser une assez étroite région glabre ou subglabre, papilleuse, au bord du labelle. Dans notre analyse précédente (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A), nous avons distingué dans la dorsale tunisienne, à côté d'*O. numida*, une deuxième espèce, très semblable, mais différant d'*O. numida* par la taille des fleurs et par le degré d'expression de quelques caractères qualitatifs. Nous nous étions efforcés d'associer cette deuxième espèce au binôme *Ophrys subfusca* (RCHB. fil.) HAUSSKN., une démarche qui n'était pas très bien étayée et qui n'est plus défendable actuellement (Annexe 1.3), de sorte que ce taxon, s'il existe, n'est pas nommé. AMICH et al. (2009) estiment, sur base biométrique, que les deux taxons forment un continuum. Leur analyse correspond bien à nos propres données quantitatives, nos deux taxons formant des nuages contigus, alignés sur un même axe, bien que sans recouvrement dans une représentation du rapport de la largeur à la longueur du labelle en fonction de cette longueur. Nous ne sommes par contre pas entièrement convaincus de la continuité des caractères qualitatifs. Néanmoins, l'analyse d'AMICH et al. (2009) exige un complément d'étude avant de confirmer la présence de deux espèces sympatriques et nous nous abstenons donc de renommer ce qui nous paraissait être une espèce à petites fleurs. Il faut noter que si notre échantillon de cette entité était ajouté à celui d'*O. numida*, il creuserait encore l'écart entre celui-ci et *O. sicula* au niveau des proportions du labelle, puisque nous avons obtenu une valeur moyenne du rapport de la largeur à la longueur du labelle étalé de 0,83 pour un échantillon de 23 *O. "subfusca"* au lieu de 0,88 pour notre échantillon de 11 *O. numida* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A: 285).

Ophrys carpitana M.R. LOWE, GÜGEL & KREUTZ est décrit sur base de spécimens récoltés sur le Cap Bon, près de Korbous, en Tunisie, le 17 février 2007; l'holotype est déposé dans l'herbier de l'Université d'Alicante (LOWE et al. 2007). Nous avons observé l'espèce le 5 avril 1993, dans le Jebel Korbous du Cap Bon et noté son originalité ainsi que sa ressemblance par plusieurs caractères avec les espèces des groupes d'*O. lutea* et d'*O. "subfusca"*, puis, en avons proposé une description détaillée (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000B: 311-313). Toutefois, au lieu de nommer de novo ce qui nous paraissait une espèce inconnue, nous nous étions efforcés, dans le but de préserver d'anciens noms et de ne pas multiplier l'introduction de nouvelles dénominations, de lui appliquer, de manière, il est vrai, assez inconfortable, le binôme *Ophrys pectus* MUTEL. Cette démarche était malheureuse et nous a été reprochée, à très juste titre, par DE BÉLAIR et al. (2005) et par GÜGEL et WÜCHERPFENNIG (2007). E. GÜGEL a ensuite contribué à la description formelle de l'espèce sous le nom d'*O. carpitana*, laquelle ne comprend, à part des données biométriques et chorologiques, qu'une extrêmement brève diagnose, mais, une excellente illustration (LOWE et al. 2007). Il nous semble donc utile de répéter ici la description que nous avons faite de l'espèce en 2000, en la précisant quelque peu en fonction de la connaissance actuelle du groupe d'*O. lutea* et de ses limites.

Ophrys carpitana est une plante de taille moyenne avec un nombre de fleurs allant de 2 à 8 (n=13). Les fleurs, de taille moyenne, tendent à se grouper au sommet de la tige. Chez les plantes multiflores, ce groupement résulte en une ombelle sommitale très caractéristique, avec un second étage moins fourni. Chez les individus à fleurs moins nombreuses, cette disposition est évidemment moins frappante, mais néanmoins décelable par la proximité des fleurs au sommet de la tige. Le plan principal du labelle est généralement orienté à un angle important en dessous de l'horizontale, parfois presque vertical. Dans le sens longitudinal le labelle est habituellement fortement fléchi au niveau de la base de la macule, faisant saillir les mammosités basales. Les lobes latéraux sont, le plus souvent, fortement pliés vers l'intérieur. Occasionnellement, lobes central et latéraux sont étalés. La silhouette et les proportions du labelle étalé sont particulières. La base du labelle est étroite, ses lobes ont un angle de divergence de l'ordre de 45°, par rapport à l'axe, le rapport moyen de la largeur à la longueur est de 0,96 (0,9 à 1,0, n=7), supérieur à celui d'*O. battandieri* (0,93). Par contre, la partie divergente des lobes est généralement beaucoup plus longue que la partie parallèle, qui est très courte et n'amorce aucune convergence terminale. Les sinus sont généralement très ouverts. Le labelle porte une pilosité dense, s'étendant jusqu'au bord. Elle est brune ou brun rougeâtre dans la partie centrale, blanchâtre puis jaunâtre le long des bords. Sa densité et son opacité, très fortes dans la partie centrale diminuent distalement. Chez certains individus, des taches irrégulières de plus faible densité apparaissent dans la partie centrale. Un bord jaune se développe toutefois habituellement, envahi par la pilosité comme chez *O. battandieri* et *O. aspea*. La macule est gonflée à la base par des mammosités importantes qui se terminent distalement par un changement abrupt de courbure donnant souvent l'impression d'une cassure. Elle est souvent d'un bleu gris très pâle, presque blanchâtre, particulièrement au sommet des mammosités et dans la partie distale, formée de deux onglets disposés en oméga peu évidé. Les pétales sont relativement petits, les sépales relativement arrondis, les uns et les autres verts teintés de jaunâtre ou de blanchâtre.

Ophrys carpitana est une espèce d'apparence extrêmement hétérogène, en ce qui concerne la forme et la coloration du labelle, comme le montrent les dix photographies publiées par LOWE et al. (2007: 645-646) et la série de photographies que nous avons prises en avril 1993. Certains individus évoquent tout à fait, en particulier par la forme des mammosités basales et l'aspect de la macule, le groupe d'*O. lutea*. C'est le cas notamment des deux plantes que nous avons illustrées en 2000 (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000B: 207, reproduite par GÜGEL & WUCHERPFENNIG 2007: 340, figs 6a, b) et de celles que représentent les figures 6, 10 et 12 de LOWE et al. (2007). D'autres ressemblent plutôt à *O. obaesa*, ou encore à *O. bilunulata*, notamment celles qui sont illustrées par GÜGEL (in GÜGEL & WUCHERPFENNIG 2007: 340, fig. 8), par LOWE et al. (2007: 646, figs 8, 9, 11, 15), et cinq plantes du Jebel Korbous représentées par des photos non publiées, dans nos collections. C'est cette variabilité qui nous avait incités à suggérer que l'espèce constituait peut être un taxon de transition entre les groupes d'*O. lutea* et d'*O. obaesa* dont il semblait combiner un certain nombre de caractères. Un réexamen des spécimens que nous

avions récoltés en 1993 confirme que la disposition de la pilosité est bien, comme indiqué dans la diagnose ci-dessus, celle du groupe d'*O. lutea* et est très proche dans le détail de celle d'*O. battandieri* et d'*O. aspea*. En particulier, lorsque de grandes marges jaunes se développent, elles sont envahies, en tout ou en très grande partie, par une pilosité dense (contra LOWE et al. 2007: 638).

Il est probable que d'autres espèces du groupe d'*Ophrys lutea* existent dans les vastes étendues des chaînes méditerranéennes d'Afrique du Nord, comme suggéré notamment par DE BÉLAIR et al. (2005). Y appartiennent peut-être des plantes d'Algérie discutées par DE BÉLAIR et al. (2005: 315-316, 317-318) sous les noms d'*O. subfusca* (RCHB. fil.) HAUSSKN. s.l. et d'*Ophrys* sp. 2 et illustrées par VÉLA (in DE BELAIR et al. 2005: 341, 353), bien que certaines d'entre elles au moins aient été réidentifiées par LE FLOC'H et al. (2010) comme *O. battandieri*, espèce manifestement répandue qui semble avoir donné lieu à la très grande majorité des observations et des dénominations de plantes intermédiaires entre *O. lutea* et *O. fusca* s.l. en Afrique du Nord (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000a: 287). Les plantes marocaines illustrées par LOWE (2011: 481) sous le nom d'*O. murbeckii* subsp. *quarteirae* paraissent très éloignées d'*O. battandieri*, *O. aspea* ou *O. lutea*. Elles représentent vraisemblablement un taxon indépendant.

Espèces siciliennes et sud-italiques: *Ophrys laurensis*, *O. flammeola*, *O. archimedeae* et leurs alliés

Plusieurs espèces endémiques de Sicile ont été rattachées, après la préparation de nos analyses précédentes, au "groupe d'*Ophrys subfusca*". Nous ne les connaissons pas ou très mal sur le terrain et nous nous sommes donc bornés dans les paragraphes qui suivent à examiner leur appartenance au groupe d'*O. lutea* tel que redéfini et à nous interroger sur leurs affinités éventuelles avec d'autres taxons du groupe. L'isolement de la Sicile par rapport à l'Afrique du nord d'une part, au sous-continent cyrno-sarde d'autre part, est tel que, si un axe de colonisation a pu exister, grâce au régime des vents, de l'Afrique vers la Sicile puis la Sardaigne, l'existence d'un flux génétique soutenu entre ces régions est extrêmement peu probable. Le maintien à long terme d'une conspécificité entre taxons africains et taxons siciliens ou sardes est donc pratiquement exclu, sauf évidemment, dans le cas de la Sicile et de l'Afrique, si le contact est maintenu à travers la péninsule ibérique, les régions méditerranéennes du nord du bassin tyrrhénien et la péninsule italique, comme cela peut être le cas pour *O. lutea*.

Ophrys laurensis GENIEZ & MELKI a été décrit sur la base de spécimens récoltés sur le mont Lauro, près de Buccheri, le 19 avril 1990 (MELKI & GENIEZ 1992, holotype déposé dans l'herbier de l'Université de Montpellier II). En 1996, MELKI (in MARK 1996: 7) a publié une photo d'*O. laurensis* prise le 27 avril 1992, sans davantage de précision ou d'information. Plus tard, DELFORGE (2000) a fait une analyse complète de ce taxon accompagnée d'une description très détaillée, basée sur l'examen d'une centaine d'exemplaires

(DELFORGE 2000: 241-242, fig. 1, 249, photos 208: Pl. 16, en bas). Dans une deuxième contribution il a ajouté des détails descriptifs, des photos et une analyse très révélatrice de la position du pollinisateur par rapport à l'ornementation du labelle (DELFORGE 2001B). Nous avons pu examiner 13 spécimens récoltés sur le Mont Lauro près de Buccheri et attribués à *O. laurensis*. Six d'entre eux se trouvent dans l'herbier de Pierre DELFORGE et font partie des plantes sur lesquelles il a fondé son analyse, sept autres, récoltés par James MAST DE MAEGHT du 3 au 5 mai 2006 (MAST DE MAEGHT 2009), nous ont été aimablement offerts par lui et sont incluses dans notre herbier. Leur examen confirme que la disposition générale de la pilosité d'*O. laurensis* est bien celle du groupe d'*O. lutea*. L'espèce dont les détails de cette disposition rapproche le plus *O. laurensis* est *O. sicula*. *O. laurensis* en diffère principalement, à cet égard, par l'extension plus grande du fuseau de pilosité brune, qui touche ou intersecte les sinus et envahit souvent les lobes latéraux et distaux, ainsi que par la largeur beaucoup plus faible du bord glabre, qui est nettement plus étroit que la couronne de pilosité jaune. La transition entre pilosité jaune, très luxuriante, et bord glabre est aussi nettement plus abrupte. Outre les détails d'ornementation du labelle, déjà indiqués par DELFORGE (2000: 241), *O. laurensis* se caractérise bien sûr par la forme et les proportions du labelle, par la délimitation tranchée entre zones brunes et zones jaune, par la macule opaque et sombre, et par les pétales longs et souvent spatulés (DELFORGE 2000: 123-124). La gorge d'*O. laurensis* est profondément échancrée, une différence marquée avec *O. corsica*.

Ophrys flammeola P. DELFORGE a été décrit sur la base de spécimens récoltés le 19 avril 2000, sur le Monte Formaggio, dans la province de Caltanissetta. Une description détaillée, deux photos prises à la localité type et une analyse florale accompagnent la description formelle (DELFORGE 2000: 207, 248-252, 256). Nous avons pu examiner le type, conservé dans l'herbier de Pierre DELFORGE. La disposition de la pilosité du labelle de ce spécimen ne correspond pas bien, à première vue, à celle du groupe d'*O. lutea*. Comme indiqué dans la description originale (DELFORGE 2000: 250), la couronne de poils blancs ou paille manque et la couronne de poils jaunes, très mince, n'est pas apparente sur l'exsiccatum. Le bord glabre, très étroit, est séparé de la pilosité par une limite abrupte. Toutefois, cette disposition de la pilosité, et son abondance presque laineuse sur l'ensemble du labelle à l'exception de la macule évoque fortement les spécimens extrêmes d'*O. carpitana*. Une ressemblance de ce dernier avec *O. flammeola* avait d'ailleurs été suggérée, avant la description formelle d'*O. carpitana*, par DE BÉLAIR et al. (2005: 315). Les photographies publiées par DELFORGE (2000 : 207) et GALESI et al. (2004: 483), celles qui sont mises en ligne par MOINGEON (2009) et MAST DE MAEGHT (2009) et l'analyse de WUCHERPENNIG (2013: 252-256) montrent des fleurs d'apparence variable et, pour plusieurs individus, les bandes de pilosité blanche et jaune caractéristiques du groupe d'*O. lutea*, étroites mais bien marquées. Il est donc clair qu'*O. flammeola* appartient bien au groupe d'*O. lutea*, même si, comme *O. melena* d'une part, *O. carpitana* d'autre part, il en exprime les caractères de manière parfois cryptique. Au-delà des particularités de la pilosité, *O. flammeola* présente de nombreux caractères qui le singularisent à l'intérieur du groupe (DELFORGE 2000: 250). L'un de ces caractères

tères, qui semble plus marqué chez *O. flammeola* que chez toutes les autres espèces du groupe, est la présence d'un sillon central traversant toute la partie distale, brune et bombée du lobe central. Ce sillon, marqué par une fine ligne de poils noirâtres et blancs, est très visible aussi bien sur l'exsiccatum du type que sur les photos de MOINGEON (2009). LE FLOC'H et al. (2010) et MARTIN et al. (2013) estiment *O. flammeola* et *O. carpitana* suffisamment similaires pour être considérés comme conspécifiques et utilisent le binôme *O. flammeola* (prioritaire par la date de publication) pour les deux plantes. Nous ne pouvons suivre cette proposition. Les deux taxons sont diagnosables et séparés par une beaucoup trop grande distance pour être reliés par un flux génétique persistant. Il ne nous semble même pas établi, même si c'est probable, qu'ils constituent une paire monophylétique.

Ophrys archimedeae P. DELFORGE & M. WALRAVENS a été décrit sur la base de spécimens récoltés sur le Monte Sambuco, dans la province d'Enna. Une description détaillée, deux photos, dont une prise à la localité type, et une analyse florale accompagnent la description formelle (DELFORGE 2000: 208, 246-248, 256). Nous avons pu examiner le type et un deuxième spécimen conservés dans l'herbier de P. DELFORGE. La disposition de la pilosité du labelle de ces spécimens correspond entièrement à celle du groupe d'*O. lutea*. Comme indiqué dans la description originale (DELFORGE 2000: 248), les couronnes de poils blancs ou paille et de poils jaunes sont très développées. Un bord glabre relativement étroit se dessine. Sa limite avec la zone de pilosité brune n'est pas abrupte. Parmi les espèces du groupe c'est probablement *O. sicula* que l'espèce rappelle le plus, mais comme *O. laurensis*, elle est extrêmement bien caractérisée et distincte.

Le groupe d'*Ophrys lutea* comprend certainement dans l'espace italo-sicilien d'autres espèces qu'*O. lutea*, *O. sicula* et les trois endémiques siciliens qui viennent d'être évoqués. Des plantes rattachées, toujours avec réserves, soit à *O. melena*, soit à *O. numida*, soit à *O. phryganae*, ont été signalées en Sicile, en Calabre et au Mont Gargano (e.g. LORENZ & GEMBARDT 1987; PAULUS & GACK 1992B; DELFORGE 2000, 2001A, 2003, 2005; FALCI & GIARDINA 2000; ROSSINI & QUITADAMO 2000, 2003; BLAICH 2001-2008; DEL FUOCO 2002, 2003; HERTEL & ZIRNSACK 2006; MAST DE MAEGHT 2009). Nous ne connaissons pas les plantes siciliennes ni les plantes calabraises. Les photos qui en sont publiées n'évoquent ni *O. melena*, ni *O. numida*, ni *O. phryganae*. Ces plantes appartiennent certainement à plusieurs taxons indépendants, comme indiqué par DELFORGE (2003: 68-69, 2005: 217). Ceux-ci nous semblent plus apparentés à *O. sicula* qu'à aucune autre espèce du groupe. C'est au mont Gargano que des plantes de ce complexe sont connues depuis le plus longtemps (LORENZ & GEMBARDT 1987; KAPTEYN DEN BOUMEESTER & WILLING 1988; ETTLINGER 1992; PAULUS & GACK 1992A, B; DELFORGE 1993, 1994A). Nous avons consacré une part importante d'une visite au Gargano en avril 1995 à l'examen de ces plantes, avons photographié de nombreux exemplaires et en avons récolté quelques-uns. Nous avons eu l'impression, comme LORENZ et GEMBARDT (1987), PAULUS et GACK (1992B) et DELFORGE (1993), que la compréhension de leurs relations avec *O. sicula* nécessiterait un examen encore beaucoup plus approfondi, probablement sur une période de temps plus longue.

Espèces ibériques: *Ophrys quarteirae*, *O. lucentina* et leurs alliés

Ophrys lutea subsp. *quarteirae* KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG a été décrit sur la base de spécimens récoltés près de Paderne, en Algarve, au Portugal, le 17 avril 2007. La description est accompagnée d'une diagnose relativement détaillée, de 15 analyses florales et de 4 photographies (KREUTZ et al. 2007). L'holotype est conservé dans l'Herbier National des Pays-Bas à Leiden (L), Herbarium C.A.J. Kreutz. Peu avant la description formelle du taxon, une analyse détaillée, accompagnée de 4 photos et d'une analyse florale, en avait été présentée par WUCHERPFENNIG (2007), qui l'avait rapproché d'*O. battandieri*. *O. lutea* subsp. *quarteirae* avait été souvent noté précédemment dans le sud de la péninsule ibérique, mais assimilé, avec réserve, à *O. sicula* (e.g. LOWE 1998: 507). En 2011, une quatrième affiliation du taxon est proposée par LOWE qui crée la nouvelle combinaison *Ophrys murbeckii* subsp. *quarteirae* (KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG) M.R. LOWE, *Ophrys murbeckii* étant le binôme que LOWE utilise pour désigner *O. numida*. En 2008, par contre, VAZQUEZ (2008: 711) avait conservé l'affiliation de *quarteirae* à *O. lutea* mais modifié son rang, introduisant la combinaison *O. lutea* var. *quarteirae* (KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG) F.M. VAZQUEZ. Des photos d'*O. lutea* subsp. *quarteirae* sont publiées par, notamment, WUCHERPFENNIG (2007: 29), KREUTZ et al. (2007: 636), MOINGEON (2007), VAZQUEZ (2008: 722), TYTECA (in MAST DE MAEGHT 2008); VAZQUEZ PARDO (2009: 277), RIECHELMANN (2009A: 115), BOIE (2011: 120) et LOWE (2011: 480). Toutes montrent des labelles aux caractéristiques très constantes et dont l'ornementation est globalement extrêmement proche de celle d'*O. lutea* et d'*O. sicula*. Elles n'évoquent qu'une très petite partie de l'intervalle de variation d'*O. battandieri*, et pas du tout *O. numida*. Les photos à haute résolution de MOINGEON (2007) et de TYTECA (loc. cit.) indiquent que le contraste entre la macule glabrescente et la pilosité luxuriante du fuseau brun qui l'entoure ressemble davantage à celui que l'on voit chez *O. sicula* qu'à celui qui est caractéristique d'*O. lutea*.

Karel KREUTZ nous a très aimablement transmis un scan à très haute résolution de l'holotype d'*Ophrys lutea* subsp. *quarteirae*. Son examen confirme que la disposition de la pilosité du labelle est très semblable à celle d'*O. lutea* et d'*O. sicula*. La frontière entre macule et fuseau pilifère est abrupte, comme chez *O. sicula*. Les ceintures de poils blanc ou paille et jaunes, longs et touffus, sont plus importantes, plus larges et plus luxuriantes que chez *O. lutea* et *O. sicula*. Leur limite interne est marquée par un changement de couleur abrupt. Leur limite externe vis-à-vis du bord glabre est abrupte elle aussi. Dans l'ensemble le bord glabre paraît plus étroit chez *O. lutea* subsp. *quarteirae* que chez *O. lutea* et *O. sicula*. Il ne nous semble faire aucun doute que ces derniers sont les plus proches parents d'*O. lutea* subsp. *quarteirae* à l'intérieur du groupe d'*O. lutea*. Le choix taxonomique de VAZQUEZ (2008) est peut-être approprié, mais comme *O. lutea* subsp. *quarteirae* paraît être localement syntopique, et même parfois synchrone, avec *O. lutea* (e.g. MAST DE MAEGHT 2008), et comme les efforts de subordination qui l'ont affecté ont été quelque peu chaotiques, il paraît plus prudent de l'individualiser au rang spécifique. Les dispositions formelles sont prises à l'Annexe 1.2.

Ophrys lucentina P. DELFORGE a été décrit sur la base de spécimens récoltés dans la Sierra de Fraile, province du Levant, Alicante, en Espagne, le 27 mars 1999. La description formelle est accompagnée d'une description très détaillée, d'une diagnose différentielle, d'une analyse florale et de deux photographies (DELFORGE 1999: 246-256, 276). L'holotype, déposé dans l'herbier de P. DELFORGE, faisait partie d'une colonie de six individus, le seul autre *Ophrys* présent sur le site étant *O. fusca* s. str. (DELFORGE 2004: 80). Cette colonie était représentative de plantes observées dans 24 stations de la province d'Alicante (DELFORGE 1999: 255). LOWE et al. (2001) indiquent que la région d'où vient le type, qu'ils ont visitée dans la première décade de mars 2000, est occupée par des populations complexes d'*O. lupercalis*, *O. bilunulata* et d'une troisième espèce, *O. "vulpecula-fusca"*, avec des hybrides et introgressants. Ils estiment que l'échantillon sur lequel DELFORGE a fondé la description d'*O. lucentina* est hétérogène. Ils y voient des représentants d'*O. "vulpecula-fusca"*, que DELFORGE se serait efforcé de décrire, mais aussi des formes de transition et des individus d'*O. lupercalis* à bords jaunes. Sur la base d'une analyse strictement biométrique d'une photocopie noir et blanc de l'holotype, c'est à *O. lupercalis* qu'ils rattachent l'holotype. DELFORGE (2004) a commenté cette démarche et en a montré le peu de fiabilité. C'est toutefois sur cette base que LOWE et al. (2001) ont choisi de nommer leur *O. "vulpecula-fusca"* comme nouvelle espèce, *O. dianica*.

Nous avons examiné l'holotype d'*Ophrys lucentina* et trois autres spécimens conservés dans l'herbier de Pierre DELFORGE. L'holotype n'appartient certainement pas à *O. lupercalis* ou à *O. bilunulata*. Il présente sans ambiguïté les caractères du groupe d'*O. lutea*, ceci en dépit des hésitations exprimées par le descripteur (DELFORGE 1999), mais conformément au traitement qu'il en a adopté ultérieurement (DELFORGE 2001A, 2005). Des ceintures de pilosité blanche et paille, puis jaune, étroites mais très bien définies, entourent le fuseau brun et le séparent d'un étroit bord glabre, lui aussi très bien défini. Ces ceintures sont visibles sur la photo de la plante fraîche publiée par DELFORGE (2004: 83, en bas à gauche). Deux des trois autres spécimens que nous avons examinés présentent aussi très distinctement ces ceintures. Elles sont plus difficiles à voir mais existent, sur le troisième. Ce dernier rappelle fort par l'évanescence des ceintures caractéristiques et la luxuriance de la pilosité brune les spécimens "extrêmes" d'*O. carpitana* et d'*O. flammeola*. C'est peut-être à ces deux espèces qu'*O. lucentina* ressemble le plus au sein du groupe d'*O. lutea*. Comme le montrent les photos publiées par DELFORGE (1999, 2004, 2005) et BENITO AYUSO et TABUENCA (2000), *O. lucentina* est, comme *O. flammeola* et *O. carpitana*, mais peut-être à un degré moindre, une espèce relativement variable. La description d'*O. dianica* est trop peu détaillée, en ce qui concerne l'ornementation du labelle, pour savoir si, comme le pensent LOWE et al (2001) et DELFORGE (2004), *O. lucentina* et *O. dianica* sont deux binômes destinés à la même espèce ou si deux espèces sont concernées. Les photos publiés par ARNOLD (1999) et LOWE et al. (2001) évoquent beaucoup moins que celles d'*O. lucentina* le groupe d'*O. lutea*. Mais peut-être représentent-elles un extrême de l'intervalle de variation d'*O. lucentina*.

Des plantes qui ressemblent à *Ophrys lucentina* ont été signalées à diverses reprises en France (e.g. BALAYER 1990; JASLIN & PERRIN 1990; GASC 1994; DELFORGE 1999, 2001A, 2005, 2007, 2012; GERBAUD et al. 2000; LEWIN 2000; HIRSCHY & BENNERY 2012). Nous avons vu des plantes de ce type dans le massif de la Clape le 17 avril 2003 et le 13 avril 2006, y compris une petite colonie d'une dizaine d'individus retrouvés au même endroit les deux années. Les spécimens que nous avons récoltés présentent une ornementation du labelle caractéristique du groupe d'*O. lutea*, mais pas entièrement similaire à celle d'*O. lucentina*. Le statut de ces plantes reste à établir.

Remerciements

Nous sommes très reconnaissants à Pierre DELFORGE et Karel KREUTZ pour leur assistance dans la consultation et l'examen de matériel type et topotypique. Maria Pia GRASSO et James MAST DE MAEGHT nous ont fait don de spécimens et de photographies. Anne DEVILLERS et André FLAUSCH (†) ont participé à beaucoup de nos travaux de terrain. Marc PIGNAL et Gérard AYMONIN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Jeffrey WOOD, Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, Sally RAY, Herbarium, Royal Botanic Garden, Édimbourg, Robert VOGT, Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, David DU PUY, Jany Renz Herbarium, Bâle, Ernst VITEK et Bruno WALLNÖFER, Herbarium, Muséum d'Histoire naturelle, Vienne, Walter TILL, Herbarium, Institut de Botanique, Université de Vienne, Arno WÖRZ, Herbarium, Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, les responsables de l'Herbarium, Botanische Staatssammlung, Munich, Hermann MANITZ, Herbarium Haussknecht, Jena, et Edi URMI, Herbarium, Université de Zürich, nous ont accueillis dans leurs institutions respectives. Craig BROUGH et le staff de la bibliothèque, Royal Botanic Gardens, Kew, nous ont assisté dans la recherche de documents et ont autorisé la photographie des planches de REICHENBACH fil. Nous avons, au cours des années et lors de la préparation du manuscrit, discuté de nombreux points de systématique et de nomenclature avec Pierre DELFORGE. Nous avons aussi eu l'occasion d'évoquer les plantes cyno-sardes avec Maria Pia GRASSO et Gianni ORRU et nous souhaitons prendre ici une occasion d'exprimer notre reconnaissance pour l'aide inestimable, qu'avec leur collègue Gabriele TUVERI, ils nous ont apportée lors de notre plus récent séjour en Sardaigne.

Bibliographie

- ALIBERTIS, A. 2006.- The orchidales of Crete: endemic species and *Ophrys*. *J. Eur. Orchid.* 38: 397-414.
- AMICH, F., GARCIA-BARRIUSO, M., CRISI, A. & BERNARDOS, S. 2009.- Taxonomy, morphometric circumscription and karyology of the Mediterranean African representatives of *Ophrys* sect. *Pseudophrys* (Orchidaceae). *Plant Biosystems* 143 (1): 47-61.
- ANTONIOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- ANTONIOPOULOS, Z., GAVALAS, G. & KREUTZ, K. 2011.- The Orchids of the Aegean island of Herakleia (Cyclades and *Ophrys heracleotica* GAVALAS, KREUTZ & Z. ANTONIOPOULOS, a new *Ophrys* species. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 27(2) ["2010"]: 266-281.
- ARNOLD, J.E. 1999.- La problématique des groupes d'*Ophrys fusca* et d'*Ophrys omegaifera* en Catalogne et dans le Pays Valencien (Espagne). *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 120-140, 275.
- AUTHIER, P. 2010.- Coup de torchon sur quelques *Ophrys* de Tunisie. (source de la documentation : AMICH, F., GARCIA-BARRIUSO, M., CRISI, A. & BERNARDOS, S. 2009.- Taxonomy, morphometric circumscription and karyology of the Mediterranean African representatives of *Ophrys* sect. *Pseudophrys* (Orchidaceae). *Plant Biosystems* 143 (1): 47-61). *L'Orchidophile* 41: 143-146.
- BALAYER, M. 1990.- Formes hybridogènes d'Orchidées en Corbières et Roussillon (2). *L'Orchidophile* 21(91): 78-83.

- BARTOLO, G., LANFRANCO, E., PULVIRENTI, S. & STEVENS, D.T. 2001.- Le *Orchidaceae* dell'arcipelago maltese (Mediterraneo centrale). *J. Eur. Orch.* 33: 743-870.
- BATTANDIER, J.A. 1910.- Flore de l'Algérie. Supplément aux Phanérogames: 90p. P. Klincksieck, Paris et Imprimerie Agricole et Commerciale, Alger.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Die Orchideen Europas: 192p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BENISTON, N.T. & BENISTON, W.S. 1999.- Wild orchids of Mallorca: 108p. Editorial Moll, Mallorca.
- BENITO AYUSO, J. & TABUENCA, J.M. 2000.- Apuntes sobre orquídeas (principalmente del Sistema Ibérico). *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava* 15: 103-126.
- BEN TOV, I. 2011.- Wild orchids of Israel. *Ophrys: Ophrys bornmuelleri, Ophrys dimsmorei, Ophrys flavomarginata*. www.pbase.com/ilanbt
- BIEL, B. 2005.- Ergänzungen zur Orchideenflora der Nördlichen Sporaden (Griechenland) – Skiathos, Skopelos und Alonissos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 21 (2) ["2004"]: 4-79.
- BLAICH, G. 2001-2008.- The *Ophrys fusca/lutea* s.l. complex of Sicily in BLAICH, G. 2001-2006. *Europäische Orchideen*. <http://www.guenther-blaich.de>
- BOIE, K. 2011.- Kostbarkeiten in Andalusien Bergen. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 27(2) ["2010"]: 117-122.
- BOILLAT, Ch. & BOILLAT, V. 2004.- Orchideenfunde Korsikas. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 20(2) ["2003"]: 1-4.
- CAMUS, E.G. (coll. BERGON, P. & CAMUS, A.) 1908.- Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces russes transcaspianes: 484p + 32 pl. Librairie J. Lechevalier, Paris.
- CAMUS, E.G. (coll. CAMUS, A.) 1921.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Planches 1-122. Explication des planches: 72p. Lechevalier, Paris.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen. Texte, Tome II: 239p. (321-559). Lechevalier, Paris.
- CAVANILLES, A.J. 1793.- Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescut, aut in hortis hospitantur. Vol. 2: 79p + 100 pl. (101-200) Lazaro Gayguer, Madrid.
- CORD-LANDWEHR, K. 2011.- Systematik und Änderungen der Namensgebung der Orchideen auf Korsika in den letzten 100 Jahren. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 27(2) ["2010"]: 65-116.
- 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. [eds.]- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- DANIN, A. [ed.] 2012.- Flora of Israel on line. The Hebrew University of Jerusalem, Jerusalem. <http://flora.huji.ac.il/browse.asp>
- DE BÉLAIR, G. 2000.- Les orchidées de Numidie. 1^{re} partie: taxonomie et iconographie. *L'Orchidophile* 31: 220-230.
- DE BÉLAIR, G., VÉLA, E. & BOUSSOUAK, R. 2005.- Inventaire des orchidées de Numidie (N-E Algérie) sur vingt années. *J. Eur. Orch.* 37: 291-401.
- DELFORGE, P. 1992.- Les Orchidées de l'île de Leucade (Nomos Lefkada, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 155-176.
- DELFORGE, P. 1993.- Les Orchidées de l'île de Zante (Nomos Zakynthos, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et cartographie. *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 113-172.
- DELFORGE, P. 1994A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1994B.- Note de synthèse sur la répartition des Orchidées des îles ioniennes (Nissia Ioniou, Grèce). *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 209-218.
- DELFORGE, P. 1994C.- Les Orchidées des îles de Céphalonie et d'Ithaque (Nomos Kefallinia, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 219-272.

- DELFORGE, P. 1995A.- Quelques observations sur les Orchidées de l'île d'Eubée (Nomos Eyboia, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 128-143.
- DELFORGE, P. 1995B.- Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce) - Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 144-221.
- DELFORGE, P. 1997.- Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 103-152.
- DELFORGE, P. 1999.- *Ophrys arnoldii* et *Ophrys lucentina*, deux espèces nouvelles du groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 244-260, 277-278.
- DELFORGE, P. 2000.- Contribution à la connaissance des *Ophrys* apparemment intermédiaires entre *Ophrys fusca* et *O. lutea* en Sicile. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 237-256 + 12 figs.
- DELFORGE, P. 2001A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2001B.- Un pollinisateur pour *Ophrys laurensis*. *Natural. belges* 82 (Orchid. 14): 143-148.
- DELFORGE, P. 2002.- Les Orchidées des îles de Milos, Kimolos et Polyaigos (sud-ouest des Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 83 (Orchid. 15): 67-120.
- DELFORGE, P. 2003.- Contribution à la connaissance des orchidées printanières de Calabre (Italie) et description d'*Ophrys brntia* sp. nova. *Natural. belges* 84 (Orchid. 16): 55-94.
- DELFORGE, P. 2004.- Le type d'*Ophrys lucentina*. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 77-88.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2008.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.
- DELFORGE, P. 2009.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. 2010.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- DELFORGE, P. 2011.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce). *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 124-201.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* 72: 99-101.
- DELFORGE, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DEL FUOCO, C. 2002.- *Ophrys lutea* subsp. *phryganae* (DEVILLERS-TERSCH. & DEVILLERS) MELKI: nuova stazione nel Gargano. *GIROS Notizie* n°21: 21 + 1 fig.
- DEL FUOCO, C. 2003.- Orchidee del Gargano: 247p. Parco Nazionale del Gargano, Monte Sant'Angelo.
- DEL PRETE, C., TICHIY, H. & TOSI, G. 1993.- Le orchidee spontanee della Maremma Grossetana: 143p. Amministrazione Provinciale di Grosseto, Assessorato al Turismo e alla Cultura. Porto Ercole.
- DEMANGE, M. 2007.- Pourquoi une telle inflation de noms d'orchidées européennes et méditerranéennes ? (1^{ère} partie). *L'Orchidophile* 38: 27-33.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOG, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2010.- Orchids of Lesbos: distributional and biogeographical notes. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 206-245.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000A.- Observations sur les ophrys du groupe d'*Ophrys subfusca* en Tunisie. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 209-210, 283-297.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000B.- Transitions biogéographiques dans quelques populations d'*Euophrys* de Tyrhénienne nord-orientale. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 339-352 + 4 figs.

- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004.- Scolopaxoid *Ophrys* of the Adriatic. Diversity and biogeographical context. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 188-234.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 97-162.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013A.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 61-74.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013B.- Endémisme dans la flore orchidéenne cyrno-sarde. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 75-84
- DIEKJOBST, H. & SISCHKA, N. 2006.- Zur Orchideenflora Albaniens — Beobachtungen auf einer Frühjahrsreise durch Niederalbanien. *J. Eur. Orch.* 38: 557-580.
- DURIEU DE MAISONNEUVE, M.-Ch. & COSSON, E. 1867.- Flore d'Algérie: phanérogamie. Introduction: 8p. Impr. impériale, Paris.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- ETTlinger, D.M.T. 1992.- Notes sur les Orchidées vues à Corfou (Kerkira, Grèce) en 1981 et 1992. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 113-124.
- FALCI, A. & GIARDINA, S.A. 2000.- Signalazioni di *Orchidaceae* in Sicilia. *J. Eur. Orch.* 32: 279-290.
- FAURHOLDT, N. 2003: Notes on the genus *Ophrys* in Tunisia. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 20 (1): 80-84.
- FLEISCHMANN, H. 1923.- Neue *Ophrys*-Arten aus Asien gesammelt von J. Bornmüller und Th. Strauss. *Ann. Naturhis. Mus. Wien* 36: 7-14.
- FLEISCHMANN, H. 1925.- Beitrag zur Orchideenflora der Insel Kreta. *Österr. Bot. Z.* 74: 180-195.
- FOELSCH, G. & FOELSCH, W. 2002.- *Ophrys corsica* und *Orchis corsica*, zwei zu Unrecht vergessene Namen. *J. Eur. Orch.* 34: 823-885.
- FOELSCH, W. 2003.- Die Orchideen Korsikas. *Landesm. Joann. Graz Bot. Newsletter* 2: 7-10.
- FOELSCH, W. 2004.- Anmerkungen und Berichtigungen zu Publikationen über *Ophrys gazella*, *Ophrys africana*, *Ophrys corsica* und *Orchis corsica*. *J. Eur. Orch.* 36: 1009-1023.
- GALÁN CELA, P. & GAMARRA, R. 2003.- Check list of the Iberian and Balearic Orchids. 2. *Ophrys* L. - *Spiranthes* Rich. *Anales Jard. Bot. Madrid* 60: 309-329.
- GALESI, R., CRISTAUDDO, A. & MAUGERI, G. 2004. Contributo alla conoscenza delle *Orchidaceae* nella provincia di Caltanissetta (Sicilia). *J. Eur. Orch.* 36: 465-526.
- GASC, G. 1994.- Spéciation et évolution du genre *Ophrys* (*O. fusca* «à bord jaune» du sud-est de la France). *L'Orchidophile* 25: 8-13.
- GERBAUD, O. [réd.] et al. [sic] 2000.- Systématique. 1. Groupe de travail "Ophrys fusca" de la S.F.O. Compte rendu d'une sortie dans les Bouches-du-Rhône (1 et 2 avril 2000) et nouvelles réflexions sur les *Ophrys fusca* s.l. de France et de Corse. *L'Orchidophile* 31: 169-178.
- GIOTTA, C. & PICCITTO, M. 1990.- Orchidee spontanee della Sardegna: 167p. Guida al riconoscimento delle specie. Carlo Delfino Editore, Sassari.
- GÖGLER, J., STOKL, J., SRAMKOVA, A., TWELE, R., FRANCKE, W., COZZOLINO, S., CORTIS, P., SCRUGLI, A. & AYASSE, M. 2009.- Ménage à trois - Two endemic species of deceptive orchids and one pollinator species. *Evolution* 63: 2222-2234.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1984.- Die Orchideenflora Albaniens - OPTIMA-Projekt "Kartierung der mediterranen Orchideen". *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 16: 193-394.
- GÖLZ, P., OTT, H. & OTT, M. 1995.- Die Orchideen der Insel Kithira (Ein Beitrag zum OPTIMA-Projekt «Kartierung der mediterranen Orchideen»). *J. Eur. Orch.* 27: 622-658.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1986.- Orchideen in Jugoslawien. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 689-827.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 2000.- Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora Tunesiens, insbesondere des *Ophrys lutea-fusca*-Aggregates. *J. Eur. Orch.* 32: 3-68.
- GRABNER, U. 2003.- Übersicht der von uns gesehenen Orchideenarten auf der Insel Rhodos. *Ophrys phryganae*. *Ophrys sicula*. <http://www.grabner-orchideen.com>
- GRABNER, U. 2005.- Übersicht der von uns gesehenen Orchideenarten auf der Insel Kreta. *Ophrys phryganae*. *Ophrys sicula*. <http://www.grabner-orchideen.com>

- GRABNER, U. 2006.- Übersicht der von uns gesehenen Orchideenarten auf der Insel Korsika. *Ophrys corsica*. <http://www.grabner-orchideen.com>
- GRABNER, U. 2007.- Übersicht der von uns gesehenen Orchideenarten auf der Insel Kreta. *Ophrys lepidota*. *Ophrys sicula*. *Ophrys corsica*. <http://www.grabner-orchideen.com>
- GRANT, V. 1981.- Plant speciation. 2nd ed.: 563p. Columbia University Press, New York.
- GRASSO, M.P. 2004.- Riflessioni sulla presenza di *Ophrys corsica* in Sardegna. *GIROS Notizie* n°26: 2-5.
- GRASSO, M.P. 2005.- *Andrena cinerea* impollinatore confermato di *Ophrys lutea* CAV. in Sardegna. *GIROS Notizie* n°31: 7-9.
- GRASSO, M.P. & MANCA, L.H. 2002.- Über die Bestäuber einiger Zippen aus der Gattung *Ophrys* im Sarcidano (Sardinien). *J. Eur. Orch.* 34: 733-738.
- GRASSO, M.P. & ORRU, G. 2004.- Su due entità del genere *Ophrys* di difficile determinazione. *GIROS Notizie* n°26: 17-21.
- GRASSO, M.P. & ORRU, G. 2005.- Su due entità del genere *Ophrys* di difficile determinazione: addendum nomenclaturale. *GIROS Notizie* n°30: 9-13.
- GROVES, C. & GRUBB, P. 2011.- Ungulate taxonomy: 317p. John Hopkins University Press, Baltimore.
- GRÜNANGER, P. 2001. - Orchidacee d'Italia. *Quad. Bot. Ambientale Appl.* 11 ["2000"]: 3-80.
- GÜGEL, E. 2007.- Orchideen, <http://www.guegel.com/ernst/orchideen>
- GÜGEL, E. & WUCHERPFENNIG, W. 2007.- Was ist *Ophrys pectus* MUTEL ? *J. Eur. Orch.* 39: 323-340.
- HAUSSKNECHT, C. 1899.- Symbolae ad floram graecam. Aufzählung der im Sommer 1885 in Griechenland gesammelten Pflanzen (Schluss). *Mitt. Thür. Bot. ver. N. F.* 13: 18-77.
- HERTEL, S. & PRESSER, H. 2010.- Neue Erkenntnisse zu den Orchideen in Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(1): 146-202.
- HERTEL, S. & ZIRNSACK, A. 2006.- Anmerkungen zu einigen kroatischen Orchideen-Taxa. *J. Eur. Orch.* 38: 215-244.
- HERVOUET, C. & HERVOUET, J.-M. 1998.- Quelques observations sur les Orchidées de Malte et de Tunisie *L'Orchidophile* 29: 28-34.
- HIRSCHY, O. & BENNERY, L. 2012.- Un curieux *Pseudophrys* dans le Var. *Orchidophile* 43: 151-158.
- HÖLZINGER, J., KÜNKELE, A. & KÜNKELE, S. 1985.- Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 1-101.
- JACQUET, P. 2004.- Quelques naturalistes obscurs ou oubliés. *L'Orchidophile* 35: 145-152.
- JASLIN, P. & PERRIN, J.-F. 1990.- Notes sur les *Ophrys* de la Clape. *L'Orchidophile* 21: 159-163.
- KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D., & WILLING, E. 1988.- Aktuelle Verbreitung der Orchideen auf Kerkira (Korfu/Griechenland). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. Beiheft* 2: 4-128.
- KOLBE, J.J., GLOR, R.E., RODRIGUEZ SCHETTINO, L., CHAMIZO LARA, A., LARSON, A. & LOSOS, J.B. 2004.- Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431 (9 septembre): 177-181.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2002.- Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos: 416p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Neue Funde von *Dactylorhiza ilgazica* C.A.J. KREUTZ in der Türkei. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 14(2) (1997): 26-29.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Ikonographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreutz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2003.- Feldführer der türkischen Orchideen: 204p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Die Orchideen von Cypern - The Orchids of Cyprus: 416p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J., LOWE, M.R. & WUCHERPFENNIG, W. 2007.- *Ophrys lutea* subsp. *quarteirae* KREUTZ, M.R. LOWE, & WUCHERPFENNIG, eine neue *Ophrys*-Sippe aus Südportugal (Algarve) und Südspanien (Andalusien). *J. Eur. Orch.* 39: 625-636
- LE FLOU'CH, E., BOULOS, L. & VELA, E. 2010.- Catalogue synonymique commenté de la flore de Tunisie: 504p. Ministère de l'Environnement et du Développement Durable, Banque Nationale de Gènes, République Tunisienne.

- LEMOINE, B. & LEWIN, J.-M. 1998.- *Ophrys lutea* subsp. *minor* (= *Ophrys sicula*) est-il présent en France continentale ? *L'Orchidophile* 29: 84-86.
- LEWIN, J.-M. 2000.- Compte-rendu des sorties 1999 du groupement Roussillon de la S.F.O. *L'Orchidophile* 31: 144-145.
- LORENZ, R. & GEMBARDT, C. 1987.- Die Orchideenflora des Gargano (Italien) - Ein Beitrag zum OPTIMA-Projekt "Kartierung der mediterranen Orchideen". *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 19: 385-756.
- LOWE, M.R. 1998.- The orchids of the province of Málaga. *J. Eur. Orch.* 30: 501-570.
- LOWE, M.R. 2011.- Studies in *Ophrys* L. sectio *Pseudophrys* GODFREY — II. *Andrena flavipes* Pz. pollinated taxa. *J. Eur. Orch.* 43: 455-497.
- LOWE, M.R., GÜGEL, E. & KREUTZ, C.A.J. 2007.- *Ophrys carpitana* M.R. LOWE, GÜGEL & KREUTZ, a new species from Tunisia. *J. Eur. Orch.* 39: 637-646.
- LOWE, M.R., PIERA, J. & CRESPO, M.B. 2001.- The Orchids of the Province of Alicante (Comunidad Valenciana), Spain. A contribution to the OPTIMA project "Mapping of Mediterranean Orchids". *J. Eur. Orch.* 33: 525-636.
- MARK, C. 1996.- Voyage d'étude de la S.F.O. en Sicile du 10 au 21 avril 1994. *L'Orchidophile* 27: 5-12.
- MARTIN, R., OUNI, R., VÉLA, E. & LÉGER, J.-F. 2013.- A la découverte des orchidées du Cap Bon en Tunisie: 32p. Société Méditerranéenne d'Orchidologie, La Motte d'Aigues, Vaucluse.
- MAST DE MAEGHT, J. 2004.- *Ophrys: Ophrys* of Sardinia. <http://www.ophrys-genus.be/>
- MAST DE MAEGHT, J. 2008.- *Ophrys:A9-4. O. lutea* CAV. subsp. *quarteirae* KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPENNIG 2007. <http://www.ophrys-genus.be/>
- MAST DE MAEGHT, J. 2009.- *Ophrys: Ophrys* of Sicily. <http://www.ophrys-genus.be/>
- MAST DE MAEGHT, J. 2011.- *Ophrys: Ophrys* of Cyprus. <http://www.ophrys-genus.be/>
- MELKI, F. & GENIEZ, P. 1992. Orchidées de Sicile: sous le regard des Nebrodi. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* 12: 13-17.
- MIFSUD, S. & LEWIS, L. 2011.- Recent observations on *Ophrys*-species and hybrids of the Maltese Archipelago. *J. Eur. Orch.* 43: 609-650.
- MOINGEON, J.-M. 2005.- Orchidées d'Europe et pays limitrophes. *Ophrys lepida* S. & J.M. MOINGEON - *Ophrys* charmante. Site de la Pharmacie du val d'Usiers, <http://www.pharmanatur.com>.
- MOINGEON, J.-M. 2007.- *Ophrys lutea* subsp. *quarteirae* C.A.J. KREUTZ, M.R. LOWE & W. WUCHERPENNIG. *Ophrys* de Quarteira. Site de la Pharmacie du val d'Usiers, <http://www.pharmanatur.com>.
- MOINGEON, J.-M. 2009.- Orchidées d'Europe et pays limitrophes. *Ophrys flammeola* P. DELFORGE - *Ophrys* couleur de feu. Site de la Pharmacie du val d'Usiers, <http://www.pharmanatur.com>.
- MOINGEON, S. & MOINGEON, J.-M. 2005.- *Ophrys lepida*, sp. nova espèce de Sardaigne appartenant au groupe d'*Ophrys subfusca*. *L'Orchidophile* 36: 173-178.
- MURBECK, S.V. 1897.- Contributions à la connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie. I.: Ranunculaceae - Cucurbitaceae: 126+vi p, Tabula 1-6. Malström, Lund.
- MURBECK, S.V. 1899.- Contributions à la connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie. III. Plumbaginaceae - Graminaceae: 30p, Tabula 10-12. Malström, Lund.
- MURBECK, Sv. 1905.- Contributions à la connaissance de la Flore du Nord-Ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie. 2^{ème} série: 83p. Hakan Ohlsson, Lund.
- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaisera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 817-882.
- PAULUS, H.F. 2001.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoniae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiqiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestrifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 38-86.

- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990.- Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* 39: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992A.- Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuber-spezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeergebiet (Orchidaceae, Hymenoptera, Apoidea). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 43 ["1990"]: 80-118; Farbtafel 2.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992B.- Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 43 ["1990"]: 119-141; Farbtafel 1.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1995.- Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardiniens 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.
- PAULUS, H.F. & SALKOWSKI, H.-E. 2008.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen aus der Ägäis-Insel Kos (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 24 (2) ["2007"]: 4-29.
- PAULUS, H.F. & SCHLÜTER, Ph. 2007.- Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der *Ophrys fusca*-Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* PAULUS nov. sp., *Ophrys pallidula* PAULUS nov. sp. und *Ophrys kedra* PAULUS nov. sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 101-151.
- PERSOON, Ch.H. 1807.- Synopsis Plantarum, seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Vol. 2(2): 273-657. Treuttel & Würtz, Paris et J.G. Cottam, Tübingen.
- PRESSER, H. 2006.- Bemerkungen zur Orchideenflora von Kreta. *J. Eur. Orch.* 38: 39-56.
- DE QUEIROZ, K. 2005A.- Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 6600-6607. Also published as pp. 243-263 (Chapter 13) in HEY, J., FITCH, W.M. & AYALA F.J. [eds] - Systematics and the Origin of Species, on Ernst Mayr's 100th Anniversary. National Academies Press, Washington DC.
- DE QUEIROZ, K. 2005B.- A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 56: 196-215.
- RAYNAUD, Ch. 1985.- Les orchidées du Maroc: 119p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- REICHENBACH, H.G. fil. 1851.- Icones florum germanicarum et helveticarum. Flora germanica excursoria. Orchideae in Flora germanica recensitae additis orchideis Europae reliquae, reliqui Rossii Imperii, Algerii, ergo tentamen orchidographiae europaeae. Vol XIII-XIV: 194p. + 170 pl. F. Hofmeister, Lipsia.
- RENZ, J. 1928.- Zur Kenntnis der griechischen Orchideen. *Fedde Repert.* 25: 225-270, Taf. XL-LXX.
- RIEHELMANN, A. 2009.- Orchideenexkursion Portugal (Algarve) vom 01. April 2007 bis 15. April 2007. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 26(1): 108-132.
- RINGOT, B. 1981.- Les orchidées de la plaine du Tadla et du moyen Atlas austro-occidental. *L'Orchidophile* 12(47): 1839-1848.
- ROSSINI, A. & QUITADAMO, G. 2000.- *Ophrys phryganea* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN. *GIROS Notizie* n°15: 21.
- ROSSINI, A. & QUITADAMO, G. 2003.- Orchidee spontanee nel Parco Nazionale del Gargano: 312p. Claudio Grenzi Editore, Foggia.
- RUPPERT, J. 1926.- Beiträge zur Kenntnis der Orchideenflora der Riviera. *Verh. Nat. hist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 83: 299-316.
- SCAMPATICI, G., DEMANGE, M. & GERBAUD, O. 2005.- Genre *Ophrys*: 310-399 in BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds].- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- SCHLÜTER, P.M., RUAS, P.M., KOHL, G., RUAS, C.F., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. 2009.- Genetic patterns and pollination in *Ophrys iricolor* and *O. mesaritica* (Orchidaceae): sympatric evolution by pollinator shift. *Bot. J. Linn. Soc.* 159: 583-598.
- SCHNOT, R. 2009.- Israeli orchids. Site Colophon. <http://israeliorchids.phanfare.com/>

- SIMPSON, G.G. 1961.- Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- SOUCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SOUCHE, R. 2009.- Orchidées de Genova à Barcelona: 224p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- STÖKL, J., SCHLÜTER, P.M., STUESSY, T.F., PAULUS, H.F., ASSUM, G. & AYASSE, M. 2008.- Scent variation and hybridization cause the displacement of sexually deceptive orchid species. *Am. J. Bot.* 95: 472-481.
- STÖKL, J., SCHLÜTER, P.M., STUESSY, T.F., PAULUS, H.F., FRABERGER, R., ERDMANN, D. & SCHULZ, C. 2009.- Speciation in sexually deceptive orchids: pollinator-driven selection maintains discrete odour phenotypes in hybridizing species. *Biol. J. Linn. Soc.* 98: 439-451.
- TANDÉ, A. 2011.- Une balade en Sardaigne. *L'Orchidophile* 42: 205-212.
- TINEO, V. 1846.- *Plantarum rariorum Siciliae minus cognitarum*. Tip. Fasc. I: 15p. Barbavecchia, Palermo.
- VALLES, V. & VALLES-LOMBARD, A.-M. 1988.- Orchidées de Tunisie: 106p. Librairie de la Renaissance, Toulouse
- VAZQUEZ, F.M. 2008.- Annotations to the *Orchidaceae* of Extremadura (SW Spain). *J. Eur. Orch.* 40: 699-725.
- VAZQUEZ PARDO, F.M. 2009.- Révision de la familia *Orchidaceae* en Extramadura (España). *Folia Bot. Extremadurensis* 3: 5-362.
- VERECKEN, N.J. 2009.- Nico's wild bees and wasps. Sardinia. http://www.flickr.com/photos/nico_bees_wasps.
- WILLING, B. & WILLING, E. 1985.- Beitrag zur Orchideenkartierung NW - Griechenlands-Kartierungsergebnisse 1984/1985. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 508-628.
- WUCHERPFENNIG, W. 2007.- *Epipactis*-Arten des südöstlichen Mitteleuropas. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 217-238.
- WUCHERPFENNIG, W. 2013.- Über einige *Pseudophrys*-Sippen des zentralen Mittelmeergebietes. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 29, Beiheft 8 ["2012"]: 232-258.



Annexe 1: Nomenclature

1.1. Nouveaux taxons

Ophrys hellenica P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere media vel parva. Flores pro genere et grege Ophrydis luteae magni. Labellum 11-16.5 mm longum in exsiccata, e fauce ad apicem, 12.5-16.5 mm latum. Flores forma, aspectu, habitu, amplitudineque *O. luteae* similes, ornamentatione labelli differentes. Centrum fuscum piliferum latius. Macula centralis angustior. Basis labelli aequaliter mediocri pilositate tecta.

Holotypus (hic designatus): Graecia, Aetolia, prope Douneika, 21.IV.1990. In Herb. J. & P. Devillers-Terschuren sub n° 90-2-50-L1.

Étymologie: *hellenicus*, -a, -um: adjectif latin, grec, en allusion à la quasi-endémicité de l'espèce à la Grèce continentale et ses îles côtières.

Ophrys sicula var. *transadriatica* P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN var. nova

Descriptio: Herba pro genere parva. Flores pro genere et grege Ophrydis luteae parvi. Labellum 7,0-8,5 (9,5) mm longum in exsiccata, e fauce ad apicem, 6,0-8,5 (9,5) mm latum. Flores forma, aspectu, habitu, O. siculae similes, sed labello parviore, pilositate fusca reductaque differens.

Holotypus (hic designatus): Dalmatia (Croatia), Isla Pharus (Hvar), prope Bogomolje, 22.IV.2002. In Herb. J. & P. Devillers-Terschuren sub n° 02-2-28-04.

Etymologie: *transadriaticus*, -a, -um: adjectif latin, transadriatique, en allusion aux probables affinités de ce taxon helléno-dalmate avec les plantes italo-siciliennes.

1.2. Changement de statut

Ophrys quarteirae (KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG) P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN **comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Ophrys lutea* subsp. *quarteirae* KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG. *J. Eur. Orch.* 39: 627 (2007).

1.3. Remarques nomenclaturales

Ophrys melena et *Ophrys praemelena*

Pour *Ophrys melena*, BAUMANN et KÜNKELE (1986: 358) indiquent comme

«Terra typica»:

- a. Attika: Hymettus,
- b. Argolis: Mykenä,
- c. Insel Korfu: auf Korfu zerstreut.»

et listent les

«Syntypi:

- a. 25.04.1927, leg J. Renz (Hb. J. Renz, Basel)
- b. 20.04.1927, leg J. Renz (Hb. J. Renz, Basel)
- c. leg. J. RENZ (Hb. J. Renz, Basel).»

Dans l'Herbier Jany Renz, 3 feuilles contiennent du matériel identifié par lui comme *Ophrys melena*:

— Feuille 1422 -1418. La feuille est annotée à la main "Syntypes". Elle comprend deux récoltes. La première récolte, Herbarium J. Renz n° 1422, est formée de deux spécimens étiquetés «Attika, Hymettus, H. Markos bei Käsariani, Macchia, Kalk, ca. 300 m, 25 April 1927 leg. J. et O. RENZ». La seconde récolte, Herbarium J. Renz n° 1418, est formée d'un spécimen, étiqueté «Argolis, Mykenä, Grasige Stellen zwischen den antiken Ruinen, Kalk, 20 April 1927 leg. J. et O. RENZ».

— Feuille 958. La feuille comprend une seule récolte, d'une plante avec une fleur détachée, Herbarium J. Renz n° 958, étiquetée, «Ionische Inseln, Corfu, zwischen Zoodochos-Pigi und den Achilleion Olivenwald, Kalk, 2 April 1936. Leg. C. et H. RENZ».

— Feuille 2296. La feuille comprend une série de fleurs séparées de diverses natures et origines. Elle est étiquetée, «Ionische Inseln, Frühjahr 1926 und 1927, Original in Fedde, Rep. Spec. Nov. 25, Taf. LXIX, 1928, leg. J. et O. RENZ». Parmi ces fleurs, deux représentent *O. melena* et proviennent du mont Hymette, en Attique.

Les trois feuilles documentent bien les localités inventoriées par BAUMANN et KÜNKELE (1986) comme terra typica. Ces localités n'apparaissent toutefois dans le protologue de RENZ (RENZ 1928: 265) que dans la description de l'aire de distribution du taxon et les spéci-

mens qui les documentent ne constituent pas nécessairement du matériel type. Le seul spécimen (958) provenant d'une des trois localités, Corfou, est d'ailleurs récolté à une date trop tardive (1936) pour avoir contribué à la description. Beaucoup d'autres spécimens de Corfou, d'apparence similaire à 958, récoltés à Corfou, surtout en mars 1926, parfois en février ou dans les premiers jours d'avril, se trouvent dans l'Herbier Renz, mais ils sont tous étiquetés *Ophrys xsubfusca*, également mentionné par RENZ (1927) et aucun d'entre eux n'est identifié par lui comme *O. melena*. Il est clair toutefois, d'après les dates mentionnées dans le protologue pour Corfou, que certains de ces spécimens étaient envisagés dans la description de l'aire de distribution d'*O. melena* qui est dit commun à Corfou. On peut donc supposer que soit le spécimen 958 soit les spécimens de "*xsubfusca*" sont ceux qui sont répertoriés pour Corfou par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 358) parmi les syntypes. Le spécimen 958 et tous les spécimens étiquetés "*xsubfusca*", ou du moins la plupart d'entre eux, représentent manifestement *O. praelaelena*. Aucun n'est *O. melena* tel qu'il est compris aujourd'hui. Cette évaluation des spécimens, basée sur leurs caractéristiques morphologiques, est confirmée par les dates de récolte. Il est donc clair que RENZ avait inclus *O. praelaelena* dans sa caractérisation de l'aire de distribution d'*O. melena*.

L'inclusion de spécimens d'*Ophrys melena* provenant d'Argolide et d'*O. praelaelena* provenant de Corfou dans la liste de syntypes établie par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 358) est toutefois inexacte. En effet, dans la description originale elle-même (RENZ 1928: 264-265), la seule référence à un spécimen est un renvoi à la Table LXIX, reproduction photographique d'une collection de fleurs dont seulement deux, les fleurs 7 et 8 du rang II, sont attribuées dans la légende de la table (RENZ 1928: 269) à *O. melena*, avec, comme localité "Attika, Hymettus (Käsariani)". La Table LXIX est la reproduction photographique de la feuille 2296 de l'Herbier Jany RENZ. Les deux fleurs d'*O. melena* sont très semblables à celles de la récolte 1422, de même origine.

La typification correcte d'*Ophrys melena* est donc:

Holotype: Grèce, Attique, mont Hymette, H. Markos près de Käsariani, garrigue, calcaire, ca. 300 m, 25 avril 1927, leg. J. et O. RENZ. Herbarium Jany Renz n° 2296, rang II, spécimens 7 et 8.

Les «syntypes» répertoriés par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 358), à part ceux du mont Hymette, n'ont aucun statut, puisque les spécimens qui ont servi à la typification sont explicitement cités dans la description. Aucune action complémentaire, comme une désignation de lectotype, n'est donc nécessaire pour protéger *O. praelaelena*.

Ophrys subfusca et *O. murbeckii*

L'épithète *subfusca* a été introduite dans la littérature orchidologique par REICHENBACH fil. (1851: 76) pour désigner une variété d'*Ophrys lutea*, sous la forme *O. lutea* var. *subfusca*. Elle a été utilisée très largement dans deux acceptions différentes, universellement pour désigner des hybrides reconnus ou supposés entre *O. lutea* s.l. et *O. fusca* s.l., et, en Afrique du Nord, pour désigner en outre ce qui paraissait être une espèce dont les caractères étaient intermédiaires entre ceux de *O. lutea* s.l. et *O. fusca* s.l. (e.g. MURBECK 1899, 1905; MAIRE 1959). Au cours de ces tribulations, le taxon variétal de REICHENBACH a été repris à ce rang, ou élevé soit au rang subsppécifique, soit au rang spécifique.

La première combinaison subsppécifique est celle de MURBECK (1899: 21) qui fait référence au basionyme conformément à l'Article 33.2 du Code International de Nomenclature. Il écrit *O. lutea* Cav. Subsp. *O. subfusca* (REICH.), une formulation valable (Article 24.4) mais qui doit être corrigée en *O. lutea* subsp. *subfusca*, sans changement de citation d'auteur ou de date (Article 24.4). Dans ses remarques complémentaires, MURBECK (1905) confirme sa volonté de changement de rang en utilisant la formule *O. lutea* subsp. *O. subfusca* (REICHENB. fil. pro var.) MURB.

La première combinaison valable au rang spécifique est celle de BATTANDIER (1910: 84). La combinaison *O. subfusca* (REICH. fil.) HAUSSKN., citée par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 343, 567) en synonymie d'*O. fusca*, et reprise, sans analyse critique suffisante, par nous (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 300, 375; 2000: 289) et par LOWE (2011: 458, 460), est

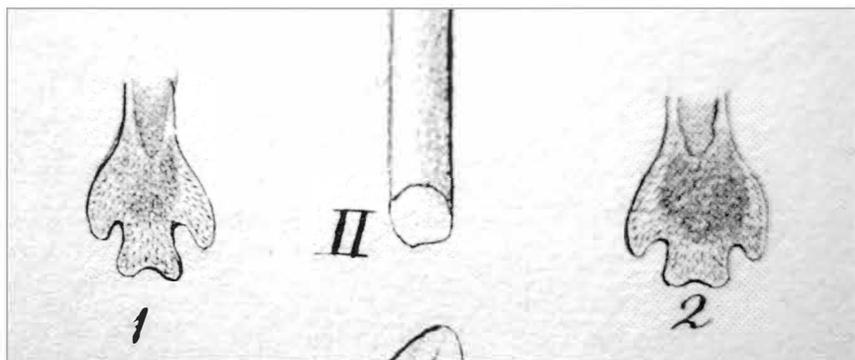


Fig. 1. Reproduction des figures 1 et 2 de la Table 165 de REICHENBACH fil. (1851: exemplaire de la bibliothèque de Kew, édition avec planches coloriées). Labelles d'*O. lutea* «var. *subfusca*».

incorrecte. Il est en effet impossible d'estimer que la formulation d'HAUSSKNECHT (1899: 25), «*O. fusca* × *lutea* (*O. subfusca* Rchb. germ. 99?)», constitue une combinaison de rang spécifique pour *O. lutea* var. *subfusca* REICHENBACH fil. La formule signifie clairement que l'auteur se demande si l'épithète de REICHENBACH peut-être appliquée à la plante grecque qu'il décrit et qu'il considère comme un hybride entre *O. fusca* et *O. lutea*, et rien de plus. L'utilisation du point d'interrogation interdit toute confusion. *O. subfusca* MURBECK, utilisé par de nombreux auteurs, n'existe pas davantage, puisque MURBECK indique clairement que c'est le rang subs spécifique qu'il choisit pour la plante (Article 24.4). On ne peut d'ailleurs, comme le font certains, lui attribuer la paternité d'*O. lutea* subsp. *subfusca* et d'*O. subfusca* sur la base du même nom. La combinaison de BATTANDIER (1910: 84) est valable. Il indique clairement dans le texte son choix du rang spécifique. En écrivant «*O. subfusca* MURBECK» il fait une référence indirecte au basionyme (Article 24.4). Ce faisant il utilise aussi une combinaison illégitime mais la légitimise. Elle doit s'écrire *O. subfusca* (RCHB.) BATT. comme le fait MAIRE (1959: 239), sans mention de MURBECK (Article 58). Il ne fait aucun doute que le type d'*O. lutea* var. *subfusca* REICHENBACH fil. est aussi celui d'*O. lutea* subsp. *subfusca* et d'*O. subfusca* (Article 7.4).

Que sait-on du type d'*Ophrys lutea* var. *subfusca* REICHENBACH fil. à travers la publication de REICHENBACH fil. (1851)? Très peu de choses. Nous avons l'illustration de deux labelles (REICHENBACH fil. 1851: Table 165 ; reproduite ici à la fig. 1), avec comme seule légende (op. cit.: 77) «Var *subfusca* Tb. 165. DXVII. 1. 2. Labella», une très brève description (op. cit.: 76) et une indication sommaire sur l'origine des spécimens (loc. cit.). Les labelles semblent très petits, si du moins ils sont représentés à l'échelle 1:1 comme le pensent BAUMANN et KÜNKELE (1986: 567), ce qui n'est pas prouvé (GÖLZ & REINIARD 2000: 23). De plus, comme le notent aussi GÖLZ et REINIARD (2000: 21), les dessins sont probablement faits à partir de spécimens séchés dont les dimensions peuvent avoir changé. Ils semblent en tout cas relativement étroits. Leur examen dans une édition de bonne qualité de REICHENBACH fil. (1851) montre un dessin qui ne peut correspondre qu'au groupe d'*Ophrys lutea* ou à des hybrides avec des espèces de ce groupe. Le labelle porte une zone centrale sombre assez réduite entourée par une très large zone claire sur laquelle une pilosité atteignant presque les bords du labelle est nettement indiquée. Il n'y a pas de bords glabres significatifs. L'impression de l'existence d'un tel bord qui peut apparaître sur certaines reproductions, particulièrement de la fig. 1, est une illusion optique due à la représentation de la pilosité. La description se limite à une phrase: «*Fascia velutina prope marginem attingente* [ceinture veloutée [couverte de pilosité courte] atteignant le voisinage du bord]». Elle correspond bien à l'effort particulier de représentation d'une pilosité différente de celle du centre dans toute la couronne claire.

En ce qui concerne l'origine des spécimens, REICHENBACH (op. cit.: 76) indique «*Reperi inter flores Ophridis luteae a cl. Durieu explanatos* (je les ai trouvés parmi les fleurs d'*Ophrys lutea* que DURIEU a fait connaître)». Plus loin, dans la liste des stations d'*O. lutea* en général, il cite

«Alg.: «très répandu» Durieu!». Ceci nous apprend seulement que les plantes avaient été récoltées quelque part en Algérie par DURIEU DE MAISONNEUVE, que ce dernier les avait identifiées comme *O. lutea* et que REICHENBACH les avait individualisées sur la base, vraisemblablement, étant donné sa diagnose différentielle, de l'extension de la pilosité dans la zone périphérique, un caractère sur lequel l'accent a été mis par tous les auteurs qui, après lui, ont étudié les plantes africaines.

La station de récolte se trouvait nécessairement soit dans les régions côtières, soit dans l'immédiat intérieur, mais en-deçà des Hauts Plateaux, parce que ce sont les seules régions, pacifiées, que DURIEU avait pu atteindre lors de ses explorations de l'Algérie, qui s'étaient déroulées entre 1840 et 1844 (DURIEU DE MAISONNEUVE & CLOSSON 1867: VI). REICHENBACH ajoute "Doivent-ils être considérés comme des hybrides?". C'est cette phrase qui a été à la base de l'usage généralisé d'*O. subfusca* pour désigner les hybrides entre *O. lutea* s.l. et *O. fusca* s.l., ainsi que les plantes soupçonnées d'être des hybrides, ce qui a englobé à peu près tout *Pseudophrys* à bord jaune. L'usage de l'épithète a notamment été extensif dans le monde grec, en particulier dans les travaux de RENZ. Sans doute est-ce l'interrogation d'HAUSSKNECHT (1899: 25) qui l'a introduit dans la région.

Dans le cadre de nos efforts destinés à préserver l'usage d'*Ophrys subfusca* pour une espèce nord-africaine, nous nous étions d'abord concentrés sur le caractère de la pilosité, parce qu'il constituait le seul élément diagnostique mentionné par REICHENBACH fil. (op. cit.), tout en tenant compte de la silhouette étroite du labelle, et avions écarté la donnée moins fiable de la taille des labelles (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Nous avons dès lors voulu reconnaître *O. subfusca* dans l'espèce que nous avons plus tard décrite sous le nom d'*O. aspea*. Avec de nouvelles observations de terrain et une connaissance accrue d'*O. aspea*, nous avons réalisé (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000a) que cette identification n'était pas défendable. Nous avons alors privilégié la taille apparente des labelles de REICHENBACH et cherché à la retrouver dans des plantes à très petites fleurs du Jebel Skarna, près de Makhtar, ce qui nécessitait une certaine tolérance par rapport à la disposition de la pilosité. AMICH et al. (2009), LE FLOC'H et al. (2010), ainsi que LOWE (2011) considèrent que ces plantes sont des extrêmes de la variation d'*O. numida*, une espèce qui ne ressemble ni par la silhouette du labelle, ni par la distribution de la pilosité aux labelles de REICHENBACH fil. (1851).

Nous reconnaissons volontiers que nos efforts d'adéquation approximative étaient malencontreux. Inspirés par un souci de stabilité, ils se révèlent au contraire facteur d'instabilité. Ainsi, LOWE (2011) associe *O. subfusca* à *O. africana/O. gazella*, un choix qu'il justifie biométriquement, privilégiant l'hypothèse d'une représentation exacte à l'échelle 1:1 des labelles de REICHENBACH, mais qui est en complète contradiction avec le dessin de l'ornementation des labelles illustré dans la planche de REICHENBACH, avec la description de REICHENBACH et avec l'identification originale de DURIEU DE MAISONNEUVE, qui a effectivement récolté des plantes ressemblant à *O. gazella* en Algérie, mais les a étiquetées *O. fusca* (e.g. herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle). Cette évaluation rejoint d'ailleurs celle qui avait été faite, pour les mêmes raisons, par GÖLZ et REINHARD (2000) à propos de l'inclusion par BAUMANN et KÜNKELE (1986) d'*O. subfusca* dans la synonymie d'*O. fusca*. La désignation par LOWE de l'holotype d'*O. africana* comme épitype d'*O. subfusca* est donc sans fondement et n'a pas de statut nomenclatural. Plus raisonnablement, VELA (in DE BÉLAIR et al. 2005), ainsi que LE FLOC'H et al. (2010) rapprochent *O. subfusca* d'*O. battandieri* et le situent dans son intervalle de variation.

Si l'on s'en tient strictement aux éléments objectifs fournis par la description et la planche de REICHENBACH fil. (1851) on est amené aux conclusions suivantes:

— Seules trois espèces africaines connues et nommées actuellement portent la pilosité décrite et illustrée par REICHENBACH comme seul caractère diagnostique d'*Ophrys subfusca*, *O. battandieri*, *O. aspea* et *O. carpitana*.

— Cette distribution de pilosité peut aussi se présenter, comme soupçonné par REICHENBACH (1851), sur des plantes hybrides ou présumées hybrides entre *O. lutea* ou *O. battandieri* et des plantes d'autres lignées à l'intérieur du complexe *O. iricolor-O. fusca-O. lutea*. C'est le cas notamment d'un spécimen conservé dans l'Herbier Renz et attribué,

certainement correctement, à un hybride entre *O. lutea* s.l. et *O. iricolor* s.l. (probablement *O. vallsiana*).

— La taille des labelles de REICHENBACH n'est pas certaine mais il est probable que beaucoup de plantes africaines peuvent avoir dans leur intervalle de variation des plantes à petites fleurs. C'est le cas, par exemple, d'*O. carpitana*, et particulièrement d'*O. migoutiana*, pour lequel nous avons vu, dans des colonies manifestement monospécifiques, des plantes à fleurs minuscules, ayant exactement les mêmes dimensions que les labelles de REICHENBACH. Elles seraient, si l'on acceptait d'ignorer la description et le dessin de REICHENBACH, de meilleurs candidats à l'attribution de l'épithète *subfusca* qu'*O. africana*/*O. gazella*.

— Parmi les espèces dont la pilosité envahit de manière uniforme toute la zone de teinte claire, deux ne peuvent raisonnablement pas être assimilées à *subfusca*. *O. aspea* est exclu parce que les dessins illustrés par la planche de REICHENBACH ne font pas partie de son intervalle de variation. *O. carpitana* est peu probable parce que seuls quelques individus peuvent présenter ces dessins. Seule la troisième, *O. battandieri*, est plausible. C'est d'ailleurs *O. battandieri*, vu dans les régions côtières d'Algérie, que BATTANDIER (1910) décrit lorsqu'il crée la combinaison spécifique *O. subfusca*.

— Il est peu probable que, sauf découverte heureuse de matériel d'herbier jetant un éclairage nouveau sur leur parcours, l'on puisse arriver à une identification certaine des spécimens que REICHENBACH a vus, décrits sommairement et illustrés. Il semble dès lors préférable pour éviter de constantes instabilités de le considérer comme un *nomen dubium* et de le placer avec point d'interrogation dans la synonymie d'*O. battandieri*. Il n'est en effet pas souhaitable qu'*Ophrys subfusca*, un nom sur la typification duquel un doute subsiste et qui, depuis le début du XX^e siècle, a été appliqué, dans quantité de références, à de nombreux taxons, en Afrique du Nord, mais aussi, dans le sillage de l'interrogation d'HAUSSKNECHT (1899: 25), dans tout le bassin Méditerranéen, remplace *Ophrys battandieri*, un nom fondé sur un type existant, et dont l'application a toujours été univoque.

Ophrys murbeckii a été proposé par FLEISCHMANN (1925: 188) dans une note infrapaginale d'un texte relatif aux orchidées de Crète. Cette note qui s'applique à l'espèce "séparée [d'*O. lutea*] par MURBECK comme *Ophrys subfusca* [sic]" se lit, en traduction: "Parce que le nom *subfusca* est déjà assigné par REICHENBACH f. à l'hybride *fusca* × *lutea*, je propose de nommer cette plante *Ophrys murbeckii*". Deux erreurs sont contenues dans cette note. La première est que MURBECK ait créé le binôme de rang spécifique *O. subfusca* alors que c'est la combinaison de rang subsppécifique *O. lutea* subsp. *subfusca* qu'il a créée. La seconde est que REICHENBACH ait assigné l'épithète *subfusca* à un hybride, alors qu'il s'était seulement posé la question de savoir si les spécimens sur lesquels il basait sa description étaient des hybrides ou non.

Néanmoins, la note de FLEISCHMANN remplit les conditions nécessaires pour l'introduction d'un nouveau nom, comme nom de remplacement (Article 33.2 du Code International de Nomenclature). En ce cas, le type d'*Ophrys murbeckii* est celui du basionyme remplacé et la combinaison de FLEISCHMANN est superflue, parce que synonyme postérieur de la combinaison *O. subfusca* de BATTANDIER. C'est l'interprétation qui avait été adoptée par GÖLZ et REINHARD (2000) sur base en partie d'une analyse nomenclaturale de PAULUS (in litt. 1997 à GÖLZ & REINHARD 2000: 21). C'est aussi l'interprétation que nous en avons faite (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000A: 289).

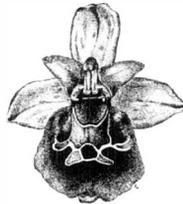
Une deuxième interprétation voit dans la démarche de FLEISCHMANN (1925: 188) la création d'un nom entièrement nouveau conformément à la Note 2 de l'Article 33 du Code International de Nomenclature, fondée sur la référence à la description de MURBECK (1899), en accord avec l'Article 33.1 (d). C'est l'interprétation qui a été reprise par LOWE (2011). Elle ne change toutefois pas fondamentalement la donne. En effet, contrairement à l'impression donnée par FLEISCHMANN (1925: 188), mais comme l'avait déjà montré PAULUS (loc. cit.), MURBECK (1899) ne décrit pas un taxon qui n'inclut pas le type de REICHENBACH. Sa description n'est qu'une légère amplification de celle de REICHENBACH, n'ajoutant à celle-ci que la précision de la couleur (jaune verdâtre) de la pilosité qui atteint le bord du labelle. Il fonde explicitement sa description sur deux exsiccata et deux illustrations. L'une des illustrations est celle de REICHENBACH, l'autre représente une plante que MURBECK a récoltée lui-même

au bord de la mer en Algérie, entre Bougie et le cap Carbon, entre le 19 et le 25 février (MURBECK 1897: 11), à fleurs relativement grandes et qui est sans aucun doute *O. battandieri*. Les deux exsiccatae, provenant l'un des environs de Constantine, l'autre des environs d'Alger représentent probablement aussi cette espèce.

Il est donc clair que l'espèce à laquelle s'applique la description de MURBECK est *O. battandieri*. Or c'est, dans cette interprétation, cette description qui est la référence de FLEISCHMANN (1925: 188). La démarche de FLEISCHMANN (1925) ne diffère donc pas de celle de BATTANDIER (1910). Tous deux fondent leur combinaison sur la description de MURBECK et expriment leur accord avec MURBECK sur la non-hybridité de la plante concernée. Si l'on applique la Note 2 de l'Article 33 à la démarche de FLEISCHMANN (1925), il faut l'appliquer aussi à celle de BATTANDIER (1910), et à nouveau, *O. murbeckii* FLEISCHMANN est un synonyme postérieur d'*O. subfusca* BATTANDIER, mais, cette fois, *non* REICHENBACH.

Dans tous les cas, la démarche de LOWE (2011) consistant à choisir un "lectotype" parmi les plantes que MURBECK cite pour délimiter la «Distribution géographique» de l'espèce, en écartant celles qui sont citées explicitement dans la description et constituent le matériel original de celle-ci, est illégitime. Même si l'on argumente que la remarque (erronée) de FLEISCHMANN sur l'assignation des spécimens de REICHENBACH à un hybride constitue de sa part une volonté d'écarter ceux-ci du matériel type de la description de MURBECK, il reste les trois autres, explicitement cités par MURBECK sous les rubriques «con.» et «ex.»

La démarche de LOWE (2011) est aussi peu fondée que celle qui consisterait, dans le cas discuté plus haut, à désigner comme lectotype d'*Ophrys melena* l'une des plantes vues par RENZ à Corfou, sous le prétexte que dans la description de la distribution, exactement parallèle à celle de MURBECK, Corfou est la seule région pour laquelle RENZ décrit l'espèce comme abondante. Que RENZ ait certainement inclus des plantes maintenant connues comme *O. praelena* dans sa conception d'*O. melena* ne change rien au fait que les seuls spécimens qu'il cite explicitement dans sa description sont des spécimens d'*O. melena*. De la même façon, que MURBECK ait probablement inclus *O. nymphaea* dans sa conception d'*O. lutea* subsp. *subfusca* ne change rien au fait que les seuls spécimens sur lesquels il base explicitement sa description sont des spécimens d'*O. battandieri*. La désignation du lectotype par LOWE est donc en contradiction avec le protologue et n'affecte pas l'application d'*O. lutea* subsp. *subfusca* ou d'*O. murbeckii*. *O. murbeckii* est un synonyme postérieur d'*O. battandieri*. LOWE (2011: 461, 474, fig. 4) lui-même reproduit la figure XII 4 de MURBECK, qui représente *O. battandieri*, et provient d'une région côtière où *O. nymphaea* à peu de chances de se trouver, et la présente, correctement, comme illustrant le taxon que MURBECK a décrit et donc *O. murbeckii*.



Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Skyros (Sporades du Nord, Grèce)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *Contribution to the knowledge of the Orchids of the island of Skyros (Northern Sporades, Greece).* A presentation of the geology, the geomorphology, the climate, the vegetation, the human impact over the landscape, and the important isolation of the island of Skyros, factor of endemism, is provided. A review of the past and present studies and research about its orchids is presented. It appears that 26 orchids species were known for Skyros before 2013 (Table 1). Research on Skyros in March 2011 has revealed 29 orchid species for the island, bringing their number up to 37 (Table 1). For the first time, the whole flowering season of orchids is viewed for Skyros, with the integration of the results of three previous research, published (BIEL et al. 1998) or not, respectively made in April 1997, May 1997, and April 2003. First mentions are made for *Ophrys achillis* (sp. nova), *O. ceto*, *O. creutzburgii*, *O. leochroma*, *O. lycomedis* (sp. nova), *O. cf. mesaritica*, *O. parosica* var. *parosica*, *O. pelinaea*, *O. phryganae*, *O. polycratis*, *O. scyria* (sp. nova), *O. sepioides*, *O. sitiaca* s. str., *O. villosa* s. str., and *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*. Except *O. bombyliflora*, *O. sicula*, and *O. villosa*, all the 29 species seen in March 2011 were scarce, and frequently represented by few individuals. After careful examination of "critical" plants as well as photographs, published or not, it appears that old or recent mentions of orchids, made for Skyros, are questionable or erroneous. Mentions of *O. fusca* and late-flowering *O. sitiaca* concern probably *O. pelinaea*, a mention of an occasional hybrid between *O. israelitica* and *O. omegaifera* concerns *O. scyria* (sp. nova), mentions of *O. oestriifera* and *O. scolopax* concern probably, respectively *O. sepioides* and *O. ceto*, mentions of *O. tenthredinifera* concern *O. villosa*, *O. lycomedis* (sp. nova), and *O. leochroma*.

A list of 37 species and 4 hybrids, and 40 distribution maps, based on previous localizable records, published or not, and on the presence in March 2011 in 52 UTM_{WGS84} squares of 1 km × 1 km, are provided as well as a list of 68 sites prospected from March 1 to March 25 2011.

Key-Words: Flora of Greece, Aegean, Northern Sporades, Skyros; Orchidaceae, *Ophrys achillis* (sp. nova), *Ophrys lycomedis* (sp. nova), *Ophrys scyria* (sp. nova), *O. ceto*, *O. creutzburgii*, *O. leochroma*, *O. cf. mesaritica*, *O. parosica* var. *parosica*, *O. pelinaea*, *O. phryganae*, *O. polycratis*, *O. sepioides*, *O. sitiaca* s. str., and *O. villosa* s. str., *Vermeuleniana papilionacea* var. *aegaea*

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

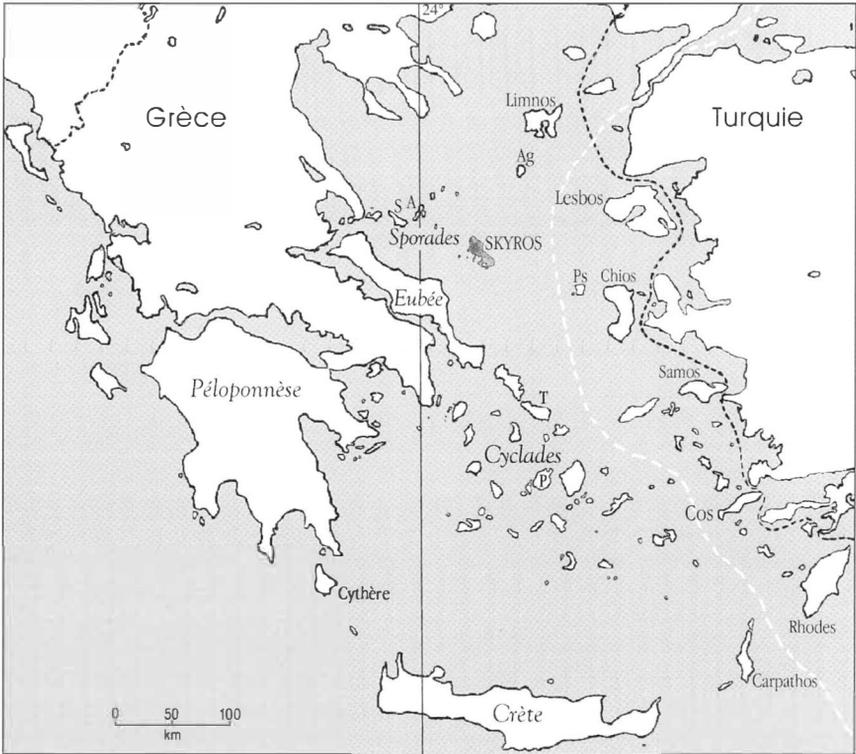
Manuscrit déposé le 15.IX.2013, modifié le 4.X.2013, accepté le 25.X.2013.

Sommaire

Introduction	168
Géomorphologie, géologie, tectonique	171
Climat et végétation	172
Isolement et endémisme	174
Histoire	176
Occupation humaine actuelle et impact sur la végétation	178
Historique des études botaniques concernant les Orchidées à Skyros	179
Tableau 1. Liste chronologique des mentions d'Orchidées publiées pour Skyros	180
Matériel et méthode	181
Conditions climatiques de l'hiver et du printemps 2011 à Skyros.....	182
Conditions climatiques du printemps 1997 dans le bassin égéen.....	183
Remarques sur les espèces observées ou mentionnées de Skyros	184
<i>Epipactis</i>	
<i>Epipactis microphylla</i>	185
<i>Limodorum</i>	
<i>Limodorum abortivum</i>	186
<i>Spiranthes</i>	
<i>Spiranthes spiralis</i>	186
<i>Dactylorhiza</i>	
<i>Dactylorhiza romana</i>	187
<i>Orchis</i>	
<i>Orchis quadripunctata</i>	188
<i>Neotinea</i>	
<i>Neotinea maculata</i>	189
<i>Neotinea lactea</i>	189
<i>Serapias</i>	
<i>Serapias parviflora</i>	191
<i>Serapias vomeracea</i>	192
<i>Serapias lingua</i>	193
<i>Anacamptis</i>	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> var. <i>brachystachys</i>	194
<i>Paludorchis</i>	
<i>Paludorchis laxiflora</i>	195
<i>Anteriorchis</i>	
<i>Anteriorchis fragrans</i>	195
<i>Vermeulenia</i>	
<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i>	196
<i>Ophrys</i>	
Section <i>Pseudophrys</i>	
<i>Ophrys iricolor</i>	197
<i>Ophrys</i> cf. <i>mesaritica</i>	197
[<i>Ophrys fusca</i>]	200

<i>Ophrys parosica</i>	200
<i>Ophrys pelinaea</i>	201
<i>Ophrys achillis</i>	202
<i>Ophrys sicula</i>	204
<i>Ophrys phryganae</i>	206
<i>Ophrys israelitica</i>	207
<i>Ophrys omegaifera</i>	208
<i>Ophrys polycratis</i>	211
<i>Ophrys scyria</i>	211
<i>Ophrys creutzburgii</i>	214
<i>Ophrys sitiaca</i>	215
Section <i>Ophrys</i> (<i>Euophrys</i> nom. nud.)	
<i>Ophrys bombyliflora</i>	216
[<i>Ophrys tenthredinifera</i>]	217
<i>Ophrys villosa</i>	219
<i>Ophrys lycomedis</i>	221
<i>Ophrys leochroma</i>	222
<i>Ophrys apifera</i>	224
[<i>Ophrys scolopax</i> , <i>O. oestriifera</i>]	223
<i>Ophrys ceto</i>	225
<i>Ophrys minutula</i>	225
<i>Ophrys sepioides</i>	225
<i>Ophrys attica</i>	225
<i>Ophrys ferrum-equinum</i>	226
<i>Ophrys mammosa</i>	226
Conclusions	228
Remerciements	229
Bibliographie	229
Annexes	
Annexe 1. Nomenclature	238
Annexe 2. Observations par espèce	238
Annexe 3. Observations par site	240
Planches	
Planche 1. <i>Spiranthes spiralis</i> , <i>Orchis quadripunctata</i> , <i>Neotinea maculata</i> , <i>N. lactea</i>	190
Planche 2. <i>Vermeulenia papilionacea</i> , <i>Ophrys iricolor</i> , <i>O. cf. mesaritica</i> , <i>O. parosica</i>	199
Planche 3. <i>Ophrys achillis</i> , <i>O. sicula</i> , <i>O. phryganae</i>	203
Planche 4. <i>Ophrys omegaifera</i> , <i>O. polycratis</i> , <i>O. israelitica</i>	209
Planche 5. <i>Ophrys scyria</i> , <i>O. creutzburgii</i> , <i>O. sitiaca</i>	213
Planche 6. <i>Ophrys achillis</i> × <i>O. omegaifera</i> , <i>O. bombyliflora</i> , <i>O. villosa</i>	218
Planche 7. <i>Ophrys lycomedis</i> , <i>O. mammosa</i>	220



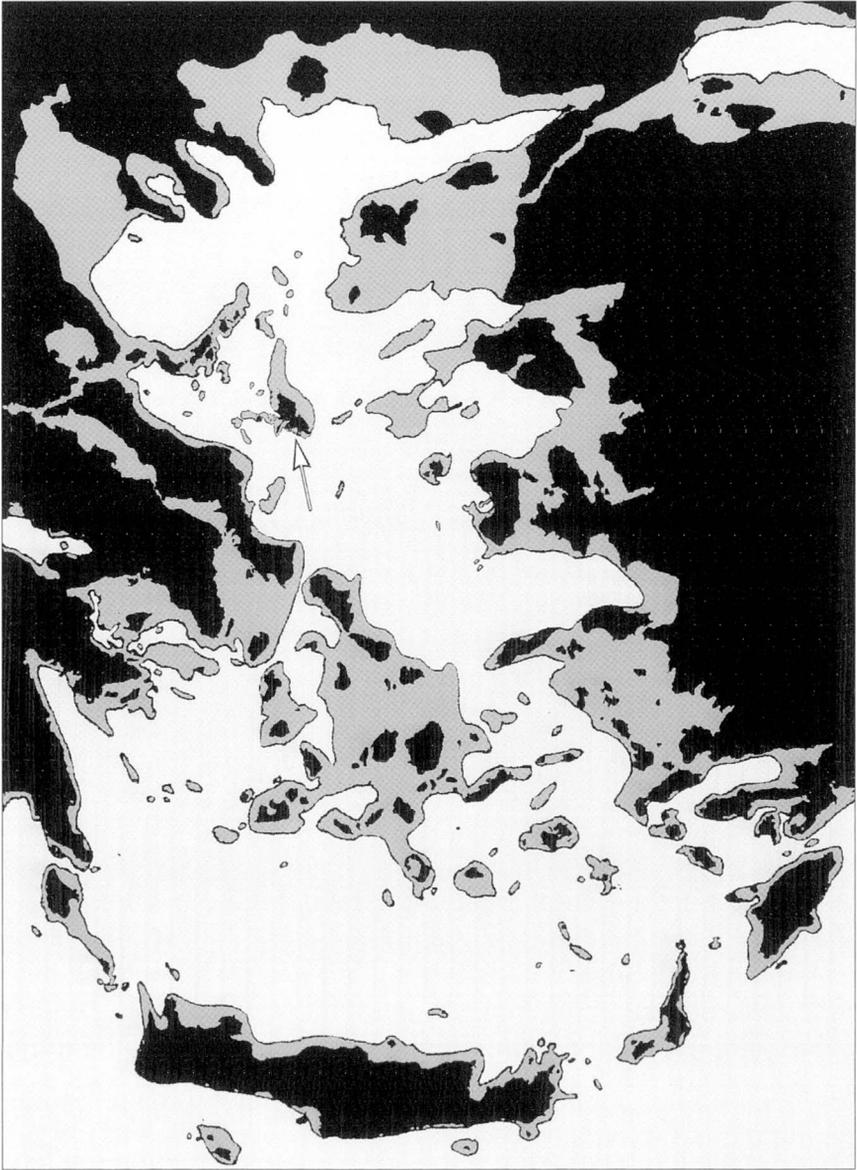


Carte 1. Situation de l'île de Skyros dans le bassin égéen. A: Alonissos; Ag: Agh. Evstratios; P: Paros; Ps: Psara; S: Skopelos; T: Tinos. En tiretés blancs, la ligne de Rechingier, qui marque la limite phytogéographique entre les flores européenne et asiatique (RECHINGER 1950; TUTIN et al. 1993; STRID 1996).

Introduction

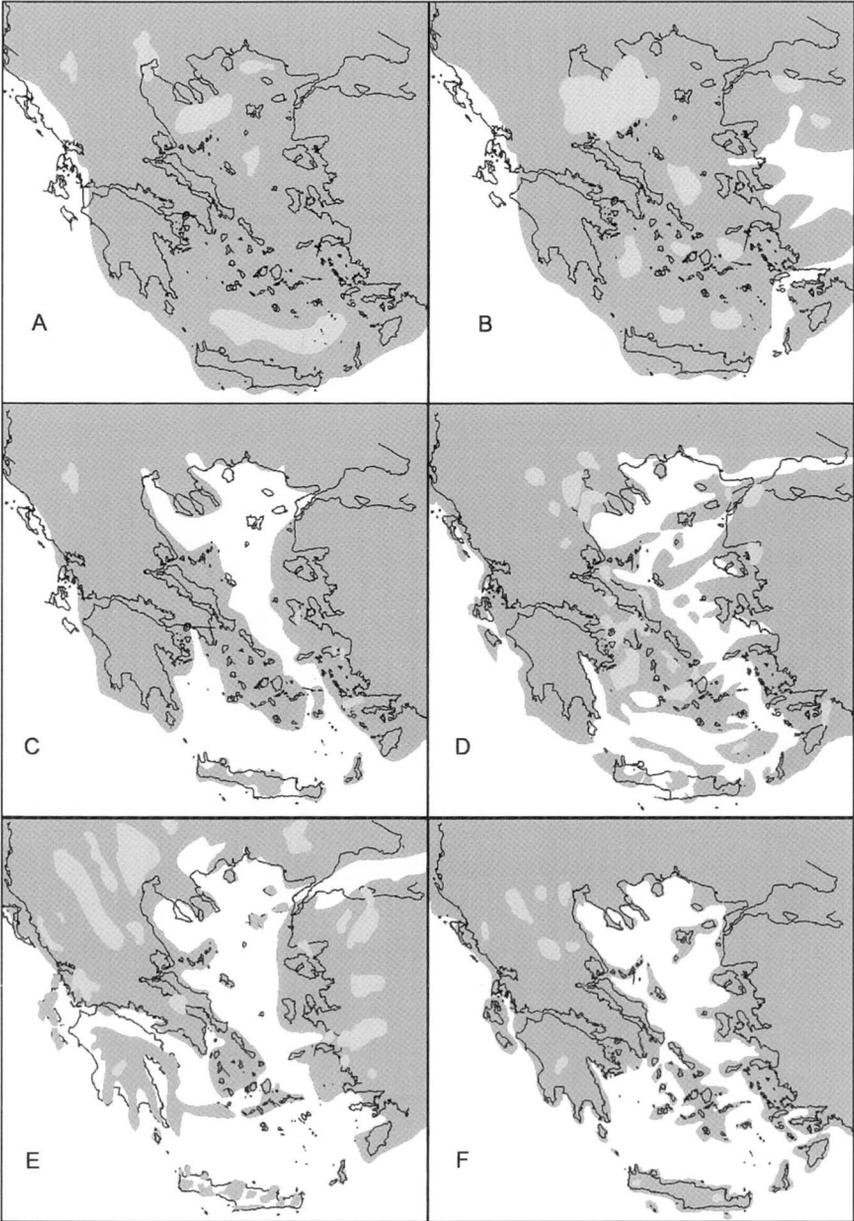
Skyros⁽¹⁾ est la plus grande île des Sporades du Nord, archipel qui émerge dans le quart nord-ouest du bassin égéen, au nord-ouest de l'île d'Eubée, un peu plus au sud, en latitude, que Lesbos et un peu plus au nord que Chios (Carte 1). Avec ses 208 km², Skyros est une île de taille moyenne inférieure pour la Grèce, comparable, par sa superficie, à Paros (209 km²) ou à Tinos (195 km²), deux îles de l'archipel des Cyclades. Du point de vue administratif, Skyros et la vingtaine d'îlots inhabités qui l'entourent, dont les plus notables sont Plateia, Sarakino, Skyropoula, Rinia et Valaxa, sont aujourd'hui rattachés à la province (nomos) d'Eubée.

(1) Dans les textes en français, on trouve de plus en plus souvent, et parfois aussi anciennement, chez TOURNEFORT (1718) par exemple, la graphie Skyros, graphie dominante du grec translittéré, reprise par l'allemand ou encore l'anglais. L'orthographe française classique est cependant Scyros. Skiro[s] ou Sciro[s] se rencontrent également. Dans le présent travail, nous utiliserons Skyros, qui a l'avantage d'être compris sans ambiguïté par nos lecteurs non-francophones et qui ne peut être confondu, notamment dans la langue parlée, avec Syros, île des Cyclades, siège de la préfecture de cet archipel.



Carte 2. L'isobathe de 200 m en Égée montrant les lignes côtières résultant d'un abaissement de 200 m du niveau de la Méditerranée. L'île de Skyros est pointée par une flèche; les terres actuellement émergées sont en noir. L'isolement de Cythère/Anticythère, de la Crète, de Carpathos et de Rhodes, qui forment l'Arc hellénique délimitant la mer Égée au sud, apparaît nettement. Les Cyclades, Kéa exceptée, sont également isolées des masses continentales. La plupart des îles égéennes orientales sont incluses dans de vastes péninsules prolongeant le plateau anatolien. Skyros (flèche) est isolée, tandis que les autres Sporades du Nord et l'île d'Eubée sont rattachées à la masse continentale grecque. Un abaissement de 120 m du niveau de la mer donne des résultats similaires.

(d'après ERYILMAZ et al. 1998, modifié).



Carte 3. Évolution géologique de la Grèce du Miocène au Pléistocène moyen.

Les cartes indiquent que l'île de Skyros est isolée de l'île d'Eubée, des Sporades et de la masse continentale grecque depuis le Messinien et qu'elle a été un temps rattachée à la masse continentale anatolienne pendant cette période. Elle est complètement isolée depuis le Pliocène, soit au moins depuis 3,5 Ma.

La mer est en blanc, les terres émergées en gris foncé, les lacs en gris clair. A. 17 Ma (Miocène); B. 12 Ma (Serravalien récent); C. 8 Ma (Tortonien); D. 5,5 Ma (Messinien); E. 3,5 Ma (Pliocène); F. 0,4-0,02 Ma (Pléistocène moyen).

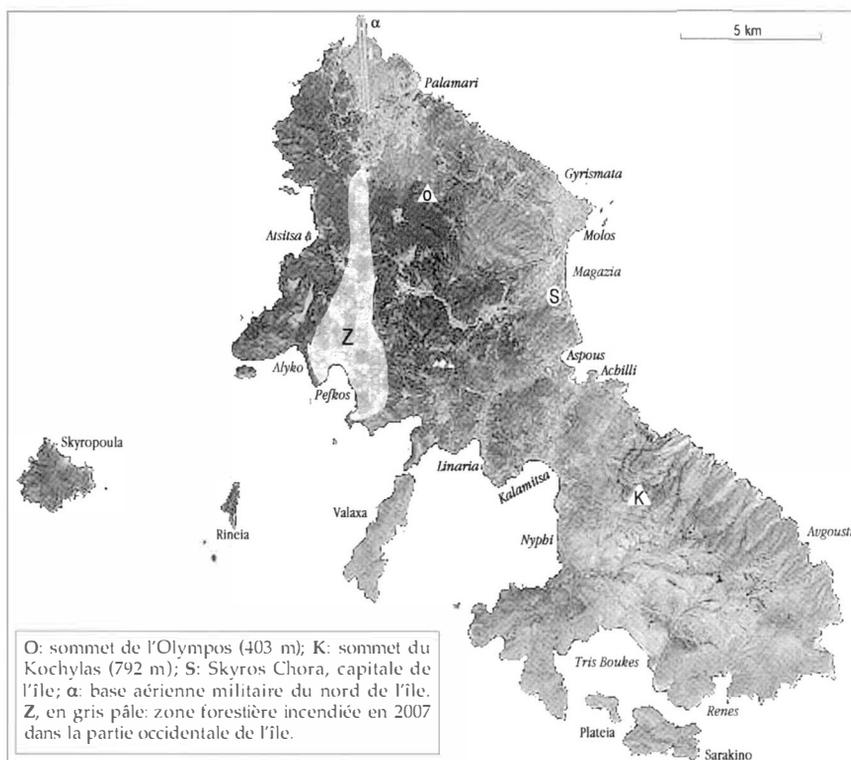
(d'après TRIANTIS & MYLONAS 2009, modifié)

Comme beaucoup d'îles égéennes occidentales, Skyros a été longtemps unie à la masse continentale grecque, dont l'Eubée faisait également partie. Depuis le Tortonien, soit il y a plus de 8 millions d'années (Ma) et, à la fin du Miocène, pendant tout l'âge messinien, c'est-à-dire durant environ 1,5 Ma, la Méditerranée s'est en effet asséchée à plusieurs reprises, les îles étant alors, soit séparées par d'immenses surfaces salées, abiotiques (Hsü et al. 1977; KRIJGSMAN et al. 2002), soit parfois reconnectées par de vastes zones marécageuses et lacustres (BASSETTI et al. 2004; LAMBECK 2004; SAMPALMIERI et al. 2009; AKIN et al. 2010) qui ont, un temps, séparé Skyros de l'île d'Eubée tout en la rattachant à la masse continentale anatolienne à la hauteur de l'île de Lesbos (Carte 3, D). Depuis le Pliocène, soit il y a plus de 3,5 Ma, Skyros est totalement isolée des masses continentales environnantes (Cartes 2 & 3, E). Tout au plus peut on constater que, lors de la dernière glaciation, qui abaissa le niveau de la Méditerranée de $121 \text{ m} \pm 5 \text{ m}$ il y a 18.000 ans (MILLER et al. 1987), Skyros était parfois reliée à l'île de Piperi, petite Sporade émergeant à une quarantaine de km au nord-nord-est (Cartes 2 & 3, F). Rappelons, par ailleurs que, pendant certains interglaciaires, les transgressions marines ont parfois haussé le niveau de la mer jusqu'à 35 m au-dessus du niveau actuel, anéantissant les végétaux des parties basses des îles et les séparant un peu plus encore qu'aujourd'hui (GREUTER 1970, 1971, 1979; POULOS et al. 2008).

Géomorphologie, géologie, tectonique

Skyros est formée de deux massifs montagneux, qui ont parfois constitué deux îles. Ils sont reliés actuellement par un isthme d'environ 3 km de largeur. La partie sud de Skyros est essentiellement composée du massif du Kochylas, qui culmine à 792 m. C'est une montagne au relief tourmenté, en grande partie difficile d'accès, et dont les façades nord-est et sud sont formées de pentes abruptes et de falaises qui plongent dans la mer. La partie nord de Skyros est moins élevée, formée du massif de l'Olympos, 403 m d'altitude, et des nombreuses collines qui l'entourent. La seule rivière permanente de l'île, le Kiphissos, coule au pied de l'Olympos (Carte 4).

Du point de vue géologique, l'île appartient à la zone pélagonienne des Hellénides internes, plus précisément à la nappe tectonique éohellénique qui est constituée, grosso modo, d'un soubassement de gneiss et de micaschistes surmonté par la série des phyllites puis par des marbres, puis encore par des calcaires du Crétacé supérieur. Ces roches sont souvent traversées par des intrusions ultrabasiqes et des serpentines, parfois par des andésites dans les calcaires. Les formations qui affleurent (Carte 5) vont des roches ignées du Tertiaire inférieur (e.g. péridotites, andésites, dacites, spilites et tuffs) aux roches sédimentaires datant du Permo-Carbonifère au Néogène (e.g. calcaires, marnes, grès, flysch) en passant par les roches qui dominent par leur volume (gneiss, phyllites, schistes divers, marbres, serpentinite, ophicalcites, etc.). Les marbres dolomitiques et calcitiques occupent une partie importante de l'île et leur épaisseur est estimée à plus de 1.000 m à certains endroits (MELENTIS 1973; HARDER et al. 1983; JACOBSHAGEN 1986; KISSEL et al. 1986; PE-PIPER 1991 A, B; ANDERS et al. 2007). La partie sud de l'île, soit le massif du



Carte 4. L'île de Skyros, son archipel et quelques toponymes utilisés dans le présent travail.

Kochylas, est essentiellement composée de marbres; la carte 5 montre que la partie nord de l'île possède une géologie plus complexe.

Skyros se situe dans une zone de sismicité importante, due notamment à la rotation rapide de la microplaque de l'Eubée (KISSEL et al. 1986A, B). Il y a 12 ans encore, le 26 juillet 2001, un tremblement de terre d'une magnitude de 6,5 sur l'échelle de Richter a ébranlé Skyros, sans cependant faire beaucoup de dégâts (BENETATOS et al. 2002; KARAKOSTAS et al. 2003; ADAMAKI et al. 2010)

Climat et végétation

La quasi-totalité de l'île de Skyros se situe dans la zone thermoméditerranéenne. Les précipitations annuelles moyennes, basées sur 50 ans d'observations, de 1950 à 2000, sont d'environ 550 mm, dont 94,1 mm au printemps, 17,9 mm en été, 114,3 mm en automne et 337,6 mm en hiver. L'île jouit d'environ 2.500 heures d'ensoleillement annuel et d'une température moyenne annuelle de 18,1°C. Le réchauffement climatique en cours modifie évidemment ces données avec, notamment, un déplacement des précipitations hivernales vers le printemps et des températures estivales plus élevées (e.g. ANDREAKOS 1978; MATZARAKIS & KATSOLIS 2006).

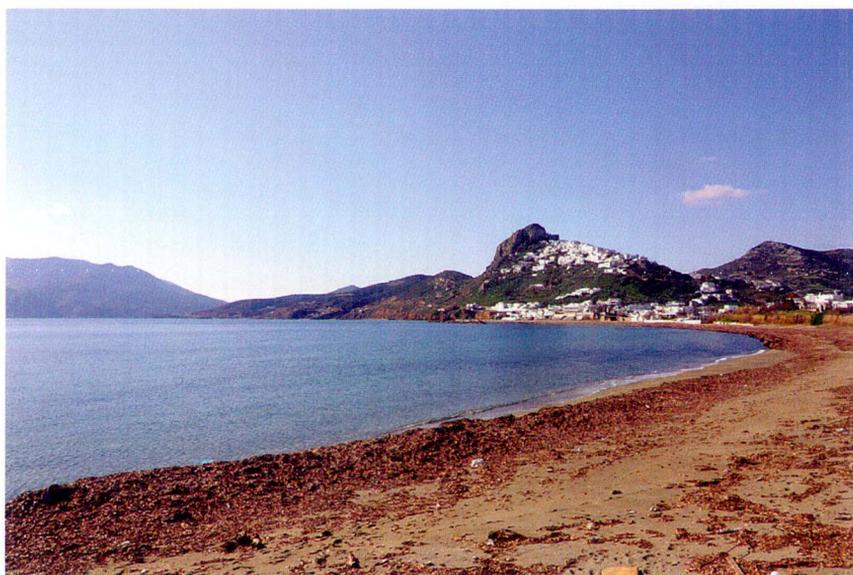
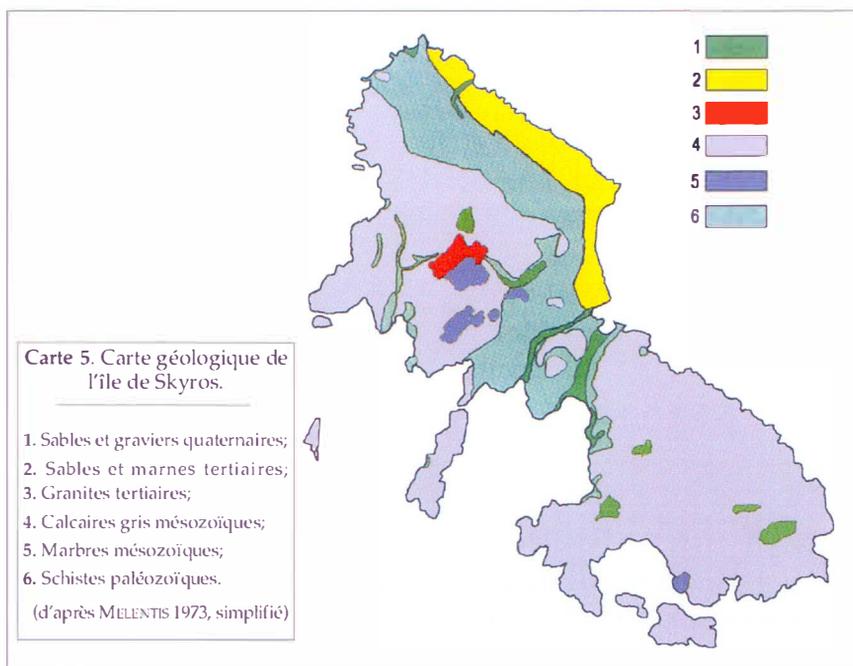


Fig. 1. Au centre: Skyros Chora, capitale de l'île, bâtie sur une colline au pied d'un piton rocheux sur lequel s'élève une forteresse byzantine. Sur le rivage, au pied de Skyros Chora: Magazia, seule station balnéaire importante de Skyros. À droite: premier contrefort du mont Olympos (403m); à gauche: une partie du versant septentrional du Kochylas, 792 m. 11.III.2011.

(photo C. DELFORGE-ONCKELINX)

La partie nord de l'île, particulièrement l'Olympos et les collines qui l'entourent à l'ouest et au sud, est couverte de forêts parfois denses de *Pinus halepensis*, dont une partie a malheureusement été détruite lors du grand incendie de 2007 (cf. carte 4 et fig. 2). Les lisières, les zones pâturées ou incendiées des pinèdes sont recolonisées par des cistaies ou des broussailles plus ou moins claires à *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus* et *Quercus coccifera*, les zones les plus pâturées par la phrygana égéenne à *Sarcopoterium spinosum* (Fig. 3). Quelques rares pentes calcaires peu anthropisées abritent encore parfois *Euphorbia dendroïdes* (BROWICZ 2000; obs. pers.). Le couvert végétal de la partie sud de l'île est beaucoup plus clairsemé. Il n'y a pratiquement pas d'arbres sur le mont Kochylas; ce massif est surpâturé, de sorte que ne subsiste, par place, qu'une phrygana très claire, parfois nitrifiée, à *Sarcopoterium spinosum*, souvent accompagnée de pieds de *Quercus coccifera* déformés par le broutage.

Isolement et endémisme

L'isolement ancien et actuel de Skyros est, nous l'avons vu, important. L'île et le petit archipel qui l'entoure se situent à environ 35 km au nord-est de l'Eubée, à plus de 60 km à l'est des principales Sporades, Skopelos (95 km²) et Alonissos (64 km²), à plus de 70 km au sud-ouest de la petite île d'Agh. Evstratios, à environ 105 km à l'ouest-sud-ouest de Lesbos et à plus de 110 km à l'ouest/ouest-nord-ouest de la petite île de Psara, qui fait partie de la province de Chios (Carte 1). Des fosses marines de plus de 350 m de profondeur entourent Skyros de toutes parts et la sépare des plateaux continentaux avoisinants; au nord-ouest, c'est un abysse de plus de 1.400 m de profondeur qui se creuse entre Skyros et, d'une part, le plateau anatolien, d'autre part, les îles d'Agh. Evstratios, de Lemnos et de Lesbos.

Séparée depuis le Pliocène des masses continentales et des grandes îles, Skyros est donc particulièrement isolée. Cet isolement, quantifié selon la méthode de DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2009: 236-238, «Colonisation and gene flow parameters», 2012, et leurs références), est bien plus important que ceux de l'archipel cycladique occidental ou de l'île de Rhodes (Dodécanèse), par exemple. De plus, à Skyros, les vents dominants à l'époque du transport possible des graines d'Orchidées, particulièrement celles des *Ophrys*, soufflent du nord-est et du nord. Dans cette situation, d'où pourraient provenir des graines transportées par le vent ? Au nord et au nord-est, les côtes anatoliennes les plus proches de Skyros se situent à plus de 140 km, les îles les plus proches, elles-mêmes très isolées, respectivement à 70 km (Agh. Evstratios) et 108 km (Lemnos). Ces distances sont bien trop élevées et Skyros de dimensions bien trop petites pour que puisse subsister un flux de gènes régulier entre, d'une part, les orchidées qui ont colonisé l'île (ou qui s'y sont maintenues depuis plus de 3,5 Ma) et, d'autre part, les populations des îles ou des masses continentales les moins éloignées (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009: 238). Cette configuration permet de supposer que le taux d'endémisme, à Skyros, doit être assez élevé.



Fig. 2. Île de Skyros. Vue du Pyrgiona prise depuis le site 10. Partie incendiée en 2007 de la pinède à *Pinus halepensis* qui couvre la plupart des collines du massif de l'Olympos. Quatre ans plus tard, en 2011, la roche mère reste dénudée et une cistaie très clairsemée commence à recoloniser les zones qui ont brûlé. 13.III.2011.

(photo P. DELFORGE)



Fig. 3. Île de Skyros. Surpâturage d'une phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Juniperus phoenicea*. À droite de la clôture, partie surpâturée de la colline; à gauche de la clôture, une des rares parcelles peu pâturées, préservées. Site 23, Panaghia (Aptoumenes), 18.III.2011.

(photo P. DELFORGE)

Effectivement, des espèces endémiques de végétaux ont été décrites de Skyros, notamment dans les genres *Campanula merxmuelleri* PHITOS 1963 (Campanulaceae), trouvée ensuite dans l'île de Psara (PHITOS et al. 2009), *Scorzonera*, *S. scyria* GUSTAFSSON & SNOGERUP 1972 (Compositae) et *Aethionema*, *A. retsina* PHITOS & SNOGERUP 1973 (Cruciferae), alors même que l'île apparaît comme relativement peu prospectée par les botanistes en comparaison des autres îles égéennes et même des seules autres Sporades du Nord.

Sur Skyros et son archipel vit aussi un Léopard des murailles endémique, *Podarcis gaigeae* (WERNER, 1930) (Fig. 4), du groupe de *P. taurica* (GRUBER 1986), dont la variabilité morphologique et génétique et la phylogenèse ont été précisément étudiées (MAYER & TIEDEMANN 1980; POULAKAKIS et al. 2005; RUNEMARK et al. 2008, 2010; ADAMOPOULOU et al. 2009; PAFILIS et al. 2009; WELLENREUTHER et al. 2009). L'île est également connue pour abriter la principale population d'une race de chevaux de petite taille, le Poney de Skyros (Fig. 5), qui vivait encore récemment à l'état semi-sauvage, l'hiver dans la partie sud de l'île, dans les ravins peu accessibles du massif du Kochylas, l'été dans la partie nord, où l'eau et la nourriture sont à cette saison moins rares. Au printemps, ces chevaux étaient capturés et utilisés quelques semaines pour les travaux agricoles, puis relâchés. Le Poney de Skyros a été introduit dans l'île par les Athéniens au V^e siècle A.C. et est resté isolé des autres races équines, de sorte qu'il est le dernier témoin des chevaux utilisés par les guerriers grecs antiques, tels qu'ils sont représentés, par exemple, sur les métopes du Parthénon (SAPOUNA-SAKELLARAKI 1998; FALTAITS 2006). Il n'existe plus qu'une centaine de poneys plus ou moins semi-sauvages à Skyros et, en Grèce, deux sous-populations domestiquées, l'une, d'une cinquantaine de bêtes, à Thessalonique, l'autre, forte d'une trentaine d'individus, sur l'île de Corfou. Un programme pour la protection et la perpétuation de cette race, gravement en danger («critically endangered»), est actuellement en cours (BÖMCKE 2007; BÖMCKE & GENGLER 2009).

Histoire

Skyros est bien située géographiquement, au croisement des routes maritimes entre l'est et le nord de l'Égée, d'une part, et l'île d'Eubée et l'Attique, d'autre part. Elle a de ce fait été habitée depuis le Paléolithique, comme l'indiquent de nombreux établissements, dont celui de Palamari, dans le nord de l'île, qui connu son apogée à l'Âge du Bronze ancien. L'île fut ensuite colonisée notamment par des Cariens et des Dolopiens et elle connut une seconde ère de prospérité pendant la période mycénienne, prospérité basée sur le commerce du cuivre et des céramiques. C'est vraisemblablement de cette époque que datent quelques épisodes célèbres de l'épopée et des mythes grecs qui ont eu l'île pour cadre. En effet, si Skyros est aujourd'hui assez peu connue, il n'en était pas de même dans l'Antiquité. Ainsi Thétis, la mère d'Achille, tenta d'éviter que son fils participât à la guerre de Troie, où son destin était de mourir. Elle demanda l'aide de Lycomède, roi de Skyros, qui accepta qu'Achille, déguisé en femme, se cachât dans son gynécée, une ruse éventée par Ulysse, qui persuada Achille de partir se battre. C'est aussi



Fig. 4. *Podarcis gaiageae* (WERNER, 1930), le Lézard des murailles endémique de l'île de Skyros et de son archipel. Skyros, 25.III.2011.

(photo P. DELFORGE)



Fig. 5. Le Poney de Skyros. Skyros, 5.III.2011.

(photo P. DELFORGE)

à Skyros que Thésée se réfugia après avoir vaincu le Minotaure en Crète et abandonné à Naxos Ariane, qui l'avait aidé à sortir du Labyrinthe. Selon les versions, Thésée mourut à Skyros, soit de mort naturelle, soit assassiné par Lycomède, qui craignait que le héros athénien ne s'empare de son trône (SAPOUNA-SAKELLERAKI 1998; FAILTAITS 2006; PAVLOPOULOSA et al. 2009, 2010).

En 475 A.C., les Athéniens prirent Skyros qui resta dans leur sphère d'influence jusqu'à la conquête romaine, mises à part de brèves périodes pendant lesquelles l'île fut dominée par les Spartiates ou les Macédoniens. Après avoir pris Athènes, le consul romain Sylla conquiert Skyros en 86 A.C. Intégrée à l'Empire romain, l'île connut une certaine prospérité, notamment à l'époque d'Auguste, grâce à l'exploitation de nombreuses carrières de brèches polychromes et de marbres très appréciés à Rome où ces matériaux étaient connus sous les noms de '*Marmor Scyrium*' et de '*Scyreticum*'. En 165 P.C., Skyros fut ravagée par une épidémie de choléra et sa prospérité déclina; elle fut attaquée par les Goths en 268 et subit ensuite de nombreuses attaques de pirates de sorte qu'elle fut à maintes reprises abandonnée par ses habitants à l'époque byzantine. Lors de la quatrième croisade, Skyros fut attribuée aux Vénitiens qui s'y maintinrent jusqu'en 1537, date à laquelle le pirate et amiral ottoman Hayreddin Barbarossa s'empara de l'île qu'il dévasta. Les attaques de pirates contre l'île ou à partir de celle-ci furent ensuite incessantes jusqu'à la révolution grecque, en 1829, lorsque des habitants de l'Attique et de l'île d'Eubée s'emparèrent de l'île qui rejoignit alors la jeune Grèce indépendante (SAPOUNA-SAKELLERAKI 1998; LAZZARINI & CANCELLIERE 2000; FAILTAITS 2006).

Occupation humaine et impact sur la végétation

Avec environ 3.000 habitants permanents aujourd'hui, Skyros ne paraît pas très peuplée, d'autant que la majorité de la population se concentre dans la partie nord de l'île, à Skyros Chora et dans ses faubourgs septentrionaux, Magazia et Molos (Fig. 1), ainsi que dans l'isthme qui unit les deux parties de l'île, entre Linaria et Aspous.

Il y a, d'autre part, peu d'infrastructures touristiques à Skyros, de sorte que beaucoup d'habitants restent tournés vers les activités agro-pastorales. La plupart des parties planes de l'île sont cultivées, le reste étant soumis à un pâturage intensif, souvent au surpâturage (Fig. 3), par de grands troupeaux de chèvres et de moutons. Dans le sud de l'île, sur les flancs accessibles du Kochylas, le surpâturage est tel qu'il ne laisse plus, sur de grandes étendues, que des affleurements de marbres piquetés, çà et là, par quelques lambeaux de phrygana et des *Quercus coccifera* sculptés par le broutage. Comme nos prédécesseurs, nous n'avons généralement pas trouvé d'orchidées dans ces zones, ce qui explique à la fois le petit nombre de sites qu'un mois de prospections intensives ont révélé et l'absence de pointage particulièrement dans le tiers oriental de l'île (carré UTM KC99, cf. carte 7). Cette situation avait déjà été soulignée et déplorée par BIEL et al. (1998) et explique probablement en partie le peu d'attrait que Skyros exerce sur les botanistes aujourd'hui.

Par ailleurs, Skyros occupe une position stratégique en Égée parce qu'elle émerge dans l'axe des Dardanelles, à peu près à mi-chemin entre la Turquie et Athènes. Cette situation n'a pas échappé aux militaires grecs. L'extrémité septentrionale de l'île est occupée par un important aéroport militaire fort actif durant notre séjour. Son approche (particulièrement avec des appareils photographiques) est évidemment déconseillée. Par ailleurs, une bonne partie de la façade nord-est de la moitié septentrionale de Skyros est interdite d'accès du fait de la présence d'une importante base de radar, d'un vaste casernement et de dépôts de matériel militaire. La partie sud de l'île n'est pas en reste. Ce sont cette fois de petites bases navales qui interdisent l'accès aux baies de Tris Boukes et de Renes, dans le sud de l'île, ainsi qu'à la région d'Avgoutsis, à l'extrémité orientale. Comme les seules routes goudronnées du flanc méridional du Kochylas sont celles qui mènent à ces bases, les possibilités de déplacements dans le sud de l'île sont très limitées, d'autant qu'il y a très peu de pistes carrossables et pas de sentiers évidents ou clairement balisés dans cette vaste zone quasi-steppe où les pentes caillouteuses abruptes, les falaises et les ravins sont nombreux.

Historique des études orchidologiques à Skyros

Du fait de l'isolement de Skyros, qui vient d'être évoqué, les publications sur les orchidées des autres Sporades du Nord (e.g. RENZ 1928; LOWE 1999; BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011) ou de l'île d'Eubée (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A) ne sont pas d'un grand secours pour comprendre sa flore orchidéenne, assez particulière. Les nombreuses publications sur les orchidées des Cyclades s'avèrent assez peu utiles également, même si, selon HAU et HUTTLER (1997), la flore de Skyros est plus apparentée à celle des Cyclades qu'à celle des Sporades du Nord. Cependant, dans les commentaires des espèces de Skyros publiés ici, la situation dans les Cyclades sera parfois évoquée.

Les quelques herborisations qui ont été conduites à Skyros, souvent tard en saison n'ont apparemment pas révélé d'orchidées (e.g. HALÁCSY 1897, 1910; MAIRE 1921; PHITOS 1963, 1967; GUSTAFSSON & SNOGERUP 1972; PHITOS & SNOGERUP 1973), pas plus que des prospections répétées sur de très petits îlots entourant Skyros (SNOGERUP & SNOGERUP 1987).

Une seule publication semble avoir été consacrée spécifiquement, jusqu'à présent, aux orchidées de Skyros (BIEL et al. 1998). Dans cette étude, 26 espèces sont répertoriées, dont 24 sont considérées comme mentionnées pour la première fois de l'île (ibid.: 30). Selon BIEL et al., avant 1998, seul K.H. RECHINGER avait récolté et publié 2 espèces d'Orchidées pour Skyros, *Ophrys [lutea f.] sicula* et *Serapias vomeracea* (RECHINGER 1929), mentions reprises par RENZ (in RECHINGER 1943).

Ce bref historique des mentions d'Orchidées à Skyros, établi par BIEL et al. (1998), est cependant lacunaire. En effet, dans leur étude approfondie des orchidées de l'île d'Eubée, KÜNKELE et PAYSAN (1981) ont publié des cartes de

Tableau 1. Liste chronologique des mentions d'Orchidées pour Skyros

année de publication	nom	auteur(s) de la publication	nom dans le présent travail (si différent)
1.	1929 <i>Ophrys lutea</i> f. <i>sicula</i>	RECHINGER	<i>Ophrys sicula</i>
2.	<i>Serapias vomeracea</i>	RECHINGER	? <i>Serapias orientalis</i>
3.	1981 <i>Ophrys apifera</i>	KÜNKELE & PAYSAN	
4.	— <i>fusca</i>	KÜNKELE & PAYSAN	5 spp. possibles ? <i>O. pelinaea</i>
	— <i>lutea</i> subsp. <i>minor</i>	KÜNKELE & PAYSAN	<i>Ophrys sicula</i>
5.	— <i>tenthredinifera</i>	KÜNKELE & PAYSAN	3 spp. possibles ? <i>O. leochroma</i>
6.	<i>Orchis coriophora</i>	KÜNKELE & PAYSAN	<i>Anteriorchis fragrans</i>
7.	— <i>laxiflora</i>	KÜNKELE & PAYSAN	<i>Paludorchis laxiflora</i>
8.	— <i>quadripunctata</i>	KÜNKELE & PAYSAN	
	1988 — <i>coriophora</i> subsp. <i>fragrans</i>	KALOPISSIS	<i>Anteriorchis fragrans</i>
9.	1998 <i>Anacamptis pyramidalis</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
10.	<i>Dactylorhiza romana</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
11.	<i>Epipactis microphylla</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
12.	<i>Limodorum abortivum</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
13.	<i>Ophrys bombyliflora</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
14.	— <i>iricolor</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
15.	— <i>israelitica</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
16.	— <i>mammosa</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
17.	— <i>minutula</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
18.	— <i>oestrifera</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	probablement <i>Ophrys sepioides</i>
19.	— <i>omegafifera</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
20.	— <i>scolopax</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	probablement <i>Ophrys ceto</i>
	— <i>sitiaca</i> tardif	BIEL & KRETZSCHMAR	<i>Ophrys pelinaea</i>
	— <i>tenthredinifera</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	3 spp. possibles ? <i>O. leochroma</i>
21.	— <i>umbilicata</i> subsp. <i>attica</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	<i>Ophrys attica</i>
22.	<i>Orchis lactea</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	<i>Neotinea lactea</i>
23.	<i>Serapias lingua</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
24.	— <i>parviflora</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
25.	<i>Spiranthes spiralis</i>	BIEL & KRETZSCHMAR	
26.	2011 <i>Ophrys ferrum-equinum</i>	BURRI & BROGGI	
27.	2013 — <i>phryganae</i>	BURRI in DELFORGE	
28.	— <i>achillis</i> sp. nova	DELFORGE	
29.	— cf. <i>creutzburgii</i>	DELFORGE	
30.	— <i>lycomedis</i> sp. nova	DELFORGE	
31.	— cf. <i>mesaritica</i>	DELFORGE	
32.	— <i>parosica</i> var. <i>parosica</i>	DELFORGE	
33.	— <i>polycratis</i>	DELFORGE	
34.	— <i>scyria</i> sp. nova	DELFORGE	
35.	— <i>sitiaca</i> s. str.	DELFORGE	
36.	— <i>villosa</i>	DELFORGE	
37.	<i>Vermeulenia papilionacea</i> var. <i>aegaea</i>	DELFORGE	

répartition basées sur un carroyage UTM de 10 km × 10 km et sur lesquelles apparaissent également, outre l'Eubée, l'Attique, le Pélion, les îles du golfe Saronique et une Cyclade, Kéa, ainsi que quelques Sporades du Nord, dont Alonissos et Skyros. Rien n'est dit, dans le texte de KÜNKELE et PAYSAN, sur l'origine des pointages qui ne concernent pas l'Eubée, mais il est vraisemblable qu'ils proviennent des récoltes examinées dans de nombreux herbiers européens par ces auteurs, ainsi que par leur collaborateurs, notamment les orchidologues H.R. REINHARD, S. SEYBOLD et E. WILLING (KÜNKELE & PAYSAN

1981: 18-19). Outre ceux d'*Ophrys sicula* et de *Serapias vomeracea*, signalés par RECHINGER (1929), KÜNKELE et PAYSAN publient des pointages à Skyros pour 6 espèces supplémentaires, *Ophrys apifera*, *O. fusca*, *O. tenthredinifera*, *Orchis coriophora*, *O. laxiflora* et *O. quadripunctata* (Tab. 1). KALOPISSIS (1988) republiera, avec une précision moindre, ces pointages dans sa monographie des Orchidées de Grèce.

G. et H. KRETZSCHMAR ont recherché les orchidées à Skyros du 4 au 6 avril 1997; ils ont cédé le relais à B. BIEL qui a parcouru l'île dans le même but du 9 au 20 mai 1997 (BIEL et al. 1998). Leurs prospections semblent avoir révélé 18 espèces nouvelles pour l'île (Tab. 1), les incertitudes provenant principalement de l'attribution de certaines déterminations, faites en 1997, aux espèces délimitées aujourd'hui, essentiellement dans le genre *Ophrys*.

Par ailleurs, des mentions d'orchidées pour Skyros apparaissent également dans un article sur la flore orchidéenne d'une autre Sporade du Nord, Alonissos (BURRI & BROGGI 2011). Plusieurs espèces, vues à Skyros en 2003, sont citées, *Ophrys omegaifera* (ou *O. israelitica*), *O. pelinaea*, *O. sicula*, ainsi qu'*O. ferrum-equinum*. Cette dernière espèce est mentionnée pour la première fois de Skyros. Christian BURRI a eu l'amabilité de me faire parvenir la liste détaillée de ses observations d'orchidées à Skyros en 2003 (in litt. 2013) afin qu'elles soient incorporées dans le présent travail. Cette liste comprend 18 espèces déterminables vues sur 33 sites visités du 18 au 29 avril 2003, ainsi que 2 sites prospectés le 30 avril 2003 sur l'îlot de Sarakino (appelé aussi Despoti), au sud de l'île de Skyros. Dans cette liste apparaît une première mention d'*O. phryganae* pour Skyros, ainsi que des mentions d'*O. omegaifera*, d'*O. sitiaca* (tardif) et d'*O. tenthredinifera* à différents stades de maturité qu'il convient de tenter de réattribuer, provisoirement, aux taxons délimités aujourd'hui.

Un séjour de 4 semaines à Skyros au mois de mars 2011, époque où l'île n'avait pas été prospectée pour les orchidées, de plus une année au printemps particulièrement froid, nous a permis de clarifier ou de tenter de préciser plusieurs mentions de nos prédécesseurs (*Ophrys fusca*, *O. oestriifera*, *O. omegaifera* tardif, *O. scolopax*, *O. sitiaca* tardif, *O. tenthredinifera*) et de signaler 11 autres espèces pour l'île dont 3 nouvelles pour la science (*O. achillis*, *O. lycomedis*, *O. scyria*). La prise en compte de l'ensemble de ces mentions indique qu'au total 37 espèces d'Orchidées semblent actuellement faire partie de la flore de Skyros (Tab. 1).

Matériel et méthode

Du 1^{er} au 27 mars 2011 inclus, plus de 1.000 km ont été parcourus à Skyros en compagnie de C. DELFORGE-ONCKELINX et de E. DELFORGE. 68 sites répartis sur 52 carrés UTM de 1 km x 1 km, ont été répertoriés et situés sur le terrain au moyen d'un GPS réglé sur la norme UTM_{WGS84}. Un échantillon de plantes a été récolté, d'autres photographiés au moyen d'un boîtier NIKON D300S pourvus d'un objectif AF-S Micro NIKKOR 60mm 1:2,8G ED, d'un flash annulaire SIGMA EM-140DG, ainsi que d'un appareil NIKON COOLPIX L16. Les fichiers graphiques ont été enregistrés respectivement au format RAW+JPEG haute résolution, réglages standard, et au format JPEG haute résolution.

Les matériaux récoltés ont été comparés à ceux rassemblés au cours d'observations effectuées en avril 1974 (Grèce continentale et Péloponnèse), avril 1982 (Crète), avril 1983 (Grèce continentale et Péloponnèse), fin de mars et début d'avril 1989 (Chypre), fin de février et début de mars 1990 (Crète), début de mai et fin de juin 1990 (Grèce continentale), mai et juin 1990 (Anatolie), avril 1991 (Grèce continentale, île ionienne de Céphalonie, île égéenne orientale de Lesbos, Péloponnèse), avril 1992 (îles Ioniennes de Corfou, Leucade, Céphalonie, Grèce continentale et Péloponnèse), avril 1993 (îles Ioniennes de Zante, Ithaque, Céphalonie et Grèce continentale), avril 1994 (îles d'Andros et de Tinos, Cyclades, île d'Eubée et Grèce continentale), avril 1995 (Cyclades: îles de Paros, Antiparos, îles de Naxos et Grèce continentale), avril 1997 (îles d'Astypaléa, Dodécannèse, d'Amorgos, Cyclades, et Grèce continentale), avril 1998 (Cyclades: îles de Milos, Kimolos, Polyaigos et Grèce continentale), juin 2002 (Chypre), juillet 2003 (Grèce continentale), mars 2005 (île de Carpathos, Dodécannèse), avril et mai 2005 (Crète), mars et avril 2006 (île de Rhodes, Dodécannèse), mai et juin 2006 (Grèce continentale), mars, avril et mai 2007 (îles égéennes orientales de Chios, Inousses et Psara), mars, avril et mai 2008 (îles égéennes orientales d'Icaria et de Samos), fin de février, mars, avril et mai 2009 (île de Cos, Dodécannèse), mars et avril 2010 (île de Cythère, Attique), avril 2010 (Péloponnèse), ainsi que mars 2011 (île d'Eubée et Attique), avril 2011 (île de Kéa, Cyclades) et fin d'avril 2011 (Péloponnèse).

Ces observations ont fait l'objet de plusieurs exposés à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges et de diverses publications. Des hampes florales complètes et des fleurs ont été prélevées; ces dernières ont ensuite été analysées et mesurées selon le protocole détaillé dans DELFORGE (2002A: 52) et examinées sur le terrain au moyen d'une loupe de grossissement 10x, réticulée et à éclairage incorporé. Les matériaux d'herbier ont été revus après dessiccation avec une loupe binoculaire VIKING de grossissement 20x et 30x, réticulée et munie d'un éclairage bleuté orienté de face, obliquement à 45°.

Pour les Orchidées, la nomenclature utilisée est celle de DELFORGE (2005A, 2006A, 2009A, 2012A, B), pour les autres plantes à fleurs, BLAMEY et GREY-WILSON (2000) ont été le plus souvent suivis. Pour la translittération des toponymes grecs, la graphie est généralement celle de FALTAITS (2006) et de la carte 322 Skyros 1: 35.000 (2009) de Skai Maps, Melissa.

Conditions climatiques de l'hiver et du printemps 2011 à Skyros

L'hiver 2010-2011 a été caractérisé, dans le bassin égéen, par une période normalement froide mais assez sèche suivie, dans la dernière décennie de février, par un épisode très froid et anormalement pluvieux. Les 2 et 3 mars, la température maximale ne dépassait pas 10°C au niveau de la mer à Skyros, avec un fort vent du nord et des pluies battantes ont arrosé l'île tout l'après-midi. Du 4 au 6 mars, les températures n'ont pas augmenté, le vent du nord n'a pas mollifié et des pluies nocturnes abondantes ont rendu beaucoup de pistes impraticables. Du 7 au 10 mars, une vague de froid avec gelées nocturnes au niveau de la mer et des vents violents, de 8-9 Beaufort, ont empêché toutes sorties. Le 9 mars, des chutes de neiges abondantes, accompagnées de rafales de vents du nord-est de 100 km/h ont bloqué Athènes, l'autoroute Athènes-Lamia, ainsi que la circulation des bateaux dans les Cyclades. Dans les fossés orientés au nord de certaines routes et pistes de Skyros, les entassements de neiges ont subsisté parfois plusieurs jours. Après cet épisode anormalement froid, les températures diurnes ont amorcé une lente remontée mais en restant en moyenne inférieures à la normale saisonnière, le maximum diurne étant atteint avec 20°C le 16 mars. Cette embellie fut de courte durée. Des pluies abondantes contrarièrent à nouveau les herborisations les 20 et 22 mars et les températures diurnes maximales ne dépassèrent 15°C qu'à la fin de notre séjour.

Ces conditions météorologiques ont retardé les floraisons et les ont vraisemblablement étalées. Bien que toujours rares, les plantes fleuries des espèces précoces semblent avoir été assez nombreuses du fait, probablement, de la forte humidité des sols. Le décalage phénologique entre taxons précoces et tardifs semble avoir été élargi et nous n'avons pas vu en fleurs, en boutons, ni même parfois à l'état de rosette foliaire, beaucoup d'espèces tardives observées par BIEL en mai 1997 et par BURRI dans la seconde moitié d'avril 2003. Avec 68 sites visités en mars 2011 (Annexe 2), le nombre de sites que nous avons répertoriés dépasse un peu ce qui était mentionné jusqu'à présent pour les orchidées de Skyros.

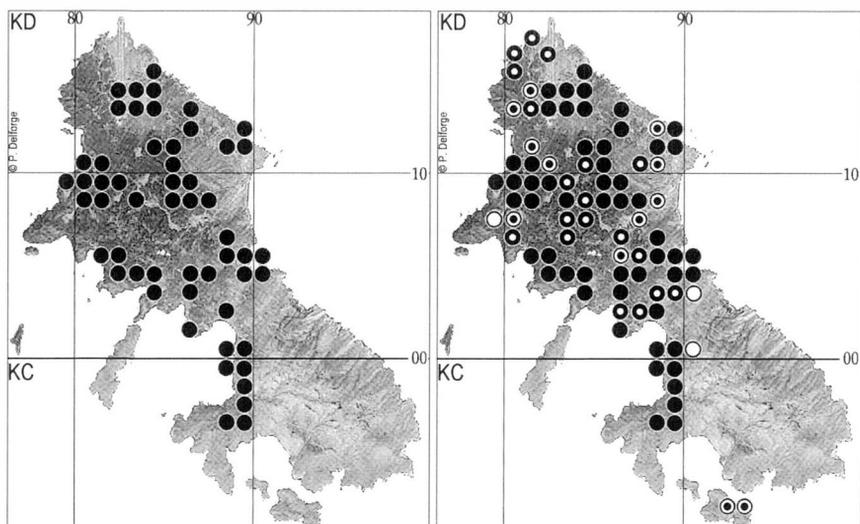
Conditions climatiques du printemps 1997 dans le bassin égéen

Les résultats de nos prospections en 2011 devront être comparés essentiellement à ceux publiés par BIEL et al. (1998), qui ont herborisé à Skyros au début d'avril et au milieu de mai 1997. Il est donc utile de rappeler quelles furent les conditions météorologiques du printemps 1997. Je les avais résumées comme suit lors de publications sur les orchidées des îles d'Amorgos, Cyclades (DELFORGE 1997A) et d'Astypaléa, Dodécannèse (DELFORGE 1997B): «L'hiver [1996-1997] fut assez doux et relativement sec, avec des températures atteignant souvent 25°C au niveau de la mer en février. Dès la mi-mars, s'installa un temps plus froid avec tempêtes et précipitations à caractère parfois hivernal et Chora, la capitale de l'île [d'Amorgos], fut recouverte de neige le 5 avril, alors que cette bourgade n'est qu'à 300 m d'altitude. Ces perturbations étaient amenées par une situation dépressionnaire qui resta fixée sur l'Égée pratiquement jusqu'au début du mois de mai inclus. Pendant la même période, le sud-ouest de l'Europe connaissait par contre une situation anticyclonique stable et des températures très clémentes dès février, estivales en mars et dans la première quinzaine d'avril, ce qui entraîna une sécheresse catastrophique dans la péninsule Ibérique et le Sud de la France. La comparaison de quelques températures maximales relevées à Athènes [...], à Nice (Alpes-Maritimes, France) et à Bruxelles montre très bien le caractère tout à fait exceptionnel de la situation météorologique en avril 1997:

— 30 mars [1997]:	Athènes 11°C;	Nice 18°C;	Bruxelles 17°C;
— 2 avril [1997]:	Athènes 9°C;	Nice 23°C;	Bruxelles 18°C;
— 9 avril [1997]:	Athènes 7°C;	Nice 19°C;	Bruxelles 17°C;
— 16 avril [1997]:	Athènes 11°C;	Nice 20°C;	Bruxelles 14°C;
— 27 avril [1997]:	Athènes 11°C;	Nice 22°C;	Bruxelles 15°C;
— 1 ^{er} mai [1997]:	Athènes 12°C;	Nice 19°C;	Bruxelles 18°C.

Le rétablissement d'une hiérarchie normale des températures de ces 3 villes ne revint que vers la mi-mai» (DELFORGE 1997A: 114-115).

Il ressort de ces indications que BIEL et al. n'ont très probablement pas vu en fleurs, en avril 1997, les espèces d'Orchidées précoces de Skyros parce que l'hiver très doux avait avancé leur floraison (obs. pers. avril 1997 à Astypaléa, à Amorgos et dans le nord du Péloponnèse). Les orchidées fleurissant normalement en avril ont eu une floraison prolongée, ralentie par les températures trop basses pour la saison. Cet effet s'est dissipé au début de mai et B. BIEL, herborisant à Skyros du 9 au 20 mai 1997, a pu voir normalement en fleurs des espèces plus tardives, comme *Epipactis microphylla* par exemple.



Cartes 6-7. À gauche: l'île de Skyros et les 52 pointages correspondant aux observations personnelles de 2011 sur lesquelles est en partie fondé le présent travail. Chaque point a un diamètre de 1 km et indique la présence en 2011 d'au moins une espèce d'Orchidées dans le carré UTM de 1 km \times 1 km correspondant. À droite: aux 52 pointages de 2011 ont été ajoutés ceux, antérieurs à 1990, dont la localisation précise est incertaine, et ceux qui correspondent à des déterminations incertaines (○), ceux publiés par BIEL et al. (1998) (●), ainsi que ceux résultant des prospections de BURRI en avril 2003 (⊙).

(Zone 35S, carroyage UTM_{wgs84} de 10 km \times 10 km)

Néanmoins, les conditions météorologiques exceptionnelles du printemps 1997 ont peut-être inhibé les floraisons de certaines espèces ouvrant leurs fleurs à la fin d'avril, comme *Anteriorchis sancta*, par exemple, qui n'apparaît dans aucun relevé, soit parce qu'il est réellement absent de Skyros, soit parce qu'il n'a pas fleuri en 1997 et qu'il n'était pas détectable en avril 2003 et en mars 2011.

Remarques sur les espèces observées ou mentionnées de Skyros

Toutes les espèces observées à Skyros sont commentées ci-après; elles sont classées selon l'ordre systématique de DELFORGE (2009b, 2012a, b). Le cas échéant, l'historique des mentions pour chaque espèce est évoqué et comparé à la situation actuelle telle qu'elle ressort de nos observations de 2011 et de la systématique adoptée aujourd'hui. Enfin, les mentions d'Orchidées qui paraissent douteuses et qui ont été citées pour Skyros dans des publications sont discutées. Avant le commentaire, 4 données sont précisées pour chaque espèce:

1. Le nombre de sites sur 68 (cf. annexe 2) sur lesquels l'espèce a été notée en 2011 dans l'île de Skyros.
2. Le nombre de carrés UTM de 1 km \times 1 km sur 52 (Carte 6) qui correspondent à ces sites et qui est souvent différent du nombre de sites, un site vaste pouvant

être à cheval sur 2 carrés, plusieurs sites différents pouvant se situer dans un même carré. Ce nombre de carrés correspond aux pointages 2011 (●) sur les cartes de répartition de chaque espèce.

3. Le nombre de carrés supplémentaires dus à des mentions localisables qui n'ont pas été recoupées par nos prospections en 2011 et qui proviennent des publications de RECHINGER (1929), de KÜNKELE et PAYSAN (1981) de BIEL et al. (1998), ainsi que des observations, non publiées, de BURRI (in litt.). Les mentions retenues ont généré des pointages qui ont été ajoutés dans les cartes, (⊙) pour les données de BURRI, (●) pour celles de BIEL et al. (1998), (○) pour les données antérieures à 1997 ou si la position au kilomètre près du pointage est incertaine ou encore s'il y a des incertitudes sur la détermination exacte de l'espèce, dans le cas de mentions d'*Ophrys "fusca"* ou d'*O. "tenthredinifera"* par exemple. Ces signes sont équivalents, eux aussi, à un cercle de 1 km de diamètre.

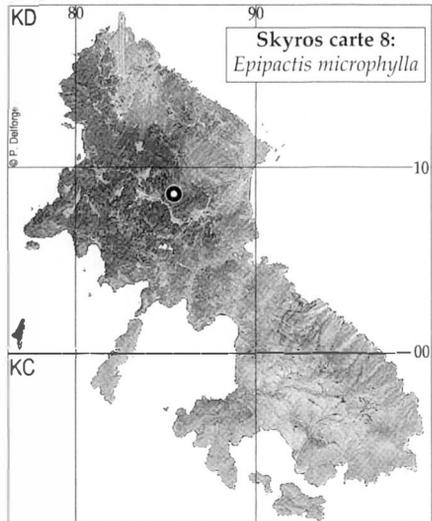
Par ailleurs, le carroyage UTM publiés par BIEL et al. (1998) pour Skyros ne correspondent pas exactement à la norme WGS84 utilisée aujourd'hui. En effet, le carroyage UTM de base a été reporté à la main par BIEL et al. (1998) sur des cartes de Skyros peu précises, les seules disponibles à ce moment. Le positionnement de ce carroyage diffère donc un peu de celui utilisé dans le présent travail. Le repositionnement de certains sites mentionnés par BIEL et al. (1998) dans des carrés UTM_{WGS84} de 1 km × 1 km du présent travail est donc quelquefois incertain.

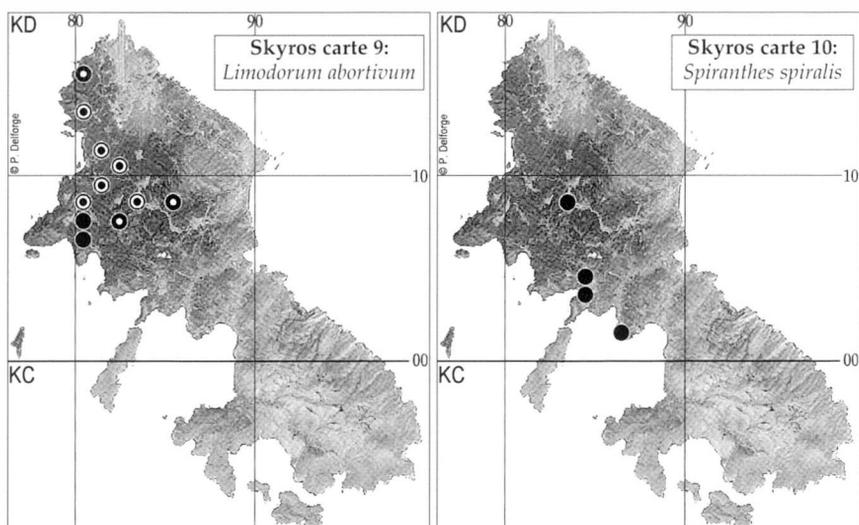
Epipactis Zinn (nom. cons.)

Epipactis microphylla (EHRHARDT) SWARTZ

0 site sur 68, 0 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 8.

Epipactis microphylla est une espèce de petite taille, discrète, de distribution eurocaucasienne. Il croît souvent à l'ombre des boisements ou à la lisière des broussailles, généralement sur substrats basiques profonds; il a une phénologie précoce pour le genre. Il est connu de Grèce continentale et du Péloponnèse (e.g. PETROU et al. 2011), de l'île d'Eubée (KÜNKELE & PAYSAN 1981), de 2 îles égéennes orientales, Lesbos et Samos (e.g. DELFORGE 2008A; KARATZAS & KARATZA 2009), de Crète (e.g. ALIBERTIS 1998; KRETZSCHMAR et al. 2002, 2004) et paraît manquer dans les Cyclades comme dans les autres îles égéennes. Quelques plantes en fleurs d'*E. microphylla*, avec tous les caractères habituels de cette espèce,





ont été trouvées par B. BIEL le 16 mai 1997 dans une pinède de l'Olympos (BIEL et al. 1998: 32, Abb. 8).

Limodorum BOEHMER in C.G. LUDWIG

Limodorum abortivum (L.) SWARTZ

3 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 9 carrés. Carte 9.

Limodorum abortivum est une espèce essentiellement méditerranéenne, visible et facilement déterminable quand elle sort du sol, sous la forme d'une pointe violacée, au tout début de sa croissance et, a fortiori, quand elle est en boutons, en fleurs ou en fruits. Dans la zone égéenne, *L. abortivum* fleurit principalement en avril et en mai dans les pinèdes claires ou à leurs lisières. Il a été signalé de 4 sites parcourus en 1997 par BIEL et al. (1998), 2 trouvés au début d'avril par G. et H. KRETZSCHMAR, 2 autres en mai par B. BIEL, ainsi que de 7 sites par BURRI en 2003. En 2011, nous avons repéré des pointes violettes caractéristiques de l'espèce sur 3 sites du nord-ouest de l'île, dont un correspond à une station signalée par G. et H. KRETZSCHMAR et par BURRI (notre site 8) et qui se situe maintenant à la limite de la zone incendiée en 2007.

Spiranthes L.C.M. RICHARD (nom. cons.)

Spiranthes spiralis (L.) CHEVALLIER

4 sites sur 68, 4 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 10.

Spiranthes spiralis ne fleurit qu'en octobre ou même en novembre dans le bassin égéen et sa présence, au printemps, ne peut être détectée que par de petites rosettes, caractéristiques, de feuilles étalées sur le sol (Pl. 1). Cette espèce est donc peu visible au printemps et, bien qu'elle ait été signalée de la plupart des

îles égéennes, sa distribution est, très probablement, sous-évaluée. Des rosettes de *Spiranthes spiralis* ont été trouvées le 15 mai 1997 par B. BIEL près de Pefko (BIEL et al. 1998: 40), dans une zone où nous l'avons également observé et qui correspond très vraisemblablement à notre site 35. Pour notre part, nous avons également vu des rosettes de cette espèce sur 3 autres sites, tous situés dans la partie nord-ouest de l'île.

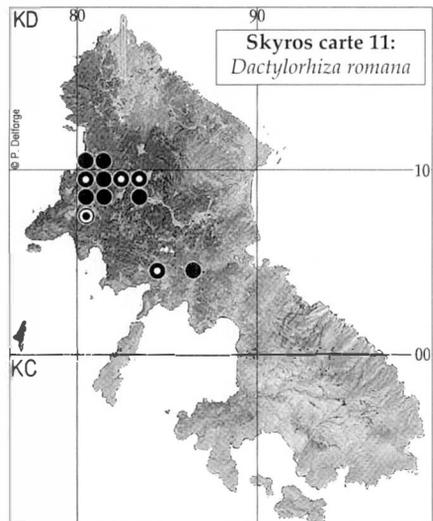
Dactylorhiza NECKER ex NEVSKI

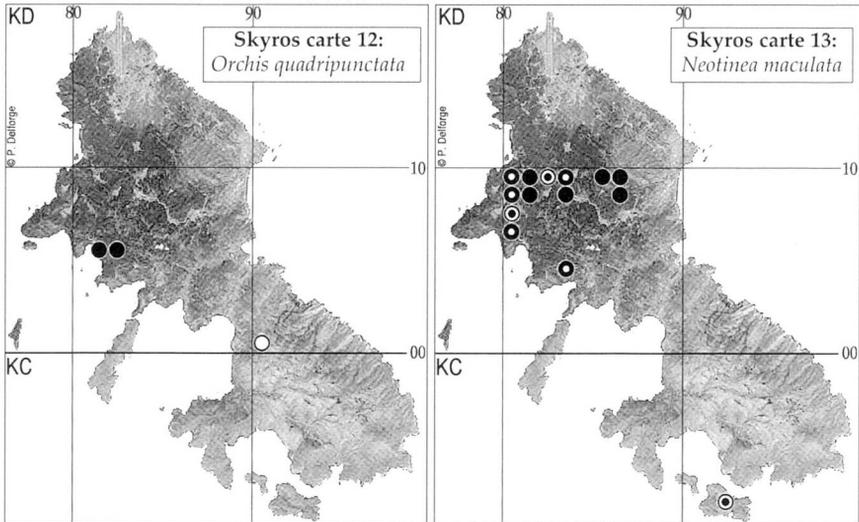
Dactylorhiza romana (SEBASTIANI) Soó

10 sites sur 68, 7 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 5 carrés. Carte 11.

Dactylorhiza romana est un représentant méditerranéen du groupe de *D. sambucina* dont les espèces mêlent souvent, dans une même population, des individus à fleurs jaunes et d'autres à fleurs pourpres. L'aire de distribution de *D. romana* va de la façade tyrrhénienne de l'Italie, à l'ouest, à la Syrie à l'est et de la Crimée, au nord, à la Crète au sud. Il est présent en Eubée (KÜNKELE & PAYSAN 1981) et a été récolté jadis dans l'île de Skopelos (Sporades du Nord) par LEONIS en 1896 puis par RENZ (1928) mais il n'a plus été vu dans cette île depuis longtemps (LOWE 1999; BURRI & BROGGI 2011) Il est connu de beaucoup d'îles égéennes mais pas, par exemple, de toutes les grandes îles égéennes orientales; il manque en effet à Chios (e.g. DELFORGE & SALIARIS 2007) et semble éteint à Rhodes (KREUTZ 2002), où il n'a été vu qu'une fois, en 1986 (e.g. KRETZSCHIMAR et al. 2001: 54-55, qui illustrent *D. romana* dans leur monographie sur Rhodes par 2 clichés pris à Skyros le 4 avril 1997). Dans les Cyclades, *D. romana* est connu de Kéa (DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012), de Milos (RENZ in RECHINGER 1943), d'Ios (RECHINGER 1949), de Naxos (VÖTH 1981), d'Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989) et d'Amorgos (DELFORGE 1997A). Dans certaines îles, des populations formées d'individus d'une seule couleur sont signalées, comme par exemple à Cos (DELFORGE 2009B) ou à Cythère (DELFORGE 2010A), où aucun individu à fleurs jaunes n'a jusqu'à présent été observé.

Dactylorhiza romana est relativement bien représenté à Skyros. Au début d'avril 1997, G. et H. KRETZSCHIMAR l'observent sur 6 carrés UTM de 1 km × 1 km, parfois en populations importantes où se mêlent des individus à fleurs jaunâtres et d'autres à fleurs rosâtres (BIEL et al. 1998). BURRI (in litt.) le mentionne, parfois en fruits, de 5 sites à la fin d'avril 2003. En 2011, nous avons revu *D. romana* sur certains de ces sites, concentrés sur le flanc occidental du massif de l'Olympos, ainsi que sur





d'autres et avons également observés des individus des deux couleurs dans ces populations (Pl. 1).

Orchis L.

Section *Orchis*

Orchis quadripunctata CYRILLO ex TENORE

2 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 12.

Orchis quadripunctata est une espèce méditerranéenne dont la répartition certaine va de l'Italie péninsulaire à la Crète au sud et à Lesbos à l'est, avec une station isolée plus à l'est sur Ilyasdağı, une île de la mer de Marmara, en Turquie (KREUTZ & ÇOLAK 2009). Sa présence, fréquemment affirmée, en Anatolie égéenne (e.g. RENZ & TAUBENHEIM in DAVIS 1984: 528) et à Chypre (e.g. WILLING & WILLING 1976; WOOD 1985; DELFORGE 1990, 2005A, 2006A; CHRISTOFIDES 2001) a été mise en doute par BAUMANN et BAUMANN (1991), suivis par KREUTZ (1998, 2004) et par KREUTZ et ÇOLAK (2009). *O. quadripunctata* est connu de Grèce continentale, de l'île d'Eubée, où il est répandu (e.g. RECHINGER 1961; KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A) et de quelques Sporades du Nord (e.g. LOWE 1999; BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011). Il est très rare dans les Cyclades, présent seulement dans quelques îles occidentales de l'archipel, à Kéa (DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012), à Kythnos et à Sérifos (BIEL 2008). Il a été mentionné également de Naxos (RENZ in RECHINGER 1943) mais il n'a semble-t-il plus été revu récemment dans cette île (DELFORGE 1995B: 187; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996). Dans le bassin égéen oriental, *O. quadripunctata* n'est présent, avec constance, qu'à Lesbos (e.g. GÖLZ & REINHARD 1981, 1989; BIEL 1998; KARATZAS & KARATZA 2009, DEVILLERS et al. 2010); il est très sporadique sinon éteint à Chios (DELFORGE & SALIARIS 2007) et paraît absent des autres grandes îles égéennes orientales.

Orchis quadripunctata a d'abord été signalé à Skyros par un pointage dans le carré UTM de 10 km × 10 km KD90, publié par KÜNKELE et PAYSAN (1981: 91, K 59) sans que soit indiqué l'origine de cette mention. Ce pointage est repris par KALOPISSIS (1988: carte 113). Ni BIEL et al. en 1997, ni nous-mêmes en 2011, n'avons retrouvé cette station, qui se situe probablement sur le flanc septentrional du Kochylas ou à proximité d'Achili, à l'extrémité septentrionale de l'isthme qui relie les deux massifs montagneux de Skyros. G. et H. KRETZSCHMAR signalent *O. quadripunctata* sur un seul site, le 4 avril 1997, près d'Agh. Fokas, dans la partie occidentale de l'île. Cette zone a été incendiée en 2007 mais nous y avons cependant retrouvé l'espèce, en boutons et en début de floraison le 26 mars 2011 (Pl. 1). Nous avons répertorié 3 populations éparpillées sur quelques centaines de mètres.

Neotinea REICHENBACH fil.

Section *Neotinea*

Neotinea maculata (DESFONTAINES) STEARN

7 sites sur 68, 6 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 7 carrés. Carte 13.

Neotinea maculata est une espèce méditerranéo-atlantique répandue dans le bassin égéen. Il est connu du Péloponnèse, de la plupart des grandes îles grecques, ainsi que de nombreuses Cyclades. Il est discret, mais facilement déterminable en boutons, en fleurs ou en fruits. Il est présent et assez répandu dans l'île d'Eubée (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A) mais moins fréquent dans deux Sporades du Nord où il est mentionné, Skiathos et Skopelos (e.g. LOWE 1999; BURRI & BROGGI 2011).

Neotinea maculata est signalé de 5 sites parcourus par G. et H. KRETZSCHMAR du 4 au 6 avril 1997 (BIEL et al. 1998) et de 5 sites par BURRI (in litt.) dans la seconde moitié d'avril 2003. Tous ces sites sont situés majoritairement dans le quart sud-ouest du massif de l'Olympos, dans ou à proximité de la zone incendiée en 2007. En 2011, nous avons trouvé *N. maculata* sur des sites de la même région, mais toujours dans les pinèdes épargnées par le feu. Cette espèce n'a manifestement pas résisté à l'incendie et à la disparition des pinèdes à l'ombre desquelles elle fleurissait. Par ailleurs, BURRI a trouvé, le 30 avril 2003, *N. maculata* sur l'îlot de Sarakino.

Section *Tridentatae* H. KRETZSCHMAR, ECCARIUS & H. DIETRICH

Neotinea lactea (POIRET) R.M. BATEMAN, PRIDGEON & M.W. CHASE

2 sites sur 68, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 14.

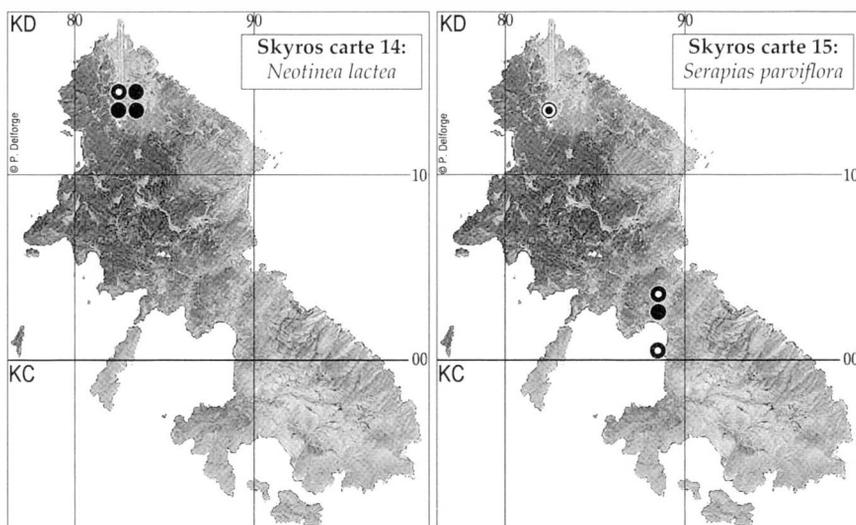
Neotinea lactea (syn.: *Orchis lactea*) est une espèce sténoméditerranéenne de floraison précoce dont la distribution est fragmentée. En Grèce, il est présent sur la façade occidentale de l'île d'Eubée (KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A; RIECHELMANN 2000), mais paraît absent des autres Sporades du Nord (LOWE 1999; BURRI & BROGGI 2011) et de l'île de Lemnos (BIEL 2000); il est très peu fréquent dans les Cyclades notamment à Naxos (VÖTH 1981;



Planche 1. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche, en haut: rosette foliaire de *Spiranthes spiralis*. Limani Linaria, 4.III.2011; au centre: *Neotinea lactea*. Site 26, 6.III.2011; en bas: *N. maculata* Atsitsa, 26.III.2011. À droite, en haut: *Dactylorhiza romana*. Atsitsa, 22.III.2011; en bas *Orchis quadripunctata*, Agh. Fokas, 26.III.2011.

(photos P. DELFORGE)



KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996), à Andros (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989; DELFORGE 1994A) et à Paros (DELFORGE 1995B), mais répandu à Kéa (KOCYAN & JOSHI 1992; DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012). Il est présent, mais souvent peu fréquent dans le sud du Péloponnèse (e.g. BAYER et al. 1978; DELFORGE 1996), à Cythère (CREUTZBURG in GREUTER & RECHINGER 1967; GÖLZ et al. 1995; DELFORGE 2010A) et en Crète (e.g. ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989; ALIBERTIS 1998; KRETZSCHMAR et al. 2002, 2004).

Neotinea lactea a été trouvé le 4 avril 1997 dans le nord de Skyros, dans des phrygas à *Sarcopoterium spinosum* pâturées, à proximité de l'entrée de l'aéroport militaire, par G. et H. KRETZSCHMAR (BIEL et al. 1998). C'est également dans cette région qu'il a été vu, en fruits, par BURRI, le 21 avril 2003 (in litt.) et que nous avons parcouru 2 stations de quelques plantes, en fleurs le 6 mars 2011, presque défleuries ou broutées le 18 mars. Le maintien de *Neotinea lactea* à Skyros, basé sur très peu d'individus croissant dans des zones pâturées, doit être considéré comme précaire.

Serapias L.

Groupe de *Serapias parviflora*

Serapias parviflora PARLATORE

1 site sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 3 carrés. Carte 15.

Les fleurs de *Serapias parviflora* sont petites, très généralement autogames et munies de pétales en forme de goutte, ce qui en fait une des espèces de *Serapias* le plus facile à déterminer. Cependant il fleurit assez tardivement, de sorte qu'il peut ne pas être remarqué par les botanistes qui herborisent en mars ou au début d'avril. Son aire de distribution va de l'archipel des Canaries, à l'ouest, aux îles de l'Égée orientale et à Chypre à l'est, mais il

semble absent d'Anatolie (SUNDERMANN & TAUBENHEIM 1981; DAVIS 1984; KREUTZ 1998; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Il est présent dans l'île d'Eubée et dans quelques Sporades du Nord (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A; BURRI & BROGGI 2011), mais n'est pas mentionné de l'île de Lemnos (BIEL 2000). Dans les Cyclades, *S. parviflora* a été signalé d'Andros et de Tinos (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), de Paros (DELFORGE 1995B), d'Amorgos (DELFORGE 1997A), de Milos et de Kimolos (DELFORGE 1998, 2002B), de Kythnos (BIEL 2008) et de Kéa (DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012). Dans l'Égée orientale, il est très rare à Lesbos (BIEL 1998: 2 mentions; KARATZAS & KARATZA 2009) et à Chios (DELFORGE & SALIARIS 2007: 1 station d'environ 30 individus en 2007), mais encore assez bien représenté quoiqu'en régression à Samos, à Cos et à Rhodes (e.g. KREUTZ 2002; DELFORGE 2008A; 2009B).

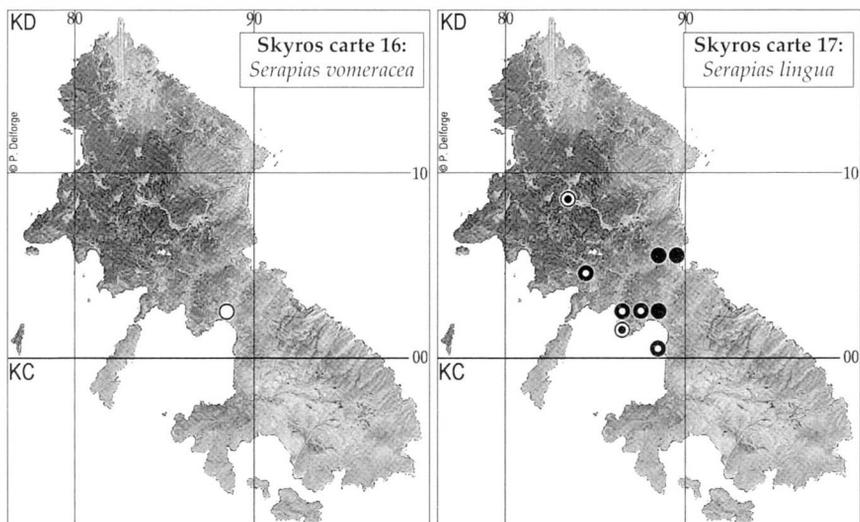
B. BIEL a trouvé *Serapias parviflora* le 19 mai 1997 sur 2 sites de la baie de Kalamitsa, dans des sites humides de l'isthme central de Skyros (BIEL et al. 1998: 40). BURRI (in litt.) le voit en fleurs le 29 avril 2003 dans la même zone, où il est accompagné de *S. lingua* et d'un hybride probable avec celui-ci. À l'extrême fin de notre séjour, nous avons pu identifier une jeune plante de *S. parviflora* en autopsiant un très petit bouton floral, le 27 mars 2011, dans une partie subsistante de la zone humide visitée par BIEL et par BURRI.

Groupe de *Serapias vomeracea*

Serapias vomeracea (N.L. BURMAN) BRIQUET

0 site sur 68, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 16.

L'aire de distribution de *Serapias vomeracea* s. str. est controversée. Sa présence dans le bassin égéen et sur ses rives est tantôt affirmée (par exemple RENZ in RECHINGER 1943; NELSON 1968; LANDWEHR 1977, 1982; VÖTH 1981; BAUMANN & KÜNKELE 1982; HAHN & PASSIN 1997; DELFORGE 2008B, 2009B), tantôt réfutée (e.g. LORENZ 2001; BAUMANN et al. 2006) ou admise seulement dans l'île de Lesbos (e.g. GÖLZ & REINHARD 1981; BIEL 1998). Par ailleurs, les anciennes mentions de *S. vomeracea* dans le bassin égéen concernent souvent *S. orientalis* s.l. En effet RENZ (in RECHINGER 1943) nomme ce dernier *S. vomeracea* f. *platy-petala* VIERH., *S. vomeracea* f. *platyglottis* VIERH. et *S. vomeracea* f. *sennii* (RENZ) RENZ. Dans les travaux préparatoires de la Flore de Turquie (DAVIS 1984), SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1981: 203) considèrent *S. orientalis* comme une sous-espèce de *S. cordigera* [= *S. cordigera* subsp. *orientalis* (E. NELSON) SUNDERMANN 1980], un nom illégitime, parce que, d'une part, basé sur le "Rassenkreis *Serapias orientalis*" E. NELSON 1962, nom. illeg. (cf. GREUTER 1972, 1974; DELFORGE 2008B: 21) et, d'autre part, parce que homonyme postérieur de *S. cordigera* subsp. *orientalis* A. CAMUS 1931. Afin que ce taxon ait un nom valide, GREUTER (1972) l'a décrit sous le nom de *S. vomeracea* subsp. *orientalis* GREUTER. Cependant, SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1981: 205-206) estiment qu'ils ne peuvent distinguer *S. vomeracea* subsp. *orientalis* de *S. vomeracea* s. str. sur le terrain, en Turquie et dans les îles égéennes orientales, du fait que *S. vomeracea* est, selon eux, extrêmement varié (Pour une revue plus détaillée des problèmes nomenclaturaux et taxonomiques liés à *S. vomeracea* et pour sa répartition en Grèce, voir, par exemple, DELFORGE 2008B: 117-120).



Serapias vomeracea a été récolté à Skyros, dans les environs de Linaria par RECHINGER (1929: 333), matériaux déterminés par Soó (ibid.: 333). Ni *S. vomeracea*, ni *S. orientalis*, ni même *S. bergonii* n'ont été signalés depuis à Skyros. Comme BIEL et al. (1998: 37), nous ne pouvons que répercuter la mention de RECHINGER sans savoir exactement, faute d'avoir autopsié le ou les exsiccata de RECHINGER, à quelle espèce de *Serapias* elle doit être rapportée.

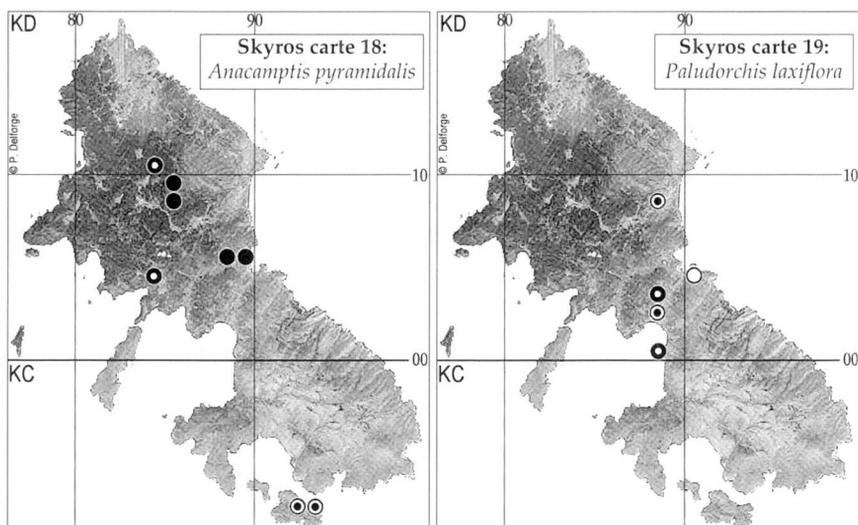
Groupe de *Serapias lingua*

Serapias lingua L.

3 sites sur 68, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 6 carrés. Carte 17.

Serapias lingua est très distinct dans le genre notamment par la callosité en forme de grain de café luisant qu'il porte à la base du labelle. C'est une espèce méditerranéo-atlantique dont la distribution s'arrête, vers l'est, en Crète et non à l'île de Rhodes, comme il est parfois indiqué erronément dans des monographies (contra e.g. BAUMANN & KÜNKELE 1982; KALOPISSIS 1988; DELFORGE 2005A, 2006A; BAUMANN et al. 2006). *S. lingua* a été signalé de l'île d'Eubée et de quelques Sporades du Nord (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A; LOWE 1999; BURRI & BROGGI 2011), mais n'est pas mentionné de l'île de Lemnos (BIEL 2000). Il est présent également dans plusieurs Cyclades, Kéa (DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012), Milos (WEISS 1869; DELFORGE 2002B), Andros et Tinos (MALAKATÉS 1933; DELFORGE 1994A), Syros (RENZ in RECHINGER 1943), Kythnos (NELSON 1968), Tinos (HÖLZINGER & KÜNKELE in BAUMANN & KÜNKELE 1989), Amorgos (DELFORGE 1997A) ou encore Sériphos (BIEL 2008).

B. BIEL a trouvé *Serapias lingua* à Skyros à la mi-mai 1997 dans des parties humides de 4 sites des baies de Kalamitsa et de Linaria (BIEL et al. 1998: 40). BURRI le voit sur 3 sites, en boutons ou en fleurs à la fin d'avril 2003, dans la baie de Kalamitsa, où BIEL l'avait également trouvé, mais aussi plus au nord,



près d'Atsitsa (BURRI in litt.). À la fin de notre séjour, le 23 mars 2011, nous avons pu déterminer de jeunes plantes de *S. lingua* sur des suintements de 2 sites au nord de l'isthme central de Skyros, près d'Aspous, et, à l'extrême fin de notre séjour, le 27 mars 2011, nous avons encore pu identifier 3 autres individus munis également de petits boutons floraux sur le site humide où nous avons vu également *S. parviflora*. Par ailleurs, à Kalamitsa, BURRI signale également un hybride probable avec *S. parviflora*.

Anacamptis L.C.M. RICHARD

Anacamptis pyramidalis L.C.M. RICHARD **var. brachystachys** (D'URVILLE) BOISSIER
4 sites sur 68, 4 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 3 carrés. Carte 18.

Anacamptis pyramidalis var. *brachystachys* a été décrit de l'île de Milos (Cyclades occidentales) par DUMONT D'URVILLE (1822, sub nom. *Orchis brachystachys*). Cette variété est présente et dominante dans la plupart des îles du bassin égéen comme sur ses marges.

B. BIEL a signalé *Anacamptis pyramidalis* de 2 sites de Skyros, parcourus à la mi-mai 1997, l'un près de Pefkos, l'autre sur l'Olympos (BIEL et al. 1998: 40). Il illustre *A. pyramidalis* par 2 photographies d'inflorescences allongées, prises à Linaria le 15 mai 1997 (ibid.: 32). La première inflorescence est composée de fleurs blanchâtres non résupinées, la seconde, de fleurs rose pâle s'épanouissant mal. Ces fleurs semblent, dans les deux cas, être caractéristiques d'*A. pyramidalis* var. *brachystachys*, mais BIEL se demande, néanmoins, s'il ne pourrait s'agir d'hybrides entre *A. pyramidalis* et *Anteriorchis sancta* (sub nom. *Orchis sancta*) tout en ajoutant que cette dernière espèce n'a jamais été trouvée à Skyros... BURRI (in litt.) voit *A. pyramidalis* sur un contrefort de l'Olympos, en boutons le 24 avril 2003. Par ailleurs, il a également trouvé, le 30 avril 2003, *A. pyramidalis* sur l'îlot de Sarakino.

En 2011, notre séjour s'est fait trop tôt en saison pour que nous puissions voir *Anacamptis pyramidalis* en fleurs, voire même en boutons et nous n'avons donc pas pu examiner les plantes aberrantes signalées par BIEL à Linaria. Nos mentions d'*A. pyramidalis* sont basées sur l'examen de rosettes de feuilles, assez caractéristiques, de cette espèce. Cependant, le 23 mars 2011 au site 59 et le 25 mars au site 42, nous avons trouvé chaque fois, parmi les rosettes foliaires, une rosette encore accompagnée de la hampe sèche et complète de l'année précédente. L'examen de fleurs desséchées qui subsistaient intactes dans l'inflorescence a révélé de longs éperons filiformes, qui ne peuvent appartenir qu'à *A. pyramidalis* et non à des espèces dont les rosettes foliaires sont morphologiquement assez proches, comme celles d'*Anteriorchis fragrans*, mais dont le labelle est muni d'un éperon court et épais, ou encore celles de certains sérapias, dont les labelles sont dépourvus d'éperon.

Paludorchis P. DELFORGE

Paludorchis laxiflora (LAMARCK) P. DELFORGE

0 site sur 68, 0 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 4 carrés. Carte 19.

Paludorchis laxiflora (syn.: *Orchis laxiflora*, *Anacamptis laxiflora*) est une espèce hygrophile présente, mais très localisée, dans de nombreuses îles du bassin égéen. Bien qu'il puisse prospérer sur de petits suintements temporaires et résister à un certain degré d'assèchement saisonnier du substrat de ses stations, *Paludorchis laxiflora* paraît en régression généralisée dans la zone méditerranéenne du fait du réchauffement climatique en cours, suivi du tarissement de beaucoup de sources, du captage des sources subsistantes et de la mise en culture voire de l'urbanisation des zones humides.

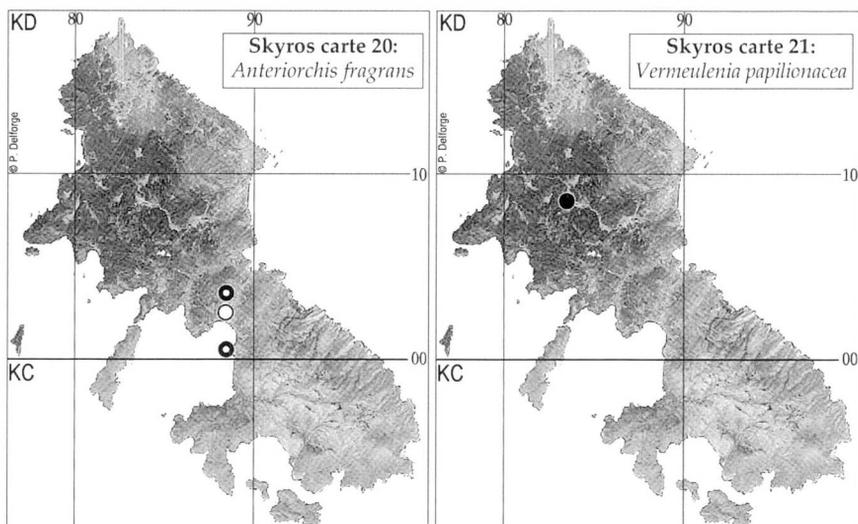
Un pointage à Skyros pour "*Orchis*" *laxiflora* apparaît dans les cartes de la monographie sur l'île d'Eubée de KÜNKELE et PAYSAN (1981: 87, K 51), dans le carré UTM de 10 km × 10 km KD90, sans que soit indiqué l'origine de cette mention ni précisé la localité dont elle provient. Ce pointage est repris par KALOPISSIS (1988: carte 99). B. BIEL signale *O. laxiflora* de 2 sites humides proches de la baie de Kalamitsa où il l'a observé le 19 mai 1997 (BIEL et al. 1998: 40). BURRI (in litt.) le signale en fleurs le 26 avril 2003 au sud-ouest de Skyros Chora et le 23 avril dans une zone humide près de Kalamitsa, où BIEL l'avait également vu en 1997. Nous n'avons pas vu *Paludorchis laxiflora* en mars 2011, très probablement parce que nous étions trop tôt en saison.

Anteriorchis E. KLEIN & STRACK

Anteriorchis fragrans (POLLINI) SZLACHETKO

0 site sur 68, 0 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 3 carrés. Carte 20.

Anteriorchis fragrans est une espèce méditerranéenne calcicole, assez tardive, dont la répartition atteint l'Iran vers l'est. Il a été signalé de la plupart des îles égéennes sous divers noms, le plus souvent *Orchis fragrans*, *O. coriophora* ou *O. coriophora* subsp. vel var. *fragrans*, mais aussi, plus récemment, *Anacamptis* [*coriophora* subsp.] *fragrans*.



Un pointage pour *Orchis coriophora* figure dans la carte 48 de la monographie de l'île d'Eubée publiée par KÜNKELE et PAYSAN (1981: 86), au carré UTM de 10 km × 10 km KD80, sans que soit indiqué l'origine de cette mention ni précisé la localité dont elle provient. Ce pointage est repris par KALOPISSIS (1988: carte 95, sub nom. *O. coriophora* subsp. *fragrans*). B. BIEL, quant à lui, signale *O. coriophora* de 2 sites proches de la baie de Kalamitsa qu'il a parcourus le 19 mai 1997 (BIEL et al. 1998: 40). Il s'agit peut-être de la même zone que celle indiquée par le pointage de KÜNKELE et PAYSAN. BURRI (in litt.) n'a pas vu *Anteriorchis fragrans* en 2003. Pour notre part, nous ne l'avons pas vu non plus en mars 2011, même sous la forme de rosettes foliaires.

Vermeulenlia Å. LÖVE & D. LÖVE

Vermeulenlia papilionacea (L.) Å. LÖVE & D. LÖVE var. *aegaea* P. DELFORGE

1 site sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 21.

Ce taxon a longtemps été nommé *Orchis papilionacea* var. (vel subsp.) *heroica*. Pour les changements nomenclaturaux qui ont abouti à *Vermeulenlia papilionacea* var. *aegaea*, voir DELFORGE (2010b), ECCARIUS (2010), ainsi que LEWIS et KREUTZ (2013). *V. papilionacea* est une espèce méditerranéenne dont la distribution atteint l'Atlantique à l'ouest, la Caspienne à l'est. *V. papilionacea* var. *aegaea* est la variété dominante dans les îles du bassin égéen; elle est présente dans la plupart d'entre elles, mais semble cependant manquer dans l'archipel des Sporades du Nord (e.g. LOWE 1999; BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011).

Il n'y avait pas de mentions de *Vermeulenlia papilionacea* var. *aegaea*, sous quelque nom que ce soit, à Skyros. Non loin d'Atsitsa, au site 31, nous avons repéré 3 rosettes foliaires munies de petites hampes florales naissantes au début de notre séjour. Le 25 mars, la première fleur d'un des

3 individus à commencé à s'épanouir, ce qui nous a permis d'identifier avec certitude *V. papilionacea* var. *aegaea* (Pl. 2).

Ophrys L.

Le bassin égéen, avec sa multitude d'îles séparées par de profonds bras de mer, est fort probablement le principal centre d'endémisme et de radiation du genre *Ophrys* (e.g. NELSON 1962; DELFORGE 1996B; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2004, 2009; PAULUS 2007), ce qui explique que près des deux tiers des espèces d'Orchidées présentes à Skyros soient des *Ophrys*. L'analyse du genre développée ci-dessous, est basée, comme pour les autres genres, sur le concept phylogénétique de l'espèce (cf. e.g. DELFORGE 2012A: 17) et sur les groupes utilisés par DELFORGE (1994B, 2001, 2005A, B, 2006A), à partir de caractères diagnostiques mis en évidence principalement par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (e.g. 1994, 2000A, B, 2004, 2009, 2013A, B).

Section *Pseudophrys* GODFERY

Groupe d'*Ophrys iricolor*

Ophrys iricolor DESFONTAINES

11 sites sur 68, 11 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 22.

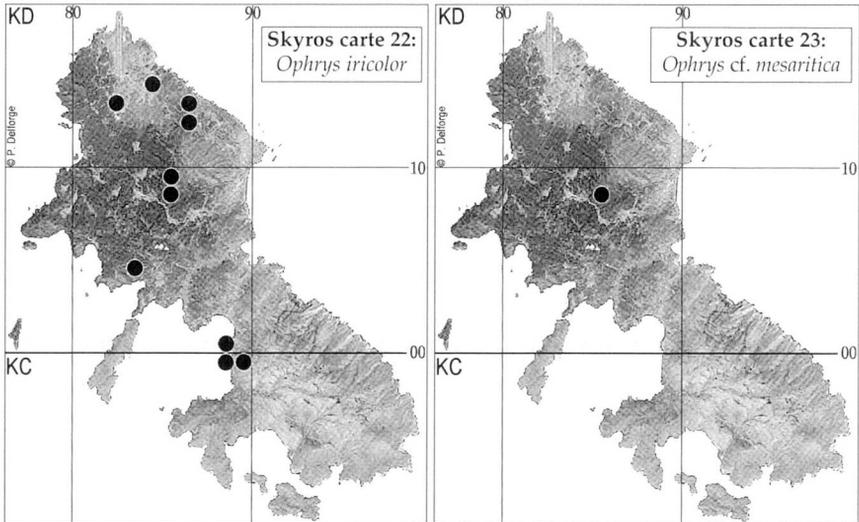
Ophrys iricolor est une espèce sténoméditerranéenne orientale, relativement précoce, connue de la plupart des îles égéennes méridionales (e.g. ANTONOPOULOS 2009) dans lesquelles il est généralement assez répandu mais assez rare (DELFORGE 2011: 177, tabl. 2). Dans les Sporades du Nord, il est assez répandu à Alonissos (BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011) et a été récolté jadis par RENZ (1928) à Skopelos où il a été retrouvé par BIEL (2005), mais pas par LOWE (1999); il est aussi présent à Skiathos (BIEL 2005).

Ophrys iricolor a été observé par G. et H. KRETZSCHMAR sur 2 sites à Skyros les 5 et 6 avril 1997 (BIEL et al. 1998: 39). BURRI (in litt.) le voit sur 4 sites en avril 2003. En 2011, nous l'avons observé en fleurs (Pl. 2) sur 11 sites de l'île, dont ceux signalés par H. KRETZSCHMAR et par BURRI. Les individus observés à Skyros en 2011 montraient tous les caractères diagnostiques de l'espèce, en particulier la face inférieure du labelle entièrement pourprée.

Ophrys cf. *mesaritica* H.F. PAULUS, Ch. ALIBERTIS & A. ALIBERTIS

1 site sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 23.

Ophrys mesaritica, a été considéré comme endémique de Crète lors de sa description (PAULUS et al. 1990). C'est une espèce proche et dérivée d'*O. iricolor* dont il se distingue par une phénologie très précoce, des fleurs plus petites, au labelle de coloration souvent plus terne, avec la face inférieure pourpre brunâtre foncé au centre, tachée plus ou moins amplement de verdâtre, sou-



vent largement bordée de jaune verdâtre. (PAULUS 1988; PAULUS et al. 1990; GÖLZ & REINHARD 1997).

Des taxons globalement similaires à *Ophrys mesaritica*, ont ensuite été signalés de plusieurs îles grecques, notamment Lesbos (BIEL 1999), Icaria (HERTEL & HERTEL 2005), Cythère (SCHLÜTER 2006; PAULUS & SCHLÜTER 2007) et des îles Ioniennes de Corfou, Paxi, Céphalonie et Leucade (PAULUS & SCHLÜTER 2007; ANTONOPOULOS 2009; HERTEL & PRESSER 2010). La phénologie de ces plantes n'est pas précoce mais souvent contemporaine de celle d'*O. iricolor* ou même plus tardive. Des analyses moléculaires ont montré que les *O. 'mesaritica'* ioniens, ceux de Cythère et ceux de Crète sont plus proches des *O. iricolor* locaux qu'ils ne le sont entre eux, ce qui suggère plusieurs événements locaux de spéciation, parallèles mais distincts, par adaptation, en sympatrie, d'individus d'*O. iricolor* à un nouveau pollinisateur, chaque fois l'abeille *Andrena nigroaenea* (SCHLÜTER 2006: 50; PAULUS 2007: 289; PAULUS & SCHLÜTER 2007; SCHLÜTER et al. 2009). Par ailleurs, certains *O. "mesaritica"* signalés dans le bassin égéen semblent provenir d'hybridations où interviennent *O. iricolor* et un *Pseudophrys* local (e.g. DELFORGE 2012C) Dans le cas où les origines sont multiples, l'application des principes de monophylie impose que ces entités soient traitées comme des espèces distinctes (e.g. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009: 239; DELFORGE 2010A, 2012A, C).

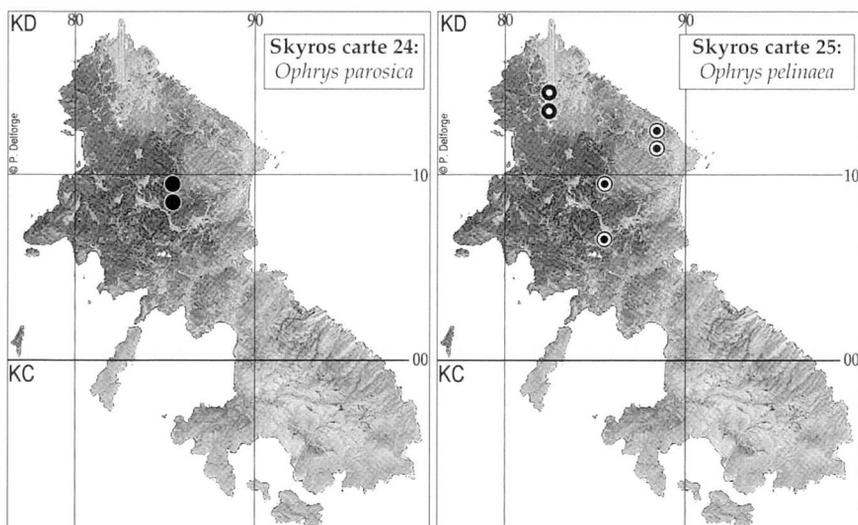
En 2011, à Skyros, nous avons trouvé sur l'Olympos, au site 43, un site où plusieurs *Pseudophrys*, dont *Ophrys iricolor*, étaient présents, un individu paraissant appartenir au groupe d'*O. iricolor*, mais a fleurs assez petites, de couleurs ternes, dont le dessous du labelle n'était pas coloré de rouge (Pl. 2). Cet individu a ouvert une première fleur le 20 mars, un peu après le début de la floraison d'*O. iricolor* sur le même site. Cette plante ne peut très vraisemblablement pas être rapportée à *O. mesaritica*. Nous le signalons ici comme



Planche 2. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche, en haut: *Vermeulenia papilionacea* var. *aegaea*. Atsitsa, 25.III.2011; en bas: *Ophrys iricolor* Panaghia (Aptoumenes), 11.III.2011. À droite, en haut et au centre: *O. cf. mesaritica*. Agh. Nicholas (Olympos), 20.III.2011; en bas *O. parosica* var. *parosica*, Agh. Nicholas (Olympos), 25.III.2011.

(photos P. DELFORGE)



O. cf. mesaritica afin de compléter la répartition de ce taxon hétérogène, déjà signalé de nombreuses îles égéennes et ioniennes, tout en notant qu'il peut peut-être représenter, à Skyros, un individu hybride entre *O. iricolor* et l'une des autres espèces de *Pseudophrys* présentes sur le site.

Groupe d'*Ophrys fusca*

Ophrys fusca LINK. *O. fusca* a été décrit des environs de Lisbonne (Portugal) par LINK (1800). Ce binôme a longtemps été utilisé pour désigner, au rang spécifique, dans le bassin méditerranéen, tous les représentants du complexe, et parfois même ceux du groupe d'*O. omegaifera*. Depuis quelques années, il est assez unanimement accepté qu'*O. fusca* désigne une espèce dont la distribution est limitée au seul bassin méditerranéen occidental, voire même à la seule péninsule ibérique. Les *O. "fusca"* signalés du bassin égéen représentent donc d'autres espèces. L'attribution des anciennes mentions égéennes d'*O. fusca* aux espèces récemment délimitées et nommées n'est pas toujours aisée, particulièrement lorsque ces mentions ne sont accompagnées ni de dépôts d'herbier, ni d'analyses florales, ni d'illustrations précises et fiables, ce qui est fréquemment le cas.

Groupe d'*Ophrys attaviria*

Ophrys parosica P. DELFORGE var. *parosica*

1 site sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 24.

Décrit de l'île de Paros, dans les Cyclades (DELFORGE 1995B), *Ophrys parosica* a ensuite été signalé explicitement ailleurs dans le bassin égéen, notamment dans les Cyclades à Kéa (DELFORGE 2011) et Amorgos (DELFORGE 1997A), dans le Dodécanèse à Astypaléa (DELFORGE 1997B) et Cos (DELFORGE 2009B), dans l'Arc hellénique à Cythère (ANTONIOPOULOS 2009; DELFORGE 2010A), ainsi que

dans les îles égéennes orientales de Lesbos (KARATZAS & KARATZA 2009), Chios (SALIARIS 2002; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE & SALIARIS 2007), Samos (DELFORGE 2008A) et Icaria (DELFORGE 2008C, 2012C). Avant sa description et même plus récemment, lorsque *O. parosica* a été récolté ou observé dans le bassin égéen, il a généralement été signalé sous le nom d'*O. fusca* (s.l.).

Nous avons trouvé *Ophrys parosica* var. *parosica* sur un assez vaste site à Skyros, sur l'Olympos, où nous avons pu le photographier, en tout début de floraison, le 25 mars (Pl. 2). Cette espèce n'avait pas été signalée des Sporades du Nord jusqu'à présent.

Ophrys pelinaea P. DELFORGE

0 site sur 68, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 6 carrés. Carte 25.

Ophrys pelinaea, décrit de l'île de Chios (DELFORGE in DELFORGE & SALIARIS 2007), est une espèce égéenne orientale relativement tardive, fleurissant principalement en avril, et dont le labelle, assez grand, possède parfois une convexité transversale importante chez les fleurs âgées, avec une macule généralement limitée, au sommet, par un large oméga pâle bien marqué, qui atteint ordinairement les sinus des lobes latéraux. Dans cette configuration, *O. pelinaea* a fréquemment été identifié, dans les publications antérieures à sa description, à un segment tardif d'*O. sitiaca*, identifications faites souvent avec réserves (e.g. HIRTH & SPAETH 1992; HAHN & PASSIN 1997; KREUTZ 1998; HERTEL & HERTEL 2005). Rappelons qu'*O. sitiaca*, décrit de Crète (PAULUS 1988), est une espèce très précoce, dont la floraison commence, une année normale, dès la mi-décembre dans des stations d'altitude assez élevée.

Lors de sa description, la présence d'*Ophrys pelinaea* à Lesbos, Samos et Rhodes a été affirmée ou supposée (DELFORGE & SALIARIS 2007). Elle a ensuite été confirmée et documentée dans les îles égéennes orientales à Lesbos (DEVILLERS et al. 2010, 2012), à Samos (DELFORGE 2008A), à Icaria (DELFORGE 2008B, 2012A), à Cos (DELFORGE 2009A), à Rhodes (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009) et, de manière plus étonnante, dans les Cyclades occidentales, à Kéa (DELFORGE 2011), d'où KOCYAN et JOSHI l'avaient déjà illustré [1992: 475a, b, c, sub nom. *Ophrys (nigroaenea) fusca*], ainsi qu'à Sériphos (BURRI & BROGGI 2011: 382).

Récemment, il est en outre apparu qu'à Lesbos au moins, coexistaient plusieurs taxons proches d'*Ophrys pelinaea*, diagnosables par leur morphologie et leur phénologie (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009; DEVILLERS et al. 2010, 2012) et donc qu'au sein du groupe d'*O. attaviria*, un sous-ensemble d'espèces affines d'*O. pelinaea* pouvait être distingué, dont deux étaient formellement nommées, *O. pelinaea* et *O. theophrasti* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009).

En 2011, notre séjour en mars à Skyros, lors d'une année particulièrement froide, ne permettait certainement pas d'espérer voir *Ophrys pelinaea* en

fleurs dans cette île. Cependant, les 4 et 6 avril 1997, G. et H. KRETZSCHMAR signalent *O. sitiaca* de 2 sites du nord de l'île, au sud de l'aéroport militaire. Nous avons vainement cherché ce taxon sur ces sites mais l'excellente photographie due à H. KRETZSCHMAR (in BIEL et al. 1998: 35, Abb. 16) et légendée «Typische *Ophrys sitiaca*. Olympos, 5.4.97» montre clairement une fleur d'*O. pelinaea*. C'est également l'avis de BURRI et BROGGI (2011: 382), qui ont, par ailleurs, observé eux-mêmes *O. pelinaea* à Skyros en 2003 (cf. infra). La localisation de la prise de vue de H. KRETZSCHMAR «Olympos, 5.4.97» est malheureusement erronée. Il ressort en effet de la liste des sites publiée par BIEL et al. (1998: 38-40), que, lors de leur très court séjour à Skyros, G. et H. KRETZSCHMAR n'ont pas été sur le mont Olympos et que, d'autre part, ils n'ont vu *O. sitiaca* que les 4 et 6 avril, à proximité de l'aéroport militaire. La carte 25, publiée ici, est basée sur la liste des sites de BIEL et al. (1998: 38-39), non sur la légende manifestement incorrecte de la photographie (ibid.: 35, Abb. 16). Dans sa liste d'espèces, datant de 2003, BURRI (in litt.) signale à Skyros *Ophrys "sitiaca"* en fleurs dans la seconde quinzaine d'avril, une détermination rectifiée en *O. pelinaea* dans BURRI et BROGGI (2011: 382). L'ensemble des pointages pouvant être attribués à *O. pelinaea* à Skyros montre une répartition dans le nord de l'île, dans les collines de faible altitude qui entourent l'Olympos (Carte 25).

Ophrys achillis P. DELFORGE

4 sites sur 68, 4 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 26.

Au début de notre séjour à Skyros, nous avons trouvé sur 3 sites littoraux de petites populations d'un *Ophrys* très précoce, en pleine floraison, proche d'*O. pelinaea*, mais s'en distinguant par un ensemble de caractères floraux particuliers (Pl. 3). Le 12 mars 2011, nous avons vu ce taxon en fin de floraison, à plus haute altitude, sur les contreforts de l'Olympos (notre site 31); il était accompagné là d'un hybride avec *O. omegaifera* (Pl. 6). Sur ces 4 sites, la floraison de ce taxon était achevée à la fin de notre séjour, soit bien avant le début de celle d'*O. pelinaea*. Vu sa précocité, ce taxon doit commencer à fleurir, une année normale, dès la mi-février et il n'a donc pas pu être remarqué par nos prédécesseurs qui ont herborisé à Skyros, au mieux, à partir du début d'avril. Par ailleurs, ce taxon ne représente pas *O. sitiaca*, qui est bien présent à Skyros mais qui est plus précoce encore et qui possède en outre des caractères morphologiques différents (cf. infra, groupe d'*O. omegaifera*).

Du point de vue morphologique, ce taxon précoce se distingue immédiatement d'*Ophrys pelinaea* par l'assez petite taille des fleurs [sépalés latéraux: 9-12 × 5,5-7 mm (n=8, mesures sur le vif) au lieu de 11-16 × 5-9 mm (DELFORGE & SALIARIS 2007: 106-107); pétales: 5-7,5 × 1,5-2 mm au lieu de 7-10 × 2-3 mm; labelle: 10-16 × 7-9,5 mm au lieu de 13-20 × 10-15 mm]. Par ailleurs, la macule est toujours courte, s'arrêtant bien avant les sinus des lobes latéraux, et elle est bissectée, avec une remontée de la pilosité labellaire dans le sillon médian, ce qui n'est guère le cas chez *O. pelinaea*, dont la macule, généralement non bissectée, est plus grande et atteint les sinus. La pilosité labellaire du taxon précoce est souvent dense, foncée (Pl. 3, en haut à



Planche 3. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche: *Ophrys achillis*. Agh. Ioannis (Aspous), 5.III.2011; Achilli, 5.III.2011. À droite, en haut: *O. sicula*. Agh. Panteleimon (Miselia), 23.III.2011; en bas: *O. phryganae*. Pyrgionas, 18.III.2011.

(photos P. DELFORGE)

gauche), mais elle est fréquemment plus clairsemée, ce qui donne alors une coloration de fond brunâtre ou marron plutôt que noirâtre au labelle, sans que se dessine, cependant, une zonation marquée (Pl. 3, à gauche, au centre et en bas). Une fine marge glabre, rougeâtre, irrégulière, sépare la pilosité du bord du labelle; cette marge est généralement jaunâtre chez *O. pelinaea*. *O. theophrasti*, autre espèce proche d'*O. pelinaea*, décrite de Lesbos (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009: 289), possède, en moyenne, des fleurs très colorées, un peu plus grandes que celles du taxon précoce de Skyros; les lobes latéraux du labelle d'*O. theophrasti* sont un peu recouverts par la base du lobe médian, chez les fleurs fraîches comme sur *exsiccata*, et la macule atteint les sinus, très fermés, des lobes latéraux (DEVILLERS et al. 2010, 2012). Ces caractères divergent nettement de ceux du taxon précoce de Skyros. DEVILLERS et al. (2010: 229) font encore état de l'observation d'un troisième taxon proche d'*O. pelinaea*, vu en un seul exemplaire à Lesbos; il s'agit d'un individu à assez petites fleurs, dont la macule, courte, n'atteint pas les sinus. Cet individu est cependant plus tardif encore qu'*O. theophrasti* et DEVILLERS et al. (2012: 45, 48) préfèrent le rapprocher d'*O. kedra*.

L'originalité phénologique et morphologique du taxon précoce de Skyros ne s'inscrit donc dans aucune des nombreuses espèces du groupe d'*Ophrys attaviria* déjà décrites. Je propose de le nommer *Ophrys achillis*, en hommage au héros homérique Achille, qui séjourna à Skyros, déguisé en femme, dans le gynécée du roi Lycomède (cf. supra, Histoire). La description formelle d'*O. achillis* est faite à l'annexe 1.

Ophrys achillis est peut-être endémique de Skyros. Cependant, le segment précoce attribué à *O. pelinaea* à Cos pourrait lui appartenir ou représenter une espèce très proche. Ces plantes précoces de Cos possèdent en effet des caractères distinctifs d'*O. achillis* tels qu'ils sont décrits ici et qui se voient sur la photographie illustrant *O. pelinaea* à Cos (DELFORGE 2009: 112, pl. 8, «OSO Kephalos, 7.III.2009»).

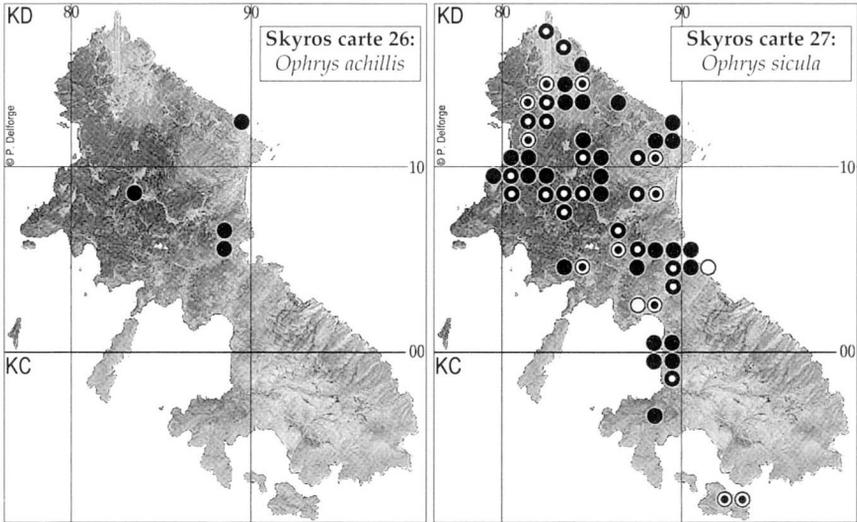
Groupe d'*Ophrys lutea*

Ophrys sicula TINEO

29 sites sur 68, 28 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 29 carrés. Carte 27.

Ophrys sicula, dans son acception traditionnelle, est une espèce répandue dans les îles du bassin égéen (e.g. RENZ in RECHINGER 1943, sub nom. *O. lutea* f. *sicula*; KRETZSCHMAR et al. 2004; ANTONOPOULOS 2009; DELFORGE 2010A, 2011: tabl. 2 p. 177; DEVILLERS et al. 2010), Cyclades comprises (DELFORGE 1994A, 1995B, C, 1997A, B, 2002B, 2011; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996; BIEL 2001, 2008).

Ophrys sicula est une des deux orchidées signalées de Skyros par RECHINGER (1929). Il est également abondamment représenté dans les pointages publiés par BIEL et al. (1998), aussi bien dans ceux de G. et H. KRETZSCHMAR, datant du début d'avril 1997, que dans ceux de B. BIEL, qui concernent la mi-mai 1997, avec même 2 observations le 20 mai (BIEL et al. 1998: 40). BURRI (in litt.) le signale également avec une grande fréquence en avril 2003, puisqu'il le



trouve sur 22 des 33 sites qu'il répertorie. Par ailleurs, il a également trouvé, le 30 avril 2003, *O. sicula* sur l'îlot de Sarakino. En mars 2011, également, *O. sicula* était l'orchidée en boutons ou en tout début de floraison la plus abondante à Skyros.

Une telle amplitude dans la phénologie indique probablement que plusieurs taxons, plus ou moins cryptiques, sont impliqués dans ces observations (cf. par exemple PAULUS & SALKOWSKI 2008; DELFORGE 2009A). DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013A) viennent de proposer que le nom *Ophrys sicula* s. str. soit réservé au taxon d'Italie péninsulaire et de Sicile et que les plantes de la côte dalmate, des îles Ioniennes et de Grèce continentale soient distinguées au rang variétal sous le nom d'*Ophrys sicula* var. *transadriatica*. Ils considèrent provisoirement, en outre, que les populations égéennes orientales, habituellement rattachées à *O. sicula*, représentent *O. galilaea*, décrit du Levant, taxon qui recouvre probablement encore, selon eux, plusieurs entités phylogénétiques.

L'île de Skyros, très isolée, nous l'avons déjà souligné, se situe à une des limites des influences orientale et occidentale dans le bassin égéen. Faute d'attention suffisante pour *Ophrys "sicula"*, rarement en fleurs, durant notre séjour dans l'île, il ne nous est pas possible de dire si le taxon que nous y avons observé en mars 2011 représente *O. sicula* var. *transadriatica*, *O. galilaea* ou un taxon original non encore décrit. Les pointages de la carte 27, qui concernent également des observations effectuées par BIEL, notamment le 20 mai 1997, et par BURRI dans la seconde moitié d'avril 2003, rassemble donc probablement plusieurs entités différentes, dont aucune, vraisemblablement, ne représente *O. sicula* s. str.

Ophrys phryganae J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS

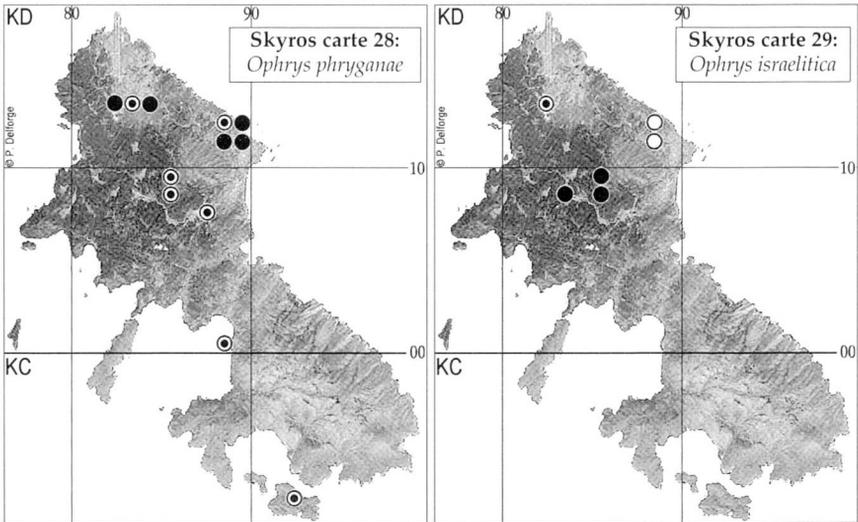
5 sites sur 68, 5 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 5 carrés. Carte 28.

Ophrys phryganae, décrit de Crète (DELFORGE et al. 1991: 100), est considéré comme présent dans la plupart des îles égéennes et ioniennes, ainsi que sur les marges continentales des bassins ionien et égéen (e.g. DELFORGE 1992, 1993, 1994C; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; ANTONOPOULOS 2009). Avant sa description, *O. phryganae* était confondu soit avec *O. sicula*, soit avec *O. lutea*, signalements généralement faits avec plus ou moins de réserves et parfois un commentaire sur la petitesse des fleurs de cet *O. "lutea"* égéen. La variabilité interpopulationnelle, tant phénologique que morphologique, des *O. phryganae* signalés dans le bassin égéen depuis sa description indique très probablement que plusieurs entités phylogénétiques distinctes sont encore rassemblées dans ce taxon (e.g. PAULUS 2001; PAULUS & SALKOWSKI 2008; DELFORGE 2009B; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A).

En mars 2011, nous avons trouvé 5 petites populations d'*Ophrys "lutea* à petites fleurs" dans le nord de l'île; nous les avons attribuées à *Ophrys phryganae* s.l. La plus importante comportait une trentaine d'individus (notre site 23), la plus petite un seul (notre site 27). Les plantes les plus précoces ont ouvert leur première fleur à la mi-mars (Pl. 3), ce qui nous a permis de constater qu'il s'agissait d'un taxon à fleurs relativement grandes pour *O. phryganae*, mais bien trop petites pour *O. hellenica* (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A); leurs labelles étaient munis d'une pilosité moins développée que celle des labelles des plantes crétoises (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 324). La conspécificité des plantes de Skyros avec le taxon crétois devrait donc être évaluée. Aucune mention d'*O. phryganae*, ni d'*O. lutea* s.l. n'avaient été publiée jusqu'à présent pour les Sporades du Nord (e.g. KÜNKELE & PAYSAN 1981; LOWE 1999; ANTONOPOULOS 2009; BURRI & BROGGI 2011). *O. phryganae* figure cependant dans la liste non publiée des sites de BURRI (in litt.) où il est mentionné, parfois avec réserves, de 7 localités à Skyros et d'une dans l'îlot de Sarakino. La date plus tardive de ces observations indique peut-être, comme pour *O. sicula*, que plusieurs taxons distincts sont probablement regroupés, à Skyros, sous le nom d'*O. phryganae*.

Groupe d'*Ophrys omegaifera*

Le groupe d'*Ophrys omegaifera* est particulièrement bien représenté et original à Skyros, ce qui nous a rendu parfois perplexes, en mars 2011, du fait de sa diversité apparente malgré le petit nombre de plantes fleuries. Cette situation avait déjà été perçue par BIEL et al. (1998: 34-35). BURRI (in litt.), mentionne *O. omegaifera* de 6 sites, où il est observé parfois tout à la fin d'avril; pour plusieurs de ces sites, la mention d'*O. omegaifera* est accompagnée d'un point d'interrogation; elle est vraisemblablement faite, comme à Alonissos en 2009, à partir de plantes dont seule la fleur sommitale est encore fraîche (BURRI & BROGGI 2011: 383). Comme à Alonissos également, BURRI (in litt.) indique quelquefois qu'il hésite à identifier certains individus d'*O. omegaifera* à *O. israelitica*, ce qui peut indiquer que c'est *O. polycratis* qui est observé, parce



que le système de coloration et les dimensions d'*O. polycratis* sont plus proches d'*O. israelitica* que d'*O. omegaifera*. L'attribution des mentions anciennes d'*O. omegaifera* fleurissant tardivement à Skyros est donc compliquée, même quand nous avons vu des plantes en fleurs sur les sites mentionnés par BIEL et al. (1998) et par BURRI (in litt.). En effet, 4 semaines plus tard qu'en mars, d'autres espèces du groupe peuvent fleurir sur ces sites. Les pointages antérieurs à 2011, repris dans les cartes 29 à 32 doivent donc être pris avec quelques réserves.

Ophrys israelitica H. BAUMANN & KÜNKELE

2 sites sur 68, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 3 carrés. Carte 29.

Ophrys israelitica est une espèce orientale relativement précoce qui a longtemps été confondue avec *O. fleischmannii*, décrit de Crète. Son originalité a été mise en évidence par BAUMANN et KÜNKELE (1988) qui l'ont nommé au rang spécifique en choisissant un holotype en Galilée (Israël). La distribution d'*O. israelitica* s'avère aujourd'hui assez particulière, disjointe, puisqu'elle comprend, d'une part la zone proche-orientale (Israël, Liban, Syrie, sud-est de l'Anatolie méditerranéenne et Chypre, cf. e.g. KREUTZ 2004; KREUTZ & ÇOLAK 2009; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012) et, d'autre part le centre du bassin égéen, Cyclades (Andros, Hérakleia, Naxos, Paros, Syros, Tinos, cf. PAULUS & GACK 1992, DELFORGE 1994A, 1995B; KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR 1996; ANTONOPOULOS 2009; ANTONOPOULOS et al. 2011) et l'île de Skyros, dans les Sporades du Nord (BIEL et al. 1998; BURRI & BROGGI 2011).

Le 6 avril 1997, G. et H. KRETZSCHMAR signalent *Ophrys israelitica* d'un site du nord de l'île de Skyros, à Atsitsa; un hybride avec *O. omegaifera* est également détecté sur ce site (site KD80.38 in BIEL et al. 1998: 39). *O. israelitica* et

son hybride supposé sont figurés (ibid.: 35, Abb. 17 & 18), malheureusement à nouveau avec des localisations et des dates incorrectes, qui ne correspondent pas à la liste des sites: la photo de l'hybride supposé est légendée «Olympos, 5.4.97», celle d'*O. israelitica* «Ag. Petros, 5.4.97». Rappelons que, lors de leur très court séjour à Skyros, G. et H. KRETZSCHMAR n'ont pas été sur la zone sommitale de l'Olympos et que, d'autre part, ils n'ont vu *O. israelitica* que le 6 avril. La carte 29, publiée ici, est basée sur la liste des sites de BIEL et al. (1998: 38-39), non sur les légendes, manifestement erronées, des photographies (ibid.: 35, Abb. 17 & 18).

D'autre part, si la photographie d'*Ophrys israelitica* publiée par BIEL et al. (1998) semble bien représenter cette espèce [c'est également l'avis de BURRI et BROGGI (2011: 383) qui ont également observé *O. israelitica* à Skyros en 2003], il n'en va pas de même pour celle censée représenter l'hybride *O. israelitica* × *O. omegaifera* (ibid. 35, Abb. 17). Il serait en effet étonnant que l'hybride entre deux espèces dotées d'une base de labelle plate soit muni, lui, d'une base de labelle sillonnée par une gorge, peu profonde mais nette, en forme de V. Cette photographie représente plus vraisemblablement un taxon original, probablement endémique de Skyros, et décrit ci-après sous le nom d'*Ophrys scyria*.

BURRI (in litt.) mentionnent *Ophrys israelitica* de 4 sites à Skyros, dont 3 avec réserves, seul l'observation faite au nord de l'île, près de l'aéroport militaire (carré KD8213), lui paraissant sûre. En mars 2011, nous avons trouvé *O. israelitica* en début de floraison (Pl. 4) sur 2 sites, celui d'Atsitsa, parcouru par G. et H. KRETZSCHMAR en avril 1997, ainsi que sur un site plus vaste, s'étendant sur les pentes sommitales de l'Olympos, où BURRI (in litt.) signale également *O. israelitica*, avec réserves.

Ophrys omegaifera H. FLEISCHMANN

5 sites sur 68, 5 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 2 carrés. Carte 30.

Ophrys omegaifera est une espèce égéenne de floraison assez précoce, présente en Crète (e.g. MANUEL 1996; ALIBERTIS 1998, 2006; KRETZSCHMAR et al. 2002, 2004), dans beaucoup de Cyclades (e.g. PAULUS & GACK 1992; DELFORGE 1995B, 1997A; 2002B; BIEL 2001, 2008; ANTONOPOULOS 2009), dans le Dodécanèse et les îles égéennes orientales (e.g. GÖLZ & REINHARD 1981; DELFORGE 1997B, 2008A, 2009B; KREUTZ 2002; SALIARIS 2002; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE & SALIARIS 2007), ainsi qu'en Anatolie égéenne (KREUTZ 1998, 2002, 2003; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Dans ces îles et régions, *O. omegaifera* est rare à très rare, sauf en Crète, où il est assez répandu.

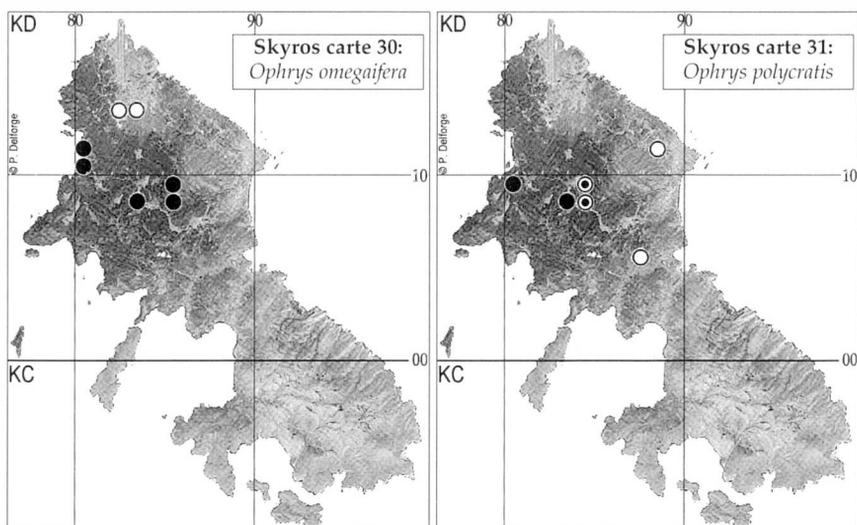
Dans les Sporades du Nord, *Ophrys omegaifera* a été mentionné de Skyros (BIEL et al. 1998) et, récemment, de Skopelos et d'Alonissos (BURRI & BROGGI 2011), dans ce dernier cas, malheureusement sans illustration, alors que l'identification des plantes vues à Alonissos à la mi-avril est faite avec quelques réserves (ibid.: 383). À Skyros, selon la liste des sites (BIEL et al.: 38-40), 3 stations d'*O. omegaifera* ont été visitées les 4 et 6 avril par G. et



Planche 4. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche, en haut et au centre: *Ophrys omegaifera*. Atsitsa, 12.III.2011; Agh. Georgios (Olympos), 15.III.2011. À droite, en haut et au centre: *O. polycratis*. Atsitsa, 25.III.2011. En bas, à droite et à gauche: *O. israelitica*. Atsitsa, 22.III.2011; Agh. Nikolaos (Olympos), 20.III.2011.

(photos P. DELFORGE)



H. KRETZSCHMAR au nord de l'île, près de l'aéroport militaire, et le 6 avril près d'Atsitsa, au centre de la partie occidentale de l'île. B. BIEL, quant à lui, le signale sur un site de basse altitude, à Aspous, à une date très tardive, le 10 mai. Cette dernière observation n'est pas documentée. Deux photographies d'*O. omegaifera*, dues à H. KRETZSCHMAR, montrent des fleurs vues au début d'avril (BIEL et al. 1998: 34, Abb. 14-15), à nouveau avec une localisation et une date différentes de celles données dans la liste des sites, et avec une remarque paradoxale: «Typische *Ophrys omegaifera*, linkes Exemplar mit auffällig blauer Malzeichnung, Ag. Theodoros, 5.4.97». Les deux photographies et non seulement celle de gauche, en effet, montre des fleurs atypiques pour *O. omegaifera* par leur système de coloration, qui est celui d'*O. basilissa*. Elles représentent vraisemblablement *O. polycratis*, que nous avons trouvé à Skyros, notamment sur un des sites mentionnés par G. et H. KRETZSCHMAR (cf. infra).

En l'absence de renseignements et d'illustration, il est difficile d'attribuer la mention de B. BIEL à un taxon nommé du groupe, mais la date très tardive pour cette observation, faite à basse altitude (100 m), est peu compatible avec *Ophrys omegaifera*, qui est assez précoce, sauf si la détermination de BIEL est basée sur l'autopsie d'une ou de plante(s) complètement déflouries, ce qui est peu fiable et peu vraisemblable. BURRI (in litt.) mentionne *O. omegaifera* de 6 sites parcourus à la fin d'avril 2003, mais, comme nous l'avons expliqué plus haut, ces mentions-là aussi sont difficiles à interpréter.

En mars 2011, nous avons trouvé *Ophrys omegaifera* sur 5 sites de la partie occidentale de Skyros (Pl. 4); il était en pleine floraison à la mi-mars (une année tardive), soit environ 2 à 3 semaines avant *O. polycratis* qui l'accompagnait sur le site 31. La carte 3 montre ces localisations; nous y avons ajouté, mais avec réserves, 2 pointages représentant les sites signalé par G. et

H. KRETZSCHMAR et par BURRI près de l'aéroport militaire, respectivement au début d'avril 1997 et à la fin d'avril 2003.

Ophrys polycratis P. DELFORGE

2 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 4 carrés. Carte 31.

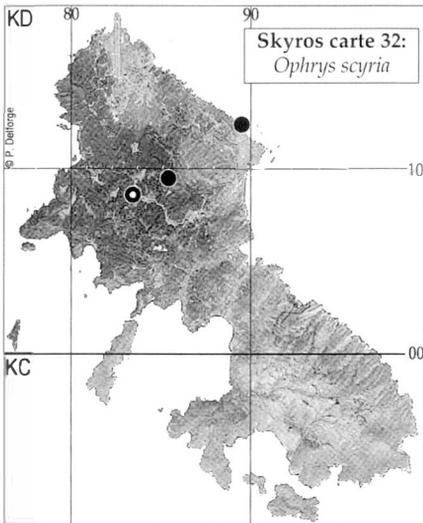
Ophrys polycratis est une espèce du groupe d'*O. omegaifera* décrite de Samos (DELFORGE 2008A). Il se distingue par une floraison relativement tardive, postérieure à celles d'*O. basilissa*, bien plus précoce, et d'*O. omegaifera*, un peu plus précoce, ainsi que par un labelle de dimension moyenne inférieure, évoquant parfois *O. fleischmannii*, avec le système de coloration d'*O. basilissa*. Avant sa description, *O. polycratis* avait intrigué plusieurs observateurs (e.g. HIRTH & SPAETH 1989, 1998; SALIARIS 2002; TAYLOR 2005; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE & SALIARIS 2007). Par exemple, HIRTH et SPAETH (1989: 1084-1085) avaient noté que certaines des plantes qu'elles déterminaient comme *O. omegaifera* à Samos évoquaient *O. fleischmannii*, ce qui les incitait à ne les identifier à *O. omegaifera* qu'avec réserves. De même, HERTEL et HERTEL (2005) ont signalé à Samos *O. omegaifera*, en fleurs ou en fin de floraison le 15 avril 2002 sur les mêmes sites que HIRTH et SPAETH; ils ont noté pour leur part, dans un commentaire, que ce qu'ils déterminaient comme *O. omegaifera* à Samos étaient des individus semblables à ceux de Chios, identifiés à *O. basilissa* par HIRTH et SPAETH (1998). HERTEL et HERTEL (2005: 446) ne pensaient pas que ces individus puissent être identifiés à *O. basilissa* du fait de leurs dimensions florales trop petites. Ce taxon a ensuite été formellement décrit de Samos sous le nom d'*Ophrys polycratis* (DELFORGE 2008B), puis pris en compte (e.g. ANTONOPOULOS 2009) et signalé également d'Hérakleia, petite île des Cyclades, au sud de Naxos (ANTONOPOULOS et al. 2011).

À la fin de notre séjour à Skyros, nous avons pu voir, sur deux sites, les premières fleurs d'un *Ophrys* du groupe d'*O. omegaifera* qui avaient tous les caractères d'*O. polycratis* (Pl. 4). Un de ces sites, le site 31, correspond à une localité où G. et H. KRETZSCHMAR signalent, peut-être, des *O. omegaifera* atypiques par la coloration du labelle (BIEL et al. 1998: 34, Abb. 14-15, cf. supra). Certaines mentions, à la fin d'avril 2003, de BURRI (in litt.), concernent assez probablement aussi *O. polycratis*, particulièrement quand le déterminateur hésite entre *O. omegaifera* et *O. sitiaca* (cf. supra, groupe d'*O. omegaifera*). L'isolement de Skyros et la distance importante qui sépare cette Sporade de l'île de Samos, d'où *O. polycratis* a été décrit, demande que la conspécificité des plantes de Skyros avec celles de Samos soit confirmée.

Ophrys scyria P. DELFORGE & C. ONCKELINX

2 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 32.

À la fin de notre séjour à Skyros, nous avons trouvé sur 2 sites, l'un littoral, l'autre dans la zone sommitale de l'Olympos, quelques individus en début de floraison se différenciant d'*Ophrys omegaifera* de manière nette et assez spectaculaire. Le labelle de leurs fleurs possède en effet les dimensions, la



découpeure, le système de coloration, la pilosité et le plus souvent la convexité latérale et longitudinale d'*O. omegaifera* s. strictissimo, mais il s'en distingue immédiatement par la présence d'un sillon basal en V, peu profond mais net, par une cavité stigmatique transverse, large mais très basse, ainsi que par la position du labelle, horizontale à descendante, et non horizontale à ascendante, comme chez *O. omegaifera* (Pl. 5, ci-contre).

Les plantes que nous avons pu voir en début de floraison et les 3 exemplaires en fleurs, provenant de 2 sites éloignés, que nous avons

mesurés, possédaient des caractères très constants: plantes hautes de 13-27 cm; inflorescence lâche de 3-5 fleurs ou boutons floraux; labelle (étalé) 14,5-20 × 13-21 mm, peu genouillé à la base, horizontal à descendant, muni d'une pilosité brun marron clair ou brun orangé, assez ébouriffée, le sommet des poils un peu grisâtre, leur donnant, sous certains éclairages, un aspect givré; lobes médian et latéraux du labelle fortement convexes transversalement et, souvent aussi, longitudinalement; macule basale importante, munie d'une pilosité rase, atteignant le niveau des sinus des lobes latéraux, verdâtre puis brun marron à la base, bleu noirâtre ou bleuâtre et marbrée dans sa moitié distale, le sommet limité par un fin oméga (ω) bleu pâle vif; base du labelle, munie d'une brosse jugulaire blanche, nettement creusée d'un sillon en V large et peu profond, prolongé par un faisceau libéro-ligneux visible sur la face supérieure du labelle jusqu'au sommet du lobe médian; cavité stigmatique transverse, large de 3,5-5 mm, haute de 1,8-3 mm (large de 3-5 mm et haute de 4-5 mm chez *O. omegaifera*).

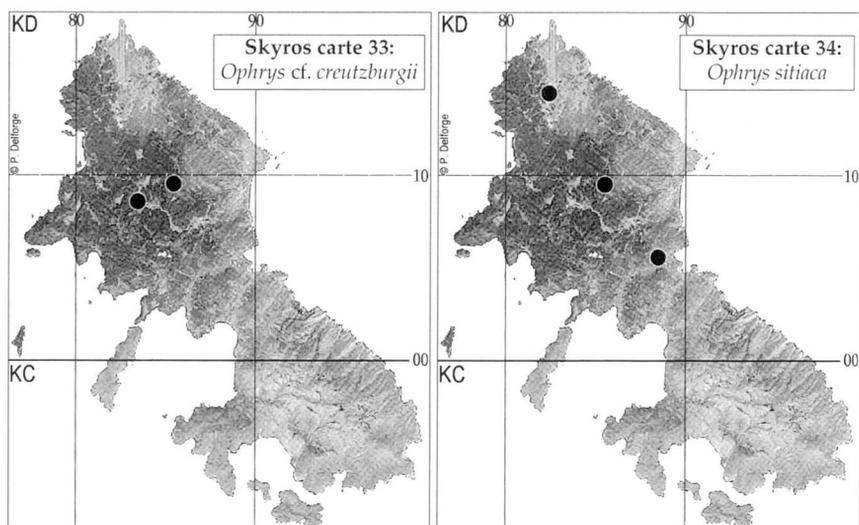
Comme G. et H. KRETZSCHMAR, nous avons pensé un moment identifier ces plantes à des hybrides occasionnels. G. et H. KRETZSCHMAR, en effet, dans leur liste de sites (BIEL et al. 1998: 39), mentionne au carré «KD 80.38 - Atsitsa: 06.04.1997» l'hybride *Ophrys israelitica* × *O. omegaifera* et ils le figurent [comme nous l'avons remarqué plus haut, avec une légende erronée: «Abb. 17: *Ophrys israelitica* × *O. omegaifera* Olympos, 5.4.97» (ibid.: 35)]. Il s'agit manifestement d'un représentant du taxon que nous décrivons ici. Nous avons déjà indiqué que la détermination comme hybride occasionnel de ce taxon n'était pas vraisemblable (cf. supra, *O. israelitica*). En effet, si l'indéniable proximité morphologique avec *O. omegaifera* indique que ce dernier serait l'un des deux parents de ce supposé hybride, la présence d'un sillon basal suppose, s'il provient d'une hybridation, que le second parent appartienne au complexe d'*O. fusca* ou d'*O. lutea*, dont les représentants ont tous la base du labelle nettement sillonnée. Dans ce type de combinaison, d'autres caractères, pilosité, coloration, structure et découpeure du labelle, provenant du parent



Planche 5. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche, *Ophrys scyria*. Noter le sillon en V, peu profond mais net, à la base du labelle et la cavité stigmatique très basse. En haut, Ormos Gyrismata, 21.III.2011; au centre et en bas, Agh. Nicholas (Olympos), 25.III.2011. À droite, en haut: *O. cf. creutzburgii*. Agh. Georgios (Olympos), 15.III.2011; en bas: *O. sitiaca*. Anemomylos, 2.III.2011.

(photos P. DELFORGE)



“fusca-lutea”, devraient apparaître chez le supposé hybride, ce qui est bien visible par exemple chez l’hybride *Ophrys achillis* × *O. omegaifera*, figuré à la pl. 6 du présent travail.

Bien que nous ayons vu peu d’individus de ce taxon en 2011, l’originalité et la constance de sa morphologie labellaire, ainsi que sa présence sur 3 sites différents, dont un où il est mentionné en 1997, nous incite à le considérer comme une espèce originale, pérenne, très probablement endémique de l’île de Skyros, parce qu’au cours de nos autres herborisations en Grèce, nous n’avons jamais observé un tel taxon et que nous n’en trouvons trace, ni dans la littérature, ni dans les documents mis en ligne. Nous proposons de le nommer *Ophrys scyria*, c’est-à-dire l’*Ophrys* de Skyros, eu égard à son endémisme supposé. La description formelle d’*O. scyria* est faite à l’annexe 1.

Ophrys cf. creutzburgii H. BAUMANN & KÜNKELE (pro hybr.)

2 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 33.

Ophrys creutzburgii a été décrit de la plaine de Kattavia, dans l’île de Rhodes (Dodécanèse), comme hybride occasionnel entre *O. fusca* et *O. omegaifera* (BAUMANN et KÜNKELE 1986: 467). Dans une étude sur les *Ophrys* de Rhodes où de nouveaux caractères diagnostiques sont avancés et utilisés pour la délimitation des *Pseudophrys*, P. DEVILLERS et J. DEVILLERS-TERSCHUREN (2009: 253-254) proposent, comme RÜCKBRODT et al. (1990: 8-9) l’avait déjà fait, d’attribuer faute de mieux à *O. creutzburgii* une partie du segment tardif des plantes déterminées erronément à Rhodes comme *O. sitiaca*, une autre partie pouvant être identifiée à *O. pelinaea*. Nos propres observations et récoltes de matériaux à Rhodes en 2006 confirment ce point de vue.

À Skyros en mars 2011, nous avons trouvé sur 2 sites quelques individus qui, par leur phénologie et leur morphologie labellaire, y compris le système de véneration dont l'analyse est préconisée par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2009), correspondent à ce qui peut probablement être identifié à *O. creutzburgii*. C'est l'option qui est provisoirement prise ici, étant entendu que la distance qui sépare l'île de Skyros de l'île de Rhodes impose que la conspécificité du taxon scyréen avec l'espèce rhodienne soit confirmée et que, d'autre part, à Rhodes même, l'identification à *O. creutzburgii* d'une partie du segment tardif habituellement attribué à *O. sitiaca* soit confirmée, ce qui est compliqué par le manque de précision de la description d'*O. (x)creutzburgii* et par l'impossibilité d'examiner l'holotype qui ne se trouve pas dans l'Herbarium du Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (STU) où il est censé avoir été déposé (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009: 254).

Ophrys sitiaca H.F. PAULUS, Ch. ALIBERTIS & A. ALIBERTIS

3 sites sur 68, 3 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: —. Carte 34.

Ophrys sitiaca est une espèce très précoce, considérée un temps comme d'origine hybridogène entre *O. fusca* s.l. et *O. omegaifera* s.l. (PAULUS 1988) et appartenant, du point de vue génétique, au groupe d'*O. omegaifera* (SCHLÜTER et al. 2007; PAULUS & HIRTH 2009: 659), mais que l'analyse morphologique rapproche plutôt du groupe d'*O. attaviria* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009). Il a été décrit d'un massif montagneux de Thripti, en Crète (PAULUS 1988), où il peut fleurir dès le mois de décembre (PAULUS & SCHLÜTER 2007; PAULUS & SALKOWSKI 2008). Sa floraison est généralement achevée à la fin de février ou au début de mars dans les stations d'altitude élevée et donc les plus froides (Obs. pers. en Crète, 1990). À partir de 1990, *O. sitiaca* a été signalé de plusieurs îles du bassin égéen, mais beaucoup de ces mentions concernaient des plantes tardives, dont la floraison se situe dans la première quinzaine d'avril (e.g. KREUTZ 1998; HERTEL & HERTEL 2005), ce qui a semblé peu satisfaisant à plusieurs spécialistes (par exemple HIRTH & SPAETH 1992, 1998; HERTEL & HERTEL 2005: 444) et m'a amené à décrire, de Chios, *O. pelinaea* (DELFORGE in DELFORGE & SALIARIS 2007 et cf. supra). Cependant, *O. sitiaca* s. str. fleurit bien dans de nombreuses îles du bassin égéen où il a été remarqué et documenté par des botanistes qui herborisent suffisamment tôt en saison (e.g. DELFORGE & SALIARIS 2007; PAULUS & SALKOWSKI 2008; DELFORGE 2009B, 2010A, 2012C).

À Skyros également, nous l'avons vu, *Ophrys pelinaea* avait été signalé sous le nom d'*O. sitiaca* tardif par BIEL et al. (1998). Cependant, au début de notre séjour dans l'île, en mars 2011, une année au climat particulièrement froid, rappelons-le, nous avons trouvé *O. sitiaca* s. str. défleurie ou en extrême fin de floraison sur 3 sites; une seule inflorescence était encore photographiable (Pl. 5) le 2 mars au site 28. Il s'agit apparemment de la première mention d'*O. sitiaca* s. str. pour les Sporades du Nord.

Section *Ophrys* L. (Section *Euophrys* GODFREY nom. nud.)

Groupe d'*Ophrys tenthredinifera*

Ophrys bombyliflora LINK

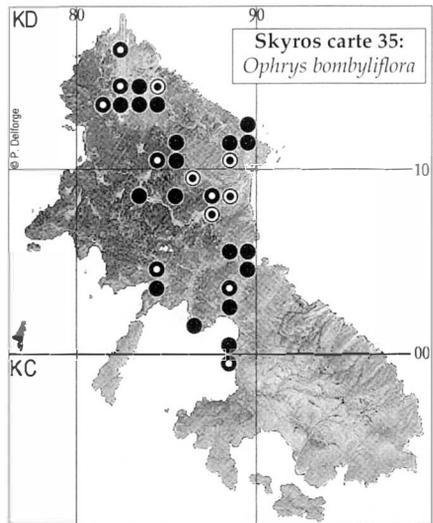
17 sites sur 68, 18 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 12 carrés. Carte 35.

Ophrys bombyliflora, dans son acception habituelle, est une espèce sténoméditerranéenne présente des îles Canaries à l'Anatolie occidentale. Sa distribution est assez contrastée dans le bassin égéen. Bien qu'en régression à la suite de la destruction de ses habitats, souvent humides, il reste relativement fréquent à Carpathos et en Crète (e.g. HILLER & KALTEISEN 1988; MANUEL 1996; KRETZSCHMAR et al. 2002, 2004; KREUTZ 2002; ALIBERTIS 2006), ainsi que dans certaines Cyclades (e.g. Andros et Tinos, DELFORGE 1994A; Paros, DELFORGE 1995B; Milos, DELFORGE 2002A; Kéa, DELFORGE 2011), à Cythère (DELFORGE 2010A) et dans certaines parties du Péloponnèse (HÖLZINGER et al. 1985; DELFORGE 1996; obs. pers. 2010-2011). Il est moins fréquent voir très rare dans le bassin égéen oriental; il est rarissime à Lesbos, d'où il n'est pas mentionné par GÖLZ et REINHARD (1981, 1989), mais par BIEL (1998: 1 site) et par KARATZAS et KARATZA (2009); il est absent d'Icaria (CHRISTODOULAKIS 1996; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE 2008C, 2012C), rarissime à Chios, où il n'a été confirmé qu'en 2008 (DELFORGE 2008D), très localisé à Samos et à Cos (DELFORGE 2008A, 2009B), absent de l'archipel qui s'étend de Samos à Cos (HIRTHI & SPAETHI 1994), assez localisé à Rhodes et en Anatolie égéenne (KREUTZ 1998, 2003; KREUTZ & ÇOLAK 2009). Dans le nord-ouest du bassin égéen, *O. bombyliflora* est peu répandu dans l'île d'Eubée (KÜNKELE & PAYSAN 1981) et plus rare dans les Sporades du Nord (LOWE 1999; BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011), sauf à Skyros où il est répandu et, en 1997 au moins, parfois abondant dans ses stations (BIEL et al. 1998: 33-34). À son tour, BURRI (in litt.) le signale à Skyros de 17 sites sur les 33 en avril 2003.

En mars 2011, nous avons effectivement trouvé *Ophrys bombyliflora* assez fréquent à Skyros, mais malheureusement pas avec l'abondance signalée en 1997 par BIEL et al. (1998). Les populations que nous avons observées étaient souvent réduites à la suite du surpâturage ou de la mise en culture des stations répertoriées par G. et H. KRETZSCHMAR au début d'avril 1997; c'est en effet généralement dans des fossés, des rigoles ou des talus non accessibles à la charrue ou au motoculteur que subsistaient en 2011 quelques groupes d'*O. bombyliflora* sur beaucoup de ces sites. Nous n'avons pas observés non plus les individus hypochromes et hyperchromes, ces derniers pourvus de sépales roses, signalés en 1997 par G. et H. KRETZSCHMAR, vus aussi en 2003 par BURRI (in litt.) et figurés in BIEL et al. (1998: 34).

S'agit-il bien d'ailleurs d'*Ophrys bombyliflora*, décrit du Portugal par LINK (1800)? En effet, de nombreux pollinisateurs, différents selon les régions, sont attribués à *O. bombyliflora* (cf. e.g. DELFORGE 2005C et ses références) et il est parfois fait état de variations importantes dans sa morphologie et sa phénologie, ce qui indique vraisemblablement que sous cette espèce sont rassemblées plusieurs entités phylogénétiques distinctes (e.g. PAULUS 1999; RÜCKBRODT et al. 2002; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009; DELFORGE

2010a). Les *O. bombyliflora* de Skyros (Pl. 6) sont à cet égard assez particuliers: ils sont relativement précoces et leurs fleurs sont grandes. Sur le frais, non étalé, le labelle mesure en moyenne 10 mm de longueur (n=8) et les gibbosités, formées par les lobes latéraux, mesurent 8 mm de hauteur. Par ailleurs, la pilosité submarginale blanc grisâtre du labelle est très développée, particulièrement au-dessus de l'appendice, la macule est nette, bien visible et bleuâtre, tandis que les callosités entourant la cavité stigmatique sont importantes mais ne sont pas doublées. D'autre part, comme BIEL et al. (1998: 34), nous n'avons pas trouvé d'hybrides avec un autre membre du groupe d'*O. tenthredinifera*, pourtant bien représenté et souvent syntopique à Skyros, alors que dans d'autres régions méditerranéennes, ces hybrides sont fréquents. Notons cependant que BURRI (in litt.) a trouvé, le 23 avril 2003 un hybride, vraisemblablement avec *O. leochroma*, dans la zone humide de Kalamitsa. Enfin, nous n'avons pas vu de pollinisations ni trouvé le pollinisateur de l'*O. bombyliflora* de Skyros.



Les quelques particularités morphologiques, consignées ici, indiquent cependant qu'en cas de révision de l'espèce polytypique *Ophrys bombyliflora*, les populations de Skyros devraient retenir l'attention parce qu'elles méritent probablement un statut particulier. Le taxon de Skyros paraît en effet différent même des *Ophrys bombyliflora* de l'île de Skopelos, autre Sporades du Nord, qui sont probablement plus tardifs et morphologiquement distincts, comme c'est visible par exemple sur la figure publiée par ANTONOPOULOS (2009: 129, «Sporades, Skopelos, 22-4-06»).

Ophrys tenthredinifera WILLDENOW. Jusqu'en 2005, la quasi-totalité des botanistes qui ont herborisé dans le bassin égéen n'y ont distingué qu'une seule espèce pour le groupe d'*O. tenthredinifera*, qu'ils nomment *O. tenthredinifera* ou *O. [tenthredinifera subsp.] villosa*. C'est le cas de BIEL et al. (1998) et de BURRI (in litt.). Après la publication d'études sur la systématique du groupe d'*O. tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen occidental (DEVILLERS et al. 2003), puis oriental (DELFORGE 2005b) et à la suite des clarifications successives pour les îles de Rhodes, Chios, Samos, Cos et Cythère (DELFORGE 2006b; 2008a, 2009b, 2010a; DELFORGE & SALIARIS 2007), la plurispécificité du groupe en Grèce a été reconnue, acceptée et documentée par de nombreux auteurs (e.g. PAULUS 2007; ANTONOPOULOS 2009; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009; ALIBERTIS 2011; SALIARIS et al. 2011; PAULUS & HIRTH 2012). Les dernières acquisitions dans l'étude de ce groupe en Méditerranée orientale concernent (1) l'identification d'*O. villosa* à l'une des entités délimitée aujourd'hui,



Planche 6. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche, en haut: *Ophrys achillis* × *O. omegaifera*. Atsitsa, 16.III.2011; en bas: *O. bombyliflora*. Panaghia (Aptoumenes), 11.III.2011 À droite: *O. villosa*. Aspous, 5.III.2011; Skopoi, 2.III.2011.

(photos P. DELFORGE)

(2) l'éventuelle synonymisation d'*O. villosa* avec l'espèce méditerranéenne occidentale *O. tenthredinifera*, décrite d'Algérie, et (3) la délimitation de taxons du groupe non encore décrits (PAULUS & HIRTH 2012; DELFORGE 2013).

Dans le présent travail, le nom *Ophrys villosa* est utilisé dans le sens proposé par PAULUS et HIRTH (2012) et conforté par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013), mais cette espèce est considérée comme une distincte d'*O. tenthredinifera*, pour les raisons plusieurs fois explicitées notamment par DEVILLERS et al. (2003), DELFORGE (2005B, 2013) et, dans le présent bulletin, par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013B), auxquels le lecteur intéressé se référera.

Ophrys villosa DESFONTAINES

23 sites sur 68, 21 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 7 carrés. Carte 36.

Ophrys villosa, dans le sens proposé par PAULUS et HIRTH (2012), puis discuté et épitypifié par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013B), était fréquent à Skyros en mars 2011 (Carte 36). Seul *O. sicula* était plus répandu. Il était en fleurs dès le début de notre séjour et tout à fait remarquable notamment par la taille assez grande de ses fleurs colorées, par la cavité stigmatique rouille ou orangée plus claire que le centre du labelle, celui-ci assez convexe et massif, par la pilosité marginale dense, parfois laineuse, dressée, souvent jaunâtre ou miel, qui entoure largement le labelle et qui est nettement séparée de la zone centrale veloutée et de la fine zone glabre du bord de celui-ci (Pl. 6). C'est notamment cette configuration particulière de la pilosité labellaire, propre aux taxons orientaux, qui indique qu'*O. villosa* n'est pas identifiable à *O. tenthredinifera* (DEVILLERS et al. 2003; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013B). Nous n'avons malheureusement pas vu de pseudocopulations impliquant *O. villosa* à Skyros. Remarquons encore que, chez *O. villosa*, comme d'ailleurs chez *O. leochroma*, il n'y a pas de développement important de la pilosité au-dessus de l'appendice.

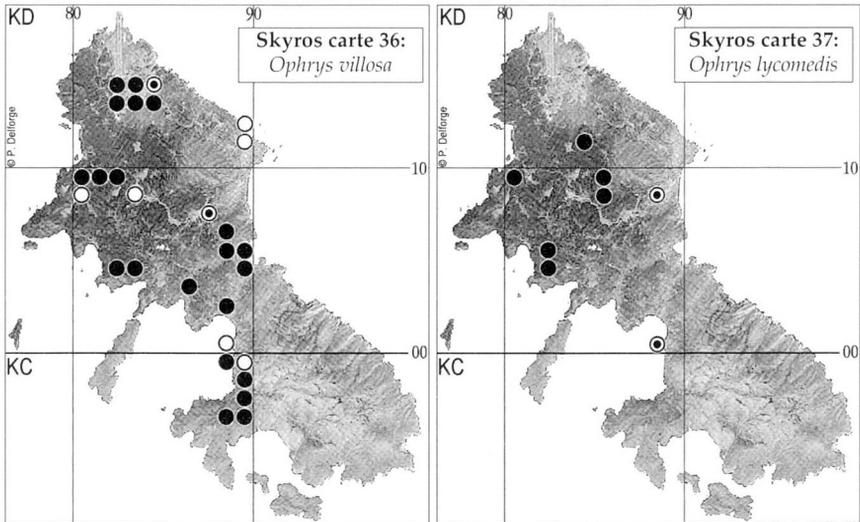
À Skyros, au début d'avril 1997, G. et H. KRETZSCHMAR signalent *Ophrys tenthredinifera* de 12 sites, sans le figurer ni le discuter (BIEL et al. 1998). Sur 6 de ces 12 sites ou à leur proximité, nous avons trouvé, en mars 1997, *O. villosa*, mais aussi, sur notre site 12, *O. villosa* et *O. lycomedis* (cf. infra, espèce suivante). Par ailleurs, G. et H. KRETZSCHMAR peuvent avoir également vu, en avril 1997, *O. leochroma* sur tout ou partie des sites où ils mentionnent *O. tenthredinifera*. La carte 36 montre tous nos pointages 2011 pour *O. villosa*, auxquels ont été ajoutés, mais avec réserves, les observations attribuées à *O. tenthredinifera* au début d'avril 1997 par G. et H. KRETZSCHMAR. *O. villosa* étant de loin l'espèce du groupe d'*O. tenthredinifera* le plus fréquent à Skyros, l'attribution des mentions d'*O. tenthredinifera* de G. et H. KRETZSCHMAR à *O. villosa* est plausible, mais certaines d'entre elles pourraient cependant concerner aussi l'une des deux espèces suivantes, qui n'étaient pas encore distinguées en 1997.



Planche 7. Orchidées de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).

À gauche: *Ophrys lycomedis*. Noter l'importante touffe de poils raides, rouges ou fauve, au-dessus de l'appendice. Agh. Nicholasos (Olympos), 15.III.2011, Flanc NE du Skopoi (loc. typ.), 13.III.2011. À droite: *O. mammosa*. Klouthros, 26.III.2011; Atsitsa, 26.III.2011.

(photos P. DELFORGE)

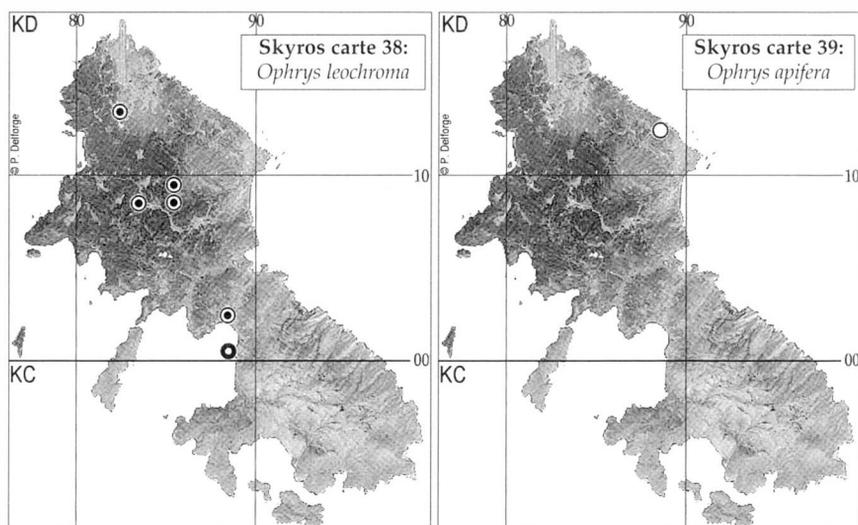


L'attribution aux espèces retenues ici des 10 mentions d'*Ophrys tenthredinifera* de BURRI (in litt.) est apparemment plus simple dans la mesure où BURRI a indiqué l'état dans lequel se trouvent les plantes observées à la fin d'avril 2003. Les plantes en fruits peuvent probablement être attribuées à *O. villosa*, les plantes en pleine floraison à *O. leochroma*, les plantes en fin ou en extrême fin de floraison à *O. lycomedis* (cf. espèce suivante). Ces identifications demandent cependant confirmation.

Ophrys lycomedis P. DELFORGE

5 sites sur 68, 6 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 2 carrés. Carte 37.

À partir de la mi-mars 2011, nous avons trouvé en début de floraison, sur 5 sites de la partie occidentale de l'île de Skyros, de petites populations d'un *Ophrys* du groupe d'*O. tenthredinifera* aux fleurs très colorées, de taille moyenne pour le groupe, muni de la pilosité labellaire caractéristique des taxons orientaux (cf. supra, *O. villosa*), mais orné, au-dessus de l'appendice, d'une importante touffe de poils raides, longs, d'une autre nature que ceux de la couronne submarginale et souvent colorés de rouge (Pl. 7). Cette structure est présente chez certaines espèces occidentales du groupe (e.g. *O. neglecta*, *O. grandiflora*, *O. ficalhoana*), mais elle n'avait pas encore été explicitement remarquée chez les espèces orientales (DELFORGE 2013). Cette particularité de la pilosité, associée au décalage phénologique et aux différences de taille des fleurs, distinguaient nettement ce taxon d'*O. villosa*, syntopique sur 2 sites (sites 12 et 19). Ce taxon original est décrit par ailleurs (DELFORGE 2013) sous le nom d'*Ophrys lycomedis*, espèce dédiée à Lycomède, roi fabuleux de Skyros. *O. lycomedis* est peut-être endémique de Skyros.



Ophrys leochroma P. DELFORGE

0 sites sur 68, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 6 carrés. Carte 38.

Ophrys leochroma, décrit de Crète (DELFORGE 2005B), est une espèce tardive du groupe d'*O. tenthredinifera*, portant généralement d'assez grandes fleurs aux teintes souvent fauves ou sombres; elle est pollinisée par *Eucera kullenbergi* (PAULUS & HIRTH 2012) et présente au moins dans de nombreuses îles du bassin égéen (e.g. DELFORGE 2006B; 2008A, 2009B; DELFORGE & SALIARIS 2007; ANTONOPOULOS 2009; PAULUS & HIRTH 2012). Du fait de notre séjour à Skyros trop tôt en saison en 2011 pour cette espèce, de plus une année 'tardive', nous n'avons pas trouvé *O. leochroma* dans l'île. B. BIEL signale *O. tenthredinifera* le 19 mai 1997 sur un site littoral, près de Kalamitsa (BIEL et al. 1998: 40, site KD80.80). Cette observation n'est ni discutée, ni documentée. BURRI (in litt.) mentionne *O. tenthredinifera* en fleurs sur 5 sites à la fin d'avril 2003, et des plantes en extrême fin de floraison ou fructifiant sur 5 autres sites. La date de ces observations est très tardive pour une espèce du groupe oriental d'*O. tenthredinifera*. Dans l'état actuel des connaissances, elle ne peut concerner qu'*O. leochroma*. Celui-ci est donc intégré dans la liste des espèces de Skyros avec réserves; sa présence à Skyros demande confirmation.

Groupe d'*Ophrys apifera*

Ophrys apifera HUDSON

0 site sur 68, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 1 carré. Carte 39.

Ophrys apifera est assez répandu en Grèce, mais ses stations sont éparpillées. Il paraît fréquent sur le continent grec, mais plus localisé dans le Péloponnèse (e.g. BAYER et al. 1978; HÖLZINGER et al. 1985), bien que, pour cette région, et particulièrement pour la Laconie, le petit nombre de pointages des cartes

publiées par BAYER et al. (1978) et HÖLZINGER et al. (1985) révèle probablement une sous-prospection (DELFORGE 1996A; obs. pers. 2010-2011). *O. apifera* est assez répandu dans l'île d'Eubée, où il est connu depuis longtemps (e.g. BOISSIER 1882; HALACSY 1908; KÜNKELE & PAYSAN 1981; DELFORGE 1995A); il a été signalé de quelques Sporades du Nord, Alonissos, Skiathos et Skopelos (e.g. RENZ 1928; LOWE 1999; BIEL 2005; BURRI & BROGGI 2011). Dans le reste du bassin égéen, il est très localisé dans les îles orientales (e.g. BIEL 1998; DELFORGE & SALIARIS 2007; DELFORGE 2008A, 2009B), absent d'Icaria et de l'archipel qui va de Samos à Cos (CHRISTODOULAKIS 1996; HIRTH & SPAETH 1994; HERTEL & HERTEL 2005; DELFORGE 2012c); il paraît très localisé également dans des îles de l'Arc hellénique, Rhodes, Carpathos, Kassos, la Crète, Gaudos, Cythère (e.g. RENZ in RECHINGER 1943; KRETZSCHMAR et al. 2001, 2002; KREUTZ 2002; DELFORGE 2010A). Il est très peu fréquent dans les Cyclades, où il n'est signalé que dans l'île de Syros, mention basée sur une ancienne récolte faite par OCTAVE et DENIS (RENZ in RECHINGER 1943: 811); récemment, il a été trouvé également à Andros et à Naxos (Z. ANTONOPOULOS comm. pers. 2013).

Ophrys apifera a été signalé à Skyros par un pointage dans le carré UTM de 10 km × 10 km KD81, publié par KÜNKELE et PAYSAN (1981: 73, K 33) sans que soit indiqué l'origine de cette mention. Ce pointage est repris par KALOPISSIS (1988: carte 46). BIEL et al. (1998) n'ont pas trouvé *O. apifera* à Skyros en 1997 et ne le mentionnent pas dans leur liste d'espèces (ibid.: 38). BURRI (in litt.) ne l'a pas trouvé non plus. Du fait de la date trop précoce de notre séjour en 2011, nous ne pouvions pas espérer voir, à Skyros, cette espèce de floraison assez tardive et qui paraît fort rare dans l'île.

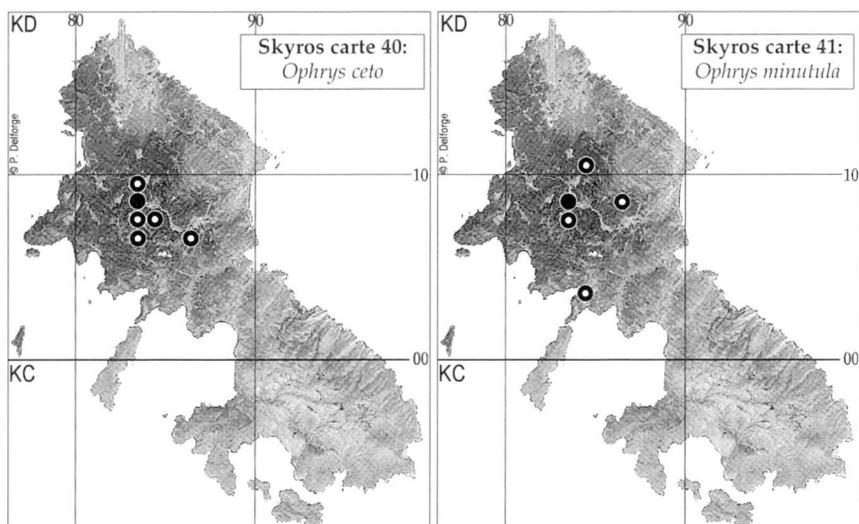
Groupe d'*Ophrys scolopax*

Les mentions d'*Ophrys scolopax* concernent une ou des espèces du groupe d'*O. oestrifera* discutées ci-dessous.

Groupe d'*Ophrys oestrifera*

Dans leur discussion des orchidées observés à Skyros en 1997, BIEL et al. (1998: 36-37) envisagent le "complexe d'*Ophrys oestrifera*". Ils notent que toutes les espèces de ce complexe sont tardives et que de ce fait G. et H. KRETZSCHMAR, au début d'avril 1997, n'ont vu, pour les espèces de ce groupe, que des rosettes de feuilles munies de hampes naissantes, observations qu'ils ont toutes classées sous le nom d'*O. scolopax*. Lors de la seconde visite à Skyros, en mai 1997, B. BIEL a vu ces plantes en pleine floraison et il considère qu'elles représentent 3 espèces différentes, identifications confortées selon lui par le fait que ces 3 taxons étaient parfois syntopiques sans qu'apparaissent des formes de transition, ce qui a permis de les comparer aisément.

1. Sur 5 sites, fleurissait en mai 1997 un taxon qui, selon BIEL, ne diffère pas de l'espèce méditerranéenne occidentale *O. scolopax* et qui avait déjà été trouvé par G. et H. KRETZSCHMAR dans les Cyclades centrales, à Naxos. La figure citée par

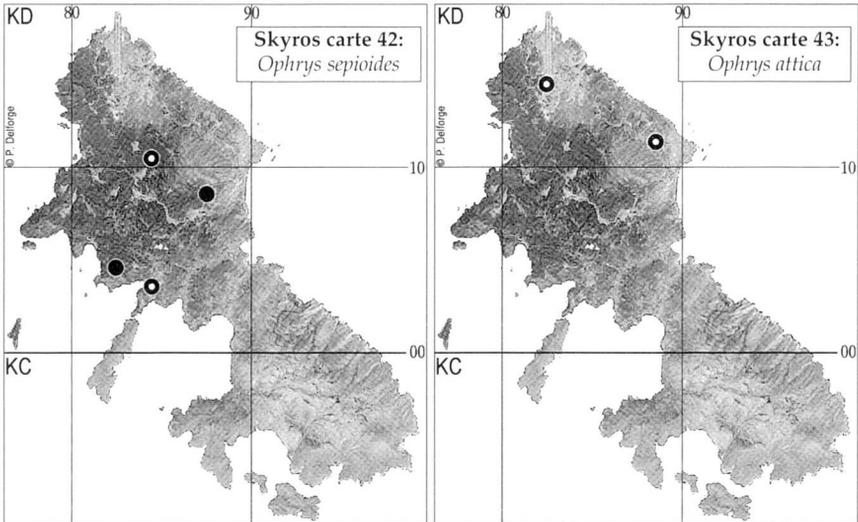


BIEL, publiée par KRETZSCHMAR et KRETZSCHMAR (1996: 14, Abb. 11) pour ce taxon de Naxos représente *O. ceto*, décrit de l'île de Paros, voisine de Naxos (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2004).

2. Sur 2 sites, fleurissait un deuxième taxon scolopaxoïde, muni de lobes latéraux effilés. BIEL identifie ce taxon aux *Ophrys oestrifera* "typiques" du nord de la Grèce. La figure qu'il publie (BIEL et al. 1998: 36, Abb. 22, «Typische *Ophrys oestrifera*, Olympos, 18.5.97») représente peut-être *O. sepioides*.

3. Sur 4 sites, enfin, fleurissait un troisième taxon scolopaxoïde, à fleurs plus petites, dont le labelle est muni de lobes latéraux relativement courts et d'un champ basal orangé. BIEL identifie ce taxon à *Ophrys minutula*, décrit de l'île de Lesbos (GÖLZ & REINHARD 1989). La figure qu'il publie (BIEL et al. 1998: 36, Abb. 21) peut effectivement représenter *O. minutula*.

Lors de ses prospections à la fin d'avril 2003 à Skyros, BURRI (in litt.) n'a vu aucune espèce du groupe d'*Ophrys oestrifera*. En mars 2011, nous étions évidemment beaucoup trop tôt en saison pour voir en fleurs les 3 espèces de ce groupe signalées de Skyros par BIEL et al. (1998). À la fin de notre séjour nous avons cependant trouvé, sur des sites où *O. scolopax*, *O. oestrifera* ou *O. minutula* avaient été signalés par BIEL et al. (1998), des rosettes de feuilles, parfois accompagnées de hampes munies de très petits boutons floraux. L'autopsie sous une loupe de ceux-ci a chaque fois révélé de petits labelles scolopaxoïdes dont les lobes latéraux n'étaient pas très effilés ou déjà relativement effilés. Suivant la taille des feuilles, ces plantes ont été considérées, soit comme *O. ceto* si les lobes latéraux du labelle semblaient courts et la rosette foliaire était formée grandes feuilles vert bleuâtre, brillantes, soit comme *O. minutula* si les lobes latéraux du labelle semblaient courts et les feuilles étaient plus petites et vert mat, un peu jaunâtre, soit enfin comme *O. sepioides* si les lobes latéraux étaient effilés et les feuilles basilaires grandes. Ces déter-



minations, et donc les localisations qui en dépendent, sont évidemment tout à fait provisoires et devraient certainement être confirmées par l'observation sur le terrain de ces taxons en fleurs.

Ophrys ceto P. DEVILLERS, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DELFORGE

1 site sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 5 carrés. Carte 40.

Ophrys minutula GÖLZ & H.R. REINHARD

1 site sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 4 carrés. Carte 41.

Ophrys sepioides P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN

2 sites sur 68, 2 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 2 carrés. Carte 42.

Groupe d'*Ophrys umbilicata*

Ophrys attica (BOISSIER & ORPHANIDES) B.D. JACKSON

0 site sur 68, 0 carrés UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 2 carrés. Carte 43.

Dans le groupe, oriental, d'*Ophrys umbilicata*, *O. attica* est l'espèce la plus occidentale, avec une aire de distribution centrée sur la Grèce continentale. Il est présent de l'Albanie à l'île d'Eubée, ainsi que dans les îles Ioniennes et le Péloponnèse (e.g. DELFORGE 2005A, 2006A; ANTONOPOULOS 2009). La limite orientale de sa répartition dans le bassin égéen est incertaine principalement du fait des confusions avec les individus à sépales verts d'*O. umbilicata* (DELFORGE 2008A). Dans les Cyclades, *Ophrys attica* n'est pas fréquent. Il n'a été signalé que d'Andros (DELFORGE 1994A), de Paros (DELFORGE 1995B), de Milos (DELFORGE 1998, 2002B) et de Kéa (DELFORGE 2011; BURRI et al. 2012), îles où il est chaque fois rarissime. Il a également été trouvé dans les

Sporades du Nord, à Skiathos et Skopelos (BIEL 2005), ainsi qu'à Alonissos (BURRI & BROGGI 2011).

Ophrys attica a été observé sur 2 sites à Skyros les 4 et 6 avril 1997 par G. et H. KRETZSCHMAR (BIEL et al. 1998: 38-39, sub nom. *Ophrys umbilicata* subsp. *attica*). Très peu d'exemplaires ont été vus, chaque fois dans des populations importantes d'*O. bombyliflora*. Une excellente photographie de H. KRETZSCHMAR documente cette mention (ibid.: 37, Abb. 23, «Ag. Petros, 4.4.97»), BURRI (in litt.) ne mentionne pas *O. attica* dans ses relevés de 2003. En 2011, nous n'avons pas vu cette espèce à Skyros.

Groupe d'*Ophrys mammosa*

Ophrys ferrum-equinum DESFONTAINES

0 site sur 68, 0 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 4 carrés. Carte 44.

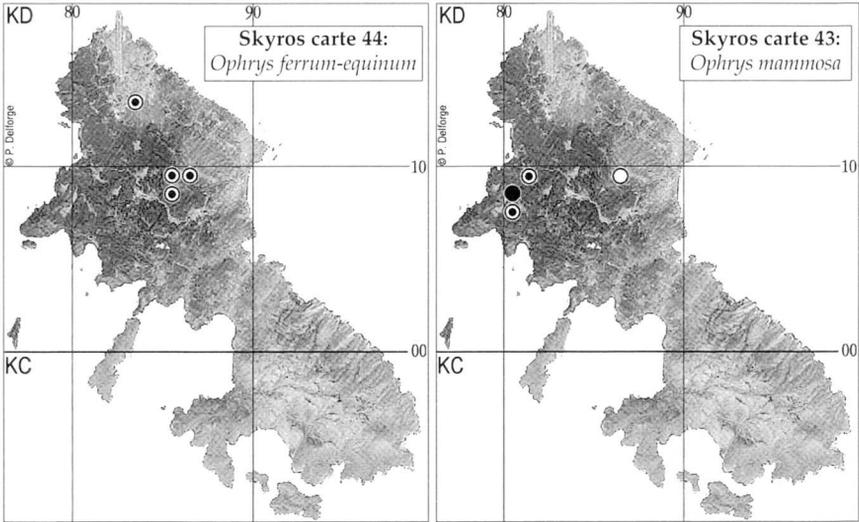
Ophrys ferrum-equinum est une espèce orientale polymorphe, sténoméditerranéenne, fleurissant principalement en avril; sa distribution est centrée sur l'Égée. Il est assez répandu en Grèce continentale méditerranéenne, dans la plupart des Cyclades et des autres îles égéennes, à l'exception d'Icaria et de la Crète, notamment (e.g. NELSON 1962; HIRTH & SPAETH 1990; BAUMANN & KÜNKELE 1982; DELFORGE 2005A, 2006A, 2008A, 2012C; ANTONOPOULOS 2009).

Dans une courte discussion sur *Ophrys ferrum-equinum* à Alonissos (Sporades du Nord), BURRI et BROGGI (2011: 382) font allusion à la présence de cette espèce à Skyros. BURRI (in litt.) indiquent 4 sites à Skyros, dont 3 sur les collines sommitales de l'Olympos, où il a observé *O. ferrum-equinum* dans la troisième décennie d'avril 2003. Un hybride avec *O. mammosa* a également été trouvé. Ce sont, à notre connaissance, les seules observations et mentions d'*O. ferrum-equinum* à Skyros.

Ophrys mammosa DESFONTAINES

2 sites sur 68, 1 carré UTM 1 km × 1 km sur 52; litt.: + 3 carrés. Carte 45.

Ophrys mammosa est une espèce sténoméditerranéenne orientale. Il est présent du Monténégro, à l'ouest, à l'Anatolie occidentale et peut-être à Chypre, à l'est (e.g. KREUTZ 2004; DELFORGE 2005A, 2006A; BAUMANN et al. 2006; KREUTZ & ÇOLAK 2009; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012); il atteint la Bulgarie au nord et l'Arc hellénique au sud, Crète probablement exceptée; il est présent dans la plupart des îles égéennes (e.g. ANTONOPOULOS 2009), mais généralement avec une fréquence assez faible, sauf à Rhodes (Obs. pers. 1984, 2006; KREUTZ 2002; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2009). Bien que des différences morphologiques aient parfois été signalées entre populations de diverses provenances (e.g. forme des gibbosités basales du labelle, coloration de la macule, allongement du sommet du gynostème), la plupart des auteurs s'accordent pour considérer qu'*O. mammosa* s. str., dans son acception actuelle, est présent sur cette vaste aire, étant entendu qu'il fait partie



d'un groupe plurispécifique qui ne compte pas moins d'une cinquantaine d'espèces nommées, parfois récemment, et dont certaines étaient auparavant confondues avec lui (e.g. DELFORGE 2005A, 2006A; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2012).

Une trentaine d'*Ophrys mammosa* ont été trouvés en fleurs à Skyros, le 4 avril 1997, près d'Agh. Fokas par G. et H. KRETZSCHMAR (BIEL et al. 1998: 39) qui notent (ibid. 35-36) que, parmi des exemplaires aux sépales normalement verts avec, pour les sépales latéraux, la moitié inférieure colorée de brun rougeâtre, fleurissent également quelques individus munis de sépales roses, qu'ils illustrent (ibid.: 36, Abb. 20, «Atypische *Ophrys mammosa* "bunt", Ag. Foca, 4.4.97»). Après avoir hésité à identifier ces individus "colorés" à *O. sprunerii*, G. et H. KRETZSCHMAR préfèrent les considérer comme des *O. mammosa* à sépales roses. En avril 2004, BURRI (in litt.) voit *O. mammosa* sur 3 sites du nord de l'île et soupçonne sa présence sur un quatrième site, où il signale un hybride avec *O. ferrum-equinum*; il ne fait aucune allusion à des fleurs aux sépales colorés de rose.

Le 26 mars 2011, nous avons pu voir en boutons et en tout début de floraison 2 populations d'*Ophrys mammosa* dans le même carré UTM KD8008 que celui où cette espèce avait été signalée par G. et H. KRETZSCHMAR en 1997. La première population (notre site 8) est située en lisière d'une pinède claire, à l'extrême limite de la zone incendiée en 2007; elle comportait 11 plantes, toutes à sépales verts, avec une macule lisérée de bleu pâle (Pl. 7). La seconde population (notre site 9), forte d'une cinquantaine d'individus, est également proche de la zone incendiée en 2007; elle est de plus perturbée par la récente mise en place d'une pâture clôturée sur des terrasses de cultures longeant une pinède, d'une part, et la route, d'autre part, ne laissant plus à la végétation spontanée que les talus du fossé entre la route et les clôtures. Nous avons

effectivement noté qu'un individu d'*O. mammosa* de cette population portait des sépales légèrement suffusés de rose. Comme G. et H. KRETZSCHMAR, nous pensons qu'il s'agit d'un individu d'*O. mammosa* à sépales un peu rosâtres dans une population d'*O. mammosa* à sépales normalement verts et non d'un représentant d'*O. spruneri* dont cet individu n'avait ni les couleurs très vives, ni la structure, particulière, de la cavité stigmatique.

Conclusions

Le présent travail est basé sur les résultats de presque un mois de prospections personnelles à Skyros, du 1^{er} au 27 mars 2011, auxquels ont été ajoutés les observations de Ch. BURRI (in litt.), faites du 18 au 30 avril 2003, ainsi que celles de G. et H. KRETZSCHMAR, conduites du 4 au 6 avril 1997 et celles de B. BIEL qui a parcouru l'île du 9 au 20 mai 1997 (BIEL et al. 1998). Pour la première fois, donc, la quasi-intégralité d'une saison de floraison chez les Orchidées a été envisagée dans cette île des Sporades du Nord peu parcourue jusqu'à présent par les orchidologues. Pour la première fois également, quelques données sont publiées sur les Orchidées présentes sur l'îlot inhabité de Sarakino, proche de Skyros.

Le bilan qui ressort de cette première synthèse est contrasté. Skyros n'est certainement pas une île égéenne remarquable par l'abondance et la richesse en espèces de ses "sites à orchidées". Bien qu'intégré dans le réseau Natura 2000 comme Zone de Protection Spéciale pour les Oiseaux et comme Site d'Intérêt Communautaire, le massif du Kochylas, qui constitue la moitié orientale de l'île de Skyros, est particulièrement décevant à cet égard. Extrêmement surpâturé, très difficile d'accès et peut-être menacé à moyen terme par un projet de parc pour 111 éoliennes géantes de 150 m de hauteur, ce massif n'a pas livré d'orchidées à ceux qui l'ont prospecté, de sorte que notre carte 7 ne montre presque aucun pointage pour le carré UTM KD09 (de 10 km × 10 km) et aucun pointage pour le carré KC99, exception faite de ceux de l'îlot de Sarakino. Une telle situation est rare dans les îles égéennes; elle rappelle un peu celle de l'île d'Icaria (cf. e.g. DELFORGE 2012C).

L'autre moitié de Skyros, constituée par le massif de l'Olympos et ses contreforts, semble un peu moins décevante, mais est également, de notre point de vue, assez peu attrayante, avec ses vastes pinèdes surpâturées et amputées par l'incendie de 2007, ses grandes zones militaires inaccessibles et, comme presque partout dans les îles grecques, à cause de la mise en culture, de l'aménagement ou de l'urbanisation des espaces susceptibles d'être encore labourés, pâturés intensivement ou bâtis.

Pendant, du fait de son isolement et de sa position géographique, la flore orchidéenne de Skyros est relativement originale et recèle, mais pour combien de temps encore, quelques pépites. Comme ailleurs dans le bassin égéen, *Ophrys sicula* (s. latissimo) est l'orchidée la plus fréquente (cf. e.g. DELFORGE 2011: 177, tab. 2), mais la suite du cortège est moins habituelle, avec une grande fréquence d'*O. villosa* et d'*O. bombyliflora* (mais est-ce l'espè-

ce décrite du Portugal par LINK ou une entité endémique ?) et la présence d'espèces probablement endémiques, dont au moins *Ophrys achillis*, *O. lycomedis* et *O. scyria* sont maintenant signalés et délimités.

La position géographique particulière de Skyros, à la limite des influences égéennes occidentale et orientale est également bien reflétée par ses orchidées puisqu'on y observe des espèces égéennes de distribution plutôt orientale (e.g. *Ophrys ceto*, *O. creutzburgii*, *O. leochroma*, *O. minutula*, *O. parosica*, *O. pelinaea*, *O. sitiaca* s. str.) qui fleurissent aux côtés d'espèces de distribution plus occidentale (e.g. *O. attica*, *O. sepioides*, *Orchis quadripunctata*).

Il est évident que Skyros ne constituera pas, pour les botanistes en général et les orchidologues en particulier, une destination obligée qui peut rivaliser avec la Crète, l'île de Rhodes, ni même avec des îles de dimensions plus comparables, comme Cos, dans le Dodécanèse, Paros, dans les Cyclades, ou Cythère, aux confins des bassins égéen et ionien. Une visite de Skyros en début de saison apparaîtra cependant comme nécessaire à ceux qui veulent apprécier personnellement quelques espèces originales qu'ils ne pourront, apparemment, trouver ailleurs.

Il reste à espérer que les quelques rares sites laissés encore à la flore et à la faune sauvages ne seront pas livrés prochainement au pâturage intensif et au labourage et que le projet pharaonique de parc éolien dans le massif du Kochylas ne soit pas mis en chantier, afin que la multitude d'oiseaux qu'il abrite encore puisse y nicher ou y faire halte et que le Poney de Skyros puisse encore galoper dans le seul espace naturel qu'il connaisse.

Remerciements

Colleta DELFORGE-ONCKELINX et Elsa DELFORGE ont participé, pendant quatre semaines, parfois dans des conditions météorologiques difficiles, aux prospections sur le terrain, apportant, par leur présence, d'indispensables encouragements et de nombreuses observations intéressantes. Christian BURRI (Trimmis, Suisse) m'a généreusement fourni le compte rendu détaillé de ses prospections à Skyros en avril 2003, document sans lequel le présent travail aurait été considérablement moins complet. Zissis ANTONOPOULOS (Thessalonique, Grèce) m'a donné les dernières informations sur la répartition actuellement connue d'*Ophrys apifera* en Grèce. À toutes et à tous je voudrais dire ici ma profonde reconnaissance.

Bibliographie

- ADAMAKI, A.K., TSAKLIDIS, G.M., PAPADIMITRIOU, E.E. & KARAKOSTAS, V.G. 2010.- Evidence for induced seismicity following the 2001 Skyros mainshock. *Proceedings of the 12th International Congress Patras, May, 2010. Bull. Geol. Soc. Greece* 43(4): 1983-1993.
- ADAMOPOULOU, C., PAFILIS, P. & VALAKOS, E. 1999.- Diet composition of *Podarcis milensis*, *Podarcis gaiageae* and *Podarcis erhardii* (Sauria: Lacertidae) during summer. *Bonn. Zool. Beitr.* 48: 275-282
- AKIN, C., CAN BILGIN, C., BEERLI, P., WESTAWAY, R., OHST, T., LITVINCHUK, S.N., UZZELL, Th., BILGIN, M., HOTZ, H., GUEX, G.-D. & PLÖTNER, J. 2010.- Phylogeographic patterns of genet-

- ic diversity in eastern Mediterranean water frogs were determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic. *J. Biogeography* 37: 2111–2124.
- ALIBERTIS, A. 1998.- Orchidées de Crète et de Karpathos: 159p. A. Alibertis, Héraklion.
- ALIBERTIS, A. 2006.- The *Orchidales* of Crete: endemic species and *Ophrys*. *J. Eur. Orchid.* 38: 397-414.
- ALIBERTIS, A. 2011.- Considérations à propos d'un certain nombre d'orchidées de Grèce. *L'Orchidophile* 42(188): 27-38
- ALIBERTIS, Ch. & ALIBERTIS, A. 1989.- Orchidées sauvages de Crète: nouvelle éd. rénovée, 176p. C. & A. Alibertis, Héraklion.
- ANDERS, B., REISCHMANN, Æ.T. & KOSTOPOULOS, Æ.D. 2007.- Zircon geochronology of basement rocks from the Pelagonian Zone, Greece: constraints on the pre-Alpine evolution of the westernmost Internal Hellenides. *Int. J. Earth Sci.* 96: 639–661.
- ANDREAKOS, K. 1978.- Climatic elements of the Greek Network (1930–1975). Climate Department, Ministry of Defence, Athens. [en grec]
- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- ANTONOPOULOS, Z., GAVALAS, G. & KREUTZ, K. 2011.- The Orchids of the Aegean island of Herakleia (Cyclades) and *Ophrys heracleotica* GAVALAS, KREUTZ & Z. ANTONOPOULOS, a new *Ophrys* species. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 27(2) [“2010”]: 266-281.
- BASSETTI, M.A., MANZI, V., LUGLI, S., ROVERI, M., LONGINELLI, A., LUCCHI, F.R. & BARBIERI, M. 2004.- Paleoenvironmental significance of Messinian post-evaporitic lacustrine carbonates in the northern Apennines, Italy. *Sedimentary Geol.* 172: 1–18.
- BAUMANN, B. & BAUMANN, H. 1991.- Hybridogene Populationen zwischen *Orchis anatolica* Boiss. und *Orchis quadripunctata* Cyr.ex Ten. in der Ostmediterraneis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 23: 203-242.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432p. Kosmos Naturführer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1988.- Neue Beiträge zur Taxonomie europäischer und mediterraner Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 610-651.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1989.- Die Gattung *Serapias* L. - eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 701-946.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2006.- Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten: 333p. Ulmer Naturführer, Stuttgart.
- BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E. 1978.- Interimskarten zur Verbreitung der süd-griechischen Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 10: 114-216.
- BENETATOS, Ch., ROUMELIOTI, Z., KIRATZI, A. & MELIS, N. 2002.- Source parameters of the M 6.5 Skyros Island (North Aegean Sea) earthquake of July 26, 2001. *Ann. Geophysics* 45: 513-526.
- BIEL, B. 1998.- Die Orchideenflora der Insel Lesbos (Griechenland). *J. Eur. Orch.* 30: 251-443.
- BIEL, B. 1999.- Nachtrag zur Orchideenflora von Lesbos (Griechenland). *J. Eur. Orch.* 31: 852-876.
- BIEL, B. 2000.- Zur Orchideenflora der Insel Limnos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 17 (2): 51-78.
- BIEL, B. 2001.- Zur Orchideenflora der Inseln Santorin (Thira) und Anafi, südliche Kykladen, Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 87-127.
- BIEL, B. 2005.- Ergänzungen zur Orchideenflora der Nördlichen Sporaden (Griechenland) – Skiathos, Skopelos und Alonissos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 21 (2) [2004]: 4-79.
- BIEL, B. 2008.- Ergänzungen zur Orchideenflora der Kykladen (Griechenland) – Kythnos, Serifos, Sifnos, Folegandros und Sikinos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 25 (1): 195-253.
- BIEL, B., KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1998.- Zur Orchideenflora der Insel Skyros (Sporaden). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 15(1): 27-47.
- BLAMEY, M. & GREY-WILSON, Ch. 2000.- Toutes les fleurs de Méditerranée: 560p. Delachaux & Niestlé, Lausanne - Paris.
- BOISSIER, E. 1882.- Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Græcia et Ægypto ad Indiæ fines hucusque observatarum 5 (1): 1-428 (*Orchidaceae* 51-94). H. Georg, Basileæ, Genève et Lugduni.
- BÖMCKE, E. 2007. Conservation of animal genetic resources: Improvement of the relationship matrix. Master, Gembloux Agricultural University, Belgium.

- BÖMCKE, E. & GENGLER, N. 2009.- Combining microsatellite and pedigree data to estimate relationships among Skyros ponies. *J. Appl. Genet.* 50: 133-143
- BROWICZ, K. 2000.- Trees and shrubs of the island of Skyros (Northern Sporades, Greece). *Bot. Chronika* 13: 325-339.
- BURRI, Ch. & BROGGI, M.F. 2011.- Zur Orchideenflora der Insel Alonissos (Nordsporaden, Griechenland). *J. Eur. Orch.* 43: 378-400.
- BURRI, Ch., BROGGI, M.F., KARAKATSANI, R., KAUFMANN, W., STADLER, G. & GOOP, P. 2012.- Zur Orchideenflora der Insel Kea (nordwestliche Kykladen, Griechenland). *J. Eur. Orch.* 44: 83-116.
- CHRISTODOULAKIS, D. 1996.- The flora of Ikaria (Greece, E Aegean Islands). *Phyton (Austria)* 36: 63-91.
- CHRISTOFIDES, Y. 2001.- The Orchids of Cyprus: 147p. Y. Christofides, Platres, Cyprus.
- DAVIS, P.H. [ed.] 1984.- Flora of Turkey and the East Aegean Islands: 8: xxi+632p, 110 cartes, 9 figs. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- DELFORGE, P. 1990.- Contribution à la connaissance des orchidées du sud-ouest de Chypre et remarques sur quelques espèces méditerranéennes. *Natural. belges* 71 (Orchid. 4): 103-144.
- DELFORGE, P. 1992.- Les Orchidées de l'île de Leucade (Nomos Lefkada, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 73 (Orchid. 5): 155-176.
- DELFORGE, P. 1993.- Les Orchidées de l'île de Zante (Nomos Zakynthos, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et cartographie. *Natural. belges* 74 (Orchid. 6): 113-172.
- DELFORGE, P. 1994A.- Les Orchidées des îles d'Andros et de Tinos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys andria*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys bornmuelleri*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 109-170.
- DELFORGE, P. 1994B.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1994C.- Les Orchidées des îles de Céphalonie et d'Ithaque (Nomos Kefallinia, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 219-272.
- DELFORGE, P. 1995A.- Quelques observations sur les Orchidées de l'île d'Eubée (Nomos Euboia, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 128-143.
- DELFORGE, P. 1995B.- Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce) - Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 144-221.
- DELFORGE, P. 1995C.- Note sur les Orchidées de l'île d'Ios (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 291-304.
- DELFORGE, P. 1996A.- Observations sur les Orchidées du sud-est de la Laconie (Péloponnèse, Grèce). *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 119-136.
- DELFORGE, P. 1996B.- Europe, North Africa, and the Near East: 80-85 in HAGSATER, E. & DUMONT, V. [eds], Orchids - Status Survey and Conservation action Plan: 153p. + 8 pl. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- DELFORGE, P. 1997A.- Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 103-152.
- DELFORGE, P. 1997B.- Les Orchidées de l'île d'Astypaléa (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 189-222.
- DELFORGE, P. 1998.- Note préliminaire sur les Orchidées du sud-ouest des Cyclades (Grèce). *Natural. belges* 79 (Orchid. 11): 114-116.
- DELFORGE, P. 2001.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002A.- *Ophrys gazella* et *Ophrys africana*, deux espèces? *Natural. belges* 83 (Orchid. 15): 45-58.
- DELFORGE, P. 2002B.- Les Orchidées des îles de Milos, Kimolos et Polyaios (sud-ouest des Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 83 (Orchid. 15): 67-120.
- DELFORGE, P. 2005A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2005B.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-140.

- DELFORGE, P. 2005C.- Un pollinisateur pour *Ophrys bombyliflora*. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 141-146.
- DELFORGE, P. 2006A.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles données sur la distribution d'espèces du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen oriental (Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 23-35.
- DELFORGE, P. 2008A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.
- DELFORGE, P. 2008B.- Remarques sur *Serapias orientalis* dans le bassin égéen. *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 19-38.
- DELFORGE, P. 2008C.- Note préliminaire sur les Orchidées de l'île d'Icaria (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 16-18.
- DELFORGE, P. 2008D.- Note complémentaire sur les Orchidées de l'île de Chios (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 62-70.
- DELFORGE, P. 2009A.- *Orchis* et monophylie. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 15-35.
- DELFORGE, P. 2009B.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. 2010A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- DELFORGE, P. 2010B.- Un nom pour la variété égéenne de l'*Orchis* papillon. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 15-25.
- DELFORGE, P. 2011.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce). *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 124-201.
- DELFORGE, P. 2012A.- Deuxième édition revue et augmentée du *Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux*: modifications taxonomiques, rédactionnelles et nomenclaturales. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 17-32
- DELFORGE, P. 2012B.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012C.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île d'Icaria (Îles égéennes orientales, Grèce). *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 163-241.
- DELFORGE, P. 2013.- Nouvelle contribution à la connaissance du groupe d'*O. tenthredinifera* dans le bassin égéen (Grèce): *Ophrys amphidami* et *Ophrys lycomedis* sp. novae. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 281-296.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (*Orchidaceae*). *Natural. belges* 72: 99-101.
- DELFORGE, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOG, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2010.- Orchids of Lesbos: distributional and biogeographical notes. *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 206-245.
- DEVILLERS, P., BAETEN, F., DEDROOG, L., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & FLAUSCH, A. 2012.- Orchids of Lesbos: Photographic Documentation. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 33-62.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000A.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 298-322.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000B.- Transitions biogéographiques dans quelques populations d'*Euophrys* de Tyrhénienne nord-orientale. *Natural. belges* 81 (Orchid. 13): 339-352 + 4 figs.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2004.- Scolopaxoid *Ophrys* of the Adriatic. Diversity and biogeographical context. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 188-234.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.

- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2012.- *Ophrys* of Cyprus: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 97-162.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013A.- *Pseudophrys* du groupe d'*Ophrys lutea*: un aperçu. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 115-164.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013B.- Les *Ophrys* de Joseph Pitton de Tournefort. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 245-280.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & TYTECA, D. 2003.- Notes on some of the taxa comprising the group of *Ophrys tenthredinifera* WILLDENOW. *J. Eur. Orch.* 35: 109-161.
- DUMONT D'URVILLE J.S.C. 1822.- Enumeratio plantarum quas in insulis Archipelagi aut litoribus Ponti-Euxini annis 1819 et 1820 collegit atque detexit J. Dumont d'Urville. *Mém. Soc. Lim. Paris* 1: 255-387.
- ECCARIUS, W. 2010.- Was ist unter *Orchis heroica* E.D. CLARKE zu verstehen? Eine Entgegnung. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 27 (1): 203-221.
- ERYILMAZ, M., ALPAR, B., DOĞAN, E., YÜCE, H. & ERYILMAZ, F.Y. 1998.- Underwater morphology of the Aegean sea and natural prolongation of the Anatolian mainland. *Turkish J. Mar. Sci.* 4: 61-74.
- FALTAITS, M. 2006.- Skyros. 3rd historical reprint: 170+4p. Paleopyrgos, Skyros.
- GÖLZ, P., OTT, H. & OTT, M. 1995.- Die Orchideen der Insel Kithira (Ein Beitrag zum OPTIMA-Projekt «Kartierung der mediterranen Orchideen»). *J. Eur. Orch.* 27: 622-658.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1981.- Die Orchideenflora der ostägäischen Inseln Kos, Samos, Chios und Lesvos (Griechenland). *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Baden-Württ.* 19: 5-127.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1989.- Zur Orchideenflora von Lesbos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 1-87.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (coll. ALBERTIS, Ch., ALBERTIS, A., GACK, C. & PAULUS, H.F.) 1997.- Gestaltwandel innerhalb kretischer Orchideen-aggregate im Verlauf der Monate Januar bis Mai. *J. Eur. Orch.* 28 [“1996“]: 641-701.
- GREUTER, W. 1970.- Zur Paläogeographie und Florengeschichte der südlichen Ägäis. *Fedde Repert.* 81: 233-242.
- GREUTER, W. 1971.- Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. *Op. bot. (Lund)* 30: 49-64.
- GREUTER, W. 1972.- Floristic report on the Cretan area: 72p. VII Flora Europaea Symposium, Coimbra.
- GREUTER, W. 1974.- Floristic report on the Cretan area. *Mem. Soc. Brot.* 24: 131-171.
- GREUTER, W. 1979.- The Origins and Evolution of Islands Flora as Exemplified by the Aegean Archipelago: 87-106 in BRAMWELL, D. [ed.] - *Plants and Islands*: x+459p. Academic Press, London, New York, Toronto, Sidney, San Francisco.
- GREUTER, W. & RECHINGER, K.H. 1967.- Flora der Insel Kythera, gleichzeitig Beginn einer nomenklatorischen Überprüfung der griechischen Gefäßpflanzenarten. *Boissiera*. 13: 1-206 (*Orchidaceae*: 184-193).
- GRUBER, U. 1986.- *Podarcis gaiigene* - Skyros-Mauereidechse: 65-70 in BÖHME, W. [ed.] - *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Band 2/II., Echsen III (*Podarcis*). Aula-Verlag Wiesbaden.
- GUSTAFSSON, M. & SNOGERUP, S. 1972.- *Scorzonera scyria*, a new chasmophytic species from Greece. *Bot. Not.* 125: 323-328.
- HAHN, W. & PASSIN, J. 1997.- Orchideenfunde in Karien (Südwestturkei). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 14 (1): 41-61
- VON HALÁCSY, E. 1897.- Florula Sporadum. *Öster. Bot. Z.* 47: 60-62.
- VON HALÁCSY, E. 1908.- *Conspectus Floræ Græcæ Supplementum*: 132p. Lipsiæ.
- VON HALÁCSY, E. 1910.- Aufzählung der von Dr. B. Tuntas auf der Insel Scyros der nördlichen Sporaden im Juni 1908 gesammelten Arten. *Öster. Bot. Z.* 60: 114-118, 141-145.
- HARDER, H., JACOBSHAGEN, V., SKALA, W., ARAFEH, M., BERNDSEN, J., HOFMANN, A., KUSSEROW, H. & SCHEDLER, W. 1983.- Geologische Entwicklung und Struktur der Insel Skyros, Nordsporaden, Griechenland. *Berliner Geowiss. Abhand. (A)* 48: 7-40.
- HAU, G. & HUTTER, C.-P. 1997.- Nördliche Sporaden – Natur Zwischen Inseln und Meer. *Natur-Reiseführer durch die faszinierende Inselwelt der Nördlichen Ägäis*: 160p. Naturerbe Verlag Jürgen Resch, Überlingen.

- HERTEL, S. & HERTEL, K. 2005.- Orchideenreise durch die Inselwelt der Ostägäis. *J. Eur. Orch.* 37: 419-466.
- HERTEL, S. & PRESSER, H. 2010.- Neue Erkenntnisse zu den Orchideen in Griechenland. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 27(1): 146-202.
- HILLER, W. & KALTEISEN, M. 1988.- Die Orchideen der Insel Karpathos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 443-518.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1989.- Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 1068-1135.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1990.- Beitrag zur Orchideenflora der Insel Ikaria — *Ophrys icariensis*, eine neue *Ophrys*art. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 693-729.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1992.- Zur Orchideenflora von Samos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 24: 1-51.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1994.- Beitrag zur Orchideenflora der ostaegeischen Inseln Arkoï, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsis* - eine neue *Ophrys*art, *Serapias patmia* - eine neue *Serapias*art. *J. Eur. Orch.* 26: 426-621.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1998.- Zur Orchideenflora von Chios - *Ophrys homeri* - eine neue *Ophrys*art. *J. Eur. Orch.* 30: 3-80.
- HÖLZINGER, J., KÜNKELE, A & KÜNKELE, S. 1985.- Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 17: 1-101.
- HSÜ, K.J., MONTADERT, L., BERNOULLI, D., CITA, M.B., ERICKSON, A., GARRISON, R.E., KIDD, R.B., MELIERÉS, F., MÜLLER C. & WRIGHT, R. 1977.- History of Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- JACOBSHAGEN, V. [ed.] 1986.- Geologie von Griechenland: 363p. Beiträge zur regionale Geologie der Erde, Bd 19. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- KALOPISSIS, Y. 1988.- The Orchids of Greece - Inventory and Review: 40p. + 130 maps. Museum of Cretan Ethnology, Iraklio.
- KARAKOSTAS, V.G., PAPADIMITRIOU, E.E., KARAKAISIS, G.F., PAPAZACHOS, C.B., SCORDILIS, E.M., VARGEMEZIS, G. & AIDONA, E. 2003.- The 2001 Skyros, Northern Aegean, Greece, earthquake sequence: off-fault aftershocks, tectonic implications, and seismicity triggering. *Geophys. Res. Lett.* 30: 1-4.
- KARATZAS, I.A. & KARATZA, A. s.d. [2009 ?].- Wild Orchids of Lesvos: 323p. Entelexia, Mytileni [en grec].
- KISSEL, C., LAJ, C. & MAZAUD, A. 1986a.- First paleomagnetic results from Neogene formations in Evia, Skyros and the deformation of central Aegean. *Geophys. Res. Lett.* 13: 1446-1449.
- KISSEL, C., LAJ, C., POISSON, A., SAVASCIN, Y., SIMEAKIS, K. & MERCIER, J.-L. 1986b.- Paleomagnetic evidence for Neogene rotational deformation in the Aegean domain. *Tectonics* 5(5), 783-795.
- KOCYAN, A. & JOSHI, J. 1992.- Die Orchideen von Kea. Ein Beitrag zum Optima-Projekt zur Kartierung der Orchideen des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 24: 457-486.
- KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1996.- Orchideen der Insel Naxos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 13 (1): 4-30.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2001.- Orchideen auf Rhodos: 240p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2002.- Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos: 416p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2004.- Orchids Crete & Dodecanese. The orchid flora of the islands of Crete, Kasos, Karpathos and Rhodes: 240p. Mediterraneo Editions, Rethymno (Crete, Greece).
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkei - Beschreibung, Ökologie, Verbreitung Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreutz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Ikonographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreutz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2003.- Feldführer der türkischen Orchideen: 204p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.

- KREUTZ, C.A.J. 2004.- Die Orchideen von Cypern – The Orchids of Cyprus: 416p. C.A.J. Kreutz, Landgraaf.
- 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]
- KRIJGSMAN, W., BLANC-VALLERON, M.-M., FLECKER, R., HILGEN, F.J., KOUWENHOVEN, T.J., MERLE, D., ORSZAG-SPIERBER, F., ROUCIY, J.M. 2002.- The onset of the Messinian salinity crisis in the eastern Mediterranean (Pissouri Basin, Cyprus). *Earth Planet. Sc. L.* 194: 299-310.
- KÜNKELE, S. & PAYSAN, K. 1981.- Die Orchideenflora von Euböa (Griechenland). *Beih. Veröff. Naturschutz. Landschaftspf. Baden-Württ.* 23: 7-138.
- LAMBECK, K. 2004.- Sea-level change through the last glacial cycle: geophysical, glaciological and palaeogeographic consequences. *C. R. Geoscience* n°336: 677-689.
- 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, La Bibliothèque des Arts, Paris.
- LAZZARINI, L. & CANCELLIERE, S. 2000.- Characterisation of the white marble of two unpublished ancient Roman quarries on the Islands of Fourni and Skyros (Greece). *Per. Mineral.* 69: 49-62.
- LEWIS, L. & KREUTZ, C.A.J. 2013.- On the correct name of the early-flowering form of Pink Butterfly Orchid *Anacamptis (Orchis) papilionacea* in the Eastern Aegean. *J. Eur. Orch.* 45: 59-76.
- LINK, H.F. 1800.- Nachricht von einer Reise nach Portugal nebst botanischen Bemerkungen. *J. Bot. (SCHRADER, H.A. [éd.] 2 [“1799”]: 297-328.*
- LORENZ, R. 2001.- Die gattung *Serapias* in Italien: Arten und Verbreitung. *J. Eur. Orch.* 33: 235-368.
- LOWE, M.R. 1999.- Notes sur les Orchidées des Sporades du Nord (Nomos Magnesia, Grèce). *Natural. belges* 80 (Orchid. 12): 155-172, 274.
- MAIRE, R. 1921.- Contribution à l'étude de la végétation et de la flore de l'île de Skyros. *Bull. Soc. Bot. France* 68: 68-74.
- MALAKATÉS, S. 1933.- Die Flora von Andros. *Fedde Repert.* 33: 81-101.
- MANUEL, R. 1996.- Orchidées de Crète - Une compilation de mentions récentes. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 137-170.
- MATZARAKIS, A.P. & KATSOLIS, V.D. 2006.- Sunshine duration hours over the Greek region. *Theor. Appl. Climatol.* 83: 107-120.
- MAYER, W. & TIEDEMANN, F. 1980.- Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis*. I. Die *Podarcis*-formen der griechischen Inseln Milos und Skiros. *Z. Zool. Syst. Evol.* 18: 147-152.
- MELENTIS, J.K. 1973.- The geology of Skiros. *Bull. Geol. Soc. Greece* 10: 298-322 [en grec, avec un résumé en allemand].
- MILLER, K.G., FAIRBANKS, R.G. & MOUNTAIN, G.S. 1987.- Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history and continental margin erosion. *Paleoceanography* 2: 1-19.
- NELSON, E. 1962.- Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*: 250p + 58 pl. + 8 cartes. E. Nelson, Chernex, Montreux.
- NELSON, E. 1968.- Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattungen *Serapias*, *Aceras*, *Loroglossum*, *Barlia*: 79p + 42 pl. E. Nelson, Chernex, Montreux.
- PAFILIS, P., MEIRI, S., FOUFOPOULOS, J. & VALAKOS, E.D. 2009.- Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwiss.* 96: 1107-1113.
- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULLUS & C. + A. ALIBERTIS NOV. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegalaifera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 817-882.
- PAULUS, H.F. 1999.- Bestäubungsbiologie Untersuchungen an *Ophrys bombyliflora*, *Orchis canariensis* und *Habenaria tridactylides* [sic] (Orchidaceae) in Gran Canaria (Spanien). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 16(1): 4-22.
- PAULUS, H.F. 2001.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoneae*, *Ophrys*

- lindia*, *Ophrys eptapiqiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys corniculata* spec. nov. aus der *Ophrys oestrifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(1): 38-86.
- PAULUS, H.F. 2007.- Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* 20, n.s. 66: 255-294.
- PAULUS, H.F., ALIBERTIS, A. & ALIBERTIS, Ch. 1990.- *Ophrys mesaritica* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus Kreta, eine neue Art aus dem *Ophrys fusca-iricolor*-Artenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 772-787.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992.- Die Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) auf der Kykladeninsel Naxos: Daten zur Bestäubungsbiologie und zur Floristik. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 24: 403-449.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2009.- *Ophrys appolonae* spec. nov., eine neue Art der *Ophrys omegafera*-Gruppe aus Rhodos, Samos und Chios. *J. Eur. Orch.* 41: 643-662.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2012.- Bestäubungsbiologie und Systematik der *Ophrys tenthredinifera*-Artengruppe in der Ostägäis (Orchidaceae, Insecta). *J. Eur. Orch.* 44: 625-686.
- PAULUS, H.F. & SALKOWSKI, H.-E. 2008.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen aus der Ägäis-Insel Kos (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 24 (2) [“2007”]: 4-29.
- PAULUS, H.F. & SCHLÜTER, Ph. 2007.- Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der *Ophrys fusca*-Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* PAULUS nov. sp., *Ophrys pallidula* PAULUS nov. sp. und *Ophrys kedra* PAULUS nov. sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 60: 101-151.
- PAVLOPOULOSA, K., TRIANTAPHYLLOU, M., KARKANASC, P., KOULIB, K., SYRIDESD, G., VOVALIDISD, K., PALLYVOSA N. & TSOUROU, Th. 2010.- Paleoenvironmental evolution and prehistoric human environment, in the embayment of Palamari (Skyros Island, Greece) during Middle-Late Holocene. *Quaternary Int.* n°216: 41-53
- PAVLOPOULOSA, K., TRIANTAPHYLLOU, M., KARYMBALIS, E., KARKANAS, P., KOULIB, K. & TSOUROU, Th. 2009.- Landscape evolution recorded in the embayment of Palamari (Skyros Island, Greece) from the beginning of the Bronze Age until recent times. *Géomorphologie* 1: 37-48
- PE-PIPER, G. 1991A.- Petrology and origin of ?Mesozoic dioritic rocks from the island of Skyros, Greece. *Ophioliti* 16(2): 111-119.
- PE-PIPER, G. 1991B.- Magnesian andesites from the island of Skyros, Greece: geochemistry and regional significance. *Geol. Mag.* 128: 585-593.
- PETROU, N., PETROU, M. & GIANNAKOULIAS, M. 2011.- Orchids of Greece: 320p. Koan “Eight clouds”, Athens.
- PHITOS, D. 1963.- Eine neue Art der Gattung *Campanula* aus der Ägäis. *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 5: 121-124.
- PHITOS, D. 1967.- Florula Sporadum. *Phyton* 12(1-4): 102-149.
- PHITOS, D, CONSTANTIDINIS, Th & KAMARI, G. 2009.- The red Data Book of rare and threatened plantes of Greece. Vol. 1 A-D: 405p; Vol. 2 E-Z: 413p. Hellenic Botanical Society, Patras. [en grec]
- PHITOS, D. & SNÖGERUP, S. 1973.- A new species of *Aethionema* from Skiros, Greece. *Bot. not.* 126: 142-145.
- POULAKAKIS, N., LYMBERAKIS, P., VALAKOS, E., PAFILIS, P., ZOUROS, E. & MYLONAS, M. 2005.- Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecol.* 14: 2433-2443.
- POULOS, S.E., GHIONIS, G. & MAROUKIAN, H. 2008.- Sea-level rise trends in the Attico-Cycladic region (Aegean Sea) during the last 5000 years. *Geomorphology* 107: 10-17.
- RECHINGER, K.H. 1929.- Beitrag zur Kenntnis der Flora der Ägäischen Inseln und Ostgriechenlands. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 43: 269-340.
- RECHINGER, K.H. 1943.- Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105: 1-924.
- RECHINGER, K.H. 1949.- Flora Aegaea Supplementum. *Phyton* (Austria) 1: 194-228.

- RECHINGER, K.H. 1950.- Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I-III. *Vegetatio* 2: 55-119, 239-308, 365-386.
- RECHINGER, K.H. 1961.- Die Flora von Euböa. *Bot. Jahrb.* 80: 294-465.
- RENZ, J. 1928.- Zur Kenntnis der griechischen Orchideen. *Fedde Repert.* 25: 225-270, Taf. XL-LXX.
- RIEHELMANN, A. 2000.- Einige Anmerkungen zur Orchideenflora von Euböa (Griechenland). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 17 (2): 34-50.
- RÜCKBRODT, D., RÜCKBRODT, U., GÜGEL, E. & ZAISS, H.-W. 2002.- Orchideen in Libyen (Teil 2) / Orchids in Libya (part 2). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 19(2): 72-92
- RÜCKBRODT, U., RÜCKBRODT, D., WENKER, S. & WENKER, D. 1990.- Versuch einer Gliederung des *Ophrys fusca* Komplexes auf Rhodos und Beschreibung von *Ophrys attaviria* RÜCKBRODT & WENKER spec. nov. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 7(2): 7-17.
- RUNEMARK, A., GABIROT, M., BENSCH, S., SVENSSON, E.I., MARTIN, J., PAFILIS, P., VALAKOS, E.D. & HANSSON, B. 2008.- Cross-species testing of 27 pre-existing microsatellites in *Podarcis gaigae* and *Podarcis hispanica* (Squamata: Lacertidae). *Mol. Ecol. Resources* 8: 1367-1370.
- RUNEMARK, A., HANSSON, B., PAFILIS, P., VALAKOS, E.D. & SVENSSON, E.I. 2010.- Island biology and morphological divergence of the Skyros wall lizard *Podarcis gaigae*: a combined role for local selection and genetic drift on color morph frequency divergence? *BMC Evolutionary Biol.* 10: 269.
- SALIARIS, P.A. 2002.- Wild orchids of Chios: 212p. Ekdose Demoy Kardamylon, Chios. [en grec]
- SALIARIS, P., SALIARIS, A. & ALIBERTIS, A. 2011.- *Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, a new subspecies from Chios. *J. Eur. Orch.* 43: 603-608.
- SAMPALMIERI, G., IADANZA, A., CIPOLLATI, P., CASENTINO, D. & LO MASTRO, S. 2009.- Palaeoredox indicators from the organic-rich Messinian early post-evaporitic deposits of the Apennines (Central Italy). *Geophys. Res. Abstr.* 11: EGU2009-12716-6.
- SAPOUNA-SAKELLARAKI, E. 1998.- Skyros: 62p. Athens.
- SCHLÜTER, P.M. 2006.- Pollinator-driven evolution in *Ophrys fusca* s.l. (Orchidaceae): Insights from molecular studies with DNA fingerprint and sequence markers. Doctoral dissertation: 182p. Fakultät für Lebenswissenschaften der Universität Wien, Wien.
- SCHLÜTER, P.M., RUAS, P.M., KOHL, G., RUAS, C.F., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. 2009.- Genetic patterns and pollination in *Ophrys iricolor* and *O. mesaritica* (Orchidaceae): sympatric evolution by pollinator shift. *Bot. J. Linn. Soc.* 159: 583-598.
- SCHLÜTER, P.M., RUAS, P.M., KOHL, G., RUAS, C.F., STUESSY, T.F. & PAULUS, H.F. 2007.- Reproductive isolation in the *Ophrys omegaiifera* complex (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.*: 267: 105-119.
- SNOGERUP, S. & SNOGERUP, B. 1987.- Repeated floristical observations on islets in the Aegean. *Pl. Syst. Evol.* 155: 143-164.
- STRID, A. 1996.- Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 (B Suppl.): 279 -289.
- SUNDERMANN, H. & TAUBENHEIM, G. 1981.- Die Verbreitung der Orchideen in der Türkei II/1. Ein Beitrag zur "Flora of Turkey" 2. Die Gattung *Serapias* L. (2. Teil) *Orchidee* 32: 214-219.
- TAYLOR, M. 2005.- Illustrated checklist. Orchids of Chios, Inouses & Psara: 99p. Pelineo Editions, Chios.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1718.- Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roi, contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la Mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie Mineure. Amsterdam, 2 vol. 1: 188p; 2: 208+16p.
- TRIANSTIS, K.A. & MYLONAS, M. 2009.- Greek Islands, Biology: 388-392 in GILLESPIE, R. & CLAGUE, D. [eds] - Encyclopedia of islands: xxxii+1.074p + 2 maps h.t. Encyclopedia of the Natural World 2, University of California Press, Berkeley, California.
- TUTIN, T.G., BURGESS, N.A., CHATER, A.O., EDMONDSON, J.R., HEYWOOD, V.H., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., assisted by AKEROYD, J.R. & NEWTON, M.E. 1993.- Flora Europaea, edit. 2. vol. 1: xLvi+581p. Cambridge Univ. Press., Cambridge, London, New York, Melbourne.
- VÖTH, W. 1981.- Fundorte griechischer Orchideen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Würt.* 13: 1-89.

- WEISS, E. 1869.- Beiträge zur Flora von Griechenland und Creta. *Ver. Zool. Bot. Ges. Wien* 19: 37-54; 741-758.
- WELLENREUTHER, M., RUNEMARK, A., SVENSSON, E.I. & HANSSON, B. 2009.- Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci for the Skyros wall lizard *Podarcis gaigeae* (Squamata: Lacertidae). *Mol. Ecol. Resources* 9: 1005-1008.
- WERNER, F. 1930.- Contribution to the knowledge of the reptiles and amphibians of Greece, especially the Aegean islands. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* n°211: 1-46.
- WILLING, B. & WILLING, E. 1976.- Diskussionsbeitrag zur Orchideenflora Zyperns (2. Teil). *Orchidee* 27: 112-116.
- WOOD, J.J. 1985.- *Orchidaceae*: 1511-1535 in MEIKLE, R.D., Flora of Cyprus: Vol. 2, i-xiii + 833-1969. Bentham-Moxon Trust, London, Royal Botanic Gardens, Kew.

Annexes

Annexe 1. Nomenclature

Ophrys achillis P. DELFORGE **sp. nova**

Descriptio: Herba erecta, satis gracilis, ad 15 cm alta. Flores 2, alabastrum 1, pro grege Ophrydis attaviriae submedii. Sepalia lateralia viridia 11 mm longa (in exsiccato). Petala oblonga, 6 mm longa. Labellum 11 × 7 mm (desiccatum), cuneiforme sulcatumque ad basin, subhorizontaliter, longitudinaliter paulum convexum, transverse satis valde convexum, trilobatum, badium, pilositate fusca satis rara, marginibus anguste rubiginosis irregulariter glabrisque, lobo mediano magno, emarginato. Macula basalis, brevis, loborum lateralium sinua non attingens, pulla, in centro marmorata, subglabra, divisa, cum labelli pilositate in mediano sulco, in parte distale late caesio cincta, litteram «O» formans.

Holotypus (hic designatus): Graecia, insula Scyros, Aspous (UTM: 35SKD8805), alt. s.m. 20 m, 5.III.2011. Leg. P. DELFORGE. In Herb. P. Delforge sub n° 11101.

Icones: pl. 3, p. 201.

Étymologie: *achillis*: d'Achille (*Achilles*, *-is*). Espèce dédiée au héros homérique Achille, fils de Thétis et de Pélée, le plus puissant guerrier grec de la guerre de Troie, qui, sur les conseils de sa mère, séjourna à Skyros, déguisé en femme, dans le gynécée du roi Lycomède.

Ophrys scyria P. DELFORGE & C. ONCKELINX **sp. nova**

Descriptio: Herba erecta, satis gracilis, ad 10 cm alta (17 cm alta in statu vivo). Flores 3, pro grege Ophrydis omegaiferae medii. Sepalia lateralia viridia 13 mm longa (in exsiccato). Petala oblonga, 7 mm longa. Labellum 12 × 8,5 mm (desiccatum), brunneum, sulcatum ad basin. Macula basalis, fusca, subglabra, indivisa, in parte distale late caeruleo cincta, litteram «O» formans. Cavitas stigmatica transversalis, 3,6 mm lata et 1,9 mm alta. O. omegaiferae affinis sed labellum sulcatum ad basin et cavitas stigmatica magis latior quam alta.

Holotypus (hic designatus): Graecia, insula Scyros, prope Ormos Gyrismata. 5-10 m (UTM: 35SKD8912), alt. s.m. 10 m, 21.III.2011. Leg. P. DELFORGE. In Herb. P. Delforge sub n° 11107.

Icones: pl. 5, p. 211.

Étymologie: *scyrius*, *-a*, *-um*: de [l'île de] de Skyros (orthographié Scyros en latin classique et parfois en français également).

Annexe 2. Observations par espèce

1. *Anacamptis pyramidalis* (*An. pyra*)
Sites: 42, 45, 59, 64.
2. *Dactylorhiza romana* (*Da. roma*)
Sites: 7, 8, 9, 10, 13, 15, 16, 18, 31, 49.

3. *Limodorum abortivum* (Li. abor)
Sites: 7, 8, 11.
4. *Neotinea lactea* (Ne. lact)
Sites: 26, 33.
5. *Neotinea maculata* (Ne. macul)
Sites: 7, 8, 11, 31, 44, 50, 51.
6. *Ophrys achillis* (Op. achi)
Sites: 31, 59, 64, 66.
7. *Ophrys bombyliflora* (Op. bomb)
Sites: 23, 26, 31, 33, 34, 38, 39, 42, 43, 47, 56, 58, 59, 61, 63, 64, 65.
8. *Ophrys* cf. *ceto* (Op. cf. ceto)
Site: 31.
9. *Ophrys creutzburgii* (Op. creu)
Sites: 31, 44.
10. *Ophrys iricolor* (Op. iric)
Sites: 2, 5, 23, 24, 29, 40, 43, 52, 53, 56, 57.
11. *Ophrys israelitica* (Op. isra)
Sites: 31, 43.
12. *Ophrys lycomedis* (Op. lyco)
Sites: 12, 19, 20, 37, 43.
13. *Ophrys mammosa* (Op. mamm)
Sites: 8, 9.
14. *Ophrys* cf. *mesaritica* (Op. cf. mesa)
Site: 43.
15. *Ophrys* cf. *minutula* (Op. cf. minu)
Site: 31.
16. *Ophrys omegaiifera* (Op. omeg)
Sites: 13, 18, 31, 43, 44.
17. *Ophrys parosica* (Op. paro)
Site: 43.
18. *Ophrys phryganae* (Op. phry)
Sites: 23, 27, 39, 61, 65.
19. *Ophrys polycratis* (Op. poly)
Sites: 11, 31.
20. *Ophrys scyria* (Op. scyr)
Sites: 45, 66.
21. *Ophrys* cf. *sepioides* (Op. cf. sepi)
Sites: 19, 55.
22. *Ophrys sicula* (Op. sicu)
Sites: 1, 2, 5, 6, 13, 17, 18, 22, 30, 32, 33, 36, 38, 41, 42, 44, 45, 46, 53, 54, 56, 59, 61, 62, 64, 65, 66, 67, 68.
23. *Ophrys sitiaca* (Op. siti)
Sites: 28, 44, 59.
24. *Ophrys villosa* (Op. vill)
Sites: 1, 2, 3, 4, 12, 17, 19, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 33, 38, 39, 48, 58, 59, 60, 63, 64.
25. *Orchis quadripunctata* (Or. quad)
Sites: 14, 21.

26. *Serapias lingua* (*Se. ling*)
Sites: 58, 59, 64.
27. *Serapias parviflora* (*Se. parv*)
Site: 58.
28. *Spiranthes spiralis* (*Sp. spir*)
Sites: 31, 34, 35, 47.
29. *Vermeulenia papilionacea* (*Ve. papi*)
Site: 31.

Hybrides

1. *Ophrys achillis* × *O. omegaifera*
Site: 31.
2. *Ophrys bombyliflora* × *O. leochroma*
BURRI (in litt.), carré KD8802, Kalamitsa, 23.IV.2003.
2. *Ophrys ferrum-equinum* × *O. manniosa*
BURRI (in litt.), carré KD8609, Olympos, 24.IV.2003.
4. *Serapias lingua* × *S. parviflora* ?
BURRI (in litt.), carré KD8802, Kalamitsa, 29.IV.2003.

Annexe 3. Liste des sites

Les sites prospectés sont classés par coordonnées UTM (Universal Transverse Mercator), employées dans les travaux de cartographie et de répartition des plantes européennes, notamment dans le cadre du projet OPTIMA. Les coordonnées des sites ont été déterminées sur le terrain à l'aide d'un GPS réglé sur la norme UTM_{WGS84}. La localisation des sites se fait par référence aux coordonnées kilométriques du carré UTM_{WGS84} de 100 km × 100 km dans la zone 35S [les deux lettres définissent le carré de 100 km × 100 km, les deux premiers chiffres indiquent la longitude dans le carré, les deux derniers la latitude]. Le cas échéant, les distances sont données en ligne droite depuis le centre des localités utilisées comme repères. Pour chaque site, la mention de l'altitude est suivie d'une brève description du milieu, de la date de l'observation et de l'énumération des espèces d'Orchidées observées.

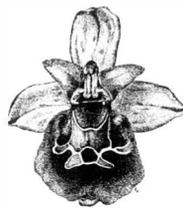
1. KC8896 Flanc S du Koukouvagia. 90 m. Sur marbre et terra rossa, chênaie pâturée à *Quercus coccifera* avec *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum* et *Fritillaria ehrhartii*. 19.III.2011: *Op. sicu*, *Op. vill*.
2. KC8899 0,4 km SE Pigi Niphy (Agh. Triada). 80-90 m. Sur marbre, phrygana très pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Calicotome villosa*, *Euphorbia dendroides*, *Quercus coccifera*. 19.III.2011: *Op. iric*, *Op. sicu*, *Op. vill*.
3. KC8996 Flanc S du Koukouvagia. 80 m. Sur marbre et terra rossa, chênaie pâturée à *Quercus coccifera* avec *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum* et *Fritillaria ehrhartii*. 19.III.2011: *Op. vill*.
4. KC8997/8 Voukolina. 60 m. Chênaie surpâturée à *Quercus coccifera* avec *Calicotome villosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 19.III.2011: *Op. vill*.
5. KC8999 0,4 km SSE Pigi Niphy (Agh. Triada). 40-60 m. Phrygana très pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Calicotome villosa*, *Quercus coccifera*. 19.III.2011: *Op. iric*, *Op. sicu*.
6. KD7909 0,9 km SO Atsitsa. 5 m. À environ 50 m du rivage, sur colluvions caillouteuses, jeune pinède à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea* et phrygana moussue à *Sarcopoterium spinosum*. 13.III.2011: *Op. sicu*.

7. KD8008 2 km S Atsitsa. 40 m. Pinède claire à *Pinus halepensis*, par places débroussaillée, avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*. 26.III.2011: *Da. roma, Li. abor, Ne. macu*.
8. KD8008 2,3 km SSE Atsitsa. 40 m. À la limite de la zone incendiée en 2007, pinède claire à *Pinus halepensis* avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 26.III.2011: *Da. roma, Li. abor, Ne. macu, Op. mamm*.
9. KD8008 NO Klouthros. 80 m. À la limite de la zone incendiée en 2007, en lisière de pinède claire à *Pinus halepensis* avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*, terrasses de cultures récemment labourées et clôturées. 26.III.2011: *Da. roma, Op. mamm*.
10. KD8008 Piémont septentrional du Thalia, 0,5 km E Agh. Konstantinos kai Eleni. 60 m. Pinède calcicole à *Pinus halepensis* incendiée en 2007, recolonisée par broussailles à *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Prasium majus*, *Quercus coccifera*. 2 & 13.III.2011: *Da. roma*.
11. KD8009 2,2 km S Atsitsa. 35 m. Pinède à *Pinus halepensis* claire, par places débroussaillée, avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*. 26.III.2011: *Li. abor, Ne. macu, Op. poly*.
12. KD8009 Piémont occidental du Skopoi. 40 m. Pinède calcicole à *Pinus halepensis* incendiée en 2007, recolonisée par broussailles à *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Prasium majus*, *Quercus coccifera*. 2 & 13.III.2011: *Op. lyco, Op. vill*.
13. KD8010 0,6 km ENE Atsitsa. 100 m. Sur marbre affleurant, pinède incendiée, surpâturée à *Pinus halepensis* avec *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 13.III.2011: *Da roma, Op. omeg, Op. sicu*.
14. KD8105 1 km ESE Agh. Fokas. 120 m. Sur marbre, dans la zone incendiée en 2007, régénération de broussailles à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*. 26.III.2011: *Or. quad*.
15. KD8108 1,7 km SSE Atsitsa. 140 m. Sur marbre et terra rossa, pinède à *Pinus halepensis* incendiée en 2007 en cours de régénération avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*. 22.III.2011: *Da. roma*.
16. KD8109 1,8 km SSE Atsitsa. 130 m. Sur marbre et terra rossa, pinède à *Pinus halepensis* incendiée en 2007 en cours de régénération avec *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*. 22.III.2011: *Da. roma*.
17. KD8109 Flanc NE du Skopoi. 180 m. Sur marbre affleurant, pinède incendiée à *Pinus halepensis* avec *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, ainsi que *Fritillaria euboica*, *Ornithogalum pedicellare*. 13.III.2011: *Op. sicu, Op. vill*.
18. KD8110 0,65 km ENE Atsitsa. 100 m. Sur marbre affleurant, pinède incendiée, supâturée à *Pinus halepensis* avec *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 13.III.2011: *Da roma, Op. omeg, Op. sicu*.
19. KD8204 Miselia. 230 m. Sur affleurements et cailloutis de marbre, juniperaie pâturée à *Juniperus phoenicea* avec *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera* ainsi que *Anemone coronaria* et *Fritillaria obliqua*. 23.III.2011: *Op. lyco, Op. cf. sepi [ros], Op. vill*.
20. KD8205 0,6 km NO-NNO Agh. Panteliemon. 240 m. Pinède à *Pinus halepensis* débroussaillée avec quelques *Pistacia lentiscus*. 26.III.2011: *Op. lyco*.
21. KD8205 1,1 km ESE Agh. Fokas. 130 m. Sur marbre, dans la zone incendiée en 2007, régénération de broussailles à *Pinus halepensis* avec *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*. 26.III.2011: *Or. quad*.
22. KD8209 Flanc NE du Skopoi. 170 m. Sur marbre affleurant, pinède incendiée à *Pinus halepensis* avec *Cistus salvifolius*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, ainsi que *Fritillaria euboica*, *Ornithogalum pedicellare*. 13.III.2011: *Op. sicu, Op. vill*.

23. KD8213 0,3-0,5 km NNO Panaghia (Aptoumenes). 40-50 m. Sur schistes calcari-fères, buissons de *Juniperus phoenicea* et phrygana moussue, herbeuse et claire à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone coronaria* abondant. 6, 11 & 18.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. phry*, *Op. vill*.
24. KD8213 0,4 km O-ONO Panaghia (Aptoumenes). 40 m. Pinède à *Pinus halepensis* avec broussailles denses à *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*. 18.III.2011: *Op. iric*, *Op. vill*.
25. KD8213 0,4 km OSO Panaghia (Aptoumenes). 30 m. Lisière de broussailles denses à *Pistacia lentiscus*. 6.III.2011: *Op. vill*.
26. KD8213 0,7-0,8 km SE portail d'entrée de l'aéroport militaire. 20 m. Sur calcaire, phrygana moussue et herbeuse à *Euphorbia acanthothammos*, *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone coronaria*. 6 & 18.III.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*.
27. KD8213 Flanc nord du Pyrgionas. 40 m. Lisière de pinède à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea* et phrygana surpâturée à *Sarcopoterium spinosum* avec *Anemone coronaria*. 18.III.2011: *Op. phry*, *Op. vill*.
28. KD8214 Anemomylos. 40 m. Sur substrat acidocline, phrygana à *Sarcopoterium spinosum* en lisière de pinède à *Pinus halepensis*. 2.III.2011: *Op. siti*, *Op. vill*.
29. KD8304 0,3 km ONO Agh. Panteleimon (Miselia). 230 m. Sur affleurements et cailloutis de marbre, pinède claire à *Pinus halepensis*. 23.III.2011: *Op. iric*, *Op. vill*.
30. KD8304 Agh. Panteleimon (Miselia). 260 m. Sur affleurements et cailloutis de marbre, le long du chemin d'accès au naos, juniperaie pâturée à *Juniperus phoenicea* avec *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera* ainsi que *Anemone coronaria* et *Fritillaria obliqua*. 23.III.2011: *Op. sicu*.
31. KD8308 3 km ESE Atsitsa. 200-210 m. Pinède à *Pinus halepensis* claire, en partie incendiée, ainsi que cistaie claire et broussailles à *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*. 12, 16, 22 & 25.III.2011: *Da. roma*, *Ne. macu*, *Op. achi*, *Op. bomb*, *Op. cf. ceto* [ros], *Op. creu*, *Op. isa*, *Op. cf. minu* [ros], *Op. omeg*, *Op. poly*, *Op. achi* × *Op. omeg*, *Sp. spir* [ros], *Ve. papi*.
32. KD8313 0,8 km NE Agh. Nicholaos. 20-30 m. Phrygana surpâturée et nitrifiée à *Sarcopoterium spinosum* avec *Asphodelus microcarpus*, *Echium vulgare*, *Ornithogalum pedicellare*. 18.III.2011: *Op. sicu*.
33. KD8313/4 0,5 km OSO Agh. Panteleimon. 20-30 m. Phrygana à *Euphorbia acanthothammos*, *Sarcopoterium spinosum*, pâturée par des chevaux. 18.III.2011: *Ne. lact*, *Op. bomb*, *Op. sicu*, *Op. vill*.
34. KD8403 0,5 km SO Limani Pefko. 60 m. Garrigue surpâturée à *Calicotome villosa*, *Erica manipuliflora*, *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Pinus halepensis*. 14.III.2011: *Op. bomb*, *Sp. spir* [ros].
35. KD8404 0,5 km NO Limani Pefko. 80 m. Sur argiles et schistes, matorral à *Juniperus phoenicea* avec *Pinus halepensis* et phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec *Pistacia lentiscus*. 14.III.2011: *Sp. spir* [ros].
36. KD8411 0,3 km NO-ONO Panaghia Lymbiani. 280 m. Sur affleurements de marbre, pinède claire à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 24.III.2011: *Op. sicu*.
37. KD8411 0,5 km NO Panaghia Lymbiani. 250 m. Sur affleurements de marbre, juniperaie pâturée à *Juniperus phoenicea* avec *Phlomis fruticosa*, *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus*. 24.III.2011: *Op. lyco*.
38. KD8413 0,4 km NO Panaghia. 40 m. Phrygana surpâturée et nitrifiée à *Sarcopoterium spinosum* avec *Asphodelus microcarpus*, *Echium vulgare*, *Ornithogalum pedicellare*. 18.III.2011: *Op. bomb*, *Op. sicu*, *Op. vill*.

39. KD8413 0,8 km O Agh. Marina. 40 m. Phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Pistacia lentiscus*. 6 & 18.III.2011: *Op. bomb*, *Op. leoc*, *Op. phry*.
40. KD8414 0,7 km E-ESE Agh. Panteliemon. 40 m. Phrygana surpâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec quelques *Juniperus phoenicea*. 11.III.2011: *Op. iric*.
41. KD8415 S, O et SO du site néolithique de Trachy. 10-20 m. Broussailles pâturées à *Sarcopoterium spinosum*, *Pistacia lentiscus*. 11.III.2011: *Op. sicu*.
42. KD8508 0,3-0,4 km O Agh. Nicholaos (Olympos). 240 m. Sur affleurements de schistes et de marbres avec suintements, buissons de *Nerium oleander* et phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* dans clairière de pinède à *Pinus halepensis*. 25.III.2011: *An. pyra*, *Op. bomb*, *Op. sicu*.
43. KD8508/9 0,6 km O Agh. Nicholaos (Olympos). 260 m. Juniperaie claire, herbeuse, à *Juniperus phoenicea* avec quelques *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus* et phrygana herbeuse à *Sarcopoterium spinosum*; site en majeure partie pâturé le 25.III. 15, 20 & 25.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. isra*, *Op. lyco*, *Op. cf. mesa*, *Op. omeg*, *Op. paro*.
44. KD8509 0,35 km O Agh. Georgios (Olympos). 260 m. Pinède claire, herbeuse, à *Pinus halepensis* avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 15.III.2011: *Ne. macu*, *Op. creu*, *Op. omeg*, *Op. sicu*, *Op. siti*.
45. KD8509 SO Agh. Nicholaos (Olympos). 240 m. Pinède à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*. 25.III.2011: *An. pyra*, *Op. sicu*, *Op. scyr*.
46. KD8510/1 O Panaghia Lymbiani. 300 m. Sur affleurements de marbre, pinède claire à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*. 24.III.2011: *Op. sicu*.
47. KD8601 0,2 km S Limani Linaria. 40 m. Phrygana pâturée à *Erica manipuliflora*, *Pistacia lentiscus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*. 4 & 20.III.2011: *Op. bomb*, *Sp. spir* [ros].
48. KD8603 0,5 km NNE Acherounes. 20 m. Olivaie moussue avec *Sarcopoterium spinosum*. 4.III.2011: *Op. vill*.
49. KD8604 Flanc NO du Monis Kambos. 50 m. Sur schistes, broussailles à *Calicotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Spartium junceum*. 4.III.2011: *Da. roma*.
50. KD8608 0,4 km S Agh. Ioannis (Olympos). 100 m. Vieille pinède à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*. 15.III.2011: *Ne. macu*.
51. KD8608/9 Agh. Nicholaos. 240 m. Pinède à *Pinus halepensis* avec *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*. 15.III.2011: *Ne. macu*.
52. KD8612 0,5 km S Agh. Efstratos. 20 m. Sur dépôts néogènes sableux, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Calicotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Thymelea tartouraira*. 24.III.2011: *Op. iric*.
53. KD8613 0,05 km N Agh. Efstratos. 10 m. Sur dépôts néogènes sableux, phrygana à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Calicotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Thymelea tartouraira*. 24.III.2011: *Op. iric*, *Op. sicu*.
54. KD8704 0,3 km O Agh. Nicholaos. 10 m. Talus entre route et olivaie avec *Phlomis fruticosa*. 4 & 27.III.2011: *Op. sicu*.
55. KD8708 0,3 km NNO Agh. Ioannis (Atsipolis). 80 m. Pinède claire à *Pinus halepensis* avec garrigue à *Thymus capitatus*. 15.III.2011: *Op. cf. sepi* [ros].
56. KD8800 0,7 km NNO Agriomelissa. 5-10 m. Phrygana surpâturée, par place labourée ou incendiée, à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone coronaria* et *Asphodelus microcarpus* abondants. 10 & 19.III.2011: *Op. bomb*, *Op. iric*, *Op. sicu*.

57. KD8800 0,7 km OSO Agh. Mamas (Xylio). 20 m. Sur marbre, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone coronaria*, *Calicotome villosa*. 3 & 13.III.2011: *Op. iric* (tout est brouté le 13.III).
58. KD8802 0,5 km S Kalakri. 1-3 m. Jonçaille à *Juncus acutus* et pelouse à *Narcissus tazetta*, par places submergée, bordée d'une phrygana herbeuse à *Sarcopoterium spinosum*. 5, 14 & 27.III.2011: *Op. bomb*, *Op. vill*, *Se. ling*, *Se. parv*.
59. KD8805 0,15 km E Agh. Ioannis (Aspous). 20-40 m. Pente terreuse sur schistes avec suintements, pâturée à partir de la mi-mars, avec phrygana herbeuse à *Sarcopoterium spinosum*. 5, 14 & 23.III.2011: *An. pyra*, *Op. achi*, *Op. bomb*, *Op. sicu*, *Op. siti*, *Op. vill*, *Se. ling*.
60. KD8806 Ormos Aspous; chemin vers l'hôtel Dioni. 10 m. Sur talus de schistes, broussailles à *Pistacia lentiscus*, *Sarcopoterium spinosum*, *Quercus coccifera*. 5.III.2011: *Op. vill*.
61. KD8811 NO Ormos Gyrismata. 30-40 m. Sur dépôts néogènes, phrygana à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*, *Thymelea tartonraira*. 21.III.2011: *Op. bomb*, *Op. phry*, *Op. sicu*.
62. KD8900 0,2 km NNE Pigi Niphy (Agh. Triada). 70 m. Sur dépôts quaternaires sableux, Phrygana surpâturée à *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus* avec *Anemone coronaria*. 10.III.2011: *Op. sicu*.
63. KD8904 0,2 km E Agh. Ioannis vers Achilli. 30-35 m. Pente terreuse sur schistes avec suintements, pâturée, avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum* avec quelques *Pistacia lentiscus*. 5 & 27.III.2011: *Op. bomb*, *Op. vill*.
64. KD8905 0,1 km E Agh. Ioannis (Aspous). 20-30 m. Pente terreuse sur schistes avec suintements, pâturée à partir de la mi-mars, avec phrygana à *Sarcopoterium spinosum*. 5, 14 & 23.III.2011: *An. pyra*, *Op. achi*, *Op. bomb*, *Op. sicu*, *Op. vill*, *Se. ling*.
65. KD8911/2 NO Ormos Gyrismata. 20-30 m. Sur dépôts néogènes, phrygana à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*, *Thymelea tartonraira*. 21.III.2011: *Op. bomb*, *Op. phry*, *Op. sicu*.
66. KD8912 NO Ormos Gyrismata. 5-10 m. Sur dépôts néogènes, phrygana à *Astragalus* sp., *Sarcopoterium spinosum*, *Thymus capitatus*, *Thymelea tartonraira*; la majeure partie du site a été récemment labourée; ne subsiste que la végétation dans des rigoles et sur des talus non accessibles à la charrue. 5 & 21.III.2011: *Op. achi*, *Op. scyr*, *Op. sicu*.
67. KD9004 0,5 km ENE Achilli. 170 m. Sur schistes, phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*. 14.III.2011: *Op. sicu*.
68. KD9005 Ormos Agnos. 30 m. Phrygana pâturée à *Sarcopoterium spinosum*. 14.III.2011: *Op. sicu*.



Les *Ophrys* de Joseph Pitton de Tournefort

par Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN(*)

Abstract. DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - *Joseph Pitton de Tournefort's Ophrys*. The voyage in the Greek archipelago and Anatolia undertaken in 1700-1702 by the French botanist and physician Joseph Pitton DE TOURNEFORT, the artist Claude AUBRIET and the German physician André DE GUNDELSHEIMER, commissioned by the king of France Louis XIV, was one of the first great scientific expeditions which built in Western European culture a vision of the natural wonders of the world. Six species of *Ophrys* were described on the basis of material gathered by the expedition, five of them, *Ophrys iricolor*, *O. villosa*, *O. umbilicata*, *O. ferrum-equinum*, *O. mammosa*, by René-Louiche DESFONTAINES, the sixth, *O. episcopalis*, by Jean-Louis Marie POIRET. All six had been succinctly characterised in the pre-Linnaean *Corollarium institutionum rei herbariae* of TOURNEFORT (1703). There has been a widespread impression that the descriptions of DESFONTAINES (1807) and POIRET (1816) were based on specimens once preserved in Tournefort's herbaria and now lost. We show that it is not the case. The holotypes of the species described by DESFONTAINES are vélin paintings by AUBRIET, copied from his own field drawings, and included in the former collection of 'Vélins du Roy', now 'Vélins du Muséum'. They are in no way lost. The holotype of *O. episcopalis* is a reproduction, published in the in-8° edition of TOURNEFORT's 'Relation d'un Voyage du Levant' (TOURNEFORT 1717c), of an engraving by Jean-Baptiste BOYER D'EGUILLES, also based on a field drawing by AUBRIET, a drawing that was separately reproduced by AUBRIET on a vélin. The type locality of *O. episcopalis*, near Chania, Crete, on May 12, 1700, is well known because it is fully discussed in TOURNEFORT's 'Relation d'un Voyage du Levant'. The type localities of the other species are unknown since their encounter is never mentioned by TOURNEFORT. We show, through an analysis of TOURNEFORT's trip account and a consideration of the flowering time of the species concerned, as well as of the climatic conditions at the time of the trip, that the most likely locality is the Aegean coast of Anatolia between Smyrna and Kuşadası in March-April 1702, and the next most likely one the eastern part of Samos in March 1702. Also possible, but less likely, is Chios, in the first half of March 1701. We evoke the nomenclatural consequences of this localisation. No ambiguity exists for *O. iricolor*, *O. umbilicata* and *O. ferrum-equinum* and the current application of the binomes is certainly correct. For *O. villosa* and *O. mammosa* it is desirable to arbitrarily fix the type locality, preferably to Aegean Anatolia, and to select epitypes so as to firmly attach *O. mammosa* to its present usage and to restrict *O. villosa* to the species pollinated by *Eucera nigrilabis nefitarsis*, thus durably protecting the current use of *O. herae*, *O. leochroma* and *O. korae*. Thus defined, *O. villosa* DESFONTAINES is a plant mostly characteristic of continental Greece and Anatolia, with their near-shore islands. We reiterate our reasons for not considering it as conspecific with *O. tenthredinifera* and for regarding *O. villosa*, *O. dictynnae*, *O. leochroma*, *O. ulyssea* and *O. korae*, as well as a few as yet unnamed species, as forming a monophyletic eastern subgroup within the *O. tenthredinifera* group.

(*) Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique
Section de Biologie de la Conservation
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
E-mail: j.a.p.devillers.terschuren@skynet.be

Manuscrit déposé le 28.VIII.2013, accepté le 25.X.2013.

Key Words: Orchidaceae, *Ophrys*, *O. iricolor*, *O. villosa*, *O. dictynnae*, *O. leochroma*, *O. ulyssaea*, *O. korae*, *O. tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, *O. tenthredinifera*, *O. episcopalis*, *O. umbilicata*, *O. ferrum-equinum*, *O. mammosa*, *Eucera nigrilabis rufitarsis*, *E. dimidiata*, *E. kullenbergi*, *E. albofasciata*, *E. bidentata*, holotypes, Vélins du Muséum, Joseph Pitton DE TOURNEFORT, Claude AUBRIET, René-Louiche DESFONTAINES, Jean-Louis Marie POIRET, Jean-Baptiste BOYER D'EGUILLES, Louis Phélypeaux DE PONTCHARTRAIN, Greek archipelago, Anatolia, Smyrna, Kuşadası, Samos, Chios, Crete, phenology, climate change, little ice age, Maunder minimum.

Introduction

L'expédition au Proche-Orient que mena de 1700 à 1702, par ordre du Roi Soleil, Joseph Pitton DE TOURNEFORT est l'un des premiers grands voyages naturalistes qui ont, au XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles, ouvert l'imagination des cultures européennes et façonné leur vision du monde. Il reste l'un des plus complets et des plus attachants, parce qu'en TOURNEFORT le roi avait trouvé un homme de qualités exceptionnelles. Ce type de mission avait été conçu par Louis Phélypeaux DE PONTCHARTRAIN, qui avait proposé à Louis XIV d'envoyer en prospection des personnes «capables de faire des observations sur l'histoire naturelle, la géographie ancienne et moderne, le commerce, la religion et les mœurs des peuples», bref des naturalistes-humanistes. TOURNEFORT était et reste le modèle de ces observateurs de génie. Il venait d'être nommé (28 janvier 1699) pensionnaire botaniste de l'Académie Royale des Sciences, il était docteur de la Faculté de Médecine de Paris depuis le 7 décembre 1696, et avait déjà un long passé de botaniste de terrain et de systématicien perspicace.

La lecture des deux volumes de la 'Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roy: contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie mineure' (TOURNEFORT 1717A, B, 1718), rédigés sous forme de lettres à PONTCHARTRAIN, apporte, outre le plaisir que procurent la vivacité du ton, la précision des descriptions, la couleur des évocations, l'intelligence des interprétations, le souci de la documentation, une mine d'informations factuelles dans les domaines les plus divers. L'étudiant de la mégafaune y trouve le seul témoignage sur les visites régulières et craintes que faisait le Tigre dans une île grecque, Samos, ce qui indique à tout le moins que ce notoire très bon nageur était encore bien représenté sur la côte anatolienne à l'aube du XVIII^{ème} siècle, comme le socio-historien y lit une description des mentalités et des mœurs contemporaines des populations grecques de l'archipel vues à travers une optique de naturaliste, sans préjugé, ni souci du politiquement correct (qui, heureusement, n'avait peut-être pas encore été inventé).

TOURNEFORT était avant tout un botaniste. Ses descriptions de la végétation, de la beauté de la flore, ses réflexions écologiques, sont éminemment parlantes et pertinentes. Il émaille son récit d'observations de plantes, soit d'espèces qu'il connaissait avant son voyage, et dont il regrette ici et là la présence "banale", trop prépondérante, soit des espèces nouvelles, objet de son voyage, qu'il décrit en détail. Il ne peut évidemment pas évoquer, dans

un récit qu'il destine au grand public et qu'il veut garder alerte, chacune des 1.356 plantes nouvelles qu'il a trouvées au cours de son périple. La plupart des orchidées qu'il a répertoriées font malheureusement partie des plantes qu'il ne mentionne pas dans sa narration. Or, pour l'orchidologue une information sur les lieux et dates d'observation revêtirait une signification particulière. Le voyage de TOURNEFORT a été l'une des premières découvertes de la flore si riche de l'Égée et la typification de six espèces d'*Ophrys* particulièrement emblématiques, souvent éponymes ou quasi-éponymes de ce que l'on sait aujourd'hui être des groupes entiers, repose sur du matériel qui trouve son origine dans son voyage. L'établissement exact de l'identité de ce matériel est donc essentiel à la stabilité de la nomenclature et l'est de plus en plus au fur et à mesure que le progrès des techniques d'observation et des approches d'interprétation confirme et précise la diversité interne des groupes auxquels appartiennent les plantes de TOURNEFORT.

Beaucoup avant nous ont été conscients de ce problème et ont tenté d'en résoudre les énigmes dans divers cas particuliers. Le but de cette note est de faire une synthèse de leurs travaux, de les examiner à la lumière des détails du voyage et de proposer, faute de preuves, la solution la plus plausible et parcimonieuse.

Les espèces

Six espèces d'*Ophrys* sont décrites sur la base de matériel obtenu par TOURNEFORT: *O. iricolor*, *O. villosa*, *O. episcopalis*, *O. umbilicata*, *O. ferrum-equinum* et *O. mammosa*. Elles sont toutes les six répertoriées dans le 'Corollaire' de TOURNEFORT (TOURNEFORT 1703: 30), dont il faut rappeler qu'il constitue une liste des espèces nouvelles qu'il a observées au cours de son voyage, espèces qui doivent être ajoutées aux espèces déjà connues avant ce voyage et qui font elles l'objet des 'Institutiones' (TOURNEFORT 1700). Les six espèces du voyage en Orient y sont notées comme suit:

1. *Orchis Cretica*, maxima, flore Pallii Episcopalis forma,
2. *Orchis Orientalis*, fucum referens, flore maximo, scuto azureo,
3. *Orchis Orientalis*, fucum referens, flore parvo, villosissimo, scuto azureo,
4. *Orchis Orientalis*, fucum referens, flore mammoso,
5. *Orchis Orientalis*, fucum referens, flore parvo, umbilicato,
6. *Orchis Orientalis*, calyptrâ purpureâ, petalo inferiori atro-purpurascente, scuto ferri equini formâ.

Les polynômes inclus dans le 'Corollaire' sont des diagnoses succinctes. Ils comprennent une affiliation générique, une indication géographique, presque toujours présente, et un choix de caractères diagnostiques. L'indication géographique contient sans doute, comme presque toujours jusqu'à une période très récente, une certaine ambiguïté. Elle indique certainement l'endroit où l'auteur a trouvé la plante mais peut aussi être étendue à une aire de distribution connue ou supposée. Un examen de l'ensemble du

‘Corollaire’ montre qu’environ 15 épithètes géographiques sont utilisées pour caractériser les plantes du voyage au Levant. Les deux plus fréquentes sont celles qui sont utilisées pour les *Ophrys* ci-dessus, “*Orientalis*” et “*Creticus*”. Les autres épithètes régulièrement répétées sont “*Græcus*”, fréquente, “*Samius*” et “*Chius*”, un peu plus rares, et “*Constantinopolitanus*”. Apparaissent très rarement, “*Lesbius*”, “*Delius*”, “*Patmius*”, “*Ponticus*”, enfin, une seule fois, “*Ephesia*”, “*Smyrnæum*”, “*Montis Olympi*”, “*Bithynicus*” et “*Thracicus*”. La plupart de ces expressions sont suffisamment précises. Les exceptions sont “*Græcus*” et “*Orientalis*”. Il semble que TOURNEFORT n’utilise “*Græcus*” que pour des plantes qu’il a trouvées dans l’archipel égéen, peut-être surtout, mais certainement pas uniquement, quant il les a vues dans plus d’une île. “*Orientalis*” est plus difficile. Dans la très grande majorité des cas, l’adjectif est utilisé pour des plantes qu’il a trouvées en Anatolie. Il s’applique probablement aussi à des plantes qu’il a trouvées dans les îles mais dont il a vérifié ou dont il suppose, logiquement, la présence sur le continent. Il ne semble en tout cas pas qu’“*Orientalis*” puisse inclure la Crète. Par exemple, à la page 19 du ‘Corollaire’, il oppose «*Cistus ladanifera, Cretica, flore purpureo*» à «*Cistus ladanifera, Orientalis, flore purpureo majore*», avec, pour ce dernier, la remarque «*Nascitur in Ponto flore longe majore quam in Creta, unde varietas ejus videtur*».

Seule la première des six espèces d’*Ophrys* du ‘Corollaire’ est mentionnée dans le ‘Voyage du Levant’. Elle fait l’objet d’une description détaillée, et d’une relation précise de la découverte dans le volume 1 (TOURNEFORT 1717A: 32-33; 1718: 12). TOURNEFORT y indique à PONTCHARTRAIN que le 12 mai 1701, près du couvent de la Trinité «à une demi-journée de la Canée tout près du cap Mélier», il a observé «plusieurs plantes rares, parmi lesquelles il y a une espèce d’*Orchis* dont la fleur est d’une beauté surprenante». Il illustre son récit par une figure gravée par BOYER D’ECUILLES à partir d’un dessin d’AUBRIET. Les cinq autres espèces ne sont mentionnées nulle part dans le voyage au Levant, une absence confirmée par une lecture et relecture attentive de l’œuvre.

Un grand nombre des espèces du ‘Corollaire’, et parmi elles les 6 espèces d’*Ophrys*, ont été représentées par Claude AUBRIET, dessinateur botanique au Jardin du Roi, déjà auteur des 451 figures au trait qui illustrent les ‘*Éléments de Botanique*’ de TOURNEFORT (1694), et qui deviendra plus tard “peintre du Roy pour la miniature” (CHAUMIÉ 1974; BALIS 1974; ALLORGE 2003: 138). AUBRIET les a dessinées, au cours du voyage, sur de grandes feuilles de papier, d’après les plantes vivantes, sous la direction de TOURNEFORT (CHAUMIÉ 1973, 1974; HARROY 1974; BALIS 1974; HAMONOU 2006). Comme les spécimens d’herbier et les notes de TOURNEFORT, beaucoup de ces dessins ont été envoyés à Paris par lots au cours des deux années de l’expédition (BOINET 1914; CHAUMIÉ 1974; BALIS 1974; LAMY & PELLETIER 2010). Certains d’entre eux, les derniers en tout cas, sont sans doute revenus avec les voyageurs.

Après son retour, AUBRIET a reproduit les dessins, ou la plupart d’entre eux, sur des vélin (CHAUMIÉ 1973) destinés à être incorporés dans la collection de vélin, commencée par Gaston d’Orléans en 1631, devenue Vélin du Roy

avec Louis XIV et Colbert, puis, à la Révolution, Vélins du Muséum, collection riche aujourd'hui de 6.000 vélins (CHAUMIÉ 1974). AUBRIET avait déjà une expérience de ce support, puisqu'il avait, dès le début de sa carrière, contribué à la constitution de cette collection (BALIS 1974; ALLORGE 2003: 138).

Certains des dessins, envoyés pendant le voyage, avaient déjà été reproduits sur vélins sans attendre le retour de l'artiste (CHAUMIÉ 1974; BALIS 1974). Des lettres d'AUBRIET et de TOURNEFORT, datées du 8 et du 10 avril 1701, pendant le séjour à Constantinople, indiquent que FAGON, à qui les envois étaient adressés, s'était plaint de ce que le manque de finition de certains des dessins limitait la possibilité de cet exercice. Les deux voyageurs réagissent vivement et rappellent que les conditions du voyage ne permettent d'achever complètement les dessins que pour quelques plantes pour lesquelles cette finition en présence de la plante fraîche est indispensable. Pour les autres, les plantes sèches et les notes sur la couleur et le port conservées par AUBRIET et TOURNEFORT leur permettront d'achever les dessins à leur retour. On sait en effet que la peinture sur vélin requiert la réalisation préalable d'un dessin complètement achevé et corrigé, accompagné par des essais de couleur, brouillon qui permettra la reproduction par calque, le vélin, étant un support, inventé à Pergame au III^{ème} siècle A.C., qui ne souffre aucune erreur ou correction et exige un long et minutieux travail de peinture (HARROY 1974).

Les vélins et beaucoup des dessins originaux, lesquels ont fait partie des collections de JUSSIEU, sont conservés par la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris. Les vélins y sont gardés sous atmosphère conditionnée, dans des cartons protecteurs. Ils ne peuvent être consultés qu'exceptionnellement, une limitation qui avait été prévue dès la création de la collection (HARROY 1974: XIV).

Les six espèces d'*Ophrys* ont été introduites dans la nomenclature linnéenne un siècle après leur publication dans le 'Corollaire'. Cinq d'entre elles, les cinq dernières dans le 'Corollaire', l'ont été par René-Louiche DESFONTAINES (DESFONTAINES 1807) sous les noms d'*Ophrys iricolor*, *Ophrys villosa*, *Ophrys mammosa*, *Ophrys umbilicata* et *Ophrys ferrum-equinum*. La sixième, la première citée dans le 'Corollaire', l'a été sous le nom d'*Ophrys episcopalis* par Jean-Louis Marie POIRET (1816: 170), qui avait été associé à DESFONTAINES en Afrique du Nord. L'exclusion d'*O. episcopalis* de la publication de DESFONTAINES s'explique aisément par l'objectif que ce dernier indique dans son introduction, celui d'illustrer les espèces du 'Corollaire' qui ne l'avaient pas été par ailleurs. *O. episcopalis* l'avait été dans le 'Voyage du Levant'.

La publication de DESFONTAINES (1807), 'Choix de plantes du Corollaire de Tournefort, publiées d'après son herbier et gravées sur les dessins d'Aubriet', traite de 71 espèces de plantes. Elle comprend pour chaque espèce, un nom latin, un nom français, une description latine très succincte, une citation complète du polynôme du Corollaire de TOURNEFORT (1703), la mention "Vélins du Muséum", une description et souvent une diagnose françaises très détaillées, enfin une figure, reproduction d'un vélin du Muséum. Pour beau-

coup de plantes une localisation géographique est indiquée. Celle-ci correspond en général à l'indication contenue dans le polynôme de TOURNEFORT, parfois précisée, comme par exemple par la mention, pour les plantes auxquelles est attaché l'adjectif "Creticus", d'une région précise de l'île. Pour les plantes notées "Orientalis" dans le 'Corollaire', DESFONTAINES indique Arménie, Cappadoce ou Anatolie, jamais Orient ou Levant. Dans un seul cas, il y a un contraste entre l'expression du 'Corollaire' et celle du 'Choix de Plantes', TOURNEFORT utilisant "Græcus" et DESFONTAINES précisant Chios.

Il existe de la publication de DESFONTAINES deux versions, l'une publiée par fascicules dans les 'Annales du Muséum d'Histoire Naturelle' (DESFONTAINES 1807), l'autre dans un volume publié chez Levrault (DESFONTAINES 1808). Divers exemplaires ont des planches partiellement ou entièrement coloriées à la main.

La description de POIRET (1816: 170) est publiée dans le tome 4 du 'Supplément de l'Encyclopédie méthodique: Botanique' de LAMARCK. Elle comprend un nom latin, un nom français, une description latine très succincte, le polynôme du 'Corollaire' de TOURNEFORT (1703) et une description française qui répète presque exactement celle de TOURNEFORT dans le 'Voyage du Levant' (TOURNEFORT 1717A: 32-33, 1717C: 37-38, 1718: 12), avec comme références, celles des textes du 'Corollaire' et du 'Voyage' ainsi que celle de l'illustration du 'Voyage'.

La question a plusieurs fois été posée de savoir où se trouvent les types des six espèces d'*Ophrys*, supposés être des spécimens prélevés par TOURNEFORT et ramenés au Muséum de Paris. Dans leur magistral 'Die Gattung Ophrys', BAUMANN et KÜNKELE (1986) écrivent (op. cit.: 340, 354, 384) pour *O. ferrum-equinum*, *O. iricolor* et *O. villosa*, «Holotypus: 1702, leg. J.P. TOURNEFORT (P-TO)», et (op. cit.: 360, 386) pour *O. mammosa* et *O. umbilicata* «Holotypus: 1701-1702, leg. J.P. TOURNEFORT (P-TO, versch.)». Ils ne disent rien d'*O. episcopalpis* qu'ils considèrent comme un synonyme de leur «*O. holosericea* subsp. *maxima*». Dans une précédente étude détaillée, qui a rétabli l'identité d'*O. umbilicata*, BAUMANN et KÜNKELE (1981) avaient déjà écrit «Typus: 1701 oder 1702, leg. J.P. DE TOURNEFORT (P, verschollen)».

Nous avons nous-mêmes cherché des spécimens d'*Ophrys* provenant du voyage au Levant dans les herbiers de TOURNEFORT, mais aussi dans ceux de DESFONTAINES, qui aurait pu les avoir incorporés lors de la description et, bien entendu, dans les herbiers généraux du Muséum, sans succès (DEVILLIERS et al. 2003). Très récemment, PAULUS et HIRTH (2012), dans une analyse d'*O. villosa* et de ses alliés, écrivent encore: «DESFONTAINES (1807) beschreibe dieses Taxon nach einem von Pitton de TOURNEFORT gesammelten Exemplar». Or il n'y a aucune raison de penser que des spécimens de ces espèces ont été amenés à Paris, ni que, même s'ils y avaient été amenés, ils aient été vus par DESFONTAINES ou POIRET.

Le voyage au Levant se situe à une époque où l'on hésite encore pour la conservation des plantes entre dessin fidèle et séchage de spécimens (e.g. ALLORGE 2003: 132). TOURNEFORT est un adepte de la méthode du séchage, inventée en 1544 par Luca GHINI (ISELY 1994). Il la recommande vivement, à la rubrique 'Herbier', dans le Dictionnaire qui fait partie des 'Éléments de Botanique' (TOURNEFORT 1694: 547-548; cf. aussi JOLYCLERC 1797). Il semble toutefois qu'il n'y ait eu exclusivement recours dans le cadre de ses explorations du sud de la France que parce qu'il ne voulait pas se charger d'un matériel encombrant, ne faisait pas confiance à ses talents de peintre et ne disposait pas d'un illustrateur (ALLORGE 2003: 132). Il en va évidemment tout autrement du voyage au Levant, pour lequel il est accompagné par le meilleur illustrateur botanique de son temps.

DESFONTAINES (1807, 1808) présente ses descriptions comme un «Choix de plantes du Corollaire des Instituts de Tournefort, publiées d'après son herbier, et gravées sur les dessins originaux d'Aubriet». Toutefois, son introduction commence par «La collection des vélins du Muséum d'Histoire Naturelle [...] renferme un grand nombre de dessins de plantes d'Orient, de la main d'Aubriet...» (DESFONTAINES 1808: 1), indiquant clairement que les vélins sont la source principale de sa publication. Plus loin (op. cit.: 2) il écrit «les herbiers de Tournefort, de Vaillant et de M. de Jussieu où se trouvent des exemplaires de presque toutes les plantes que je publie ...» et (loc. cit.) «M. de Jussieu m'a communiqué avec sa bienveillance accoutumée des manuscrits de Tournefort qu'il possède, où j'ai trouvé des notes et des renseignements utiles au travail que j'ai entrepris», puis encore, (loc. cit.) «les dessins d'Aubriet, faits sous les yeux de Tournefort, d'après des individus vivants, sont très-exacts et laissent peu de choses à désirer».

Dans les descriptions des 71 espèces, les vélins sont chaque fois mentionnés comme référence, sur un pied d'égalité avec le 'Corollaire'. En outre, DESFONTAINES cite très souvent des observations sur des spécimens d'herbier qui viennent utilement compléter les détails notés à partir des vélins. Il précise aussi très fréquemment une localité qu'il ne peut avoir tirée que des manuscrits prêtés par JUSSIEU. Dans le cas des 5 espèces qui nous concernent, si les vélins sont bien cités, il n'y a par contre aucune remarque sur des spécimens d'herbier et aucune précision de localité. Rien ne figure dans les descriptions qui ne puisse se voir sur les vélins. Il suffit de lire la description française d'*Ophrys iricolor*, que DESFONTAINES termine par «...caractère très-remarquable, si toutefois le dessin est bien exact» pour se convaincre de ce que DESFONTAINES n'a pas vu de spécimen, mais décrit le dessin d'AUBRIET d'après les vélins. Il n'est pas clair qu'il ait consulté des dessins originaux d'AUBRIET, pourtant probablement en possession de JUSSIEU (BOINET 1914).

En résumé, il n'y a aucune raison de penser que des exsiccata des six *Ophrys* du voyage au Levant aient été ramenés en France. Il ne fait aucun doute que, pour les cinq espèces décrites par DESFONTAINES, les vélins du Muséum sont les holotypes. Ils sont toujours conservés aujourd'hui par la Bibliothèque du Muséum, sous atmosphère contrôlée. Ils ne sont malheureusement pas consultables (M. PIGNAL, in litt.). Des reproductions à basse résolution sont toutefois disponibles en ligne, sur le portail documentaire du Muséum natio-

nal d'Histoire naturelle (mussi.mhn.fr) (Fig. 1) et PAULUS et HIRTH (2012) ont publié une reproduction de meilleure qualité d'une fleur d'*Ophrys villosa*, à partir d'un scan obtenu par Karel KREUTZ (com. pers.). Les planches de DESFONTAINES, qui ne font évidemment pas partie du matériel sur lequel ses descriptions sont basées, puisqu'elles sont publiées en même temps qu'elles, semblent être des reproductions fidèles, en tout cas au niveau du dessin en noir et blanc.

Il est aussi tout à fait certain qu'aucun spécimen d'herbier n'est impliqué dans la description d'*Ophrys episcopalis*. En effet, POIRET a conservé dans les quatre derniers volumes de l'Encyclopédie méthodique: Botanique', ainsi que dans ses 'Suppléments', la convention exposée par LAMARCK (1783) dans l' 'Avertissement du premier volume', à savoir que la marque "v.v." (vue vivante) est placée au bas de la description si l'auteur a vu des plantes vivantes et "v.s." (vue sèche) s'il a vu des spécimens d'herbier. Aucun des deux symboles ne figure dans la description d'*O. episcopalis*. Il est par ailleurs peu probable que POIRET ait consulté le vélin et la description paraît entièrement basée sur la description de TOURNEFORT, faite vraisemblablement d'après la plante vivante, et sur la reproduction du dessin d'AUBRIET qui figure dans la 'Relation d'un Voyage du Levant'. C'est donc cette reproduction, spécifiquement, comme indiqué par POIRET, celle qui figure en regard de la page 37 dans l'édition in-8° (TOURNEFORT 1717C) qui est l'holotype d'*O. episcopalis*. Une reproduction de cet holotype est notamment disponible en ligne sur le site de la Biodiversity Heritage Library (www.biodiversitylibrary.org). Incidemment, il faut noter que POIRET (1816: 163-170) répertorie évidemment aussi nombre d'espèces d'*Ophrys* parmi lesquels les cinq espèces décrites par DESFONTAINES. Pour aucune d'entre elles il n'utilise les mentions "v.v." ou "v.s.", alors qu'il le fait pour beaucoup d'autres espèces, par exemple, "v.v." pour *O. speculum* (qu'il a vu lui-même en Afrique) et "v.s." pour *O. lutea* (qu'il restreint à l'Espagne et au Portugal). Ceci confirme encore, si besoin en était, que des spécimens des cinq espèces de TOURNEFORT et DESFONTAINES n'étaient pas disponibles dans les herbiers français de la fin du XVIII^{ème} siècle.

Le voyage

Le voyage de TOURNEFORT a été très bien reconstitué par GUIRAL (1957), DUPRAT (1957), BALIS (1974), ainsi que par BAUMANN et KÜNKELE (1981, 1986) à partir des textes du voyageur. Nous nous bornons ici à en évoquer les étapes principales. Nous examinons plus en détail, dans la section suivante, les parties du périple qui peuvent avoir donné lieu à l'observation des *Ophrys* concernés.

TOURNEFORT part de Marseille le 23 avril 1700, avec deux compagnons, le médecin André DE GUNDELSHEIMER, franconien d'origine, fixé à Paris, plus tard attaché à l'Électeur de Brandebourg, et Claude AUBRIET. Ils se rendent directement en Crète, à La Canée, où ils arrivent le 3 mai et trouvent la végétation très avancée. Ils restent en Crète jusqu'au 1^{er} août. C'est pendant ce long séjour que TOURNEFORT découvre *Ophrys episcopalis*. D'août à décembre

1700, TOURNEFORT bourlingue à travers l'Égée. Il passe à Kimolos (l'Argentière), il est le 12 août à Milos, passe par Siphnos, Seriphos et Antiparos. Le 2 septembre, il est à Paros, le 7 à Naxos. Il quitte Naxos le 15 septembre, passe par Donoussa (Stenosa), Amorgos et l'île satellite de Nikouria, Keros et le rocher proche de Caloyero, Schinoussa. Il est le 23 septembre à Iraklia, puis passe par Ios et Sikinos. Le 2 octobre il arrive à Folégandros. Il revient ensuite à Sikinos puis se rend à Santorin où il arrive le 6 octobre et excursionne dans la montagne le 7. De Santorin il avait l'intention de se rendre à Astypaléa mais des vents contraires l'obligent à se rendre à Mykonos où il n'arrive que le 22 octobre après avoir fait plusieurs fois relâche. De Mykonos, il visite une première fois Délos, puis Syros, Kéa, Macronisi, Gyaros (Joura), Andros et, tout à la fin de novembre, Tinos. Au début de décembre, il revient à Mykonos, où il "hivérne" jusqu'en février, visitant régulièrement Délos en janvier et février.

TOURNEFORT et ses compagnons quittent définitivement Mykonos en mars 1701 pour se rendre à Chios. La date exacte de leur traversée ne figure pas dans le 'Voyage du Levant' mais une excursion dans l'île de Chios est signalée le 5 mars. Ils partent de Chios à la fin de mars, passent par Lesbos et Ténédos, et se rendent à Constantinople. Les dates indiquées pour ce transfert sont quelque peu contradictoires. La dernière activité mentionnée à Chios a lieu le 12 mars. TOURNEFORT (1717A: 388) écrit qu'il part de Chios le 27 mars et arrive à Mytilène, dans l'île de Lesbos, le 28 mars. Plus loin (op. cit.: 392), il indique qu'il quitte Pétra, port du nord de Lesbos, le 25 mars à une heure du matin, et qu'il arrive devant Ténédos au point du jour. Plus loin encore (op. cit.: 453), il rappelle son départ de Pétra, dans la nuit, le 15 mars, son arrivée devant Ténédos au point du jour, son passage entre l'île et la Troade et son entrée dans les Dardanelles vers midi le même jour. Finalement (op. cit.: 463), il regrette d'avoir mouillé dans un port situé à 6 milles en-deçà de Gallipoli, où «le vent du nord [le] retint jusques au Samedi-Saint», plutôt qu'à Gallipoli même où il aurait pu trouver des choses intéressantes. Il est évident que ces contradictions de dates doivent s'expliquer par des erreurs typographiques. Elles sont assez fréquentes au niveau des dates dans le 'Voyage du Levant'. Elles sont malheureusement répétées dans l'édition d'Amsterdam (TOURNEFORT 1718), manifestement composée à partir de celle de Paris. La plupart du temps, elles se limitent à une confusion entre le 1 et le 2 dans le chiffre des décades, de sorte que, par exemple, dans le deuxième volume du 'Voyage', un 17 avril s'intercale entre le 26 et le 28.

Dans le cas du voyage de Chios à Constantinople, les choses sont un peu plus compliquées. La seule date certaine est celle du passage devant Gallipoli. En effet, le dimanche de Pâques en 1701 est le 27 mars (calendrier grégorien). Pour le départ de Lesbos, aucune des deux dates proposées, 15 mars et 25 mars, n'est satisfaisante. Le 15 mars TOURNEFORT est à Chios; s'il était arrivé au mouillage proche de Gallipoli le 25 mars au soir, il ne déploreait pas d'y avoir été retenu jusqu'au 26. La date réelle est donc certainement antérieure au 25. Pour le passage de Chios à Lesbos, comme deux dates sont citées, le 27 pour le départ et le 28 pour l'arrivée, il est probable que l'erreur

ne porte, comme c'est presque toujours le cas, que sur la décade et qu'il s'agit donc du 17 et du 18.

Du 27 mars au 13 avril 1701, TOURNEFORT est à Constantinople, en ville et dans les quartiers périphériques sur les bords du Bosphore. Le 13 avril, il quitte Constantinople pour un village sur le Bosphore, où il attend, jusqu'au 26 avril, un notable turc qu'il va accompagner jusqu'à Erzeroum. Du 27 avril au 24 mai il fait divers arrêts de trois jours au plus sur les côtes de la Mer Noire, pour arriver à Trébizonde, d'où il fait des excursions dans la montagne jusqu'à 3 juin. Du 4 au 14 juin, il traverse la chaîne pontique et les chaînes associées, arrivant à Erzeroum le 14 juin. Le 12 juillet il arrive à Kars, il repart le 15, entre en Géorgie le 16, admire les hautes futaies du Caucase et arrive le 20 juillet à Tiflis, capitale de la Géorgie.

Le 26 juillet 1701, les voyageurs quittent Tiflis pour se rendre en Arménie, dans la vallée d'Etchmiadzin («Trois églises» dans le texte du Voyage) où TOURNEFORT situe le Paradis Terrestre. Depuis Etchmiadzin, ils tentent l'ascension du Mont Ararat. Pour cela, ils se rendent à Erevan le 8 août, et franchissent un gué de l'Araxe le 10. Le 10 et le 11, ils montent sur les pentes du volcan, observant des tigres sur les pentes moyennes, dormant inconfortablement et anxieusement à haute altitude et arrivant le deuxième jour jusqu'aux premières neiges, où les tigres qui les inquiètent restent très présents. Le 12, ils reviennent à Etchmiadzin où ils séjournent jusqu'au 16, revenant à Kars le 17 août. Ils quittent Kars le 23 et rejoignent Erzeroum le 29. Ils herborisent à Erzeroum jusqu'au 12 septembre, notant qu'ils récoltent à présent les graines des plantes qu'ils ont vues en fleur lors de leur premier passage.

Le 12 septembre 1701, TOURNEFORT quitte Erzeroum pour Smyrne. Son voyage se déroule en quatre étapes, d'Erzeroum à Tokat en Cappadoce, de Tokat à Angora (Ankara), d'Angora à Brousse (Bursa, Pruse), au pied de l'Olympe de Bithynie, et de Brousse à Smyrne. Au cours de ces étapes, il voyage tous les jours, souvent pendant de longues heures, notant néanmoins, quasi chaque jour, arbres ou plantes nouvelles. Les séjours de repos intercalaires se font du 28 septembre au 10 octobre à Tokat, du 22 octobre au 2 novembre à Angora, et du 12 novembre au 8 décembre à Brousse. Le 18 décembre il arrive à Smyrne.

TOURNEFORT et ses deux compagnons séjournent à Smyrne, au domicile du Consul de France, du 18 décembre au 25 janvier. Ils se reposent d'abord quelques jours sans quitter la maison, puis font quelques visites de monuments dans la ville. Le 25 janvier, ils quittent Smyrne pour Éphèse, ne mentionnant de la nature qu'ils traversent que l'observation de cerfs et de sangliers. Le 26 ils visitent Éphèse, puis, le 27, se rendent au temple d'Artémis, l'une des Merveilles du Monde. Ils y notent des asphodèles à fleurs jaunes, «parmi plusieurs autres plantes rares». Le 27 janvier toujours, ils quittent Éphèse pour Scalanova, l'actuelle Kuşadası. Ils s'embarquent de là pour Samos, probablement le 29 janvier. TOURNEFORT (1717A: 404) indique une date du 25 jan-

vier. Outre qu'elle ne s'accorde pas avec son arrivée le 27 à Scalanova, cette date est en contradiction avec le reste du récit de sa traversée, dans lequel il raconte que, bien que celle-ci soit courte, il a dû s'abriter près d'un îlot périphérique de Samos et n'a pu débarquer que le lendemain, 30 janvier.

Du 30 janvier au 25 mars 1702, TOURNEFORT et ses compagnons sont basés à Samos d'où ils font, ou tentent de faire, des excursions à Patmos et Icaria. Ils arrivent au port du Vathi le 30 janvier 1702 (TOURNEFORT 1717A: 406). Ils partent le 31 vers Chora dont ils explorent les environs, visitant notamment le temple d'Héra, puis, le 2 février, traversent l'île pour se rendre aux environs de Karlovasi. Ils explorent ensuite, dans des conditions de marche assez difficiles, la région montagneuse de l'extrême ouest de l'île jusqu'au 5 février (op. cit.: 426-428). Le 6 février, ils reviennent à Karlovasi avec l'intention de passer à Icaria. Ils tentent la traversée le 6 février mais sont forcés de renoncer et restent bloqués par de violents vents du nord dans une grotte de la côte nord-ouest de Samos, près de Seitan, sans pouvoir sortir ni pour chasser, ni pour pêcher (et donc sûrement pas pour herboriser) jusqu'au 12 février (op. cit.: 428). Le 13 février, ils font voile vers Patmos, qu'ils visitent brièvement et quittent le 15, toujours avec l'intention de se rendre à Icaria. Ils sont obligés de se réfugier à l'île de San Minas, une des îles du Fourni. Ils y herborisent le 16, mais la description de leurs conditions de séjour, dans une hutte de fortune inondée et arrachée par le vent, laisse peu de place au dessin. Ils tentent le passage le 17, font presque naufrage et arrivent à rejoindre Karlovasi où ils sont retenus jusqu'au 21 par une pluie continue. Ils séjournent jusqu'au 23 février dans un couvent voisin de Vourliotes, autour duquel ils voient «quelques belles espèces de Renoncules», repassent par Chora et rentrent enfin au Vathi le 24 février. Leur intention est de se rendre à Smyrne aussi tôt que possible. Ils sont toutefois retenus au Vathi par des pluies et des vents contraires «jusques à mi-Mars» (op. cit.: 432).

La date exacte à laquelle TOURNEFORT et AUBRIET quittent Samos pour l'Anatolie n'est pas entièrement claire. Dans le premier volume du 'Voyage', TOURNEFORT (1717A: 432) dit qu'il a été retenu dans l'île jusqu'à la mi-mars, comme rappelé ci-dessus. Dans le deuxième volume (TOURNEFORT 1717B: 525), il écrit «Le 25 Mars en revenant de Samos, nous allâmes de Scalanova à Éphèse.» Ceci suggère une traversée le 22 ou le 23, à moins d'un séjour prolongé à Scalanova, dont il ne parle pas. Quoi qu'il en soit, le 26 mars les voyageurs partent pour Éphèse et, le 27 mars, ils arrivent à Smyrne où ils séjournent en attendant un bateau pour la France. Ils s'embarquent le 13 avril 1702 et arrivent à Marseille le 3 juin après de très brèves escales à Skyros, Malte et Livourne. TOURNEFORT ne dit absolument rien du trajet de Scalanova à Smyrne, ni du séjour à Smyrne.

Fenêtres d'observation

Ce que l'on peut appeler des "fenêtres d'observation" sont tous les lieux que TOURNEFORT a visités durant la période combinée de floraison des cinq espèces d'*Ophrys* décrites par DESFONTAINES. Il n'y a pas lieu de s'interroger

sur *O. episcopalis* POIRET, puisque son site d'observation est connu. Si l'on prend comme référence les dates de floraison données par DELFORGE (2005A) et par ANTONOPOULOS (2009), et que l'on comprend les espèces concernées au sens large, en incluant des taxons qui pourraient se cacher sous les vocables actuellement retenus, on arrive à une période combinée s'étendant de février, à la limite fin de janvier, jusqu'à la mi-mai. Il faut évidemment se poser la question de savoir si ces dates de floraison, définies à partir d'une expérience acquise dans le dernier quart du ^{xx^{ème}} siècle et au début du ^{xxi^{ème}}, sont valables pour les premières années du ^{xviii^{ème}}.

Le voyage de TOURNEFORT s'inscrit dans le minimum de Maunder, le paroxysme - s'étalant de 1675 à 1715 - du petit âge glaciaire qui a enveloppé l'Europe du ^{xiv^{ème}} au ^{xix^{ème}} siècles (LUTERBACHER et al. 2001). Il est donc certain que, globalement, les dates de floraison n'étaient pas plus précoces qu'aujourd'hui. Toutefois, si la phénologie des processus biologiques suit dans une certaine mesure les tendances séculaires, comme on l'observe actuellement dans le contexte du réchauffement climatique global, elle est très influencée par les conditions annuelles spécifiques. Nous disposons pour les années 1700, 1701 et 1702 de plusieurs analyses exprimées à un niveau de résolution annuel et saisonnier, basées principalement sur les sources historiques d'une part, sur les données dendrochronologiques d'autre part (XOPLAKI et al. 2001; LUTERBACHER & XOPLAKI 2003; LUTERBACHER et al. 2004; LUTERBACHER et al. 2006; GRIGGS 2006).

La sévérité des hivers, le paramètre le plus pertinent pour notre propos parmi ceux qui sont disponibles, est évaluée pour le bassin égéen par XOPLAKI et al. (2001), notamment au moyen d'un indice qui la compare à la moyenne de la première moitié du ^{xx^{ème}} siècle. Pour toute la région visitée par TOURNEFORT, et contrairement à ce que nous connaissons dans le bassin méditerranéen occidental, la moyenne de la première moitié du ^{xx^{ème}} siècle diffère peu de celle de la seconde moitié. En effet, un refroidissement notable se produit durant la période 1950-1975, tendance qui ne s'est renversée que peu avant 1980, pour ramener les températures à un niveau comparable à celui des années 1950 dans les dernières années du siècle (PHILANDRAS et al. 2008).

Les données de XOPLAKI et al. (2001) montrent que l'hiver 1699-1700 a été exceptionnellement sévère et long (XOPLAKI et al. 2001: 597). Exprimées sous forme d'indice (LUTERBACHER et al. 2006: fig. 1.8), ces mêmes données indiquent que l'hiver de 1700-1701 a été d'une sévérité égale à la moyenne du ^{xx^{ème}} siècle, celui de 1701-1702 d'une sévérité légèrement moindre que cette moyenne. On peut donc s'attendre, compte tenu aussi de la tendance séculaire, à un retard considérable des floraisons en 1700, au moins de l'ordre de 3 semaines, même en fin de période, sur la base de ce que l'on observe aujourd'hui (e.g. 2013, obs. pers.). Il est, par contre, vraisemblable que 1702 ait connu des floraisons à peu près similaires, pour la phénologie, à celles d'une année moyenne du ^{xx^{ème}} siècle et 1701 des floraisons un peu plus tardives. Donc, pour les 5 espèces qui nous préoccupent, les dates de floraison basées sur l'expérience du ^{xx^{ème}} siècle sont à peu près adéquates, en excluant sans doute les dates les plus précoces.

Les localités visitées par TOURNEFORT entre la fin de janvier et le début de mai en 1701 ou en 1702 sont au nombre de 14. Ce sont Mykonos, Délos, Skyros, Chios, Samos, Fourni, Patmos, Ténédos, Lesbos, la péninsule de Gallipoli, Constantinople, la rive occidentale du Bosphore, la côte pontique d'Anatolie, l'Anatolie égéenne. Le potentiel de chacune est brièvement considéré ci-dessous.

Mykonos et Délos

TOURNEFORT passe janvier et février 1701 à Mykonos. Il semble qu'il traverse de là fréquemment jusqu'à la petite Délos puisqu'il nous informe de l'état des sources et des cours d'eau temporaires de cette île en janvier et en février. Il y a peu d'informations sur ce que sont, et surtout ce qu'auraient pu être, les orchidées des deux îles. Néanmoins, les données recueillies par DELFORGE (1994) à Andros et Tinos, conjuguées avec les cartes de distribution d'ANTONOPOULOS (2009) suggèrent qu'il était peu vraisemblable que TOURNEFORT trouve en février l'une des espèces concernées.

Chios

TOURNEFORT a séjourné à Chios pendant la première moitié de mars 1701. Dans sa IX^{ème} lettre à M. DE PONTCHARTRAIN, il parle beaucoup de Chios, de son histoire récente, de ses habitants, de son administration, de son économie, de ses vins, mais très peu de ce qu'il y fait. On sait seulement qu'il résidait dans la ville de Chios, dont il admire beaucoup l'architecture, plus "latine" qu'ailleurs dans l'archipel, et qu'il a fait deux excursions en dehors de la ville. Le 5 mars il est allé à Nea Moni, le plus grand des couvents orthodoxes de l'île, dans les collines qui bordent à l'ouest la plaine de Chios. Le 12 mars il est allé voir les ruines d'un ancien temple situé près de Kardamyla dans le nord-est de l'île. En ce qui concerne les plantes, il écrit que l'île «en produit de parfaitement belles». Il en cite deux qu'il connaissait déjà et en décrit une nouvelle, une aristoloche qui fleurit près de la ville de Chios. Il en a certainement trouvé d'autres, puisque nombre de plantes dans le 'Corollaire' reçoivent le qualificatif de "Chius", "Chia" ou "Chium".

L'examen des cartes de distribution de DELFORGE et SALIARIS (2007) montre que les périples limités de TOURNEFORT l'amènent dans des localités où peuvent fleurir *Ophrys iricolor*, *O. villosa* s.l., *O. umbilicata* et *O. mammosa*. Les stations d'*O. iricolor* et d'*O. umbilicata* sont assez nombreuses le long des itinéraires qu'il aurait pris ainsi qu'au voisinage de Chios. Celles d'*O. mammosa* sont moins fréquentes, celles d'*O. villosa* s.l. sont très rares. *O. ferrum-equinum* semble limité à l'ouest de l'île où TOURNEFORT ne s'est pas rendu du tout. Les dates de séjour de TOURNEFORT, la première moitié de mars, sont un peu précoces pour l'optimum de la floraison, si on les compare aux données de DELFORGE et SALIARIS (2007). L'hiver 1700-1701 avait été, à l'échelle de l'ensemble du bassin méditerranéen oriental, comme rappelé plus haut, d'une sévérité comparable à celle d'un hiver moyen du XX^{ème} siècle (LUTERBACHER et al. 2006). Plus localement, les observations de TOURNEFORT

lui-même indiquent que le froid s'était établi dès décembre et que des conditions plus clémentes étaient apparues à la fin de février, de sorte qu'un ralentissement particulier des floraisons précoces ne doit pas être attendu. La phénologie d'une année "normale" du ^{xx^{ème}} siècle, mais un peu froide pour tenir compte des contextes séculaires différents, est donc sans doute une bonne comparaison. Or, les données de DELFORGE et SALIARIS (2007) ont été récoltées au printemps de 2007, juste après l'automne et l'hiver les plus chauds des 2 derniers siècles (LUTERBACHER et al. 2007), même si le caractère exceptionnel de cette saison doit être fortement nuancé dans le cas de l'Égée orientale (op. cit.: figure 2a, 2d; DELFORGE & SALIARIS 2007). Néanmoins, DELFORGE (in DELFORGE & SALIARIS 2007) propose une photo d'*Ophrys iricolor* prise le 10 mars, c'est-à-dire à une date qui correspond au passage de TOURNEFORT. Ses photos d'*O. villosa* s.l. sont prises le 19 et le 23 mars, soit peu après le départ de TOURNEFORT. La photo d'*O. umbilicata* est prise le 29 mars, celle d'*O. mammosa* le 8 avril, trois semaines après la date de départ de TOURNEFORT. La rencontre des quatre plantes était donc géographiquement et temporellement possible, même s'il est peu probable que les trois dernières aient été en fleurs en grand nombre. C'est particulièrement peu probable pour *O. mammosa* et pour *O. umbilicata* dont DELFORGE (2008b) indique qu'à Samos, un peu plus au sud, ils commencent à fleurir au début d'avril.

Lesbos

TOURNEFORT est arrivé devant Mytilène, la capitale de Lesbos, qu'il appelle Castro, le 18 mars 1701. Il y a certainement débarqué et a dû herboriser dans ses environs puisque il attribue à plusieurs plantes l'adjectif "Lesbius". Il n'y est toutefois pas resté longtemps et n'est pas allé bien loin du port, puisqu'il dit qu'il n'a pas eu le temps de voir les pins, qui forment pourtant un manteau forestier important dès qu'on monte dans les collines derrière Mytilène. Son deuxième arrêt à Lesbos est au port de Petra, dans le nord de l'île, où son capitaine l'oblige à descendre à terre pour payer d'avance son voyage vers Constantinople. Là, il dit explicitement qu'il n'a pas eu l'occasion de quitter une taverne du port. C'est donc dans les environs immédiats de Mytilène qu'il aurait pu rencontrer des *Ophrys*. Les cartes de distribution de KARATZAS et KARATZA (2009) montrent que très peu d'espèces d'*Ophrys* atteignent la côte orientale de la péninsule d'Amali-Kourteri. La seule qui le fasse, parmi les espèces qui nous intéressent, est *O. umbilicata*, qui n'est pas très commun et pour lequel KARATZAS et KARATZA (2009) donnent une période de floraison de la fin de mars au milieu d'avril. Lesbos n'est donc pas une fenêtre d'observation très plausible.

Ténédos

TOURNEFORT mouille devant Ténédos à la pointe de l'aube, un jour de mars 1701 compris entre le 20 et le 24. Il indique clairement que personne ne descend à terre. AUBRIET dessine le port depuis le bateau.

Péninsule de Gallipoli

TOURNEFORT est retenu à un mouillage situé près de Gallipoli jusqu'au 26 mars 1701. Plusieurs *Ophrys* existent à cette saison sur la péninsule, mais il est certain que, là aussi, TOURNEFORT et AUBRIET restent en mer. TOURNEFORT regrette en effet de ne pas avoir plutôt fait relâche à Gallipoli, qu'il aurait aimé voir. Il est évident que, s'il avait pu débarquer à proximité de la ville, il s'y serait rendu.

Constantinople

TOURNEFORT et AUBRIET séjournent à Constantinople du 27 mars au 13 avril 1701. Ils ont surtout des activités protocolaires, sont absorbés par la visite de la ville et de ses monuments et par la découverte du cœur de l'empire. Ils herborisent néanmoins, puisque plusieurs des plantes du *Corollaire* sont notées "Constantinopolitanus". La capitale ottomane est d'ailleurs le site de la seule mention d'orchidées du Voyage, en dehors d'*Ophrys episcopalis*. TOURNEFORT y a vu *Vermeulenia papilionacea* s.l., manifestement dans les jardins. Il note en effet que d'autres orchidées poussent autour de la ville mais ne s'acclimatent pas. Il semble évident que s'il avait récolté ou fait dessiner certaines de celles-ci, il l'aurait écrit.

Bosphore

Du 13 au 26 avril 1701, TOURNEFORT et ses compagnons rongent leur frein à Ortacui, un village situé un peu au nord de Constantinople, sur la côte thrace du Bosphore, en attendant l'arrivée du pacha qui doit les conduire à Erzeroum. TOURNEFORT se plaint, en décrivant la journée qui suit leur arrivée, de ce que les plantes qu'il y trouve sont banales. Il fait néanmoins un peu mieux dans les jours suivants puisqu'une plante du 'Corollaire' est notée «*Brassica Thracica, campestris, perfoliata, flore luteo*» (TOURNEFORT 1703: 16), plante que, incidemment, il oppose à un "Brassica Cretica" et deux "Brassica Orientalis". Les pointages de KREUTZ (1998) n'indiquent que deux des *Ophrys* de DESFONTAINES pour la rive occidentale du Bosphore et les régions voisines, *O. umbilicata* et *O. mammosa*. Pour le premier, dont la date de floraison correspond assez bien au passage de TOURNEFORT, il n'a que des données anciennes. Pour le second, plus répandu, il présente des données personnelles et des photographies prises le 26 et le 28 avril, qui montrent des plantes ouvrant leurs premières fleurs. L'aire de distribution des trois autres espèces est éloignée.

Côte pontique de l'Anatolie

Du 26 avril au 3 juin 1701, la Cour à laquelle se sont joints TOURNEFORT et ses compagnons navigue de port en port le long des côtes méridionales de la mer Noire, du Bosphore à Trébizonde. La saison est favorable à l'observation des orchidées, mais, d'après les cartes de distribution de KREUTZ (1998), aucune des espèces de DESFONTAINES n'habite la région.

Samos

Du 30 janvier au 25 mars 1702, TOURNEFORT séjourne à Samos. L'hiver de 1701-1702 apparaît au niveau de l'ensemble du bassin méditerranéen oriental comme d'une sévérité un petit peu moindre que celle d'une année moyenne du ^{xx^{ème}} siècle (LUTERBACHER et al. 2006). Il est probable que cette relative similitude d'ensemble repose toutefois, au moins en Égée orientale, sur une forte asymétrie intra-saisonnière. En effet, TOURNEFORT herborise sans inconfort dans les montagnes de l'arrière-pays de Smyrne en décembre 1701, à une saison où, en 1700, le froid mettait un terme à ses activités au bord de la mer en Égée centrale. Par contre, au début de février 1702, le froid intense l'arrête sur les basses pentes du Mont Kerkis à Samos. Il est donc très probable que les floraisons, au moins les plus précoces, aient été plutôt tardives lors de son séjour à Samos.

Du 31 janvier au 2 février 1702, TOURNEFORT, AUBRIET et GUNDELSHEIMER traversent Samos du nord au sud entre Vathi et Chora, puis visitent les environs de Chora. Leur itinéraire traverse des régions où toutes les espèces de DESFONTAINES peuvent se trouver. Il se situe toutefois probablement beaucoup trop tôt dans la saison pour qu'ils aient pu les rencontrer, même *Ophrys herae* (HIRTH & SPAETH 1992) ou les taxons de la mouvance d'*O. villosa* qui sont présents dans cette partie de l'île (DELFORGE 2008b; PAULUS & HIRTH 2012). Le premier pourtant, qui serait probablement difficile à distinguer d'*O. mammosa*, fleurit au temple d'Héra, que TOURNEFORT a visité.

Du 3 au 6 février 1702, les voyageurs abordent, depuis Karlovasi, les montagnes de l'ouest de Samos. Un taxon relativement précoce de la mouvance d'*Ophrys villosa*, que PAULUS et HIRTH (2012) identifient à *O. leochroma* de Crète, possède une station dans la région, située près de Palaeochorio, à l'extrême sud-ouest de l'île (PAULUS & HIRTH 2012: 659, 663). PAULUS et HIRTH (2012: 656) lui donnent toutefois une période de floraison s'étendant du début de mars à la fin d'avril. Ils l'ont vu en boutons le 18 mars et en pleine floraison le 4 avril (PAULUS & HIRTH op. cit.: 663). Le passage de TOURNEFORT, au début de février, était donc beaucoup trop précoce pour cette espèce. De plus, TOURNEFORT n'a jamais atteint la région de Palaeochorio. Il s'est efforcé de monter sur le Kerkis en partant de Marathokampos. Il a d'abord tenté de le faire le 4 février un peu au sud-ouest de Marathokampos, sur les pentes sud-est du Kerkis, mais a été arrêté par le froid intense. Le lendemain, il a refait un essai vers les pentes nord-est du Kerkis, mais n'a pu dépasser Panaghia Kakoperata. Il est donc toujours resté à l'est des sommets du Kerkis. Il aurait pu voir plusieurs espèces d'*Ophrys* dans les stations qu'il a visitées (HIRTH & SPAETH 1989, 1992; DELFORGE 2008b) mais pas aux dates où il s'y est trouvé, surtout pas lors d'une fin d'hiver qu'il décrit comme très froide.

Du 6 au 23 février 1702, TOURNEFORT fréquente la côte nord de l'île entre Karlovasi et Vourliotes, par très mauvais temps. Les pointages de HIRTH et SPAETH (1989, 1992) et de DELFORGE (2008b) montrent que la région est peu propice aux *Ophrys* et qu'il n'aurait pu rencontrer aucune des espèces de DESFONTAINES aux dates de sa visite.

Du 23 février à la mi-mars 1702, TOURNEFORT et ses compagnons sont à nouveau dans la partie orientale de l'île, dans une région au contraire très riche en *Ophrys* (HIRTH & SPAETH 1989, 1992; DELFORGE 2008B). Ils passent brièvement par Chora le 23 et le 24 février puis s'installent à Vathi, où le mauvais temps les retient, alors que leur intention était de passer immédiatement sur le continent anatolien. TOURNEFORT ne décrit pas les activités botaniques qu'ils mènent autour de Vathi, mais il note qu'ils s'y ennuiant, profitent de rayons de soleil pour faire des visites, rassemblent de l'information sociologique, procèdent à des relevés géodésiques et astronomiques. Il ne cite qu'une excursion d'une certaine ampleur qui les conduit à Mytilène, dans le centre de l'île.

La date exacte à laquelle TOURNEFORT et ses compagnons quittent Vathi pour le continent est inconnue, mais en tout cas antérieure au 25 mars. Des stations assez nombreuses, très peuplées, relativement évidentes et d'accès facile d'*Ophrys iricolor*, *O. villosa* s.l., *O. umbilicata*, *O. ferrum-equinum*, *O. mammosa* et *O. herae* existent au voisinage immédiat de Vathi ou, en tout cas, le long des itinéraires que TOURNEFORT a certainement empruntés (HIRTH & SPAETH 1989, 1992; DELFORGE 2008B; obs. pers. 2008).

En ce qui concerne les dates, toutefois, HIRTH et SPAETH (1992) et DELFORGE (2008B), dont les séjours à Samos ont recoupé le séjour de TOURNEFORT à Vathi, répertorient peu de dates spécifiques d'observation des *Ophrys* de DESFONTAINES qui puissent s'inscrire dans la période de présence de TOURNEFORT. HIRTH et SPAETH (1992) n'en signalent plusieurs, entre le début de février et le 15 mars, que pour *O. iricolor* et *O. herae*, une seule pour *O. umbilicata*. Elles en notent en outre deux pour *O. umbilicata*, deux pour *O. mammosa*, une pour *O. villosa* s.l. et une pour *O. ferrum-equinum* dans la période du 22 au 25 mars, pendant laquelle TOURNEFORT aurait pu être présent. DELFORGE (2008B) cite des dates spécifique comprises entre le 5 et le 14 mars pour *O. iricolor*, *O. villosa* s.l., *O. herae* et *O. ferrum-equinum*. Il n'en cite pour *O. umbilicata* et *O. mammosa* qu'entre le 25 et le 30 mars, donc certainement après le départ de TOURNEFORT. Il est clair que la principale période de floraison d'*O. mammosa* et d'*O. umbilicata*, en tout cas, se situe en avril. DELFORGE (2008B) indique pour l'une et l'autre espèce qu'elles commencent à fleurir au début d'avril. Il est donc possible que TOURNEFORT ait trouvé les cinq espèces de DESFONTAINES dans les environs de Vathi, mais ce n'est pas extrêmement probable pour *O. umbilicata* et surtout pour *O. mammosa*, à moins, pour ce dernier, que ce ne soit *O. herae* que DESFONTAINES a décrit sous ce nom. C'est d'autant plus vrai que les conditions climatiques de la fin d'hiver en 1702 ne font pas attendre des floraisons très précoces.

Patmos

TOURNEFORT se rend de Samos à Patmos le 13 février 1702. Il quitte Patmos le 15. Il ne visite que les environs du port de Skala et les pentes qui le séparent de Chora. Il herborise au long du chemin puisqu'il note que des filles de Patmos viennent l'aider à traiter les plantes qu'il a récoltées. Trois plantes du

‘Corollaire’ sont qualifiées de “Patmius”, la linaira «*Linaria Patmia, maritima...*», placée à côté d’autres espèces du genre *Linaria*, étiquetées “*Orientalis*” ou “*Constantinopolitana*”, et deux pissenlits, «*Dens leonis Patmium annuum...*» et «*Dens leonis Patmium, Nasturtii folio...*», partageant le genre *Dens leonis* avec des plantes qualifiées d’“*Orientalis*” ou “*Græcus*”.

HIRTH et SPAETH (1994) ont parcouru l’île du 29 mars au 2 avril 1991 et les 14 et 15 avril 1992. Elles y ont trouvé *Ophrys iricolor* et *O. ferrum-equinum*, mais seulement dans le sud-ouest de l’île, assez loin de la zone visitée par TOURNEFORT. Elles notent que c’est cette région du sud-ouest de l’île qui abrite presque tous les *Ophrys*. Ni la saison, ni l’itinéraire de l’exploration de TOURNEFORT ne rendaient donc vraisemblables la rencontre des *Ophrys* de DESFONTAINES.

Fourni

TOURNEFORT s’arrête le 15 février 1702 sur l’île la plus orientale de l’archipel du ou des Fourni, Aghios Minas, îlot aujourd’hui habité seulement une partie de l’année. Il raconte l’herborisation conduite le 16 mars par les trois voyageurs dans des conditions climatiques épouvantables. Ils passent la nuit dans un abri précaire et quittent l’île le lendemain. On ne semble pas disposer d’information spécifique sur Aghios Minas mais HIRTH et SPAETH (1994) ont visité l’île principale de l’archipel les 25 et 26 mars 1991. Elles y ont trouvé *Ophrys iricolor*, *O. villosa* s.l., *O. ferrum-equinum*. TOURNEFORT, qui était dans l’archipel un mois plus tôt, lors d’un printemps qui n’était sûrement pas plus clément, aurait pu à la limite voir *O. villosa* s.l. mais on imagine mal qu’AUBRIET ait pu faire un dessin à partir d’une plante fraîche, étant donné les circonstances de leur nuit, de leur embarquement et de leur traversée.

Anatolie égéenne

TOURNEFORT, AUBRIET et GUNDELSHEIMER ont fait deux séjours près des côtes égéennes de l’Anatolie au cours de l’hiver 1701-1702 et du printemps 1702. Du 18 décembre 1701 au 25 janvier 1702, ils sont à Smyrne. Du 25 au 29 janvier, ils se rendent de Smyrne à Kuşadasi (Scalanova) pour s’embarquer vers Samos. Ils reviennent à Kuşadasi à une date qui n’est pas précisée, entre le 15 et le 24 mars. Du 25 au 27 mars, ils font le voyage de retour de Kuşadasi à Éphèse, puis Smyrne. Du 27 mars au 13 avril ils séjournent à nouveau à Smyrne en attendant l’occasion de revenir en France.

Il y a peu de chances qu’ils aient trouvé des *Ophrys* durant leur premier séjour à Smyrne et leur descente vers Kuşadasi. En revanche, la période du 25 mars au 13 avril qui suit leur retour de Samos était tout à fait propice. SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1978) et KREUTZ (1998) ont des pointages nombreux pour les cinq espèces de DESFONTAINES dans les zones que TOURNEFORT a traversées, c’est-à-dire les provinces d’Izmir (e.g. Smyrne, Éphèse) et d’Aydin (e.g. Kuşadasi). Toutes y sont communes. Les photos d’*Ophrys iricolor* et d’*O. mammosa* publiées par KREUTZ (1998) ont été prises le 31 mars et le

3 avril, celles d'*O. villosa* s.l. le 6 avril, celles d'*O. umbilicata* le 31 mars, celles d'*O. ferrum-equinum* le 3 avril. Les données rassemblées par SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1978) pour les mêmes provinces, incluent les mêmes périodes (*O. iricolor* 3, 9, 19 et 20 avril; *O. villosa* s.l. 3, 4, 9 et 21 avril; *O. umbilicata* 1, 4 et 21 avril; *O. ferrum-equinum* 4, 8 et 15 avril; *O. mammosa* 4 avril). Toutes ces plantes ont donc été observées et photographiées exactement à la période de l'année à laquelle TOURNEFORT était dans la région.

Malheureusement, TOURNEFORT (1717b: 525-526) ne consacre que 17 lignes à cette partie de son voyage et ne dit absolument rien de ses activités ou de celles de ses compagnons. Cela s'explique probablement parce que l'évocation du retour de Samos et du dernier séjour à Smyrne se trouve à la dernière page du deuxième tome de la Relation d'un Voyage du Levant, alors que le séjour à Samos qui précède immédiatement ces péripéties et le passage à Skyros qui les suit sont traités dans le premier volume, parce que, pour TOURNEFORT, ces deux îles font partie de "l'Archipel Grec". On sait que TOURNEFORT, affaibli par un accident, malade et presque mourant, s'efforçait désespérément de terminer ce deuxième volume avant sa mort, au point de n'avoir aucune disponibilité pour suivre d'une quelconque façon l'édition, en cours, du premier volume ('Avertissement de la Relation d'un Voyage du Levant'). On peut comprendre dès lors qu'il ait réglé sommairement le traitement de ces derniers paragraphes.

Skyros

Le navire qui porte TOURNEFORT et ses compagnons de Smyrne à Livourne est forcé de relâcher à Skyros, dans le port de Saint-Georges, le 18 avril 1702. TOURNEFORT n'indique pas d'activités sur l'île mais quelques indices permettent de penser qu'il a brièvement débarqué et même qu'il est allé jusqu'en vue du village. Il y a relativement peu d'informations sur les orchidées de Skyros, mais BIEL et al. (1998) ont visité l'île du 4 au 6 avril et du 9 au 20 mai 1997. Au cours de la première période ils ont observé, parmi les espèces qui pourraient avoir été décrites par DESFONTAINES, *Ophrys iricolor* (2 stations), *O. villosa* s.l. (12 stations), *O. attica* (2 stations), *O. mammosa* (1 station); au cours de la deuxième période, ils n'ont vu qu'*O. villosa* s.l. Seuls *O. iricolor* et *O. villosa* s.l. sont pointés dans la zone qui aurait pu être visitée par TOURNEFORT.

En résumé, si l'on suppose que les cinq plantes décrites par DESFONTAINES (1808) ont été trouvées et dessinées en des lieux différents, sans corrélation entre elles, on arrive aux conclusions suivantes;

— *Ophrys iricolor* aurait pu être trouvé à Chios en mars 1701, dans la partie orientale de Samos en mars 1702, en Anatolie égéenne en mars-avril 1702 et à Skyros en avril 1702.

— *Ophrys villosa* s.l. aurait pu être trouvé à Chios en mars 1701, dans la partie orientale de Samos en mars 1702, en Anatolie égéenne en mars-avril 1702, à Skyros en avril 1702 et peut-être à Fourni en février 1702.

— *Ophrys umbilicata* aurait pu être trouvé à Chios en mars 1701, dans la partie orientale de Samos en mars 1702, en Anatolie égéenne en mars-avril 1702 et peut-être à Lesbos en mars 1701 ou sur la rive occidentale du Bosphore en avril 1701.

— *Ophrys mammosa* aurait pu être trouvé à Chios en mars 1701, sur la rive occidentale du Bosphore en avril 1701, en Anatolie égéenne en mars-avril 1702 et peut-être dans la partie orientale de Samos en mars 1702.

— *Ophrys ferrum-equinum* aurait pu être trouvé dans la partie orientale de Samos en mars 1702 et en Anatolie égéenne en mars-avril 1702.

Ces conclusions ne diffèrent pas beaucoup de celles auxquelles étaient arrivés BAUMANN et KÜNKELE (1981: 294) qui n'avaient toutefois pas expliqué leur choix.

Si l'on estime que les deux plantes qui sont portées par le même vélin, *O. villosa* s.l. et *O. umbilicata*, ont été dessinées au même endroit, on élimine pour ces deux espèces Fourni, Lesbos, la rive occidentale du Bosphore et Skyros, et on ne garde pour elles que Chios, Samos et l'Anatolie. Si, enfin, on suppose que les cinq plantes ont été dessinées au même endroit il ne reste que deux possibilités pour l'ensemble des espèces, l'Anatolie égéenne et Samos.

Ces deux hypothèses ont-elles quelque fondement? Pour la première, on peut supposer en effet que TOURNEFORT et AUBRIET auraient répugné à rassembler sur un même vélin des espèces de provenance très différente, même si les esquisses avaient été séparées. Pour la deuxième, la justification est plus ténue. Elle réside dans les similitudes de représentation et l'identité de traitement dans le 'Corollaire'. Les cinq plantes y portent l'épithète "Orientalis", alors que TOURNEFORT aime à contraster les provenances à l'intérieur d'un même genre, et elles sont répertoriées consécutivement, un placement qui ne reflète pas que la taxonomie puisqu'une autre orchidée qualifiée de "fucum referens" est placée beaucoup plus loin dans la liste, tandis qu'*Ophrys ferrum-equinum*, qui suit immédiatement ses quatre compagnes, ne reçoit pas cet adjectif.

C'est la conviction qu'une hypothèse d'unicité de lieu était raisonnable, et nécessaire si l'on voulait résoudre une équation qui compte sinon trop d'inconnues, conjuguée à l'absence de toute mention d'activité printanière sur la côte anatolienne, qui nous avait fait, lors d'une première rédaction de cette étude en 2007, privilégier Samos comme localité type probable. Samos, et plus particulièrement la région de Vathi, est en effet, avec la côte anatolienne, le seul endroit où TOURNEFORT aurait pu trouver les cinq espèces au moment de son passage. Nous savons que son expédition y a connu une période de relative inactivité, pendant laquelle AUBRIET aurait eu le calme et le loisir nécessaires à la réalisation d'une série de dessins complètement achevés à partir de plantes fraîches difficiles à préserver pour un travail ultérieur. Les lettres que TOURNEFORT et AUBRIET ont écrites de Constantinople montrent à suffisance que les pressions du voyage étaient une limitation

importante au travail de l'artiste. Les possibilités de préservation des caractères des plantes vivantes d'une part, le temps disponible d'autre part, guidaient le choix des plantes prioritaires pour lesquelles un dessin finalisé, ne nécessitant pas un recours ultérieur à des spécimens d'herbier, devait et pouvait être envisagé.

C'est parce que nous pensions qu'il fallait chercher la source des *Ophrys* de DESFONTAINES à un endroit où AUBRIET aurait pu disposer de bonnes conditions de travail pendant un temps suffisant que nous avons en 2008 visité Samos, où nous avons bénéficié de la guidance de Pierre DELFORGE. C'est aussi ce qui nous a fait écrire que Samos était la localité type des plantes de DESFONTAINES, suggestion reprise par d'autres auteurs avec qui nous avons partagé nos réflexions.

Deux choses nous avaient échappé, comme, semble-t-il, à d'autres analystes avant nous. La première est la raison du silence de TOURNEFORT sur son séjour de mars et avril 1702 en Carie septentrionale et en Lydie méridionale, raison bien postérieure à son expédition. La deuxième est le sens qu'il y a lieu de donner aux dénominations géographiques du 'Corollaire'.

Les cinq plantes de DESFONTAINES sont notées "Orientalis". Ceci a souvent été traduit par "du Levant" et dès lors assimilé à la marque d'une découverte pendant son voyage, assimilation confortée par le titre du 'Corollaire'. Mais, dans le texte du 'Corollaire', TOURNEFORT utilise aussi "Creticus", "Græcus", et plusieurs dénominations plus étroites. Dans les énumérations des espèces à l'intérieur des genres, ces qualificatifs s'opposent. Il n'y a aucune indication que TOURNEFORT ait nommé "Orientalis" des plantes qu'il n'a pas vues sur le continent anatolien.

Ceci s'observe par exemple à la lecture du 'Choix de Plantes' de DESFONTAINES (1807, 1808) ou à celle de la 'Flora Orientalis' de BOISSIER (1867-1884). On peut penser que la proximité du continent lui ait fait assimiler Chios et Samos à celui-ci. Mais ses classifications géographiques relèvent plus de la géographie humaine que de la géographie physique. Il insiste à plusieurs reprises sur l'appartenance de Samos et Chios à l'archipel grec. Il les traite d'ailleurs dans le premier volume de la 'Relation', et nous avons un exemple dans le 'Choix de Plantes' de DESFONTAINES d'une espèce, *Euphorbia valerianaefolia*, que TOURNEFORT (1703: 1) nomme «Tithymalus Graecus, annuus, valerianae rubrae folio» et dont DESFONTAINES (1808: 90-91) indique, certainement sur la base de l'herbier ou des notes de TOURNEFORT: «Cette plante croît dans l'île de Chio». Tout incite donc à penser que TOURNEFORT n'a bien appliqué l'adjectif "Orientalis" qu'à des espèces qu'il a vues sur le continent anatolien au sens strict, sans y inclure les îles de l'Égée orientale, pas plus d'ailleurs que Constantinople et la Thrace. Nous pensons donc que l'hypothèse la plus parcimonieuse, en l'absence de preuve formelle, est que l'origine des plantes dessinées par AUBRIET et décrites par DESFONTAINES est l'Anatolie, entre Smyrne et Kuşadası.

Identité des *Ophrys* de TOURNEFORT décrits par DESFONTAINES et POIRET

Le choix d'une localité type en Anatolie, explicité au chapitre précédent, pour cinq des espèces d'*Ophrys* du 'Corollaire', décrites par DESFONTAINES (1807) sous les noms d'*Ophrys iricolor*, *Ophrys villosa*, *Ophrys umbilicata*, *Ophrys mammosa* et *Ophrys ferrum-equinum*, et la compréhension de cette localité ainsi que de la localité type crétoise d'*O. episcopalis*, décrit par POIRET (1816), dans le contexte climatique de l'époque, permet de préciser l'identité vraisemblable de ces plantes, comme suit:

Ophrys iricolor DESFONTAINES

Holotype: Vélins du Muséum Tome XIV n°12, peint par C. AUBRIET, sur la base d'un dessin original du même artiste.

Localité type probable: Anatolie égéenne entre Smyrne et Kuşadasi, mars-avril 1702.

Autres localités type possibles: environs de Vathi, Samos, première moitié de mars 1702; plaine orientale de Chios, première moitié de mars 1701; Skyros, avril 1702.

Les populations de l'espèce connue actuellement sous le nom d'*Ophrys iricolor* ne semblent pas différer par leurs caractères morphologiques entre Samos, Chios, Skyros et la côte égéenne de l'Anatolie. En outre, celles de Samos et de Chios sont vraisemblablement en contact génétique avec celles d'Anatolie. La localisation précise du lieu où TOURNEFORT les a étudiées est donc probablement sans conséquences nomenclaturales et le binôme de DESFONTAINES est correctement utilisé dans son acception actuelle.

Ophrys villosa DESFONTAINES

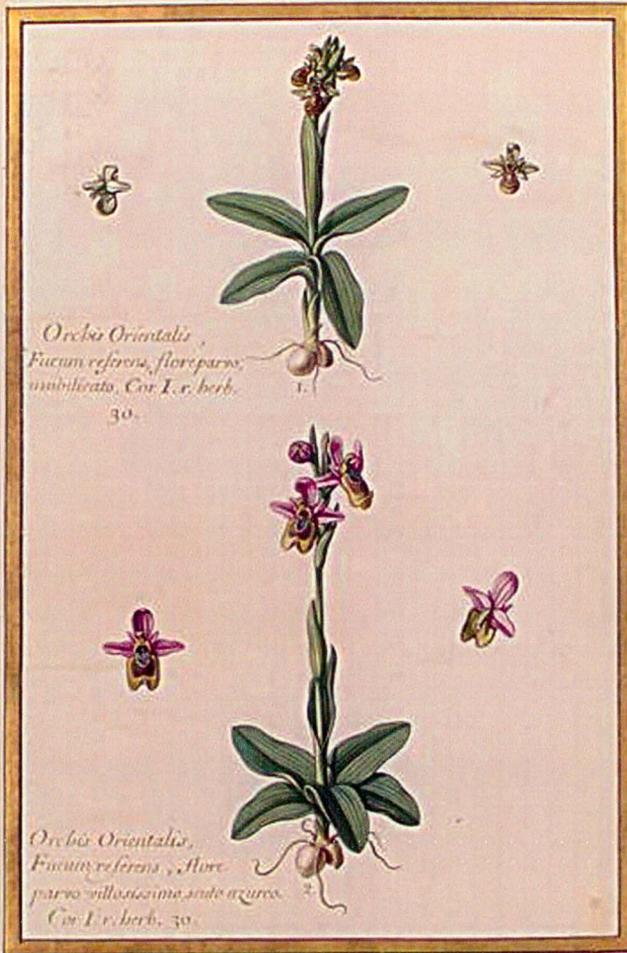
Holotype: Vélins du Muséum Tome XIV n°10, en bas, peint par C. AUBRIET, sur la base d'un dessin original du même artiste (Fig. 1 in hoc op.).

PAULUS et HIRTH (2012: 636, 638) désignent comme "Lectotype", la représentation figurant à la planche 14 de la publication de DESFONTAINES (1807). Leur démarche est toutefois illégitime. Un lectotype ne peut être désigné que si le type n'est pas univoque ou si l'holotype, univoque, a disparu (Articles 9.10 et 9.11 du Code International de Nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes). Or, dans le cas présent, l'holotype existe et est conservé en sécurité. De plus, l'illustration qu'ils choisissent ne peut en aucun cas être considérée comme faisant partie du matériel sur lequel DESFONTAINES a basé sa description (Article 9.3), puisqu'il est publié en annexe de celle-ci.

Localité type probable: Anatolie égéenne entre Smyrne et Kuşadasi, mars-avril 1702.

Autres localités type possibles: environs de Vathi, Samos, première moitié de mars 1702; plaine orientale de Chios, première moitié de mars 1701.

Dans une révision du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* WILLDENOW, nous avons rassemblé toutes les populations orientales du complexe sous le nom d'*O. villosa* DESFONTAINES (DEVILLERS et al. 2003). Nous avons noté (ibid.: 137) que dans l'ensemble ainsi formé coexistaient des entités différant par la taille des fleurs, la phénologie et de petits détails morphologiques. Nous avons toutefois remarqué (ibid.: 136) que, collectivement, ces entités diffèrent de tout le groupe occidental par des caractères tranchés, dont le plus évident est



1. *Ophrys umbilicata.*
 2. *Ophrys villosa.* (Duf.)

Fig. 1. Vélins du Muséum, Tome XIV, n°10 peint par C. AUBRIET. Reproduction à basse résolution, disponible en ligne (mussi.mnhn.fr). Holotypes, en haut, d'*Ophrys umbilicata*, en bas, d'*Ophrys villosa*.

la couronne de pilosité dense, souvent couleur de miel, pâissant en paille, qui entoure le labelle, séparée par une ligne de démarcation nette des zones glabrescentes du centre et du bord. C'est sans doute ce caractère qui a valu aux plantes orientales le qualificatif "villosissima" dans le 'Corollaire'.

DELFORGE (2005B), prolongeant et affinant notre analyse, divise l'ensemble oriental en quatre espèces, caractérisées principalement par des différences de taille de fleur et de phénologie. Il décrit trois espèces, deux d'entre elles, *O. dictynnae* et *O. leochroma*, basées sur des plantes crétoises, la troisième, *O. ulyssaea*, basée sur des plantes ioniennes. Il réserve *O. villosa* DESFONTAINES à un troisième taxon crétois, qu'il estime de distribution plus large. SALIARIS et al. (2011) ajoutent aux plantes répertoriées par DELFORGE (2005B) un cinquième taxon, *O. tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, décrit de Chios, très précoce. Ils notent aussi quelques difficultés dans l'application locale des délimitations spatio-temporelles des taxons identifiés par DELFORGE (2005B, 2006). Ceci peut signifier que davantage d'espèces phylogénétiques sont impliquées dans les aires fragmentées proposées pour les quatre taxons, ce qui ne serait pas surprenant. PAULUS et HIRTH (2012) confirment l'existence et l'indépendance des trois espèces décrites par DELFORGE (2005B, 2006). Ils identifient ou confirment leurs pollinisateurs. Ils confirment aussi l'existence d'une troisième espèce crétoise, mais la considèrent comme endémique et ne la rapportent donc pas à *O. villosa* DESFONTAINES. Ils la désignent provisoirement par le nom de son pollinisateur probable, *Eucera dimidiata*. Aux quatre espèces de DELFORGE, ils en ajoutent deux. La première est une espèce à assez petites fleurs, décrite de Rhodes, qu'ils nomment *Ophrys korae* et dont ils ne connaissent pas le pollinisateur. La deuxième est une espèce assez répandue, pollinisée par *Eucera nigrilabis rufitarsis*, à laquelle ils attribuent le binôme *Ophrys villosa* DESFONTAINES.

Les taxons identifiés jusqu'à présent à l'intérieur de ce que nous considérons comme le sous-groupe oriental du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* sont donc :

— *Ophrys dictynnae* P. DELFORGE. C'est une plante crétoise à fleurs moyennes, précoce, fleurissant de la mi-janvier au début de mars (DELFORGE 2005B). Son pollinisateur est *Eucera nigrita* (= *albofasciata*) (PAULUS & HIRTH 2012). Elle semble endémique de Crète. DELFORGE (2005 B: 102-103) note des photos provenant de Rhodes et de la province d'Antalya qui pourraient lui ressembler, sans qu'il y ait de similitude complète. PAULUS et HIRTH (2012) confirment l'endémisme.

— *Ophrys leochroma* P. DELFORGE. C'est une plante décrite de Crète, à fleurs un peu plus grandes que celles d'*O. dictynnae*, plus tardive, fleurissant de la mi-mars parfois jusqu'au début de mai, à peu près en même temps qu'*O. iricolor* (DELFORGE 2005B). Son pollinisateur est *Eucera kullenbergi* (PAULUS & HIRTH 2012). DELFORGE (2005B, 2006, 2008A,B, 2009) et DELFORGE et SALIARIS (2007) lui attribuent des observations qu'ils ont faites à Carpathos, à Astypaléa, dans les Cyclades, dans le sud du Péloponnèse, en Grèce continentale, en Eubée, à Zante, à Rhodes, à Cos, à Chios et dans la partie orientale de Samos. DELFORGE (2005B) indique que des photos prises à Céphalonie et en Anatolie égéenne pourraient lui correspondre. Il note toutefois dans ce dernier cas que des différences morphologiques sont apparentes sur les documents. PAULUS et HIRTH (2012) ont observé *Ophrys leochroma* en Crète, à Rhodes et Chalki, dans les îles égéennes de la plaque continentale anatolienne, Tilos, Cos, Chios, Agathonisi, Samos (dans la partie occidentale), et probablement à Astypaléa (mentionné page 664, mais pas page 634). Ils ont des

données de pseudocopulation pour la Crète, Cos, Tilos et Samos. Ils supposent que la distribution d'*O. leochroma* s'étend à la plupart des îles égéennes, sa présence étant encore incertaine en Grèce continentale. Ils lui attribuent une période de floraison allant, soit du début de mars au début d'avril (page 654), soit du début de mars au début de mai (page 656).

— *Ophrys dimidiata-villosa* PAULUS & HIRTH nom. prov. DELFORGE (2005B) avait identifié en Crète et à Carpathos, à côté d'*O. dictynnae* et d'*O. leochroma*, un troisième taxon, qui fleurit dans la seconde quinzaine de mars et au début d'avril, donc entre *O. dictynnae* et *O. leochroma*, et dont les fleurs sont plus petites que celles de ces deux espèces. Il estimait que c'était sur des individus de cette espèce que PAULUS (1988) et PAULUS et GACK (1990: 185) avaient observé des pseudocopulations par *Eucera dimidiata*. Interprétant, à la lumière de son expérience crétoise, les observations antérieures de plusieurs auteurs, DELFORGE (2005B) suggérait en outre que cette même espèce était répandue en Égée orientale et que c'était probablement le taxon que DESFONTAINES avait nommé *O. villosa*. Il l'identifie sous ce nom dans plusieurs îles proches des côtes anatoliennes (DELFORGE 2006, 2008A, B, 2009; DELFORGE & SALIARIS 2007). PAULUS et HIRTH, au contraire, considèrent qu'*Ophrys dimidiata-villosa* est un endémique crétois, notamment parce que son pollinisateur, *E. dimidiata*, ne vole nulle part ailleurs dans l'archipel grec ou en Anatolie égéenne et méditerranéenne.

— *Ophrys ulyssea* P. DELFORGE. C'est une plante à petites fleurs, dont la floraison est à peu près contemporaine de celle d'*O. leochroma*. Elle est décrite de Céphalonie. DELFORGE (2005B) l'a vue sur toutes les îles Ioniennes et, très localement, en Épire, Evritania et Étolie-et-Acarmanie. Son pollinisateur, *Eucera bidentata*, a été identifié par DELFORGE (2004, 2005A, B) à Zante.

— *Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae* P. SALIARIS, A. SALIARIS & A. ALIBERTIS. C'est une plante à fleurs assez grandes, précoce, fleurissant à Chios du début de février à la fin de mars (SALIARIS et al. 2011). DELFORGE (2005B, 2006, 2009) et DELFORGE et SALIARIS (2007) avaient déjà signalé à Rhodes, à Cos et à Chios l'existence de populations précoces à grandes fleurs, qui leur paraissaient ressembler à *O. leochroma*, plus tardif, et qu'ils avaient provisoirement rattachées à cette espèce. Ce sont ces plantes de Chios que SALIARIS et al. (2011) décrivent, indiquant toutefois que leur dénomination englobe probablement aussi celles de Rhodes et peut-être d'autres localités.

— *Ophrys korae* H.F. PAULUS & HIRTH. C'est une espèce précoce à petites fleurs, décrite à partir de plantes de Rhodes que PAULUS et HIRTH (2012: 634-635, 645-652, 654, 656-659, 664) ont vues en fleur du 22 février au 27 mars, et en boutons le 18 février. Ils ne connaissent pas son pollinisateur, mais ont observé une attractivité limitée de la plante pour *Eucera albofasciata*, le pollinisateur d'*Ophrys dictynnae* en Crète (op. cit.: 634-635). En dehors de Rhodes, PAULUS et HIRTH pensent l'avoir trouvée à Samos, dans la partie orientale de l'île. Leurs observations s'y limitent toutefois à une station, visitée le 16 mars 2012, et où les plantes qu'ils associent à *O. korae* étaient majoritairement en boutons et donc difficiles à identifier («daher schwer abgrenzbar», op. cit.: 664). C'est probablement cette observation de Samos qui les amène à étendre la

période de floraison globale d'*O. korae* à la presque totalité du mois d'avril (op. cit.: 656), alors qu'ailleurs (op. cit.: 654), ils la limitent à mars. Ils estiment probable qu'*O. korae* se trouve aussi dans d'autres îles que Rhodes et Samos, notamment Lesbos (op. cit.: 634, 647, 654); il ne nous semble toutefois pas certain qu'*O. korae* ne soit pas un endémique de Rhodes.

— *Ophrys rufitarsis-villosa* nom. prov. PAULUS et HIRTH (2012) rassemblent les observations assez nombreuses, certaines déjà relativement anciennes, qui documentent la pollinisation d'un taxon oriental du groupe d'*O. tenthredinifera* par *Eucera nigrilabis rufitarsis*. Ils montrent qu'elles délimitent un taxon assez précoce, au moins dans certaines localités, et à fleurs moyennes à grandes, dont l'aire de dispersion est assez large. Ils l'ont vu personnellement (PAULUS & HIRTH 2012: 634) à Rhodes, Léros, Cos, Samos, Chios, Lesbos, en Anatolie égéenne et en Attique. Ils considèrent sa présence à Corfou et en Albanie comme probable et notent, parmi les stations qu'ils ont visitées (op. cit.: 660-663), outre les localités indiquées à la page 634, Céphalonie et Amorgos. Ils ont des observations de pollinisation à Rhodes, à Cos, à Samos, en Anatolie égéenne et en Attique (op. cit.: 634). Ils situent la période de floraison de l'espèce avant celle d'*Ophrys leochroma*, la plaçant de mi-janvier au premier tiers de mars (PAULUS & HIRTH 2012: 656) ou de janvier au début d'avril (op. cit.: 654). Leurs observations de Rhodes s'étendent du 18 février au 7 mars, celles de Samos du 16 mars au 9 avril, celles de Chios du 22 mars au 3 avril, celles de Cos du 25 février au 1^{er} avril. Celles de Léros et de Lesbos sont faites le 5 mars, celles de Céphalonie les 27 et 29 mars, celles d'Amorgos le 3 avril, celles d'Attique les 6, 20 et 26 mars et le 8 avril, celles d'Anatolie égéenne le 28 février.

PAULUS et HIRTH (2012) incluent clairement dans *Ophrys rufitarsis-villosa* les plantes attribuées par DELFORGE (2005B, 2006, 2009) à *O. leochroma* précoce — dont PAULUS et SALKOWSKI (2008) avaient déjà noté qu'à Cos elles sont pollinisées par *Eucera nigrilabis rufitarsis* — ainsi qu'*Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, mais probablement aussi une partie des plantes non-crétoises allouées par DELFORGE (2005B, 2006, 2008A,B, 2009) et DELFORGE et SALLIARIS (2007) à *O. dimidiata-villosa* ou à *O. leochroma*. DELFORGE (2005B, 2009) mentionne d'ailleurs l'observation par VÖTH (1984) de plantes pollinisées par *Eucera nigrilabis rufitarsis* à Galaxidion dans la seconde moitié de mars, et qu'il croit pouvoir rattacher à *Ophrys leochroma*.

PAULUS et HIRTH (2012) présentent un raisonnement très détaillé visant à établir que c'est *Ophrys rufitarsis-villosa* que DESFONTAINES a décrit sous le nom d'*O. villosa*. Nous revenons plus loin sur leur argumentation mais partageons leur conclusion. Parce qu'ils estiment *O. rufitarsis-villosa* morphologiquement identique à *O. tenthredinifera* s. str. et que le pollinisateur de l'espèce orientale est considéré comme une sous-espèce d'*Eucera nigrilabis*, dont la sous-espèce nominale est le pollinisateur dans le bassin méditerranéen occidental d'*Ophrys tenthredinifera* s. str., ils traitent *O. villosa* DESFONTAINES comme un synonyme d'*O. tenthredinifera* WILLDENOW, une position à laquelle nous ne pouvons souscrire.

Nous ne voyons pas d'identité morphologique entre *Ophrys tenthredinifera* et *O. rufitarsis-villosa*. Au contraire, il nous apparaît que la disposition de la pilosité est, chez ce dernier, entièrement caractéristique du groupe oriental, partagée avec toutes ou la plupart de ses composantes, et même particulièrement bien exprimée. Nous restons convaincus que les espèces du bassin oriental forment un ensemble monophylétique. Que certains traits d'*O. tenthredinifera* se retrouvent chez certaines espèces orientales n'est pas surprenant si, comme nous l'avons suggéré (DEVILLERS et al. 2003), c'est lui, et pas l'une des autres espèces occidentales, qui a colonisé le bassin oriental, dont les espèces restent beaucoup plus semblables entre elles que ne le sont les espèces du bassin occidental. L'adaptation à un même pollinisateur, ou plutôt à des pollinisateurs étroitement apparentés — *Eucera rufitarsis* et *E. nigrilabis* sont diagnosables — peut aussi expliquer certaines approches morphologiques.

Les différences qui séparent les taxons reconnus par DELFORGE et par PAULUS et HIRTH sont bien réelles sur le terrain. Elles sont néanmoins subtiles et difficiles à vérifier sans observation des plantes vivantes. Elles tiennent le plus souvent à des différences de phénologie et de dimensions absolues, lesquelles peuvent varier de localité en localité au sein de la même espèce. Extrapoler à des populations qui n'ont pas fait l'objet d'une analyse ciblée des différences observées ailleurs est donc hasardeux. Ce l'est d'autant plus si des mesures prises par différents chercheurs sont comparées pour quantifier les différences. En outre, dans l'aire morcelée d'*Ophrys villosa* s.l. il n'est pas *prima facie* probable que des entités appartenant à des îles distantes soient conspécifiques, même si elles ont des morphologies similaires ou sont adaptées au même pollinisateur, l'un pouvant d'ailleurs découler de l'autre. Beaucoup d'apparentes divergences entre DELFORGE (2005B, 2006, 2008B, 2009) et PAULUS et HIRTH (2012) proviennent probablement de la volonté de rassembler sous une même dénomination des populations dont les similitudes peuvent être différemment appréciées mais ne reposent pas nécessairement sur l'apparentement.

On peut néanmoins essayer de recouper, pour les stations qui nous intéressent, les positions de DELFORGE (2005B, 2006, 2008B) et de PAULUS et HIRTH (2012), en retenant surtout les observations directes sur lesquelles elles se fondent. On peut peut-être ainsi réduire le nombre d'espèces susceptibles d'avoir été présentes aux localités où la plante qui a servi à la typification d'*Ophrys villosa* DESFONTAINES pourrait avoir été observée et dessinée. La démarche suppose évidemment que la distribution des taxons élémentaires qui forment le groupe était au XVIII^{ème} siècle ce qu'elle est aujourd'hui, une proposition qui est loin d'être évidente.

À Samos, dans la région de Vathi, DELFORGE (2008B) et PAULUS et HIRTH (2012) s'accordent pour considérer que deux espèces fleurissent, l'une, plus précoce et à plus petites fleurs, l'autre, un peu plus tardive et à plus grandes fleurs. Ils diffèrent toutefois quant au nom à leur donner. DELFORGE (2008B) attache la plus précoce à *Ophrys dimidiata-villosa*, la plus tardive à *O. leochroma*. Il indique pour la première une période de floraison principalement à mi-mars

(il l'a vue, d'après sa liste de stations, le 13 mars et le 1^{er} avril), pour la deuxième une période de floraison située à la fin de mars et au début d'avril (il la note, dans sa liste de stations du 30 mars au 7 avril). Pierre DELFORGE nous a montré une colonie importante des plantes à floraison tardive le 7 avril 2008. Nous avons eu l'occasion d'en documenter la diversité et de mesurer et récolter un certain nombre de fleurs.

PAULUS et HIRTH (2012) attachent la plante précoce à petites fleurs à *Ophrys koraë*, la plus tardive à *O. rufitarsis-villosa*. Leurs observations de Samos se limitent pour *O. koraë* à des plantes en boutons le 16 mars, comme rappelé plus haut. Ils ont par contre de nombreuses observations d'*O. rufitarsis-villosa*, s'étendant du 11 et du 16 mars (majoritairement en boutons) au 9 avril. Donnée particulièrement significative, de nombreuses pseudocopulations par *Eucera nigrilabis rufitarsis* ont été observées par Monika HIRTH à la fin de mars et au début d'avril (PAULUS & HIRTH 2012: 658).

On peut donc, sur la base des observations de DELFORGE, qui a suivi l'ensemble du déroulement des floraisons, retenir qu'au moins deux espèces fleurissent dans la partie orientale de Samos. L'une d'entre elles, un peu plus précoce et à fleurs un peu plus petites, pourrait être *Ophrys koraë*, mais il n'y a pas de certitude à cet égard. La deuxième, un peu plus tardive et à fleurs un peu plus grandes, ressemble à *O. leochroma* de Crète, mais est en tout ou en partie pollinisée par *Eucera nigrilabis rufitarsis* alors que le pollinisateur d'*Ophrys leochroma* est *Eucera kullenbergi*.

Pour l'Anatolie égéenne, on dispose de beaucoup moins de données. KREUTZ (1998) considère qu'une seule espèce est présente dans la région et qu'elle est de floraison précoce, du début de mars au milieu d'avril, des dates qui correspondent assez bien à celles de la plante "tardive" de Samos. Comme SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1978), il estime la plante relativement rare, mais parfois localement abondante. Des stations sont répertoriées par KREUTZ (1998) et par SUNDERMANN et TAUBENHEIM (1978) le long de l'itinéraire de TOURNEFORT avec des dates s'échelonnant du 1^{er} au 9 avril. Les 5 photos publiées par KREUTZ (1998) pour l'Anatolie égéenne, toutes prises dans la première quinzaine d'avril, ressemblent fort, tant par leur apparence que par leur spectre de variation, aux plantes que nous avons vues le 7 avril à Samos.

PAULUS et HIRTH (2012) ont observé *Ophrys villosa* s.l. dans la même région, quoiqu'un peu plus au sud, le 28 février. Ils ont observé des pseudocopulations par *Eucera nigrilabis rufitarsis*. Comme leurs observations correspondent aux dates les plus précoces relevées pour la côte égéenne d'Anatolie, il est peu probable qu'une espèce plus précoce qu'*Ophrys rufitarsis-villosa* s'y trouve, contrairement à ce qui semble se produire à Samos. DELFORGE (2005B) avait observé que les photos de KREUTZ (1998) rappelaient *O. leochroma* de Crète, mais en différaient par les détails de la cavité stigmatique et le champ basal, caractères qui en effet permettent parfois de séparer *O. leochroma* et *O. rufitarsis-villosa* (PAULUS & HIRTH 2012).

Dans l'ensemble, on peut considérer que, jusqu'à preuve du contraire, seul *Ophrys rufitarsis-villosa* existe sur la côte anatolienne. On peut d'ailleurs imaginer que ce soit un taxon de distribution continentale plus ou moins continue, de la Grèce à l'Anatolie occidentale, incluant les îles de la marge continentale, avec de rares incursions dans certaines des îles qui n'ont jamais été reliées au continent.

Pour Chios, DELFORGE et SALIARIS (2007) indiquent la présence de deux espèces, l'une plus précoce et à plus petites fleurs, qu'ils assimilent à *Ophrys dimidiata-villosa*, l'autre, à plus grandes fleurs et plus tardive, qu'ils rattachent à *O. leochroma*. Les dates de floraison de la première s'étalent toutefois sur une période très longue, du 9 mars au 29 avril, de sorte que le recouvrement entre la floraison des deux espèces est très important. Il semble néanmoins que les dates correspondant à *O. leochroma* sont postérieures au passage de TOURNEFORT. DELFORGE et SALIARIS (2007) mentionnent en outre une population à floraison très précoce qu'ils estiment ne pas différer autrement d'*O. leochroma*. C'est cette population que SALIARIS et al. (2011) singularisent plus tard sous le nom d'*Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*.

Les remarques de PAULUS et HIRTH (2012: 659) ne clarifient pas entièrement la situation. Sur la base des photos publiées par DELFORGE et SALIARIS (2007), ils inversent leurs identifications, attribuant leur plante précoce à *Ophrys leochroma* et leur plante plus tardive à *O. rufitarsis-villosa*, ce qui semblerait inverser en même temps l'ordre de floraison qu'ils présentent par ailleurs (op. cit.: 656). Leurs observations personnelles d'*O. leochroma* se placent le 1^{er} et le 4 avril, celles d'*O. rufitarsis-villosa* les 22 et 29 mars et le 3 avril. Aucune pseudocopulation n'a été observée.

Les conclusions que l'on peut retenir d'une synthèse de ces données, peut-être — mais peut-être pas — contradictoires, sont qu'une plante à assez grandes fleurs, qui est probablement *Ophrys leochroma*, fleurit à Chios en avril, bien après le départ de TOURNEFORT, et qu'une autre espèce, ou peut-être deux, dont l'une au moins est probablement *O. rufitarsis-villosa*, y fleurissent plus tôt et pourraient avoir été présentes lors du passage de TOURNEFORT.

En résumé, si le site d'observation de TOURNEFORT se situe en Anatolie égéenne, ce qui est le plus probable, la plante qu'AUBRIET a dessinée est presque certainement *Ophrys rufitarsis-villosa*. S'il se trouve à Samos, la deuxième hypothèse la plus probable, le modèle aurait pu être *O. rufitarsis-villosa* ou une plante à beaucoup plus petites fleurs qui pourrait être *O. korae*. Si le site est à Chios, c'est à nouveau *O. rufitarsis-villosa* qui est le candidat le plus probable. La question de l'attribution la plus vraisemblable du binôme de DESFONTAINES se réduit dès lors largement à la possibilité de discrimination entre *O. rufitarsis-villosa* et une plante similaire à *O. korae*. Il est évident que, quelle que soit la conclusion, elle ne traduira jamais qu'une forte probabilité, étant donné les incertitudes qui règnent sur l'identité des espèces actuelles,

sur la présence éventuelle de taxons cryptiques non encore détectés, et surtout sur la distribution passée des taxons que nous connaissons.

DELFORGE (2005B) et PAULUS et HIRTH (2012) ont interprété de façons différentes les détails du dessin d'AUBRIET. Il faut reconnaître qu'objectivement une détermination basée sur les proportions florales, les détails de structure ou les couleurs du labelle et du périanthe externe est impossible. DELFORGE (2005B: 99) écrit d'ailleurs, à très juste titre, que «malheureusement, chez [les taxons orientaux], la différence de taille entre les fleurs ne semble pas avoir induit régulièrement de différences relatives évidentes entre les parties florales [...] Les fleurs grandes semblent de ce fait être souvent des agrandissements homothétiques des petites. En l'absence d'échelle, il devient fréquemment très difficile de déterminer avec certitude, sur une photographie, si la fleur représentée est grande, moyenne ou petite...». Seule la taille absolue des fleurs peut donc apporter une information plus ou moins fiable et, pour l'apprécier sur une photographie ou un dessin, il faut disposer d'une échelle ou d'information sur les plantes vivantes. L'une et l'autre existent dans une certaine mesure pour le dessin d'AUBRIET et leur interprétation peut être tentée.

La première source d'information est la description des botanistes qui ont vu la plante sur le terrain. Dans le 'Corollaire' de TOURNEFORT (1703: 30), *Ophrys villosa* et *O. umbilicata* sont dits «flore parvo», *O. iricolor*, «flore maximo», tandis qu'aucune remarque sur la taille des fleurs n'est faite pour *O. mammosa* et *O. ferrum-equinum*. Ce sont évidemment les caractérisations du 'Corollaire' qui ont été reprises dans la description de DESFONTAINES (1807). On peut en déduire que les fleurs d'*O. villosa* sont du même ordre de grandeur que celles d'*O. umbilicata*, plus petites que celles d'*O. mammosa* et *O. ferrum-equinum*, nettement plus petites que celles d'*O. iricolor*. Malheureusement ceci peut s'appliquer à la majorité des plantes de la mouvance d'*O. villosa* s.l.

La deuxième possibilité est d'essayer de mesurer les fleurs à partir du vélin d'AUBRIET, probablement dessiné à peu près à l'échelle 1:1. C'est l'approche choisie en fait par PAULUS et HIRTH (2012: 639). Ils ont utilisé la mesure de la hauteur de la plante donnée par DESFONTAINES (1807) et ont comparé, sur l'illustration de DESFONTAINES, la longueur du labelle à cette hauteur. Comme DESFONTAINES n'a utilisé que le vélin, et pas un spécimen, c'est bien sûr la hauteur de la représentation de la plante sur ce vélin qu'il indique dans sa description. Ce sont donc les dimensions des fleurs dessinées que PAULUS et HIRTH calculent. Ils les comparent à leur mesure d'*Ophrys leochroma*, d'*O. rufitarsis-villosa* et d'*O. korae* et concluent que c'est à l'une des deux premières espèces, et non à la troisième qu'elles correspondent. Cette conclusion repose bien entendu sur l'hypothèse que la confection du vélin a adhéré strictement à la règle habituelle d'une échelle 1:1.

Nous avons essayé de recouper leur résultat par une évaluation relative, qui repose sur une hypothèse quelque peu différente. *Ophrys villosa* et *O. umbilicata* sont peints sur le même vélin et l'on peut supposer qu'ils sont dessinés à la même échelle, quelle que soit celle du vélin. Nous avons donc comparé,

sur un scan du vélin, la longueur du labelle et d'un sépale latéral d'*O. villosa* et d'*O. umbilicata*. Nous avons obtenu les rapports suivants:

longueur du labelle - *O. villosa* / *O. umbilicata* - 1,6

longueur du sépale - *O. villosa* / *O. umbilicata* - 1,4

Nous avons comparé ces valeurs à celles obtenues sur 4 spécimens d'*O. villosa* s.l. et 1 spécimen d'*O. umbilicata* que nous avons récoltés en avril 2008 à Samos, dans la région visitée par TOURNEFORT:

longueur du labelle - *O. villosa* s.l./ *O. umbilicata* - 1,6

longueur du sépale - *O. villosa* s.l./ *O. umbilicata* - 1,5

L'exactitude de la correspondance est évidemment anecdotique, étant donné la dimension des échantillons, mais elle apporte une orientation. Elle était l'hypothèse que TOURNEFORT a trouvé sa plante en mars-avril, soit dans la partie orientale de Samos, soit en Anatolie égéenne. Ces espaces sont très proches, séparés par un détroit peu profond et très étroit, et l'on peut supposer que les plantes qui les habitent appartiennent à une même population et présentent des dimensions florales similaires, même si l'espèce à laquelle elles appartiennent varie géographiquement. En outre, comme les plantes d'*Ophrys villosa* s.l. que nous avons récoltées l'avaient été au voisinage des stations où Monika HIRTH (in PAULUS & HIRTH 2012) a observé des pseudocopulations par *Eucera nigrilabis rufitarsis*, il est probable que l'espèce concernée est *Ophrys rufitarsis-villosa*.

Nous arrivons donc à la même conclusion que PAULUS et HIRTH (2012), à savoir qu'il est très probable que c'est *Ophrys rufitarsis-villosa* qui a été vu par TOURNEFORT et représenté par AUBRIET, et auquel il faut donc attacher le binôme *O. villosa* DESFONTAINES.

Cette conclusion n'est pas, et ne peut pas être, en présence d'un type dont l'interprétation sera toujours en partie subjective, une certitude. La seule façon d'assurer une stabilité de la nomenclature nous paraît être de fixer arbitrairement la localité type au site le plus probable, l'Anatolie égéenne, et de choisir un épitype provenant de cette région, protégeant sans équivoque possible les espèces nommées récemment, en particulier *Ophrys leochroma* et *O. korae*. Nous y avons procédé comme suit:

Ophrys villosa DESFONTAINES

Holotypus: Vélins du Muséum Tome XIV n°10, infra. In "Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris" (Lutetia) cons.

Epitypus (hic selectus): Anatolia, Aydin, prope Kuşadasi, 30.III.1980; in Herb. Jany Renz, Basilea (Basel), sub n° 12576.

Ophrys episcopalis POIRET

Holotype: Figure insérée en regard de la page 37 dans la 'Relation d'un Voyage du Levant', édition in-8° (TOURNEFORT 1717C), reproduction d'une gravure exécutée par Jean-Baptiste BOYER D'EGUILLES, sur la base d'un dessin original de Claude AUBRIET, fait en Crète.

Des illustrations de cet holotype, reproductions de la même gravure, figurent dans les autres éditions de la 'Relation' (TOURNEFORT 1717A, B); une reproduction du dessin original a été peinte par AUBRIET lui-même sur le 'Vélin du Muséum' Tome XIV n°13. La comparaison du vélin avec l'illustration de la 'Relation' montre clairement que ce n'est pas à partir de ce vélin, mais bien du dessin original, que la gravure a été réalisée.

Localité type: Monastère d'Aghia Triada, sur la péninsule d'Akrotiri, un peu au sud du cap Maleka (cap Mélier), environ 75 m d'alt., préfecture de Chania (La Canée), Crète, 12 mai 1700.

Contrairement aux cinq plantes de DESFONTAINES, *Ophrys episcopalis* POIRET ne pose aucun problème quant à la détermination de la localité type. Il peut, par contre, y avoir une certaine ambiguïté dans l'identification du type avec une espèce connue actuellement et donc dans l'application correcte du binôme de POIRET. Il n'y a en effet pas unanimité sur le nombre d'espèces de la flore de Crète susceptibles de correspondre à la description (KREUTZ 2002: 131; KRETZSCHMAR et al. 2002: 142-143, 146, 151; PAULUS 2002; DELFORGE 2006: 204-207).

PAULUS (2002) sépare deux espèces, *O. maxima* (FLEISCHMANN) PAULUS & GACK, fleurissant tôt, de la mi-mars à la mi-avril, et *O. episcopalis* POIRET, fleurissant tard, de la mi-avril à la fin d'avril. DELFORGE (2006: 204-207), montre au contraire une floraison continue en mars-avril et ne reconnaît qu'une espèce, *O. episcopalis*. Sa position est maintenant adoptée par PAULUS (PAULUS & HIRTH 2009). Quoi qu'il en soit, le type de POIRET appartient aux populations les plus tardives. La date de l'observation de TOURNEFORT, le 12 mai presque au niveau de la mer, peut même sembler extrêmement tardive pour l'espèce et, d'ailleurs, pour n'importe quel *Ophrys* crétois. Toutefois, il faut se rappeler que l'hiver 1699-1700 et le printemps de 1700 avaient été exceptionnellement froids dans tout le bassin méditerranéen oriental et notamment en Crète (XOPLAKI et al. 2001). Si l'on soustrait 3 semaines à la date d'observation du type, on arrive peu après la mi-avril, ce qui s'inscrit parfaitement dans les dates de PAULUS (2002) et DELFORGE (2006). La plante dessinée par AUBRIET est en pleine floraison, ayant ouvert sa quatrième et dernière fleur.

Ophrys umbilicata DESFONTAINES

Holotype: Vélin du Muséum Tome XIV n°10, en haut, peint par C. AUBRIET, sur la base d'un dessin original du même artiste.

Localité type probable: Anatolie égéenne entre Smyrne et Kuşadası, mars-avril 1702.

Autres localités type possibles: environs de Vathi, Samos, première moitié de mars 1702; plaine orientale de Chios, première moitié de mars 1701.

Les populations de l'espèce connues actuellement sous le nom d'*Ophrys umbilicata* ne semblent pas différer par leurs caractères morphologiques entre Samos, Chios et la côte égéenne de l'Anatolie. En outre, celles des deux îles de l'Égée orientale sont vraisemblablement en contact génétique avec celles du continent. La localisation précise du lieu où TOURNEFORT les a étudiées est donc probablement sans conséquence nomenclaturale et le binôme de DESFONTAINES est correctement utilisé dans son acception actuelle.

Ophrys mammosa DESFONTAINES

Holotype: Vélins du Muséum Tome XIV n°11, peint par C. AUBRIET, sur la base d'un dessin original du même artiste.

Localité type probable: Anatolie égéenne entre Smyrne et Kuşadası, mars-avril 1702.

Autres localités type possibles: Ortacui, Thrace, avril 1701; environs de Vathi, Samos, première moitié de mars 1702; plaine orientale de Chios, première moitié de mars 1701.

Les populations de l'espèce connues actuellement sous le nom d'*Ophrys mammosa* ne semblent pas différer par leurs caractères morphologiques entre Samos, Chios, la côte égéenne de l'Anatolie et le Bosphore thrace. En outre, elles sont vraisemblablement en contact génétique, de sorte que la localisation précise du lieu où TOURNEFORT les a étudiées devrait être sans conséquence nomenclaturale. Toutefois, si c'est Samos, une complication est introduite par la présence d'*O. herae*. Il serait difficile d'éliminer cette espèce par l'examen du dessin d'AUBRIET. Or, vu la saison à laquelle se place le séjour de TOURNEFORT, l'observation d'*O. herae* est plus probable que celle de la plante connue actuellement sous le nom d'*O. mammosa*. Dans ce cas aussi, afin de protéger le binôme *Ophrys herae* HIRTH & SPAETH et de conserver le binôme de DESFONTAINES dans son acception actuelle, il est souhaitable de désigner formellement la côte anatolienne comme localité type et de conforter cette désignation par le choix d'un épitype d'*O. mammosa* récolté sur cette côte, comme suit:

Ophrys mammosa DESFONTAINES

Holotypus: Vélins du Muséum Tome XIV n°11. In "Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris" (Lutetia) cons.

Epitypus (hic selectus): Anatolia, Smyrna (Izmir), Kaynarpinar, 30.III.1980; in Herb. Jany Renz, Basilea (Basel), sub n° 12589.

Ophrys ferrum-equinum DESFONTAINES

Holotype: Vélins du Muséum Tome XIV n°9, en haut, peint par C. AUBRIET, sur la base d'un dessin original du même artiste.

Localité type probable: Anatolie égéenne entre Smyrne et Kuşadası, mars-avril 1702.

Autre localité type possible: environs de Vathi, Samos, première moitié de mars 1702.

Les populations de l'espèce connues actuellement sous le nom d'*Ophrys ferrum-equinum* ne semblent pas différer par leurs caractères morphologiques entre Samos et la côte égéenne, toute proche, de l'Anatolie. En outre, elles sont vraisemblablement en contact génétique. La localisation précise du lieu où TOURNEFORT les a étudiées est donc probablement sans conséquence nomenclaturale et le binôme de DESFONTAINES est correctement utilisé dans son acception actuelle.

Remerciements.

Pierre DELFORGE, Colleta DELFORGE-ONCKELINX et leur fille Elsa nous ont accueillis et guidés avec énormément de gentillesse et de compétence, lorsque, en 2008, avec André FLAUSCH (†), nous avons essayé de retrouver à Samos les traces de Monsieur DE TOURNEFORT. Nous avons à l'époque et maintes fois depuis lors évoqué avec eux les questions que cette communication s'efforce en partie de résoudre. Karel

KREUTZ nous a très aimablement donné d'utiles informations sur les documents qui lui ont été fournis par le Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).

Bibliographie

- ALLORGE, L. 2003.- La fabuleuse odyssée des plantes: 727p. J.C. Lattès, Paris.
- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- BALIS, J. 1974.- Claude Aubriet: 4-6 in J.-P. HARROY et al. [éds].- Vélins du Muséum. Catalogue. Exposition, Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, 1974. Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, Bruxelles.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1981.- *Ophrys umbilicata* Desf.- eine gute, aber falsch interpretierte *Ophrys*-Art aus dem östlichen Mittelmeergebiet. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 13: 285-310.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- BIEL, B., KRETZSCHMAR, G. & KRETZSCHMAR, H. 1998.- Zur Orchideenflora der Insel Skyros (Sporaden). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 15(1): 27-47.
- BOINET, A. 1914.- Manuscrits de la Bibliothèque du Muséum d'Histoire naturelle: 1-357 in Catalogue général des manuscrits des Bibliothèques publiques de France. Paris-Tome II. Muséum d'Histoire naturelle — École des Mines — École des Ponts-et-Chaussées — École Polytechnique. Plon, Paris.
- BOISSIER, E. 1867-1884.- Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Græcia et Ægypto ad Indiæ fines hucusque observatarum. H. Georg, Basileæ, Genève et Lugduni. 6 vol., 1: [I]-XXXIV, [1]-1017 (1867); 2: [I-III], [1]-1159 (1872); 3: [I-III], [1]-1033 (1875); 4: 1-280 (1875), 281-1276 (1879); 5: 1-428 (1882), 429-868 (1884); Suppl.: [I]-XXXIII, [1]-466 (1888).
- CHAUMIE, M. 1973.- Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle: 69 in BOUSSON, A., CHAUMIE, M., FEUILLEBOIS, G., GUÉRIN, E., LABARRE, A. & NICOLE-GENTY, G.- Sections. Année internationale du livre (L'). *Bull. Inform. ABF* 79: 63-70.
- CHAUMIE, M. 1974.- Les vélins du Muséum: IX-XIV in J.-P. HARROY et al. [éds].- Vélins du Muséum. Catalogue. Exposition, Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, 1974. Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, Bruxelles.
- DELFORGE, P. 1994.- Les Orchidées des îles d'Andros et de Tinos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys andria*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys bommuelleri*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 109-170.
- DELFORGE, P. 2004.- Un pollinisateur pour *Ophrys villosa* s.l. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 97-102.
- DELFORGE, P. 2005A.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2005B.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-140.
- DELFORGE, P. 2006.- Nouvelles données sur la distribution d'espèces du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen oriental (Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 23-35.
- DELFORGE, P. 2008A.- Note préliminaire sur les Orchidées de l'île d'Icaria (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 16-18.
- DELFORGE, P. 2008B.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.
- DELFORGE, P. 2009.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DESFONTAINES, R.L. 1807.- Choix des plantes du corollaire de Tournefort, publiées d'après son herbier et gravées sur des dessins d'Aubriet. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 10: 218-229, pl. 11-16.
- DESFONTAINES, R.L. 1808.- Choix de plantes du Corollaire des Instituts de Tournefort, publiées d'après son herbier, et gravées sur les dessins originaux d'Aubriet: 92p., 70 pl. Levrault, Paris.

- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & TYTECA, D. 2003.- Notes on some of the taxa comprising the group of *Ophrys tenthredinifera* WILDENOW. *J. Eur. Orch.* 35: 109-161.
- DUPRAT, G. 1957.- La vie de Tournefort, essai chronologique: 15-28 in HEIM, R. [éd.]- Les grands naturalistes français. Tournefort. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- GRIIGGS, C.B. 2006.- A tale of two: reconstructing climate from tree-rings of the north Aegean, AD 1089-1989, and late Pleistocene to present: dendrochronology in upstate New York. PhD thesis. Cornell University, Ithaca.
- GUIRAL, P. 1957.- Tournefort et son voyage au Levant: 77-79 in in HEIM, R. [éd.]- Les grands naturalistes français. Tournefort. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- HAMONOU, A. 2006.- Claude Aubriet et les botanistes du Jardin du roi (fin du xvii^{ème} - première moitié du xviii^{ème} siècle). Conférence à la Société Botanique de France. www.bium.univ-paris5/sbf
- HARROY, J.P. 1974.- La peinture sur vélin: XIX-XXIV in J.-P. HARROY et al. [éds].- Vélins du Muséum. Catalogue. Exposition, Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, 1974. Bibliothèque Royale Albert 1^{er}, Bruxelles.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1989.- Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 1068-1135.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1992.- Zur Orchideenflora von Samos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 24: 1-51.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1994.- Beitrag zur Orchideenflora der oestageaischen Inseln Arkoi, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* - eine neue *Ophrys*art, *Serapias patunia* - eine neue *Serapias*art. *J. Eur. Orch.* 26: 426-621.
- ISELY, D. 1994.- One hundred and one botanists: 351p. Iowa State Univ. Press, Ames.
- JOLYCLERC, N. 1797.- Elémens de botanique, ou Méthode pour connoître les plantes, par Pitton de Tournefort. Édition augmentée de tous les supplémens donnés par Antoine de Jussieu; enrichie d'une concordance avec les classes, les ordres du système sexuel de Linné, et les familles naturelles créées par Laurent-Antoine de Jussieu; mise à la portée de tous les hommes par l'interprétation française du texte grec ou latin des espèces admises dans les auteurs, par des additions très-considérables au dictionnaire des termes du botaniste, etc. etc. etc. Tome quatrième. Pierre Bernuset, Lyon.
- KARATZAS, I.A. & KARATZA, A. s.d. [2009?].- Wild Orchids of Lesvos: 323p. Entelexeia, Mytileni [en grec].
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2002.- Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos: 416p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkei - Beschreibung, Ökologie, Verbreitung Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreuz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Ikonographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreuz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- LAMARCK, J.-B. 1783.- Encyclopédie méthodique: botanique. Tome premier: 752p. Panckoucke, Plomteux, Paris, Liège.
- LAMY, D. & PELLETIER, A. 2010.- La conservation et la valorisation de l'Herbier de Tournefort au Muséum national d'Histoire naturelle. *La Lettre de L'OCIM* [En ligne] 130: 19-26. <http://ocim.revues.org/132>.
- LUTERBACHER, J., RICKLI, R., XOPLAKI, E., TINGUELY, C., BECK, C., PFISTER, C. & WANNER, H. 2001.- The Late Maunder Minimum (1675-1715) — a key period for studying decadal scale climatic change in Europe. *Climatic change* 49: 441-462.
- LUTERBACHER, J. & XOPLAKI, E. 2003.- 500-year winter temperature and precipitation variability over the Mediterranean area and its connection to the large-scale atmosphere circulation: 133-153 in BOLLE, H.J. [éd.]- Mediterranean climate, variability and trends. Springer, Berlin, Heidelberg.
- LUTERBACHER, J., DIETRICH, D., XOPLAKI, E., GROSJEAN, M. & WARNER, H. 2004.- European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 303: 1499-1503.
- LUTERBACHER, J., XOPLAKI, E. et al. 2006.- Chapter 1. Mediterranean climate variability over the last centuries: A review. *Development in earth and environmental sciences* 4: 27-148.

- PHILANDRAS, C.M., NASTOS, P.T. & REPAPIS, C.C. 2008.- Air temperature variability and trends over Greece. *Global NEST J.* 10: 273-285.
- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegafifera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 817-882.
- PAULUS, H.F. 2002.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) II. Über *Ophrys holoserica* s. lat.: *Ophrys episcopalis*, *Ophrys maxima* und *Ophrys halia* spec. nov. (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 18(2) ["2001"]: 46-63.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990.- Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. *Pl. Syst. Evol.* 169: 177-207.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2009.- Bestäubung und Systematik der *Ophrys holoserica-episcopalis*-Gruppe: *Ophrys saliarisii* nov. spec. aus Chios und Rhodos. *J. Eur. Orch.* 41: 663-680.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2012.- Bestäubungsbiologie und Systematik der *Ophrys tenthredinifera*-Artengruppe in der Ostägäis (Orchidaceae, Insecta). *J. Eur. Orch.* 44: 625-686.
- PAULUS, H.F. & SALKOWSKI, H.-E. 2008.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen aus der Ägäis-Insel Kos (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* 24 (2) ["2007"]: 4-29.
- POIRET, J.L.M. 1816.- Encyclopédie méthodique: Botanique, par M. Lamarck, de l'Institut de France; continuée par J.L.M. Poiret, Professeur d'histoire naturelle, de plusieurs sociétés savantes et littéraires. Supplément, Tome IV: 731p. Agasse, Paris.
- SALIARIS, P., SALIARIS, A. & ALIBERTIS, A. 2011.- *Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, a new subspecies from Chios. *J. Eur. Orch.* 43: 603-608.
- SUNDERMANN, H. & TAUBENHEIM, G. 1978.- Die Verbreitung der Orchideen in der Türkei I. Ein Beitrag zur "Flora of Turkey". *Orchidee* 29: 172-179.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton. 1694.- Éléments de botanique, ou méthode pour connoître les plantes. Tome 1: 562+20p. Imprimerie Royale, Paris.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton. 1700.- Institutiones rei herbariae. Tomus 1: 697p. Imprimerie Royale, Paris.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1703.- Corollarium institutionum rei herbariae, in quo plantae 1356 munificentia Ludovici Magni in Orientalibus regionibus observatae recensentur, & ad genera sua revocantur: 55p. Imprimerie Royale, Paris.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1717A.- Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roy: contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie mineure. Tome premier: 544p. + tables, planches et introduction.. Imprimerie Royale, Paris.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1717B.- Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roy: contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie mineure. Tome second: 526p. + tables, planches et introduction. Imprimerie Royale, Paris.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1717C.- Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roy: contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie mineure. [Deuxième édition, in-8°] Tome premier: 379p. + tables, planches et introduction.. Anisson et Posuel, Lyon,
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1718.- Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roy: contenant l'histoire ancienne et moderne de plusieurs isles de l'Archipel, de Constantinople, des côtes de la mer Noire, de l'Arménie, de la Géorgie, des frontières de Perse et de l'Asie mineure. Tome premier: 188p. + tables, planches et introduction. Aux dépens de la Compagnie, Amsterdam.
- VÖTH, W. 1984.- Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-arten. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 16: 1-20.
- XOPLAKI, E., MAHERAS, P. & LUTHERBACHER, J. 2001.- Variability of climate in meridional Balkans during the periods 1675-1715 and 1780-1830 and its impact on human life. *Climatic Change* 48: 581-615.

Nouvelle contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen (Grèce): *Ophrys amphidami* et *Ophrys lycomedis* sp. novae

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - *New contribution to the knowledge of the Ophrys tenthredinifera species group in the Aegean basin (Greece): Ophrys amphidami and Ophrys lycomedis sp. novae.* After a review of the last developments of the systematics of the *Ophrys tenthredinifera* species group, two entities, respectively from the Greek islands of Kythera (Attica) and Skyros (Northern Sporades) are described. They differ from all the oriental taxa of the group notably by the presence of a strong tuft over the labellum appendix, a structure known only among the occidental *O. neglecta* and its allies, *O. ficalhoana* and *O. grandiflora*. The two Greek taxa are newly described here as *Ophrys amphidami* (from Kythera) and *Ophrys lycomedis* (from Skyros). Furthermore, two new combinations are made for *Ophrys villosa* subsp. *sanctae-marcellae* and *Ophrys riphaea*.

Key-Words: Orchidaceae; *Ophrys tenthredinifera* species group, *Ophrys villosa*, *Ophrys villosa* var. *sanctae-marcellae*, *Ophrys riphaea*, *Ophrys amphidami* sp. nova, *Ophrys lycomedis* sp. nova; Flora of Greece, Aegean islands, Kythera, Skyros; Flora of Morocco.

Introduction

Comme il est rappelé par ailleurs dans le présent bulletin (DELFORGE 2013; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A), jusqu'en 2005, la quasi-totalité des botanistes qui ont herborisé dans le bassin égéen n'ont distingué qu'un seul taxon dans le groupe d'*Ophrys tenthredinifera*, qu'ils nomment *O. tenthredinifera* ou *O. [tenthredinifera subsp.] villosa*. Dans les années 1980 et 1990, en effet, *O. tenthredinifera* était considéré comme une espèce de vaste distribution méditerranéenne, polymorphe et dotée de pollinisateurs différents suivant les régions (PAULUS & GACK 1990), mais constituant une entité «impossible de résoudre [...] en plusieurs espèces biologiques ou phylogénétiques cohérentes» (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994: 345).

Sous l'impulsion de D. TYTECA, qui tentait de classifier les différents taxons d'*Ophrys tenthredinifera* qu'il observait au Portugal (e.g. TYTECA 1985, 1998, 2000), une première clarification de la systématique du groupe d'*O. tenthre-*

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 1.X.2013, modifié le 14.X.2013, accepté le 25.X.2013.

dinifera dans le bassin méditerranéen occidental est publiée (DEVILLERS et al. 2003). Deux ensembles sont définis sur la base de la répartition géographique, de la phénologie et de la morphologie florale, avec une attention particulière pour la taille des fleurs, pour la structure et la coloration de la cavité stigmatique, ainsi que pour la structure du labelle et sa pilosité. Un premier ensemble est caractérisé par l'allongement du labelle, le faible développement ou l'absence d'une touffe de poils au-dessus de l'appendice, la teinte en général rougeâtre du champ basal et de la cavité stigmatique, ainsi que la présence de callosités en forme de crêtes encadrant celles-ci. Un second ensemble se distingue du premier par la forme plus carrée du labelle, dont les épaulements sont plus marqués, la présence d'une importante touffe de poils au-dessus de l'appendice, la teinte généralement sombre, brunâtre à noirâtre du champ basal et de la cavité stigmatique, ainsi que la tendance des callosités de la cavité stigmatique à s'arrondir en pseudo-yeux, comme chez *O. fuciflora* et ses alliés.

Ce second ensemble est composé d'un certain nombre d'espèces déjà nommées en 2003, *Ophrys ficulhoana* GUIMARÃES 1887, du Maghreb et de la péninsule ibérique (avec quelques apparitions sporadiques dans le sud-ouest de la France), *Ophrys grandiflora* TENORE 1819, de Sicile, Calabre, Algérie et Tunisie, ainsi qu'*O. neglecta* PARLATORE 1887, d'Italie péninsulaire, de Croatie et, peut-être, de Sardaigne et de Corse, l'identification du taxon cyrno-sarde à *O. neglecta* étant toujours faite avec réserves par DEVILLERS et al. (2003) et DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013B). *Ophrys tardans* O. DANESCHI & E. DANESCHI 1972 (pro hybr.), endémique de la région de Lecce (Pouilles, Italie) et probablement d'origine hybride, pourrait également être intégré dans cet ensemble. La répartition de ce dernier paraît donc essentiellement méditerranéenne occidentale et centrale, la région de Dubrovnik, la presqu'île de Pelješac et l'île de Lastovo, dans l'extrême sud-est de la Croatie, paraissant la limite orientale atteinte par *O. neglecta* (e.g. DELFORGE 2006A: 152-153; PAULUS & HIRTH 2012: 670, Abb. 7) et donc par l'ensemble auquel il appartient.

Le premier ensemble caractérisé par DEVILLERS et al. (2003) est composé, quant à lui, d'*Ophrys tenthredinifera*, certainement présent en Afrique du Nord, aux Baléares, dans la péninsule ibérique et à l'extrême sud de la France, ainsi que par des taxons du Maghreb et d'Italie non nommés en 2003 et qui, probablement, restent à délimiter, selon DEVILLERS et al. (2003). Deux espèces un peu plus divergentes, *O. aprilis* P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN 2003, décrit de Corse (ibid.: 152), et *O. normanii* J.J. WOOD 1983 (pro hybr.), endémique de Sardaigne, peuvent probablement être considérées comme appartenant à ce premier ensemble (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013B). *O. spectabilis*, décrit ultérieurement des Baléares comme sous-espèce d'*O. tenthredinifera* (KREUTZ 2007) et élevé au rang spécifique par PAULUS (2011: 38, note 1), en fait certainement partie aussi. La distribution de ce premier ensemble paraît donc nettement méditerranéenne occidentale, mais le taxon oriental, réhabilité sous le nom d'*O. tenthredinifera* subsp. *villosa* lors de la mise au point de BAUMANN et KÜNKELE (1986: 568-569), appartient très probablement à cet ensemble également, selon DEVILLERS et al. (2003, voir aussi DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A), ce qui étend sa distribution jusqu'à Chypre à l'est.

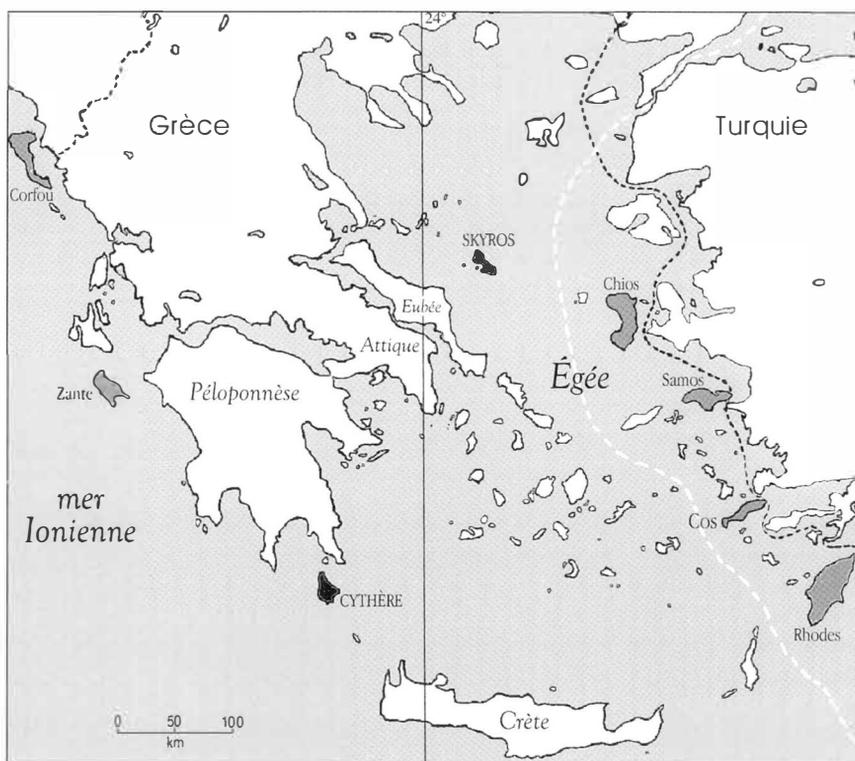
Lorsqu'il a été examiné avec une certaine précision, *Ophrys [tenthredinifera subsp.] villosa* a paru polytypique à de nombreux spécialistes. Sa grande amplitude de variation dimensionnelle, notamment, a été incidemment remarquée (e.g. RENZ in RECHINGER 1943; NELSON 1962; GÖLZ & REINHARD 1978, 1995; HIRTH & SPAETH 1989, 1994, 1998; MANUEL 1996; DELFORGE 1994, 1995A, B, 1997A, B; KREUTZ 1998, 2002; KRETZSCHMAR et al. 2002) et la coexistence, parfois sur les mêmes sites, d'au moins deux taxons, par exemple l'un précoce, à petites fleurs, l'autre à fleurs plus grandes et paraissant plus tardif, a parfois été évoquée, sans que des conclusions taxonomiques aient été tirées de ces constatations.

La distinction morphométrique entre *Ophrys tenthredinifera*, occidentale, et *O. villosa*, orientale, s'est généralement faite en regroupant, dans l'échantillon de ce dernier, différentes populations grecques. Par exemple les quelques moyennes précisées pour *O. tenthredinifera* subsp. *villosa* par BAUMANN et KÜNKELE (1986) proviennent notamment de matériaux de NELSON (1962) récoltés à Corfou et au mont Hymette (Attique), celles de GÖLZ et REINHARD (1987) mêlent taxons à fleurs petites, moyennes et grandes respectivement de l'île de Rhodes, du Péloponnèse et de Crète, celles de DEVILLERS et al. (2003) rassemblent des exsiccata de plantes crétoises, ioniennes et anatoliennes (ibid.: 150, tab. 1) et le tableau comparatif des principaux caractères, publié dans cette étude (ibid.: 151, tab. 3), réunit des *O. "villosa"* récoltés de l'Albanie à Chypre, bien qu'il soit précisé qu'il s'agit, certainement, d'entités diverses.

Cette constellation orientale se caractérise, selon DEVILLERS et al. (2003: 136-137, 151), par un labelle assez allongé, relativement peu convexe transversalement, au sommet peu évasé, avec des lobes latéro-distaux peu récurvés; les épaulements du labelle sont assez carrés, plus marqués que chez *Ophrys tenthredinifera*, les gibbosités basales peu prononcées; la zone centrale brune du labelle est grande, uniforme, bien définie; la pilosité submarginale est formée d'une couronne nettement délimitée de la zone centrale, formée de poils fins, miel à jaune paille, plus clairs en périphérie, entourant continûment le labelle des épaulements à l'appendice, généralement sans touffe marquée au-dessus de celui-ci ou munie de poils un peu plus longs, formant alors deux petites houppes de part et d'autre de l'appendice; les bords latéro-distaux du labelle sont glabres, jaunes, la démarcation avec la pilosité est là abruptement marqué. Le champ basal est le plus souvent rougeâtre, la cavité plus foncée, brun foncé à gris foncé, rarement rougeâtre; les callosités de la cavité stigmatique, allongées, gris luisant à noir brillant, ne forment pas de pseudo-yeux. Il n'y a, enfin, pas de contraste entre la couleur des sépales et celle des pétales, qui sont concolores (DEVILLERS et al. 2003; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A).

Ophrys villosa et les espèces apparentées

Dans une première tentative de clarification de l'ensemble oriental, j'ai proposé de distinguer trois espèces en Crète (DELFORGE 2005), la première à fleurs assez grandes, très précoce, *Ophrys dictynnae*, la deuxième tardive, à



Carte 1. Situation des îles et régions grecques citées dans le texte. En pointillés blancs, la ligne de Rechinger, qui marque la limite phytogéographique entre les flores européenne et asiatique (RECHINGER 1950; TUTIN et al. 1993; SFRID 1996).

fleurs généralement grandes, de teintes sombres ou saturées, *O. leochroma*, et la troisième, de floraison intermédiaire et à petites fleurs, pollinisée par *Eucera dimidiata* (PAULUS 1988; PAULUS & GACK 1990), que j'ai proposé d'identifier à *O. villosa*, puisqu'il s'agissait de l'espèce crétoise aux fleurs les plus petites et que, depuis la révision du genre *Ophrys* de BAUMANN et KÜNKELE (1986), l'usage s'était établi d'appeler le taxon grec à petites fleurs *O. [tentredinifera subsp.] villosa*. Dans la même contribution (DELFORGE 2005), je décrivais également, sous le nom d'*Ophrys ulyssea*, un taxon ionien à fleurs assez petites, fleurissant en avril, et dont, à Zante, j'avais observé le pollinisateur, *Eucera bidentata* (DELFORGE 2004).

Ces trois espèces décrites en 2005, comme le taxon pollinisé par *Eucera dimidiata* et identifié à *Ophrys villosa*, montraient bien les caractères décrits pour les taxons orientaux par DEVILLERS et al. (2003) et rappelés ci-dessus. En particulier, la couronne de pilosité marginale du labelle est, chez chacun d'eux, assez constamment large sur tout le pourtour du labelle et nettement délimitée du centre, qui est lui finement velouté et d'une couleur bien plus sombre.

Une légère augmentation de la longueur des poils situés au-dessus de l'appendice a parfois été notée chez *O. dictynnae*, *O. "dimidiata-villosa"* et chez *O. ulysssea*, chez qui ils peuvent être rougeâtres, mais cette structure est inconstante chez ces espèces et elle n'a pas le développement ni l'exubérance qu'elle atteint constamment chez *O. neglecta* et ses alliés. Elle entre tout à fait dans le cadre morphologique assigné par DEVILLERS et al. (2003) à l'ensemble formé par *O. tenthredinifera* et les espèces affines.

Après la publication de cette étude (DELFORGE 2005) et à la suite des clarifications successives pour les îles de Rhodes, Chios, Samos et Cos (DELFORGE 2006B; 2008, 2009, DELFORGE & SALIARIS 2007), la plurispécificité du groupe en Grèce a été reconnue, acceptée et documentée par plusieurs auteurs (e.g. PAULUS 2007; ANTONOPOULOS 2009; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUIJREN 2009; ALIBERTIS 2011; SALIARIS et al. 2011). Cependant, PAULUS et HIRTH (2012) vont apporter de nouvelles informations sur le groupe d'*Ophrys tenthredinifera* en Grèce.

L'identité d'*Ophrys villosa*

PAULUS et HIRTH (2012) reconnaissent la validité des 3 espèces décrites en 2005, *Ophrys dictynnae*, *O. leochroma* et *O. ulysssea*, ce dernier pollinisé par *Eucera bidentata*, et ils ont en outre trouvé les pollinisateurs spécifiques d'*Ophrys dictynnae* et d'*O. leochroma*, respectivement *Eucera nigrita* (= *E. albofasciata*) et *E. kullenbergi*. Ils décrivent en outre de l'île de Rhodes, sous le nom d'*Ophrys korae*, une espèce à petites fleurs, fleurissant en mars, et dont ils ne connaissent pas le pollinisateur; ils soupçonnent sa présence à Samos. Comme les autres espèces orientales du groupe d'*O. tenthredinifera*, *O. korae*, que j'ai vu à Rhodes en 1984 et 2006 (DELFORGE 2006, sub nom. *O. villosa*), possède tous les caractères définis pour les taxons orientaux par DEVILLERS et al. (2003) et ne possède pas, par exemple, une touffe de poils développée au-dessus de l'appendice du labelle.

L'étude de PAULUS et HIRTH (2012), d'autre part, suggère des changements dans l'usage établi du nom *Ophrys villosa* sur trois points, l'un assez mineur, les deux autres plus lourds de conséquences.

1. Ils estiment que l'*Ophrys* crétois à petites fleurs, pollinisé par *Eucera dimidiata*, ne peut pas être identifié à *Ophrys villosa* parce que cette espèce n'a pas été décrite de Crète et qu'*Eucera dimidiata*, son pollinisateur, n'est connu que de Crète. Selon eux, *Ophrys "dimidiata villosa"* ne peut représenter, de ce fait, qu'un taxon endémique de Crète, non encore décrit.

2. D'autre part, PAULUS et HIRTH (2012) réenvisagent l'identité d'*Ophrys villosa* en analysant le plus finement possible la description de DESFONTAINES (1807), basée sur le 'Corollaire' de TOURNEFORT (1703) et le vélin peint par AUBRIET; ils estiment que ce nom doit s'appliquer à un taxon très précoce, mais possédant cependant une longue période de floraison, dont les (très) grandes fleurs sont pollinisées par *Eucera nigrilabris* subsp. *rufitarsis*. Cette identification est troublante parce que les deux seuls renseignements que nous posséd-

dons de première main pour ce taxon est qu'il est très pileux («*villosissimo*») et petit («*parvo*»). En effet, parmi les espèces nouvelles vues par TOURNEFORT lors de son voyage dans le "Levant" et répertoriées dans son 'Corollaire' (TOURNEFORT 1703: 30), *Ophrys villosa* est décrit par un polynôme: «*Orchis Orientalis, fucum referens, flore parvo, villosissimo, scuto azureo*», qui constitue une diagnose succincte (cf. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A). Le seul renseignement donné sur la dimension d'*O. villosa* dans cette diagnose indique qu'il est petit, comme *O. umbilicata*, peint sur le même vélin.

L'identification d'*Ophrys villosa* au taxon oriental doté des plus grandes fleurs connues dans cette région peut donc sembler paradoxale. Comme, par ailleurs, cette identification est néanmoins défendable, qu'elle est à présent confortée par le choix d'un épitype (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013A) et alors que, de toute manière, il semble impossible de trancher avec certitude dans ce débat, j'utiliserai dorénavant *Ophrys villosa* dans le sens proposé par PAULUS et HIRTH (2012) et fixé par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013A).

Cette nouvelle acception d'*Ophrys villosa* implique évidemment que soient réévaluées les mentions d'*O. villosa* et d'*O. leochroma* faites auparavant dans mes travaux postérieurs à 2004, où interviennent des espèces égéennes du groupe, parmi lesquelles j'ai généralement identifié les taxons à petites fleurs à *O. villosa*, les taxons à grandes fleurs de floraison tardive à *O. leochroma* (DELFORGE 2005, 2006B, C, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012A; DELFORGE & SALIARIS 2007). Cette réallocation ne peut cependant pas être faite par une simple permutation automatique des noms du fait de l'amplitude phénologique et de la grande variation morphométrique d'*Ophrys villosa*, de la délimitation d'*O. "dimidiata villosa"* et de la description récente d'*O. korae*, taxon à assez petites fleurs, de répartition encore mal connue. C'est également l'avis de PAULUS et HIRTH (2012).

3. Enfin, PAULUS et HIRTH (2012) considèrent que le taxon oriental, *Ophrys villosa*, et le taxon occidental, *O. tenthredinifera*, sont conspécifiques parce qu'ils n'aperçoivent pas de différences morphologiques pouvant distinguer ces deux taxons qui sont, par ailleurs, pollinisés tous deux par l'abeille *Eucera nigrilabris*, respectivement *E. nigrilabris* subsp. *rufitarsis* dans le bassin égéen, *E. nigrilabris* subsp. *nigrilabris* dans le bassin méditerranéen occidental.

Du point de vue biogéographique, les aires de distribution d'*Ophrys tenthredinifera* et d'*O. villosa* sont cependant séparées par toute la Méditerranée centrale selon la carte publiée par PAULUS et HIRTH (2012: 670, Abb. 7). Par ailleurs la prise de position systématique de PAULUS et HIRTH (2012) pour les *Ophrys* est basée sur celle des hyménoptères pollinisateurs, une procédure parfois discutable, comme je l'ai encore récemment indiqué (DELFORGE 2012C: 195), notamment parce que la systématique des Hyménoptères est notablement plus instable que celles des Orchidées. Ainsi que le relèvent très bien DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013A), *Eucera rufitarsis* et *E. nigrilabris* sont diagnosables et peuvent donc être considérés comme 2 espèces d'abeilles étroitement apparentées plutôt que comme 2 sous-espèces d'une même espèce.

Enfin, et surtout, comme il a déjà été souvent indiqué en détails et rappelé encore plus haut dans le présent travail, *Ophrys tenthredinifera*, taxon occi-

dental, d'une part, et *O. villosa* et les taxons orientaux, d'autre part, diffèrent par des caractères de structure tranchés, qui ont bien été délimités par DEVILLERS et al. (2003) et rappelés par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2013A), de sorte qu'il paraît peu adéquat de considérer qu'*O. villosa* est un synonyme d'*O. tenthredinifera*.

Deux taxons égéens, divergents, du groupe d'*Ophrys tenthredinifera*

Lors de prospections dans l'île de Skyros (Sporades du Nord, Carte 1) en 2011, alors que la fin de l'hiver et le début du printemps étaient anormalement froids, plusieurs populations d'un *Ophrys villosa* s.l. commençant à fleurir à la mi-mars ont été observées (DELFORGE 2013). Ces plantes se distinguaient immédiatement d'*Ophrys villosa*, plus précoce et aux fleurs plus grandes, par la présence d'une très forte touffe de poils au-dessus de l'appendice, poils rouge foncé s'ils prennent naissance dans la pilosité labellaire centrale, jaunes ou jaunâtres, s'ils émergent de la pilosité périphérique.

Cette structure, qui se voit parfois mal sur les photographies prises face au labelle, est particulièrement importante pour l'attraction et la stimulation du pollinisateur. C'est en effet là, juste au-dessus de l'appendice, que les abeilles mâles positionnent leur édéage (= appareil copulateur) pendant la pseudocopulation. Dans le groupe d'*Ophrys tenthredinifera*, cet endroit peut-être, selon les espèces, subglabre, subglabre et encadré de 2 houppes, assez pileux ou, au contraire, orné d'une touffe importante de poils raides qui surplombe et dépasse l'appendice, ce qui doit certainement aider à orienter le choix du pollinisateur. Ces différentes conditions sont par ailleurs certainement sélectionnées par les pollinisateurs.

Une touffe de poils très développée au-dessus de l'appendice semblait l'apanage des seules espèces occidentales *Ophrys neglecta*, *O. ficalhoana* et *O. grandiflora* (DEVILLERS et al. 2003) et n'avait jamais été signalée formellement jusqu'à présent dans le bassin méditerranéen oriental. Par ailleurs, en révisant mes documents photographiques concernant les *O. tenthredinifera* grecs afin de les reclasser en fonction des conclusions de PAULUS et HIRTH (2012), je me suis également aperçu que l'*O. villosa* s.l. à très petites fleurs de l'île de Cythère (Pl. 1), vu sur 130 sites en 2010, possédait également cette structure (ce qui indique, entre autres, que considérer quasi automatiquement à l'époque tous les petits *O. tenthredinifera* égéens comme des *O. villosa* n'aiguillait pas le sens de l'observation).

Le taxon de Skyros et celui de Cythère possèdent des caractères indiqués par DEVILLERS et al. (2003: 117-118) comme appartenant exclusivement à *Ophrys neglecta* et aux espèces occidentales affines, *O. ficalhoana* et *O. grandiflora*: le labelle est globulaire ou quadrangulaire, assez carré, plus court que chez *O. tenthredinifera*, *O. villosa* et leurs alliés, les gibbosités latérales, bien marquées, sont glabres sur la surface tournée vers la cavité stigmatique, la pilosité périphérique est très forte, laineuse, avec, comme nous l'avons déjà relevé, une importante touffe de poils raides, rouges ou jaunes, au-dessus de



Planche 1. *Ophrys amplidami*. Île de Cythère (Attique, Grèce).

À gauche : Phratsia (loc. typ.), 6.IV.2013 (photographiés en Belgique, avant pressage et mise en herbier) en haut: holotype; au centre et en bas: isotype. À droite, en haut, Makrykythira, 2.IV.2010; en bas, Pitsinianika, 16.III.2010.

(photos P. DELFORGE)

l'appendice. Les autres caractères, cependant, restent ceux d'*O. villosa* et de ses alliés orientaux; en particulier et notamment, le champ basal est rougeâtre, au moins dans sa partie distale et est plus clair que la cavité stigmatique et, d'autre part, les callosités entourant celle-ci restent des arêtes et n'ont généralement pas tendance à s'arrondir en pseudo-yeux, comme chez *O. neglecta* et ses alliés.

Skyros est une île très isolée, où l'endémisme est, de ce fait, important (e.g. DELFORGE 2013). À la limite des bassins ionien et égéen, à l'extrémité de l'Arc hellénique et isolée depuis longtemps du Péloponnèse, Cythère possède également une flore assez originale (DELFORGE 2010). Il n'est donc pas étonnant que ces deux îles portent, chacune, une entité particulière du groupe d'*O. tenthredinifera*. *O. villosa* (sensu PAULUS et HIRTH 2012) est présent dans les deux îles et il est parfois syntopique avec les deux taxons signalés ici. Dans ces cas, aucun intermédiaire n'a été observé. Ces deux taxons, très distincts, se comportent donc comme des espèces (biologiques, évolutives, phylogénétiques) que je propose de décrire et de nommer ci-après.

Quelle est l'origine de ces deux espèces ? Leurs caractères, intermédiaires pour certaines structures entre ceux d'*Ophrys villosa* et ses alliés d'une part, d'*O. neglecta* et ses alliés, d'autre part, restent cependant fort proches de ceux des taxons orientaux. Il est donc vraisemblable qu'ils sont issus d'une radiation locale à partir d'*O. villosa* plutôt que le produit d'une dispersion de graines d'*O. neglecta* s.l. vers l'est, suivie d'une introgression par un taxon oriental. Les massifs montagneux d'Albanie, de Grèce continentale et de l'île d'Eubée séparent d'ailleurs l'aire de distribution d'*O. neglecta* de l'île de Skyros, rendant le transport de graines d'*O. neglecta* par le vent assez difficile et donc peu probable. Rappelons par ailleurs qu'isolé dans le sud de la Corse, *O. aprilia* montre également une morphologie intermédiaire, pour certains caractères, entre *O. tenthredinifera*, absent (aujourd'hui ?) de Corse, et *O. neglecta* (DEVILLERS et al. 2003).

Cythère: *Ophrys amphidami* P. DELFORGE

La taille très petite des fleurs de l'*Ophrys villosa* s.l. de Cythère avait déjà retenu l'attention. Il a par exemple été signalé par RENZ (1928), sous le nom d'*O. tenthredinifera* «mit kleinen Blüten» puis sous celui d'*O. tenthredinifera* «Sehr kleinblütig» (RENZ in RECHINGER 1943: 821). Il s'agit d'une plante élancée et grêle, haute de 11-24,5 cm (\bar{x} = 17,14 cm, n=10), portant 3-11 fleurs (\bar{x} = 5,40), très petites pour le groupe, de la dimension de celles d'*O. bombyliflora* parfois (Pl. 1). Les sépales arrondis (6,2-10 × 4,3-6,1 mm, \bar{x} = 8,06 × 3,91 mm) et les pétales (2,6-3,2 × 2,2-3,1 mm, \bar{x} = 2,89 × 2,64 mm) triangulaires-arrondis, auriculés et très velus, sont généralement rose pâle et concolores. Sur le frais, le labelle (6,1-8,0 × 7,2-9,8 mm, \bar{x} = 7,34 × 9,33 mm) paraît globuleux à quadrangulaire et très convexe transversalement; il semble et est souvent plus petit que le sépale dorsal; ses épaulements sont carrés ou retombants, dégageant nettement la base de la cavité stigmatique; ils sont munis de petites mammosités arrondies, bien marquées, placées à hauteur du sommet du champ

basal et glabres sur leur face interne; le labelle est très largement bordé d'une pilosité dense, laineuse, jaunâtre très pâle, presque blanchâtre, laissant un peu transparaître la couleur jaune verdâtre de son épiderme; cette pilosité périphérique est régulière et reste large dans la moitié distale; elle délimite nettement au centre du labelle une plage veloutée sombre assez exiguë, subquadrangulaire-arrondie à circulaire; il y a une touffe de poils raides, épais, longs de 2-2,5 mm, jaunes ou brun rougeâtre, qui prend naissance au sommet de la plage veloutée centrale et surplombe longuement l'appendice; celui-ci est dressé, triangulaire à arrondi, assez important, inséré dans une profonde échancrure du labelle; la marge distale du labelle est assez large, glabre, jaune verdâtre, elle est souvent fortement récurvée, voire enroulée, vers l'avant; la cavité stigmatique est sombre, brun noirâtre, le plancher parfois vert marbré, plus ou moins foncé; la macule est basale, relativement importante parfois, bleu foncé marbré de bleu plus pâle, largement bordée d'ivoire, encadrant le champ basal et remontant jusqu'aux jointures entre les callosités et les parois de la cavité stigmatique; le champ basal est sombre comme la cavité stigmatique, puis rouge plus clair vers la macule; les callosités internes de la cavité stigmatique sont courbes, importantes, très brillantes, avec une minuscule excroissance arrondie à leur jonction avec les parois externes, une petite structure qui accroche bien la lumière d'un flash et peut alors évoquer l'arrondi des pseudo-yeux; les callosités induisent un ressaut proéminent, bien visible vu de profil, qui prolonge le plancher de la cavité stigmatique et qui surplombe la totalité du petit champ basal très incurvé; les points staminodiaux sont parfois présents. La floraison se fait de la mi-mars à la mi-avril; l'espèce est très répandue à Cythère, où nous l'avons notée sur 130 sites en 2010 (DELFORGE 2010, carte 1 p. suivante); son pollinisateur n'est pas connu.

Je propose de dédier cette espèce à Amphidamus (Αμφιδάμαντος), un des Argonautes, premier Cythérien à avoir été cité dans la littérature (HOMÈRE, Iliade: 10.269) et de la nommer *Ophrys amphidami* (Annexe 1.1).

Skyros: *Ophrys lycomedis* P. DELFORGE

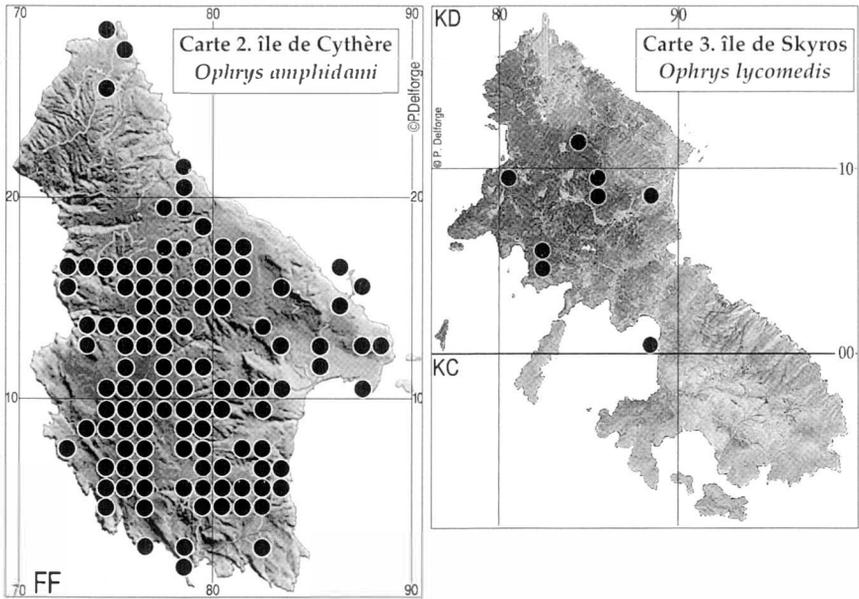
À Skyros, à partir de la mi-mars 2011, fleurissaient, sur 5 sites de la partie occidentale de l'île (Carte 2), de petites populations d'un *Ophrys* du groupe d'*O. tenthredinifera* aux fleurs très colorées, de taille moyenne pour le groupe, muni de la pilosité labellaire caractéristique des taxons orientaux mais orné, au-dessus de l'appendice, d'une importante touffe, souvent hémisphérique, de poils raides (Pl. 2). Cette particularité de la pilosité, associée au décalage phénologique et aux différences de taille des fleurs, distinguaient nettement ce taxon d'*O. villosa*, syntopique sur 2 sites (DELFORGE 2013).

Cet *Ophrys villosa* s.l. de Skyros est une plante assez trapue et robuste, haute de 10,5-17,5 cm (\bar{x} = 14,53 cm, n=9) en début de floraison, portant 2-5 fleurs (\bar{x} = 3,34), de taille moyenne à assez grande pour le groupe. Les sépales arrondis (8,4-12,1 × 6,8-10,3 mm, \bar{x} = 9,96 × 7,43 mm) et les pétales (4,3-5,9 × 2,7-3,9 mm, \bar{x} = 5,17 × 3,51 mm), triangulaires-arrondis, auriculés et très



Planche 2. *Ophrys lycomedis*. Île de Skyros (Sporades du Nord, Grèce).
En haut: Flanc NE du Skopoi (loc. typ.), 13.III.2011. En bas, à gauche: Agh. Nicholasos
(Olympos), 15.III.2011; à droite, Agh. Panteliemon, 26.III.2011.

(photos P. DELFORCE)



Cartes 2-3. Répartition d'*Ophrys amphidami* à Cythère (Attique, zone 34S, carroyage UTM_{WGS84} de 10 km × 10 km) et d'*O. lycomedis* à Skyros (Sporades du Nord, zone 35S, carroyage UTM_{WGS84} de 10 km × 10 km). Chaque point a un diamètre de 1 km et indique la présence de l'espèce dans le carré UTM de 1 km × 1 km correspondant (DELFORGE 2010, 2013).

velus, sont généralement rose pâle à violet plus soutenu et concolores. Sur le frais, le labelle (10,3-13,8 × 10,7-14,,5 mm, \bar{x} = 12,39 × 13,82 mm) est quadrangulaire allongé, parfois subtrapézoïdal, et convexe transversalement, les marges des quarts latéro-distaux pouvant parfois être un peu rabattues par dessous; il semble et est toujours plus grand que le sépale dorsal; ses épaulements sont arrondis, peu larges mais cependant bien marqués et non retomnants, dégagant nettement la base de la cavité stigmatique; ils sont munis de petites mammosités subconiques, arrondies, peu marquées, glabres sur leur face interne; le labelle est très largement bordé d'une pilosité dense, jaunâtre à miel; cette pilosité périphérique, plus claire à l'extrémité des poils, est régulière, large, plus large dans la moitié distale; elle délimite nettement au centre du labelle une plage veloutée sombre, largement arrondie, subtransverse; il y a une touffe hémisphérique, parfois très dense, de poils raides, épais, qui prend souvent naissance dans la pilosité périphérique et surplombe l'appendice; celui-ci est dressé, triangulaire à arrondi, assez important, inséré dans une profonde échancrure du labelle; la marge distale du labelle est assez étroite, glabre, jaune verdâtre, elle est parfois légèrement récurvée vers l'avant; la cavité stigmatique est assez sombre, entièrement brun rougeâtre plus ou moins foncé; la macule est basale, peu étendue, parfois très petite, bleu foncé marbré, assez largement bordée de bleu pâle, encadrant le champ basal et remontant jusqu'aux jointures des callosités avec les parois de la cavité stigmatique; le champ basal est important, ce qui réduit la super-

ficie de la macule; il est de même couleur que la cavité stigmatique, mais souvent plus clair, particulièrement vers la macule; les callosités internes de la cavité stigmatique sont courbes, importantes, très brillantes, doublée par dessous par des vestiges des callosités externes parfois encore assez visibles; ces callosités induisent un ressaut assez proéminent, visible vu de profil, qui surplombe le haut du champ basal incurvé. Les points staminodiaux ne sont pas présents. La floraison principale se fait en mars, peut-être dès la fin de février une année "normale"; l'espèce est peu répandue à Skyros et probablement endémique de cette île; son pollinisateur n'est pas connu.

Je propose de dédier cette espèce à Lycomède, roi fabuleux de Skyros, et de la nommer *Ophrys lycomedis* (Annexe 1.2).

Remerciements

Colleta DELFORGE-ONCKELINX et Elsa DELFORGE ont participé aux prospections sur le terrain à Cythère au printemps 2010 et à Skyros en mars 2011. Claude PARVAIS (Ophain-Bois-Seigneur-Isaac), actuel Président de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges, a eu l'amabilité de récolter, en avril 2013 à Cythère, les matériaux d'herbier sans lesquels la description d'*Ophrys amphidami* n'aurait pas été possible. Je voudrais leur dire ici, une fois encore, ma profonde reconnaissance.

Bibliographie

- ALIBERTIS, A. 2011.- Considérations à propos d'une certain nombre d'orchidées de Grèce. *L'Orchidophile* 42(188): 27-38
- ANTONOPOULOS, Z. 2009.- The bee Orchids of Greece – The genus *Ophrys*: 320p. Mediterraneo editions, Rethymno (Crete).
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. 1986.- Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 305-688.
- DELFORGE, P. 1994.- Les Orchidées des îles de Céphalonie et d'Ithaque (Nomos Kefallinia, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7): 219-272.
- DELFORGE, P. 1995A.- Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce) - Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 144-221.
- DELFORGE, P. 1995B.- Note sur les Orchidées de l'île d'Ios (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 291-304.
- DELFORGE, P. 1997A.- Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 103-152.
- DELFORGE, P. 1997B.- Les Orchidées de l'île d'Astypaléa (Dodécannèse, Grèce). *Natural. belges* 78 (Orchid. 10): 189-222.
- DELFORGE, P. 2004.- Un pollinisateur pour *Ophrys villosa* s.l. *Natural. belges* 85 (Orchid. 17): 97-102.
- DELFORGE, P. 2005.- Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-140.
- DELFORGE, P. 2006A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de Croatie. Résultats de cinq années de prospections. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 141-200.
- DELFORGE, P. 2006B.- Nouvelles données sur la distribution d'espèces du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin égéen oriental (Grèce). *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 23-35.
- DELFORGE, P. 2006C.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Rhodes (Dodécannèse, Grèce): *Ophrys colossaea* sp. nova. *Natural. belges* 87 (Orchid. 19): 201-216.
- DELFORGE, P. 2008.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Samos (Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 89 (Orchid. 21): 71-249.

- DELFORGE, P. 2009.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cos (Dodécanèse, Grèce). *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 49-232.
- DELFORGE, P. 2010.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Cythère (Attique, Grèce). *Natural. belges* 91 (Orchid. 23): 47-205.
- DELFORGE, P. 2011.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Kéa (Cyclades occidentales, Grèce). *Natural. belges* 92 (Orchid. 24): 124-201.
- DELFORGE, P. 2012A.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Icaria (Îles égéennes orientales, Grèce). *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 163-241.
- DELFORGE, P. 2012B.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* 93 (Orchid. 25): 242-243.
- DELFORGE, P. 2012C.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2013.- Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Skyros (Sporades du Nord, Grèce). *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 165-244.
- DEVILLERS, P. & SALIARIS, P.A. 2007.- Contribution à la connaissance des Orchidées des îles de Chios, Inousses et Psara (Nomos Chiou, Égée orientale, Grèce). *Natural. belges* 88 (Orchid. 20): 41-227.
- DESFONTAINES, R.L. 1807.- Choix des plantes du corollaire de Tournefort, publiées d'après son herbier et gravées sur dessins d'Aubriet. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 10: 218-229, pl. 11-16.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* 75 (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2009.- Rhodian *Ophrys*: Diagnostic characters, relationships and biogeography. *Natural. belges* 90 (Orchid. 22): 233-290.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013A.- Les *Ophrys* de Joseph Pitton de Tournefort. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 245-280.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013B.- Endémisme dans la flore orchidéenne cyno-sarde. *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 75-84.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & TYTECA, D. 2003.- Notes on some of the taxa comprising the group of *Ophrys tenthredinifera* WILDENOW. *J. Eur. Orch.* 35: 109-161.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1978.- Orchideen auf Kos, Samos und Chios. *Orchidee* 29: 103-106.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1987.- Bemerkungen zu Baumann, H. & S. Künkele, (1986): Die Gattung *Ophrys* L. - Eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 19: 866-894.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. 1995.- Die orchideenflora der ionischen Inseln Kefallinia und Zakynthos: Neue Beobachtungen und Erkenntnisse. *J. Eur. Orch.* 27: 555-621.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1989.- Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 21: 1068-1135.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1994.- Beitrag zur Orchideenflora der ostägaegischen Inseln Arkoï, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* - eine neue *Ophrys*art, *Serapias patmia* - eine neue *Serapias*art. *J. Eur. Orch.* 26: 426-621.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. 1998.- Zur Orchideenflora von Chios - *Ophrys homeri* - eine neue *Ophrys*art. *J. Eur. Orch.* 30: 3-80.
- KRETZSCHMAR, H., KRETZSCHMAR G. & ECCARIUS, W. 2002.- Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos: 416p. H. Kretzschmar, Bad Hersfeld.
- KREUTZ, C.A.J. 1998.- Die Orchideen der Türkei - Beschreibung, Ökologie, Verbreitung, Gefährdung, Schutz: 766p. C.A.J. Kreutz Selbstverlag, Landgraaf/Raalte.
- KREUTZ, C.A.J. 2002.- Die Orchideen von Rhodos und Karpathos - Beschreibung, Lebensweise, Verbreitung, Gefährdung, Schutz und Ikonographie. The Orchids of Rhodes and Karpathos - Description, Pattern of Life, Distribution, Threat, Conservation and Iconography: 320p. Seckel & Kreutz Publishers, Raalte & Landgraaf.
- KREUTZ, C.A.J. 2007.- Beitrag zur Taxonomie und Nomenklatur europäischer, mediterraner, nordafrikanischer und vorderasiatischer Orchideen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 24(1): 77-141.
- MANUEL, R. 1996.- Orchidées de Crète - Une compilation de mentions récentes. *Natural. belges* 77 (Orchid. 9): 137-170.
- NELSON, E. 1962.- Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*: 250p + 58 pl. + 8 cartes. E. Nelson, Chernex, Montreux.

- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaifera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 817-882.
- PAULUS, H.F. 2007.- Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getauscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* 20, n.s. 66: 255-294.
- PAULUS, H.F. 2011.- Attackieren oder Kopulieren ? Dans ambivalente Verhalten von *Xylocopa* gegenüber der Sexualtäuschung von *Ophrys grigoriانا* in Kreta aus der *Ophrys argolica* – *ferrum-equinum*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *J. Eur. Orch.* 43: 498-536.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990.- Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* 39: 43-79.
- PAULUS, H.F. & HIRTH, M. 2012.- Bestäubungsbiologie und Systematik der *Ophrys tenthredinifera*-Artengruppe in der Ostägäis (Orchidaceae, Insecta). *J. Eur. Orch.* 44: 625-686.
- RECHINGER, K.H. 1943.- Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105: 1-924.
- RECHINGER, K.H. 1950.- Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I-III. *Vegetatio* 2: 55-119, 239-308, 365-386.
- RENZ, J. 1928.- Zur Kenntnis der griechischen Orchideen. *Fedde Repert.* 25: 225-270, Taf. XL-LXX.
- SALIARIS, P., SALIARIS, A. & ALIBERTIS, A. 2011.- *Ophrys tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae*, a new subspecies from Chios. *J. Eur. Orch.* 43: 603-608.
- STRID, A. 1996.- Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 (B Suppl.): 279 -289.
- DE TOURNEFORT, J. Pitton 1703.- Corollarium institutionum rei herbariae, in quo plantae 1356 munificentia Ludovici Magni in Orientalibus regionibus observatae recensentur, & ad genera sua revocantur: 55p. Imprimerie Royale, Paris.
- TUTIN, T.G., BURGESS, N.A., CHATER, A.O., EDMONDSON, J.R., HEYWOOD, V.H., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., assisted by AKEROYD, J.R. & NEWTON, M.E. 1993.- Flora Europaea, ed. 2. vol. 1: XLVI+581p. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, Melbourne.
- TYTECA, D. 1985.- À propos de quelques orchidées du Portugal: *Ophrys tenthredinifera* et *Gemmaria diphylla*. *L'Orchidophile* 16(65): 768-771.
- TYTECA, D. 1998.- The orchid-flora of Portugal. *J. Eur. Orch.* 29 [“1997”]: 183-581.
- TYTECA, D. 2000.- The Orchid Flora of Portugal - Addendum N. 3 - Remarks on *Spiranthes spiralis* (L.) CHEVALL. and three new taxa to the Portuguese Flora. *J. Eur. Orch.* 32: 291-347.
- VÁZQUEZ, F.M., PINTO-GOMEZ, C., SANCHEZ-MATA, D., GAVILAN, R., FERREIRA, R. & VILCHES, B. 2012.- New records of Orchids from Morocco. *J. Eur. Orch.* 44: 584-592.

Annexes

Annexe 1. Descriptions formelles des espèces nouvelles

1.1. *Ophrys amphidami* P. DELFORGE sp. nova

Descriptio: Herba procera, ad 17 cm alta. Flores 7, pro grege Ophrydis tenthrediniferae pusilli. Sepala lateralia rosea, 9 mm longa. Labellum (dessiccatum) 6,5 × 8,1 mm, subquadratum-rotundatum, integrum, paulum trapezoidum, in statu vivo valde transversaliter convexum, centro fusco, velveto, satis exiguo, periphèria late corona pilositatìs densae, satis longae, serciae, citrinae ornata, cum pilis sulphureis vel rufis multo longioribus supra appendicem. Appendix triangularis, erecta, in lacinia alta insertata. Macula basalis, parva, atrolazulina pallide eburneo cincta. Area basalis labelli ferruginea, parva, valde incurvata. Cavitas stigmatica fusca.

Holotypus (hic designatus): Graecia, insula Cythera, prope Phratsia (UTM: 34SFF7809), alt. s.m. 300 m, 6.IV.2013. Leg. C. PARVAIS. In Herb. P. Delforge sub n° 11390.

Isotypus: Graecia, insula Cythera, prope Phratsia (UTM: 34SFF7809), alt. s.m. 300 m, 6.IV.2013. Leg. C. PARVAIS. In Herb. P. Delforge sub n° 11391.

Icones: pl. 1, p. 288; DELFORGE 2010: 118, pl. 11, sub nom. *O. villosa*, Makrykythira, 2.IV.2010.

Étymologie: espèce dédiée à Amphidamantos (Αμφιδάμαντος, en latin *Amphidamus*, -i), natif de Cythère, l'un des Argonautes, équipe de héros fabuleux qui, sous le commandement de Jason, partirent en Colchide conquérir la Toison d'Or.

1.2. *Ophrys lycomedis* P. DELFORGE **sp. nova**

Descriptio: Herba satis compacta robustaque, ad 14 cm alta in statu vivo. Flores pro grege Ophrydis tenthrediniferae satis magni. Sepala lateralia lilacea, 10,5 mm longa. Labellum dessicatum 12 × 12,5 mm, subquadratum-rotundatum, integrum, in statu vivo valde transversaliter convexum, centro fusco, velveto, satis lato, rotundato, peripheria corona pilositatis densae, longae, helvolae late ornata, cum pilis xerampelinis multo longioribus supra appendicem. Appendix rotundata, erecta, in lacinia alta insertata. Macula basalis, parva, bipartita, atrolazulina pallide caesio cincta. Area basalis labelli atrirubra, parva, incurvata. Cavitas stigmatica fusca. Puncti staminodiales absentes.

Holotypus (hic designatus): Graecia, insula Scyros, Skopoi (UTM: 35SKD8009), alt. s.m. 40 m, 13.III.2011. Leg. P. DELFORGE. In Herb. P. Delforge sub n° 11103.

Icones: pl. 2, p. 291; DELFORGE 2013: 220, pl. 7, sinistra.

Étymologie: espèce dédiée à Lycomède (en latin *Lycomedes*, -is), roi fabuleux de Skyros.

Annexe 2. Combinaisons nouvelles

2.1. *Ophrys villosa* DESFONTAINES **var. sanctae-marcellae** (P. SALIARIS, A. SALIARIS & A. ALIBERTIS) P. DELFORGE **comb. nov.**

Basionyme: *Ophrys tenthredinifera* WILLDENOW subsp. *sanctae-marcellae* P. SALIARIS, A. SALIARIS & A. ALIBERTIS. *J. Eur. Orch.* 43: 605 (2011).

Ophrys tenthredinifera subsp. *sanctae-marcellae* a été décrit de l'île de Chios (îles égéennes occidentales, Grèce) par SALIARIS et al. (2011). Ce taxon représente un segment précoce à assez grandes fleurs d'*O. villosa*. Il est considéré comme synonyme d'*O. villosa* par PAULUS et HIRTH (2012). Avant la publication de cette dernière étude, j'avais combiné *O. tenthredinifera* subsp. *sanctae-marcellae* au rang de variété d'*O. leochroma*, afin de soustraire ce taxon à l'espèce occidentale *O. tenthredinifera* à laquelle il n'est pas directement apparenté. L'acception nouvelle adoptée pour *O. villosa* (cf. supra) entraîne évidemment la combinaison nouvelle effectuée ici.

2.2. *Ophrys riphaea* (F.M. VÁZQUEZ) P. DELFORGE **comb. et stat. nov.**

Basionyme: *Ophrys neglecta* PARLATORE var. *riphaea* F.M. VÁZQUEZ. *J. Eur. Orch.* 44: 588 (2012).

La présence d'*Ophrys tenthredinifera* s.l. a été détectée dans le parc national de Talassemtan (Chefchaouen, vallée du Rif, Maroc). Ces plantes ont été identifiées à *O. neglecta* s. str. (VÁZQUEZ et al. 2012). Les plus proches stations connues d'*O. neglecta* se trouvent dans la péninsule italique, à environ 1.600 km à l'est-nord-est des localités marocaines ou à environ 1.200 km à l'est-nord-est, en Sardaigne, si le taxon sarde peut être identifié à *O. neglecta*, ce qui n'est pas certain (cf. à ce sujet DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013b). C'est donc toute la Méditerranée occidentale qui sépare la localité marocaine des localités italiennes. Par ailleurs, les documents photographiques publiés pour le taxon marocain (VÁZQUEZ et al. 2012: 592) ne sont pas convaincants pour son identification à *O. neglecta*. Comme une forme à sépales verts de ce taxon est décrite, elle peut servir de base à une combinaison amenant, par le biais de sa forme légèrement hypochrome, cette entité marocaine isolée au rang d'espèce.

Hommage à André FLAUSCH (1912 - 2013)

André FLAUSCH nous a quittés le 8 juin 2013, au terme d'une très courte et soudaine maladie. Avec lui, c'est un regard d'humaniste et de naturaliste qui a porté sur l'ensemble du *xx^e* siècle qui s'est éteint. Nous avons perdu un collègue, une source d'inspiration et de conseils, une expérience sans parallèle, un compagnon d'expéditions et, surtout, un ami exceptionnel. André était resté à 101 ans en pleine possession de ses moyens intellectuels, plus jeune d'esprit, plus assoiffé de connaissances nouvelles que bien des gens dont il aurait pu être le père, menant une vie indépendante, se déplaçant à sa guise, entreprenant encore de nouveaux projets. S'il y a deux traits de caractère qui ont distingué André depuis toujours et jusqu'à ses derniers jours, ce sont la curiosité intellectuelle et l'enthousiasme. Docteur en Sciences chimiques de l'Université Libre de Bruxelles, il s'est passionné pour les sciences naturelles, la conservation de la nature, l'histoire, l'histoire de l'art, la musique, l'alpinisme, le scoutisme, la photographie, l'astrophysique, la littérature. Il était totalement au courant des évolutions scientifiques, artistiques et sociétales du *xxi^e* siècle tout en étant l'une des rares personnes vivantes à avoir des souvenirs précis de la vie en Belgique lors des dernières années de la Première Guerre Mondiale.

André avait malheureusement perdu son père très tôt, à 14 ans, mais ce père, lui aussi esprit créatif, curieux de diverses disciplines, avait néanmoins eu le temps de l'amener dans des randonnées alpestres qui l'ont orienté vers les sciences naturelles, l'alpinisme, le scoutisme, la photographie. Les activités d'éditeur de son père, comme la grande culture de sa mère, ont d'autre part amorcé sa curiosité pour les lettres, les arts et l'histoire. Au-delà de cette éducation, c'est sans doute son adhésion au scoutisme qui a le plus contribué à forger son parcours.

Il avait rejoint, à une époque où le scoutisme faisait son apparition en Belgique, les Boys Scouts de Belgique puis participé à la création en 1929 du Groupe Honneur, qu'il dirigera de 1945 à 1950. Les valeurs défendues par le Groupe Honneur, libre-pensée, respect des individualités, discipline personnelle, humanisme, ainsi que culture générale, distinction, mixité, rejet de toute vulgarité et facilité, étaient tellement celles d'André qu'on peut se demander s'il les avait définies ou s'il en avait été totalement imprégné. C'est en tout cas au départ de ce groupe qu'ont bourgeonné la plupart de ses activités ultérieures, activités que partagera entièrement Françoise FLAUSCH-MAHILLON, très engagée elle-même dans le scoutisme, à partir de leur mariage en 1939. C'est aussi au sein du Groupe Honneur que s'est constitué ou consolidé le cercle d'amis qui restera le sien jusqu'à ce que, malheureusement, une moindre longévité décime ses rangs.



André FLAUSCH à Chypre, 20.III.2012.

(photo J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

André crée la chorale du Groupe Honneur, une entreprise à laquelle le destinaient naturellement ses dons musicaux et son goût pour le chant. Il collabore avec les Comédiens Routiers, groupe théâtral issu du scoutisme français et que ses amis Jacques et Maurice HUISMAN avaient importé en Belgique. C'est ce groupe qui sera à l'origine après la guerre du Théâtre National. Il crée encore, avec Jacques JONGEN, le Groupe Rocher, début d'une passion pour l'escalade et l'alpinisme qu'il exercera à un niveau relevé, sous l'égide du Club alpin, en Belgique et dans les Alpes, jusque dans les années 1960.

Ces intérêts, qui allient vie sociale, sport et nature, se focalisent, après la Deuxième Guerre Mondiale, vers les sciences naturelles et la conservation de la nature. Intéressé très jeune par l'entomologie, il se tourne toutefois vers l'ornithologie et rejoint les Réserves Ornithologiques de Belgique, association créée en 1951, vite rebaptisée Réserves Naturelles et Ornithologiques de Belgique (RNOB). Dès ses premiers balbutiements, cette association, qui s'est construite sur l'idée, révolutionnaire à l'époque, d'acheter des terrains pour

y préserver les habitats de la faune et de la flore, avait attiré André. Il l'accompagnera jusqu'à la dissolution en 1983 de l'entité nationale, qui fera place à deux associations régionales, toujours florissantes aujourd'hui sous les noms de Natuurpunt et de Natagora. Administrateur des RNOB à partir de 1956, il servira aussi cette association comme Vice-Président et, pendant un quart de siècle, comme Rédacteur de son Bulletin et auteur de nombreux articles dans lesquels il décrit, en termes précis, mais toujours vifs et colorés, les réserves naturelles qu'il a eu l'occasion de visiter en Belgique et à l'étranger. Il participe à cette époque à de nombreuses expéditions ornithologiques vers des régions encore peu visitées d'Europe, comme le Coto Doñana (Espagne) et le delta du Danube (Roumanie).

André photographie sa première orchidée dans les Pyrénées en 1968. Il s'affilie en 1987 à la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges. En 1990, Françoise et lui deviendront Membres du Comité de la Section et du Comité de lecture des 'Numéros Spéciaux Orchidées'. André restera membre actif du Comité jusqu'en 1994, puis membre honoraire. Jusqu'à ses derniers jours il sera un relecteur compétent et attentif des articles soumis pour publication et assistera jusqu'au cours de sa 101^e année à presque toutes les conférences organisées par la Section. Surtout, son intérêt orchidologique le conduira à entreprendre de très nombreux voyages dans le bassin méditerranéen, en Europe centrale et orientale et en Europe du Nord, une expérience que nous avons eu la très grande joie de partager avec lui depuis plus d'une décennie.

André était un excellent photographe. Il a développé et perfectionné son art à travers la large palette de ses activités, documentant oiseaux, papillons, plantes, montagnes, églises romanes, sites archéologiques. Sa vie professionnelle, notamment impliquée dans la fabrication des gélatines photographiques, avait ajouté aux dimensions scientifiques et artistiques de ses efforts un intérêt pour la technique. Il maîtrisait notamment parfaitement le procédé Cibachrome et produisait de superbes impressions à partir de diapositives, comme il l'avait fait précédemment à partir de négatifs argentiques noir et blanc. Il a laissé une œuvre photographique considérable, d'importance historique et scientifique dans de nombreux domaines, maintenant confiée aux Institutions scientifiques fédérales sous la coordination des Musées royaux d'Art et d'Histoire.

André laisse un grand vide. Nous voulons assurer sa belle-soeur, Nadine FLAUSCH-VAN DIJK, et ses neveux et nièces que tous les amis d'André comprennent et partagent leur tristesse.

Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN

Nous sommes très reconnaissants à Denise et André GILSON et à Edgar KESTELOOT de nous avoir aimablement communiqué des renseignements qui éclairent divers aspects de la vie d'André.

Index des nouveautés nomenclaturales de ce numéro

[Index of nomenclatural novelties in *Natural. belges* 94 (Orchid. 26): 2013]

Orchidaceae

Ophrys achillis P. DELFORGE **sp. nov.**: 238.

Ophrys amphidami P. DELFORGE **sp. nov.**: 295.

Ophrys hellenica P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nov.**: 158.

Ophrys lycomedis P. DELFORGE **sp. nov.**: 296.

Ophrys quartearae (KREUTZ, M.R. LOWE & WUCHERPFENNIG) P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN **comb. et stat. nov.**: 159.

Ophrys riphaea (F.M. VAZQUEZ) P. DELFORGE **comb. et stat. nov.**: 296.

Ophrys scyria P. DELFORGE **sp. nov.**: 238.

Ophrys sricula var. *transadriatica* P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN **var. nov.**: 159.

Ophrys villosa DESFONTAINES var. *sanctae-marcellae* (P. SALIARIS, A. SALIARIS & A. ALIBERTIS) P. DELFORGE **comb. nov.**: 296.

Epitypifications

Ophrys mammosa DESFONTAINES: 277.

Ophrys villosa DESFONTAINES: 275.



Prix de vente du numéro 26

(port inclus pour l'Europe / *shipping for Europe included*) = 30 euros

Liste de prix de vente des numéros précédents

(port inclus / *shipping included*)

orchid n°1 (1986)	10 euros	orchid n°13 (2000)	20 euros
orchid n°2 (1988)	10 euros	orchid n°14 (2001)	20 euros
orchid n°3 (1989)	10 euros	orchid n°15 (2002)	20 euros
orchid n°4 (1990)	10 euros	orchid n°16 (2003)	20 euros
orchid n°5 (1992)	10 euros	orchid n°17 (2004)	25 euros
orchid n°6 (1993)	<i>épuisé</i>	orchid n°18 (2005)	25 euros
orchid n°7 (1994)	15 euros	orchid n°19 (2006)	25 euros
orchid n°7s (1994)	15 euros	orchid n°20 (2007)	25 euros
orchid n°8 (1995)	15 euros	orchid n°21 (2008)	25 euros
orchid n°9 (1996)	15 euros	orchid n°22 (2009)	30 euros
orchid n°10 (1997)	15 euros	orchid n°23 (2010)	30 euros
orchid n°11 (1998)	15 euros	orchid n°24 (2011)	30 euros
orchid n°12 (1999)	25 euros	orchid n°25 (2012)	30 euros

Commande groupée de plusieurs numéros : nous consulter
e-mail: soenb@skynet.be

Sommaire détaillé et index des publications /Detailed contents and indexes of publications:

<http://www.orchideurope.be/>

Modes de paiement

Belgique

Par **virement** au compte IBAN: BE82 6115 5489 8068; BIC: DEUTBEBE
de DELFORGE - ON, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Étranger / Foreign payments

Eurozone

par **virement** SEPA "sans frais pour le destinataire" au compte /by SEPA *Giro* "our costs" into
the account :

IBAN: BE82 6115 5489 8068; BIC: DEUTBEBE

de/of: «DELFORGE-ON», avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique

Hors eurozone / Outside eurozone

en envoyant (aux risques de l'expéditeur) de l'argent "cash" dans une enveloppe opaque
en courrier prioritaire, non recommandé à / by sending (at your own risks) cash by priority
landmail not registred (opaque envelope please !) to :

Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique





Sommaire

DELFORGE, P. & DEVILLERS, P. - Section Orchidées d'Europe - Bilan des activités 2011-2012	1
DELFORGE, P. - Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d' <i>Ophrys</i> observées dans cette région	27
DELFORGE, P. - <i>Ophrys bertolonii</i> , <i>Ophrys aurelia</i> , <i>Ophrys romolinii</i>	52
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - Orchidées et concepts modernes de l'espèce	61
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - Endémisme dans la flore orchidéenne cyrno-sarde	75
MARIAMÉ, Ph. & DELFORGE, P. - <i>Epipactis leptochila</i> (GODFERY) GODFERY en Meuse dinantaise (province de Namur, Belgique)	85
BURRI, Ch. & DELFORGE, P. - Complément à la cartographie des Orchidées de l'île d'Icaria (Îles égéennes orientales, Grèce)	107
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - <i>Pseudophrys</i> du groupe d' <i>Ophrys lutea</i> : un aperçu	115
DELFORGE, P. - Contribution à la connaissance des Orchidées de l'île de Skyros (Sporades du Nord, Grèce)	165
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - Les <i>Ophrys</i> de Joseph Pitton de Tournefort	245
DELFORGE, P. - Nouvelle contribution à la connaissance du groupe d' <i>Ophrys tenthredinifera</i> dans le bassin égéen (Grèce): <i>Ophrys amphidami</i> et <i>Ophrys lycomedis</i> sp. novae	281
Hommage à André FLAUSCH (1912-2013)	297
Index des nouveautés nomenclaturales	300

Date de publication: 15.XI.2013

En couverture: excursion à Villécloye (Meuse, France), le 12.V.2012, dans une silhouette d'Orchis mâle [*Orchis mascula* (L.) L.] dessiné par Eliza KLOPFENSTEIN.