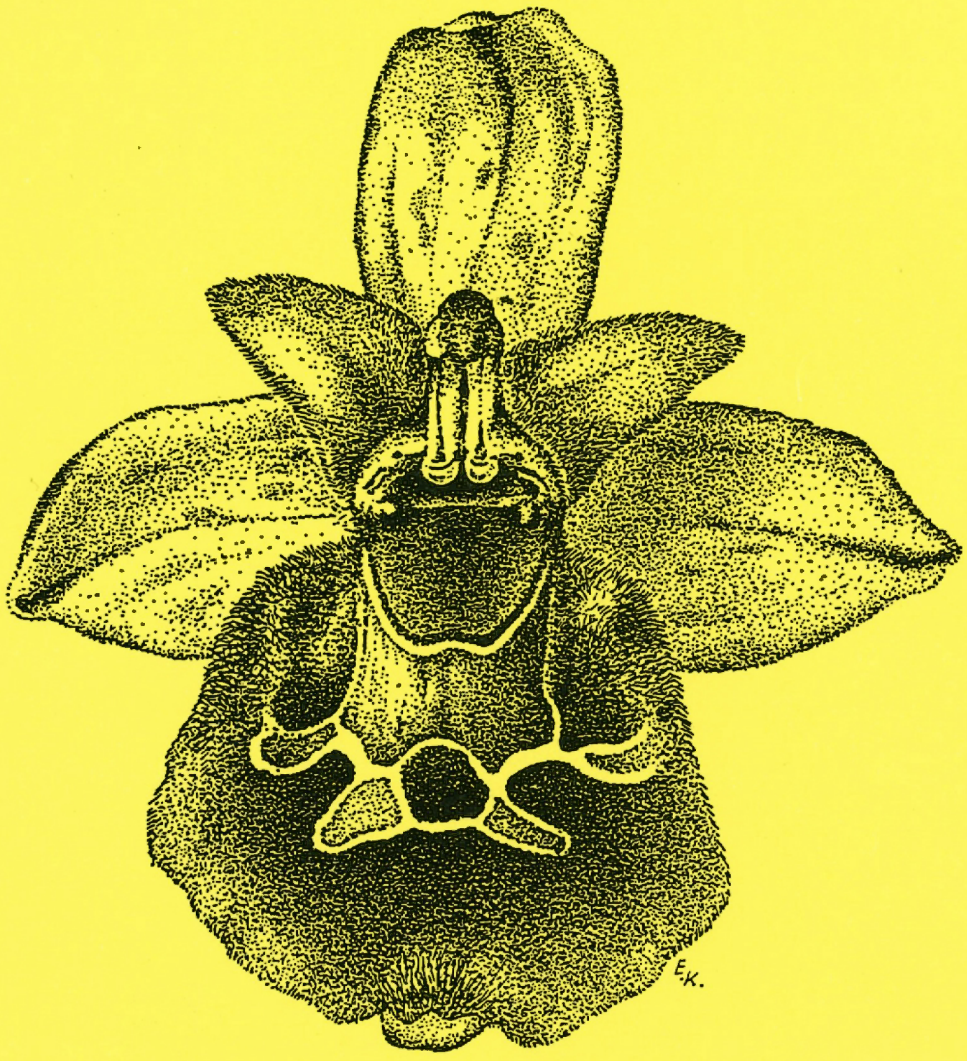
LES NATURALISTES BELGES

ETUDE ET PROTECTION DE LA NATURE DE NOS REGIONS

Bureau de dépôt: 1040 Bxl 4

75, hors-série, 1994
spécial «Orchidées» n° 7, supplément



Publication périodique trimestrielle publiée avec l'aide financière du *Ministère de l'Éducation, de la Recherche et de la Formation de la Communauté française de Belgique* et celle de la *Province de Brabant*

LES NATURALISTES BELGES
association sans but lucratif
Rue Vautier 29 à B-1040 Bruxelles

Conseil d'administration :

Président d'honneur : C. VANDEN BERGHEN, professeur à l'Université Catholique de Louvain.
Président : A. QUINTART, chef du Département Éducation et Nature de l'I.R.Sc.N.B.; tél.: 02-627 42 11.
Vice-Présidents : Mme J. SAINTENOY-SIMON, MM. P. DESSART, Chef de la Section Insectes et Arachnomorphes à l'I.R.Sc.N.B., et J. DUVIGNEAUD, professeur.
Responsable de l'organisation des excursions : Mme L. GLASSÉE, av. Léo Errera 30, bte 3, 1180 Bruxelles, tél. 02-347 28 97 ; C.C.P. 000-0117185-09, LES NATURALISTES BELGES asbl - Excursions, 't Voorstraat 6, 1850 Grimbergen.
Trésorière : Mlle A.-M. LEROY, Danislaan 80, 1650 Beersel.
Protection de la Nature : MM. J. DUVIGNEAUD et J. MARGOT, chef de travaux aux Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix à Namur.
Membres : MM. G. COBUT, D. GEERINCK et L. WOUÉ.

Bibliothécaire : Mlle M. DE RIDDER, inspectrice honoraire.

Secrétariat et adresse pour la correspondance:

LES NATURALISTES BELGES asbl, rue Vautier 29, B-1040 Bruxelles, tél. 02-627 42 39.

NUMÉRO SPÉCIAL DE LA SECTION ORCHIDÉES D'EUROPE

Rédacteur : P. DELFORGE, avenue du Pic Vert 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique. tél.: ++ 32 (0)2 358 49 53.
Comité de lecture : M. BOURNÉRIAS, K.P. BUTTLER, F. COULON, C. DELFORGE-LEGUERRIER, P. DESSART, P. DEVILLERS, J. DEVILLERS-TERSCHUREN, J. DUVIGNEAUD, D.M.TURNER ETTLINGER, A. FLAUSCH, F. FLAUSCH-MAHILLON, J.L. PÉREZ CHISCANO, P. TOUSSAINT, E. TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN.

Prix de vente du numéro (frais de port compris): 430 BEF.

Modes de paiement (exclusivement s.v.p.):

- par virement de 430 BEF au compte chèque postal 000-1529323-21 de la «Section Orchidées d'Europe», avenue du Pic Vert, 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse.
- par mandat poste international ou par Eurochèque de 430 BEF adressé à la «Section Orchidées d'Europe», avenue du Pic Vert, 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique.

Foreign payments:

- by Giro transfer of 430 BEF on account to the girocheque number 000-1529323-21 of the «Section Orchidées d'Europe», avenue du Pic Vert, 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgium.
- by sending a postal money order or an Eurocheque of 430 BEF to the «Section Orchidées d'Europe», avenue du Pic Vert, 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgium.

Dessin de couverture: Ophrys faux-bourdon [*Ophrys fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH] par Eliza TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN.

Natural. belges (Orchid. 7 suppl.) 75: 273-400

Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*

par Pierre DEVILLERS et Jean DEVILLERS-TERSCHUREN(*)

Introduction

Le genre *Ophrys* est, avec ses quelque 150 espèces, le genre le plus riche en espèces de la flore orchidéenne européenne; il en est aussi le plus original et l'un des plus étroitement inféodés au bassin méditerranéen et aux régions d'irradiation de ses communautés. Il a fait l'objet d'une récente et très complète mise au point nomenclaturale (BAUMANN & KÜNKELE 1986) ainsi que de nombreux arrangements systématiques, dont notamment ceux de GODFERY (1928), de SOÓ (1929, 1970, 1973), de NELSON (1962), de SUNDERMANN (1964A, B, 1972, 1980A, B, 1986, 1987), de LANDWEHR (1977, 1983), de TYTECA (1983, 1984), de DEL PRETE (1984A). Ceux-ci reposent presque exclusivement, tant pour la délimitation des espèces que pour la détermination de relations d'apparentement entre elles, ou même pour l'esquisse d'histoires évolutives, sur des critères de ressemblance phénétique globale. Or, le genre *Ophrys* se prête mal, sur cette base, aux reconstructions phylogénétiques. En effet, les caractères floraux, très diversifiés et frappants, sont adaptés à la production d'un faisceau de signaux visuels, olfactifs et tactiles destinés à provoquer la pseudocopulation d'une ou de quelques espèces de pollinisateurs, souvent propres à l'espèce concernée. Ils constituent donc des caractères d'isolement qui apportent de précieuses indications sur les limites spécifiques, mais identifient difficilement des ensembles de niveau taxonomique plus élevé. Les autres caractères par contre sont extrêmement peu variables à travers tout le genre et donc d'un contenu informationnel limité.

(*) Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Section d'Évaluation Biologique, rue Vautier 29, B-1040 Bruxelles.

Manuscrit reçu le 17.IX.1994, accepté le 2.XI.1994

L'accumulation récente d'information sur les attributs détaillés des populations, la compréhension croissante des caractères d'isolement nous ont paru permettre aujourd'hui une tentative d'ordonnance du genre sur de nouvelles bases. Nous avons, en un premier temps, essayé de définir, à divers niveaux, des groupes naturels, en privilégiant des caractères qui se sont avérés assez stables dans des constellations d'espèces manifestement immédiatement apparentées et en minimisant l'usage de ceux, tels que la couleur du périanthe, la forme et la couleur de la macule du labelle ou la taille des fleurs, dont il est évident qu'ils varient énormément dans ces mêmes constellations, et souvent même parmi les populations d'une même espèce. Au-delà, nous nous sommes efforcés, guidés par les principes de l'analyse cladistique, d'organiser ces groupes en une phylogenèse putative, restant parfaitement conscients des limites de l'exercice, dans un groupe où il est très difficile de distinguer ascendance commune et adaptations répétées à un même ensemble de pollinisateurs.

Le but poursuivi tout au long de l'étude est une meilleure compréhension de l'identité, de la structure interne, des relations mutuelles, de la position écologique des entités spécifiques et de leurs composantes. Ces données systématiques, essentielles à la préservation des espèces aussi bien qu'à celle des communautés qu'elles caractérisent et à leur usage comme bio-indicateurs, bien qu'encore très lacunaires par rapport à ce qu'elles sont pour les vertébrés, sont probablement plus accessibles pour les orchidées européennes, très étudiées et munies de mécanismes d'isolement éco-éthologiques bien cernés, que pour tout autre groupe de plantes et pour la plupart des invertébrés. Le genre *Ophrys* est un objet d'analyse particulièrement intéressant, à la fois par la complexité des interactions que nécessite son système de pollinisation et par le degré élevé de spéciation et d'endémisme qu'il a atteint à l'intérieur du milieu méditerranéen, une situation relativement rare parmi les organismes à bon pouvoir de dispersion, comme les oiseaux (BLONDEL 1994) et les orchidées. Les travaux ont fait l'objet d'exposés préliminaires présentés à la tribune de la Section Orchidées d'Europe en novembre 1984 (COULON 1986), novembre 1985 (COULON 1988A), novembre 1986 et janvier 1987 (COULON 1988b), janvier 1988 (COULON 1989), décembre 1988 (COULON 1990), décembre 1989 (COULON 1992), novembre 1993 et janvier 1994. Ils ont été largement à la base du traitement systématique adopté par Pierre DELFORGE dans son remarquable «Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient» (DELFORGE 1994: 4), traitement dont le présent article apporte l'argumentation; les quelques divergences ne résultent que de la progression des connaissances, poursuivie depuis la mise sous presse de l'ouvrage de DELFORGE.

Généralités

Matériel et méthodes

Des populations appartenant à 100 espèces du genre ont été observées au cours de nombreux déplacements effectués sur le territoire européen et nord-africain de 1977 à 1994. Ont été inclus, en particulier, la France méditerranéenne en avril 1981, 1984, 1986, 1991, 1992, 1993, 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, la Crète en avril 1989, Lesbos en avril 1990, la Grèce continentale en mai 1985, en avril 1987, 1989, 1990, Céphalonie en mars 1989, Corfou en avril 1990, l'Italie péninsulaire en avril 1985, 1986, 1989, 1990, en mai 1985, en mars 1989, la Sicile en avril 1986, la Sardaigne en avril 1985, 1986, 1992, la Corse en avril 1984, 1985, 1991, 1992, en mai 1986, la France subméditerranéenne et atlantique en mai 1977, 1986, 1993, 1994, en avril 1984, 1988, 1991, 1992, en juin 1984 et 1985, l'Angleterre en mai 1993 et 1994, l'Autriche pannonienne en mai 1987. Des observations ont aussi été collectées à diverses saisons dans le nord de la France et en Belgique. Bien que le rassemblement des données n'ait pas suivi un protocole systématique et ait été subordonné à d'autres recherches, principalement écologiques ou ornithologiques, nous avons eu l'occasion, dans tous les cas, d'examiner in situ, en détail, au moyen de loupes 6x, 9x, 10x, 10x à éclairage autonome et 20x à éclairage autonome un nombre substantiel d'individus. Quelques exemplaires, généralement des fleurons, parfois des hampes florales complètes avec leurs feuilles, ont été prélevés afin de faciliter les comparaisons de dimensions ou, parfois, de fournir du matériel de typification. Surtout, une collection de 7050 diapositives a été rassemblée par l'une d'entre nous (DEVILLERS-TERSCHUREN) sur pellicule KODACHROME 64, principalement 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, récemment aussi de boîtiers CANON EOS 1, EOS 10 et EOS 100 pourvus d'un objectif CANON AF 100 mm macro et d'un flash annulaire CANON ML 3. C'est l'analyse au moyen de loupes PEAK LIGHT LUPE 10X et PEAK HEAD LUPE II 2.2X-5.2X de ce matériel photographique, déposé dans les collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, qui constitue la base principale de l'étude. L'examen de la plupart des documents photographiques publiés et d'un certain nombre de diapositives ou de spécimens, mis à notre disposition par Pierre DELFORGE, D. M. TURNER ETTLINGER, James MAST DE MAEGHT, André FLAUSCH, Eric WALRAVENS, Marie-des-Neiges VAN DER ELST a, le cas échéant, complété la documentation.

Il est peu fait appel dans ce travail à des mesures linéaires. Celles qui sont utilisées, notamment dans les descriptions, hauteur de la plante, dimensions

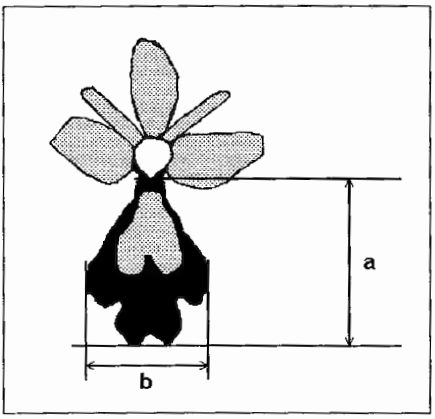


Fig. 1. Représentation schématique d'une fleur étalée d'ophrys du complexe d'*Ophrys iricolor-O. fusca-O. lutea* montrant les grandeurs utilisées pour la caractérisation de la taille dans cet ensemble. — **a.** longueur axiale; **b.** largeur. *O. eleonorae* en proportions réelles.

des fleurs, longueur et largeur approximatives ou relatives des sépales, des pétales et du labelle sont classiques, non équivoques et se passent de définitions détaillées. Dans le cas des fleurs, elles se réfèrent aux spécimens étalés et séchés. Pour la constellation d'espèces formée autour d'*Ophrys fusca*, d'*O. lutea* et d'*O. iricolor*, l'évaluation des dimensions et des proportions du labelle est indispensable à la définition des espèces. Nous avons utilisé comme paramètres principaux de cette évaluation, en première analyse, deux grandeurs: la longueur axiale du labelle, définie comme la distance, mesurée sur la fleur étalée et séchée, le long de l'axe central du labelle, entre le sommet de l'angle aigu formé par l'échancrure de la gorge et le point d'intersection entre cet axe et la tangente transversale à l'extrémité ou aux extrémités du lobe central d'une part, la largeur, définie comme la plus grande distance entre bords des lobes latéraux, mesurée perpendiculairement à l'axe central (Fig. 1).

Principes et définitions

Les analyses systématiques font nécessairement appel à des principes et résultats de théorie bioévolutive fondamentale dont l'interprétation peut dépendre des définitions, hypothèses et postulats choisis. L'absence de leur précision explicite laisse une ambiguïté certaine quant à la portée des conclusions. La brève synthèse conceptuelle qui suit a pour seul objet de fixer de manière non équivoque le système de référence de l'étude.

Définition de l'espèce

L'espèce, entité dérivée du concept linnéen fixiste, avant d'être regardée comme unité fondamentale de l'évolution (BONDE 1975), est à la base de toutes les classifications et de tous les inventaires. Néanmoins, cette unité élémentaire apparemment universelle peut relever de deux approches très différentes, utilisées concurremment par la systématique moderne. D'une

part, l'espèce biologique est définie, sur la 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 1969; DOBZHANSKY et al. 1977; BOCK 1979; AMADON & SHORT 1992). D'autre part, l'espèce taxonomique (morphologique, phénétique, typologique) est définie, 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 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).

Ainsi définie, 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». La délimitation d'une espèce taxonomique, par contre, exige des conventions nécessairement arbitraires sur la mesure du niveau de ressemblance et la nature des «moyens ordinaires» d'investigation (GRANT 1981). 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 taxonomique. 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». Ces réticences sont liées en partie à des habitudes culturelles et à un certain nombre de malentendus, comme la caractérisation encore fréquente de l'espèce biologique par l'absence d'hybridation (e.g. LACHAISE 1985). Plus fondamentalement, elles reflètent la plus grande abondance dans le domaine botanique que dans celui, au moins, de l'étude des vertébrés supérieurs, de situations engendrant des difficultés théoriques d'application des définitions biologiques (autogamie, apomixie, hybridation, allopatrie), au-delà des phénomènes communs aux deux disciplines (polymorphisme, espèces jumelles) qui ne donnent lieu qu'à des difficultés pratiques.

Il est clair que, pour le strict usage des démarches taxonomiques - dénomination, classement, détermination - la définition phénétique de l'espèce est entièrement adéquate. Elle n'a par contre aucun sens évolutif et ne se prête donc à aucune reconstruction phylogénétique ni à aucune décision de gestion

des espèces et des populations. Dans l'optique de la biologie évolutive et de la biologie de la conservation, disciplines qui constituent le cadre du présent travail, l'adhésion ou le retour au concept taxonomique de l'espèce ne permet donc pas de résoudre les contradictions méthodologiques introduites par la définition biologique de l'espèce sous sa forme classique. Ces contradictions sont au nombre de quatre:

1. La définition de l'espèce biologique ne s'applique pas aux organismes à reproduction uniparentale, apomixiques ou autogames; cette difficulté est absolue puisqu'elle relève des termes mêmes de la définition. L'intégration de tels taxons dans un concept spécifique cohérent nécessite déjà une extension de la définition, telle qu'apportée, par exemple, par la formulation que propose GRANT (1981) de l'espèce évolutive de SIMPSON (1961).

2. La détermination objective des limites spécifiques n'est pas possible lorsque les entités concernées sont allopatriques (leurs aires de distribution ne se recouvrent pas et ne sont pas contiguës) ou parapatriques (leurs aires de distribution sont contiguës mais ne se recouvrent pas). Ce n'est que dans le cas où deux populations sont sympatriques (leurs aires de distribution se recouvrent) avec une hybridation nulle ou limitée que le test d'isolement reproductif est réalisé, observable et donc objectif. Dans tous les autres cas la décision sur le statut des entités concernées repose sur une évaluation du degré de divergence et de l'efficacité potentielle de mécanismes d'isolement supputés. Cette démarche est nécessairement subjective, mais diffère néanmoins de celle qui sous-tend l'appréciation des espèces morphologiques par un effort de prise en compte des mécanismes biologiques concernés. Cette difficulté est dès lors souvent vue, avec une certaine raison, comme pratique plutôt que théorique (e.g. MAYR 1969); l'introduction de l'adverbe «potentiellement» modifiant interfécond ou toute dénomination équivalente (BOCK 1979) dans la définition biologique de l'espèce est supposée en rendre compte sur le plan conceptuel. Cette solution reste néanmoins peu satisfaisante.

3. Les phénomènes d'hybridation entre taxons estompent la rigueur de la définition. Toutes les transitions existent en effet, pour les populations sympatriques de taxons apparentés, entre absence d'hybridation et hybridation libre, hybridation occasionnelle, hybridation locale ou limitée. Ici encore, des conventions ont du être proposées (e.g. SHORT 1969; WOODRUFF 1973; HAFFER 1977; AMADON & SHORT 1992) pour définir le statut des entités concernées. Plus encore que dans le cas précédent, elles reposent sur une estimation des processus évolutifs sous-jacents. Néanmoins, avec le phénomène précédent, l'hybridation contribue à la quatrième et plus sérieuse carence.

4. L'espèce biologique n'est pas nécessairement une unité évolutive autonome, un élément opérationnel dans une phylogenèse reposant sur des entités monophylétiques, c'est-à-dire descendant d'un ancêtre commun qu'elles ne partagent avec aucune autre entité, les seules qui soient définissables de manière non équivoque (CRACRAFT 1983, 1987, 1989;

HAFFER 1992). En effet, dans deux situations très fréquentes, l'espèce biologique n'est pas une unité évolutive monophylétique. D'une part, des événements de spéciation séparés peuvent se produire en deux parties distantes de l'aire de distribution d'une «espèce polytypique»; certaines populations de cette espèce sont alors plus apparentées à une autre espèce qu'aux autres populations de la «même» espèce définie selon la définition «biologique» classique. D'autre part deux populations géographiquement séparées peuvent se rejoindre et s'hybrider massivement; elles sont alors classiquement traitées comme une seule espèce; or, les éléments constitutifs de cette «espèce biologique» ont suivi des chemins évolutifs séparés qui peuvent être passés par des événements de spéciation distincts, et être donc séparés par plusieurs noeuds d'un diagramme phylogénétique.

Le concept d'espèce phylogénétique (ROSEN 1978, 1979; NELSON & PLATNICK 1981; CRACRAFT 1983, 1987, 1989) lève ces contradictions. L'espèce y 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). 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 (STEARN 1983), l'ensemble des individus de l'entité concernée. Enfin, la troisième 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.

Le concept d'espèce phylogénétique ne diffère pas de celui de l'espèce biologique lorsqu'il est appliqué à des populations sympatriques totalement ou partiellement isolées reproductivement. On voit facilement qu'il inclut, sans nécessité d'aménagement, le cas des espèces à reproduction uniparentale. Les décisions qu'il induit diffèrent de celles qui sont conventionnellement 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. Les conséquences des applications respectives des concepts biologique et phylogénétique diffèrent aussi dans le cas d'entités allopatriques dont la définition phylogénétique met en exergue les avenirs évolutifs nécessairement divergents dès que des différences permettant de les distinguer se sont établies. La définition phylogénétique implique, bien sûr, dans ces cas, comme la définition taxonomique, un certain arbitraire dans l'évaluation du degré de divergence atteint ou conservé mais il est d'un tout autre ordre puisqu'il ne

limite pas la description de ces divergences aux «moyens ordinaires» (CRONQUIST 1978), mais prend en compte toute différence mesurable, constante et universelle à l'intérieur des populations concernées, du génome à ses manifestations externes (CRACRAFT 1983, 1989). 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 phylogenèses 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 leur 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.

C'est cette définition phylogénétique qui a été adoptée ici comme référence conceptuelle. En pratique, dans le cadre de cette étude, les conséquences de son utilisation se fondent souvent avec celles d'une application de la définition biologique, guidée dans les cas critiques par l'examen de la nature et du fonctionnement des processus reproducteurs, et ce parce que les orchidées, particulièrement les espèces du genre *Ophrys*, ont développé des systèmes d'isolement spécifique analogues à ceux des animaux et se prêtent facilement à l'application de la définition biologique. Notre démarche est donc largement congruente avec celle de PAULUS et de ses collègues (PAULUS & GACK 1980, 1981, 1983, 1986, 1990A, B, 1992A, B, C; PAULUS 1988), explicitement basée sur le concept biologique de l'espèce (PAULUS & GACK 1990A). Elle est fondamentalement différente, sur le plan conceptuel, de celle de GÖLZ & REINHARD (1980A), axée sur une convention arbitraire, la distance taxonomique, et relevant indiscutablement d'une définition phénétique de l'espèce, même si la nécessité résiduelle de définir un degré de divergence «diagnosable» nous conduit évidemment à utiliser leurs résultats, extrêmement utiles au niveau de la caractérisation phénétique des populations.

Les inquiétudes qui ont souvent été exprimées au sujet de l'application et même de l'applicabilité de la définition phylogénétique (e.g. AMADON & SHORT 1992), et qui reposent en partie sur une distorsion des définitions de CRACRAFT (1983, 1989) ne se révèlent pas fondées. Dans un cas pratique, comme celui du genre *Ophrys*, cette application ne conduit pas à une prolifération de plusieurs ordres de grandeur du nombre d'espèces reconnues, simplement parce que, comme l'avait prédit CRACRAFT (1983), les situations théoriques qui engendreraient ce scénario ne se présentent pas dans la nature. En d'autres termes, le nombre de populations possédant des caractères diagnosables, au sens de CRACRAFT (1983), n'excède pas de beaucoup celui des entités qui seraient reconnues comme bio-espèces grâce à l'étude, par exemple, des mécanismes d'isolement. Au contraire, dans le cas, par exemple, d'*Ophrys tenthredinifera*, un certain nombre de populations dont les pollinisateurs sont connus et paraissent différents, ne sont pas, actuellement, diagnosables.

Si la définition phylogénétique mène donc à des résultats peu différents de ceux qu'entraîne la définition biologique, elle implique néanmoins un important changement d'optique. La définition phylogénétique incite en effet à mettre davantage l'accent sur la recherche de caractères diagnostiques, nécessairement à variation discontinue (CRACRAFT 1983), plutôt que sur la description quantitative de la variation ou sur la nature des mécanismes d'isolement. Les premiers sont révélateurs des dichotomies historiques, des évolutions «verticales» au sens de HAFFER (1992), les autres des processus éco-éthologiques d'organisation spatiale actuelle, des relations «horizontales» (HAFFER 1992) entre les populations existantes. Les uns identifient les résultats des processus évolutifs, les autres en examinent le mécanisme. Les deux classes de données sont d'une égale importance, et l'intérêt de leur mise en relation pour la compréhension des facteurs qui sous-tendent les adaptations éco-éthologiques (HAFFER 1992) et leur réponse aux perturbations s'impose de plus en plus (e.g. WINKLER & SHELDON 1994; BJÖRKLUND 1994). Cette mise en relation n'est toutefois possible que si les données sont clairement séparées et si les processus actuels ne sont donc pas incorporés dans la définition des unités phylogénétiques (CRACRAFT 1983).

Variabilité infra-spécifique

La variabilité morphologique individuelle est, en partie au moins, le reflet de la diversité génétique, c'est-à-dire des polymorphismes alléliques et de leurs arrangements, le reste étant d'origine environnementale, non génétique. Cette diversité génétique infra-spécifique est fondamentale puisqu'elle conditionne l'évolution et la survie des espèces dans un environnement changeant en permettant l'adaptation des populations interdépendantes qui les constituent. Elle est indispensable aussi à la division des espèces lors d'événements de spéciation et donc à l'évolution et à la survie des lignées. Cinq mécanismes conditionnent principalement la diversité génique d'une population. Les recombinaisons d'allèles lors de la méiose, induites par la reproduction sexuée, assurent la diversité génotypique à partir d'un matériel allélique constant. Les mutations moléculaires ou chromosomiques provoquent l'apparition de nouveaux allèles ou la modification de leur expression et constituent donc une source, d'ailleurs peu abondante, d'innovation génétique. La dérive génétique, phénomène stochastique propre aux petites populations, peut au contraire conduire à la perte d'allèles et est donc un facteur de perte de diversité. La sélection naturelle est une force localement normative, éliminant combinaisons ou allèles mal adaptés, et donc facteur limitant de la diversité locale exprimée, source de conformité intra-populationnelle mais, par la diversité environnementale et géographique des pressions qui la composent, génératrice d'hétérogénéité spatiale et de diversité inter-populationnelle. Le flux génétique au contraire, par le transport d'allèles qu'il réalise, tend à l'homogénéisation spatiale des populations mais contribue à leur variabilité locale.

En un lieu, un polymorphisme allélique, éventuellement exprimé par un polymorphisme phénotypique, peut exister s'il est neutre vis-à-vis de la sélection naturelle, s'il s'accompagne d'un avantage sélectif pour les hétérozygotes, s'il résulte d'une mutation avantageuse en cours de fixation ou d'une mutation désavantageuse en cours d'élimination, s'il est alimenté par le flux génétique à partir de régions où les allèles correspondants sont sélectionnés positivement, ou, enfin, s'il provient d'allèles favorisés alternativement dans le temps (LÖFGREN 1984).

Une variation géographique, par contre, c'est-à-dire, un glissement dans les caractéristiques génotypiques ou phénotypiques moyennes des populations d'une espèce ou dans le spectre de variabilité de ces caractéristiques, décelable par un observateur qui se déplace dans l'espace, peut être attendue chaque fois que la diversité des pressions locales de sélection naturelle ou l'influence de rémanences historiques l'emportent sur l'effet homogénéisateur du flux génétique. Les distances sur lesquelles des divergences peuvent apparaître sont d'autant plus courtes que les distances d'interaction entre individus sont faibles. Celles-ci peuvent être exprimées par exemple par la dimension du «voisinage» (GRANT 1981, 1985), défini comme le nombre d'individus contenus à l'intérieur d'un cercle dont le rayon est le double de la déviation standard de la distance de dispersion. Ce cercle contient 86,5% des parents des individus situés au centre. Il est utile de se souvenir, lorsque l'on tente des analogies inter-taxiques, que les voisinages qui ont été mesurés chez les animaux sont de l'ordre de 3.000 à 100.000 individus tandis qu'ils se situent plus habituellement chez les plantes entre 4 et 300 individus (GRANT 1985). Il faut donc exercer une certaine prudence avant d'estimer chez les plantes qu'un test de sympatrie est effectué par la contiguïté de deux populations distinctes. Dans le cas particulier des orchidées du genre *Ophrys*, le mode de pollinisation par pseudocopulation pouvant inclure de longs vols de recherche et des périodes de repos d'insectes bon voiliers, et le grand pouvoir de dispersion des semences anémochores, légères, favorisé par l'habitat souvent ouvert, chaud, sec et éventé, minimisent toutefois cette difficulté et rapprochent leur situation de celle de groupes d'animaux relativement vagiles.

La variation géographique est classiquement décrite par les zoologistes au moyen de la catégorie nomenclaturale de la sous-espèce (MAYR 1969), une approche qui toutefois a été souvent critiquée et à laquelle il faut sans doute préférer la cartographie spatiale de la variation des caractères (e.g. JOHNSON 1980). Il faut rappeler que la sous-espèce botanique n'a jamais été destinée à cet usage mais qu'elle traduit plutôt une appréciation d'un degré réduit de divergence morphologique chez des entités présentant les caractéristiques d'espèces distinctes. Pour éviter toute confusion, nous n'avons utilisé cette catégorie ni dans un sens ni dans l'autre dans le corps de ce travail.

Mécanismes d'isolement

Les mécanismes d'isolement peuvent être définis comme l'ensemble des obstacles, complets ou partiels, génétiquement déterminés, à l'échange de gènes entre populations (DOBZHANSKY et al. 1977). Ils ont été comparés, de manière imagée, à des garde-fous qui maintiennent les espèces sur les pics adaptatifs du paysage formé par la constellation des combinaisons de gènes (WRIGHT 1932; DOBZHANSKY et al. 1977). Les mécanismes d'isolement sont de deux types. La non-viabilité des hybrides de première génération, la stérilité de ces hybrides, la réduction de la viabilité ou de la fertilité des hybrides de diverses générations sont trois mécanismes qui interviennent après la fertilisation (DOBZHANSKY et al. 1977; STACE 1989). Ils éliminent ou limitent, immédiatement ou à terme, la progéniture hybride mais n'évitent pas la perte de potentiel reproductif. Il est donc conceptuellement évident que la sélection naturelle favorise la prise de leur relais par des mécanismes prézygotiques, intervenant de manière à éviter une fécondation désavantageuse. Cinq classes de mécanismes prézygotiques sont habituellement distinguées (DOBZHANSKY et al. 1977; GRANT 1985; TEMPLETON 1989; STACE 1989). Des barrières écologiques existent entre des espèces génétiquement adaptées à vivre dans des milieux différents, des barrières temporelles entre celles qui sont génétiquement adaptées à se reproduire à des moments différents. Les unes et les autres sont fréquentes chez les orchidées. Les barrières éthologiques résultent de l'absence ou de la réduction d'attraction sexuelle entre mâles et femelles d'espèces différentes, les barrières dites mécaniques de la difficulté ou de l'impossibilité du transfert de sperme ou de pollen par suite de la configuration des organes génitaux, les barrières gamétiques du manque d'attraction entre gamètes mâle et femelle ou de la viabilité réduite des gamètes mâles dans l'appareil sexuel femelle.

Le remarquable système de pollinisation par pseudocopulation des orchidées du genre *Ophrys*, parfois nommé mimétisme pouyannien (PASTEUR 1982), est un mécanisme d'isolement qui peut sans doute être classé parmi les mécanismes mécaniques, puisqu'il limite les transferts de pollen entre espèces différentes, mais il repose évidemment sur l'exploitation des mécanismes éthologiques du pollinisateur et en partage donc les caractéristiques. Il implique une série complexe d'adaptations de la plante à l'insecte (POUYANNE 1917; KULLENBERG 1952; PAULUS et al. 1983; DAFNI 1984, 1994; AGREN et al. 1984; KULLENBERG et al. 1984; GILL 1989; PAULUS & GACK 1990A). La période de floraison est synchronisée avec la période d'émergence des mâles de l'insecte pollinisateur, coïncidant souvent avec la courte période pendant laquelle ceux-ci volent avant l'émergence des femelles. Des substances odorifères imitant les phéromones de l'insecte femelle assurent l'attraction olfactive à distance des insectes mâles. L'arrangement et l'ornementation des parties florales complètent visuellement cette attraction à plus courte distance en reproduisant l'apparence de l'insecte femelle. La configuration précise de ces pièces et la disposition de leur pilosité assurent par voie tactile le positionnement de l'insecte mâle, en vue de la récolte et de l'enlèvement des pollinies, puis de leur mise en contact avec la surface stigmatique.

Le développement et le perfectionnement d'un tel faisceau de caractères, ciblé en fonction d'une ou de quelques espèces de pollinisateurs, supposent des pressions sélectives énormes en faveur de leur possession. GILL (1989) suggère une contradiction fondamentale entre cette hypothèse, conceptuellement peu évitable, et l'observation du très faible taux de fécondation observé chez les espèces pollinisées par des insectes attirés sans production de nectar. Ses remarques dérivent de l'étude de l'orchidée terrestre nord-américaine *Cypripedium acaule* et des données publiées pour quelques autres espèces des genres *Orchis, Platanthera, Oncidium, Ionopsis* et *Cochleanthes*, mais elles s'appliquent probablement tout autant aux orchidées du genre *Ophrys*. Des taux de succès très faibles avaient déjà été notés par DARWIN (1877) chez *Ophrys insectifera* et sont confirmés, pour plusieurs espèces méditerranéennes, par AGREN et al. (1984), notamment. Les études quantitatives sont rares; celle de THIRKELL (1981, 1987), conduite dans la région parisienne, fournit des valeurs de succès de fécondation comprises, selon les années, entre 0% et 4,5% pour *O. sphegodes*, mais entre 8% et 40% pour *O. insectifera*.

Le paradoxe relevé par GILL (1989) ne nous semble toutefois qu'apparent. Beaucoup d'orchidées, et celles du genre *Ophrys* en particulier, paraissent être des stratèges K, à grande longévité et maturation retardée (SUMMERHAYES 1968; GILL 1989), adaptés à vivre en faible densité et avec un taux de renouvellement bas dans des milieux oligotrophes où la limitation de la dépense énergétique est probablement importante pour la survie adulte. Leur taux de reproduction est faible mais leur production de semences après fertilisation est considérable. Le faible taux de fertilisation observé, plutôt que d'indiquer une inefficacité de la pseudocopulation spécifique et une faible pression sélective en sa faveur, suggère un événement rare, conférant aux individus qui le provoquent de manière optimale un avantage sélectif considérable et une représentation disproportionnée dans les cohortes suivantes, et donc une pression très importante en faveur, peut-être pas de la pseudocopulation en temps que mécanisme, mais en tout cas des détails d'adaptation à un pollinisateur particulier.

En ce qui concerne l'apparition de la pseudocopulation elle-même, il faut noter qu'*Ophrys* paraît, comme d'ailleurs *Serapias*, dérivé du genre *Orchis*, dans lequel un système de tromperie par imitation de plantes nectarifères est fréquent. GILL (1989) classe le mode de pollinisation d'*Ophrys* dans la même catégorie que celui d'*Orchis* et les caractérise par l'attraction sans récompense. Il explique de cette manière leur faible succès par manque d'attractivité vis-à-vis de pollinisateurs déniaisés. L'éjaculation observée chez le pollinisateur lors de la pseudocopulation avec au moins certains genres d'orchidacées (DAFNI 1984), la probabilité que le dortoir offert par *Serapias* (VÖTH 1980; GÖLZ & REINHARD 1980B) apporte une certaine protection, suggèrent toutefois une mesure de satisfaction individuelle des besoins du pollinisateur dans un contexte de neutralité sélective pour lui et donc un avantage évolutif de départ de ces mécanismes par rapport à la fraude simple, sans aucun incitant, d'*Orchis*. Cet avantage peut expliquer une fixation relativement facile d'une innovation en ce sens, selon le processus suggéré par GILL (1989) lui-même

dans son modèle de *Cypripedium* mutant se dotant d'un pouvoir de récompense, et ce d'autant plus que, contrairement à ce modèle, cette innovation ne s'accompagne pas du sacrifice important que représenterait la production de nectar. Il est notable d'ailleurs que le genre *Ophrys* paraît avoir découvert l'autre perfectionnement suggéré par GILL (1989) à *Cypripedium acaule*, celui de synchroniser sa période de floraison avec le moment de susceptibilité maximum des pollinisateurs, en ce cas particulier, leur période de célibat.

Cette hypothèse permet d'expliquer l'apparition fructueuse de la pseudocopulation au sein d'un groupe pratiquant la fraude sur la production de nectar. Elle ne résout bien entendu pas la question fondamentale posée par GILL (1989) du développement d'un système de fraude sans récompense chez de très nombreuses espèces d'orchidées, peut-être environ 8000 (VAN DER PIJL & DODSON 1966; GILL 1989), soit un tiers du total de celles que comprend la famille, en présence du faible taux de reproduction qui l'accompagne. Cette question n'a pas directement d'incidence sur la radiation du genre *Ophrys*, si l'on suppose que la pollinisation par pseudocopulation est apparue et s'est développée à partir d'un système de tromperie préétabli chez *Orchis*, et elle ne nous concerne donc pas directement ici. Il faut néanmoins remarquer, sans que des mesures précises puissent à ce jour l'étayer, qu'une explication conceptuelle tout à fait simple réside dans le sacrifice du taux de reproduction annuel à une survie adulte favorisée par l'élimination de la dépense énergétique que représente la production de nectar, une évidente composante de type K de l'équilibre populationnel. Ce schéma est implicitement accepté par AGREN et al. (1984), et, contrairement à la suggestion de GILL (1989), il nous paraît pouvoir être évolutivement stable, puisque des mutants revenant à la production de nectar favorisent le succès reproductif de leurs congénères trompeurs autant que le leur, tout en assumant seuls le fardeau énergétique, sauf évidemment dans le cas très particulier du pollinisateur qui ne se laisse tromper qu'une fois, un événement peu vraisemblable pour les animaux concernés (DAFNI 1984, 1992; PAULUS & GACK 1990A), mais néanmoins peut-être plus probable en relation avec la visite traumatisante du piège d'un *Cypripedium* qu'avec la découverte plus bénigne de l'éperon vide d'un *Orchis*.

Spéciation

La spéciation est un processus qui établit entre les populations d'une espèce des barrières intrinsèques au flux génétique par le développement de mécanismes d'isolement reproductif, provoquant la division de cette espèce parentale unique en deux espèces nouvelles, susceptibles de poursuivre des chemins évolutifs distincts. La spéciation est le phénomène fondamental du processus macro-évolutif par lequel les lignées croissent ou se maintiennent, pénètrent, occupent ou saturent des «niches écologiques» et des «espaces adaptatifs» (ELDREDGE & GOULD 1972; CRACRAFT 1982; VRBA 1985; ELDREDGE 1989). Son mécanisme précis reste mal connu, mais divers modes possibles ont été proposés.

Le schéma le plus classique, celui aussi qui a été le mieux documenté par des exemples avérés ou potentiels, issus souvent de l'étude des vertébrés supérieurs, est le mode de spéciation allopatrique par divergence génétique (MAYR 1942, 1963; DOBZHANSKY et al. 1977; BOCK 1979; DORST 1985; GRANT 1981, 1985). Dans ce modèle l'aire de distribution d'une espèce, au sein de laquelle peut exister ou ne pas exister une variation géographique, est scindée par l'apparition d'une barrière géographique. Les deux sous-ensembles de populations ainsi formés ne sont plus liés par un flux génétique et peuvent accumuler lentement et aléatoirement des différences sous l'effet de forces sélectives séparées. Cette accumulation de divergences peut à la longue affecter des caractères qui prennent valeur de mécanismes d'isolement. Lorsque la barrière géographique disparaît et que les deux sous-ensembles reviennent en contact, ils refusionnent en une seule espèce si les divergences sont insuffisantes pour conférer aux hybrides un désavantage évolutif. Dans le cas contraire, le perfectionnement des mécanismes d'isolement est favorisé par la sélection et la spéciation se complète. Dans la période de transition qui suit la reprise de contact se développe généralement une zone d'hybridation ou de recouvrement avec hybridation dont l'étude a constitué une source importante de renseignements sur le processus de spéciation (SHORT 1965, 1969, 1975; WOODRUFF 1973; HAFFER 1977; HEWITT 1989; HARRISON & RAND 1989). Ce schéma, dont les détails de fonctionnement restent controversés et posent en effet des problèmes théoriques non résolus (TEMPLETON 1980A, B; BUTLIN 1989), est certainement néanmoins d'application fréquente dans ses grandes lignes. Peu d'exemples précis ont été étudiés de manière détaillée et explicite pour les orchidées européennes. L'étude la plus convaincante de zones de recouvrement avec hybridation reste probablement l'analyse des espèces du groupe d'*Orchis mascula* effectuée par SCHÄFFER (1972). De nombreuses situations dans lesquelles on peut supposer qu'un phénomène de spéciation par divergence géographique a eu lieu ou est en cours existent cependant dans le genre *Ophrys*, notamment dans les groupes d'espèces voisines d'*Ophrys incubacea*, d'*O. mammosa*, d'*O. arachnitiformis*, d'*O. omegaifera*, d'*O. argolica* et de bien d'autres.

La spéciation allopatrique par effet de fondateur ou spéciation quantique (BUSH 1975; TEMPLETON 1980A, B; DOBZHANSKY et al. 1977; GRANT 1981, 1985; BARTON 1989) est celle qui peut se produire lorsqu'un très petit nombre d'individus s'isolent d'une grande population dont ils faisaient partie. Elle ne diffère pas essentiellement de la spéciation allopatrique par divergence génétique: les populations concernées passent par une phase de séparation géographique et l'acquisition de caractères d'isolement est un sous-produit aléatoire de l'accumulation de différences permise par cette séparation. Toutefois, parce que l'environnement génétique d'une petite population qui s'isole après avoir été intégrée à un vaste complexe panmictique ou semi-panmictique est brusquement bouleversé, la séparation peut être l'inducteur de modifications rapides du génome de la population fondatrice, de sorte que le processus de spéciation peut être complété dans un délai beaucoup plus court. De multiples exemples de ce type de situation existent et il est sans doute au moins partiellement responsable de l'abondance à l'intérieur d'un

genre comme *Ophrys* des espèces endémiques de milieux géographiquement ou écologiquement insulaires.

Les modes de spéciation parapatrique et sympatrique (BUSH 1975, 1994; BUSH & DIEHL 1982; TAUBER & TAUBER 1989; GRANT 1985; DIEHL & BUSH 1989) diffèrent par contre fondamentalement des précédents en ce que la conquête d'un gradient environnemental ou d'une nouvelle niche écologique n'est possible que grâce au, et concurremment avec, le développement des mécanismes d'isolement. Les illustrations de ces modes de spéciation sont plus rares et GRANT (1985) argumente en particulier que, si l'on exclut la spéciation dans des milieux adjacents mais distincts, la spéciation par hybridation et la spéciation de lignées autogames, phénomènes tous trois bien connus et bien documentés dans le domaine botanique, la spéciation sympatrique au sens strict n'apparaît ni conceptuellement très plausible, ni suggérée par des cas observés. Il semble néanmoins que le mode particulier de pollinisation du genre *Ophrys* puisse promouvoir ce type de spéciation, la découverte d'un nouveau pollinisateur pouvant jouer un rôle très analogue à celui des mécanismes invoqués pour la spéciation sympatrique d'invertébrés par BUSH (1975) et TAUBER et TAUBER (1989), notamment. Une telle spéciation serait d'ailleurs facilitée par la rareté, déjà notée, de la fertilisation par pseudocopulation et la représentation disproportionnée du génome des individus heureux dans la cohorte suivante, processus qui fait de chaque événement de reproduction sexuée un événement de fondation, au sens de la spéciation par effet de fondateur (GILL 1989).

Il apparaît plausible que la spéciation à l'intérieur du genre *Ophrys* se soit fréquemment produite selon le schéma: attraction d'un nouveau pollinisateur, fondation par un nombre très limité de progéniteurs et perfectionnement rapide de la spécificité des mécanismes d'attraction, schéma pour lequel la nature du contexte géographique, sympatrique ou allopatrique, n'a finalement pas beaucoup d'importance. Un tel mécanisme s'accompagne nécessairement d'une perte sévère de diversité génétique, comme suggéré au niveau populationnel par GILL (1989) pour *Cypripedium*, perte qui rend évidemment les espèces émergentes extrêmement vulnérables à l'extinction en cas de modification minime des conditions environnementales. On peut se demander si ce phénomène n'est pas corrigé par l'hybridation résiduelle entre espèces dont la fréquence est bien connue à l'intérieur du genre et peut servir de source limitée mais permanente de variabilité génétique. Les espèces soumises à ce type d'introgression, au sens de GRANT (1981, 1985), se comporteraient vis-à-vis du risque d'extinction induit par la perte de variabilité génétique davantage comme les composantes d'une population de Wright (TEMPLETON 1980b) ou d'une métapopulation (GUERRANT 1992; FIEDLER & JAIN 1992) que comme des unités totalement indépendantes. C'est une hypothèse qu'il serait intéressant de tester, et qui pourrait expliquer notamment la constance interspécifique de certains caractères (sépales bicolores, macule candicoïde) dans certaines régions, phénomène qui donne parfois l'impression superficielle d'évolution réticulée.

Phylogenèses

L'établissement de «classifications» suppose que l'on peut ordonner les objets à classer en fonction de critères reconnus. Le choix de ces critères dépend évidemment de l'usage qui doit être fait de la classification et aucune philosophie générale ne permet d'affirmer a priori qu'un jeu de critères est préférable à un autre. Il a été ainsi plusieurs fois proposé, dans divers domaines de la biologie, de classer des organismes par ordre alphabétique des noms scientifiques. Un exemple de ce système dans l'orchidologie européenne est donné par l'ouvrage de référence bien connu de BAUMANN et KÜNKELE (1982A). Ce système a l'avantage de la simplicité d'accès à l'information, l'inconvénient d'une grande instabilité de séquence vis-à-vis de changements nomenclaturaux ou taxonomiques mineurs. Il a aussi été fréquemment proposé d'associer ou 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 pondérés. Les nombreuses contributions à l'orchidologie européenne de GÖLZ et REINHARD (1979, 1980A, 1983A, 1985, i.a.) et de TYTECA et GATHOYE (1988B, 1990) relèvent de cette démarche. Enfin, il a été le plus souvent tenté de faire coïncider la classification avec la meilleure estimation de la phylogenèse, c'est-à-dire, de la généalogie des taxons considérés.

Toutes ces approches ont leurs mérites, leurs avantages et leurs inconvénients. L'essentiel est de ne pas les confondre et de ne pas, par exemple, inférer une phylogenèse d'un phénogramme. Dans le présent travail, seul nous intéresse le processus évolutif et nous ne passerons donc en revue, très brièvement, que les concepts qui permettent l'établissement d'une phylogenèse objective, c'est-à-dire, en fait, les postulats, les définitions et les procédures de l'analyse phylogénétique cladiste, originellement proposée par HENNIG (1966), et dont il n'est plus guère mis en doute aujourd'hui qu'elle est la seule adéquate pour les reconstructions phylogénétiques (e.g. CRACRAFT 1979; STACE 1989; DARLU & TASSY 1993; DRESSLER 1993).

Cette méthodologie groupe les taxons en ensembles et sous-ensembles monophylétiques, c'est-à-dire, en ensembles dont tous les éléments partagent un ancêtre commun qui n'est partagé avec aucun élément extérieur à l'ensemble. Les événements de spéciation sont les points de branchement, les noeuds du cladogramme qui relie ces ensembles, c'est-à-dire, de l'arbre généalogique, que l'on s'efforce de rendre dichotomique. A tout niveau de division, deux taxons-soeurs sont des taxons qui partagent un ancêtre commun qu'ils ne partagent avec aucun autre taxon, et toute autre notion de plus ou moins grande parenté est dénuée de sens. Les ensembles monophylétiques sont définis par la synapomorphie, c'est-à-dire la possession, commune à tous leurs éléments, de nouveautés évolutives dérivées, ou caractères apomorphes, indicatrice d'un passage commun par un événement de spéciation au cours duquel cet état dérivé d'un caractère est apparu. La commune possession de l'état primitif, ou plésiomorphe, d'un caractère n'a pas de signification puisqu'elle peut correspondre au passage par un nombre quelconque d'événements de spéciation sans changement. La polarité primitive, ou dérivée, de l'état d'un

caractère est souvent difficile à déterminer mais ne peut l'être que par l'examen de la distribution de ces états dans un ou plusieurs groupes externes formés par les groupes-soeurs successifs du clade étudié, appuyé éventuellement par des indications provenant de séries évolutives corrélées, ou de l'ontogénèse. La possibilité de parallélisme, de convergence et de réversion de caractères peut introduire de fausses synapomorphies et des contradictions dans la construction de cladogrammes à partir de divers ensembles de caractères. Ces dernières sont résolues par le recours au principe scientifiquement universel de parcimonie qui veut que soit retenue la solution la plus simple, c'est-à-dire, dans le cas présent, celle qui nécessite le moins grand nombre d'hypothèses de réversion.

Tout au long de l'analyse qui suit, nous avons explicitement appliqué les principes élémentaires de l'analyse cladistique. À l'application de divers algorithmes dont l'objectivité n'est qu'apparente (SAETHER 1986; STACE 1989), vu notamment la sélection, toujours nécessaire même lorsqu'elle est implicite, des caractères utilisés, nous avons toutefois préféré le recours à une chaîne d'hypothèses imaginatives successives (CROWSON 1982) dont la compatibilité avec un cladogramme acceptable, parcimonieux vis-à-vis de la réversion, peut être vérifiée a posteriori (DRESSLER 1993). Aucune signification cladistique, systématique ou nomenclaturale ne doit être attribuée à l'usage dans la discussion des termes «groupe», «complexe», «constellation» ou «mouvance», parfaitement interchangeables. Lorsqu'ils ont été utilisés à l'intérieur d'un même clade, nous nous sommes toutefois efforcés de les ordonner hiérarchiquement, les espèces s'organisant en groupes, placés dans des complexes, qui forment une constellation. Le terme de mouvance a été utilisé pour des ensembles mal définis, probablement ou peut-être artificiels.

Caractères utilisés

Les caractères que nous avons utilisés sont de ceux que GÖLZ et REINHARD (1979, 1980A, 1983A, 1985, i.a.) ou TYTECA et GATHOYE (1988B, 1990) appellent habituellement «qualitatifs» par opposition à «quantitatifs». Cette dénomination n'est pas très adéquate; tout caractère peut en effet être quantifié. Il suffit d'utiliser l'instrument de mesure (colorimètre, binoculaire) approprié. Plus fondamentalement, les caractères que nous avons retenus sont, dans la mesure du possible, ceux qui peuvent être caractérisés par des états discrets, dont la polarité, dérivée ou primitive, peut être estimée, plutôt que des caractères à variation individuelle continue, peu utilisables en dehors de l'étude des populations. Pour la détermination des polarités, nous avons utilisé comme groupe externe le genre *Orchis*, généralement reconnu comme celui dont est dérivé le genre *Ophrys*, très spécialisé et géographiquement confiné à une aire relativement restreinte (SUMMERHAYES 1968; BUTTLER 1986, 1991; PAULUS & GACK 1990A). Il suffit pour se convaincre du bien-fondé de cette hypothèse de comparer, en faisant abstraction des couleurs, la fleur d'*Ophrys*

lutea, par exemple, avec celle de diverses espèces du genre *Orchis* (ou de genres très voisins), comme par exemple *Orchis punctulata, O. anatolica, O. patens, O. spitzelii, O. collina, Barlia robertiana, Steveniella satyrioides*. Des similitudes sont très évidentes dans la forme de la cavité stigmatique, la forme et la position des sépales latéraux étalés, la position des lobes latéraux du labelle, l'échancrure de son lobe central.

Cavité stigmatique et gynostème

Forme

La cavité est soit sphérique, ouverte dans le quart antéro-supérieur (*Ophrys lutea, O. fusca, O. omegaifera* et leurs alliés), soit hémisphérique, avec une surface inférieure plane ou presque plane (la plupart des espèces). La cavité sphérique ressemble le plus à celle d'*Orchis*, l'hémisphère inférieur dont on voit clairement par dessus un léger rétrécissement dans le plan médian correspondant tout à fait à un éperon raccourci, facilement dérivable par exemple de ceux d'*Orchis collina* ou de *Barlia robertiana*.

Gorge

La jointure du labelle et de la surface inférieure de la cavité stigmatique présente une échancrure centrale en V chez quelques espèces (*Ophrys fusca, O. lutea*); chez les autres elle est plane, en seuil lorsque la cavité est sphérique, précédée ou non d'un talus formant le champ basal dans les autres cas. La gorge est variable chez *Orchis*, même entre espèces voisines; elle présente souvent une entaille en V, mais moins profonde que chez *O. fusca* ou formée par les côtés de la cavité stigmatique plutôt que par une échancrure du seuil du labelle.

Surface stigmatique

Elle est soit clairement individualisée, sous forme d'un écusson appliqué contre la voûte de la cavité stigmatique, de texture différente de celle du reste de la cavité (*Ophrys lutea* et ses parents), soit confondue avec la cavité (la plupart des espèces). Dans le premier cas elle est très similaire à celle d'*Orchis* et des espèces apparentées.

Staminodes

Toujours visibles, appliqués contre le bord supérieur de la cavité stigmatique, ils sont ou ne sont pas terminés par un point foncé. Ils ne le sont habituellement pas chez *Orchis*.

Lèvres

Chez quelques espèces (*Ophrys speculum, O. bombyliflora*), la cavité stigmatique est encadrée par deux paires concentriques de crêtes allongées, noires ou noirâtres, luisantes, distinctes dans la moitié inférieure, fusionnées

en une au-dessus de l'équateur de la cavité. Elles se prolongent vers le bas plus ou moins loin autour du champ basal et sur le labelle. Elles se résolvent souvent en une chaîne de callosités luisantes, de position relativement fixe, et dont certaines se maintiennent chez des espèces qui ont perdu le reste de la structure. Il est donc apparu utile de les désigner de manière univoque. Nous avons appelé «callosités staminodiales» celles qui se forment dans la partie supérieure de la cavité, autour des staminodes, «callosités temporales», celles qui sont formées, toujours dans la moitié supérieure de la cavité, mais à l'extérieur, un peu au-dessus du point de rencontre des deux paires de lèvres, «callosités externes», celles qui sont formées par les lèvres externes, souvent près de la base du labelle, «callosités internes» celles qui sont formées, dans le bas de la cavité, par les lèvres internes. Ce sont ces callosités qui évoluent en pseudo-yeux chez certaines espèces. Ces lèvres trouvent peut-être leur origine dans les crêtes, non différenciées du labelle par la texture, qui encadrent la cavité stigmatique chez plusieurs espèces du genre *Orchis* et de genres alliés (*Orchis collina, O. coriophora, O. quadripunctata, O. spitzelii, Barlia robertiana*) et que l'on retrouve souvent chez *Ophrys*, en l'absence des lèvres ou en conjonction avec elles.

Pseudo-yeux

Presque toutes les espèces, à part celles qui reçoivent les insectes tête vers l'extrémité du labelle, portent sur les côtés de la cavité stigmatique ou à la base du labelle des protubérances brillantes dont le rôle évident est d'imiter soit les yeux, soit les attaches des ailes d'un insecte. Chez quelques espèces (*Ophrys insectifera*), ces pseudo-yeux se trouvent sur le labelle, chez beaucoup d'autres (par exemple *O. fuciflora*), ils se situent à la jonction de la cavité et du labelle; chez d'autres encore (par exemple *O. mammosa*), ils s'élèvent sur les bords de la cavité. Ces structures dérivent manifestement de la réduction des lèvres précitées; elles n'existent pas chez *Orchis*.

Plancher

Chez les espèces dont la surface inférieure de la cavité est horizontale et non cupulaire, cette surface, qui forme le plancher de la cavité, est souvent de texture particulière, grisâtre ou noirâtre, rappelant les lèvres. Chez certaines de ces espèces, elle évolue vers un aspect proche de celui de la macule, dont elle peut reproduire les surfaces réflectives, et même l'ornementation marginale. Chez d'autres, cette surface inférieure se solidarise avec le champ basal, confinant la région maculoïde éventuelle à une étroite couronne autour d'un écusson central. Elle est habituellement plane mais peut être vallonnée (*Ophrys apifera*).

Arête

Chez les espèces à cavité stigmatique non cupuliforme, le plancher est généralement séparé du champ basal par une ligne de rupture de pente que nous avons appelée arête. Elle peut être soit abrupte soit relativement atténuée, et soit droite ou légèrement concave (*Ophrys fuciflora*), soit

fortement convexe (*O. mammosa*), la surface inférieure de la cavité se prolongeant alors en terrasse au centre du labelle.

Gynostème

Le connectif est soit tronqué, ne couvrant pas les pollinies (*Ophrys lutea, O. speculum, O. bombyliflora, O. insectifera*), soit terminé par un bec plus ou moins aigu (la plupart des espèces). C'est la première configuration qui correspond à celle d'*Orchis* et des genres voisins (comparer les excellentes aquarelles de KLOPFENSTEIN & TOUSSAINT 1983-1987 et de KLOPFENSTEIN 1994).

Labelle

Configuration

Deux configurations de labelle s'opposent, plus distinctes sur le terrain que les subtilités de description ne l'indiquent. Chez *Ophrys lutea, O. fusca, O. speculum, O. insectifera* et leurs alliés, le labelle ressemble fortement à celui du genre *Orchis*. Le labelle est étroit à la base et les lobes latéraux s'évasent progressivement, bien plus bas que le champ basal; ils sont généralement étalés. Chez les autres espèces le labelle présente un épaulement à la base et les lobes latéraux, s'ils existent, se détachent immédiatement, leur bord supérieur s'écartant perpendiculairement de la base du labelle; ils sont généralement enroulés. Chez beaucoup d'espèces de ce type, les lobes latéraux sont réduits à des gibbosités scapulaires ou à une simple indentation du labelle, ou encore ils paraissent totalement absents.

Lobe central

L'extrémité du lobe central présente soit une indentation, parfois profonde, soit un appendice, soit encore un appendice placé au fond d'une indentation. Ces trois conditions, surtout la première et la dernière, sont communes dans le genre *Orchis*. Toutefois, l'appendice des *Ophrys*, lorsqu'il est présent, est souvent d'une couleur et d'une texture différentes de celles du reste du bord du labelle et il peut être très développé, jouant manifestement un rôle important dans la pseudocopulation lorsqu'il reçoit l'extrémité de l'abdomen de l'insecte.

Pilosité

La pilosité du labelle est, elle aussi, un signal tactile important lors de la pseudocopulation (KULLENBERG 1952). La longueur et la couleur des poils varient considérablement d'espèce à espèce, mais quelques caractéristiques générales de configuration et de texture paraissent très significatives. Une partie de la pilosité est formée de poils assez longs à très longs, raides, visibles à l'oeil nu, et formant, à la loupe ou en macrophotographie, des plages laineuses, velues ou ciliées. Chez un certain nombre d'espèces, cette

pilosité longue est répartie sur l'ensemble du labelle, sauf sur les macules brillantes, ou se concentre dans la partie centrale, y compris l'entrée de la cavité stigmatique. Chez la plupart des espèces elle est entièrement confinée, ou en tout cas très renforcée, le long des côtés ou d'une partie des côtés du labelle, particulièrement sur les lobes latéraux; elle manque à l'entrée de la cavité stigmatique. Chez quelques espèces la plus grande partie du labelle paraît glabre, un aspect velouté, caractéristique en macrophotographie, lui étant conféré par une pilosité extrêmement courte et uniforme. Lorsqu'une pilosité existe dans le genre *Orchis* et les genres voisins, elle est généralement limitée à la partie centrale du labelle, souvent sur des taches colorées, et à l'entrée de la cavité stigmatique, et formée de poils plus souples. Le type de pilosité trouvé chez *Ophrys* est unique parmi les orchidacées paléarctiques (KULLENBERG 1952).

Macule

La forme précise de la macule est souvent très variable. Par contre, sa position, son système de coloration et d'ornementation, ses relations avec la cavité stigmatique sont très stables dans les groupes.

Champ basal

Chez certaines espèces, une région différenciée du labelle s'intercale entre la macule et la cavité stigmatique. Sa coloration peut être corrélée avec celle du reste du labelle ou avec celle d'une partie de la cavité stigmatique ou être indépendante des deux.

Pétales

Forme

Les pétales jouent un rôle dans l'attraction visuelle du pollinisateur, imitant chez certains espèces les antennes de l'insecte. Pendant la pseudocopulation, ils semblent, en outre, entrer en contact tactile avec celles-ci. Les formes les plus répandues sont rectangulaires, obtuses (*Ophrys lutea, O. fusca*), longuement triangulaires, pointues (*O. ferrum-equinum, O. scolopax, O. lunulata*), courtes et triangulaires (*O. tenthredinifera, O. bombyliflora, O. oxyrrhynchos*). Divers intermédiaires existent, ainsi que des cas particuliers: pétales d'aspect filiforme par suite d'un enroulement latéral chez *O. insectifera*, d'aspect court et large par suite d'un enroulement longitudinal chez *O. speculum*. Les pétales du genre *Ophrys* sont très spécialisés par suite de leur rôle dans la pseudocopulation et ne ressemblent pas à ceux d'*Orchis* et genres voisins. Des pétales longuement rectangulaires, beaucoup plus étroits que les sépales, existent néanmoins chez, par exemple, *Orchis collina, O. punctulata* et *Barlia robertiana.*

Bords

Le bord des pétales est soit droit (*Ophrys fuciflora*), soit ondulé (*O. sphegodes*); en outre, chez quelques espèces, il est nettement auriculé à la base, soit par une indentation véritable, soit par le repli plus accentué du bord.

Pilosité

Les pétales sont glabres chez *Ophrys lutea, O. fusca, O. sphegodes* notamment, fortement pubescents ou ciliés chez *O. speculum, O. insectifera, O. tenthredinifera, O. bombyliflora, O. fuciflora*; des conditions intermédiaires de faible pilosité, souvent limitée aux bords, existent.

Sépales

Sépales latéraux

Les sépales latéraux, toujours étalés, présentent trois formes et configurations principales. Chez *Ophrys lutea, O. fusca* et leurs alliés, le bord supérieur est presque droit dans sa partie proximale, le bord inférieur fortement convexe et ascendant, le bout pointu, la nervure centrale horizontale ou relevée; chez *O. bombyliflora,* ils sont très larges et arrondis, plus ou moins symétriques, la nervure centrale encore horizontale. Chez *O. mammosa, O. sphegodes* et leurs alliés, ils sont longuement triangulaires, la nervure centrale souvent très descendante, comme les deux bords. Divers intermédiaires existent. La première condition est la plus voisine de celle de la plupart des *Orchis*. Le port des sépales du troisième groupe est très variable entre espèces proches, tant en ce qui concerne la position par rapport à l'horizontale que l'angle de rabattement vers l'arrière.

Sépale dorsal

Le sépale dorsal forme un casque enveloppant le gynostème chez *Ophrys lutea, O. fusca, O. omegaifera, O. insectifera, O. speculum, O. attica.* Il est en ce cas large et arrondi à l'extrémité. Chez beaucoup d'espèces, il est étalé, voire réfléchi vers l'arrière et, en ce cas, soit largement arrondi (*O. bombyliflora, O. tenthredinifera*), soit allongé avec une extrémité spatulée, ou plus effilée si le bord externe roule vers l'arrière. Le sépale dorsal est généralement en casque chez *Orchis*.

Le genre *Ophrys*

Monophylie du genre

La grande complexité du système de mimétisme pouyannien caractéristique du genre *Ophrys* rend probable l'unicité de son apparition dans le domaine essentiellement méditerranéen qui circonscrit sa radiation. Cette unicité est étayée par l'uniformité, à l'intérieur du genre, des caractéristiques de l'appareil végétatif et de la forme de la colonne, ainsi que par l'homogénéité de détail des structures florales adaptées à la pseudocopulation.

Exprimée de manière plus formelle, cette constance d'un certain nombre d'attributs complexes permet de définir un nombre de synapomorphies majeures très suffisant pour caractériser de façon non artificielle un ensemble monophylétique. Communs à toutes les espèces du genre *Ophrys*, et, par contre, entièrement absents chez *Orchis* et ses autres genres satellites, sont, en particulier la pilosité du labelle, courte ou longue, mais raide et répartie en plages uniformes, surtout latérales, plutôt qu'en touffes souples, la macule centrale ou à symétrie centrale, les pétales latéraux en lanières, fortement différenciés des sépales. D'autres synapomorphies pourraient certainement être définies à partir des moyens chimiques d'attraction des pollinisateurs.

À l'intérieur de cette monophylie, une division majeure du genre en un ensemble d'espèces à pseudocopulation abdominale et un ensemble à pseudocopulation céphalique (POUYANNE 1917) s'accompagne de différences morphologiques très tranchées impliquant principalement la cavité stigmatique, la structure du labelle et la configuration de la macule. Les deux complexes ont été formellement désignés au rang de section par GODFERY (1928, 1933) qui a nommé *Pseudophrys* le complexe d'espèces à pseudocopulation abdominale et *Euophrys* la constellation de taxons à pseudocopulation céphalique, basant son arrangement sur une excellente évaluation de leurs distinctions fondamentales, particulièrement de celles qui impliquent la cavité stigmatique.

La section *Pseudophrys*

Pseudophrys est relativement homogène. Toutes les espèces partagent une cavité stigmatique sphéroïdale, à surface stigmatique bien individualisée, sans pseudo–yeux et sans points staminodiaux, des pétales en lanières, glabres ou presque glabres, souvent quelque peu ondulés au bord, un labelle de forme «orchidoïde» (rappelant celui du genre *Orchis*) portant des lobes latéraux évasés et étalés et muni souvent d'une échancrure distale médiane sans appendice, une macule basale en large placard, souvent bilunulée, relativement peu brillante, une pilosité recouvrant uniformément le labelle à

l'exception de la macule et parfois du bord, un sépale central obtus, arrondi, rabattu en casque sur le gynostème, un gynostème tronqué.

Malgré cette homogénéité d'ensemble évidente, il est relativement difficile de vérifier le monophylétisme de *Pseudophrys*. En effet, contrairement à la cavité stigmatique hémisphérique d'*Euophrys*, qui est une synapomorphie majeure claire, les caractères par lesquels les *Pseudophrys* diffèrent le plus clairement de tous ou de la plupart des *Euophrys*, leur cavité stigmatique sphéroïdale et la forme du labelle, les rapprochent d'*Orchis* et peuvent donc être considérés comme des symplésiomorphies sans valeur indicatrice de la phylogenèse. Toutefois, le détail de ces structures est original et peut facilement être résolu en un nombre de synapomorphies plus mineures. En outre, la macule basale plus ou moins bilobée, relativement peu brillante, et la pilosité uniformément répartie sur le reste du labelle sont des synapomorphies majeures, uniques et sans contrepartie chez *Orchis*. Synapomorphiques aussi, plus mineures, sans doute, sont une brosse de poils blancs à l'entrée de la cavité stigmatique et une touffe de poils au fond de celle–ci, évidement corrélées, comme d'ailleurs l'orientation des poils du labelle, avec la stimulation de l'abdomen pendant la pseudocopulation.

L'hypothèse du monophylétisme de *Pseudophrys* est confortée par l'existence d'hybrides relativement abondants entre la plupart de ses types les plus extrêmes. L'ensemble est d'ailleurs tellement homogène qu'il est difficile de le subdiviser de manière tout à fait satisfaisante.

Deux constellations se dégagent assez bien, celle d'*Ophrys omegaifera* à gorge en seuil, clairement apomorphique, et celle d'*O. lutea*, *O. fusca*, *O. iricolor* à gorge échancrée en V, rappelant superficiellement beaucoup plus celle d'*Orchis*, mais néanmoins suffisamment constante et apomorphique dans ses détails de structure et de pilosité pour caractériser un second ensemble monophylétique. Entre les deux ensembles existent toutefois des espèces à gorge intermédiaire (*Ophrys sitiaca*, *O. vasconica*), tandis que d'autres similitudes apparaissent entre, par exemple, *O. atlantica*, espèce assez divergente du complexe d'*O. omegaifera*, et *O. migoutiana*, de sorte que l'évidence de la division n'est peut être qu'apparente.

Le complexe d'*Ophrys lutea–Ophrys fusca–Ophrys iricolor*

Ce complexe très homogène peut être caractérisé par, outre les caractères de la section, la gorge en V de la cavité stigmatique, un labelle étalé à courbures latérales faibles et surtout peu rigides. A l'intérieur du complexe les subdivisions sont obscures. Traditionnellement trois (NELSON 1962; LANDWEHR 1977, 1983; SUNDERMANN 1980a) ou quatre (BAUMANN & KÜNKELE 1982A, 1986, 1988A; DELFORGE & TYTECA 1984; BUTTLER 1986, 1991) espèces majeures sont toujours distinguées, mais sur la base de caractères en fait peu fondamentaux: grande taille des fleurs, coloration rouge du dessous du labelle et bleu intense de la macule distinguent *Ophrys iricolor*, un large

bord jaune, un labelle assez large et plan, *O. lutea*, un bord jaune absent ou étroit, un labelle plus plié aux bords, *O. fusca*, un labelle genouillé, un périanthe coloré, *O. pallida*. Il suffit d'observer la similitude entre les labelles étalés d'*O. fusca* s.l. et d'*O. lutea* s.l. pour réaliser la fragilité de ces distinctions. La difficulté est accrue par l'existence au sein de chacun des «types» principaux de plusieurs espèces, morphologiquement très voisines, mais dont l'indépendance a été bien démontrée récemment par l'étude des pollinisateurs (PAULUS & GACK 1980, 1986, 1992A, B, C; VÖTH 1984, 1985; PAULUS 1988). Nous avons tenté ci-dessous un premier arrangement en neuf groupes, entre lesquels existent d'ailleurs diverses transitions. Nous avons, dans cet essai de délimitation, accordé une importance particulière à la macule, à son relief et à son pourtour, ainsi qu'au relief de la base et de la gorge du labelle. Les photos de pollinisateurs en position de pseudocopulation qui ont été publiées (PAULUS & GACK 1980, 1986, 1992A, C; PAULUS 1988; et surtout GASC 1994, tout à fait remarquables) indiquent que ce sont les zones les plus significatives. Sans doute très soumises à la sélection, elles se prêtent surtout à la recherche de caractères spécifiques, mais restent utiles à la délimitation de groupes d'espèces très voisines, se remplaçant géographiquement ou occupant des niches distinctes vis-à-vis de la taille des pollinisateurs. Les principales caractéristiques de ces groupes peuvent être résumées comme suit:

Groupe d'*Ophrys iricolor*

Labelle très allongé portant des crêtes basales (Fig. 2) inclinées obliquement vers l'extérieur où elles présentent un versant abrupt et souvent concave, délimitant un plateau central surélevé et allongé. Pilosité du labelle longue et ordonnée, formée de poils droits, de couleur uniforme ou fonçant légèrement vers l'extérieur. Bord glabre du labelle absent ou très mince. Macule glabrescente, sans pilosité centrale. Dessous du labelle généralement rouge ou teinté de rouge. Quatre espèces nommées jusqu'à présent:

Ophrys iricolor DESFONTAINES

Ophrys eleonorae J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys mesaritica PAULUS, C. & A. ALIBERTIS

Ophrys vallesiana J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Groupe d'*Ophrys fusca*

Labelle allongé à moyennement allongé portant des mammosités longitudinales, parallèles, souvent importantes, gonflant les noyaux bleutés ou sombres des lunules de la macule, et situées plus ou moins près de la base du labelle (Fig. 3). Pilosité du labelle assez longue et souvent ébouriffée, formée de poils courbés, de couleur uniforme ou comprenant une touffe plus claire lovée entre les extrémités distales des lunules de la macule. Macule glabrescente, généralement indivise, parfois bissectée par un étroit relief central, rarement porteur d'une pilosité continue différenciée de celle de la macule. Bord glabre du labelle souvent mince et généralement séparé de la région pilifère par une transition progressive à contour souvent irrégulier.

Dessous du labelle vert ou teinté de rouge. Trois espèces formellement nommées:

Ophrys fusca LINK

Ophrys lupercalis J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys bilunulata RISSO

Groupe d'*Ophrys funerea*

Labelle allongé sans reliefs proéminents dans les noyaux des lunules de la macule ou muni de longues surélévations longitudinales peu marquées. Pilosité du labelle assez longue et relativement ordonnée, formée de poils peu courbés, comprenant une ceinture plus claire (Fig. 4), bien marquée, assez large, soulignant le bord distal et souvent le bord externe des lunules de la macule, contrastant avec les lobes foncés. Macule glabrescente à irrégulièrement et courtement ciliée, généralement partagée en deux par un relief central étroit et parfaitement rectiligne, souvent porteur de poils assez longs, similaires à ceux des régions externes du labelle, formant une ligne continue raccordée du côté basal aux poils blancs de l'échancrure en V, du côté distal à la ceinture claire, de même couleur qu'elle. Bord glabre du labelle souvent mince et généralement séparé de la région pilifère par une transition progressive à contour souvent irrégulier. Dessous du labelle vert ou teinté de rouge. Trois espèces formellement nommées:

Ophrys funerea VIVIANI

Ophrys zonata J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys calocaerina J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Groupe d'*Ophrys obaesa*

Labelle allongé à moyennement allongé, muni de longues surélévations longitudinales, sinueuses, dans les noyaux des lunules de la macule et d'un sillon longitudinal central extrêmement marqué, prolongeant la gorge en V; extrémité du lobe central globuleuse, séparée des lobes latéraux par une dépression formée par la partie distale de la macule qui atteint presque le sinus (Fig. 5). Pilosité du labelle assez longue et souvent ébouriffée, comprenant une ceinture plus claire, bien marquée, assez large, soulignant le bord distal et souvent le bord externe des lunules de la macule, contrastant avec les lobes foncés. Macule courtement ciliée, partagée en deux par une bande centrale étroite de poils assez longs, blancs le long du sillon, puis, distalement, brun pourpre, comme la ceinture claire à laquelle ils se raccordent. Bord glabre du labelle souvent mince et généralement séparé de la région pilifère par une transition progressive à contour souvent irrégulier. Dessous du labelle vert jaune. Trois espèces nommées:

Ophrys obaesa LOJACONO

Ophrys sulcata J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys pallida RAFINESQUE

Groupe d'*Ophrys migoutiana*

Labelle allongé presque dénué de mammosités longitudinales. Pétales latéraux exceptionnellement longs et larges, particulièrement près de l'extrémité (Fig. 6). Pilosité du labelle longue, ordonnée, très dense, bicolore comme dans les deux groupes précédents, mais la partie la plus sombre confinée à une étroite couronne externe n'incluant que l'extrémité des lobes, la partie plus claire entourant la macule envahissant l'ensemble du labelle, de constraste plus faible. Macule glabre, sans relief bissecteur ni pilosité centrale. Bord glabre du labelle très large, séparé de la région pilifère par une ligne de démarcation extrêmement tranchée, à contour régulier. Dessous du labelle vert, exceptionnellement teinté de rouge. Une espèce nommée:

Ophrys migoutiana H. GAY

Groupe d'*Ophrys attaviria*

Labelle allongé presque dénué de reliefs longitudinaux. Pilosité du labelle ordonnée, parfois presque uniforme mais plus souvent fonçant progressivement du pourtour de la macule aux bords des lobes, dégageant parfois des zones plus claires relativement irrégulières. Macule glabre, sans relief bissecteur ni pilosité centrale (Fig. 7a). Bord glabre du labelle parfois large, séparé de la région pilifère par une ligne de démarcation moins tranchée que dans le groupe précédent. Côtés de la base du labelle présentant, à la jointure avec l'enveloppe de la cavité stigmatique, des ailerons foncés proéminents. Dessous du labelle vert. Une espèce nommée:

Ophrys attaviria RÜCKBRODT & WENKER

Groupe d'*Ophrys «blithopertha-fusca»*

Labelle allongé presque dénué de reliefs longitudinaux. Pilosité du labelle ordonnée, extrêmement courte (Fig. 7b), comprenant une ceinture plus claire soulignant le bord distal et souvent le bord externe des lunules de la macule. Macule glabre, avec un relief bissecteur bien marqué. Bord glabre du labelle souvent large, séparé de la région pilifère par une ligne de démarcation relativement irrégulière. Dessous du labelle vert. Aucune espèce nommée formellement.

Groupe d'*Ophrys lutea*

Labelle très élargi (Fig. 8), plus que dans tous les autres groupes, les côtés formant avec l'axe l'angle le moins aigu, généralement supérieur à 45°. Mammosités importantes gonflant les noyaux bleutés ou sombres des lunules de la macule. Pilosité du labelle relativement courte à assez longue, ordonnée ou ébouriffée, de densité parfois irrégulière, comprenant une couronne interne de poils bruns entourant la macule et une couronne externe de poils jaunes. Macule glabrescente à ciliée, souvent partagée en deux par un relief central étroit, fréquemment porteur de poils assez longs, similaires à ceux des

régions externes du labelle. Bord glabre du labelle très large et généralement séparé de la région pilifère par une transition progressive à contour irrégulier. Dessous du labelle vert jaunâtre. Quatre espèces nommées:

Ophrys lutea CAVANILLES

Ophrys sicula TINEO

Ophrys phryganae J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys melena (RENZ) PAULUS & GACK

Groupe d'*Ophrys subfusca*

Labelle plus élargi que dans tous les groupes sauf celui d'*O. lutea*, les côtés formant avec l'axe un angle moins aigu, souvent de l'ordre de 45°. Mammosités importantes gonflant les noyaux bleutés ou sombres des lunules de la macule. Pilosité du labelle relativement courte, ordonnée, de densité souvent irrégulière, comprenant une couronne interne de poils bruns entourant la macule et une couronne externe de poils jaunes. Macule glabrescente, généralement indivise, très rarement bissectée par un étroit relief central. Bord glabre du labelle souvent très mince et généralement séparé de la région pilifère par une transition progressive à contour irrégulier. Dessous du labelle vert jaunâtre. Deux espèces nommées (Fig. 9):

Ophrys subfusca (REICHENBACH fil.) HAUSSKNECHT

Ophrys battandieri E.G. CAMUS

Le groupe d'*Ophrys iricolor*

Par la structure du labelle, le groupe d'*Ophrys iricolor* est le plus distinct à l'intérieur du complexe d'*O. fusca-O. lutea*. Les espèces du groupe portent en effet à la base du labelle un plateau surélevé, entourant l'échancrure de la gorge, se terminant vers l'avant par une pente formant ressaut sur le reste du labelle et sur les côtés par un escarpement marqué, s'enflant en crêtes ou bourrelets inclinés vers l'extérieur, à bords externes concaves, se raccordant directement à la cavité stigmatique (Fig. 2). La pilosité longue du labelle s'étend jusqu'aux bords que les poils étalés dépassent souvent, seule parfois l'épaisseur du labelle apparaissant glabre et colorée. Ces caractères s'accompagnent d'un labelle proportionnellement plus étroit et plus long que dans les autres groupes, tout au moins tel qu'il apparaît sur les fleurs étalées et séchées, et d'une forte pigmentation ayant pour conséquence en une macule souvent bleu brillant, une coloration rouge du dessous du labelle et une coloration rougeâtre des crêtes basales. Cette coloration rouge, souvent mise en évidence, n'est toutefois pas unique puisqu'elle apparaît chez certaines espèces du groupe d'*O. fusca* et, de façon moins constante, d'autres groupes, mais aussi dans la constellation d'*O. omegaifera*. La sculpture de la base du labelle est un caractère bien plus significatif, et pourtant ignoré dans beaucoup d'analyses récentes, alors qu'il semble que BAUMANN (1975A) l'ait déjà noté il y a vingt ans.

Ophrys iricolor

L'espèce la mieux connue du groupe est *O. iricolor*, bien représenté dans l'archipel égéen et le Péloponnèse, plus clairsemé en Grèce continentale et dans l'archipel ionien. Il a un port souvent bas, de très grandes fleurs de couleurs très saturées, une macule bleue de teinte profonde et brillante, une forte coloration rouge du dessous du labelle, des crêtes basales et du très mince bord glabre formé exclusivement par la tranche du labelle. La pilosité de la gorge est teintée de rose ou de rougeâtre. Les pétales sont habituellement foncés.

Ophrys eleonorae

Une deuxième espèce, de distribution très disjointe de la première, existe en Sardaigne où elle est apparemment endémique. Elle a fait l'objet de traitements taxonomiques divers. Parfois, correctement, alliée à *O. iricolor* (e.g. SUNDERMANN 1980A), elle a été souvent amalgamée avec des populations à très grandes fleurs d'*O. fusca* par des auteurs qui nient la présence d'*O. iricolor* s.l. en Méditerranée occidentale. Elle a été formellement nommée, au rang spécifique, *Ophrys eleonorae* en 1991 (J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN in DELFORGE et al. 1991). Elle a des fleurs aussi grandes et parfois plus grandes que celles d'*O. iricolor* (longueur axiale de 16 mm, avec une largeur de 12 mm, à 20 mm, avec une largeur de 16 mm) et présente, de manière complètement développée, toutes les caractéristiques du groupe, en particulier la structure de la base du labelle. Elle diffère d'*O. iricolor* par son port généralement plus élevé, ses couleurs moins saturées, la macule d'un bleu un peu moins intense, un peu plus gris, le rouge de la face inférieure plus pâle et limité à la région centrale ou centro-distale, entouré d'un large bord jaunâtre ou verdâtre nettement délimité, le bord glabre du labelle dès lors jaune au lieu de rouge, les crêtes basales plus orange, la pilosité de la gorge jaunâtre ou blanche. Le bord glabre du labelle est un peu moins étroit, moins rigoureusement limité à la tranche du labelle, tout en restant beaucoup plus étroit que dans tous les autres groupes du complexe d'*O. lutea-O. fusca.* La pilosité sombre du labelle est un peu moins uniforme que chez *O. iricolor*, présentant un gradient d'obscurcissement de la macule vers les bords. L'espèce est relativement répandue en Sardaigne, notamment dans le Sarcidano, le Monte Albo, le long de la côte de Gallure et du Golfe d'Asinara, généralement en populations petites et largement séparées. Nous n'avons observé de populations denses et nombreuses que dans l'extrême nord de l'île dans la région de Santa Teresa Gallura. Outre les documents publiés dans cet article et dans DELFORGE (1994: 299), des photos ont été publiées par SCRUGLI (1990: 113), par GIOTTA et PICCITTO (1990: 98-99), par GÖLZ et REINHARD (1990: 437 et in DELFORGE 1994: 299), par LIVERANI (1991: 125) et une analyse statistique, avec des analyses florales, est apportée par GÖLZ et REINHARD (1990), qui toutefois n'acceptent pas l'indépendance de l'espèce par rapport à *O. fusca. O. eleonorae* se situe plus tôt dans la vague locale de floraison des *Ophrys* que ne le fait *O. iricolor* (SCRUGLI 1990).

Ophrys mesaritica

Précoce aussi, voire très précoce, fleurissant de décembre à février, *O. mesaritica* est la troisième espèce du groupe, décrite en 1990 de Crète (PAULUS et al. 1990). Elle diffère nettement des deux autres par la petitesse des fleurs. Elle a été trouvée à Malte par DELFORGE (1993a, 1994). Nous ne connaissons pas l'espèce mais les descriptions qui en ont été faites et surtout les photos publiées (PAULUS 1988: 869; ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989A: 79; PAULUS et al. 1990: 779; DELFORGE 1993A: 100, 1994: 300) indiquent, qu'à part la taille des fleurs et la période de floraison, *O. mesaritica* peut présenter les caractères d'*O. iricolor*, notamment la grande saturation de couleur, la suffusion rouge du dessous du labelle s'étendant à toute la surface, le bord glabre du labelle très mince et rouge. Il serait toutefois plus variable.

Ophrys vallesiana

Nous avons rencontré, en avril, en Tunisie, ce qui paraît être une quatrième espèce du groupe, à floraison relativement tardive, combinant la petitesse des fleurs d'*O. mesaritica* (longueur axiale de 12 mm, avec une largeur de 8 mm, à 15 mm, avec une largeur de 12 mm) avec les caractères d'*O. eleonorae*, coloration plus terne, couleur rouge de la face inférieure du labelle limitée à la zone centrale et laissant un large bord vert jaunâtre régulier, bord du dessus du labelle moins étroit que chez *O. iricolor* et toujours jaune, pétales clairs (Fig. 2). Les particularités qui distinguent *O. eleonorae* sont même, ici, accentuées, la macule étant généralement grisâtre et le bord jaune du dessus du labelle un peu plus large que chez l'espèce sarde, séparée par ailleurs sans recouvrement du taxon tunisien par la taille beaucoup plus grande de ses fleurs. Les caractères fondamentaux du groupe d'*O. iricolor* restent toutefois bien marqués, même si la couleur rouge du dessous du labelle est parfois réduite et occasionnellement absente. Cet *Ophrys* tardif à petites fleurs nous est apparu relativement répandu en Tunisie où nous l'avons trouvé dans les petits massifs côtiers qui émergent de la plaine de Tunis, dans les monts de Tebourzouk, dans le djebel Bargou et dans le complexe du djebel Ousselat, qui sépare la plaine du haut Maarouf de la plaine de Kairouan, c'est-à-dire la dernière frange vers le sud-est des massifs de la Dorsale tunisienne (l'Atlas saharien extrême-oriental) porteurs d'une végétation méditerranéenne, avant les chaînes désertiques. Il est certainement l'«*Ophrys fusca* à port de subsp. *iricolor*; labelle gris», l'une des trois formes d'*O. fusca* [s.l.] répertoriées pour la Tunisie par VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988: 74, avec photo). Nous proposons de le nommer *Ophrys vallesiana* (Annexe 1,1) en reconnaissance de l'essentielle clarification du groupe d'*O. iricolor-O. fusca-O. lutea* conduite pour la Tunisie par Vincent VALLÈS et Anne-Marie VALLÈS-LOMBARD, clarification au cours de laquelle ils ont clairement individualisé cette espèce. Il est possible qu'*O. mesaritica* et/ou *O. eleonorae* existent aussi en Tunisie (DELFORGE 1993A, 1994). L'identification proposée par DELFORGE (1993A, 1994) d'«*Ophrys fusca* forme 1» de VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1989: 74) avec *O. mesaritica* nous paraît toutefois peu plausible; il s'agit plus probablement d'un taxon du groupe d'*O. fusca*.

«*Ophrys fusca* subsp. Iricolor» de VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1989: 73) est par contre clairement un taxon du groupe d'*O. iricolor*.

Le groupe d'*Ophrys fusca*

Les espèces du groupe d'*Ophrys fusca* sont le mieux caractérisées par la présence de mammosités (Fig. 3), souvent importantes, s'étirant longitudinalement de part et d'autre de l'axe central et situées dans la région médiane des lunules de la macule, plus ou moins près de la base, souvent exagérées par une courbure longitudinale coïncidente du labelle. Ces mammosités peuvent évoquer les crêtes basales du groupe d'*O. iricolor* et ont justifié l'expression «d'influence d'*O. iricolor*» utilisée parfois à propos des espèces de ce groupe, notamment par DELFORGE (1994). Elles nous paraissent toutefois structurellement tout à fait différentes, ne présentant ni l'évasement caractéristique, ni le plateau central, ni le raccord direct à la cavité stigmatique, sans abaissement intermédiaire, des crêtes d'*O. iricolor*; tout au plus indiquent-elles des héritages parallèles mais différemment interprétés d'un caractère d'un ancêtre commun, mais non exclusif, puisqu'elles se retrouvent, sous d'autres formes, dans d'autres groupes. Il en va de même de la couleur rouge de la face inférieure du labelle, elle aussi parfois présente à l'intérieur du groupe d'*O. fusca*.

Ophrys lupercalis

La forme la plus représentative du groupe est l'espèce à grandes fleurs et floraison précoce fréquente en février dans le sud de la France, le nord de l'Italie et le nord de l'Espagne, sans doute largement répandue dans le bassin méditerranéen et dont GODFERY (1930), ARNOLD (1981), PAULUS et GACK (1983, 1986, 1990A, 1992A, B), WARNCKE et KULLENBERG (1984), PAULUS (1988), GASC (1990) ont montré qu'elle est pollinisée par *Andrena nigroaenea*. Elle se caractérise bien, et se distingue nettement d'*Ophrys bilunulata*, discuté plus bas, par ses fleurs de coloration sobre à tonalité grise ou argentée, sans bord jaune très visible, par sa grande macule d'aspect soit bilunulé, soit entier, bleue, ardoisée, rougeâtre ou laiteuse, sa cavité le plus souvent sans marque. L'examen rapproché montre que la pilosité du labelle paraît relativement désordonnée, par suite de la courbure terminale des poils, qu'elle est de couleur très uniforme, et que la macule est généralement bissectée par une nervure marquée, mais étroite et rarement porteuse de poils longs dans toute sa longueur. Les fleurs sont grandes mais la mesure d'un certain nombre (n=56) de spécimens provenant pourtant en grande partie (30) d'une région exiguë, le massif de la Clape et les promontoires voisins, près de Narbonne, a montré une dispersion relativement grande des mensurations (longueur axiale de 11 mm - rarement 10 mm -, avec une largeur de 9 mm, à 14,5 mm - rarement 15,5 -, avec une largeur de 12,5 mm) et un recouvrement relativement important avec un échantillon, même limité, d'*O. bilunulata*. Plus utile pour l'identification nous paraît être la silhouette

du labelle étalé de l'ophrys précoce, relativement svelte avec des sinus bien marqués, alors qu'*O. bilunulata* est souvent trapu et arrondi avec des sinus très peu marqués. Cet ophrys printanier de Provence et du Languedoc, dont la floraison peut se prolonger, notamment dans les vallons frais, jusqu'en avril, est bien connu par les orchidophiles français.

Il est habituellement appelé *O. fusca* s.st., une dénomination dont DELFORGE (1994) argumente, correctement à notre avis, qu'elle se rapporte à un autre taxon, bien distinct, et dépendant d'un autre pollinisateur. DELFORGE (1994) propose d'appeler la plante discutée ici *O. attaviria*, une identification que nous ne pouvons malheureusement pas adopter puisque, outre des caractères de structure très différents qui le placent à notre avis dans un autre groupe et une position très différente dans la vague de floraison locale des ophrys (RÜCKBRODT et al. 1990), *O. attaviria* diffère de l'ophrys français par des caractères morphométriques tranchés, par exemple, la possession d'un très long lobe central, mentionné d'ailleurs dans la description originale (RÜCKBRODT et al. 1990), alors que l'ophrys languedocien est l'une des plantes du complexe d'*O. fusca-O. lutea* qui présente le lobe central le plus court. Aucun autre nom valable ne semble pouvoir lui être appliqué, *Ophrys forestieri*, en particulier, se rapportant à une plante à labelle tellement petit qu'elle sort de l'intervalle de variation, même le plus large, de l'ophrys précoce à grandes fleurs, quelle que soit la bonne volonté que l'on puisse mettre à l'y faire entrer.

Nous nous sommes finalement résolus à briser le trop long anonymat formel de cette plante importante de la flore française et proposons de l'appeler *Ophrys lupercalis* (Annexe 1,2) en allusion à l'époque de sa floraison dans les anciennes provinces romaines d'Italie, de France et d'Espagne. Les représentations photographiques de cet ophrys commun en France sont extraordinairement rares. Aucun des principaux guides de terrain (SUNDERMANN 1980A; BAUMANN & KÜNKELE 1982A, 1988A; DAVIES et al. 1983; DELFORGE & TYTECA 1984; BUTTLER 1986, 1991; DELFORGE 1994) ne l'illustrent; la cartographie française de JACQUET (1983, 1988) ne le représente pas non plus. Outre les photos accompagnant cet article (Fig. 3), des documents en couleur ont notamment été publiés pour la France par JACQUET (1982: 190, sub nom. «*Ophrys iricolor*. (?)») et par GASC (1990: 214), pour l'Italie par LIVERANI (1991: 124), des documents en noir et blanc par PAULUS et GACK (1986: 58-59, 1992B: 134).

Ophrys bilunulata

Une deuxième plante du groupe fleurit dans les mêmes régions de France à une date plus tardive. Elle paraît très largement répandue dans le bassin méditerranéen (WARNCKE & KULLENBERG 1984; PAULUS 1988; PAULUS & GACK 1992A) et est pollinisée par *Andrena flavipes* (GODFERY 1930; ARNOLD 1981; PAULUS & GACK 1983, 1986, 1990A, 1992A, B; WARNCKE & KULLENBERG 1984; PAULUS 1988; GASC 1994). Nous l'avons notamment trouvée en Tunisie, au Cap Bon et dans les monts de Tebourzouk. Nous nous

accordons avec DELFORGE (1994) pour lui attribuer le nom d'*Ophrys bilunulata* (Annexe 1,3) dont la description originale, basée sur un exemplaire français, se rapporte incontestablement à une plante ayant l'aspect d'*O. fusca* plutôt que d'*O. lutea*, comme déjà noté par PAULUS (1988: 826-827).

Dans ses stations françaises en tout cas, l'espèce se distingue nettement d'*O. lupercalis* par l'aspect bariolé que confère à ses fleurs la vivacité des tons respectivement bleus, brun rouge et jaunes de la macule, du labelle et de ses bords, ainsi que, généralement et malgré le recouvrement dans les mensurations des spécimens (longueur axiale de 8,5 mm, avec une largeur de 8 mm, à 11 mm, avec une largeur de 10,5 mm; n=26) par les plus faibles dimensions des fleurs et des plantes. L'examen rapproché montre en outre qu'*O. bilunulata* a des mammosités lunulaires plus courtes, moins proéminentes et en général plus proximales que celles d'*O. lupercalis*. La pilosité sombre du labelle est très uniforme, très sombre sur les spécimens séchés; il s'y dégage généralement une zone plus claire située en losange ou en coin entre les extrémités distales des lobes de la macule, plus rare chez *O. lupercalis*.

De nombreuses photos d'*O. bilunulata* ont été publiées, notamment par DEL PRETE et al. (1982: 30a, b), JACQUET (1983: 41, 1988: 48), MARTIN (1983), PAULUS et GACK (1986, 1990A), BUTTLER (1991: 169, c/l), GASC (1994), DELFORGE (1994: 305). Les documents publiés pour la Bretagne par BARGAIN et al. (1991: 58-59) sont quelque peu difficiles à interpréter mais semblent représenter cette espèce.

Ophrys fusca

Ophrys fusca est une troisième espèce du groupe, particulièrement répandue en Andalousie, où PAULUS et GACK (1980, 1983, 1986, 1990A) ont montré qu'elle est pollinisée par *Colletes cunicularius,* et dans le sud du Portugal, notamment dans la région de Lisbonne, où elle est abondante et d'où proviennent les plantes sur lesquelles reposent la description de LINK. *Ophrys fusca* diffère d'*O. lupercalis* par sa livrée souvent plus sombre et plus intense, une coloration rouge ou rougeâtre très fréquente du dessous du labelle et des régions basales, des mammosités plus proéminentes et plus proximales prêtant plus facilement à assimilation avec les crêtes d'*O. iricolor*. Ses fleurs sont très grandes, s'inscrivant parfois à la limite supérieure de celles d'*O. lupercalis*, plus souvent les excédant (longueur axiale de 12,5 mm, avec une largeur de 9,5 mm à 19,5 mm, avec une largeur de 16 mm, n=25), les valeurs extrêmes étant produites par des individus exceptionnellement robustes (ACKERMANN & ACKERMANN 1992; obs. pers.; cf. aussi TYTECA & TYTECA 1986A: 1151), qui par ailleurs ne semblent pas différer du reste de la population. Des plantes très semblables aux spécimens ibériques fleurissent en Italie péninsulaire et probablement ailleurs dans le bassin méditerranéen; elles sont vraisemblement conspécifiques.

D'autres espèces du complexe se révéleront probablement appartenir à ce groupe. Cela nous paraît par exemple être le cas du «taxon précoce de Crète» (DELFORGE 1994: 302A), à grandes fleurs, dont nous avons examiné des spécimens aimablement prêtés par Pierre DELFORGE, et d'*Ophrys «forestieri»* (sensu DELFORGE 1994: 304), un taxon sud-italien à fleurs moyennes auquel DELFORGE applique certainement correctement la dénomination de LOJACONO, malheureusement elle-même inappropriée étant donné la localisation française et la très faible taille du type du basionyme, dû à REICHENBACH fil. (1851).

Le groupe d'*Ophrys funerea*

Le groupe d'*Ophrys funerea* est un groupe aux caractères d'ensemble relativement peu saillants, mais qu'il nous paraît néanmoins utile d'individualiser. Les espèces qui le composent présentent en effet, outre un certain nombre de caractères communs, des traits qui les rapprochent d'autres groupes, de sorte que leur inclusion dans l'un ou l'autre de ceux-ci dilue considérablement les frontières qui les séparent. D'apparence générale la plus semblable à celles du groupe précédent, les espèces du groupe d'*O. funerea* en diffèrent toutefois nettement par l'absence de mammosités dans les lunules de la macule et par la présence dans la pilosité sombre du labelle d'une ceinture claire entourant la macule et la séparant des lobes foncés. Les lunules de la macule sont soit sans reliefs apparents, soit traversées par de longs bourrelets arrondis, peu abrupts, parallèles à la dépression centrale et dénués d'importants gradients dans le sens longitudinal (Fig. 4). Elles sont généralement séparées par une nervure plus marquée et plus large que dans le groupe d'*O. fusca*, souvent porteuse d'une ligne continue de pilosité allongée. Chez certaines espèces ou populations la proéminence et le creusement de la ligne centrale ainsi que le prolongement de l'échancrure de la gorge par une ligne soulignée de poils blancs évoquent le groupe suivant.

Ophrys funerea

La présence, dans une grande partie de l'aire de distribution d'*O. fusca* s.l., de taxons à fleurs très petites a été notée depuis longtemps. Leur apparence ne peut manquer de frapper, surtout si l'occasion se présente de les comparer directement à des exemplaires des grandes espèces du groupe d'*O. fusca* dont les fleurs peuvent être deux fois plus grandes dans toutes les dimensions linéaires, donc huit fois plus grandes en volume. Lorsqu'un nom a été donné à ces petits ophrys, c'est le plus souvent celui d'*Ophrys funerea* VIVIANI, une identification certainement valable en Corse où a été faite la description originale. Nous avons observé, photographié et récolté des fleurs parfaitement semblables à celles de Corse en Sardaigne, en Sicile (cf. aussi PAULUS & GACK 1992B), à l'Argentario et, un peu plus divergentes, en Étolie (Grèce). Des plantes similaires ont aussi été trouvées par James MAST DE MAEGHT (comm. pers.), puis par nous, dans le massif de l'Estaque (Fig. 4a)

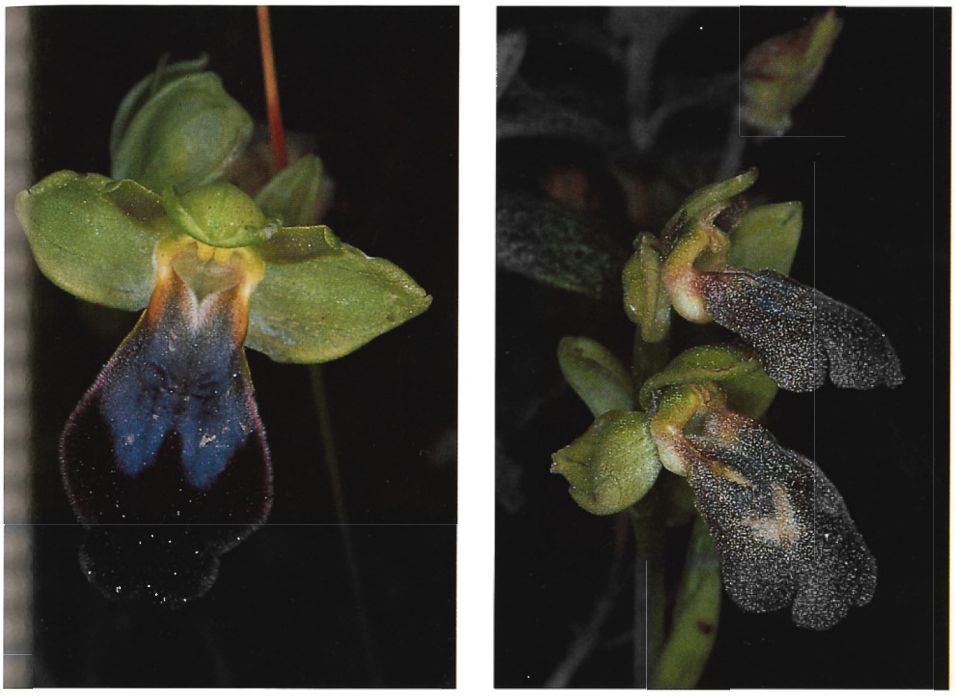


Fig. 2. Deux espèces du groupe d'*Ophrys iricolor*. Noter les crêtes inclinées vers l'extérieur et le plateau central formés à la base du labelle, ainsi que la pilosité atteignant presque les bords du labelle. — **a.** *O. eleonorae*. Santa Teresa Galura, Sardaigne, 5.IV.1985; **b.** *O. vallesiana*. Djebel Ahmar (djebel Nahali), Tunisie, 6.IV.1993 (localité type).

(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

en France continentale, où sa présence était déjà signalée par SCHLECHTER (1928) et par PAULUS et GACK (1992B). Certaines de ces plantes françaises ont des labelles extrêmement étroits avec des petits lobes latéraux et correspondent parfaitement au type d'*Ophrys forestieri* (REICHENBACH fil.) LOJACONO. Ensemble, ces plantes de Méditerranée occidentale et centrale définissent *O. funerea* comme un taxon à petites fleurs (longueur axiale de 7 mm, avec une largeur de 6 mm, à 9.5 mm - rarement 11 mm -, avec une largeur de 9,5 mm - rarement 10,5 mm), à macule sans grand relief mais généralement fortement bissectée, à pilosité du labelle bicolore, organisée en ceintures concentriques. Des photos caractéristiques d'*O. funerea* ont été notamment publiées pour la Corse par ENGEL (1988B), pour la France continentale par BAUMANN et KÜNKELE (1988A: 101), pour l'Italie par LIVERANI (1991: 125).

Ophrys zonata

En Corse et en Sardaigne fleurit, un peu après *Ophrys lupercalis* et *O. funerea*, un ophrys à fleurs de taille moyenne (longueur axiale de 9,5 mm, avec une largeur de 7,5 mm, à 12 mm, avec une largeur de 10 mm, n=12), présentant de manière particulièrement explicite les caractéristiques du groupe, en particulier le contraste entre ceintures concentriques claires puis sombres dans la pilosité brune du labelle et la tendance à une partition pileuse de la macule dénuée de mammosités (Fig. 4b), un ensemble de caractères qui le séparent nettement d'*O. bilunulata*, aux fleurs de dimensions similaires. Il diffère d'*O. funerea* par la taille des fleurs, par l'expression plus contrastée de la zonation dans la pilosité sombre du labelle et surtout par le creusement beaucoup plus fort de l'axe central avec développement d'une ligne de poils blancs prolongeant la gorge, une condition qui annonce le groupe suivant.

Nous proposons de l'appeler *Ophrys zonata* (Annexe 1,4) en référence à la ceinture de pilosité brune plus claire qui entoure la macule. La présence en Corse de cette espèce à fleurs moyennes, à côté d'espèces à grandes et à petites fleurs, a été notée indépendamment par ENGEL (1988A). Comme d'ailleurs *O. funerea* et *O. lupercalis*, *O. zonata* est relativement rare en Corse. Nous l'avons vu dans la région de Saint-Florent, ENGEL (1988A) dans la région de Bonifacio et dans les Strettes d'Olette. Il est plus commun en Sardaigne où nous l'avons vu dans la province de Sassari, dans le centre et dans l'est. Nous avons des documents et des spécimens qui suggèrent sa présence en Sicile et en Ionie.

Ophrys calocaerina

Des populations à grandes fleurs (longueur axiale de 15 mm, avec une largeur de 12 mm, à 18 mm, avec une largeur de 15 mm), à floraison tardive ou très tardive, existent aussi dans une aire qui recouvre assez bien celle d'*Ophrys funerea* et d'*O. zonata*, confirmant la nature essentiellement centro-méditerranéenne du groupe d'*O. funerea*, dont elles partagent clairement les caractères essentiels. Des plantes à grande macule nettement

bilunulée, souvent claire et très métallisée, fortement bissectée par un sillon central presque toujours glabre, au moins en partie, ceinture claire bien marquée dans la pilosité brune (Fig. 4c), fleurissent en avril-mai en Grèce continentale (PAULUS 1988; PAULUS & GACK 1992A; DELFORGE 1994: 303; obs. pers. depuis 1985), au nord au moins jusqu'à l'archipel dalmate de Croatie (photographie caractéristique dans BUTTLER 1986, 1991: 169 u/r).

Des plantes assez semblables, mais en différant peut-être par une plus forte sculpture de la zone maculaire avec bourrelets marqués et creusement central généralement porteur de pilosité longue et par des teintes rougeoyantes plus marquées, notamment dans les lunules de la macule, fleurissent en mai-juin dans les contreforts pyrénéens occidentaux («taxon tardif catalan» DELFORGE 1994: 303A) et sont extrêmement abondantes sur les plateaux d'Italie péninsulaire méridionale où nous en avons dénombré des dizaines de milliers en juin 1985.

L'importance de ces plantes dans les flores locales nous incitent à les nommer et nous proposons d'appeler le «taxon tardif grec» (DELFORGE 1994: 303B) *Ophrys calocaerina* (Annexe 1,5), en allusion à la saison déjà estivale à laquelle il fleurit, laissant provisoirement à des analyses ultérieures le soin de montrer si les populations italiennes et catalanes comprennent en tout ou en partie un taxon distinct, comme le suggèrent les données que nous avons recueillies jusqu'ici, ou si elles peuvent au contraire, en tout ou en partie à nouveau, être rattachées à *O. calocaerina*, un choix rendu plausible par la proximité de l'archipel dalmate et de l'Italie, et par l'existence d'au moins un document centre-italien rappelant très fortement les populations grecques continentales (CONTI & PELLEGRINI 1990: 111).

Ophrys «cinereophila-fusca»

Il n'est pas certain que le taxon à très petites fleurs et floraison relativement tardive, pollinisé par *Andrena cinereophila* (VÖTH 1985; PAULUS 1988; PAULUS & GACK 1990A, B, 1992A, C), très répandu en Égée et en Méditerranée orientale, appartienne au groupe d'*O. funerea*, avec lequel il ne paraît en tout cas pas être conspécifique. Nos documents photographiques et nos spécimens, ainsi que ceux que Pierre DELFORGE nous a permis d'examiner, présentent beaucoup de caractères du groupe d'*O. funerea*, mais s'en démarquent nettement par une macule pratiquement indivise (cf. par exemple DELFORGE 1994: 307), évoquant celle du groupe d'*O. attaviria*. L'un des noms proposés par RENZ (1928) pour l'archipel ionien, en particulier *O. leucadica*, pourrait lui appartenir, encore que sa présence dans cette région, aux côtés ou à l'exclusion d'*O. funerea*, reste à établir. L'espèce n'est probablement pas confinée à la partie orientale du bassin méditerranéen. Les documents photographiques publiés pour Majorque (STRAKA et al. 1987: 42, Fig. 555; DELFORGE 1994: 307C) indiquent sa présence ou celle d'un taxon très voisin.

Fig. 3. Deux espèces du groupe d'*Ophrys fusca*. Caractéristiques sont les mammosités longitudinales dans les lunules de la macule, ou près de la base, et la pilosité de couleur uniforme. — **a, c-d.** *O. lupercalis*. Massif de la Clape, Aude, 24.II.1993; **b.** *O. bilunulata*. Massif de la Clape, Aude, 2.IV.1993. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 4. Trois espèces du groupe d'*Ophrys funerea*, montrant, en particulier, la pilosité brune bicolore, le labelle sans relief proéminent, la macule bissectée et le sillon central souvent marqué, particulièrement chez *O. zonata*. — **a.** *O. funerea*. Massif de l'Estaque, Bouches-du-Rhône, 20.IV.1993; **b-c.** *O. zonata*. Saint-Florent, Corse, 17.IV.1985; **d.** *O. calocaerina*. Elaeion, Phocide, 25.IV.1987.
(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Le groupe d'*Ophrys obaesa*

Très distinctes de celles des groupes d'*Ophrys fusca* et d'*O. funerea*, les espèces du groupe d'*O. obaesa* en diffèrent de manière particulièrement frappante par le vallonnement du labelle et par l'importance du sillon central, généralement souligné de blanc. Le groupe est composé d'espèces à fleurs petites ou moyennes, de distribution locale ou relativement locale. Toutes sont très distinctes, à la fois les unes des autres et par rapport à celles des autres groupes.

Ophrys obaesa

O. obaesa est un taxon apparemment endémique sicilien à fleurs moyennes, plus grandes que celles d'*O. pallida* (LOJACONO POJERO 1909). PAULUS et GACK (1992B) en ont confirmé l'originalité, défini les caractères et identifié le pollinisateur, *Andrena flavipes*. Ils ont notamment mis en évidence le port habituel en ombelle de son inflorescence, insolite dans le genre *Ophrys*. Ils ont aussi reconnu dans sa synonymie *Ophrys ficuzzana* H. BAUMANN & KÜNKELE, originalement proposé comme un hybride entre *O. fusca* et *O. pallida*. Les illustrations photographiques d'*O. obaesa* sont rares, apparemment limitées aux documents en couleur publiés par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 647, pour *O. ficuzzana*) et par DELFORGE (1994: 304C) et aux documents en noir et blanc publiés par PAULUS et GACK (1992B: 135, 137) et par BAUMANN et KÜNKELE (1986: 685, Tafel II, Fig. 19, pour *O. ficuzzana*).

Ophrys sulcata

Les caractères que nous proposons pour le groupe sont exprimés de manière optimale (Fig. 5) dans un taxon à petites fleurs qui fleurit tardivement dans le sud de la France et probablement dans le nord de l'Espagne. Il paraît différer d'*O. obaesa* par le port plus grêle, généralement pauciflore, par la taille des fleurs (longueur axiale de 6 mm, avec une largeur de 6,5 mm, à 10 mm, avec une largeur de 9 mm, n=24), situées dans une classe de taille similaire à celle des fleurs d'*O. pallida*, par le sillon central plus prononcé et largement souligné de blanc, par la floraison très tardive par rapport à la vague phénologique locale. Sa distribution est en outre extrêmement disjointe.

Nous proposons de l'appeler *Ophrys sulcata* (Annexe 1,6) en référence à son caractère morphologique le plus évident. Nous l'avons observé en mai à Oléron, sur les Causses du Quercy et dans les Corbières. DELFORGE (1994: 306C) publie une photo provenant de l'Aveyron. DANESCH et DANESCH (1969A) signalent ce qui est probablement la même espèce dans le Gers. Les dessins et commentaires de VAN DER SLUYS et GONZALEZ ARTABE (1982) suggèrent sa présence en Navarre. Il est possible qu'*Ophrys fusca* subsp. *minima* BALAYER (1986), pour lequel aucun caractère diagnostique n'est malheureusement donné, y corresponde (DELFORGE 1994). Par ailleurs,

l'existence à Oléron d'un *O. fusca* (s.l.) tardif et à petites fleurs avait été signalée par exemple, par CHAMPAGNE (1985).

Ophrys sulcata diffère fortement de toutes les espèces avec lesquelles il est sympatrique, ou presque sympatrique, par la structure et la décoration du labelle. C'est une plante de taille généralement petite, de 6 à 20 cm, portant le plus souvent plusieurs petites fleurs d'aspect très constant. Celles-ci sont fréquemment espacées mais il leur arrive de se regrouper en ombelle au sommet de la tige comme chez *O. obaesa*. Les sépales, les pétales latéraux et le dessous du labelle sont jaune vert à jaunes, parfois verts. La surface supérieure du labelle, porté habituellement horizontalement, est divisée en trois parties par des dépressions correspondant, d'une part, à un long et souvent large sillon central coloré et cilié de blanc, partant de la gorge et écartant latéralement les deux plaques de la macule, d'autre part, à des vallons qui séparent la partie distale du lobe central, surélevée, des lobes latéraux. La base du labelle est jaunâtre, souvent sur une grande longueur, prolongée par des bords glabres, jaunâtres eux aussi, relativement étroits autour des lobes. La macule est fortement étendue vers l'extrémité distale et vers les côtés du labelle, touchant ou touchant presque les sinus et ne laissant qu'une zone de pilosité brune relativement étroite sur les lobes latéraux. Elle est souvent largement teintée de rouge et traversée de longs bourrelets peu escarpés. La pilosité des lobes est ordonnée à légèrement ébouriffée, brun foncé avec une bande brun rouge plus claire généralement bien marquée le long du pourtour de la macule et une transition progressive dans la longueur des poils à partir de la macule. La cavité stigmatique est basse et sa paroi présente en général, latéralement, un épaississement presque en forme de callosité, surplombant souvent un pli situé au raccordement de la base du labelle. Outre les photographies qui accompagnent cet article et celle, citée plus haut, de DELFORGE (1994: 306C), des représentations de l'espèce figurent dans LANDWEHR (1977, 1983: 386, Figs 1 et 2) et dans DELFORGE et TYTECA (1984: 97) où elles illustrent *O. fusca*, au sens large évidemment.

Ophrys pallida

Ophrys pallida est vraisemblablement une espèce très divergente du groupe d'*O. obaesa*, avec lequel sa similitude était déjà notée par LOJACONO POJERO (1909). Son périanthe coloré, avec des pétales légèrement ciliés, est unique dans la section *Pseudophrys*, comme l'est aussi l'extérieur, également finement, mais assez densement, cilié de la cavité stigmatique. Ce sont là probablement les signes d'une évolution parallèle à celle qui s'est produite dans la section *Euophrys*. La très forte courbure longitudinale du labelle rend peu visibles certains des caractères du groupe d'*O. obaesa*, comme le sillon central, pourtant noté par BUTTLER (1986, 1991) et bien apparent sur certaines photos, par exemple celle de DAVIES et al. (1983: photo 246). Cette courbure déforme aussi les bourrelets longitudinaux, leur conférant une apparence proche de celle des mammosités d'*O. lupercalis*, alors qu'un examen détaillé révèle l'absence d'escarpement, dans la direction longitudinale, entre la base du labelle et le point de courbure. La ceinture

Fig. 5. *Ophrys sulcata.* Dolus d'Oléron, Charente–Maritime (localité type), 21.V.1993. La fleur montre clairement le sillon central souligné de blanc et les dépressions qui séparent les lobes du labelle. (dia J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 6. *Ophrys migoutiana* Monts de Tebourzouk (a) et djebel Balouta (b), Tunisie, 10.IV.1993. Noter la grande macule presque noire, soulignée d'un oméga, le bord glabre du labelle large et tranché, la gorge peu profonde ornée d'une brosse carrée de poils blancs, les grands pétales. — **a.** exemplaire à labelle roulé; **b.** exemplaire à labelle étalé, de profil. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 7. Ophrys des groupes d'*Ophrys attaviria* (a) et d'*Ophrys «blithopertha–fusca»* (b). Le premier montre notamment le labelle sans mammosités marquées, les ailerons foncés à sa base et l'oméga de la macule; le second montre le labelle à pilosité très courte. — **a.** *O.* cf. *attaviria*. Megalohori, massif de l'Olympe, Lesbos, 15.IV.1990; **b.** *Ophrys* sp. Anatoli, massif des Dikti, Crète, 2.IV.1989.

(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

claire dans la pilosité brune entourant la macule, caractéristique des groupes d'*O. obaesa* et d'*O. funerea*, est, elle, toujours bien visible.

Le groupe d'*Ophrys migoutiana*

Ophrys migoutiana

Un ophrys extrêmement singulier (Fig. 6) fleurit sur les reliefs d'Afrique du Nord à la fin du mois de mars et en avril. Sans avoir été, au moins récemment, évalué comme une entité distincte, il est responsable de l'apparition dans la littérature de photographies d'«*Ophrys fusca*» extrêmement étranges, comme trois des photos d'«*Ophrys fusca*» (s.l.) publiées par VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988: 71, Figs 71, 73 et 74) pour illustrer la complexité du groupe, ou comme celle de l'«*Ophrys fusca* avec labelle à bords plats» due à Catherine BLANCHON (in VALLÈS & BOURNÉRIAS 1990). Nous l'avons rencontré en Tunisie sur les petits massifs de la région de Tunis, dans les monts de Tebourzouk, dans le djebel Bargou et dans le système du djebel Ballouta.

Dans la région côtière et dans le centre de la Dorsale, l'espèce se présentait par individus ou groupes d'individus épars, en compagnie notamment d'*O. vallesiana, O. bilunulata, O. subfusca, O. battandieri, O. lutea*. Par contre, dans les chaînes voisines du désert, couvertes de pinèdes de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) et de cyprières à *Cupressus sempervirens* extrêmement sèches alternant avec des garrigues très ouvertes à *Rosmarinus officinalis* sur sol presque nu, elle était de loin l'espèce dominante, parfois seule et en populations importantes. Elle représente donc l'une des espèces les mieux adaptées à la frange méridionale extrême de l'aire de distribution du genre. Sa discrétion dans les révisions récentes provient peut-être, en partie, d'une particularité dans le port de ses fleurs qui a rendu son individualisation difficile. Celles-ci peuvent en effet adopter soit une forme très convexe latéralement et distalement (Fig. 6b in hoc op. et Fig. 71 in VALLÈS & VALLÈS-LOMBARD 1988) soit, au contraire, une forme étalée et plane (Fig. 6a in hoc op.; Fig. 73 in VALLÈS & VALLÈS-LOMBARD 1988; VALLÈS & BOURNÉRIAS 1990: 17). Ces deux configurations peuvent s'observer dans la même station, sans corrélation avec d'autres caractères ou avec la progression de l'anthèse. Pour le reste, l'espèce est très constante.

La comparaison des photos et des spécimens de cet ophrys insolite avec l'excellent dessin publié par GAY (1890: 502) et accompagnant la description originale d'*Ophrys migoutiana* ne laisse aucun doute sur l'applicabilité de ce nom. Il avait été proposé à l'origine pour des plantes de milieux subarides de la région de Médéa, dans l'Algérois, identifiées comme hybrides probables entre *O. lutea* ou *O. fusca* et *O. atlantica*, bien que l'auteur de la description ait noté l'absence de ce dernier taxon dans la région. Le dessin de GAY est reproduit, de manière plus grossière, par MAIRE (1959: 242) qui en ajoute toutefois un deuxième, tout aussi représentatif, et modifie la combinaison

hybride supposée en *O. fusca* x *O. subfusca*, ajoutant aux indications de localité, apparemment de sa propre initiative, «entre les parents», une suggestion qui n'apparaît nulle part dans la description de GAY (1890). Il est maintenant clair qu'*O. migoutiana* n'est pas un hybride, mais une espèce bien caractérisée et individualisée, répandue dans le sud de la région méditerranéenne et dans la zone de transition entre la région méditerranéenne et la région saharienne, au moins de la Tunisie au centre de l'Algérie. Il est possible qu'*O. migoutiana*, ou un allié proche, existe aussi au voisinage des régions les plus arides de l'Europe méditerranéenne, peut-être en petit nombre et dispersé. Nous possédons un spécimen sicilien, récolté dans la région panormitaine en 1986, et resté non identifié, qui rappelle fortement les plantes africaines; une photo de Crète (ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989A: 151), document unique, comme toujours difficile à interpréter, leur ressemble aussi, ses caractères paraissant par contre exclure les groupes d'*O. attaviria* et d'*O. «blithopertha-fusca»* et ne rappelant pas *O. lutea*.

Le labelle d'*Ophrys migoutiana* présente une marge glabre à limite très régulière, parallèle au bord, depuis la base jusqu'aux extrémités des lobes. Cette marge est le plus souvent de couleur jaune citron ou jaune verdâtre, parfois violacée ou brune. Une ligne de démarcation abrupte la sépare de la pilosité drue et dressée du reste du labelle. La macule est très grande, bleu nuit sombre à la base, dénuée de partition centrale, limitée distalement par une bande, habituellement bleu vif ou blanche, parfois presque concolore, en forme d'oméga peu profond, s'étendant horizontalement jusqu'au bord du labelle, généralement séparée de manière brusque de la pilosité du labelle. La pilosité du labelle est brun foncé avec un reflet pourpre presque violacé. La région porteuse de pilosité fonce progressivement de la macule vers le bord, le gradient augmentant au voisinage de celui-ci, de sorte qu'une étroite bande foncée se dessine souvent sur les extrémités du lobe au contact du bord glabre. La cavité stigmatique est relativement large et basse, la base du labelle parfois largement jaune. Une importante brosse de poils gris clair ou blancs encadre l'échancrure de la gorge. Les pétales sont très visiblement longs, égalant souvent presque les sépales, et généralement larges, parfois spatulés. Ils évoquent les pétales d'*O. atlantica*. Le port de la plante est généralement robuste, parfois très robuste, avec une tige assez raide et épaisse et une hauteur allant jusqu'à 40 cm. Les fleurs, souvent grandes, sont portées horizontalement. Les plantes dont nous avons mesuré les fleurs présentent une variabilité dimensionnelle assez grande (longueur axiale de 8,5 mm, avec une largeur de 7 mm, à 13 mm, avec une largeur de 10,5 mm, n=39), ce qui soulève la question de la coexistence de plusieurs espèces, séparées par la taille des fleurs. Nos observations limitées n'apportent toutefois jusqu'à présent aucune indication en ce sens et une variabilité accrue est prévisible chez des populations confrontées avec des conditions environnementales extrêmes.

Le groupe d'*Ophrys attaviria*

Les espèces du groupe d'*Ophrys attaviria* sont unies par leur macule glabre sans ligne centrale ni mammosités marquantes, par la large zone claire ou en dégradé entourant souvent leur macule et par les ailerons foncés des bords de leur labelle. Elles ont une tendance à l'étalement du labelle. Elles présentent des affinités avec *O. migoutiana*, et, au-delà, avec le complexe d'*O. omegaifera*, tout en restant d'apparence plus semblable à celle des groupes d'*O. fusca* et d'*O. funerea*. Le groupe est probablement multispécifique, riche en endémiques insulaires, non décrites mais signalées par leur pollinisateur propre ou par la combinaison de leur période de floraison et de la taille de leurs fleurs.

Ophrys attaviria.

La seule espèce formellement décrite dans le groupe est *O. attaviria*, qui fleurit à Rhodes à mi-avril (RÜCKBRODT et al. 1990); c'est une espèce tardive, à grandes fleurs. Nous avons observé des plantes très semblables, peut-être conspécifiques, à Lesbos et à Corfou en avril. Des photos ont été publiées pour Rhodes par RÜCKBRODT et al. (1990 et in DELFORGE 1994: 302B), pour Lesbos par DELFORGE (1994: 303C, sub nom. «*Ophrys* aux Hannetons»). Les caractères de ces plantes sont ceux qui ont été choisis pour caractériser le groupe. Les plantes de Lesbos, par exemple, ont de grandes fleurs, un labelle à lobe médian exceptionnellement large et long (un caractère qui apparaît aussi dans la description originale d'*O. attaviria*), tendant à s'étaler, et une macule indivise, sombre, moirée, souvent terminée par un oméga violacé très marqué, un caractère qui les rapproche d'*O. omegaifera* et de ses alliés et ne se retrouve au même degré, à l'intérieur de la constellation d'*O. fusca*, que chez *O. migoutiana*. Les ailerons foncés à la base du labelle (Fig. 7a), autre caractère du groupe d'*O. omegaifera*, sont encore plus nets que sur les spécimens illustrés d'*O. attaviria*.

Ophrys «Thripti-fusca»

Une plante bien distincte, mais jusqu'ici non nommée, a été signalée dans la région de Thripti, en Crète, par PAULUS (1988) qui l'a désignée provisoirement par le nom de sa station d'occurrence. C'est une espèce à fleurs plus petites que celles d'*O. attaviria*, mais dont les spécimens que nous avons vus, prêtés par Pierre DELFORGE, suggèrent qu'elle appartient au même groupe. Des photos de cette espèce sont publiées par PAULUS (1988: 834-835, 865) et par DELFORGE (1994: 306A).

Le groupe d'*Ophrys «blithopertha-fusca»*

Le groupe est constitué à partir d'un taxon de Lesbos dont PAULUS et GACK (1992A) ont montré qu'il était pollinisé par le coléoptère scarabéidé *Blithopertha lineolata*, mais qu'ils n'ont pas décrit. Des plantes semblables sont signalées de Samos, de Chios, de Rhodes, de Naxos, et dans certains cas il est établi qu'elles ont le même pollinisateur (PAULUS & GACK 1992A, C).

Nous avons trouvé en Crète, dans les contreforts sud-orientaux des monts Dikti (Fig. 7b), des plantes ayant les mêmes caractéristiques, c'est-à-dire se démarquant de toutes les espèces du complexe d'*Ophrys lutea-O. fusca* par la brièveté de la pilosité du labelle, et différant en outre des espèces du groupe d'*O. attaviria* par la partition de la macule et par l'absence d'ailerons foncés à la base du labelle. Il est difficile, actuellement, de dire si toutes ces populations insulaires appartiennent à une même espèce, rattachable à l'un des groupes précédents mais fortement divergente du fait de son adaptation à un pollinisateur très particulier, la glabréité des élytres de l'insecte expliquant évidemment celle du labelle de l'ophrys, ou si, au contraire, elle forme une radiation multispécifique originale.

Le groupe d'*Ophrys lutea.*

Les espèces du groupe d'*Ophrys lutea* diffèrent de celles de tous les groupes précédents par l'aspect plus large et plus aplati du labelle, avec des bords étalés et redressés dans ou au-dessus du plan de celui-ci. Ces caractères, très évidents sur le terrain, et qui ont valu à *O. lutea* d'être toujours séparé spécifiquement d'*O. fusca*, tiennent toutefois davantage au port et à la cambrure des fleurs qu'à leur plan de structure. La comparaison de fleurs séchées montre, en effet, qu'à ce niveau *O. lutea* s.l. et *O. fusca* s.l. ne sont pas séparés par des différences qualitatives, mais seulement par des divergences quantitatives relativement subtiles:

- l'angle à la base que forment les bords externes des lobes latéraux du labelle avec son axe longitudinal excède généralement 45° dans le groupe d'*O. lutea*, il est inférieur à 45° dans les groupes traditionnellement rattachés à *O. fusca* ou à *O. iricolor* (NELSON 1962);
- la longueur des sections basales, divergentes, de ces bords externes est du même ordre de grandeur que la longueur de leurs sections distales, parallèles ou convergentes, dans le groupe d'*O. lutea* alors que, dans les groupes précédents, la longueur des sections basales, divergentes, excède fortement celle des sections distales, parallèles ou convergentes;
- le lobe médian du labelle est généralement moins massif, moins long, et plus fortement bilobé dans le groupe d'*O. lutea* que dans les autres groupes;
- le rapport entre la largeur du labelle et sa longueur est plus grand dans le groupe d'*O. lutea* que dans tous les autres groupes.

Au-delà de ces différences quantitatives, le groupe d'*Ophrys lutea* se définit bien par la combinaison de quelques caractères qualitatifs, dont aucun toutefois ne lui est entièrement propre. Ce sont en particulier les mammosités relativement importantes situées de part et d'autre de la gorge, le bord glabre du labelle, souvent jaune, important à très important, et surtout la couronne de longs poils jaunes ou dorés qui entoure la pilosité brune et la sépare du bord glabre du labelle. Ce dernier caractère serait une excellente synapomorphie, suffisante à définir le groupe, s'il n'était partagé avec le groupe d'*O. subfusca*, et, de plus, relativement faiblement marqué chez l'une des espèces du groupe d'*O. lutea*.

Ophrys lutea

L'espèce la plus caractéristique et la mieux connue du groupe est *O. lutea*. C'est une espèce à grandes fleurs (longueur axiale de 9 mm, avec une largeur de 9 mm, à 16,5 mm, avec une largeur de 16 mm, n=51), particulièrement «large d'épaules», avec un angle à la base des bords externes du labelle habituellement très supérieur à 45°, approchant souvent 90°. Le labelle est le plus souvent très genouillé à la base, ce qui lui donne un port pendant. La partie centrale du labelle est couverte, à l'exception de la macule, d'une pilosité brune, régulière et généralement ordonnée, dense, mi-longue. La macule porte une pilosité courte, presque rase, gris bleu ou argentée. Le passage de la pilosité courte de la macule à la pilosité plus longue du labelle est généralement progressif (Fig. 8a), sans qu'il y ait de saut de hauteur précis coïncidant avec le bord de la macule. Le fuseau central, occupé par la macule et la pilosité brune, est allongé et relativement étroit, avec des bords latéraux peu convexes dans leur partie centrale, une forme qui peut surtout bien être évaluée sur les fleurs étalées et séchées. Il 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 étendue, bien visible à l'extérieur de la cavité. La base du labelle porte, en outre, deux courtes bandes de pilosité blanche qui descendent de part et d'autre de la pilosité brune. Elles sont souvent, mais pas toujours, reliées à la pilosité jugulaire par une courte fourrure blanche saupoudrant l'ensemble de la base du labelle.

L'espèce est répandue dans les régions méditerranéennes d'Afrique du Nord, de la péninsule ibérique, de France, d'Italie et dans les îles ioniennes; elle est plus rare en Grèce continentale où nous l'avons néanmoins observée à l'est jusqu'en Locride, au bord du golfe d'Eubée, dans l'archipel égéen et en Crète où nous ne l'avons trouvée qu'en une localité. Elle est dans l'ensemble peu variable à travers cette aire très vaste. Nous avons trouvé et photographié des plantes, répondant exactement à la description donnée ici, dans la péninsule

ibérique, dans les Corbières, les Causses et les chaînes côtières du littoral de l'Aude, dans les Pouilles et en Sicile, à Corfou, à Céphalonie, en Épire, en Étolie, en Locride et dans les monts de Sitia, en Crète orientale.

Dans le massif provençal de l'Estaque, nous observons depuis plusieurs années des populations nombreuses d'ophrys à petites fleurs (longueur axiale de 9 mm, avec une largeur de 9 mm, à 11,5 mm, avec une largeur de 10,5 mm, n=13), de dimensions semblables à celles des plus grands représentants de l'espèce suivante, mais que tous les caractères de structure, et en particulier, l'angle à la base des bords du labelle, la forme du fuseau brun central du labelle, la longueur et la distribution de la pilosité du labelle et de la macule, la disposition de la pilosité jugulaire, rattachent indubitablement à *O. lutea*. Ces quatre caractères nous paraissent en effet les traits diagnostiques de loin les plus constants. Les plantes d'Afrique du Nord, que nous avons observées dans plusieurs massifs tunisiens, ne diffèrent des plantes européennes que par la présence de sinus plus larges, moins aigus, spatulés, entre les lobes du labelle.

Ophrys sicula

Une deuxième espèce, à fleurs plus petites, (longueur axiale de 6,6 mm, avec une largeur de 6 mm, à 11,5 mm, avec une largeur de 11 mm, n=35) coexiste avec *Ophrys lutea* dans plusieurs régions. Son nom correct, au niveau spécifique paraît être *O. sicula* (cf. PAULUS 1988); il a été mieux connu sous le nom d'*O. lutea* subsp. *minor* qui lui correspond au niveau subspécifique. *O. galilaea*, attaché aux populations orientales de l'espèce, semble être un synonyme d'*O. sicula*, aucune différence stable de structure ne se dégageant de la comparaison de diverses populations.

Le labelle d'*O. sicula* n'est généralement pas genouillé, de sorte qu'il s'étale horizontalement. L'angle à la base des bords externes du labelle est beaucoup plus faible chez *O. sicula* que chez *O. lutea*, variant de 45° à 60°, bien que les proportions du labelle, exprimées par le rapport de sa largeur à sa longueur axiale ne diffèrent pas. Le labelle porte une pilosité brune plus longue, souvent ébouriffée, arrêtée brusquement au bord de la macule centrale qui paraît glabre à la loupe et en macrophotographie (Fig. 8b). 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. Les poils jaunes qui l'entourent paraissent moins fins et plus désordonnés que chez la grande espèce, de sorte qu'ils sont souvent bien visibles sur le fond jaune. Le bord glabre du labelle est souvent, mais pas toujours, plus étroit que chez *O. lutea* et plus envahi par des zones de coloration brune, particulièrement sur le lobe central. L'échancrure de la gorge est un peu moins profonde et elle porte une pilosité blanche plus limitée et plus dissimulée par la courbure de la cavité stigmatique. Les bandes de pilosité blanche aux côtés de la base du labelle sont semblables à celles d'*O. lutea* mais le reste de la base du labelle porte une pilosité généralement beaucoup plus courte et plus rase que chez *O. lutea*, voire quasi

Fig. 8. Les quatre espèces du groupe d'*Ophrys lutea*, montrant les différences dans la répartition de la pilosité du labelle. — **a.** *O. lutea*, contraste faible entre la pilosité du labelle et la macule, forte pilosité à la gorge. Serranía de Ronda, Andalousie, 9.IV.1988; **b.** *O. sicula*, limite tranchée entre la pilosité du labelle et la macule très glabre, faible pilosité à la gorge. Tarente, Pouilles, 6.IV.1990; **c.** *O. phryganae*, pilosité du labelle envahissant la macule. Kanallakion, Épire, 22.IV.1990; **d.** *O. melena*, pilosité du labelle très courte. Mont Hymette, Athènes, 21.IV.1987.
(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 9. Deux espèces du groupe d'*Ophrys subfusca*. Les photos illustrent la grande extension de la pilosité du labelle et l'intervalle de variation des deux espèces. — **a-b.** *O. subfusca*. Cap Bon, Tunisie, 5.IV.1993; **c-d.** *O. battandieri*. Djebel Ahmar (djebel Nahali), Tunisie, 6.IV.1993.
(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

absente. D'autres différences entre les deux espèces, peut-être pas toujours constantes ni universelles, sont discutées pour l'Égée par PAULUS et GACK (1992C: 413-414).

O. sicula est une espèce dont l'aire de distribution a un centre de gravité situé nettement plus à l'est que celui de l'aire d'*O. lutea*. Absente du Maghreb et de la péninsule ibérique, elle est répandue dans le bassin méditerranéen oriental et central, en particulier en Égée, en Grèce continentale, dans les îles ioniennes, dans le sud de l'Italie, en Sicile, en Sardaigne et en Corse. Là où *O. sicula* est sympatrique avec *O. lutea*, il fleurit avant lui, un décalage de période de floraison qui contribue probablement à réduire l'hybridation, déjà limitée par l'attraction de pollinisateurs différents (VÖTH 1984; PAULUS & GACK 1986, 1990A, B, 1992C; PAULUS 1988).

Ophrys phryganae

Une deuxième espèce à petit labelle fleurit elle aussi dans le bassin méditerranéen oriental, mais au contraire d'*O. sicula*, tardivement. D'aspect général très semblable à *O. lutea*, mais avec des fleurs de même taille que celles d'*O. sicula*, elle forme des colonies très abondantes dans les régions côtières de Crète. Nous en avons vu des milliers dans la phrygane côtière à *Sarcopoterium spinosum* du golfe de Mirambellou, en Crète orientale. Ils étaient en pleine floraison ou en début de floraison le 1er avril 1989, une date relativement tardive pour les milieux thermoméditerranéens de Crète.

Les plantes à petites fleurs et aspect d'*Ophrys lutea* signalées de Rhodes par PETER (1989: 284-285, avec photo: 305, sub nom. «*Ophrys lutea* ssp. *lutea*»; cf. aussi photo in BUTTLER 1986, 1991: 175, c/l, sub nom. «*Ophrys lutea* ssp. *galilea*» [sic]) et d'Icarie par HIRTH et SPAETH (1990: 702, avec photo: 711c, sub nom. «*Ophrys lutea* ssp. *lutea*») appartiennent probablement au même taxon. D'*O. lutea*, les plantes crétoises ont le labelle genouillé, la forme svelte du fuseau brun central, la gorge profondément échancrée avec une importante pilosité blanche. Elles en diffèrent par la petite taille des fleurs, de manière plus importante, par l'épaulement moins carré du labelle, avec un angle à la base très inférieur à 90°, intermédiaire entre ceux d'*O. lutea* et d'*O. sicula*, et surtout par la luxuriance exceptionnelle de la pilosité du labelle, longue et souvent très ébouriffée dans la partie brune, encore relativement longue sur la macule, les deux régions n'étant pas séparées par une frontière tranchée. Ce dernier caractère, comme le port du labelle, la forme du fuseau central, la pilosité de la gorge et l'époque de floraison, les sépare clairement d'*O. sicula*.

L'existence chez ces populations de caractères distinctifs uniques, dans une île où se trouvent par ailleurs *O. sicula* et *O. lutea* sous forme typique, nous a incités à les décrire (J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN in DELFORGE et al., 1991), sous le nom d'*Ophrys phryganae*, en allusion à la communauté de buissons en coussins hémisphériques épineux au sein de laquelle nous les avons trouvées. Cette formation est un milieu climacique typiquement égéen, extrêmement original, et de grande ancienneté, auquel s'applique la

dénomination de «phrygane» au sens strict (QUÉZEL 1981; DEVILLERS et al. 1991; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1993), et non au sens large, employé par de nombreux auteurs, notamment dans la littérature orchidologique, pour désigner les garrigues de Grèce. Une photo d'*O. phryganae* provenant de la localité de description a été publiée ailleurs (DEVILLERS-TERSCHUREN in DELFORGE 1994: 309B). Le pollinisateur d'*O. phryganae* en Crète est probablement *Andrena panurgimorpha* (PAULUS & GACK 1986, 1990A; PAULUS 1988; DELFORGE 1992B). DELFORGE (1992B, 1993C) a étendu l'aire de distribution d'*Ophrys phryganae* aux îles ioniennes de Céphalonie (photo, DELFORGE 1994: 309A), de Zante et de Leucade, ainsi qu'au Péloponnèse et aux Cyclades (P. DELFORGE comm. pers.). Nous avons nous-mêmes observé des individus à petites fleurs et floraison plus tardive que celle d'*O. lutea* à Corfou, à Céphalonie, en Épire et en Étolie. Ils présentent les caractères de forme du labelle et de pilosité d'*O. phryganae*, et nous paraissent en effet pouvoir y être rattachés (Fig. 8c).

Ophrys melena

Il semble bien exister au moins une quatrième espèce, peut-être assez répandue, à l'intérieur du groupe d'*O. lutea*, le relativement énigmatique *O. melena*. Elle fut décrite dès 1928 par RENZ, l'un des plus perspicaces parmi les premiers analystes du genre *Ophrys*, et signalée d'Attique, d'Argolide et de Corfou. L'accent mis par les auteurs subséquents sur la couleur uniformément sombre du labelle, citée dans la description originale par RENZ (1928), plutôt que sur les caractères de structure qu'il avait également notés et illustrés, conduisit à la traiter souvent comme une variété mélanique et à nier son existence autonome (e.g. SUNDERMANN 1980B). La découverte d'un pollinisateur particulier par VÖTH (1985) lui a toutefois valu une reconnaissance plus générale (BUTTLER 1986, 1991; BAUMANN & KÜNKELE 1988A; PAULUS & GACK 1990A, B, 1992A; DELFORGE 1994), souvent accompagnée d'une restriction d'aire aux populations d'Attique et d'Argolide, majoritairement à labelle foncé, et qui ne paraissent pas présenter de transition vers des populations à labelle jaune référées à *O. sicula* ou à *O. lutea*.

Récemment, DELFORGE (1993C) a suggéré, correctement à notre avis, une distribution beaucoup plus large d'*O. melena*, distribution dans laquelle seraient incluses des populations entièrement ou majoritairement à labelle jaune. Les caractères qu'il choisit pour caractériser cette entité élargie sont toutefois insuffisants pour être diagnostiques. Un examen de la description de RENZ (1928) et des illustrations qui l'accompagnent, de plantes du mont Hymette, appartenant à la population traditionnellement considérée comme typique, mais aussi de plantes d'autres régions qui nous paraissent pouvoir faire partie de la même mouvance, permet de dégager l'ensemble de caractères suivants. *O. melena* est une espèce à fleurs grandes ou moyennes (longueur axiale de 8 mm, avec une largeur de 8,5 mm, à 13,5 mm, avec une largeur de 14 mm, n=25; RENZ 1928: Tafel LXIX, Figs II, 7, 8, 9, 10 et

Fig. 10. Représentants des groupes les plus divergents à l'intérieur de la section *Euophrys*, montrant les particularités de la cavité stigmatique. — **a.** *Ophrys vernixia*: lèvres complètes, pseudo–yeux temporaux et staminodiaux. Bolequeme, Algarve, 12.IV.1988; **b.** *O. insectifera*: pseudo–yeux internes, callosités temporales. Torgny, Lorraine belge, 30.V.1983; **c.** *O. bombyliflora*: lèvres presque complètes. Serra da Arrabida, Portugal, 16.IV.1988; **d.** *O. apifera*: cavité stigmatique vallonnée. Torgny, Lorraine belge, 24.VI.1990. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 11. a. *Ophrys annae*. Ittiri, Sardaigne, 21.IV.1992; **b.** *O. fuciflora*. Frasnes-lez-Couvin, Entre-Sambre-et-Meuse, Belgique, 11.VI.1984. Ces deux espèces illustrent la différence de pilosité du labelle entre leurs groupes respectifs: forte et continue dans le groupe d'*O. episcopalis*, interrompue par des zones veloutées dans le groupe d'*O. fuciflora*.

(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

III, 1; VÖTH 1985: 442-443), 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, bien visible dans les illustrations de RENZ (1928: Tafel LXIX). Cet aspect est renforcé par la grande longueur des lobes latéraux et la faible profondeur des sinus qui les séparent du lobe central.

Sur la plante vivante, cette forme typique est parfois difficile à apprécier, en partie du fait que les bords latéraux présentent dans le plan vertical une ondulation, elle aussi caractéristique, particulièrement marquée dans la région médiane. 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*. La pilosité qui le couvre est courte, droite et souvent peu dense (Fig. 8d). La couronne de poils jaunes qui entoure cette pilosité brune chez toutes les espèces du groupe est très réduite à quasi absente. Deux longues bandes de pilosité blanche ou blanche et brune, partant des côtés de la base du labelle, descendent presque jusqu'à l'extrémité distale des lobes latéraux du labelle, contrastant par la longueur des poils qu'elles portent avec la pilosité courte du fuseau central et les bords glabres. Elles bordent la région de pilosité brune ou traversent les bords jaunes. 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 d'*O. lutea*, soit envahi, en tout ou en partie, par une pigmentation brune, souvent lacunaire. La pigmentation foncée la plus intense de tout le labelle se situe dans la région distale du lobe central. La pilosité de la gorge est très semblable à celle d'*O. sicula*, l'échancrure toutefois un peu plus profonde, prolongée par un sillon central un peu plus marqué et plus resserré.

La description qui précède correspond aux plantes de Grèce orientale (RENZ 1928; obs. pers.) et de la région de Delphes (VÖTH 1985) dont le labelle est généralement brun, souvent avec un bord jaune plus ou moins étendu, occasionnellement aussi étendu que chez *O. sicula* (PAULUS & GACK 1992A) et qui fleurissent de la fin de mars à la fin d'avril (RENZ 1928; VÖTH 1985), une date très tardive pour l'Attique. Elle s'applique aussi à des ophrys aux fleurs de taille comparable, parfois très grande, que nous avons trouvés en Épire en avril 1986 et dont le labelle portait un très large bord jaune. Les caractères de structure qu'elle inclut, et, en particulier, la forme caractéristique des côtés du labelle et la répartition complexe de la pilosité qu'il porte, se retrouvent aussi chez les plantes des îles ioniennes et du mont Gargano, à labelle souvent obscurci de brun, et dont le statut est controversé (HÖLZINGER & KÜNKELE 1985; WILLING 1985; LORENZ & GEMBARDT 1987; KAPTEYN DEN BOUMEESTER & WILLING 1988; PAULUS & GACK 1992A; ETTLINGER 1992; DELFORGE 1992B, 1993C, 1994). Leurs fleurs sont plus petites, mais, comme le montrent les analyses florales de LORENZ et GEMBARDT (1987), proches, par exemple, des fleurs d'*O. melena* de l'île d'Égine, dans le golfe de Saronique, dont VÖTH (1985) note déjà qu'elles sont

plus petites que celles des plantes de Grèce centrale sans qu'il y ait de discontinuité entre les deux échantillons. Nous les avons observées notamment à Céphalonie.

De manière plus inattendue, la description s'applique parfaitement à des plantes à grandes fleurs qui fleurissent tardivement, bien après *O. sicula*, et apparemment en petit nombre, dans le sud de la Corse. Des exemplaires que nous avions notés à Bonifacio le 4 mai 1986, en pleine floraison, dans une station où *O. sicula* était totalement défleuri, évoquaient tout à fait *O. lutea* par leurs grandes fleurs (deux labelles mesurés ont des longueurs axiales de 11 mm et 12 mm, avec une largeur de 12,5 mm) et par le très large bord jaune du labelle. Elles en différaient toutefois par le port horizontal, non genouillé, du labelle. La forme de celui-ci, tout à fait identique à celle des plantes grecques de RENZ (1928), avec épaules tombantes et contour orbiculaire, le profil enflé du fuseau central, l'absence de pilosité jaune, démarquent complètement les plantes corses d'*O. lutea* et incitent à les rattacher à *O. melena* malgré l'absence d'embrunissement du bord du labelle. Nous avions rencontré des plantes semblables en Sardaigne quelques jours plus tôt mais là une hybridation paraissait avoir lieu avec *O. sicula* et des labelles à suffusion brune existaient.

DELFORGE (1994) suggère aussi l'existence de l'espèce en Sicile et dans le Maghreb, mais, ici, la présence du groupe d'*O. subfusca* incite à la prudence. Le matériel que nous avons vu, très limité, ne suffit pas actuellement à affirmer, au-delà des ressemblances évidentes, la conspécificité des populations iono-adriatiques d'une part, des populations cyrno-sardes d'autre part, avec *O. melena*. L'hypothèse peut toutefois en être provisoirement faite, en attendant que l'étude de populations suffisantes puisse l'infirmer ou la confirmer.

Le groupe d'*Ophrys subfusca*

L'hybridation supposée entre *Ophrys lutea* s.l. et *O. fusca* s.l. a retenu davantage l'attention en Afrique du Nord que dans toute autre région, et les types qu'elle est censée produire y ont été décrits en plus grand nombre que partout ailleurs (KELLER & SOÓ 1931; STEBBINS & FERLAN 1956; MAIRE 1959; BAUMANN & KÜNKELE 1986). Cette particularité n'est probablement pas due à une propension de ces groupes d'espèces à s'y hybrider plus qu'en Europe, où ils le font rarement, mais, au contraire, à la présence en Afrique de taxons dont les caractères les plus visibles sont exactement intermédiaires entre les conceptions classiques d'*O. fusca* et d'*O. lutea*, présence pressentie par SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931: 82-83) et démontrée, dans un cas particulier, par STEBBINS et FERLAN (1956).

Ces taxons ont en commun un angle à la base du labelle de l'ordre de 45°, un rapport des sections divergentes des bords du labelle à leurs sections parallèles de l'ordre de 1 à 2, et un rapport de la largeur du labelle à sa

Fig. 12. Différences de silhouette du labelle dans le groupe d'*Ophrys scolopax*. — **a.** *O. scolopax*. Rouvenac, Aude, 9.VI.1984; **b.** *O. picta*. Coin, Andalousie, 9.IV.1988; **c.** *O. sphegifera*. Monts de Tebourzouk, Tunisie, 10.IV.1993; **d.** *O. schlechteriana*. Geroplatanos, Épire, 20.V.1985. Les différences de pilosité peuvent être perçues, mais sont difficiles à bien illustrer dans des vues de face.
(dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 13. Quatre types de cavité stigmatique et de champ basal dans le complexe d'*Ophrys sphegodes*. **a.** clairs, contrastant avec le labelle: *O. sphegodes*. Langdon Cliffs, Kent, 13.V.1993; **b.** concolores avec le labelle, extérieur de la cavité contrasté, brides blanches: *O. passionis*. Massif de l'Estaque, Bouches–du–Rhône, 20.IV.1992; **c.** concolores, ternes (noter aussi la macule complexe et le très petit labelle, propres à l'espèce dans son groupe): *O. argentaria*. Monte Argentario, Toscane, 19.IV.1985; **d.** rouges, souvent différents du labelle: *O. provincialis*. Massif de l'Étoile, Bouches–du–Rhône, 22.IV.1985. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

longueur axiale un peu inférieur en moyenne à l'unité. Ces trois paramètres de forme du labelle présentent donc des valeurs intermédiaires entre celles qui sont caractéristiques du groupe d'*O. lutea* et celles qui le sont des autres groupes. Le labelle tend à être bombé, les lobes latéraux s'incurvent fortement vers l'intérieur, comme chez *O. fusca* s.l., mais le lobe central s'étale vers l'avant comme chez *O. lutea*, une combinaison de caractères qui leur donne une silhouette très particulière (Fig. 9). Ils partagent avec le groupe d'*O. lutea* la couronne de poils jaunes qui entoure la zone brune du labelle, mais en diffèrent absolument par l'extension que prend cette pilosité jaune qui atteint presque le bord du labelle.

Le groupe est principalement africain. Son identité a été ignorée par beaucoup d'auteurs qui fondent les taxons maghrébins dans diverses entités européennes. D'autres analystes ont reconnu une espèce (ou sous-espèce) africaine, de limites d'ailleurs variables, laissant le reste du groupe à des espèces européennes (MURBECK 1897, 1922; HAGEN 1914; KELLER & SOÓ 1931; STEBBINS & FERLAN 1956; MAIRE 1959; BAUMANN 1975A; RAYNAUD 1985; BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988A, B). VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988) ont correctement caractérisé deux entités mais ont rattaché l'une des deux à un ensemble européen. Nous pensons que le groupe contient au moins deux espèces africaines bien marquées, un traitement qui devait avoir été envisagé par SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931: 82-83) lorsqu'il écrivait à propos des cas d'hybridation répertoriés pour *O. fusca* et *O. lutea*: «les données nord-africaines se rapportent au moins en partie à *O. lutea* ssp. *Murbeckii* (Fleischm.) Soó, *O. subfusca* Murb., Batt. & Trab., en partie probablement à l'*O. battandieri* Camus, une forme plus proche d'*O. lutea*» (traduit) et plus loin, «le complexe nord-africain demande une analyse plus approfondie» (traduit).

Ophrys subfusca

Des espèces du groupe, *Ophrys subfusca* est celle dont la présence en Afrique a été la mieux appréhendée, en particulier par les orchidologues qui ont étudié sur le terrain la flore du Maghreb. C'est aussi celle dont l'aspect général évoque le plus un intermédiaire entre *O. fusca* et *O. lutea*. Elle est correctement décrite et illustrée, sous le nom que nous lui gardons ici, par MAIRE (1959: 239-240), par RINGOT (1981: 1842-1843) et par VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988: 80); une photo en est publiée, toujours sous ce nom, par Catherine BLANCHON (in VALLÈS & BOURNÉRIAS 1990). C'est elle aussi qui est illustrée par BAUMANN (1975A) puis, sous le nom, équivalent, d'*Ophrys lutea* subsp. *murbeckii*, par BAUMANN et KÜNKELE (1982A: 250-251, 1988A: 100, 1988B: 618-619), qui en cernent bien les traits originaux. Elle n'est pas explicitement traitée, par contre, dans les guides de BUTTLER (1986, 1991) et de DELFORGE (1994) qui diluent ses caractères dans la variabilité d'autres espèces.

Aux malheurs taxonomiques d'*O. subfusca* s'ajoute une difficulté nomenclaturale, liée à l'interprétation du type et qui fait préférer par BAUMANN et

KÜNKELE (1986, 1988A, B), par exemple, l'usage du basionyme *Ophrys murbeckii*, donnant, au rang subspécifique, *O. lutea* subsp. *murbeckii*. Nous estimons (Annexe 1,7) qu'il n'y a aucune raison de ne pas préserver l'usage d'*O. subfusca*, sous lequel l'espèce est habituellement connue en Afrique, et en particulier par les auteurs qui l'ont la mieux comprise et décrite, MAIRE (1959) et VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988).

Ophrys subfusca (Figs 9a, b) est une espèce à port généralement élevé, pauciflore. Les fleurs sont de taille moyenne à assez grande (longueur axiale de 9 mm, avec une largeur de 8 mm, à 13 mm, avec une largeur de 11 mm, n=8). Le labelle, proportionnellement plus large que chez les espèces de tous les groupes, sauf celui d'*O. lutea*, est un peu plus étroit que chez *O. battandieri*. Les angles de divergence à la base des côtés du labelle sont de 45° ou un peu moins. Les sections proximales divergentes de ces côtés sont le plus souvent de l'ordre de deux fois (parfois moins) plus longues que les sections distales, celles-ci généralement parallèles plutôt que convergentes. La macule est relativement grande, très semblable à celle d'*O. fusca* s.st. La zone de pilosité qui l'entoure, brune à l'intérieur, jaune à l'extérieur, s'étend presque jusqu'aux bords du labelle. La ligne de démarcation entre les couleurs jaune et brune sur le labelle est généralement nette et régulière. Le rapport entre les surfaces que couvrent les deux couleurs est variable mais la surface brune est généralement étendue, parfois très étendue, et inclut le plus souvent des extensions en forme de bras occupant la partie centrale des lobes latéraux.

Ophrys battandieri

Le groupe d'*Ophrys subfusca* comprend, en Afrique du Nord, au moins une deuxième espèce, qui rappelle visuellement beaucoup plus le groupe d'*O. lutea*. Selon les caractères auxquels les auteurs se sont le plus attachés, elle a sans doute été, en tout ou en partie, incluse dans l'espèce précédente (e.g. STEBBINS & FERLAN 1956; MAIRE 1959) ou identifiée à *O. lutea* subsp. *minor* (= *O. sicula*) (e.g. VALLÈS & VALLÈS-LOMBARD 1988), dont la présence en Afrique du Nord ne nous paraît pas établie. L'examen des figures de CAMUS & CAMUS (1921-1929) indique clairement que le nom d'*O. battandieri* s'y rapporte (Annexe 1,8).

Ophrys battandieri est une plante de port généralement plus bas et beaucoup plus multiflore (Fig. 9c) qu'*O. subfusca*. Ses fleurs sont un peu plus petites (longueur axiale de 8,5 mm, avec une largeur de 7,8 mm, à 11,5 mm, avec une largeur de 10,8 mm, n=16). Le labelle est proportionnellement un rien plus large. Les angles de divergence à la base des côtés du labelle sont de l'ordre de 45°. Les sections proximales divergentes de ces côtés sont un peu plus courtes que chez *O. subfusca*, néanmoins le plus souvent un peu plus longues, mais toujours nettement moins de deux fois plus longues, que les sections distales, celles-ci généralement convergentes plutôt que parallèles. La macule est plus petite que celle d'*O. subfusca*, ressemblant à celles d'*O. lutea* et d'*O. sicula* plutôt qu'à celle d'*O. fusca*, peut-être même plus réduite. La

Fig. 14. Les systèmes de coloration des espèces à grandes fleurs du complexe d'*Ophrys mammosa*. — Champ basal très foncé, plus ou autant que le labelle, macule bleue très réfléchissante: **a.** *O. spruneri*. Delphes, Phocide, 26.IV.1987; **b.** *O. mammosa*. Fanos, Macédoine, 2.V.1987. — Champ basal plus foncé que le labelle, macule moins réfléchissante, forte présence de blanc dans la macule et autour de la cavité, labelle plan: **c.** *O. aesculapii*. Malesina, Béotie, 21.IV.1987; **d.** *O. epirotica*. Plataria, Épire, 8.V.1985. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

Fig. 15. Les systèmes de coloration des espèces à petites fleurs du complexe d'*Ophrys mammosa*. a. Labelle et champ basal foncés, macule bleue claire, pseudo–yeux et décoration blancs: *O. leucophthalma*. Dodone, Épire, 9.V.1985; b. Labelle foncé, champ basal très clair: *O. herae*. Près de Poros, Céphalonie, 28.III.1989; c. Labelle brun jaune, champ basal clair: *O. grammica*. Psarades, Macédoine grecque, 16.V.1985; d. Labelle et champ basal ternes, champ basal concolore ou un peu plus clair: *O. cretensis*. Monts Thripti, Crète, 1.IV.1989. (dias J. DEVILLERS-TERSCHUREN)

zone de pilosité brune qui entoure le labelle est beaucoup plus limitée que chez *O. subfusca*, latéralement mais aussi distalement (Figs 9c, d); elle ne présente presque jamais d'extensions sur les lobes latéraux. Le fuseau central qu'elle constitue a la forme fortement convexe de celui d'*O. sicula*, ou même des exemplaires à bord jaune d'*O. melena*, plutôt que la forme svelte de ceux d'*O. lutea* et *O. phryganae*. De ces quatre espèces, *O. battandieri* diffère absolument par l'extension latérale de la pilosité jaune qui, comme chez *O. subfusca*, atteint le bord du labelle, par la forte cambrure axiale et surtout latérale de l'ensemble du labelle, et par le port souvent rentrant des lobes latéraux, caractères qui justifient son appartenance au groupe d'*O. subfusca*. Outre celles qui illustrent ce texte, des photos d'*O. battandieri* ont été publiées par RINGOT (1981: 1842), par VALLÈS et VALLÈS-LOMBARD (1988: 79), par C. SAUVAGE (in RAYNAUD 1985: 17), toutes sous le nom d'*Ophrys lutea* var. *minor* ou subsp. *minor*.

Ophrys «florentina-fusca»

En Europe, le groupe d'*Ophrys subfusca* est représenté par l'endémique sicilien *O. «florentina-fusca»* (PAULUS & GACK 1992B) qui en possède les caractères de structure (obs. pers.), notamment la pilosité jaune ou dorée atteignant le bord du labelle. *O. «florentina-fusca»*, dont PAULUS et GACK (1992B) ont montré qu'il avait vraisemblablement des pollinisateurs particuliers, *Andrena florentina* et *A. thoracica*, ressemble le plus à *Ophrys subfusca*. Nous ne pensons toutefois pas que les deux taxons soient conspécifiques, mais le matériel photographique et préservé dont nous disposons est insuffisant pour établir clairement les différences. Des photos d'*O. «florentina-fusca»* ont été publiées par PAULUS et GACK (1992B: 134-135) et par DELFORGE (1994: 306B).

Phylogenèse du complexe d'*Ophrys fusca-O. lutea-O. iricolor*

Dans un complexe où les limites des espèces et les contours des groupes restent spéculatifs, il est évident qu'il est illusoire de proposer une phylogénie et que si une tentative en était faite par l'ordonnance automatique de caractères mineurs elle serait très artificielle. Dans l'état actuel des connaissances, on peut tout au plus noter que des apomorphies nettes et importantes, respectivement la structure de la base du labelle et la couronne de poils jaunes sur le labelle, permettent d'isoler le groupe d'*Ophrys iricolor* d'une part, ceux d'*O. lutea* et *O. subfusca* d'autre part, le dernier apparaissant d'ailleurs comme une étape sur la route du deuxième. Le reste, c'est-à-dire la mouvance d'*O. fusca* au sens traditionnel, est peut-être paraphylétique. En son sein, le groupe d'*O. fusca* paraît plus proche d'*O. lutea* - *O. subfusca* d'un côté, d'*O. iricolor* de l'autre, tandis que les groupes d'*O. attaviria*, d'*O. migoutiana* et d'*O. «blithopertha-fusca»* rappellent davantage les groupes du complexe-soeur d'*O. omegaifera*. Les groupes d'*O. funerea* et d'*O. obaesa* apparaissent apparentés et sans affinités particulières avec l'un des autres

groupes ou complexes. Le cas d'*O. pallida* est intéressant. Il possède plusieurs caractères qui préfigurent ceux de la section *Euophrys*, et il est impossible actuellement de savoir s'il représente, comme intuitivement proposé ici, un taxon divergent à l'intérieur de l'un des groupes, sujet à évolution parallèle, ou au contraire une espèce isolée, soeur de la section *Euophrys*.

Le complexe d'*Ophrys omegaifera*

Comme indiqué dans la discussion de la section *Euophrys*, la gorge en seuil, garnie d'une brosse rectangulaire de pilosité blanche, définit facilement un clade formé des alliés d'*Ophrys omegaifera* et d'*O. atlantica*. La cambrure du labelle, en général plus forte et plus rigide, peut être considérée comme confortant la définition. Les ressemblances qui existent toutefois entre, par exemple, les espèces du groupe d'*O. omegaifera*, particulièrement *O. israelitica*, et les espèces du groupe d'*O. attaviria*, ou entre *O. atlantica* et *O. migoutiana*, amènent à poser la question d'une origine de ces groupes à l'intérieur du complexe d'*O. fusca-O. lutea-O. iricolor*, impliquant la paraphylie de celui-ci, ou même d'origines multiples et donc de polyphylie du complexe à gorge en seuil d'*O. omegaifera*. Dès lors les subdivisions proposées ici, relativement classiques, sont nécessairement entachées d'incertitude.

Le groupe d'*Ophrys omegaifera*

Les espèces de ce groupe forment un ensemble très homogène, dont la définition s'accompagne toutefois des mêmes difficultés que celle du complexe. Les caractères qui les unissent, oméga de la macule, configuration de la pilosité, ailerons foncés à la base du labelle, coloration rose ou rouge du dessous du labelle, se retrouvent ailleurs dans la section et ne sont pas clairement apomorphiques au niveau du groupe. Seule paraît peut-être faire exception la cambrure très rigide du labelle. En outre, des divergences existent entre l'ensemble oriental groupé autour d'*Ophrys omegaifera* et le seul représentant occidental du groupe, *O. dyris*. Nous avons néanmoins provisoirement gardé au groupe son acception traditionnelle, avec cinq espèces:

Ophrys omegaifera H. FLEISCHMANN

Ophrys basilissa ALIBERTIS & H.R. REINHARD

Ophrys israelitica H. BAUMANN & KÜNKELE

Ophrys fleischmannii HAYEK

Ophrys dyris MAIRE

La systématique interne du groupe ainsi que les limites et les caractères des espèces ont été élucidés par BAUMANN et DAFNI (1981), PAULUS et GACK (1986, 1990A, B, 1992C), BAUMANN et KÜNKELE (1988B), PAULUS (1988), ALIBERTIS et al. (1990). Ils sont résumés par DELFORGE (1994). Une

iconographie très complète est fournie par les auteurs précités, par BAUMANN et KÜNKELE (1982A, 1988A), ALIBERTIS et ALIBERTIS (1985, 1989A), BUTTLER (1986, 1991), TYTECA et TYTECA (1986A), CLAESSENS (1992). Un certain nombre de documents attribués à *Ophrys fleischmannii* (e.g. BAUMANN & DAFNI 1981; BAUMANN & KÜNKELE 1982A; BUTTLER 1986, 1991) représentent *O. israelitica.*

Les relations d'*O. dyris*, ibéro-marocain, avec les espèces orientales restent quelque peu obscures. PAULUS (1988) et PAULUS et GACK (1990A, B) l'estiment conspécifique avec *O. omegaifera*, sur la base de pollinisateurs taxonomiquement apparentés, mais les caractères morphologiques de la pilosité le rapprochent plutôt d'*O. fleischmannii* (PAULUS & GACK 1986; PAULUS 1988; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1990). Il possède aussi un certain nombre de caractères originaux. Ses pétales sont souvent très ondulés et glabres, comme ceux d'*O. atlantica*, alors qu'ils ont des bords droits et souvent irrégulièrement ciliés chez les espèces orientales groupées autour d'*O. omegaifera.* Il présente un bord glabre du labelle beaucoup plus large, plus régulier et souvent étalé. Son labelle est moins genouillé. Il paraît probable qu'il constitue l'espèce-soeur de la radiation orientale; il pourrait aussi avoir une origine indépendante, la perte de la gorge en V constituant alors un parallélisme.

Le groupe d'*Ophrys atlantica*

Les deux espèces qui constituent ce groupe ont été traditionnellement associées (KELLER & SOÓ 1931; MAIRE 1959). Nous avons maintenu ce rapprochement, tout en notant qu'elles sont toutes deux très originales dans la section et qu'il est difficile de définir des synapomorphies qui les unissent, à part le fort étranglement du labelle, alors que les caractères certainement dérivés qui particularisent chacune d'elles sont nombreux. Ces deux espèces sont:

Ophrys atlantica MUNBY

Ophrys mirabilis GENIEZ & MELKI (= *Ophrys atlantica* subsp. *hayekii*)

Ophrys atlantica

Ophrys atlantica, endémique ibéro-maghrébine, est une espèce à grandes fleurs caractérisée par un labelle très genouillé, rétréci à la base, des pétales exceptionnellement longs, une macule glabre et brillante, une pilosité abondante atteignant presque le bord du labelle, une brosse jugulaire de poils longs et raides, rouge au centre, blanche sur les côtés et dans la partie proximale, des couleurs saturées, semblables à celles d'*O. iricolor.* La macule est bleu brillant, la pilosité noir pourpré, le dessous du labelle rouge à l'exception parfois d'une couronne submarginale verdâtre, le bord glabre fin et rouge.

Ophrys mirabilis

La trouvaille d'*Ophrys mirabilis* en Sicile a été présentée, avec un certain sensationnalisme, comme celle d'un taxon nouveau pour la science dont la description «laisse présager de l'importance de sa découverte pour la connaissance du genre *Ophrys*» (GENIEZ & MELKI 1991). Cette forme était pourtant connue et bien décrite d'Afrique du Nord sous le nom d'*Ophrys atlantica* subsp. *hayekii* (e.g. KELLER & SOÓ 1931: 30-31; MAIRE 1959: 246). Elle y avait été récoltée par HAYEK sur le djebel Bou Kornine de Tunisie où elle n'a toutefois pas, malgré les recherches, été retrouvée récemment (VALLÈS & VALLÈS-LOMBARD 1988: 98).

C'est la localisation de stations survivantes d'une espèce dont on pouvait craindre l'extinction qui fait tout l'intérêt des observations de GENIEZ et MELKI (1991) et de MATHÉ (1994). Par ailleurs, *O. hayekii* H. FLEISCHMANN ex SOÓ étant une combinaison invalide au rang spécifique, c'est bien le nom d'*Ophrys mirabilis*, proposé par GENIEZ et MELKI (1991), qui, à ce rang, doit lui être attribué (Annexe 1,9).

Les caractères les plus remarquables d'*O. mirabilis* sont «le pli saillant sur la ligne médiane [du labelle]» (MAIRE 1959: 246) et le «lobe médian rétréci à sa base, largement obcordé, à marge non crénelée» (MAIRE loc. cit.). Pour le reste il se distingue d'*O. atlantica*, par, notamment, les fleurs plus petites, les pétales plus courts, le labelle non plié en selle, les lobes latéraux séparés du lobe central par des sinus profonds, la macule plus terne, l'absence de rouge dans la brosse jugulaire (SOÓ in KELLER & SOÓ 1931; MAIRE 1959; GENIEZ & MELKI 1991). L'espèce ne figure dans aucun des guides classiques mais de très bonnes photos en ont été publiées par GENIEZ et MELKI (1991: 163). Elles confirment l'originalité de l'espèce, reconnue dès l'origine, puisque SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931), par exemple, en faisait une des six divisions majeures de son très large «*Ophrys fusca*», le situant, comme *O. atlantica*, au rang de sous-espèce, alors qu'il n'accordait que celui de variété à *O. iricolor*. Ces documents indiquent aussi à la fois une similitude avec *O. atlantica* et une ressemblance d'aspect général, encore plus frappante que chez ce dernier, avec *O. migoutiana*.

L'aire de distribution d'*O. mirabilis* paraît très petite, limitée au sud-est de la Sicile et au nord de la Tunisie. Son statut dans cette dernière région reste à préciser. BAUMANN (1975A), qui l'a cherché au djebel Bou Kornine, n'y a trouvé qu'une petite population d'ophrys à caractères intermédiaires entre ceux des groupes d'*O. fusca* s.l. et d'*O. atlantica*, lequel est absent de la région. Il identifie ces plantes avec *O. atlantica* subsp. *hayekii* qu'il considère dès lors comme un hybride. Elles n'ont toutefois pas les caractères du taxon, tel que décrit, par exemple, par MAIRE (1959), et en particulier ne présentent pas le pli saillant longitudinal du labelle. BAUMANN (1975A) interprète certainement correctement les plantes qu'il a vues comme un essaim d'origine hybride. Plusieurs possibilités subsistent néanmoins. BAUMANN (1975A) peut avoir rencontré les hybrides qu'*O. mirabilis*, encore présent, mais échappant à l'observation, formait avec un taxon de la constellation d'*O. fusca*,

probablement *O. migoutiana*, avec lequel les plantes de BAUMANN (1975A) présentent de fortes similitudes. Il peut, au contraire, comme il en fait l'hypothèse, mais à propos d'*O. atlantica*, avoir trouvé une population hybridogène laissée par l'absorption d'*O. mirabilis*, précédemment présent, par cet autre taxon, plus abondant. Il est enfin possible que, indépendamment de la survie éventuelle d'*O. mirabilis*, une troisième espèce du groupe existe en Afrique du Nord, peut-être *O. joannae*, dont BAUMANN (1975A) note d'ailleurs la similitude avec les plantes qu'il a photographiées.

Ophrys sitiaca et *Ophrys vasconica*

Deux espèces, réparties aux deux extrémités du bassin méditerranéen, présentent des caractères intermédiaires entre le complexe d'*Ophrys omegaifera* et celui d'*O. fusca-O. lutea-O. iricolor*. Elles ont peu de chances d'avoir une origine commune, et ne sont groupées ici que par commodité. Ce sont:

Ophrys sitiaca PAULUS, A. & C. ALIBERTIS

Ophrys vasconica (O. & E. DANESCH) P. DELFORGE

Ophrys sitiaca, décrit comme endémique crétois, à floraison très précoce, mais de distribution égéenne probablement plus large (RÜCKBRODT et al. 1990; STERN 1991), a été l'objet d'analyses détaillées de PAULUS (1988) et de ALIBERTIS et al. (1990). Elle ressemble énormément aux espèces orientales du groupe d'*O. omegaifera*. Elle a toutefois souvent la gorge un peu ou nettement échancrée en V, et sa variabilité a conduit PAULUS (1988) à postuler pour elle une origine hybride entre les deux complexes. Cette hypothèse est confirmée par l'analyse statistique de ALIBERTIS et al. (1990), qui suggèrent comme parents *O. omegaifera* et *O. mesaritica*.

L'espèce occidentale, *O. vasconica*, a été moins intensivement étudiée et est moins bien cernée. Elle a été décrite du Gers, aux confins pyrénéens (DANESCH & DANESCH 1969A; KURZE & KURZE 1992), où elle semble présenter des caractères stables, évoquant une espèce du groupe d'*O. attaviria*. Elle se présente dans les régions voisines, Navarre (VAN DER SLUYS & GONZALEZ ARTABE 1982; KURZE & KURZE 1992), Catalogne (DELFORGE 1994), Corbières (CASTEL et al., 1984; obs. pers.), Baléares (BAUMANN & DAFNI 1981; MAURIÈRES 1982; BOURNÉRIAS & BOURNÉRIAS 1984; KREUTZ 1989; KRÄMER & KRÄMER 1992), sous forme de populations plus variables, d'aspect souvent très semblable à celui d'*O. sitiaca* et évoquant une hybridation avec *O. dyris*. Des documents photographiques couvrant ces régions sont publiés notamment par DANESCH et DANESCH (1969A), M. DEMANGE (in JACQUET 1988), KURZE et KURZE (1992), DELFORGE (1994). Ce dernier étend, sous réserve, le concept de l'espèce à des occurrences plus sporadiques en Andalousie et au Portugal (cf. aussi TYTECA & TYTECA 1986A), occurrences qui nous paraissent toutefois se rapporter à des hybrides occasionnels entre *O. fusca* et *O. dyris* (*Ophrys* x *brigittae* H. BAUMANN) plutôt qu'à des populations stabilisées (cf. aussi

BAUMANN & DAFNI 1981). S'il en était autrement, *O. brigittae* serait évidemment le nom valable, au rang spécifique, du taxon discuté ici.

L'hypothèse d'origine hybride pour ces deux espèces est plausible, et leur variabilité semble la confirmer. Leur existence, ajoutée aux similitudes entre les complexes d'*Ophrys omegaifera* et d'*O. fusca-O. lutea-O. iricolor* déjà notées, oblige néanmoins à conserver en mémoire une hypothèse inverse de celle que nous avons adoptée et qui postulerait des séries évolutives indépendantes formées, en Méditerranée orientale, par *O. attaviria, O. sitiaca, O. israelitica* et les espèces typiques du groupe d'*O. omegaifera*, en Méditerranée occidentale et centrale par *O. migoutiana, O. vasconica, O. dyris, O. atlantica, O. mirabilis* et impliquerait la transformation récurrente de la gorge en V en une gorge en seuil ou l'inverse. Cette possibilité n'est pas aberrante, au vu de la variabilité de la configuration de la gorge chez *Orchis*, à l'intérieur notamment de groupes d'espèces par ailleurs cohérents. Il est clair que l'extrême similitude des espèces de la section *Pseudophrys* nécessitera la mise en oeuvre de méthodes d'analyse diverses et congruentes avant qu'une phylogénie robuste puisse être construite.

La section *Euophrys*

La section *Euophrys*, formée d'espèces provoquant la pseudocopulation dans la position du missionnaire, d'apparence plus éloignée de celle des espèces du genre *Orchis*, est plus facile à définir par des synapomorphies que la section *Pseudophrys*. Les plus évidentes sont la cavité stigmatique hémisphérique, la présence de lèvres, callosités ou pseudo-yeux, une globularisation plus ou moins poussée du labelle, des pétales plus ou moins longuement triangulaires. Les pétales sont généralement ciliés, la perte de la pilosité, souvent incomplète, dans certains groupes, étant presque certainement une réversion secondaire.

À l'intérieur d'*Euophrys*, la constellation principale, comprenant les sections *Fuciflorae* et *Araniferae* de REICHENBACH fil. (1851), les (sous-)sections *Fuciflorae*, *Araniferae*, *Apiferae* et *Bombyliflorae* au sens de GODFERY (1928) et de KELLER et SOÓ (1931), forme un ensemble aisément défini par la construction du labelle, entièrement originale et éloignée du modèle orchidoïde. Le lobe central et les lobes latéraux sont solidarisés en une structure globulaire rigide, résistant à la déformation ou à l'étalement. La trichotomie entre cette constellation et les petits groupes d'*Ophrys insectifera* et *O. speculum* est plus difficile à résoudre. *O. speculum* et *O. insectifera* sont réunis en une seule division par REICHENBACH fil. (1851: section *Musciferae*), par SCHLECHTER (1928; section *Myodes*), par GODFERY (1928; sous-section *Musciferae*), par KELLER et SOÓ (1931: section *Musciferae*), par QUENTIN (1993: section *Ophrys*).

Les caractères qui les rassemblent sont toutefois primitifs, partagés avec *Orchis* et avec *Pseudophrys*, dont les espèces sont d'ailleurs incluses dans la

même section qu'*Ophrys insectifera* et *O. speculum* par tous les auteurs précités, à l'exception de GODFERY (1928). Il nous semble que la structure de la cavité stigmatique d'*O. insectifera* et surtout d'*O. aymoninii*, très semblable dans le détail à celle des espèces du groupe d'*O. fuciflora* si l'on fait abstraction de l'évidement des parois latérales, rapproche au contraire le groupe d'*O. insectifera* de la constellation principale et peut être considérée comme une synapomorphie. Cette suggestion est confortée par le début de rigidification du labelle d'*O. insectifera*, par la similitude des pseudo-yeux des deux groupes et par l'aspect peu aberrant de leurs hybrides, à l'inverse de ceux qui impliquent *O. speculum*, et qui sont d'ailleurs beaucoup plus rares (NELSON 1962). *O.* x *devenensis* (*O. fuciflora* x *O. insectifera*), par exemple, ne paraîtrait pas très déplacé au sein de la constellation principale.

Le groupe d'*Ophrys speculum*

Ce groupe qui, en conformité avec l'analyse proposée ici, aurait rang de sous-section, mais pour laquelle aucun nom ne semble avoir été proposé, possède un ensemble de caractères remarquables. Le sépale dorsal est courbé sur la colonne et l'extrémité du gynostème est obtuse, comme chez *Pseudophrys*. La cavité stigmatique est encadrée par deux paires concentriques de lèvres luisantes bien marquées, continues dans les quadrants inférieurs (Fig. 10a). Il y a deux paires de pseudo-yeux très gros, noir brun, fonctionnellement sans doute analogues à celles des autres groupes de la section, mais non homologues et de nature différente. Elles sont formées dans la partie supérieure des parois de la cavité stigmatique par les callosités temporales, situées immédiatement au-dessus et légèrement à l'extérieur des lèvres, et par les callosités staminodiales, dans la région des points staminodiaux. Une barre brune, homologue de celle des espèces du groupe d'*Ophrys fuciflora*, par exemple, se dessine sur le fond de la cavité à hauteur de la première paire. Le champ basal est absent, remplacé par un écusson exigu sur le talus séparant le labelle du plancher, gris ou noir, labioïde, de la cavité, et par un champ de bourrelets noirâtres divergents, de même nature que les lèvres de la cavité. La macule glabre est exceptionnellement réfléchissante. La pilosité du labelle, brun roux, longue et épaisse, forme une couronne submarginale. Les pétales, velus, sont enroulés longitudinalement. Les sépales sont rayés de brun comme chez certaines espèces du genre *Orchis*. Le groupe est formé de trois espèces, l'une de grande distribution panméditerranéenne, les deux autres isolées dans les parties occidentale et orientale du bassin, respectivement:

Ophrys speculum LINK

Ophrys vernixia BROTERO

Ophrys regis-ferdinandii (RENZ) BUTTLER

La systématique du groupe a été établie par BUTTLER (1983). Il a détaillé les caractères des trois espèces, attirant notamment l'attention sur les divergences structurelles de la cavité stigmatique. Il a répertorié l'iconographie des trois espèces et l'a complétée (BUTTLER 1983: 118; BUTTLER 1986, 1991:

182-183). *Ophrys speculum*, connu aussi sous le nom d'*O. ciliata* BIVONA-BERNARDI, est remarquablement constant dans sa vaste aire de distribution. Toutefois, une quasi-discontinuité dans cette aire existe en Italie, où l'espèce est rare, et les plantes de Grèce, situées à l'est de cette discontinuité, diffèrent légèrement de celles de la péninsule ibérique, du Maghreb et d'Italie. Les espaces situés entre les lèvres et autres zones brun noir de la cavité stigmatique, jaunâtres sur les plantes occidentales, sont brun foncé sur la plupart des plantes grecques, comme on peut le voir sur les malheureusement rares documents qui en ont été publiés (SUNDERMANN 1980A: 86; BAUMANN & BAUMANN 1984: 128, Fig. 7; ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989A: 56; ALKIMOS 1988: 58; mais voir aussi DELFORGE 1994: 322B). Cet embrunissement donne à la cavité stigmatique un aspect empâté plus similaire à celui d'*O. regis-ferdinandii*; il s'étend souvent à la bande jaune qui entoure la macule. Cette divergence soulève la question des relations cladistiques précises entre les deux espèces isolées et les populations d'*O. speculum*.

Le groupe d'*Ophrys insectifera*

Comme déjà noté, le petit groupe d'*Ophrys insectifera* possède un certain nombre de caractères qui le rapprochent de la constellation principale, tandis que d'autres apparaissent comme une modification relativement mineure de ceux des groupes précédents ou sont propres à ses espèces. Le sépale dorsal se redresse, mais pas entièrement. Le gynostème est obtus comme chez *Pseudophrys*. La cavité stigmatique (Fig. 10b) est voisine de celle du groupe principal mais très évidée sur les côtés, comme chez *O. bertolonii*, au point de former une indentation à la jointure avec le labelle. Les pseudo-yeux paraissent formés par les callosités internes, comme chez beaucoup d'espèces de la constellation principale. L'évidement de la cavité les place toutefois sur le labelle. Une deuxième paire de callosités, moins luisantes, situées à la jointure de la cavité et du labelle, est probablement formée par les callosités temporales. Il n'y a pas de vrai champ basal, la région qui sépare la cavité de la macule étant couverte d'une courte pilosité. Les pétales sont velus, longs, enroulés latéralement. Les deux espèces sont principalement subméditerranéennes:

Ophrys insectifera L.

Ophrys aymoninii (BREISTROFFER) BUTTLER

Ophrys insectifera présente les caractères du groupe dans leur expression la plus extrême. *O. aymoninii*, endémique caussenarde étroite, dont l'identité spécifique n'est plus actuellement mise en doute, évoque mieux les homologies avec les autres espèces de la section *Euophrys*. Ces deux espèces ont des pollinisateurs très différents (PAULUS & GACK 1990A). Elles offrent probablement l'un des meilleurs domaines d'investigation des phénomènes de spéciation dans le genre *Ophrys*.

La constellation des *Bombyliflorae-Fuciflorae-Araniferae*

Ce vaste ensemble d'espèces, désigné plus haut sous le vocable de constellation principale à l'intérieur de la section *Euophrys*, est bien caractérisé par la structure globulaire rigide du labelle. La cavité stigmatique est très constante, hémisphérique, avec un plancher plan, ou presque plan, terminé vers l'avant par une arête plus ou moins saillante. Des pseudo-yeux se développent, le plus souvent à partir des callosités internes. Le labelle comprend quatre régions bien distinctes, le champ basal, la macule, les lobes, l'appendice. Le champ basal, dont la coloration est souvent indépendante de celle du labelle, parfois solidaire de celle de la cavité stigmatique, sépare celle-ci de la macule. La macule est centrale et glabrescente. Les lobes comprennent des plages d'aspect velouté, et d'autres portant une pilosité longue. Cette dernière ne couvre jamais tout le labelle et est toujours maximale sur les lobes latéraux. Elle peut s'étendre à une couronne submarginale, avec souvent un maximum juste au-dessus de l'appendice. L'appendice se développe à l'extrémité du labelle, éventuellement dans une échancrure. Les pétales sont velus, sauf chez les espèces qui ont secondairement perdu cette pilosité, et la forme appropriée aux pollinisateurs est atteinte, contrairement à ce qui se passe dans les deux groupes précédents, sans enroulement important, ni longitudinal, ni transversal.

La constellation comprend de nombreuses espèces très distinctes et d'autres très semblables. La mosaïque de caractères qu'elle présente et l'existence de transitions réticulées rendent difficile un arrangement hiérarchique. Nous avons, donc, comme dans le complexe d'*Ophrys fusca-O. lutea-O. iricolor*, répertorié les groupes minimaux dont on peut être raisonnablement certain qu'ils sont monophylétiques, laissant à une brève discussion ultérieure une esquisse de hiérarchisation. Il est évident toutefois que ces groupes sont morphologiquement plus distincts et peut-être phylogénétiquement plus éloignés que ceux qui forment le complexe d'*O. fusca-O. lutea-O. iricolor*.

Le groupe d'*Ophrys tenthredinifera*

Les espèces principales qui forment le groupe, *Ophrys tenthredinifera* et *O. bombyliflora*, sont très distinctes et probablement relativement distantes. Elles sont toutefois clairement unies par des caractères qui leur sont propres à l'intérieur de la constellation. Elles ont toutes les deux des sépales très arrondis, presque orbiculaires (Fig. 10c), uniques dans le genre *Ophrys*. Leur cavité stigmatique est encadrée par des lèvres mieux marquées que dans tout autre groupe, sauf celui d'*O. speculum*. Les lèvres internes composent l'arête de la cavité, formant sur les côtés d'importantes callosités internes, longues et parfois presque contiguës chez *O. bombyliflora*, plus courtes et plus semblables à des pseudo-yeux chez *O. tenthredinifera*. Les lèvres externes et leurs callosités sont très marquées chez *O. bombyliflora* (Fig. 10c), un peu plus discrètes chez *O. tenthredinifera*. *O. bombyliflora* présente aussi des callosités staminodiales allongées et des callosités temporales globuleuses, les unes

comme les autres noires et luisantes. Chez *O. tenthredinifera*, ces structures sont présentes mais non différenciées par la coloration, sauf l'extrémité inférieure des callosités temporales, souvent brunes ou noires, et parfois luisantes, comme chez *O. speculum*. D'autres caractères, sans être uniques, prennent des expressions très semblables chez les deux espèces; pétales velus très courts et triangulaires, pilosité submarginale en couronne complète, renforcée au-dessus de l'appendice. Seules dans la constellation, les espèces de ce groupe ont l'extrémité du gynostème obtuse, un caractère partagé avec les groupes précédents. Trois espèces sont incluses:

Ophrys tenthredinifera WILLDENOW

Ophrys bombyliflora LINK

Ophrys tardans O. & E. DANESCH

Les deux premières sont des espèces à grande distribution, un indice d'ancienneté de leur individualisation. L'une, *Ophrys bombyliflora*, est invariable dans toute son aire. L'autre, *O. tenthredinifera*, inclut de nombreuses variantes morphologiques, décrites on non, de distributions spatio-temporelles inconstantes et unies par l'invariabilité de leurs caractères essentiels, jusque dans le détail le plus infime de la structure, de la coloration et de l'ornementation de la cavité stigmatique et du champ basal, ainsi que de la disposition de la pilosité. Aucune corrélation n'a jusqu'à présent été mise en évidence, d'ailleurs, entre ces morphes et le recours, bien documenté (PAULUS & GACK 1990A), à des pollinisateurs différents dans diverses portions de l'aire de distribution. Il est donc impossible de résoudre l'entité en plusieurs espèces biologiques ou phylogénétiques cohérentes. La troisième espèce, *O. tardans*, a, au contraire des autres, une aire minuscule, limitée au sud des Pouilles. Elle est généralement considérée comme un hybride stabilisé entre *O. tenthredinifera* et *O. candica* (BAUMANN & KÜNKELE 1988B). Nous connaissons mal l'espèce et l'iconographie publiée (BAUMANN & KÜNKELE 1988A: 120 et couverture; LIVERANI 1991: 129; BLANCHON in BOURNÉRIAS et al. 1992: 184; DELFORGE 1994: 346) est trop limitée pour que puissent être évalués ses caractères structurels ou sa variabilité.

Le complexe d'*Ophrys fuciflora*

Ce complexe a les sépales allongés, le gynostème à bec aigu et la cavité stigmatique sans lèvres complètes, caractéristiques de l'ensemble de la constellation à l'exception du groupe précédent. Il rappelle toutefois ce groupe précédent, et surtout *Ophrys tenthredinifera,* par le reste des caractères. Les pseudo-yeux, clairement formés par les callosités internes, sont souvent allongés transversalement. Ils occupent les extrémités d'une arête bien marquée, anguleuse, à laquelle ils sont liés par de courts pédicelles, l'ensemble esquissant le tracé des lèvres internes. Des vestiges plus ou moins importants des callosités externes se dressent de part et d'autre du champ basal. Des points staminodiaux sont présents chez presque toutes les espèces. Le plancher de la cavité est parfois de teinte grise uniforme, labioïde, comme

dans les groupes précédents, plus souvent en tout ou en partie maculoïde. Le champ basal est souvent étendu, d'une couleur différente de celle du plancher de la cavité, concolore ou non avec le labelle, cette dernière condition occasionnellement variable au sein d'une même espèce (*O. fuciflora*). La pilosité du labelle tend à s'organiser en une couronne marginale ou submarginale complète avec renforcement d'une touffe au-dessus de l'appendice. L'appendice lui-même est grand et bien développé. Les pétales, fortement velus, sont souvent très courts, ou, sinon, abruptement auriculés, l'extrémité toujours triangulaire et aiguë.

Le complexe est relativement homogène. La courbure transversale du labelle, qui a souvent été utilisée pour le diviser, au point de construire des sections séparées (*Fuciflorae*, *Oestriferae*, KELLER & SOÓ 1931), varie au sein de la même espèce (*Ophrys fuciflora, O. apulica*). Une partition plus naturelle, en trois groupes, représentés par *O. episcopalis*, *O. fuciflora* et *O. scolopax*, semble pouvoir être proposée à partir de la pilosité du labelle. Leurs caractéristiques sont esquissées dans les paragraphes suivants. Un certain nombre d'espèces, d'affinités encore incertaines, sont discutées séparément.

Le groupe d'*Ophrys episcopalis*

Ce groupe bien caractérisé est formé d'espèces surtout orientales, avec quelques représentants en Italie et dans les grandes îles tyrrhéniennes. Les côtés du labelle portent une pilosité abondante (Fig. 11a), longue, soyeuse, formant une large couronne marginale ou submarginale continue. La forme du labelle est variable, généralement assez globuleuse ou prismatique, parfois plus étalée, comme dans le groupe suivant, occasionnellement fortement enroulée (*Ophrys heldreichii*). Le groupe est très plurispécifique, avec au moins douze espèces reconnues:

Ophrys bornmuelleri M. SCHULZE
Ophrys levantina GÖLZ & H.R. REINHARD
Ophrys carduchorum (RENZ & TAUBENHEIM) P. DELFORGE
Ophrys heterochila (RENZ & TAUBENHEIM) P. DELFORGE
Ophrys minoa (C. & A. ALIBERTIS) P. DELFORGE
Ophrys candica W. GREUTER, MATTHÄS & RISSE
Ophrys parvimaculata (O. & E. DANESCH) PAULUS & GACK
Ophrys chestermannii (J.J. WOOD) GÖLZ & H.R. REINHARD
Ophrys heldreichii SCHLECHTER
Ophrys episcopalis POIRET
Ophrys biancae (TODARO) MACCHIATI
Ophrys annae J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

La plupart des espèces du groupe sont bien individualisées et leurs limites bien comprises. Nous avons discuté ailleurs (DEVILLERS-TERSCHUREN

& DEVILLERS 1992) les caractères comparatifs de dix d'entre elles. D'autres analyses à leur sujet, et de nombreux documents photographiques, ont été publiés (RENZ & TAUBENHEIM 1980; GÖLZ & REINHARD 1982, 1983A, 1985, 1988; SUNDERMANN 1986; PAULUS & GACK 1986, 1990A, B, 1992A, B; PAULUS 1988; HILLER & KALTEISEN 1988; PETER 1989; HIRTH & SPAETH 1989; ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989A, B; KOHLMÜLLER 1990; RIECHELMANN 1990; DELFORGE 1990B, 1992A, 1994; BOURNÉRIAS & BOURNÉRIAS 1991; BOURNÉRIAS et al. 1992; GRASSO 1992), rendant leur étude très complète. *Ophrys carduchorum* et *O. heterochila* sont des taxons surtout anatoliens, récemment élevés au rang d'espèce (DELFORGE 1990B), au sujet desquels l'information reste très fragmentaire (PAULUS & GACK 1992A, C; DELFORGE 1990B; HIRTH & SPAETH 1992; RÜCKBRODT et al. 1992; KAJAN et al. 1992).

Le groupe d'*Ophrys fuciflora*

Ce groupe, qui comprend le taxon le mieux connu du complexe, est formé d'espèces surtout centro-méditerranéennes et subméditerranéennes. Les côtés du labelle, qui ont une tendance prononcée à l'étalement, portent une pilosité réduite (Fig. 11b), limitée aux épaules et parfois à la région située immédiatement au-dessus de l'appendice. Les régions distales externes du labelle sont manifestement glabrescentes ou veloutées. Quatre espèces nommées (mais auxquelles il faut probablement ajouter celles de la mouvance suivante), au moins, composent le groupe:

Ophrys lacaitae LOJACONO

Ophrys oxyrrhynchos TODARO

Ophrys apulica (O. & E. DANESCH) O. & E. DANESCH

Ophrys fuciflora (F.W. SCHMIDT) MOENCH

Les quatre espèces sont très distinctes (e.g. DANESCH & DANESCH 1972B; GÖLZ & REINHARD 1982, 1983; PAULUS & GACK 1986) et montrent de manière claire les caractéristiques du groupe. Le rattachement à ces espèces d'un certain nombre de populations reste toutefois incertain. C'est le cas notamment d'«*Ophrys fuciflora* subsp. *celiensis*» des Pouilles (DANESCH & DANESCH 1970; REINHARD 1970), provisoirement inclus dans *O. oxyrrhynchos*, dont il représenterait une transition vers d'autres espèces du groupe (GÖLZ & REINHARD 1982, 1983A), mais qui pourrait s'avérer un taxon indépendant. C'est aussi le cas des populations égéennes ressemblant à *O. apulica* (PETER 1989; PAULUS & GACK 1992A, C) qui ont été exclues, et sont discutées plus loin. L'étalement transversal du labelle est variable dans le groupe. Il est très important chez *O. lacaitae*, qui présente aussi les vestiges de lèvres externes les plus notables, et chez *O. oxyrrhynchos*. Il est souvent, mais pas toujours, important chez *O. fuciflora*. *O. apulica* a un labelle habituellement très comprimé latéralement, souvent avec une double courbure.

La mouvance d'*Ophrys tetraloniae*

Un certain nombre de populations d'ophrys à floraison très tardive ont été détectées en diverses régions d'Europe au cours surtout des dernières années. Elles ont été rapprochées soit d'*Ophrys fuciflora*, soit d'*O. scolopax*, le choix dépendant de l'enroulement latéral plus ou moins fort du labelle. Elles ont toutefois en commun un labelle extrêmement glabre, très semblable à celui d'*O. fuciflora*. Tout au plus présentent-elles, dans une étroite bande submarginale, des traces de pilosité latérale, mais ce caractère est chez elles inconstant et beaucoup d'individus diffèrent très peu d'*O. fuciflora*. La courbure du labelle est variable, proche de l'étalement caractéristique d'*O. fuciflora* chez certaines, quoique restant généralement plus contrainte, chez d'autres similaire à l'enroulement relativement modéré des populations les plus nordiques d'*O. scolopax* s.st.. Il est clair que toutes ces populations appartiennent à un même ensemble. Nous pensons en outre que cet ensemble se situe phylogénétiquement à l'intérieur du groupe d'*O. fuciflora*. Il est possible que la variabilité dans la courbure du labelle et dans l'inconstante pilosité latérale constitue une approche du groupe d'*O. scolopax*. Dans ce cas, le lien pourrait être avec *O. sphegifera*, les intermédiaires entre *O. fuciflora* et les autres espèces du groupe ayant de tout autres caractères, comme noté plus loin. Provisoirement, nous avons traité cet ensemble séparément des autres espèces du groupe d'*O. fuciflora* pour éviter la confusion par rapport à l'usage établi. Trois entités ont été nommées au niveau spécifique:

Ophrys tetraloniae W. TESCHNER

Ophrys conradiae MELKI & DESCHASTRES

Ophrys santonica MATHÉ & MELKI

Ophrys tetraloniae est une espèce tardive décrite d'Istrie et liée à des pollinisateurs particuliers, *Tetralonia dufourii* et *T. ruficornis* (TESCHNER 1987). Son labelle, un peu plus petit que celui d'*Ophrys fuciflora*, comme d'ailleurs dans toutes les populations de l'entité, est très semblable à celui d'*Ophrys fuciflora*, quoiqu'un peu moins étalé. *O. conradiae* est décrit de Corse (MELKI & DESCHASTRES 1993; cf. aussi SUNDERMANN & SCHMIDT 1991). Il est répandu en Sardaigne (GÖLZ & REINHARD 1990; GIOTTA & PICCITTO 1990; SCRUGLI 1990; SUNDERMANN & SCHMIDT 1991; MELKI & DESCHASTRES 1993; GRASSO & GULLI 1994). C'est vraisemblablement le même taxon qui est connu en Tunisie sous le nom d'*Ophrys scolopax* subsp. *scolopax* (VALLÈS & VALLÈS-LOMBARD 1988: photos p. 65) et qui représente l'«*Ophrys scolopax*» tardif, à bords du labelle peu repliés, signalé par RINGOT (1981) dans le Moyen-Atlas marocain. *O. conradiae* diffère clairement d'*O. tetraloniae* par ses sépales habituellement verts et son labelle scolopaxoïde, encore que le premier caractère soit inconstant et le second loin d'être extrême (cf. photos de GÖLZ & REINHARD 1990: 437e; GIOTTA & PICCITTO 1990: 108-109). Il n'en est pas moins évident qu'il s'agit d'une espèce distincte.

Ophrys santonica (=*O. aestivalis*) a été décrit de Charente (MATHÉ & MELKI 1994A, B) et, comme *O. conradiae*, appelé un *O. scolopax* à floraison

tardive. Toutefois, toujours comme dans le cas d'*O. conradiae*, sa pilosité le rapporte sans ambiguïté au groupe d'*O. fuciflora*; la photo publiée par MATHÉ (1989) montre d'ailleurs beaucoup plus clairement ses affinités avec ce groupe, même en ce qui concerne la forme du labelle, que celles qui accompagnent la description originale d'*O. «aestivalis»* (MATHÉ & MELKI 1994A). Les populations tardives les mieux connues, et depuis le plus longtemps, sont celles des régions rhénanes (GUMPRECHT 1980, 1983, 1987; ENGEL 1986) et rhodaniennes (CORCELLE 1989; SCAPPATICI & GÉVAUDAN 1993), habituellement connues sous le nom d'*«Ophrys fuciflora* subsp. *elatior»*. Leur labelle est encore plus semblable, par la forme en tout cas, à celui d'*O. fuciflora* que dans le cas d'*O. santonica*. La conspécificité de ces populations avec l'un ou l'autre des trois taxons nommés au rang spécifique reste à établir (cf. notamment REINHARD 1987; REINHARD et al. 1991; DELFORGE 1994). C'est le cas aussi de diverses populations italiennes, dont *«Ophrys fuciflora* subsp. *gracilis»* (DANESCH & DANESCH 1972A; BÜEL 1982; GÖLZ & REINHARD 1982; REINHARD 1987).

Le groupe d'*Ophrys scolopax*

Ce groupe, moins bien individualisé que les deux premiers, formé d'espèces dispersées dans tout le bassin méditerranéen et jusqu'au Caucase, est peut-être polyphylétique, voire artificiel. Les espèces qui le composent peuvent néanmoins être caractérisées par la pilosité du labelle, intermédiaire entre celles des deux autres groupes. Elle forme généralement une couronne marginale ou submarginale beaucoup plus étroite et moins fournie que celle du groupe d'*Ophrys episcopalis*, mais néanmoins continue. Les espèces du groupe ont en outre une tendance beaucoup plus constante que celles des autres groupes à enrouler latéralement le lobe central du labelle, jusqu'à son bord externe. Elles sont au nombre d'au moins neuf, auxquelles s'ajoute un agrégat hybride:

Ophrys sphegifera WILLDENOW

Ophrys scolopax CAVANILLES

Ophrys picta LINK

Ophrys oestrifera STEVEN in M.-BIEB.

Ophrys schlechteriana (SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys rhodia (H. BAUMANN & KÜNKELE) P. DELFORGE

Ophrys minutula GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys phrygia H. FLEISCHMANN & BORNMÜLLER

Ophrys isaura RENZ & TAUBENHEIM

Ophrys holubyana ANDRASOVSZKY

Si une certaine incertitude plane sur le monophylétisme même du groupe et sur le placement correct de certaines espèces en son sein, il est évidemment encore plus difficile de dégager des lignes d'apparentement. Parmi les taxons que nous avons eu l'occasion d'examiner en détail sur le terrain, quelques types bien distincts se dessinent. Chez *Ophrys scolopax* de France (Fig. 12a)

et de la péninsule ibérique, la couronne de pilosité est marginale, de largeur très régulière. Le labelle est enroulé latéralement, mais ses proportions rappellent pour le reste celles d'*O. fuciflora*. La cavité stigmatique est relativement grande, la base du labelle large, le labelle cylindroïde, fusoïde, ellipsoïde ou amphoroïde, avec la plus grande largeur située dans la région basale ou vers l'équateur. *O. sphegifera* (Fig. 12c) en diffère par les fleurs extrêmement graciles, sinueuses, le labelle étranglé à la base latéralement et verticalement, ensellé dans la partie proximale allongée, les pétales filiformes, la pilosité submarginale, parfois ténue dans le quadrant distal, laissant toujours un bord glabre, souvent jaune; il présente souvent des tons jaune vert métallique dans les ornementations et en particulier la lisière de la macule. *O. oestrifera* et ses alliés orientaux (Fig. 12d) ont, comme *O. sphegifera*, une pilosité submarginale, mais leur labelle est sépioïde, gonflé un peu en dessous de l'équateur, beaucoup plus massif par rapport à la cavité stigmatique que celui d'*O. scolopax*.

Ophrys scolopax a été décrit du sud-est de l'Espagne et son aire de distribution est souvent limitée à la péninsule ibérique et à la France (BAUMANN 1975B; BAUMANN & KÜNKELE 1982B). Deux problèmes taxonomiques se posent à son égard, celui de l'existence possible de plusieurs espèces dans cette aire occidentale, et celui de son extension éventuelle en Méditerranée centrale et orientale. Des populations à grandes fleurs et à petites fleurs coexistent dans la péninsule ibérique, au nord jusqu'aux Corbières (NIESCHALK & NIESCHALK 1973; BAUMANN 1975B; ARNOLD 1981; BAUMANN & KÜNKELE 1982B; TYTECA & TYTECA 1986B; DELFORGE 1989B; CLAESSENS 1992; DELFORGE 1994; obs. pers.). Au-delà de la taille des fleurs, les deux groupes de populations diffèrent par les proportions des parties florales, le labelle étant plus court par rapport aux autres pièces du périanthe et la cavité stigmatique plus grande par rapport au labelle chez les populations à petites fleurs (Fig. 12b), des caractères qui leur donnent un aspect très différent lorsque, par des échelles différentes, elles sont ramenées aux mêmes dimensions (cf. par exemple BUTTLER 1986, 1991: 193). Il est très probable qu'elles sont spécifiquement isolées. Nous les avons désignées par les noms d'*O. scolopax*, pour les plantes à grandes fleurs, et d'*O. picta*, pour les plantes à petites fleurs (Annexe 1,10). *O. picta* a parfois été regardé comme une approche vers *O. sphegifera* dont les fleurs sont de même taille. Les caractères principaux d'*O. picta*, pilosité et forme du labelle, sont toutefois exactement ceux d'*O. scolopax*, et sa ressemblance avec *O. sphegifera*, probablement partiellement sympatrique, n'est vraisemblablement qu'une convergence de taille.

Au-delà de ces populations occidentales, la présence de plantes, à grandes fleurs, proches d'*Ophrys scolopax* en Méditerranée centrale et orientale est devenue de plus en plus claire ces dernières années. En Italie, c'est à *O. scolopax* lui-même que ces populations, assez rares, ont été rattachées (DEL PRETE 1984B; REINHARD 1989). Cette hypothèse paraît correcte, les documents photographiques publiés (REINHARD 1989: 149; CONTI & PELLEGRINI 1990: 125; LIVERANI 1991: 118-119) montrant des individus dont la pilosité, la forme du labelle et les pétales sont ceux d'*O. scolopax* s.st.

Quelques-uns suggèrent toutefois des caractères associés à des nébuleuses hybrides comme *O. holubyana*, ce qui indique peut-être une certaine introgression du groupe d'*O. fuciflora*. Dans la péninsule balkano-hellénique et en Égée, où ces plantes sont aussi relativement rares et dispersées, elles ont souvent été appelées *Ophrys bremifera*, et considérées comme un taxon associé à *O. oestrifera* (BAUMANN & KÜNKELE 1982A, B, 1986, 1988A; DELFORGE 1994, avec réserves). Les documents photographiques publiés (BAUMANN & KÜNKELE 1982A: 255, 1988A; BUTTLER 1986, 1991: 193; REINHARD 1989: 149; PAROLLY 1992; PAULUS & GACK 1992C: 435; DELFORGE 1994: 362) montrent toutefois des plantes dont les caractères principaux, pilosité marginale, forme du labelle, sont exactement ceux d'*O. scolopax*. Les pétales sont peut-être un peu plus courts, mais il semble raisonnable, pour le moment, d'inclure ces populations dans le concept d'*O. scolopax* s.st., comme l'ont suggéré RENZ (1928, 1929), BUTTLER (1986, 1991), REINHARD (1989), DELFORGE (1990B), PAULUS et GACK (1992C). L'attribution du patronyme *O. bremifera* STEVEN in MARSCHALL VON BIEBERSTEIN, basé sur une plante du Caucase, reste d'ailleurs peu clair (DELFORGE 1990B; PAULUS & GACK 1992A). L'illustration qui en a été récemment proposée par BAUMANN et KÜNKELE (1988A) ne s'accorde pas avec les autres représentations qui lui ont été attribuées, et concerne le taxon nommé depuis *O. abchasica*.

Ophrys sphegifera, bien séparé des taxons précédents par le bord glabre du labelle, et dont les caractères ont été très bien décrits par BAUMANN (1975B), est répandu en Afrique du Nord. Nous avons trouvé dans la Serranía de Ronda des individus que nous pensons pouvoir rapporter à cette espèce; sa présence en Andalousie, et peut-être ailleurs dans le sud de la péninsule ibérique, peut avoir été voilée par celle d'*O. picta*. Par contre, en Sardaigne, où *O. sphegifera* a été plusieurs fois signalé, il est probable que c'est *O. picta* qui est présent. La photo publiée par C. BLANCHON (in GRASSO & GULLI 1994: 185) paraît en effet se rapporter à cette dernière espèce, et ne concerne en tout cas pas *O. sphegifera*.

La définition d'*Ophrys oestrifera* pose des problèmes semblables à celle d'*O. scolopax*. En Grèce continentale, existent côte à côte des taxons à petites fleurs et des taxons à grandes fleurs (VÖTH 1984, 1987; PAULUS & GACK 1992A, C; KREUTZ 1994; obs. pers.) dont VÖTH (1984, 1987) a déjà montré qu'ils avaient des pollinisateurs différents. Cette sympatrie semble se poursuivre au nord au moins jusqu'en Albanie (GÖLZ & REINHARD 1984). Les plantes à grandes fleurs ont souvent été appelées *O. heldreichii*. Les individus que nous avons vus en Grèce (Fig. 12d) avaient toutefois la pilosité submarginale très étroite et le labelle sépioïde d'*O. oestrifera* et ne ressemblaient en rien à *O. heldreichii*, ni à *O. scolopax*. Il est donc clair que deux espèces au moins de la mouvance d'*O. scolopax* existent en Grèce. *Ophrys oestrifera*, pour les espèces à petites fleurs, et *Ophrys schlechteriana*, pour les espèces à grandes fleurs, peuvent leur être attribués (Annexe 1,11).

Plusieurs autres taxons orientaux ont été associés d'une manière ou d'une autre à *Ophrys scolopax*. Parmi ceux-ci *O. rhodia*, *O. minutula*, *O. phrygia*,

O. isaura nous paraissent avoir des caractères principaux très semblables à ceux d'*O. oestrifera* (cf. BAUMANN & KÜNKELE 1982B, 1986, 1988A; GÖLZ & REINHARD 1989B; DELFORGE 1990B, 1994; RÜCKBRODT et al. 1992; KAJAN et al. 1992). Les autres nous paraissent mieux situés dans le groupe voisin d'*O. attica* comme suggéré par DELFORGE (1994). *O. minutula,* que nous avons observé en nombre à Lesbos, a une pilosité similaire à celle d'*O. oestrifera* mais plus irrégulière et souvent plus longue. Son champ basal est allongé et clair, en contraste avec le labelle, un caractère qui peut évoquer superficiellement *O. apifera.* Les caractères de la cavité et la pilosité indiquent toutefois clairement des affinités avec le présent complexe plutôt qu'avec le groupe d'*O. apifera,* dans lequel il a été récemment proposé de l'incorporer (DELFORGE 1994).

Le groupe d'*Ophrys scolopax* est certainement très voisin de celui d'*O. fuciflora.* Dans les zones de contact entre espèces des deux ensembles se forment des essaims ou des populations hybrides. Les uns et les autres présentent souvent la particularité de développer une pilosité étendue, réminiscente de celle du groupe d'*O. episcopalis*, comme si les gènes qui contrôlent l'uniformité de la partie distale du labelle chez *O. fuciflora* libéraient la pilosité concentrée d'*O. scolopax* et d'*O. oestrifera.* Ce caractère peut toutefois, comme dans le groupe d'*O. tetraloniae*, être inconstant. Une population de ce type, assez bien stabilisée et d'aire de distribution étendue, est *O. holubyana* des Carpates, de Hongrie et des régions limitrophes, dont des représentations photographiques ont été publiées par, notamment, PROCHÁZKA et VELÍSEK (1983) et par DELFORGE (1994: 330). Il apparaît comme une forme hybride entre *O. fuciflora* et *O. oestrifera.*

D'autres populations, morphologiquement un peu différentes, et d'aspect plus semblable à *O. fuciflora,* s'égrènent dans la périphérie alpine et les régions méditerranéennes limitrophes, notamment dans le Vercors (PAIN 1987), dans les Baronnies (obs. pers. 1984; PAIN 1994), dans les Bouches-du-Rhône (obs. pers., 1981-1993), en Ligurie (DE MARIA 1982: 94), en Istrie (BAUMANN 1975B). Diverses dénominations infraspécifiques ont été basées sur des spécimens qui appartenaient vraisemblablement à ces populations (*O. fuciflora* var. *cornigera, O. fuciflora* subsp. *linearis*). Enfin des populations assez semblables à celles d'Europe centrale existent çà et là en Égée. Elles ont parfois un labelle très glabre et ont été associées à *O. apulica* (PETER 1989; PAULUS & GACK 1992A, C). Elles semblent mieux se situer dans la mouvance d'*O. holubyana,* comme le note aussi D. M. TURNER ETTLINGER (in litt.) qui nous en a communiqué des documents photographiques en provenance de Thasos (Égée septentrionale). La cohérence de toutes ces nébuleuses reste à étudier.

Le groupe d'*Ophrys umbilicata*

Ce groupe est extrêmement semblable à ceux qui forment le complexe d'*Ophrys fuciflora.* La structure de la cavité stigmatique, la position des

pseudo-yeux, la disposition du champ basal et de l'appendice, la forme et la pilosité des pétales sont les mêmes. Les points staminodiaux sont habituellement présents. Le plancher de la cavité est généralement largement maculoïde. La courbure latérale du labelle rappelle celle du groupe d'*O. scolopax*, mais les bords externes distaux du labelle s'incurvent nettement moins et ne se replient pas en dessous du labelle, sauf chez quelques espèces. Chez les espèces que nous avons analysées en détail, *O. attica* et *O. bucephala*, la pilosité du labelle, marginale, est voisine de celle d'*O. scolopax* s.st. (et non de celle d'*O. oestrifera*), quoique un peu plus fournie, tendant parfois vers celle du groupe d'*O. episcopalis*. Les proportions de la cavité stigmatique rappellent aussi *O. scolopax* ou *O. fuciflora*. Le groupe ne diffère de manière constante de tous les groupes inclus dans le complexe d'*O. fuciflora* que par le sépale dorsal recourbé au-dessus du gynostème, un caractère qui n'est toutefois pas apomorphique et ne permet donc pas de le définir. Nous avons provisoirement maintenu l'intégrité du groupe, composé de huit espèces:

Ophrys attica (BOISSIER & ORPHANIDES) B.D. JACKSON

Ophrys umbilicata DESFONTAINES

Ophrys bucephala GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys flavomarginata (RENZ) H. BAUMANN & KÜNKELE

Ophrys khuzestanica (RENZ & TAUBENHEIM) P. DELFORGE

Ophrys lapethica GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys abchasica (KÜMPEL) P. DELFORGE

Ophrys kotschyi H. FLEISCHMANN & SOÓ

Les caractères des espèces et leur appartenance au groupe ont fait l'objet de nombreuses analyses accompagnées par une iconographie relativement importante (BAUMANN & KÜNKELE 1981, 1982A, B, 1986, 1988A; GÖLZ & REINHARD 1983B, 1984, 1985, 1989A, B; VÖTH 1984, 1990; BUTTLER 1986, 1991; KÜMPEL 1988; HIRTH & SPAETH 1989, 1992; PETER 1989; DELFORGE 1990B, 1994; KOHLMÜLLER 1990; PAULUS & GACK 1990A, 1990B, 1992A, C; ROBERTZ & ROBERTZ 1990; KOCYAN & JOSHI 1992). La plupart de ces espèces correspondent étroitement à la caractérisation détaillée de l'ensemble du groupe, ce qui suggère qu'il constitue au moins une entité à l'intérieur du complexe d'*Ophrys fuciflora*. *O. lapethica* et *O. kotschyi* présentent un labelle beaucoup plus fortement enroulé transversalement, un caractère dont nous faisons à nouveau l'hypothèse, bien entendu insuffisamment testée, qu'il est relativement plastique d'espèce à espèce dans les groupes voisins du complexe d'*O. fuciflora*.

Le groupe d'*Ophrys apifera*

Le groupe d'*Ophrys apifera* comprend des espèces d'aspect semblable à celui des espèces du complexe d'*O. fuciflora* et en particulier du groupe d'*O. scolopax*. *O. apifera* et *O. scolopax* ont souvent été réunis en une section (*Apiferae*) et DELFORGE (1994) transfère un certain nombre d'espèces

traditionnellement associées à *O. scolopax* vers un groupe d'*O. apifera* élargi. Ce dernier nous paraît toutefois suffisamment original, particulièrement par la structure de la cavité stigmatique et du gynostème, pour être maintenu en un groupe isolé, dans lequel, comme QUENTIN (1993), nous incluons, provisoirement, deux espèces:

Ophrys apifera HUDSON

Ophrys schulzei BORNMÜLLER & H. FLEISCHMANN

Ophrys apifera diffère des espèces de tous les autres groupes par les détails de la cavité stigmatique (Fig. 10d). Son plancher est vallonné, jaunâtre pâle, contrastant fortement avec le champ basal, la colline centrale grisâtre. Les pseudo-yeux sont comprimés latéralement, portés par des pédicelles élevés, étroits et carénés. Le gynostème longuement flexueux et acuminé a peu d'équivalents et seulement dans des groupes éloignés. Les points staminodiaux sont présents. Le champ basal, parfaitement constant à l'intérieur de l'espèce, est très long, rouge orange clair, contrastant fortement avec le labelle. Les pétales sont courts et très velus. Le labelle, fortement enroulé transversalement et longitudinalement, porte une pilosité en couronne complète, fournie mais étroite, assez raide. L'appendice tend à s'orienter vers l'arrière et à se replier sous le labelle.

Nous ne connaissons pas *O. schulzei*. L'iconographie limitée qui existe à son sujet (LANDWEHR 1977, 1983; RENZ 1978; BAUMANN & KÜNKELE 1982A, 1988A; BUTTLER 1986, 1991; JANSEN in KAJAN et al., 1992; DELFORGE 1994) et les quelques descriptions, dont celle de RENZ (1978) est sans doute la plus perceptive, suggèrent un taxon extrêmement original, d'affinités incertaines. Il présente une similitude superficielle avec *O. apifera*, en particulier par la forme du labelle, l'orientation de l'appendice et la position des sépales. Il en diffère toutefois considérablement par les pétales glabres, sauf à la base, et probablement par les détails de la cavité stigmatique, de sorte qu'une parenté immédiate est loin d'être assurée et que le groupe constitué ici pourrait être entièrement artificiel.

Le groupe d'*Ophrys reinholdii*

L'originalité du groupe d'*Ophrys reinholdii* concerne surtout la cavité stigmatique. Les vestiges des lèvres sont en effet très différents de ce qu'ils sont chez les autres *Fuciflorae* et chez les *Araniferae*. Les callosités staminodiales et temporales, bien que non différenciées en général par la couleur ou la texture, sont néanmoins bien marquées par des bourrelets ou gibbosités de même couleur que le bord de la cavité. Les callosités staminodiales sont en outre souvent terminées par une tache foncée qui excède de beaucoup les points staminodiaux. Les lèvres externes se traduisent par des crêtes qui s'avancent sur la base du labelle et qui portent parfois de petites zones luisantes similaires à des pseudo-yeux. Inversement et contrairement aux autres *Fuciflorae*, les lèvres internes sont mal indiquées et ne développent pas

de pseudo-yeux noirs luisants. Des callosités blanches apparaissent généralement dans la zone de jonction des lèvres et semblent plutôt formées par les lèvres externes, bien que leur attribution ne soit pas toujours évidente. Le plancher de la cavité s'étend assez loin au-delà des bords latéraux, qui sont relativement évidés. Il présente souvent des plages maculoïdes importantes. Le champ basal est souvent duveteux. Les pétales sont velus. La pilosité du labelle est en couronne continue et submarginale. L'appendice est relativement petit mais bien développé. Le groupe comprend sept espèces:

Ophrys reinholdii H. FLEISCHMANN

Ophrys straussii H. FLEISCHMANN & BORNMÜLLER

Ophrys antiochiana H. BAUMANN & KÜNKELE

Ophrys cretica (VIERHAPPER) E. NELSON

Ophrys karpathensis (E. NELSON) PAULUS & GACK (nom. illeg.)

Ophrys cilicica SCHLECHTER

Ophrys turcomanica RENZ

La systématique du groupe et les limites de ses composantes ont été élucidées principalement grâce à diverses études récentes (RENZ 1978; RENZ & TAUBENHEIM 1980; GÖLZ & REINHARD 1985; HERTEL 1986; PAULUS & GACK 1986, 1992A, C; PAULUS 1988; PETER 1992, 1994). Leurs résultats sont reflétés par le traitement de DELFORGE (1994).

Le groupe d'*Ophrys argolica*

L'existence d'un groupe d'*Ophrys argolica* a été proposée par GÖLZ et REINHARD (1982). La grande similitude des espèces qui le composent rend cette hypothèse plausible. Il est néanmoins très difficile de le définir par des caractères exclusifs. Le trait le plus évident, la macule bispéculée, est un détail de coloration qui peut apparaître dans tous les groupes de la constellation. La pilosité du labelle ne diffère pas significativement de celle des autres *Fuciflorae*. L'appendice, constant et relativement faible, est voisin de celui du groupe d'*O. reinholdii*. Les pétales fournissent probablement le trait le plus original. Velus et à bords non ondulés, comme ceux des autres *Fuciflorae*, ils ont toutefois une forme particulière et bien reconnaissable chez toutes les espèces. Assez grands, ils apparaissent comme des demi-fuseaux relativement pleins et allongés, sans la base abruptement auriculée et le triangle distal raide et aigu des espèces à longs pétales du complexe d'*O. fuciflora*. Enfin, la cavité stigmatique présente des caractères intéressants. Les pseudo-yeux sont toujours présents, relativement petits, écartés et circulaires, formés près de la jonction des lèvres, de sorte qu'il est parfois difficile de décider s'ils sont dérivés des callosités internes, comme dans le complexe d'*O. fuciflora* ou des callosités externes, comme parfois dans le groupe d'*O. reinholdii*, les espèces du groupe différant peut-être les unes des autres à ce point de vue. Le plancher de la cavité est largement maculoïde. Le groupe compte au moins neuf espèces:

Ophrys crabronifera MAURI
Ophrys biscutella O. & E. DANESCH
Ophrys argolica H. FLEISCHMANN
Ophrys delphinensis O. & E. DANESCH
Ophrys elegans (RENZ) H. BAUMANN & KÜNKELE
Ophrys aegaea KALTEISEN & H.R. REINHARD
Ophrys lucis (KALTEISEN & H.R. REINHARD) PAULUS
Ophrys lesbis GÖLZ & H.R. REINHARD
Ophrys icariensis HIRTH & SPAETH

Les relations entre *Ophrys crabronifera*, *O. biscutella* et *O. argolica* et les caractères spécifiques de ces trois espèces très distinctes ont été établis par GÖLZ & REINHARD (1982). *O. delphinensis* a toujours été regardé comme un taxon hybride entre *O. argolica* et un taxon du groupe d'*Ophrys oestrifera* (DANESCH & DANESCH 1976; SUNDERMANN 1980A). Le statut des autres taxons n'a été établi que très récemment (KALTEISEN & REINHARD 1987B; HILLER & KALTEISEN 1988; GÖLZ & REINHARD 1989A; HIRTH & SPAETH 1990; PAULUS & GACK 1990A, 1992A; KEITEL & REMM 1991). L'appartenance d'*O. icariensis* à ce groupe n'a pas été formellement proposée. Les documents photographiques qui accompagnent la description originale (HIRTH & SPAETH 1990), montrent une pilosité du labelle, une cavité stigmatique et des pétales tout à fait compatibles avec ceux des autres espèces du groupe d'*O. argolica*, même si une certaine ressemblance avec *O. ferrum-equinum* est manifeste. Le groupe dans son ensemble montre d'ailleurs, a côté de ses affinités avec le complexe d'*O. fuciflora* et le groupe d'*O. reinholdii*, des tendances dans la direction du complexe d'*O. mammosa*.

Le complexe d'*Ophrys sphegodes*

Sans être nécessairement phylogénétiquement plus éloigné, le complexe d'*Ophrys sphegodes* se démarque plus nettement de tous les précédents que ceux-ci ne le font entre eux. La cavité stigmatique porte moins de vestiges de lèvres que chez les *Bombyliflorae* et les *Fuciflorae*. Les pseudo-yeux sont clairement formés par les callosités internes mais ils sont circulaires et collés aux parois intérieures de la cavité stigmatique, apparemment désolidarisés de l'arête, qui est elle-même moins marquée. Les points staminodiaux sont absents. Une grande partie du plancher de la cavité est envahie par la couleur du champ basal, la zone maculoïde étant absente ou réduite à une bande étroite entourant un écusson central clair. La macule est d'ailleurs plus désolidarisée de la cavité stigmatique que dans tous les autres complexes. Quand elle est complète, elle se rattache souvent aux épaules ou à l'extérieur de la cavité et non aux lèvres, et elle ne contrôle pas la couleur des pseudo-yeux ou de leur pourtour. La pilosité du labelle est généralement assez fournie et s'organise en couronne marginale ou submarginale continue et souvent large. L'extrémité distale du labelle est échancrée. Dans plusieurs groupes,

l'appendice est absent ou très faiblement développé. Les pétales sont allongés, à bords ondulés, non auriculés, glabres ou très faiblement ciliés. Le complexe est très riche en espèces et il est à première vue difficile de le subdiviser de manière cohérente. Pour le faire, nous avons recouru aux caractères de couleur et d'ornementation de la cavité stigmatique et du champ basal, constants dans ce complexe à l'intérieur de chaque espèce, alors qu'ils sont relativement variables dans d'autres groupes, celui d'*O. fuciflora* en particulier. Six types ont été distingués, représentés par *O. sphegodes*, *O. incubacea*, *O. arachnitiformis*, *O. provincialis*, *O. araneola*, *O. bertolonii*. Leurs caractères distinctifs sont résumés ci-dessous.

Ophrys sphegodes

Ophrys sphegodes est une espèce relativement isolée, qui diffère de toutes les autres espèces du complexe par la couleur claire de l'intérieur de la cavité stigmatique et du champ basal, en fort contraste avec le ton du reste du labelle (Fig. 13a; cf. aussi DEVILLERS et al. 1990: 92). Le pourtour de la cavité stigmatique est terne, teinté de verdâtre, de grisâtre ou de rosâtre. Les pseudo-yeux sont gros et généralement d'un gris verdâtre qui rappelle assez bien la couleur des oeufs d'*Acipenser stellatus*. L'intérieur de la cavité est uniforme ou, chez la moitié des individus environ (n=135), orné de lunettes verdâtres, assez ternes, joignant et parfois entourant les pseudo-yeux. Le champ basal est d'un jaune brun, brun verdâtre, khaki ou brun rougeâtre relativement clair, terne et impur, parfois très clair. Le reste du labelle, en dehors de la macule, est brun foncé, brun rouge foncé ou noirâtre. Il présente souvent un bord jaune (90% des individus dans certaines populations) et des gibbosités importantes aux épaules (55% à 90% des individus selon les populations). La pilosité submarginale est continue et assez abondante. La macule, plus ou moins en H, bleue ou bleutée, en général de faible étendue, est rarement lisérée de clair (environ 10% des spécimens dans les populations anglaises). Les sépales sont le plus souvent verts, mais tendent, chez quelques individus (jusqu'à 30%, toutefois, dans certaines populations), vers le blanc ou le rose (sépales «arachnitiformes»). Les pétales sont généralement plus foncés que les sépales, souvent très foncés aux bords.

Les caractères qui composent cette description correspondent à ceux des populations anglaises (Kent: obs. pers.; Kent, Dorset et Sussex: documents photographiques prêtés par D. M. TURNER ETTLINGER), auxquelles le nom d'*Ophrys sphegodes* s'applique indubitablement (Annexe 1,12). Parmi les populations continentales qui ont été rattachées à *O. sphegodes*, un certain nombre présentent exactement le même ensemble de caractères, en particulier ceux de la cavité stigmatique et du champ basal. C'est le cas notamment de populations que nous avons examinées en Belgique, dans diverses régions de France (Champagne-Ardennes, bassin de Paris, Vendée, Causses du Quercy, Gers, Ariège, Corbières) et dans les montagnes de la péninsule ibérique (Sierra de Cuenca). De nombreux documents photographiques (e.g. BREINER & BREINER 1981: 153; HEYER 1991) montrent les mêmes caractères dans les

populations allemandes. Dans la partie la plus orientale de l'aire de distribution nous les avons retrouvés sur des individus de la plaine pannonienne autrichienne; ils sont illustrés en Slovaquie par PROCHÁZKA et VELÍSEK (1983). De nombreuses autres populations continentales, encore souvent incluses dans un concept, même relativement étroit, d'*O. sphegodes*, ont des caractères qui ne s'accordent pas avec ceux des populations anglaises. Elles sont discutées dans les paragraphes consacrés aux groupes suivants.

Ainsi défini, *Ophrys sphegodes* apparaît comme un taxon surtout occidental, de distribution relativement septentrionale. Son aire de distribution s'étend vers le sud jusqu'aux collines et montagnes du sud de la France et de la péninsule ibérique, à l'est au moins jusqu'à la plaine pannonienne. Dans les régions sub- et supraméditerranéennes occidentales il peut être localement sympatrique avec des espèces des groupes d'*Ophrys garganica* et d'*O. arachnitiformis*. Vers le sud-est, il est remplacé, comme l'ensemble du complexe, par *O. mammosa* et ses alliés.

Le groupe d'*Ophrys incubacea*

Le groupe d'*Ophrys incubacea*, surtout centre- et ouest-méditerranéen, diffère abruptement d'*O. sphegodes* par les caractères de la cavité stigmatique (Fig. 13b). L'intérieur de la cavité et le champ basal sont concolores avec la partie centro-distale du labelle. Ils sont généralement très sombres, souvent noirâtres, parfois rouge foncé quand le labelle l'est lui-même. Les pseudo-yeux sont petits, noirs ou bleus, souvent bleu clair ou blancs à l'extérieur. Le pourtour de la cavité est souvent blanc brillant, parfois teinté de rose ou de vert pâle, mais en restant de tonalité claire et éclatante. Il est joint à l'extérieur des pseudo-yeux par de courtes brides de même couleur, souvent blanc vif. Les autres caractères sont généralement ceux du complexe, le groupe se signalant toutefois par une tendance à l'élargissement des pétales, à l'intensité des tons, en particulier du bleu de la macule, et à la floraison tardive. La macule s'étend habituellement sur les épaules. Nous incluons six espèces dans le groupe, dont deux d'origine probablement hybride avec d'autres complexes:

Ophrys incubacea BIANCA

Ophrys passionis SENNEN ex J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys garganica O. & E. DANESCH

Ophrys sipontensis LORENZ & GEMBARDT

Ophrys aveyronensis (J.J. WOOD) P. DELFORGE

Ophrys castellana J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Les trois premières espèces expriment au mieux les caractéristiques du groupe. *Ophrys incubacea* est une espèce très stable et constante, répandue dans le bassin méditerranéen occidental, abondante dans les grandes îles et en Italie, de floraison tardive. Il diffère des autres espèces du groupe par les

gibbosités importantes qui ornent les épaules et par la pilosité marginale exceptionnellement longue et dense. La macule, en H simple, d'un bleu très vif, n'est généralement pas lisérée de blanc dans le nord de l'aire, mais elle l'est dans le sud. Les pétales sont souvent finement ciliés. La cavité stigmatique présente un contraste particulièrement tranché entre le noir de l'intérieur et du champ basal et le blanc du pourtour et des brides pseudoculaires, lesquelles englobent la partie extérieure des pseudo-yeux, et même, dans le sud, les pseudo-yeux dans leur intégralité.

Ophrys passionis ressemble fort à *O. incubacea*. Il en diffère par l'absence habituelle des gibbosités scapulaires, par les bords moins velus, par les brides pseudoculaires blanches un peu plus étroites et plus irrégulières, par les pétales souvent élargis. L'espèce est répandue au moins en Catalogne, où elle a généralement été appelée *O. garganica* (NELSON 1962; DANESCH & DANESCH 1969B; ARNOLD 1981; PAULUS & GACK 1992B) ainsi que dans le sud et le sud-ouest de la France, où elle a été universellement appelée *O. sphegodes*, et ce sans réserves, sauf dans le sud de la Bretagne où CORBINEAU (1990) avait depuis longtemps attiré l'attention sur les ressemblances avec *O. garganica*. Nous avons examiné et photographié sur le terrain des populations des Bouches-du-Rhône, du Gard, des Grands Causses, d'Oléron, du Morbihan et comparé les documents photographiques obtenus (112 plantes) avec ceux qui ont été recueillis en Catalogne par Pierre DELFORGE. Toutes ces populations représentent une même entité, relativement constante, et bien distincte d'*O. sphegodes*. Le nom d'*O. passionis*, qui lui avait été conféré en Catalogne par SENNEN (ARNOLD 1981) et qui fait allusion à sa floraison tardive par rapport à celle du groupe d'*O. arachnitiformis* et d'*O. sphegodes*, peut lui être conservé moyennant des dispositions nomenclaturales (Annexe 1,13). Une certaine variabilité interpopulationnelle existe, notamment dans la présence d'individus à sépales vivement colorés («arachnitiformes»), très rare en Provence, régulière en Bretagne (CORBINEAU 1990), où nous avons évalué leur fréquence à 10% des individus (n=400).

Ophrys garganica est très semblable à *O. passionis*, et peut-être conspécifique, comme retenu par PAULUS et GACK (1992B). Les principales populations d'*O. garganica*, celle du Gargano (localité type) et celle de la Maremme (BERGERON 1982; DEL PRETE et al. 1982), que nous avons examinées, diffèrent toutefois d'*O. passionis* par les brides pseudoculaires plus irrégulières et plus obscurcies, les plages maculoïdes beaucoup plus importantes et plus colorées sur le plancher de la cavité stigmatique, les pétales plus constamment et exagérément élargis, les fleurs plus grandes et plus colorées. Étant donné la grande disjonction d'aire et l'existence de caractères diagnostiques, il semble préférable, dans l'attente d'une meilleure compréhension de toutes les populations italiennes du complexe, de traiter les deux espèces séparément. *O. sipontensis* est encore plus proche d'*O. garganica* que celui-ci ne l'est d'*O. passionis*. Il en diffère par le pourtour de la cavité et les brides pseudoculaires encore plus obscurcis de rougeâtre et par les sépales colorés. *O. aveyronensis* et *O. castellana* sont également des espèces à sépales colorés du complexe d'*O. sphegodes*, mais qui montrent des signes clairs

d'une origine hybride dans laquelle intervient le complexe d'*O. fuciflora* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988). L'examen de leur cavité stigmatique suggère que c'est le groupe d'*O. incubacea* qui est leur origine à l'intérieur du complexe d'*O. sphegodes*. Les caractères et la distribution de l'un ou de l'autre ont été discutés en détail dans plusieurs études récentes (WOOD 1983; DELFORGE 1984, 1989B; BREINER & BREINER 1987; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988).

Le groupe d'*Ophrys arachnitiformis*

Les espèces du groupe d'*Ophrys arachnitiformis* ont, comme celles du groupe d'*O. incubacea*, l'intérieur de la cavité stigmatique et le champ basal concolores avec le labelle (Fig. 13c). Pour le reste, toutefois, les caractères de la cavité sont beaucoup plus proches de ceux d'*O. sphegodes*. Le pourtour est terne, les pseudo-yeux gros, gris vert, souvent entourés de cercles clairs, jaunâtres ou jaune verdâtre, qui se prolongent en une barre de jonction à travers le fond de la cavité. Beaucoup d'espèces sont arachnitiformes. Un petit appendice est plus constamment présent que dans le groupe précédent ou chez *O. sphegodes*. Le groupe est imparfaitement résolu. Nous y incluons onze espèces, dont deux au moins certainement d'origine hybride:

Ophrys arachnitiformis GRENIER & PHILIPPE

Ophrys praecox (CORRIAS) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys exaltata TENORE

Ophrys cephalonica (B. & H. BAUMANN) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys archipelagi GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys matteolana MEDAGLI, D'EMERICO, BIANCO & RUGGIERO

Ophrys argentaria J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys tyrrhena GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys morisii (MARTELLI) SOÓ

Ophrys splendida GÖLZ & H.R. REINHARD

Ophrys panormitana (TODARO) SOÓ

Les six premières espèces sont entièrement ou fréquemment arachnitiformes et présentent de façon typique la plupart des caractéristiques du groupe. Nous avons argumenté ailleurs (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988) qu'*Ophrys arachnitiformis*, *O. praecox*, *O. exaltata* et *O. cephalonica* formaient un ensemble cohérent. L'observation ultérieure d'*O. cephalonica* à Céphalonie en 1989 nous a confortés dans cette opinion. La cavité stigmatique de trois des espèces est exactement celle qui a été décrite ci-dessus pour le groupe. Celle d'*O. praecox* s'en démarque quelque peu par le fond assombri, habituellement sans dessin, et les pseudo-yeux généralement entièrement verts. *O. archipelagi* et *O. matteolana*, dont la séparation spécifique n'est pas entièrement établie, sont très proches de l'ensemble d'*O. arachnitiformis* mais présentent quelques caractères qui suggèrent l'intervention dans leur

origine des groupes d'*O. fuciflora* ou d'*O. argolica*. C'est clairement le cas d'*O. tyrrhena* et d'*O. morisii*, dont le type morphologique s'écarte en conséquence davantage, surtout dans le cas d'*O. morisii*, d'*O. arachnitiformis* et ses alliés. Les caractères de leur cavité stigmatique suggèrent toutefois que c'est bien ce groupe qui a fourni le parent araniériforme.

Ophrys splendida et *O. panormitana* ne sont placés dans le groupe qu'avec réserves. Le premier est un taxon endémique de Provence. Sa cavité stigmatique le rapproche le plus du groupe d'*O. arachnitiformis* mais il s'y singularise par ses pétales élargis et sa floraison tardive, qui évoquent le groupe d'*O. incubacea*. *O. panormitana* est un taxon sicilien encore mal compris. Décrit depuis 1842, mais toujours caractérisé par des attributs peu stables et peu diagnostiques, comme la lobulation du labelle, il avait été fondu dans *O. exaltata* par BAUMANN et KÜNKELE (1984), un traitement auquel nous nous étions ralliés (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988). PAULUS et GACK (1992B) ont établi sa réalité, indiquée par l'existence d'un pollinisateur différent, mais ses caractères morphologiques restent mal définis. La plupart des documents photographiques publiés suggèrent une appartenance au groupe d'*O. arachnitiformis* et une très grande similitude avec *O. exaltata*. D'autres toutefois (LIVERANI 1991: 107), s'ils sont correctement attribués, indiquent des affinités avec le groupe d'*O. incubacea*. L'ensemble des espèces précédentes, formant collectivement la nébuleuse des ophrys «arachnitiformes» a fait l'objet de nombreuses analyses qui fournissent d'autres détails sur leurs caractères et une iconographie étendue (REINHARD 1972; TESCHNER 1972; GÖLZ & REINHARD 1980A, B, 1986, 1987, 1988; BAUMANN & BAUMANN 1984; BAUMANN & KÜNKELE 1984; BLATT 1985; DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988; ENGEL 1988B; TYTECA 1988; DELFORGE 1989A, 1994; ENGEL & MARK 1989; PAIN 1989; MEDAGLI et al. 1991; GRASSO et al. 1991; PAULUS & GACK 1992B). L'usage de la dénomination *O. arachnitiformis* pour l'espèce provençale précoce du groupe restant controversé (PAULUS & GACK 1992B), il est une fois encore justifié en annexe (Annexe 1,14).

Il est certain que des taxons à périanthe externe vert ou majoritairement vert font aussi partie du groupe. Ainsi, il existe, en Languedoc et dans les Corbières, des populations d'ophrys très précoces à sépales souvent verts, vert pâle, vert blanchâtre ou vert jaunâtre (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988). Nous avons eu l'occasion d'examiner des populations nombreuses de ce taxon dans le massif de la Clape et dans la région de Montpellier en février et début avril 1993. Environ 10% des plantes (n=325) étaient à sépales vivement colorés, la plupart des autres à sépales jaune vert, quelques-unes à sépales vert foncé. L'ensemble de leurs caractères indiquaient clairement le groupe d'*Ophrys arachnitiformis*, probablement *O. arachnitiformis* lui-même. C'est aussi à ce groupe qu'appartiennent diverses entités appelées *O. sphegodes* en Italie. Elles forment probablement plusieurs espèces dont les interactions restent à préciser. Nous avons individualisé (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS in DELFORGE et al., 1991) l'une des plus distinctes d'entre elles, *O. argentaria*, un taxon à très petites fleurs et macule complexe, caractéristique du mont Argentario et des régions côtières

voisines (Fig. 13c). Deux espèces à grandes fleurs, l'une précoce, l'autre tardive, plus semblables à *O. arachnitiformis*, existent dans la même région.

Ophrys provincialis

Ophrys provincialis combine de manière originale les caractères des groupes d'*O. garganica* et d'*O. arachnitiformis*. C'est en outre la seule espèce du complexe, avec *O. sphegodes*, dont la cavité et le champ basal ne sont pas concolores avec le labelle. Le pourtour de la cavité est généralement blanc ou blanc verdâtre brillant, relié aux pseudo-yeux par des brides blanches comme chez *O. passionis*. Le fond de la cavité et le champ basal sont rouge clair vif (Fig. 13d), souvent visiblement plus pâles que le labelle généralement brun rougeâtre. Les pseudo-yeux sont entourés et joints par une double barre blanche contrastant vivement avec le fond. En outre la macule est généralement fortement lisérée de blanc et il y a, comme dans le groupe d'*O. arachnitiformis*, un petit appendice. Les pétales sont souvent élargis, comme dans le groupe d'*O. garganica*. L'espèce semble intermédiaire entre les deux groupes, peut-être d'origine hybride, un champ basal discolore apparaissant souvent chez les individus hybrides du complexe. Une certaine incertitude nomenclaturale a entouré cette espèce, entraînant des imprécisions de détermination. Les documents photographiques de BUTTLER (1986, 1991: 213 c/l), BAUMANN et KÜNKELE (1988A: 132), JACQUET (1988: 53), DELFORGE (1994: 420), s'y rapportent bien et contribuent à illustrer ses caractères.

Ophrys araneola

Ophrys araneola est une espèce très distincte et isolée. Sa cavité stigmatique et le champ basal sont concolores avec le labelle, le pourtour de la cavité assez terne comme dans le groupe d'*O. arachnitiformis*. Les pseudo-yeux sont noirs, contrastant peu avec le fond de la cavité. Ils ne sont ni entourés ni joints par des bandes claires, mais souvent faiblement reliés au pourtour de la cavité par une virgule infraoculaire verdâtre. L'ensemble de ce dessin est très constant, proche de celui du groupe d'*O. bertolonii*. Le labelle très plat, très petit par rapport aux autres pièces florales, la pilosité relativement faible de la couronne submarginale, le port très robuste de la plante par rapport à ses fleurs, complètent un ensemble de caractères uniques. L'espèce a probablement des affinités avec le groupe d'*O. arachnitiformis* d'une part, avec *O. sphegodes* d'autre part.

Le groupe d'*Ophrys bertolonii*

Le groupe d'*Ophrys bertolonii* diffère des autres groupes du complexe d'*O. sphegodes* par le labelle plus allongé, muni d'une pilosité longue et

luxuriante, et surtout par la présence constante d'un appendice bien développé. La cavité stigmatique, très uniforme dans le groupe, est similaire à celle d'*O. araneola*. L'intérieur de la cavité et le champ basal sont foncés, presque noirs. Les pseudo-yeux sont noirs, ne contrastant pas avec la cavité. Ils ne sont pas entourés ni reliés par des bandes claires, mais souvent soulignés par une virgule verdâtre reliée au pourtour de la cavité. Chez la plupart des espèces, les côtés de la cavité tendent à s'évider, découvrant les pseudo-yeux. Les pétales tendent à être plus longs et à bords plus droits que dans les autres groupes du complexe d'*O. sphegodes*. La macule est caractéristiquement limitée à la zone centrale, souvent en fer à cheval ou en gouttes, rarement lisérée de blanc. Le groupe comprend quatorze espèces:

Ophrys bertolonii MORETTI
Ophrys aurelia P. DELFORGE, J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys benacensis (REISIGL) O. & E. DANESCH et EHRENDORFER
Ophrys balearica P. DELFORGE
Ophrys catalaunica O. & E. DANESCH
Ophrys saratoi E.G. CAMUS
Ophrys drumana P. DELFORGE
Ophrys bertoloniiformis O. & E. DANESCH
Ophrys explanata (LOJACONO) P. DELFORGE
Ophrys flavicans VISIANI
Ophrys promontorii O. & E. DANESCH
Ophrys tarentina GÖLZ & H.R. REINHARD
Ophrys melitensis (SALKOWSKI) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys lunulata PARLATORE

Les dix premières espèces forment un sous-ensemble homogène. Leurs caractères et leurs relations ont été discutés par O. et E. DANESCH (1972), REISIGL (1972), GÖLZ et REINHARD (1979, 1986), DELFORGE (1988, 1989C, 1990A, 1994), DELFORGE et al. (1989), PAULUS et GACK (1992B). Parmi eux, *Ophrys bertolonii* se distingue par l'évidement extrême de la cavité stigmatique, un caractère unique parmi les *Araniferae-Fuciflorae*. Son système de coloration est néanmoins celui du groupe. Ce système paraît très stable, constant même chez les espèces vraisemblablement hybrides, sauf chez certains individus d'*O. catalaunica* qui montrent une approche du groupe d'*O. arachnitiformis*.

Les quatre dernières espèces du complexe sont plus isolées, mais les caractéristiques de couleur de la cavité stigmatique restent inchangées et la tendance à l'évidement et au dégagement des pseudo-yeux subsiste, au moins chez *O. lunulata* et *O. tarentina*. *O. promontorii*, *O. lunulata* et *O. tarentina* sont des espèces très constantes, dont les caractères distinctifs sont bien établis (GÖLZ & REINHARD 1982; DELFORGE & DELFORGE 1985; KALTEISEN & REINHARD 1987A; PAULUS & GACK 1992B). *O. melitensis* a été récemment décrit sous le nom d'*O. sphegodes* subsp. *melitensis* (SALKOWSKI 1992). Il n'est pas directement lié à *O. sphegodes* s.st., ce qui nous oblige à

proposer une modification nomenclaturale (Annexe 1,15). Ses affinités sont difficiles à établir avec certitude sur la base de l'iconographie disponible (SALKOWSKI 1992: 630c, d), mais la coloration de la cavité stigmatique, la présence d'un appendice bien développé, la pilosité marginale, la macule en gouttes ou en fer à cheval, la ressemblance d'ensemble avec *O. tarentina,* suggèrent son intégration dans le groupe d'*O. bertolonii*. La présence de gibbosités, assez faibles, aux épaules, n'est pas incompatible avec cet arrangement puisqu'elles se retrouvent chez une autre espèce du groupe, *O. promontorii*.

Le complexe d'*Ophrys mammosa*

Le complexe d'*Ophrys mammosa* présente beaucoup de similitudes superficielles avec celui d'*O. sphegodes*. La plupart des espèces qui le composent lui ont d'ailleurs été habituellement associées au sein de la section *Araniferae*. Il nous est apparu depuis longtemps que les deux complexes différaient de manière plus tranchée qu'on ne le reconnaît généralement. Deux caractères évidents séparent les deux ensembles (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1990). La pilosité longue du labelle, qui forme une couronne continue, bien fournie, chez *O. sphegodes* et ses alliés, est très réduite dans le complexe d'*O. mammosa*, limitée aux épaules du labelle. Le reste du labelle porte une pilosité extrêmement courte, invisible à la loupe, qui lui donne un aspect velouté, moiré dans les macrophotographies au flash annulaire (Fig. 14). L'appendice, généralement présent, est formé d'une surface de même texture et couleur que le reste du bord du labelle et il prolonge sans, ou presque sans, hiatus la courbure du labelle.

Chez les alliés d'*O. sphegodes*, au contraire, l'appendice, quand il y en a un, paraît greffé au fond d'une échancrure du labelle, contrastant avec lui par la texture et la couleur, comme chez les *Fuciflorae*. D'autres différences, peut-être phylogénétiquement plus significatives, séparent les deux complexes. Le système maculaire des alliés d'*O. mammosa* est solidaire de la cavité stigmatique, comme chez les *Fuciflorae*. Il se raccorde clairement aux vestiges de lèvres externes et il contrôle, chez beaucoup d'espèces, d'importantes plages maculoïdes sur le plancher de la cavité, même si les côtés de celui-ci peuvent être envahis par la couleur du champ basal. Il contrôle aussi souvent la couleur des pseudo-yeux, qui sont, dans plusieurs groupes d'espèces, formés plus à l'extérieur, dans la zone de jonction des lèvres, comme dans les complexes d'*O. argolica* et d'*O. reinholdii*. Comme dans ces complexes aussi, des vestiges, parfois importants, des callosités temporales, externes et staminodiales forment souvent des bourrelets sur les pourtours de la cavité stigmatique. Deux attributs, moins constants, confortent la séparation. Les sépales d'*O. mammosa* et de ses associés sont habituellement lavés de brun ou de pourpre dans leur moitié inférieure, comme ceux de la plupart des complexes orientaux. Leurs pétales sont un peu plus triangulaires, plus auriculés à la base, plus souvent légèrement ciliés. Le complexe d'*O. mammosa* est limité au bassin méditerranéen oriental où il

remplace celui d'*O. sphegodes*, entièrement absent. Les limites de ses composantes restent imparfaitement élucidées. Vingt espèces au moins paraissent pouvoir être caractérisées et lui être rattachées:

Ophrys ferrum-equinum DESFONTAINES
Ophrys gottfriediana RENZ
Ophrys lycia RENZ & TAUBENHEIM
Ophrys spruneri NYMAN
Ophrys mammosa DESFONTAINES
Ophrys helenae RENZ
Ophrys gortynia (H. BAUMANN & KÜNKELE) PAULUS
Ophrys leucophthalma J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys macedonica (H. FLEISCHM. ex SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys aesculapii RENZ
Ophrys epirotica (RENZ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys grammica (B. & E. WILLING) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys herae HIRTH & SPAETH
Ophrys cretensis (H. BAUMANN & KÜNKELE) PAULUS
Ophrys montenegrina (H. BAUMANN & KÜNKELE) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN
Ophrys hebes (KALOPISSIS) B. & E. WILLING
Ophrys caucasica WORONOW ex GROSSHEIM
Ophrys sintenisii H. FLEISCHMANN & BORNMÜLLER
Ophrys transhyrcana CZIERNAKOWSKA
Ophrys amanensis (E. NELSON ex RENZ & TAUBENHEIM) P. DELFORGE

La compréhension de la systématique interne du complexe a été retardée par la confusion entre les complexes d'*Ophrys sphegodes* et d'*O. mammosa*. De nombreuses espèces du bassin oriental ont été décrites, sur la base de ressemblances superficielles, probablement surtout l'absence de gibbosités et de lobes au labelle, comme des taxons infraspécifiques subordonnés à *O. sphegodes* s.st., alors que ce dernier, et tout son groupe, sont absents de la région, comme SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931) l'avait d'ailleurs déjà noté. En outre, *O. mammosa* lui-même a souvent fait l'objet d'une définition très large, incluant des taxons que peu unit, si ce n'est l'appartenance au groupe et la présence des gibbosités. La correction de ces deux sources d'erreurs nous a déjà amenés à proposer des combinaisons nouvelles destinées à éloigner *O. epirotica* et *O. montenegrina* d'*O. sphegodes*, *O. grammica* d'*O. mammosa* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS in DELFORGE et al. 1991). PAULUS (1988) ayant d'autre part isolé les autres taxons orientaux qui avaient été associés à *O. sphegodes*, il ne semble rester actuellement qu'un seul vestige de la confusion des deux complexes, la fraction de la nébuleuse du nord de la Grèce qui a été constamment, et reste souvent, notée sous le nom d'*O. sphegodes*.

DELFORGE (1992A) a rapporté à *O. herae* les plantes précoces. Trois taxons, au moins, semblent impliqués dans les floraisons tardives de plantes à fleurs

petites ou moyennes susceptibles d'entretenir les confusions. L'un est *O. grammica*. Un deuxième est un taxon à fleurs moyennes, munies de gibbosités comme le sont les fleurs d'*O. mammosa* s.st., mais frappantes par la blancheur des décorations de la macule et de la cavité stigmatique. Aucun nom valide ne semble lui avoir été attribué et nous proposons de l'appeler *O. leucophthalma* (Annexe 1,16). Le troisième est probablement celui qui, par l'absence fréquente de gibbosités, passe le plus souvent pour *O. sphegodes*. Le nom d'*O. macedonica* peut probablement lui être affecté (Annexe 1,17).

Les espèces du complexe restent trop peu connues pour proposer à ce point une division entièrement cohérente. Les caractéristiques de la cavité stigmatique, presque aussi constantes dans ce complexe que dans celui d'*O. sphegodes*, permettent néanmoins de définir quelques ensembles, individualisés ci-dessous.

Ophrys ferrum-equinum, *O. gottfriediana*, *O. lycia*, *O. spruneri*, *O. mammosa*, *O. helenae*, *O. gortynia*, *O. leucophthalma* possèdent un champ basal très sombre (Figs 14a, b), concolore avec le labelle, ou plus foncé (*O. spruneri*, *O. ferrum-equinum*, *O. gottfriediana*) que lui. La cavité stigmatique présente de manière complète les caractéristiques attribuées au complexe. En particulier, les plages maculoïdes du plancher sont souvent très importantes. Elles sont plus frappantes que chez tout autre groupe par les couleurs lumineuses et intenses que leurs parties réfléchissantes partagent avec la macule. Les pseudo-yeux, souvent bleus ou bleutés, sont eux-mêmes habituellement maculoïdes. Les bourrelets vestigiaux du pourtour de la cavité sont importants.

À l'intérieur du groupe, *Ophrys ferrum-equinum* et *O. gottfriediana* occupent une place particulière par leurs affinités évidentes avec le groupe d'*O. argolica*. La plupart des espèces du groupe sont bien connues et ont fait l'objet d'études récentes (BAUMANN & BAUMANN 1984; VÖTH 1984; HILLER & KALTEISEN 1988; PAULUS 1988; GÖLZ & REINHARD 1988; HIRTH & SPAETH 1989; BOURNÉRIAS & BOURNÉRIAS 1991; PAULUS & GACK 1992A). *O. lycia*, décrit d'une seule station (RENZ & TAUBENHEIM 1980, 1984), et que nous n'avons pas vu, est de position incertaine. Il ne diffère toutefois pas beaucoup de certaines des nombreuses formations hybrides que produisent quelques-unes des espèces de ce groupe, en particulier *O. ferrum-equinum*, *O. spruneri* et *O. mammosa*.

Diverses vagues de floraison d'*Ophrys mammosa* s.l. ont longtemps été reconnues, notamment dans le nord-ouest de la Grèce (WILLING & WILLING 1983, 1984, 1985). Les formes à grandes fleurs, «*O. mammosa* subsp. *serotina*» (WILLING & WILLING 1985), «*O. mammosa* type 2» (DELFORGE 1994) semblent peu individualisées et se retrouvent, en individus isolés, dans d'autres parties de l'aire. Par contre, le taxon à petites fleurs, abondant en Épire et en Macédoine, que nous proposons d'appeler *O. leucophthalma* (Fig. 15a), en allusion à la couleur frappante des pseudo-yeux, se démarque clairement d'*O. mammosa* par, outre la taille des fleurs, des caractères constants. Les pseudo-yeux sont blancs sur la face externe, bleu clair sur la

face interne. Ils sont reliés au pourtour de la cavité, très blanc, lui aussi, et souvent au centre blanc du plancher. Celui-ci ne porte, en dehors de ce centre blanc, quasi aucune plage maculoïde. La macule est bleu clair, lisérée de blanc, ou entièrement blanche. Les gibbosités scapulaires du labelle sont généralement blanches à la face interne et portent, comme chez *O. herae* et *O. grammica* que l'espèce rappelle aussi par la forme du labelle, une pilosité raide et hérissée. Ce taxon est celui qui est illustré par DELFORGE (1994: 392C), qui note aussi sa probable indépendance, sous le nom d'«*Ophrys mammosa*, type 3». Les caractéristiques de sa cavité stigmatique diffèrent entièrement de celle de l'autre taxon tardif à petits fleurs de cet ensemble, *O. gortynia* de Crète, dont la macule est aussi d'un bleu beaucoup plus intense. La blancheur des ornementations peut rappeler *O. reinholdii*, mais *O. leucophthalma* ne présente évidemment pas les caractéristiques de la cavité stigmatique de ce dernier, bien visibles chez ses hybrides avec le groupe d'*O. mammosa*, comme *O.* x *mulierum* (*O. mammosa* x *O. reinholdii*, BAUMANN & KÜNKELE 1986: 508, 651), *O.* x *kozanica* (*O. leucophthalma* [?] x *O. reinholdii*, WILLING & WILLING 1986: 1098-1099) et *O.* x *vogatsica* (*O. macedonica* [?] x *O. reinholdii*, WILLING & WILLING 1986: 1099-1101).

Un deuxième taxon tardif du nord-ouest de la Grèce, à petites fleurs, *Ophrys macedonica*, appartient vraisemblablement au voisinage immédiat d'*O. mammosa*, plutôt qu'à l'un des autres groupes du complexe. Il est sans doute responsable des observations d'«*O. sphegodes*» dans cette région et était appelé *O. macedonica* par les auteurs plus anciens (e.g. SOÓ in KELLER & SOÓ 1931) qui voyaient en lui un intermédiaire entre *O. mammosa* et *O. sphegodes*. Il est placé au voisinage d'*O. grammica* par DELFORGE (1994: 395, entité 3), mais n'a pas les caractères du groupe dans lequel ce dernier semble s'inscrire. Il ressemble à *O. mammosa* par les caractéristiques de la cavité stigmatique, avec un champ basal très sombre. Il rappelle aussi beaucoup *O. gortynia*, d'aire très éloignée. Il se distingue des deux par, notamment, le développement souvent faible des mammosités scapulaires. Il n'a pas l'étroitesse du labelle caractéristique du second. Ses fleurs sont très petites, plus petites en général que celles d'*O. leucophthalma*, son labelle très glabre. D'autres taxons restent probablement à délimiter dans ce groupe, comme par exemple, l'entité insulaire appelée «*O. mammosa* à bords jaunes» (BOURDON 1986; HIRTH & SPAETH 1989).

Ophrys aesculapii et *O. epirotica* partagent avec le groupe précédent le champ basal extrêmement foncé (Figs 14c, d), toujours plus foncé chez eux que le labelle, et la macule étroitement liée à la cavité stigmatique et aux pseudo-yeux. Les pseudo-yeux sont blancs chez *O. aesculapii*, noirs ou gris bleu chez *O. epirotica*. Il manque à ces espèces les plages bleues hautement réfléchissantes des espèces du premier groupe. Leur cavité stigmatique est moins gonflée par les bourrelets temporaux et leur labelle est plus plat. Les espèces du groupe ont été discutées par, notamment, GÖLZ et REINHARD (1983, 1984), WILLING et WILLING (1985) et VÖTH (1989).

Ophrys sintenisii, O. transhyrcana, O. amanensis et *O. caucasica,* que nous ne connaissons pas, peuvent former, comme suggéré par DELFORGE (1990B, 1994), un groupe discret, uni par l'extrémité longue et très aiguë du gynostème. Le reste de leurs caractères semble souvent rappeler le premier groupe. L'information relative au groupe s'est améliorée récemment (RENZ 1978; WOOD 1980; BAUMANN & KÜNKELE 1982A; RENZ & TAUBENHEIM 1984; SEZIK 1984; PAULUS & GACK 1986, 1990B, 1992A; BERGEL 1987; BREINER 1987; DELFORGE 1990B, 1994; RÜCKBRODT & RÜCKBRODT 1990; KAJAN et al. 1992).

Ophrys grammica, O. cretensis, O. herae sont trois espèces à fleurs petites ou moyennes qui peuvent se caractériser par un champ basal relativement clair et terne (Figs 15b, c, d), soit concolore avec un labelle qui possède les mêmes caractéristiques, comme chez *O. cretensis,* soit en contraste spectaculaire avec ce dernier, comme chez *O. herae* (DELFORGE 1992a) et *O. grammica.* Le plancher de la cavité est peu ou pas marqué par des plages maculoïdes, les pseudo-yeux, gros et verdâtres, sont nettement internes, les autres vestiges de callosités réduits à de petites callosités externes. L'information et la documentation iconographique sur ces espèces est récente mais commence à se compléter (ALIBERTIS & ALIBERTIS 1985, 1989; WILLING & WILLING 1985; PAULUS 1988; DELFORGE 1990B, 1992A, B, 1993B, C, 1994; KREUTZ 1990; BOURNÉRIAS & BOURNÉRIAS 1991; HIRTH & SPAETH 1992). *O. montenegrina* est une espèce à grandes fleurs dont les caractéristiques (BAUMANN & KÜNKELE 1988B) rappellent beaucoup celles du groupe d'*O. cretensis. O. hebes* est difficile à placer. Nous ne l'avons pas vu dans la nature. Les documents publiés (WILLING & WILLING 1980, 1985; GÖLZ & REINHARD 1984) nous suggèrent de le situer provisoirement ici. La cavité stigmatique d'*O. caucasica* peut aussi être très claire (BERGEL 1987; BREINER 1987; BAUMANN & KÜNKELE 1988A; DELFORGE 1994).

Phylogenèse de la constellation des *Bombyliflorae-Fuciflorae-Araniferae*

Malgré les différences importantes qui existent entre les espèces et les groupes d'espèces qui forment cet ensemble, il est relativement difficile de cerner des synapomorphies majeures simples permettant de définir les clades. L'extrémité aiguë du gynostème, unissant les complexes ou groupes d'*Ophrys apifera, O. fuciflora, O. umbilicata, O. reinholdii, O. argolica, O. mammosa* et *O. sphegodes* paraît l'une d'elles.

Le groupe d'*O. tenthredinifera* pourrait alors être le taxon-soeur de cet ensemble, toutefois plus difficile à caractériser. Les sépales orbiculaires d'*O. bombyliflora, O. tenthredinifera* et *O. tardans* sont une synapomorphie sans ambiguïté, mais relativement mineure, à côté des caractères de la cavité stigmatique, malheureusement, dans leur ensemble, plésiomorphes. Le plancher vallonné de la cavité d'*O. apifera* est une synapomorphie nette, comme l'est, de façon un peu moins évidente, le plancher orné de rappels des

surfaces réfléchissantes du labelle qui est partagé par les autres groupes et complexes. Au-delà, deux ensembles se dessinent assez bien, à partir de l'examen de la cavité stigmatique. La cavité à arête abrupte du complexe d'*O. fuciflora* et du groupe d'*O. umbilicata* est particulière, bien qu'approchée par *O. apifera*. Une arête douce et sinueuse caractérise un deuxième ensemble dans lequel s'esquisse une série évolutive dans la disposition des pseudo-yeux, partant d'un type voisin de celui d'*O. fuciflora*, aboutissant, à travers *O. reinholdii* puis *O. argolica*, à *O. mammosa* et *O. sphegodes*. L'ordonnance des trois derniers groupes, reposant sur les caractères décrits dans les paragraphes précédents et résumés au Tableau 1 (T à Y), ne peut se faire sans postuler un certain nombre de réversions.

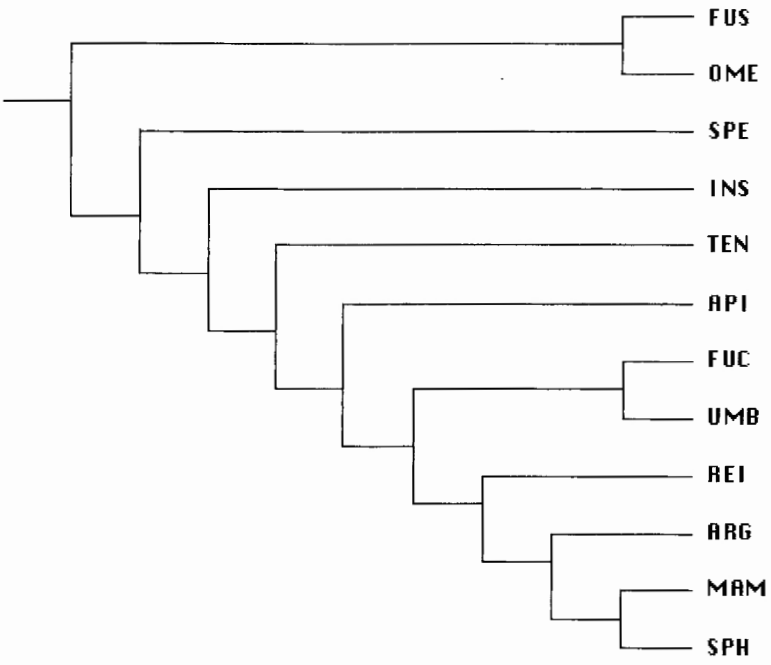


Fig. 16. Hypothèse phylogénétique pour les groupes d'espèces du genre *Ophrys*. Sigles des groupes comme dans le Tableau 1.

Tableau 1. Table des états de caractères dans les groupes du genre *Ophrys*.

Carac	1 2 3 4 5 6 7 8 9 A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X Y
ORC	0 0 0 0 0 0 0 0 0 ö 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
FUS	1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
OME	1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
SPE	1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
INS	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
TEN	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
API	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
FUC	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 ö 0
UMB	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0
REI	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1
ARG	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1
MAM	1 1 0 0 0 0 1 1 ï 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 1 1 1
SPH	1 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 ï 0 1 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 0

Groupe externe: *Orchis* (ORC).

Groupes: FUS, complexe d'*Ophrys fusca–O. lutea–O. iricolor*; OME, complexe d'*O. omegaifera*; SPE, groupe d'*O. speculum*; INS, groupe d'*O. insectifera*; TEN, groupe d'*O. tenthredinifera*; API, groupe d'*O. apifera*; FUC, complexe d'*O. fuciflora*; UMB, groupe d'*O. umbilicata*; REI, groupe d'*O. reinholdii*; ARG, groupe d'*O. argolica*; MAM, complexe d'*O. mammosa*; SPH, complexe d'*O. sphegodes*.

Caractères: 1 = Pilosité labellaire en plages; 2 = Pétales très différenciés des sépales, en lanières; 3 = Macule basale; 4 = Brosse jugulaire; 5 = Gorge en V; 6 = Gorge en seuil; 7 = Cavité stigmatique hémisphérique; 8 = Lèvres entières ou partielles entourant la cavité stigmatique; 9 = Pétales ciliés; A = Pseudo–yeux supérieurs, formés par les callosités temporales ou staminodiales; B = Macule en miroir central très réfléchissant; C = Pétales enroulés longitudinalement; D = Lèvres inférieures fractionnées en callosités; E = Pseudo-yeux inférieurs, formés par les callosités internes ou externes; F = Sépale dorsal dressé; G = Pilosité labellaire mixte, en partie veloutée, en partie ciliée; H = Pétales enroulés latéralement; I = Labelle globulaire; J = Macule formée de lignes parallèles ou de dessins ramifiés, avec extrémités anguleuses; K = Champ basal différencié; L = Appendice; M = Sépales suborbiculaires; N = Extrémité du gynostème aigüe; O = Plancher de la cavité stigmatique vallonné; P = Plancher orné de rappels des surfaces réfléchissantes de la macule ou de ses lisérés; Q = Arête abrupte, droite ou légèrement concave; R = Arête douce, sinueuse, convexe; S = Pseudo–yeux ou crêtes formés dans la partie basale des lèvres externes; T = Pseudo–yeux formés à la jonction des lèvres externes et internes; U = Pseudo–yeux formés sur les côtés de la cavité stigmatique; V = Plancher envahi par la couleur du champ basal; W = Pétales glabrescents ou glabres; X = Labelle velouté avec pilosité de la couronne périphérique réduite aux épaules; Y = Pseudo–yeux solidarisés avec la macule.

Polarité des caractères: 0. primitif et absent (ö. présent chez certains membres du groupe, apparition presque certainement apomorphique à l'intérieur du groupe): 1. dérivé et présent (ï. présent chez certains membres du groupe, perte presque certainement apomorphique à l'intérieur du groupe). Les séries de transformation (DRESSLER 1993) probables ont été indiquées en attribuant la valeur 1 pour le premier état dérivé dans tous les groupes le possédant ou possédant l'un des états de la série, 1 pour le deuxième état dans tous les groupes le possédant ou possédant des états ultérieurs et ainsi de suite.

Essai de phylogenèse du genre *Ophrys*

Le cladogramme de la Fig. 16 résume la phylogenèse postulée ici. Il repose sur la matrice de caractères du Tableau 1. Son enracinement revient à formuler l'hypothèse imaginative d'un proto-*Ophrys* au sépale dorsal recourbé en casque, aux pétales latéraux rectangulaires et glabres, au labelle brun jaune, plus ou moins similaire par la forme à celui d'*Orchis punctulata*, envahi par une pilosité rougeâtre dérivée de celle qui marque les ponctuations de cette espèce et de ses alliées, muni d'une gorge plus ou moins échancrée, d'une vague macule centro-basale et probablement d'un appendice plus ou moins constant.

La table du Tableau 1 n'est pas une véritable analyse de caractères. Elle est plutôt un résumé des hypothèses qui ont été faites quant à la polarité des caractères qui ont été analysés et reconnus comme constants dans les groupes, et à l'orientation de leurs séries de transformation (DRESSLER 1993). Il est évident que d'autres cladogrammes pourraient en outre être déduits du même tableau. Le choix de celui qui a été retenu repose, lui aussi, sur des hypothèses quant à la probabilité de parallélismes ou de réversions. Il est compatible aussi avec un algorithme d'optimisation, mais nous ne pensons pas que cela le conforte réellement, ces algorithmes étant très sensibles au choix initial de caractères et donc d'une objectivité qui n'est qu'apparente (SAETHER 1986; DRESSLER 1993). Il est clair que plusieurs analyses par des méthodes indépendantes seront nécessaires avant que la phylogenèse proposée puisse être considérée comme fiable.

Espèces menacées

De nombreuses espèces du genre *Ophrys* sont extrêmement vulnérables aux altérations de l'environnement. Les plus vulnérables à ce point de vue sont évidemment les espèces à distribution limitée ou fragmentée. Parmi elles, des menaces particulières pèsent sur celles qui sont liées à des habitats côtiers soumis à forte pression de développement ou à des milieux liés à des activités agro-pastorales qui n'ont plus actuellement de forte motivation économique, et ce d'autant plus que leurs pollinisateurs peuvent être affectés avant elles par la perte de certaines qualités de leur environnement commun. Une première évaluation de la fragilité relative des espèces du genre, basée sur une méthode d'indices de vulnérabilité (BEZZEL 1980, 1982; DEVILLERS et al. 1990), a montré que 60% environ des espèces du genre avaient un indice de vulnérabilité très élevé, supérieur ou égal à 0,75 fois l'indice maximum (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN en prép.). Une analyse plus détaillée, débouchant sur l'appréhension des facteurs de causalité et donc sur la définition de mesures correctives n'est possible qu'à partir de la mise en relation des données écologiques, en particulier du choix des pollinisateurs et des communautés végétales, avec une phylogenèse suffisamment robuste (e.g. WINKLER & SHELDON 1994). La présente analyse doit servir d'introduction à cette étape.

Remerciements

Ce travail doit beaucoup aux discussions parfois passionnées qui ont animé, depuis plus de dix ans, les réunions de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges. Nous sommes très reconnaissants à Françoise COULON, Peter KUNKEL, Jacques DUVIGNEAUD, Pierre et Claude DELFORGE, Philippe et Eliza TOUSSAINT, André et Françoise FLAUSCH, Daniel TYTECA et à tous les autres membres de la Section de l'enthousiasme qu'ils ont apporté à la fois au cours des exposés qu'ils ont présentés que des commentaires qu'ils ont bien voulu faire lorsque les éléments de la présente étude leur ont été exposés.

Philippe LEBRUN, Roseline C. BEUDELS et Emmanuel SÉRUSIAUX ont beaucoup contribué à la formation et à la formulation des idées théoriques sur lesquelles repose l'étude. Pierre DELFORGE et Daniel TYTECA nous ont indiqué de nombreuses stations. Wendi CRAIG, Marie Noël DE VISCHER, Roseline BEUDELS, René-Marie LAFONTAINE, Paul DEMARET, John TEMPLE LANG, Philippe GOFFART, Xénia DE HEERING, Pierre et Claude DELFORGE ont participé à certains travaux de terrain, et Anne DEVILLERS à presque tous. Pierre DELFORGE, Marie-des-Neiges VAN DER ELST et James MAST DE MAEGHT nous ont prêté des spécimens, D. M. TURNER ETTLINGER, Pierre DELFORGE, Marie-des-Neiges VAN DER ELST, André FLAUSCH et Eric WALRAVENS nous ont confié leurs photos d'*Ophrys*. Peter KUNKEL, André FLAUSCH, D. M. TURNER ETTLINGER, Roseline C. BEUDELS ont aimablement accepté de relire le manuscrit et nous ont fait de très utiles suggestions. Chris KERWYN nous a assisté dans la finalisation du manuscrit. La contribution de Charles VANDER LINDEN à cette finalisation a été essentielle. La part prise par Pierre DELFORGE à la préparation de cette étude a été considérable, tout à la fois par l'encouragement qu'il nous a prodigué, par les suggestions qu'il nous a faites, par les informations qu'il nous a apportées, par le matériel qu'il a mis à notre disposition, mais aussi et surtout par les discussions toujours stimulantes et génératrices d'éclairages originaux que nous avons eues et continuons à avoir avec lui.

Annexe 1. Dispositions nomenclaturales.

1. *Ophrys vallesiana* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere alta. Flores pro genere medii vel magni, pro grege Ophrydis iricoloris parvi. Sepala 10-15 mm longa, 5-8 mm lata, viridia. Petala 6-9 mm longa, 1 mm lata, 6/10 - 7/10 longa quam sepala, viridia. Labellum 12-15 mm longum, de fauce ad apicem, 8-12 mm latum, pilositate densa, longa, fusca, usque ad marginem ornatum. Ophrydi eleonorae similis sed flores multum minores, tristiores, cum margine glabrata lutea leviter latiore.

Holotypus: Africa (Tunisia), Cebala (Tunis), Djbel Ahmar, 6.IV.1993. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1993-2-4-2-G.

Étymologie: du nom propre VALLÈS; l'espèce est dédiée à Vincent VALLÈS et Anne-Marie VALLÈS-LOMBARD, en reconnaissance de leur contribution considérable à la compréhension des orchidées de Tunisie et d'Afrique du Nord.

2. *Ophrys lupercalis* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere media, interdum alta. Flores pro genere et grege Ophrydis fuscae medii vel magni. Sepala 11-15 mm longa, 4-7 mm lata, viridia. Petala 7-10 mm longa, 1-2 mm lata, 7/10 longa quam sepala, viridia. Labellum 10-15,5 mm longum, de fauce ad apicem, 9-15,5 mm latum, pilositate densa, longa, fusca, unicolore ornatum. Macula centralis indivisa vel bilunulata, griseo-lazulina vel caeruleo-grisea. Faux pilis candidis abundantibus decorata. Margo glabratus labelli angustus, irregularis.

Holotypus: Gallia, regio Languedoc-Roussillon, Armissans, montagne de la Clape, alt. s.m. 100 m. 22.II.1993. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1993-1-2-1-7.

Étymologie: *lupercalis, -e*, adjectif latin: de Lupercus, ou Pan, dieu en l'honneur duquel se donnaient vers le 15 février les fêtes des Lupercales; allusion à la période précoce de floraison, correspondant aujourd'hui au temps du carnaval, devenu, par son glissement dans le temps, l'héritier des Lupercales.

3. *Ophrys bilunulata* RISSO

Comme DELFORGE (1994), nous pensons que ce nom s'applique sans ambiguïté au taxon du groupe d'*Ophrys fusca* pollinisé par *Andrena flavipes*. En effet la description originale de RISSO (1844, cité par PAULUS 1988: 826) d'un taxon français à relativement petites fleurs, appartenant au groupe d'*Ophrys fusca-O. lutea*, ne peut s'appliquer qu'à ce taxon, commun dans la région concernée, à *O. funerea*, plus rare et très discret, ou aux populations à petites fleurs rattachées ici à *O. lutea*. Ces dernières sont exclues, comme argumenté par PAULUS (1988: 826-827), qui les assimile par ailleurs à *O. sicula*, par «... fleurs réfléchies, ... tablier à trois lobes courts, réfléchis, bombés; disque du milieu d'un pourpre foncé, avec deux demi-lunes violâtres,.. liséré de jaunâtre ...». *O. funerea*, généralement très bas, gracile et pauciflore en France, a peu de chance d'avoir été crédité d'une «hampe ... élevée» et de fleurs au nombre «de quatre à dix, assez distantes».

4. *Ophrys zonata* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere media vel parva. Flores pro genere et grege Ophrydis fuscae medii. Sepala 9-12 mm longa, 4,5-6 mm lata, viridia. Petala 7,5-8,5 mm longa, 1-1,5 mm lata, 7/10 - 8/10 longa quam sepala, viridia. Labellum 9,5-12 mm longum, de fauce ad apicem, 7,5-10 mm latum, pilositate densa, longa, ornatum. Pilositas bicolor, cum zona maculae proxima pallidiore et zona margini proxima fuscata. Macula centralis lazulina, bilunulata, per lineam pilorum divisa.

Holotypus: Sardinia, provincia Sassari: 5 km ad occidentem Villanova Monteleone, alt. s.m. 400 m. 21.IV.1992. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1992-1-2.

Étymologie: *zonatus, -a, -um*, adjectif dérivé du substantif latin *zona, -ae*, ceinture, cercle, zone, évoquant la pilosité bicolore du labelle, comprenant une large zone brun plus clair ceinturant la macule.

5. *Ophrys calocaerina* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere media. Flores pro genere et grege Ophrydis fuscae magni, Ophrydem lupercalem aequans vel superans, Ophrydem zonatam multum superans, labello 15-18 mm longo, de fauce ad apicem, 12-15 mm lato. Sepala petalaque viridia. Pilositas labelli bicolor, cum zona maculae proxima pallidiore et zona margini proxima fuscata, ad instar Ophrydis zonatae pilositatis, sed macula centralis, hyalina metallicaque, per lineam glabratam divisa.

Holotypus: Graecia, regio Sterea Ellada (Phocis), nomos Viotia, Delphi, alt. s.m. 520 m. 8.IV.1991. In herb. P. DELFORGE sub n° 9114.

Étymologie: *calocaerinus, -a, -um*, adjectif latinisé, du grec *kalokairinos, -è, -on*: de la belle saison; allusion à la floraison tardive, pré-estivale pour les orchidées de la région.

6. *Ophrys sulcata* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba pro genere parva, 6-20 cm alta. Flores pro genere et grege Ophrydis fuscae parvi. Sepala 7-10 mm longa, 3-5,5 mm lata, flavovirentes vel interdum viridia. Petala 5-6,5 mm longa, 1-2 mm lata, 6/10-8/10 longa quam sepala, flavovirentes vel interdum viridia. Labellum 6-10 mm longum, de fauce ad apicem, 6,5-9 mm latum, pilositate densa, longa, fusca, bicolore ornatum. Macula centralis bilunulata, extensa, lazulina vel griseo-lazulina, saepe rubro suffusa. Sulcus axialis prominens, pilis candidis lineatus, faucem prolongans. Lobi laterali labelli per depressiones lobo centrale elevato separata. Margo glabratus labelli angustus, irregularis.

Holotypus: Gallia, regio Poitou-Charentes, Ularius (île d'Oléron), Dolus-d'Oléron, 21.V.1993. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1993-4-3-1.

Étymologie: *sulcatus, -a, -um*, participe passé de *sulco, sulcare*, employé adjectivement: sillonné; référence au sillon allongé, cilié de blanc, qui prolonge la gorge de la cavité stigmatique le long de l'axe du labelle et forme l'un des caractères les plus évidents de l'espèce.

7. *Ophrys subfusca* (REICHENBACH fil.) HAUSSKNECHT

Le basionyme à la fois d'*Ophrys subfusca* (REICHENBACH fil.) HAUSSKNECHT et d'*Ophrys lutea* subsp. *subfusca* (REICHENBACH fil.) MURBECK, qui tous deux datent de 1899, est *Ophrys lutea* var. *subfusca* REICHENBACH fil. datant de 1851. Le type de cette dernière combinaison ne subsiste que sous la forme d'une illustration à l'échelle 1:1 de deux labelles, publiée avec la description et représentant des fleurs récoltées en Algérie (BAUMANN & KÜNKELE 1986). BAUMANN et KÜNKELE (1986) argumentent que les labelles dessinés sont trop petits pour appartenir à l'espèce africaine connue actuellement sous le nom d'*O. subfusca* (e.g. MAIRE 1959), et que, pour la clarté de l'exposé, nous appellerons dans les quelques lignes qui suivent, provisoirement et informellement, «*O. subfusca* sensu MAIRE». Ils estiment que ces labelles représentent au contraire un petit taxon de la mouvance d'*O. fusca*, pris au sens traditionnel. Ils utilisent donc pour désigner «*O. subfusca* sensu MAIRE», *Ophrys lutea* subsp. *murbeckii* (H. FLEISCHMANN) SOÓ 1927, et son basionyme *Ophrys murbeckii* FLEISCHMANN 1925. L'examen de la figure de REICHENBACH (1851) et sa comparaison avec les spécimens que nous possédons d'»*Ophrys subfusca* sensu MAIRE» montrent que les proportions et la forme du labelle des types de REICHENBACH sont parfaitement compatibles avec l'espèce concernée. Leurs dimensions sont effectivement très petites mais

ne s'inscrivent pas suffisamment à l'extérieur de l'intervalle de variation de notre trop petit échantillon d'«*O. subfusca* sensu MAIRE» pour que l'on puisse exclure qu'ils appartiennent à cette espèce, surtout au vu de la très grande variation dimensionnelle d'*O. migoutiana*, sympatrique. Nous estimons donc qu'il n'existe pas de raison péremptoire de rejeter l'interprétation habituelle en Afrique du Nord du type de REICHENBACH (1851), et que le bénéfice du doute doit jouer dans le sens de la stabilité. Nous avons donc maintenu pour l'espèce nord-africaine à long labelle brun et jaune le patronyme usuel d'*O. subfusca*, et considéré *O. murbeckii* comme un synonyme.

8. *Ophrys battandieri* E.G. CAMUS

Ophrys battandieri a été proposé par CAMUS (in CAMUS et al. 1908) pour des plantes qu'il considérait comme hybrides entre *O. fusca* et *O. lutea*. MAIRE (1959) estime ne pas pouvoir les séparer d'*O. subfusca* et synonymise les deux noms. Appliquant la même logique, BAUMANN et KÜNKELE (1986) synonymisent *O. battandieri* avec leur *O. lutea* subsp. *murbeckii*, ce qui, incidemment, au rang spécifique, donnerait priorité à *O. battandieri*, datant de 1908, sur *O. murbeckii* datant de 1925. Toutefois, RAYNAUD (1985) cite une lettre inédite de CAMUS, envoyée en 1907, dans laquelle celui-ci indique clairement que le matériel sur lequel il basera *O. battandieri* diffère d'*O. subfusca* par sa plus grande proximité d'*O. lutea*, ce qui correspond bien à la deuxième espèce du groupe, telle que comprise ici, et souvent mentionnée ailleurs sous le nom d'*O. lutea* var. ou subsp. *minor*. La figure qui accompagne la description de CAMUS (in CAMUS et al. 1908, cf. aussi CAMUS & CAMUS 1921-1929) ressemble d'ailleurs en tous points aux exemplaires que nous avons vus de cette forme. Il ne fait dès lors pour nous aucun doute que le nom d'*O. battandieri* s'applique à cette espèce. L'identification d'*Ophrys battandieri* avec une espèce africaine de la mouvance d'*O. subfusca*, mais plus semblable d'aspect à *O. lutea* qu'*O. subfusca* lui-même, avait déjà été suggérée par SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931: 82).

9. *Ophrys mirabilis* GENIEZ & MELKI

L'ophrys africain connu sous le nom d'*Ophrys atlantica* subsp. *hayekii* avait été nommé au rang spécifique *O. hayekii*, par FLEISCHMANN, mais sur une feuille d'herbier. Les publications du nom de FLEISCHMANN par SOÓ en 1927, 1930, 1940 sont malheureusement invalides parce qu'effectuées en synonymie (BAUMANN & KÜNKELE 1986), le rang subspécifique ayant été, en accord avec les habitudes du moment, préféré. La plante s'est donc appelée *O. fusca* subsp. *hayekii* H. FLEISCHMANN & SOÓ 1927, *O. atlantica* subsp. *hayekii* (H. FLEISCHMANN & SOÓ) MAIRE & WEILLER 1959, *O. atlantica* subsp. *hayekii* (H. FLEISCHMANN & SOÓ) SOÓ 1959. La comparaison des photos publiées par GENIEZ & MELKI (1991) avec les excellentes descriptions rédigées par

SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931) et par MAIRE (1959) ne laisse aucun doute sur le fait que la plante qu'ils ont trouvée en Sicile est bien *O. atlantica* subsp. *hayekii* au sens de MAIRE. *O. mirabilis* paraît toutefois le premier nom validement publié pour ce taxon au rang spécifique. *O. joannae* MAIRE 1921 semble en effet, d'après la description de MAIRE (1959), ne pas se rapporter à ce taxon, contrairement à la suggestion de BAUMANN et KÜNKELE (1986), qui placent *O. atlantica* subsp. *hayekii* dans sa synonymie. Il lui manque en particulier le pli central du labelle et la forme de l'extrémité de celui-ci, tellement caractéristiques à la fois des descriptions d'*O. hayekii* fournies par SOÓ (loc. cit.) et par MAIRE (loc. cit.). *O. joannae* peut se rapporter à un autre taxon du groupe, ou plus probablement, représenter l'hybride entre *O. atlantica* et *O. fusca* s.l., comme proposé dans sa description originale.

10. *Ophrys picta* LINK

La nomenclature des *Ophrys scolopax* s.l. du sud-ouest européen présente une difficulté. Parmi les premiers noms qui ont été proposés pour les plantes de la péninsule ibérique et de France (BAUMANN & KÜNKELE 1982B, 1986), deux s'appliquent sans équivoque. *O. picta* LINK, basé sur des plantes de la Serra da Arrabida, au Portugal, se rapporte sans aucun doute à la plante à petites fleurs, abondante dans la région (obs. pers.), comme le montre aussi la représentation du type publiée par REICHENBACH fil. (1851). *O. vetula* RISSO, décrit de la région de Nice, appartient incontestablement aux populations à fleurs les plus grandes, caractéristiques du nord de l'aire de distribution (BAUMANN 1975B), et seules présentes dans la région.

Malheureusement, *O. scolopax* CAVANILLES, qui les antécède tous deux, est décrit à partir de plantes de la région de Valence, dans l'est de l'Espagne (BAUMANN 1975B; BAUMANN & KÜNKELE 1982B, 1986), dont les fleurs sont plus petites que celles des plantes françaises, et la question de son attribution peut se poser. Il nous semble que les données rassemblées par BAUMANN (1975B) à la localité type et les illustrations qu'il a publiées (BAUMANN 1975B et in BAUMANN & KÜNKELE 1982A, 1988A) indiquent clairement que la population dont est issue le type appartient à un taxon à labelle relativement grand, bien que différant par la forme de celui des populations françaises. Nous avons retenu l'hypothèse de l'unicité de toutes les populations à grand labelle et donc gardé l'usage d'*O. scolopax* pour les populations les plus familières, à grandes fleurs, et réintroduit l'emploi d'*O. picta*, beaucoup utilisé dans le passé, pour les populations à petites fleurs. Si des recherches ultérieures devaient montrer que les populations valenciennes qui représentent *O. scolopax* sont isolées des populations les plus nordiques à très grandes fleurs, *O. vetula* serait disponible pour ces dernières, et l'indépendance d'*O. picta* devrait être vérifiée.

11. *Ophrys schlechteriana* (SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Le choix de noms, de préférence existants, pour les espèces à petites et grandes fleurs, à gibbosités aiguës, de Grèce continentale, n'est pas évident. *Ophrys oestrifera* et *O. cornuta*, publiés en même temps, pour des plantes du Caucase, sont synonymes et se rapportent à des plantes dont les fleurs ne diffèrent pas par la taille, comme le montrent les dessins originaux publiés par BAUMANN et KÜNKELE (1982B). Nous nous rallions à l'argumentation de BAUMANN et KÜNKELE (1982B), basée sur le droit du premier réviseur, et utilisons *O. oestrifera* plutôt qu'*O. cornuta*. La comparaison et la mesure des figures de REICHENBACH fil. (1851), des analyses florales de BAUMANN et KÜNKELE (1982B) et de spécimens grecs suggèrent que les plantes du Caucase correspondent aux plantes grecques «à petites fleurs», dont l'intervalle de variation comprend à la fois des fleurs extrêmement petites et des fleurs moyennes. *O. oestrifera* et *O. cornuta* paraissent donc lui appartenir.

Deux possibilités sont à envisager pour le taxon à très grandes fleurs. *O. bicornis* est décrit du sud de la Hongrie. Ses fleurs sont caractérisées comme grandes par SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931: 63). SOÓ (loc. cit.) note toutefois que les populations auxquelles le type d'*O. bicornis* appartient, celles des collines de Mecsek, dans le sud de la Hongrie, mais aussi du Banat et de Roumanie, sont de taille uniforme. KÜMPEL (1988) note aussi l'homogénéité des populations de Roumanie, de Bulgarie, de Crimée et des régions caucasiennes (cf. aussi BAUMANN 1987; BERGEL 1987; SIERING & HENNIG 1987). Il apparaît donc qu'*O. bicornis* est synonyme d'*O. oestrifera* et d'*O. cornuta*, les trois noms désignant des populations septentrionales à fleurs moyennes, vraisemblablement conspécifiques avec les populations grecques à petites fleurs. *O. heldreichii* subsp. *schlechteriana* est, par contre, décrit de Grèce, et ses caractéristiques, telles que résumées par exemple par SOÓ (in KELLER & SOÓ 1931: 304) sont exactement celles du taxon à grandes fleurs. La dénomination ne semble malheureusement pas avoir été utilisée au rang spécifique (BAUMANN & KÜNKELE 1982B, 1986). Nous proposons donc d'introduire la combinaison:

Ophrys schlechteriana (SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **comb. et stat. nov.**
(basionyme: *Ophrys heldreichii* subsp. *schlechteriana* SOÓ, *Notizbl. Bot. Garten Mus. Berlin* **9**: 909, 1926).

12. *Ophrys sphegodes* MILLER

Ophrys sphegodes MILLER, comme son synonyme le plus ancien, *O. aranifera* HUDSON, est basé sur les populations anglaises. Il n'y a pas de type. RAYNAUD (1981) a désigné un lectotype. Il l'a malheureusement choisi en Vendée, dans une région où coexistent *O. sphegodes*, conforme aux populations anglaises, et un taxon du groupe d'*O. garganica*, longtemps confondu avec *O. sphegodes*. Nous avons en effet observé les deux espèces à quelques kilomètres l'une de l'autre, à Oléron et dans son hinterland. Ceci n'a toutefois

aucune conséquence sur la nomenclature d'*Ophrys sphegodes*. En effet, si C. RAYNAUD a choisi un spécimen effectivement conspécifique avec les plantes anglaises, sa désignation de lectotype est valide (BAUMANN & KÜNKELE 1986) et conforte sans doute la nomenclature. Si, par contre, il a choisi un spécimen de l'autre taxon, la désignation est invalide, puisqu'elle est en contradiction avec le protologue de MILLER, lequel contient une description précise de l'aire de distribution incompatible avec celle de tous les taxons du groupe d'*O. garganica*. En ce cas, *Ophrys sphegodes* reste valide, la désignation d'un lectotype n'étant pas indispensable.

13. *Ophrys passionis* SENNEN ex J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Le seul nom qui semble avoir été attribué aux populations du groupe d'*Ophrys garganica* à relativement petites fleurs et macule de brillance réduite occupant le nord de l'Espagne et le sud de la France est *O. passionis* (e.g. ARNOLD 1981; DELFORGE 1994). *O. passionis* SENNEN est malheureusement un nomen nudum. Nous nous sommes efforcés d'en préserver l'usage en proposant pour la même dénomination une nouvelle description.

Ophrys passionis SENNEN ex J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba 20-45 cm alta. Flores pro genere medii. Bractea longior quam ovarium. Sepala 8-12 mm longa, 4-9 mm lata, viridia, interdum rosea vel albida. Petala 6-9 mm longa, 2-3.5 mm lata, 6/10 - 8/10 longa quam sepala, glabrata, viridia, saepe rubro suffusa. Labellum 8-11 mm longum, 7-13 mm latum, fusco-nigrum vel porphyreum, corona marginali completa pilorum longorum ornatum. Macula H-formis, lazulina. Cavitas stigmatica et area basilaris labelli perfuscae, centro labelli concolores. Caput stigmatum candidum et lucidum. Puncti staminodiorum absentia.

Holotypus: Gallia, regio Provence-Alpes-Côte d'Azur, Martigues, chaîne de l'Estaque (Vallon de Valtrède). 20.IV.1993. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1993-2-9-2-5.

Étymologie: du substantif latin *passio, onis*: de la Passion, évoquant pour SENNEN (fide ARNOLD 1981) la floraison tardive, se produisant en Catalogne pendant la Semaine Sainte.

14. *Ophrys arachnitiformis* GRENIER & PHILIPPE

Dans leur description originale, GRENIER et PHILIPPE (1859) proposent pour leur *Ophrys arachnitiformis* une «diagnose établie comparativement» avec l'*O. fuciflora* local, «qui n'est point rare [...] aux environs de Toulon». Ils notent les sépales blancs ou rosés avec une nervure médiane verte, les pétales «glabres et non ciliés», la présence «dans l'échancrure d'un appendice court», d'une «extrême brièveté [...] non étranglé à la base et non recourbé en-dessus

[...] la dimension générale de la fleur qui est d'un tiers plus petite» que celle d'*O. fuciflora*. Tous ces caractères sont exactement ceux du taxon provençal que nous avons rapporté à *O. arachnitiformis* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988). Ils excluent toutes les autres espèces de la région toulonaise, dont provient la description originale, à l'exception peut-être d'*O. splendida*. Une identification d'*O. arachnitiformis* GRENIER & PHILIPPE avec ce dernier est toutefois impossible au vu des précisions données par les auteurs sur la période de floraison. GRENIER et PHILIPPE (1859) indiquent en effet pour leur *O. arachnitiformis* «avril», mais surtout notent que sa floraison est «presque d'un mois plus précoce» que celle d'*O. fuciflora*. Or, dans la région, ce taxon, représenté par des populations à grandes fleurs de caractéristiques un peu particulières (hoc op.), s'ouvre, dans les stations où il est sympatrique avec eux, le massif côtier de l'Estaque par exemple, nettement avant *O. splendida*, un peu avant *O. aurelia*, et environ un mois en effet après le taxon précoce (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988). L'identification de ce dernier avec *O. arachnitiformis* GRENIER & PHILIPPE ne fait donc aucun doute.

15. *Ophrys melitensis* (SALKOWSKI) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Ophrys melitensis à été décrit sous le nom d'*O. sphegodes* subsp. *melitensis* (SALKOWSKI 1992). L'analyse conduite dans ce travail indique qu'il n'est certainement pas directement apparenté à *O. sphegodes* s.st., tel que nous l'avons défini, mais plutôt au groupe d'*O. bertolonii*. Nous proposons donc d'introduire la combinaison:

Ophrys melitensis (SALKOWSKI) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **comb. et stat. nov.**
(basionyme: *Ophrys sphegodes* subsp. *melitensis* SALKOWSKI, *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 633, 640-641, 1992).

16. *Ophrys leucophthalma* J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **sp. nova**

Descriptio: Herba 15-30 cm alta. Flores pro genere medii, labello 9-12 mm longum, 8-11 mm latum. Sepala viridia, in partem inferiorem rubro suffusa. Petala auriculata, pubentia, olivacea, fusco-viridia vel viridia. Labellum gibbosum, velutinum, solum super scapulas pilosum, atrovinosum vel rubro-nigrum. Pilositas gibbarum rigida. Macula bistriata vel H-formis caerulea candido marginata, interdum omnino candida. Cavitas stigmatica et area basilaris labelli perfuscae, centro labelli concolores. Pseudo-oculi plerumque extra candidi, intra caerulei. Caput stigmatum candidum et lucidum. Puncti staminodiorum absentia.

Holotypus: Graecia, regio Epirus, nomos Preveza, Myrsini, alt. s.m. 350 m. 22.IV.1990. In herb. J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN sub n° 1990-2-4-2-1.

Étymologie: *leucophthalmus, -a, -um*, adjectif latinisé, du grec *leukophthalmos, -os, -on*: aux yeux blancs; référence à la couleur frappante de la partie externe des pseudo-yeux.

17. ***Ophrys macedonica*** (H. FLEISCHMANN ex SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN

Plusieurs noms ont été attribués à des plantes du nord de la Grèce considérées comme intermédiaires ou hybrides entre *Ophrys mammosa* et *O. sphegodes*. Le nom valide le plus ancien, au niveau spécifique, est *O. pseudomammosa* RENZ 1928, basé sur une plante de Corfou. La description de RENZ (1928) laisse peu de doute sur l'exactitude de son identification comme hybride primaire. Nous avons vu des plantes correspondant bien à cette description à Corfou et l'un des parents nous semble être *O. herae*, l'autre peut-être *O. cephalonica* (cf. aussi DELFORGE 1992A, 1994). *O. pseudomammosa* se rapporte de toute manière à une plante à floraison précoce (date de récolte, fin mars, RENZ 1928: 262). *O. macedonica*, sous ses diverses combinaisons, paraît par contre bien se rapporter aux plantes qui nous concernent. Il est décrit comme ayant le labelle plus petit que celui d'*O. mammosa*, plan, noir brun ou noir violet, sans gibbosités ou avec des gibbosités très petites (SOÓ in SOÓ & KELLER 1931: 49). La couleur foncée écarte *O. grammica*, le labelle bleu sans ou presque sans gibbosités cette espèce et *O. herae*. La description s'applique par contre très bien à des plantes à petites fleurs que nous avons, par exemple, vues, photographiées et récoltées en Épire le 22 avril 1992, date à laquelle seuls quelques exemplaires ouvraient leur première fleur. Au rang spécifique, *Ophrys macedonica* (H. FLEISCHMANN ex SOÓ) SOÓ 1931 est invalide, proposé en synonymie. Par contre, *Ophrys aranifera* subsp. *macedonica* H. FLEISCHMANN ex SOÓ 1929 est valide au rang subspécifique (BAUMANN & KÜNKELE 1986). Nous proposons donc la combinaison:

Ophrys macedonica (H. FLEISCHMANN ex SOÓ) J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN **comb. et stat. nov.**
(basionyme: *Ophrys aranifera* subsp. x *macedonica* H. FLEISCHMANN ex SOÓ, *Fedde Rep.* sp. nov. 26: 279, 1929).

COULON F., 1989.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1987-1988. *Natural. belges (Orchid. 3)* **70**: 65-72.
COULON, F., 1990.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1988-1989. *Natural. belges (Orchid. 4)* **71**: 65-74.
COULON, F., 1992.- Section Orchidées d'Europe. Bilan des activités 1989-1990. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 65-70.
CRACRAFT, J., 1979.- Phylogenetic analysis, evolutionary models, and paleontology, in CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. [éds].- 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. [éds].- 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.
CROWSON, R., 1982.- Computers versus imagination in the reconstruction of phylogeny: 245-255 in JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E.- Problems of phylogenetic reconstruction. Systematics Association and Academic Press, London.
DAFNI, A., 1984.- Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 259-278.
DAFNI, A., 1992.- Pollination ecology. A practical approach: 250p. Oxford University Press, Oxford.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1969A. Eine neue *Ophrys fusca*-Sippe aus Frankreich. *Orchidee* **20**: 254-259.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1969B. Orchideen Europas. Südeuropa: 256p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1970. Drei neue *Ophrys fuciflora*-Sippen aus Italien. *Orchidee* **21**: 17-22.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1971. *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch, sp. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. *Orchidee* **22**: 115-117.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1972A. *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench ssp. *gracilis* Büel et Danesch ssp. nov. *Orchidee* **23**: 158-160.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1972B. *Ophrys oxyrrhynchos* Tod. und *Ophrys lacaitae* Lojac. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 159-162; Abb. 36.
DANESCH, O. & DANESCH, E., 1976.- Hybriden und Hybridschwärme aus *Ophrys argolica* Fleischm. und *Ophrys scolopax* Cav. ssp. *cornuta* (Stev.) E.G. Cam. in Griechenland. *Tagungsber. d. 8 Welt-Orch.-Konf.*: 129-138.
DARLU, P. & TASSI, P., 1993.- Reconstruction phylogénétique, concepts et méthodes: 245p. Masson, Paris.
DARWIN, C., 1877.- The various contrivances by which orchids are fertilized by insects: 2nd ed., 365p. London.
DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A., 1983.- Wild Orchids of Britain and Europe: 256p. Chatto & Windus, Hogarth, London.
DELFORGE, P., 1984.- L'Ophrys de l'Aveyron. *L'Orchidophile* **15** (61): 577-583.
DELFORGE, P., 1988.- Réflexions sur quelques *Ophrys* d'Italie et description de quatre de leurs hybrides. *Natural. belges (Orchid. 2)* **69**: 33-46.
DELFORGE, P., 1989A.- À propos de sept hybrides d'*Ophrys*. *Natural. belges (Orchid. 3)* **70**: 89-95.
DELFORGE, P., 1989B.- Les orchidées de la Serrania de Cuenca (Nouvelle-Castille, Espagne). Observations et esquisse d'une cartographie. *Natural. belges (Orchid. 3)* **70**: 99-128.
DELFORGE, P., 1989C.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* **20** (85): 13-21.

DELFORGE, P., 1990A.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* Moretti. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belgique* **11** (1989): 7-29.
DELFORGE, P., 1990B.- Contribution à la connaissance des orchidées du sud-ouest de Chypre et remarques sur quelques espèces méditerranéennes. *Natural. belges (Orchid. 4)* **71**: 103-144.
DELFORGE, P., 1992A.- Contribution à l'étude de trois espèces d'*Ophrys* récemment décrites: *Ophrys cephalonica, Ophrys herae* et *Ophrys minoa (Orchidaceae). Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 71-105.
DELFORGE, P., 1992B.- Les Orchidées de l'île de Leucade (Nomos Lefkada, Nissia Ioniou, Grèce) Observations et additions à la cartographie. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 155-176.
DELFORGE, P., 1993A.- Remarques sur les Orchidées précoces de l'île de Malte. *Natural. belges (Orchid. 6)* **74**: 93-106.
DELFORGE, P., 1993B.- Nouvelles observations sur *Ophrys herae (Orchidaceae). Natural. belges (Orchid. 6)* **74**: 107-112.
DELFORGE, P., 1993C.- Les orchidées de l'île de Zante (Nomos Zakynthos, Nissia Ioniou, Grèce). Observations et cartographie. *Natural. belges (Orchid. 6)* **74**: 113-172.
DELFORGE, P., 1994.- Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne et Paris.
DELFORGE, P. & DELFORGE, C., 1985.- *Ophrys* x *couloniana* hybr. nat. nov. *L'Orchidophile* **16** (66): 827-830.
DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges (Orchid. 3)* **70**: 73-84.
DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1991.- Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe. *Natural. belges* **72**: 99-101.
DELFORGE, P. & TYTECA, D., 1984.- Guide des orchidées d'Europe dans leur milieu naturel: 48+144p. Duculot, Paris-Gembloux.
DEL PRETE, C., 1984A.- The genus «*Ophrys*» L. (Orchidaceae): A new taxonomic approach. *Webbia* **37**: 249-257.
DEL PRETE, C., 1984B.- The genus «*Ophrys*» L. (Orchidaceae) in Italy; Check-list of the species, subspecies and hybrids. (Contributions to the knowledge of the Italian Orchidaceae XII). *Webbia* **38**: 209-222.
DE MARIA, G., 1982.- Le orchidee italiane: 119p. Sagep Editrice, Gènes.
DEVILLERS, P., BEUDELS, R.C., DEVILLERS-TERSCHUREN, J., LEBRUN, P., LEDANT, J.-P. & SÉRUSIAUX, E. 1990.- Un projet de surveillance de l'état de l'environnement par bio-indicateurs. *Natural. belges (Orchid. 4)* **71**: 75-98.
DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J., 1993.- A classification of Palaearctic habitats: 268p. Conseil de l'Europe, Strasbourg.
DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & LEDANT, J.-P., 1991.- Habitats of the European Community. CORINE biotopes manual. Data specifications - vol. 3: 300p. Commission des Communautés Européennes, Luxembourg.
DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1988.- Les *Ophrys* «arachnitiformes» du bassin méditerranéen occidental. *Natural. belges (Orchid. 2)* **69**: 98-112.
DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1990.- Le genre *Ophrys*. ms. provisoire cité («1990a») in DELFORGE, P., Contribution à la connaissance des orchidées du sud-ouest de Chypre et remarques sur quelques espèces méditerranéennes. *Natural. belges (Orchid. 3)* **71**: 103-144.
DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1992.- *Ophrys annae*, une espèce sarde du groupe d'*Ophrys episcopalis*. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 109-112.
DIEHL, S.R. & BUSH, G.L., 1989.- The role of habitat preference in adaptation and speciation: 345-365 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
DOBZHANSKY, T., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W., 1977.- Evolution: 572p. W.H. Freeman, San Francisco.
DORST, J. [éd.], 1985.- Histoire des êtres vivants: 534p. Hachette, Paris.
DRESSLER, R.L., 1993.- Phylogeny and classification of the orchid family: 314p. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
ELDREDGE, N. 1989.- Macroevolutionary dynamics: 226p. McGraw-Hill, New York.
ELDREDGE, N. & GOULD, S.J. 1972.- Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism: 82-115 in SCHOPF, T.J.M. [éd.].- Models in paleobiology. Freeman, Cooper, San Francisco.

ENGEL, R., 1986.- Cartographie des orchidées du Bas-Rhin et Haut-Rhin (Alsace et Vosges). *L'Orchidophile*, Suppl. au n°73: 36p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
ENGEL, R., 1988A.- Voyage d'études de la S.F.O. en Corse (6-15 avril 1987). *L'Orchidophile* **19** (80): 30-36.
ENGEL, R., 1988B.- *Ophrys* critiques de Corse (Un essai de mise au point). *L'Orchidophile* **19** (80): 30-36.
ENGEL, R. & MARK, Ch., 1989.- Contribution à la cartographie et à l'étude des orchidées de la Corse. *L'Orchidophile* **20** (89): 205-213.
ETTLINGER, D.M.T., 1992.- Notes sur des Orchidées vues à Corfou (Kerkira, Grèce) en 1981 et 1992. *Natural. belges (Orchid. 5)* **73**: 113-124.
FIEDLER, P.L. & JAIN S.K. [éds], 1992.- Conservation biology: 507p. Chapman and Hall, London.
GASC, G., 1990.- Pollinisation des ophrys (Pollinisation conjointe d'*O. araneola* et *O. fusca*). *L'Orchidophile* **21** (94): 213-220.
GASC, G., 1994.- Spéciation et évolution du genre *Ophrys* (*O. fusca* «à bord jaune» du sud-est de la France). *L'Orchidophile* **25** (110): 8-13.
GAY, M., 1890.- Sur quelques plantes intéressantes, rares ou nouvelles de la flore d'Algérie, et spécialement de la région médéenne. Association française pour l'avancement des sciences. 18ème session, Paris 1889, 2de partie, notes et mémoires: 499-503.
GENIEZ, P. & MELKI, F., 1991.- Un nouvel ophrys découvert en Sicile: *Ophrys mirabilis* Geniez & Melki Sp. Nov. *L'Orchidophile* **22** (98) 161-166.
GILL, D.E., 1989.- Fruiting failure, pollinator inefficiency, and speciation in orchids: 458-481 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
GIOTTA, C. & PICCITTO, M. 1990. Orchidee spontanee della Sardegna: 167p. Carlo Delfino, Sassari.
GODFERY, M.J., 1928.- Classification of the genus *Ophrys*. *Journ. Bot. London* **66**: 33-36.
GODFERY, M.J., 1930.- Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca* and *O. lutea*. *Journ. Bot. London* **68**: 237-238.
GODFERY, M.J., 1933.- Monograph and iconograph of native British Orchidaceae: 259p. Cambridge University Press, Cambridge.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1979.- Biostatistiche Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. & E. Danesch. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **89**: 63-79.
GÖLZ, P & REINHARD, H.R., 1980A.- Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogeneität von «*Ophrys arachnitiformis*» (*Orchidaceae*). *Plant Syst. Evol. (Italy)* **136**: 7-39.
GÖLZ, P & REINHARD, H.R., 1980B.- *Serapias* (Orchidaceae). Ergebnisse statistischer und chorologischer Untersuchungen. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **12**: 123-189.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1982.- Orchideen in Süditalien. Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora Apuliens, der Basilicata, Kalabriens und Siziliens. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **14**: 1-124.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1983A.- Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen III. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 17-24; Abb. 1-5, 7-9.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1983B.- Orchideen in Nordwestgriechenland. Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora des Balkans (I). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **15**: 161-216.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1984.- OPTIMA Projekt - «Kartierung der mediterranen Orchideen». Die Orchideenflora Albaniens. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **16**: 193-394.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1985.- Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* N. SCHULZE und *Ophrys kotschyi* H. FLEISCHMANN & SOÓ. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 446-491.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1986.- Orchideen in Jugoslawien. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **18**: 689-827.
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., 1988.- Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora Sardiniens (1. Teil). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **20**: 103-150.

GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1989A.- Zur Orchideenflora von Lesvos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 1-87.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1989B.- Über einige Besonderheiten im Ostmediterranen *Ophrys scolopax*-Komplex. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 1040-1067.
GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1990.- Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora Sardiniens (2. Teil). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 405-510.
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.
GRASSO, M.-P., 1992.- Über einige *Ophrys*-Arten in Sarcidano, Zentralsardinien. *Orchidee* **43**: 277-279.
GRASSO, M.P., CHRISTAUDO, A. & GALESI, R., 1991.- *Epipactis muelleri* Godfery, espèce nouvelle pour la Sicile, et autres Orchidaceae du secteur de l'Etna. *L'Orchidophile* **22** (99) 209-216.
GRASSO, M.P. & GULLI, V., 1994.- À propos de «L'éclosion d'une fleur nouvelle en Corse: *Ophrys conradiae*». Remarque par rapport à la Sardaigne. *L'Orchidophile* **25** (113): 183-187.
GRENIER, C. & PHILIPPE, M., 1859.- Recherches sur quelques orchidées des environs de Toulon. *Mém. Soc. Emulation Doubs.* Sér. 3, 4: 6-14.
GUERRANT, E.O. Jr., 1992.- Genetic and demographic considerations in the sampling and reintroduction of rare plants: 321-344 in FIEDLER, P.L. & JAIN, S.K. (eds.).- Conservation biology. Chapman & Hall, London.
GUMPRECHT, R., 1980.- *Ophrys fuciflora* ssp. *elatior* ssp. nov. *Orchidee* **31**: 59-62.
GUMPRECHT, R., 1983.- *Ophrys fuciflora* ssp. *elatior*. *Orchidee* **34**: 179.
GUMPRECHT, R., 1987.- Notiz über *Ophrys fuciflora* ssp. *elatior*. *Orchidee* **38**: 308.
HAFFER, J., 1977.- Secondary contact zones of birds in northern Iran. *Bonner Zoologische Monographien* **10** : 1-64.
HAFFER, J., 1992.- The history of species concepts and species limits in ornithology. *Bull. B.O.C.* Centenary Suppl. **112a**: 107-158.
HAGEN, H.B., 1914.- Geographische Studien über die floristischen Beziehungen des mediterranen und orientalischen Gebietes in Afrika, Asien, und Amerika. *Mitt. Geogr. Ges. München* **9**: 111-222.
HARRISON, R.G. & RAND, D.M., 1989.- Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries: 111-133 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
HENNIG, W., 1966.- Phylogenetic systematics: 263p. University Press, Urbana, Illinois.
HERTEL, H., 1986. *Ophrys doerfleri* H. FLEISCHMANN auf dem Peloponnes. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **3**(1): 57, 65.
HEWITT, G.M., 1989.- The subdivision of species by hybrid zones: 85-110 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
HEYER, J. 1991.- Die Spinnen-Ragwurz in Ostthüringen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **8**: 95-99.
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.
HILLER, W. & KALTEISEN, M., 1988.- Die Orchideen der Insel Karpathos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 801-821.
HIRTH, M. & SPAETH, H., 1989.- Die Orchideeen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung der Orchideen 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* - ein neue Ophrysart. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 693-729.
HIRTH, M. & SPAETH, H., 1992.- Zur Orchideenflora von Samos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 1-51.
HÖLZINGER, J., KÜNKELE, A. & KÜNKELE, S., 1985.- Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch.-Württ. Baden* **17**: 1-101.
HUXLEY, J.S., 1942.- Evolution, the modern synthesis. George Allen & Unwin, London. Science Editions, 1964: 645+8p.

JACQUET, P., 1982.- Cartographie des orchidées de France par départements, mise à jour 1982. *L'Orchidophile* **13** (54): 189-196.
JACQUET, P., 1983.- Une répartition des orchidées indigènes de France: 64p. *L'Orchidophile*, n° hors série.
JACQUET, P., 1988.- Une répartition des orchidées sauvages de France. 2ème éd. mise à jour: 75p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
JOHNSON, N.K., 1980.- Character variation and evolution of sibling species in the *Empidonax difficilis-flavescens* complex (Aves: Tyrannidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.* **112**: 1-154.
KAJAN, E., KREUTZ, K. & JANSEN, H., 1992.- Mit dem Reisemobil durch die Türkei. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **9**: 104-152,161-176.
KALTEISEN, M. & REINHARD, H.R., 1987A.- Das Areal von *Ophrys promontorii* O. & E. Danesch. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 801-821.
KALTEISEN, M. & REINHARD, H.R., 1987B.- Zwei neue *Ophrys*-Taxa (Orchidaceae) aus dem Ägäischen Archipel. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 895-938.
KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D. & WILLING, E., 1988.- Aktuelle Verbreitung der Orchideen auf Kerkira (Korfu/Griechenland). *Ber. Arbeitskr.Heim. Orch.* **2**: 4-128.
KEITEL, C. & REMM, W., 1991.- Die Orchideenflora der Inseln Simi, Tilos und Nisyros. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **23**: 81-106.
KELLER, G. & SOÓ, R. v., 1931.- Kritische Monographie, enthaltend die Beschreibung der Arten und Unterarten, Rassen, Varietäten, Formen und Bastarde, nebst Literaturangaben und biologischen Anmerkungen. Bd. **2**: 472p. in KELLER, G. & SCHLECHTER, R., 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. *Fedde Repert.*, Sonderbeih., Dahlem bei Berlin. Neudruck mit Erweiterungen, 1972. Otto Koeltz, Koenigstein-Taunus.
KLOPFENSTEIN, E., 1994.- West European orchids: 60pl. National Botanic Garden of Belgium, Meise.
KLOPFENSTEIN, E. & TOUSSAINT. P., 1983-1987.- Orchidaceae Belgicae: 60pl. Jardin Botanique National de Belgique, Meise.
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.
KOHLMÜLLER, R., 1990.- Interessante Entdeckungen während einer Zypernreise Ostern 1989. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 22: 808-817.
KRÄMER, E. & KRÄMER, K., 1992.- Orchideenkartierung Mallorca. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **9**: 70-86, 195.
KREUTZ, C.A.J., 1994.- Verslag van een Orchideeënreis naar Noord-Griekenland. *Eurorchis* **6**: 81-99.
KREUTZ, K., 1989.- Beitrag zur Erforschung und Kenntnis einiger Orchideenarten der Balearen-Insel Mallorca. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **6**: 115-128.
KREUTZ, K., 1990.- Beitrag zur Orchideenflora Kretas. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 358-384.
KULLENBERG, B., 1952.- Recherches sur la biologie florale des *Ophrys*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **43**: 53-62.
KULLENBERG, B., BORG-KARLSON, A.-K. & KULLENBERG, A.-L., 1984.- Field studies on the behaviour of the *Eucera nigrilabris* male in the odour flow from flower labellum extract of *Ophrys tenthredinifera*. *Nova Acta R. Soc. Sci.* Ups. Ser. V.C. **3**: 79-110.
KÜMPEL, H., 1988.- Über neue Orchideen aus dem Gebiet des Schwarzmeer-Kaukasus. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **5**: 24-37.
KURZE, H. & KURZE, O., 1992.- Orchideenfunde im französischen Pyrenäenvorland und in Nordspanien. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 496-512.
LACHAISE, D., 1985.- Le cheminement évolutif des populations ou comment naît une espèce: 166-200 in DORST, J. (éd.).- Histoire des êtres vivants. Hachette, Poitiers/Ligugé.
LANDWEHR, J., 1977.- Wilde orchideeën van Europa. Vol. **2**: 283p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
LANDWEHR, J., 1983.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe. Vol. **2**: 308p. Piantanida, Lausanne.
LIVERANI, P., 1991.- Orchidee. Specie spontanee: 149p. Edisar, Cagliari.
LÖFGREN, L. 1984.- Ocean birds: 240p. Alfred A. Knopf, New York.

LOJACONO POJERO, M., 1909 (1908).- Flora Sicula o descrizione delle plante vascolari spontanee o indigenate in Sicilia. Vol. **3**, Monocotyledones, Cryptogames vasculares: 464+20pl. Virzi, Palermo.
LORENZ, R. & GEMBARDT, C., 1987.- Die Orchideenflora des Gargano (Italien). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 385-756.
MAIRE, R., 1959.- Flore de l'Afrique du Nord. Vol. **6**: 397p. Lechevalier, Paris.
MARTIN, P., 1983.- *Ophrys fusca* LINK *ssp. funerea* (VIV.) CAMUS en Provence. *L'Orchidophile* **14** (57):403-404.
MATHÉ, J.-M., 1989.- Des *Ophrys scolopax* tardifs. *L'Orchidophile* **20** (87): 136.
MATHÉ, J.-M., 1994.- Découverte d'une 2e station d'*O. mirabilis* Geniez & Melki en Sicile. *L'Orchidophile* **25**(110): 29.
MATHÉ, J.-M. & MELKI, F. 1994A.- *Ophrys aestivalis*, une nouvelle espèce à floraison tardive dans le centre-ouest de la France. *L'Orchidophile* **25** (112): 120-126.
MATHÉ, J.-M. & MELKI, F. 1994B.- *Ophrys santonica*: un nouveau nom valide pour *Ophrys aestivalis* Mathé & Melki. *L'Orchidophile* **25** (113): 158-159.
MAURIÈRES, A., 1982.- Quelques observations sur les orchidées des îles Baléares. *L'Orchidophile* **13** (51): 45-49.
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.
MAYR, E., 1969.- Principles of systematic zoology: 428p. McGraw-Hill, New York.
MEDAGLI, P., D'EMERICO, S., BIANCO P. & RUGGIERO, L., 1991. *Ophrys matteolana*: nouvelle espèce de la section Arachnitiformes dans le sud-est de l'Italie. *L'Orchidophile* **22** (97): 109-114.
MELKI, F. & DESCHATRES, R., 1993. L'éclosion d'une fleur nouvelle en Corse: *Ophrys conradiae*. *L'Orchidophile* **24** (107): 101-107.
MURBECK, S., 1897.- Contributions à la connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique. **3**. Plumbaginaceae - Graminaceae: 20-22. Lund.
MURBECK, S., 1922.- Contribution à la connaissance de la flore du Maroc. **1**. Ptéridophytes - Légumineuses: 22-23. Lund et Leipzig.
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*: 250+58pl. E. Nelson, Chernex-Montreux.
NELSON, G.J. & PLATNICK, N.I.- 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
NIESCHALK, A. & NIESCHALK, C., 1973.- Beiträge zur Orchideenflora Spaniens. *Orchidee* **24**: 163-168, 211-216.
PAIN, T., 1987.- Randonnées orchidophiles du printemps 87. *L'Orchidophile* **18** (79): 1421-1423.
PAIN, T., 1989.- Vie de la Société. Pays grassois, 13-16 mai 1988. *L'Orchidophile* **20** (85): 43-44.
PAIN, T., 1994.- Vie de la Société. Sortie botanique dans les Alpes-de-Haute-Provence du 20 au 23 mai 1993. *L'Orchidophile* **25** (110): 41-43.
PAROLLY, G., 1992.- Die Orchideenflora Montenegros. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 141-391.
PASTEUR, G., 1982.- A classificatory review of mimicry systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 169-199.
PATERSON, H.E.H., 1985.- The recognition concept of species: 21-29 in VRBA, E.S. [éd.].- Species and speciation. Transvaal Museum Monograph.
PAULUS, H.E., 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., ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A., 1990.- *Ophrys mesaritica* H.F. Paulus und C. & A. Alibertis spec. nov. 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., 1980.- Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 55-68; Farbtafel 1.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1981.- Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. *Plant Syst. Evol.* **137**: 241-258.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1983.- Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südspanien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 65-72; Farbtafel 2.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1986.- Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* — Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 48-86; Farbtafeln 2-3.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1990A.- Pollinators as prepollinating isolation factors; evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* **39**: 43-79.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1990B.- Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. *Plant Syst. Evol.* **169**: 177-207.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1992A.- Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität 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.- Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **43** (1990): 119-141; Farbtafel 1.

PAULUS, H.F. & GACK, C., 1992C.- 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., GACK, C. & MADDOCKS, R., 1983.- Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys* — Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris*-Männchen an *Ophrys scolopax* in Südspanien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 65-72; Farbtafel 2.

PETER, R., 1989.- Ergänzungen zur Orchideenflora von Rhodos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 279-350.

PETER, R., 1992.- Untersuchungen an *Ophrys*-Arten der Süd- und Osttürkei. 1. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 547-610.

PETER, R., 1994.- Untersuchungen an *Ophrys*-Arten der Süd- und Osttürkei Nachtrag zu Teil 1. *J. Eur. Orch.* **26**: 133-143.

POUYANNE, M. 1917.- La fécondation des *Ophrys* par les insectes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **8**: 6-7.

PROCHÁZKA, F. & VELÍSEK, V., 1983.- Orchideie nasí prírody: 281p. Academia, Praha.

QUENTIN, P., 1993.- Synopsis des orchidées europennes [sic]. *Cahiers Soc. Franç. Orchidophilie* **1**: 1-128.

QUÉZEL, P., 1981.- Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. in DI CASTRI, F. et al. [éds].- Ecosystems of the world. 2 Mediterranean type shrublands. Elsevier, Amsterdam.

RAYNAUD, C., 1981.- Problèmes et variabilité d'*Ophrys sphegodes* MILL. dans une station remarquable des environs de Montpellier. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **4**(1980): 57-69.

RAYNAUD, C., 1985.- Les orchidées du Maroc: 119p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.

REICHENBACH, H.G. fil., 1851.- Icones florae germanicae et helveticae. Flora germanica excursoria. Vol. XIII-XIV. Orchideae in Flora germanica recensitae additis orchideis Europae reliquae, reliqui Rossici Imperi, Algerii, ergo tentamen orchidiographiae europaeae: 194+170pl. F. Hofmeister, Lipsiae.

REINHARD, H.R., 1972.- Über Ursprung und Variabilität von *Ophrys arachnitiformis* Gren. & Phil. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 146-151; Abb. 29-35.

REINHARD, H.R., 1987.- Untersuchungen an *Ophrys holoserica* (Burm. fil.) W. Greuter subsp. *elatior* (Gumprecht) Gumprecht (Orchidaceae). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 769-808.

REINHARD, H.R., 1989.- *Ophrys scolopax* Cav. (Orchidaceae) in den Abruzzen (Italien). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 143-161.

REINHARD, H.R., GÖLZ, P., RUEDI, P. & WILDERMUTH, H., 1991.- Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 348p. Fotorotar, Egg.

REISIGL, H., 1972.- *Ophrys bertoloniiformis* ssp. *benacensis*, eine palaeohybride Sippe des zentralen Südalpenrandes. *Orchidee* **23**: 160-165.

RENZ, J., 1928.- Zur Kenntnis der griechischen Orchideen. *Fedde Repert.* **25**: 225-270; Taf. LX-LXX.

RENZ, J., 1929.- Über neue Orchideen von Rhodos, Zypern und Syrien. *Fedde Repert.* **27**: 193-219.
RENZ, J. 1978.- Orchidaceae. Flora Iranica: **126**: 1-148; 72 plates.
RENZ, J. & TAUBENHEIM, G., 1980.- Neue *Ophrys*-Taxa aus der Türkei. *Orchidee* **31**: 235-243.
RENZ, J. & TAUBENHEIM, G., 1984.- Orchidaceae: 450-552 in DAVIS, P.H. [éd.].- Flora of Turkey. Vol. 8. University Press, Edinburgh.
RIECHELMANN, A., 1990.- *Ophrys* x *kattaviensis*. Eine neue *Ophrys*-Hybride von Rhodos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **7**: 9-11, 32, 35.
RINGOT, B., 1981.- Les orchidées de la plaine du Tadla et du Moyen Atlas austro-occidental. *L'Orchidophile* **12** (47): 1839-1848.
ROBERTZ, A. & ROBERTZ, E., 1990.- Ergänzende Anmerkung zu *Ophrys lapethica* Gölz & Reinhard. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 385-386.
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.
RÜCKBRODT, U. & RÜCKBRODT, D., 1990.- *Ophrys transhyrcana* Czerniak., Neufund für Rhodos. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 736-739.
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**: 7-17.
RÜCKBRODT, U., RÜCKBRODT, D., HANSEN, K. & HANSEN, R., 1992.- Bemerkungen zu den in der Türkei vorkommenden Orchideenarten und ihrer Verbreitung. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **9**: 4-103, 161-176.
SAETHER, O.A. 1986.- The myth of objectivity — post-Hennigian deviations. *Cladistics* **2**: 1-13.
SALKOWSKI, H.-E., 1992.- *Ophrys sphegodes* MILL. subsp. *melitensis* SALKOWSKI, subsp. nova auf Malta und Gozo. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **24**: 631, 633-643.
SCAPPATICCI, G. & GÉVAUDAN, A., 1993.- Un *Ophrys* tardif dans le département du Rhône. *L'Orchidophile* **108**: 158-162.
SCHÄFFER, P.A., 1972.- *Orchis mascula* in Westeuropa und Nordafrika. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 109-113.
SCHLECHTER, R., 1928.- Monographie der Gattungen und Arten. in KELLER, G. & SCHLECHTER, R. Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. **1** (*Fedde Repert.*, Sonderbeih.): 304+38pl. Dahlem bei Berlin.
SCRUGLI, A., 1990.- Orchidee spontanee della Sardegna: 207p. Della Torre, Cagliari.
SEZIK, E.E., 1984.- Orkidelerimiz. Türkiye'nin Orkideleri: 166p. Sandoz Kültür Yayinlari **6**.
SHORT, L.L., 1965.- Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **129**: 307-428.
SHORT, L.L., 1969.- Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* **86**: 84-105.
SHORT, L.L., 1975.- A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **154**: 163-352.
SIERING, G. & HENNIG, B., 1937.- Zu einigen interessanten Orchideenvorkommen in der Volksrepublik Bulgarien. *Orchidee* **38**: 40-42.
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.
SOÓ, R. VON, 1929.- Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens. *Bot. Arch.* **23**: 1-196.
SOÓ, R. VON, 1970.- Species and subspecies of the genus *Ophrys*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **16**: 373-392.
SOÓ, R. VON, 1973.- Supplement to species and subspecies of the genus *Ophrys*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **18**: 379-384.
STACE, C.A., 1989.- Plant taxonomy and biosystematics: 2nd ed., 264p. Cambridge University Press, Cambridge.
STEARN, W.T., 1983.- Botanical latin: 566p. David & Charles, London.

STEBBINS, C.L. & FERLAN, L., 1956.- Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. *Evolution* **10**: 32-46.
STERN, W. 1991.- *Ophrys sitiaca* auch auf Kos. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **8**: 92.
STRAKA, H., HAEUPLER, H., LLORENS GARCIA, L. & ORELL, J., 1987.- Führer zur Flora von Mallorca. Gustav Fischer, Stuttgart.
SUMMERHAYES, V.S., 1968.- Wild orchids of Britain. 2nd ed.: 366p. Collins, London.
SUNDERMANN, H., 1964A.- Zum Problem der Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Ophrys*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **19**: 9-17.
SUNDERMANN, H., 1964B.- Bestimmungsschlüssel und Artenliste der Gattung *Ophrys*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **19**: 63-70.
SUNDERMANN, H., 1972.- *Ophrys arachnitiformis* — eine Art ? *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 142-145; Abb. 27-34.
SUNDERMANN, H., 1980A.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3 Aufl., 279p. Brücke-Verlag Kurt Schmersow, Hildesheim.
SUNDERMANN, H., 1980B.- Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung *Ophrys*. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 44-54.
SUNDERMANN, H., 1986.- Bemerkungen zur Systematik, Taxonomie und Nomenklatur bei europäischen Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 14-21; Farbtafel 2, 6.
SUNDERMANN, H., 1987.- Kritische Bemerkungen zum Konzept von BAUMANN und KÜNKELE. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 97-111.
SUNDERMANN, H. & SCHMIDT, M., 1991.- *Ophrys scolopax* mit grünem Perigon auf Korsika. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **8**: 93.
TAUBER, C.A. & TAUBER, M.J., 1989.- Sympatric speciation in insects: perception and perspective: 307-344 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
TEMPLETON, A.R., 1980A.- Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* **37**: 317-319.
TEMPLETON, A.R., 1980B.- The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* **94**: 1011-1038.
TEMPLETON, A.R., 1989.- The meaning of species and speciation: a genetic perspective: 3-27 in OTTE, D. & ENDLER, J.A. [éds].- Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
TESCHNER, W. 1972. *Ophrys arachnitiformis* Gren. & Phil.; Erstnachweis für Jugoslawien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **25**: 157-158; Abb. 35.
TESCHNER, W. 1987. *Ophrys tetraloniae* spec. nov. — eine spätblühende Verwandte der Hummel-Ragwurz in Istrien. *Orchidee* **38**: 220-224.
THIRKELL, P., 1981.- Station d'orchidées en Ile-de-France. *L'Orchidophile* **12** (49): 1908-1909.
THIRKELL, P., 1987.- Station d'orchidées en Ile-de-France. Evolution sur quatre ans. *L'Orchidophile* **18** (79): 1412-1417.
TYTECA, D., 1983.- Variation, hybridation et spéciation chez les *Ophrys* ouest-méditerranéens. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **6** (1982): 25-36.
TYTECA, D., 1984.- Variation, hybridation et spéciation chez les *Ophrys* ouest-méditerranéens — observations de 1983. *Coll. Soc. Franç. Orchidophilie* **7** (1983): 69-74.
TYTECA, D., 1988.- *Ophrys arachnitiformis* et *O. splendida* dans le Midi de la France: discussion taxonomique et chorologique. *L'Orchidophile* **19** (83): 159-163.
TYTECA, D. & TYTECA, B., 1986A.- Orchidées du Portugal. Compte rendu du voyage d'études de la S.F.O. en avril 1986. *L'Orchidophile* **17** (74): 1151-1161.
TYTECA, D. & TYTECA, B., 1986B.- Orchidées du Portugal — 11. Esquisse systématique, chorologique et cartographique. *Natural. belges (Orchid. 1)* **67**: 163-192.
TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L., 1988A.- Une orchidée nouvelle des Hautes-Alpes: *Dactylorhiza delphinensis*. *Natural. belges (Orchid. 2)* **69**: 47-54.
TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L., 1988B.- Les *Dactylorhiza* d'Europe occidentale: approche biostatistique. *Natural. belges (Orchid. 2)* **69**: 65-97.
TYTECA, D. & GATHOYE, J.-L., 1990.- Contribution à l'étude biostatistique des *Dactylorhiza* d'Europe occidentale. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** (1989): 43-64.
VALLÈS, V. & VALLÈS-LOMBARD, A.-M., 1988.- Orchidées de Tunisie: 106p. Librairie de la Renaissance, Toulouse.
VALLÈS, V. & BOURNÉRIAS, M., 1990.- Voyage d'étude de la S.F.O. en Tunisie. Avril 1989. *L'Orchidophile* **21** (90): 11-20.

VAN DER PIJL, L. & DODSON, C.H., 1966.- Orchid flowers, their pollination and evolution. University of Miami Press, Coral Gables.
VAN DER SLUYS, M. & GONZALEZ ARTABE, J., 1982.- Orquídeas de Navarra: 321p. Diputación Foral de Navarra, Institución Principe de Viana, Viana.
VÖTH, W., 1980.- Können Serapiasblüten Nesttäuschblumen sein? *Orchidee* **31**: 159-162.
VÖTH, W., 1984.- Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **16**: 1-20.
VÖTH, W., 1985.- Ermittlung der Bestäuber von *Ophrys fusca* subsp. *funerea* (VIV.) G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS und von *Ophrys lutea* CAV. subsp. *melena* RENZ. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 417-445.
VÖTH, W., 1987.- Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 417-445.
VÖTH, W., 1989.- Werden *Ophrys aesculapii* RENZ von *Andrena muscaria* WARNCKE (Andrenidae) bestäubt ? *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **21**: 133-142.
VÖTH, W., 1990.- Die Hybride aus den Eltern *Ophrys attica* und *O. heldreichii*. *Orchidee* **40**: 56-59.
VRBA, E.S., 1985.- Introductory comments on species and speciation: ix-xviii in VRBA, E.S. [éd.].- Species and speciation. *Transvaal Museum Monograph* 4.
WARNCKE, K. & KULLENBERG, B., 1984.- Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys* Blüten (Orchidaceae). *Nova Acta R. Soc. Sci. Ups.* Ser. V.C. **3**: 41-55.
WILLING, B. & WILLING, E., 1980.- Ergänzende Beobachtungen zu *Ophrys hebes* aus Süd-Griechenland. *Orchidee* **31**: 155-159.
WILLING, B. & WILLING, E., 1983.- Beitrag zur Verbreitung der Orchideen Ätoliens und Arkananiens sowie der Insel Lefkas (NW-Griechenland). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **15**: 351-413.
WILLING, B. & WILLING, E., 1984.- Beitrag zur Verbreitung der Orchideen in Epirus (NW-Griechenland). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **16**: 21-104.
WILLING, B. & WILLING, E., 1985.- Beitrag zur Orchideenflora NW-Griechenlands — Kartierungsergebnisse 1984/85. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **17**: 508-628.
WILLING, B. & WILLING, .E., 1986.- Quelques nouveaux hybrides d'*Ophrys* du nord-ouest de la Grèce. *L'Orchidophile* **17** (72): 1098-1103.
WINKLER, D.W. & SHELDON, F.H., 1994.- Phylogenetic hierarchy in character variability and its causes; lessons from character-state distributions in swallows, Hirundinidae. *Journ. f. Ornithologie* **135**: 342.
WOOD, J.J., 1980.- Beiträge zur Orchideenflora von Zypern: Die Unterarten von *Ophrys sphegodes* MILL. in Zypern und dem östlichen Mittelmeerraum. *Orchidee* **31**: 228-235.
WOOD, J.J., 1983.- Un *Ophrys*, récemment décrit, de la partie méridionale du Massif Central. *L'Orchidophile* **14** (59): 468-473.
WOODRUFF, D.S., 1973.- Natural hybridization and hybrid zones. *Syst. Zool.* **22**: 213-218.
WRIGHT, S., 1932.- The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. VI Int. Cong. Gen.* **1**: 356-366.

Summary

P. DEVILLERS & J. DEVILLERS-TERSCHUREN: **A systematic analysis of genus *Ophrys*.** The paper attempts an arrangement of genus *Ophrys* into first, second and, when possible, third and fourth order divisions, with a definition of the limits of species groups and species based on consideration of features resolvable into discrete character states. Some of them have long been known, others were little used in previous analyses.

Of the *stigmatic cavity* and column, we take into account:

— the *shape*, spherical, open at the upper anterior quarter (*O. lutea, O. fusca, O. omegaifera* and their allies), or hemispheric, with a lower surface level or nearly so (most species),

— the *sides of the opening*, with a set of decorations: the *staminodes*, that either have or lack a terminal dark spot; the *labia*, dark, shining pairs of crests that surround the cavity and may break into callosities that are either similarly coloured or undifferentiated from the colour of the cavity walls; the *pseudo-eyes*, present in nearly all species except those that are pollinated by insects in abdominal position, brilliant protuberances derived from these callosities;

— the *floor*, limited to species with a hemispherical cavity, flat or undulating, greyish or invaded by the colours of either the macula or the basal field;

— the *throat*, V-shaped in some species (*O. fusca, O. lutea*), sill-shaped or straight in others, in the latter case forming a *gular ridge* that can be sharp or soft, straight or convex.

— the *connective*, which is either truncated, not covering the pollinia (*O. lutea, O. speculum, O. bombyliflora, O. insectifera*), or beaked (most species);

Of the *labellum* we consider:

— the *configuration*, either orchidoïd, with flattish outspread lateral lobes, or globular, with a shoulder at the base and interdependent or fused lobes;

— the *extremity of the central lobe*, indented or not, bearing an appendix or not;

— the *pilosity*, its configuration, texture, length and colour;

— the *macula*, not in its detailed shape, but in its positioning, its system of coloration and ornementation and its interaction with the cavity;

Of the other perianth segments, we use:

— the *shape of the petals*, strap-like, long-triangular, short-triangular, rolled laterally or transversely, auriculated or not, with straight or undulated edges;

— the *shape of the lateral sepals*, asymmetrical (the lower half bulging near the base), triangular or suborbicular;

— the *position of the dorsal sepal*, erect or cupped over the connective;

— the *pilosity of the petals*, absent, reduced to a velvety puberulence or well developed.

The major division of the genus into two sections, *Pseudophrys* and *Euophrys*, proposed by GODFERY (1928), is upheld, and redefined in terms of synapomorphies. Within *Pseudophrys* two ensembles are distinguished, that of *Ophrys fusca–O. lutea–O. iricolor*, with a V-shaped throat, and that of *O. omegaifera–O. atlantica*, with a sill-shaped throat. *Euophrys* is divided into three ensembles, organized around *O. speculum*, *O. insectifera* and *O. bombyliflora–O. fuciflora–O. sphegodes*, respectively. Shape of the labellum, details of the stigmatic cavity and organization of the labellum pilosity are used to characterize them. It is argued that the *O. speculum* complex, with the most divergent cavity, is the sister-group of the rest of the section.

Third order divisions are attempted for the larger constellations, those of *O. fusca–O. lutea–O. iricolor*, *O. omegaifera–O. atlantica* and *O. bombyliflora–O. fuciflora–O. sphegodes*. That of the second is straightforward, though perhaps artificial. Those of the other two present various difficulties.

The constellation of *O. fusca–O. lutea–O. iricolor* is extremely difficult to organize because of the great morphological similarity between species, in particular between some that are

known to be reproductively isolated by distinct pollinators (PAULUS and GACK 1990A). We propose a subdivision into nine groups based on the detailed topography of the labellum and of its macula and on the distribution and coloration of its pilosity:

— The *O. iricolor* group is characterized by a very elongated labellum with basal crests inclined obliquely towards the exterior where they present an abrupt, often concave, slope bordering a raised and elongated central plateau. The labellum pilosity extends to, or almost to, the edges. The underside of the lip is generally red or tinged with red.

— The *O. fusca* group is characterized by an elongated to moderately elongated lip with parallel longitudinal mammosities, often well developed, inflating the bluish or sombre nuclei of the lunulae of the macula, and located more or less near the base of the lip. The lip pilosity is uniformly coloured or with a paler tuft nestled between the lunulae of the macula. The glabrous edge of the lip is often thin and generally separated from the pilose region by a progressive transition often with an irregular contour. The underside of the lip is green or tinged with red.

— The *O. funerea* group is characterized by an elongated lip without prominent relief in the nuclei of the lunulae of the macula or with long, weakly developed, longitudinal elevations. The lip pilosity comprises a paler, well–marked, fairly wide belt underlining the distal edge, and often the external edges, of the macula and contrasting with the dark lobes. The macula is generally divided into two by a narrow, perfectly rectilinear central relief, often carrying fairly long hairs. The glabrous edge of the lip is often narrow and generally separated from the pilose region by a progressive transition with an often irregular contour. The underside of the lip is green or tinged with red.

— The *O. obaesa* group is characterized by an elongated to moderately elongated lip adorned with long, sinuous areas of longitudinal relief in the nuclei of the lunulae of the macula and a strongly marked longitudinal groove prolonging the V–shaped throat. The extremity of the central lobe is globular, separated from the lateral lobes by a depression coinciding with the distal part of the macula that nearly reaches the sinus. The lip pilosity includes a paler, well–marked, fairly wide belt subtending the distal edge and often the external edges of the macula. The macula is divided by a narrow central band of fairly long hairs, white along the groove, brown–purple distally. The glabrous edge of the lip is often thin and generally separated from the pilose part by a progressive transition of irregular contour. The underside of the lip is greenish–yellow.

— The *O. migoutiana* group is characterized by an elongated lip nearly free of longitudinal relief. The lateral petals are exceptionally long and wide, particularly near the extremity. The lip pilosity is bicolored as in the two preceding groups, but the darker part is here confined to a narrow external wreath that includes only the tips of the lobes, the paler part surrounding the macula now invading the whole lip. The macula is glabrous, without bisecting relief or central line of hairs. The glabrous edge of the lip is very wide, abruptly separated from the pilose area, resulting in a sharp line that traces an even contour. The underside of the lip is green, rarely tinged red.

— The *O. attaviria* group is characterized by an elongated lip nearly free of longitudinal relief. The lip pilosity is sometimes nearly uniformly coloured but more often darkening progressively from the border of the macula towards the edges of the lobes, leaving paler, relatively irregular, zones. The macula is glabrous, without bisecting line or central pilosity. The glabrous edge of the lip is sometimes wide, separated from the pilose part by a demarkation line less clear–cut than in the preceding group. Each side of the base of the lip is joined to the exterior of the stigmatic cavity by a protruding dark flange. The underside of the lip is green.

— The *O. «blithopertha–fusca»* group is characterized by an elongated lip nearly without longitudinal relief. The pilosity of the lip is extremely short, bicolored. The macula is glabrous, with a well–marked bisecting relief. The glabrous edge of the lip often wide, separated from the pilose part by a relatively irregular demarcation line. The underside of the lip is green.

— The *O. lutea* group is characterized by the lip very wide, more than in all the other groups, the sides forming the least acute angle with the axis, generally greater than 45‰. Well–marked mammosities inflate the blue or dark nuclei of the lunulae of the macula. The lip pilosity comprises an internal wreath of brown hairs surrounding the macula and an external wreath of yellow hairs. The macula is often divided in two by a narrow central relief,

labia in such a way that it is difficult to detect their derivation from either the internal labia as in the complex of *O. fuciflora* or from the external ones as sometimes in that of *O. reinholdii*, individual species of the group differing perhaps from each other in this detail. The floor of the cavity is largely maculoïd.

— The complex of *O. sphegodes*, without being necessarily phylogenetically more distant, is more sharply defined than all the preceding groups are from each other. The stigmatic cavity carries fewer labial vestiges than the *Bombyliflorae* or the *Fuciflorae*. The pseudo–eyes are clearly formed by the internal callosities but they are circular and stuck to the interior walls of the stigmatic cavity, appearing disconnected from the gular ridge, which itself is less marked. Staminodial points are absent. A large part of the cavity floor is invaded by the colour of the basal field, the maculoïd area being absent or reduced to a narrow band surrounding a pale central patch. The macula, less connected to the cavity than in the other complexes, is, when complete, often attached to the shoulders or to the exterior of the cavity and not to the labia, and it does not control the colour of the pseudo–eyes nor their contour. Labellum pilosity is usually fairly thick and arranged in a continuous marginal or submarginal wreath that is often wide. The extremity of the labellum is notched, the appendix absent or weakly developed. The petals are elongated, with undulated edges, non auriculated, glabrous or very weakly ciliated. To divide this very large complex coherently we use the colour and ornementation of the stigmatic cavity and basal field, conditions which are constant at the species level in this complex, contrary to others, such the *O. fuciflora* group. Five types are distinguished:

– *O. sphegodes* is a relatively isolated species, differing from all the others in the complex by the pale colour of the interior of the stigmatic cavity and the basal field, in strong contrast with the tone of the rest of the labellum. The exterior of the cavity is dull, tinged green, greyish or pinkish. The pseudo–eyes are large and generally a greenish–grey, quite reminiscent of the colour of the eggs of *Acipenser stellatus*.

– The group of *O. incubacea*, differs from *O. sphegodes* by the stigmatic cavity. The interior of the cavity and the basal field are concolorous with the centro–distal part of the labellum. They are generally very dark, often blackish, sometimes dark red when the labellum itself is. The pseudo–eyes are small, black or blue, often bright blue or white exteriorly. The exterior of the cavity is often brilliant white, sometimes tinged pink or pale green but retaining the bright, shining shades. The edges of the cavity are joined to the exterior of the pseudo–eyes by short bridles of the same colour, often vivid white.

– The species of the group of *O. arachnitiformis* have, as in the group of *O. incubacea*, the interior of the cavity and the basal field concolorous with the labellum. The walls of the cavity are dull, the pseudo–eyes large, grey–green, often surrounded by clear yellowish or greenish–yellow circles, that are prolonged in a joining bar across the back of the cavity. Many species are arachnitiform. A small appendix is more constantly present than in the two preceding groups.

– *O. provincialis* combines in a unique way the characters of the groups of *O. incubacea* and *O. arachnitiformis*. It, with *O. sphegodes*, is the only species of the complex to have the cavity and the basal field not concolorous with the labellum. The cavity wall is generally brilliantly white or greenish white, connected to the pseudo–eyes by white bridles as in *O. passionis*. The back of the cavity and the basal field are clear bright red, often visibly paler than the reddish brown labellum. The pseudo–eyes are surrounded and joined by a white double bar contrasting strongly with the back. The macula is generally strongly outlined by white and there is a small appendix.

– *O. araneola* is a very distinct and isolated species. Its stigmatic cavity and basal field are concolorous with the labellum, the cavity walls relatively dull as in the group of *O. arachnitiformis*. The pseudo–eyes are black, contrasting little with the bottom of the cavity and are neither circled or connected by pale bands, but often weakly joined to the cavity wall by a greenish, comma–shaped infra–ocular mark. This design is very constant, close to that of the group of *O. bertolonii*. The very flat labellum, very small in proportion to the other floral parts, the relatively weak pilosity of the submarginal wreath, the robust port of the plant in relation to its flowers, complete the ensemble of its unique characters. The species probably has affinities with the group of *O. arachnitiformis* and with *O. sphegodes*.

– The group of *O. bertolonii* differs from all other groups in the complex by the more elongated labellum, always with a long and luxuriant pilosity, and by the constant presence of a well developed appendix. The stigmatic cavity, uniform within the group and similar to that

of *O. araneola*, has the interior and the basal field very dark, almost black. The pseudo–eyes are black, not contrasting with the cavity, not surrounded or linked by clear bands, but often slightly underlined by a greenish comma–shaped mark connected to the cavity wall. In most cases the walls of the cavity are cut away exposing the pseudo–eyes. The petals tend to be longer, with straighter edges than in the group of *O. sphegodes*. The macula is characteristically limited to the central zone, horseshoe– or drop–shaped, rarely lined with white.

— The complex of *O. mammosa*, superficially very similar to that of *O. sphegodes*, is, for the most part, composed of species that have habitually been associated with it within the section *Araniferae*. However, two very obvious characters separate these ensembles. The long pilosity of the labellum, that forms a well developed continuous wreath in *O. sphegodes* and its allies, is very reduced in the *O. mammosa* complex where it is limited to the shoulders. The rest of the labellum is covered with an extremely short, fine pilosity, invisible with a hand lens, that gives the surface a velvety, texture, shimmering or rippled in macrophotographs made with annular flash. The appendix, usually present, is of the same texture and colour as the rest of the labellum edge and prolongs the curvature of the extremity without, or nearly without, a hiatus. Other differences, possibly phylogenetically more significant, separate the two complexes. The macular system of *O. mammosa* and its allies is joined with the stigmatic cavity as in the *Fuciflorae*. It connects distinctly with the external labial vestiges and it controls, in many species, large maculoïd patches on the floor of the cavity, even when the sides of the floor are invaded by the colour of the basal field. It often also controls the colour of the pseudo–eyes, which, in several of the species groups, are more at the exterior, in the region of junction of the labia, as in the *O. argolica* and *O. reinholdii* complexes. Also as in these complexes, the vestiges of the temporal, external and staminodial callosities, sometimes relatively prominent, often form folds on the sides of the cavity. Two less constant attributes support the division, the lower portion of the sepals of *O. mammosa* and its allies are usually washed with brown or purple, as in the case of most of the eastern complexes. Their petals are a little more triangular, more auriculated at the base, more often slightly ciliated. The complex of *O. mammosa* is limited to the eastern Mediterranean basin where it replaces that of *O. sphegodes*, which is entirely absent.

The species of the *Ophrys mammosa* complex remain too little known to allow an entirely coherent subdivision. Details of the stigmatic cavity nevertheless permit the definition of a few groups:

– *O. ferrum–equinum*, *O. gottfriediana*, *O. lycia*, *O. spruneri*, *O. mammosa*, *O. helenae*, *O. gortynia*, *O. leucophthalma* have a very dark basal field, concolorous with the labellum, or darker (*O. spruneri*, *O. ferrum–equinum*, *O. gottfriediana*) than it. The stigmatic cavity shows all the characteristics of the complex. In particular, the maculoïd patches of the floor are very prominent. They are more striking than in any other group because of the intense, luminous colours that their reflecting parts share with the macula. The pseudo–eyes, often blue or bluish, are also habitually maculoïd. The vestigial folds of the sides of the cavity are prominent. Within the group, *O. ferrum–equinum* and *O. gottfriediana* occupy a singular place, with obvious affinities to the *O. argolica* group.

– *O. aesculapii* and *O. epirotica* share with the previous group the very dark basal field, and the close linkage of the macula to the cavity and the pseudo–eyes, which are white in *O. aesculapii*, black or grey–blue in *O. epirotica*. The highly reflecting blue patches of the species in the first group are lacking. The stigmatic cavity is less swollen by temporal folds and the labellum is flatter.

– *O. sintenisii*, *O. transhyrcana*, *O. amanensis* and *O. caucasica* may form a discrete group, united by the long and very acute extremity of the connective.

– *O. grammica*, *O. cretensis*, *O. herae* are three small– to medium–flowered species, characterized by the relatively pale, dull basal field, either concolorous with the labellum that has the same characteristics, as in *O. cretensis*, or in spectacular contrast with it, as in *O. herae* and *O. grammica*. The floor of the cavity is little marked, or not marked, by maculoïd patches, the pseudo–eyes, large and greenish, are clearly internal, the other labial vestiges reduced to small external callosities.

The cladogram of Fig. 16 depicts the phylogenetic hypothesis postulated here for the groups within genus *Ophrys*. It is based on the character–state table of Table 1, which summarizes

the hypotheses made in the course of the present analysis on homologies, character polarity and transformation series.

Numerous species of the genus *Ophrys* are extremely vulnerable to alterations of the environment. Most vulnerable are species of limited or fragmented distribution. A preliminary evaluation of the relative fragility of species of the genus, based on a method of vulnerability indices has shown that some 60% of *Ophrys* species have a very high vulnerability rating, above or equal to 0,75 times the maximum index. A more detailed analysis requires the mapping of ecological traits, such as choice of pollinator and phytosociological preference, on a sufficiently robust phylogenesis.

In the course of this study, several nomenclatural steps were necessary. Appendix 1 contains the technical details. The use of *Ophrys subfusca* (REICHENBACH fil.) HAUSSKNECHT, *Ophrys battandieri* E.G. CAMUS, *Ophrys bilunulata* RISSO, *Ophrys mirabilis* GENIEZ & MELKI, *Ophrys picta* LINK, *Ophrys sphegodes* MILLER and *Ophrys arachnitiformis* GRENIER & PHILIPPE is discussed. New combinations are proposed for *Ophrys schlechteriana*, *Ophrys melitensis* and *Ophrys macedonica*. Six species are described as new, *Ophrys vallesiana*, *Ophrys lupercalis*, *Ophrys zonata*, *Ophrys calocaerina*, *Ophrys sulcata*, *Ophrys passionis*, and *Ophrys leucophthalma*.

Créée au sein des Naturalistes belges, la Section regroupe les membres intéressés par les Orchidées indigènes d'Europe et du Bassin méditerranéen. Ses buts sont l'observation et l'étude des Orchidées dans leurs milieux naturels.

La plupart des espèces d'Orchidées indigènes étant menacées par la disparition de leurs biotopes 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 biotopes.

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. De novembre 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 ...).

Présidente: Françoise COULON, drève Pittoresque, 64, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Secrétaire: Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert, 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Trésorière: Claude DELFORGE-LEGUERRIER, avenue du Pic Vert, 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

Membres du Comité: Pierre DEVILLERS, Jean DEVILLERS-TERSCHUREN, Jacques DUVIGNEAUD, André FLAUSCH, Françoise FLAUSCH-MAHILLON, James MAST DE MAEGHT, Philippe TOUSSAINT, Eliza TOUSSAINT-KLOPFENSTEIN.

Cotisations complémentaires pour 1995: par personne ..... 225 F
par ménage ..... 300 F

Virements et versements: au compte chèque postal n° 000-1529323-21 de la «Section Orchidées d'Europe», avenue du Pic Vert, 3, 1640 Rhode-Saint-Genèse.

SUGGESTIONS AUX AUTEURS

Les notes et articles originaux en français 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 manuscrit sera dactylographié en double interligne, sur une seule face de feuilles numérotées de papier de format DIN A4 ; il est souhaité que les manuscrits de plus de 4 pages soient accompagnés d'une disquette d'ordinateur, de préférence de système Macintosh, traitement de texte Word 4, à défaut IBM compatible, traitements de texte MsWord, WordPerfect et fichier ASCII. Pour le titre, les notes infrapaginales, 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. Cinquante tirés à part des articles sont offerts à l'auteur ou au groupe d'auteurs. Les articles refusés ne seront pas retournés.

Toute correspondance relative aux manuscrits est à adresser au Rédacteur: Pierre DELFORGE, avenue du Pic Vert, 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique. tél.: ++ 32 (0)2 358 49 53

* * *

Les articles publiés dans nos «numéros spéciaux Orchidées» étant signés, les auteurs conservent la responsabilité entière des opinions qu'ils émettent.

LES NATURALISTES BELGES
association sans but lucratif

L'association LES NATURALISTES BELGES, fondée en 1916, invite à se regrouper tous les Belges intéressés par l'étude et la protection de la nature.

Le but statutaire de l'association est d'assurer, en dehors de toute intrusion politique ou d'intérêts privés, l'étude, la diffusion et la vulgarisation des sciences de la nature, dans tous leurs domaines. L'association a également pour but la défense de la nature et prend les mesures utiles en la matière.

Il suffit de s'intéresser à la nature pour se joindre à l'association : les membres les plus qualifiés s'efforcent toujours de communiquer leurs connaissances en termes simples aux néophytes.

Les membres reçoivent la revue *Les Naturalistes belges* qui comprend des articles les plus variés écrits par des membres : l'étude des milieux naturels de nos régions et leur protection y sont privilégiées. Les cinq ou six fascicules publiés chaque année fournissent de nombreux renseignements. Au fil des ans, les membres se constituent ainsi une documentation précieuse, indispensable à tous les protecteurs de la nature. Les articles traitant d'un même thème sont regroupés en une publication vendue aux membres à des conditions intéressantes.

Une feuille de contact trimestrielle présente les activités de l'association : excursions, conférences, causeries, séances de détermination, heures d'accès à la bibliothèque, etc. Ces activités sont réservées aux membres et à leurs invités susceptibles d'adhérer à l'association ou leur sont accessibles à un prix de faveur.

Les membres intéressés plus particulièrement par l'étude des Champignons ou des Orchidées peuvent présenter leur candidature à des sections spécialisées.

Le secrétariat et la bibliothèque sont hébergés au Service éducatif de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, rue Vautier 29 à B-1040 Bruxelles. Ils sont accessibles tous les jours ouvrables ainsi qu'avant les activités de l'association. On peut s'y procurer les anciennes publications.

La bibliothèque constitue un véritable centre d'information sur les sciences de la nature où les membres sont reçus et conseillés s'ils le désirent.

Sommaire

DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. - Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys* 273

Date de publication: 16.XII.1994

Éd. resp. : Alain QUINTART, Av. Wolfers 36 à 1310 La Hulpe. ISSN 0028-0801