

LE GROUPE D'*OPHRYS BERTOLONII* MORETTI

PAR

Pierre DELFORGE⁽¹⁾

RÉSUMÉ: Le groupe d'*Ophrys bertolonii* peut être divisé en trois sous-groupes. Le premier est formé de deux espèces soeurs non influencées par le groupe d'*O. sphegodes*: *O. aurelia*, la forme centrale, endémique des côtes ligure et provençale, et *O. bertolonii*, qui représente un stade de dérivation supplémentaire exprimé par une cavité stigmatique unique dans le genre. Le deuxième sous-groupe, composé d'*O. saratoi*, d'*O. drumana*, d'*O. catalaunica*, d'*O. balearica* qui est ici décrit, et d'*O. benacensis*, rassemble les espèces apparentées à *O. aurelia* et qui ont été introgressées par divers taxons du groupe d'*O. sphegodes* lors de leur diffusion vers l'ouest et de leur pénétration dans les montagnes. Le troisième groupe est directement apparenté à *O. bertolonii* et est composé de trois espèces hybridogènes récentes très localisées et à floraison précoce: *O. bertoloniiformis* du Monte Gargano, *O. explanata* de Palerme et *O. dalmatica* de Dalmatie. Une nouvelle interprétation des parents des hybrides actuellement décrits est donnée et l'attention est attirée sur les problèmes de conservation qui peuvent survenir pour les espèces du groupe.

SUMMARY: *The Ophrys bertolonii* MORETTI group. The group of *Ophrys bertolonii* can be arranged in three sub-groups. The first is formed of two sisters species not influenced by the *O. sphegodes* group: *O. aurelia*, the central form, endemic of Ligurian and Provençal coasts, and *O. bertolonii*, which presents an additional stage of derivation expressed by a stigmatic cavity unique in the genus. The second sub-group, composed of *O. saratoi*, *O. drumana*, *O. catalaunica*, *O. balearica* described here, and *O. benacensis*, get together species related to *O. aurelia* and that were introgressed by different species of the *Sphegodes* group at the time of their diffusion to the West and of their penetration in the mountains. The third sub-group is directly related to *O. bertolonii* and is constituted by three recent hybridogenous, early-flowering and very local species: *O. bertoloniiformis* from Monte Gargano, *O. explanata* from Palermo et *O. dalmatica* from Dalmatia. A new interpretation of the parents of the presently described hybrids is given and attention is drawn to the conservation problems that may arrive for species of the group.

De 1823 à 1970, *Ophrys bertolonii* a désigné tous les ophrys à labelle convexe, légèrement ou fortement recourbé en forme de selle, muni d'une pilosité sombre sur les bords comme au centre et d'une macule vaguement quadrangulaire. À partir de 1970, la mise en évidence d'*O. bertoloniiformis* au Monte Gargano (DANESCH 1971), d'*O. benacensis* en Insubrie (REISIGL 1972), d'*O. catalaunica* en Catalogne (DANESCH 1972) et d'*O. dalmatica* en Dalmatie (EHRENDORFER 1980) a brisé cette unité et révélé la diversité des représentants de ce qui s'est avéré être un groupe hétérogène. Des études basées essentiellement sur une taxonomie numérique centrée sur les dimensions de la cavité stigmatique amenèrent à considérer comme *O. bertolonii* s.st. seulement les populations à individus dotés d'une cavité stigmatique plus haute que large et échancrée latéralement (DANESCH & EHRENDORFER 1975; GÖLZ 1976; GÖLZ & REINHARD 1975), les autres taxons, qui sont rarement tous pris en compte, étant à nouveau agrégés en une espèce considérée comme d'origine hybridogène et nommée *O. bertoloniiformis* (BUTTLER 1986; DAVIES & HUXLEY 1988; GÖLZ & REINHARD 1979; KALTEISEN & REINHARD 1986), *O.*

(1) Avenue du Pic Vert 3, B-1640 Rhode-Saint-Genèse.

Mém. Soc. Roy. Bot. Belg. **11**: 7-29 (1989). - Communication présentée au Colloque "Orchidées d'Europe - Systématique - Écologie - Protection" du 25 février 1989; manuscrit déposé le 15 mars 1989.

saratoi (DEL PRETE 1984; DEL PRETE & TOSI 1988) ou *O. pseudobertolonii* (BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988), à l'exception *O. catalaunica*, rattaché parfois au groupe d'*O. arachnitiformis* (GÖLZ & REINHARD 1986). Ces positions, qui ne diffèrent vraiment que sur le plan nomenclatural, sont sources de nouvelles confusions, parce qu'elles aboutissent à admettre à nouveau une entité polyphylétique. Depuis 1974, j'ai pu observer et étudier la plupart des représentants du groupe sur toute son aire (toutes les observations citées sont personnelles, sauf indication contraire) et j'ai essayé, progressivement, de préciser les caractères et l'origine de certaines de ses composantes (COULON 1988: 56; DELFORGE 1986, 1988a, 1988b, 1989a; DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989; DELFORGE & TYTECA 1982a, 1982b, 1984, 1986). Le présent article tente de faire la synthèse du groupe, de préciser les caractéristiques des espèces constituantes et d'esquisser sa structure et sa genèse en se référant aux principes récemment mis en pratique pour les orchidées européennes (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1986, 1988): utiliser un schéma cladistique, faire coïncider espèce taxonomique et espèce biologique, éviter le rang de sous-espèce pour des taxons strictement sympatriques lorsque des mécanismes d'isolement, même partiels, semblent exister.

1. ESPÈCES À CARACTÈRES EXCLUSIVEMENT DÉRIVÉS DE CEUX DE L'ANCÊTRE DU GROUPE D'*OPHRYIS BERTOLONII*

Les deux espèces de ce sous-groupe ont en commun un périanthe à sépales allongés, presque toujours roses, des pétales allongés à bords plans, contrastant généralement avec les sépales et non ou peu ciliés, un labelle grand, le plus souvent entier, rarement trilobé, plus ou moins cambré en forme de selle et convexe, une pilosité dense et foncée avec des poils plus longs et plus rouges sur tout le pourtour, une macule en écusson assez simple, de couleur généralement bleuâtre ou grisâtre brillants, située dans la moitié distale du labelle, un appendice grand, dressé, inséré dans une importante échancrure du labelle et une cavité stigmatique non étranglée entre les pseudo-yeux¹ et le champ basal. Il s'agit de deux plantes grandes et robustes portant en moyenne 4 fleurs en un épi lâche avec, sur toute leur aire, des caractères très stables pour le genre et un temps de floraison intermédiaire entre celui des ophrys précoces et des ophrys tardifs dans les mêmes lieux, l'optimum allant de la mi-avril à mai suivant l'altitude et la latitude. Ces nombreuses similitudes les ont fait longtemps confondre alors qu'elles sont cependant séparées notamment par la forme de la cavité stigmatique, vraisemblablement un caractère d'isolement, et qu'elles ont formé, indépendamment, avec différentes espèces appartenant au groupe d'*O. sphegodes*, des espèces hybridogènes, ce qui nécessite que le rang spécifique leur soit accordé. Ces deux espèces, étroitement apparentées, sont peut-être deux espèces soeurs; elles ne montrent pas d'influence du groupe d'*O. sphegodes* (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989).

Ophrys aurelia DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN

Plante robuste, de 20 cm de haut en moyenne (50 plantes mesurées). Sépales presque toujours rose assez soutenu, rarement pâles. Pétales contrastant peu avec la couleur des sépales. Labelle grand, de 15 à 21 mm de long², en moyenne 18,07 mm, assez souvent

¹ Ocelles noirs et brillants qui imitent, chez certains ophrys, les yeux de l'hyménoptère pollinisateur (BÜEL 1978)

² Ces mesures, prises sur la deuxième fleur, à même la plante, sans étaler ni couper le labelle, ne peuvent pas être comparées avec celles d'autres auteurs (GÖLZ & REINHARD 1975, 1979; DANESCH & EHRENDORFER 1975), les méthodes différant pour estimer la longueur du labelle (DELFORGE 1989a: 17).

trilobé, avec des épaulements généralement très marqués commençant assez bas, à l'aspect massif accentué par une convexité latérale assez faible, avec une plus grande largeur apparente nettement sommitale, fréquemment faiblement cambré, cambrure pouvant devenir, à l'anthèse, une cassure à angle net. Macule souvent quadrangulaire, située dans la moitié distale du labelle, de manière parfois un peu plus centrale que chez *O. bertolonii*, fréquemment échancrée au sommet dessinant parfois un fer à cheval ou, plus rarement, deux gouttes séparées. Appendice important et dressé, en moyenne un peu plus petit et plus triangulaire que chez *O. bertolonii*. Cavité stigmatique plus large que haute, vue de face, en forme de rectangle aux angles supérieurs arrondis, les angles inférieurs portant les pseudo-yeux, les bords latéraux, rarement un peu échancrés, prolongés sans étranglement, verticalement vers le champ basal; vue en coupe, en forme de quart de sphère avec la base presque plane et la surface stigmatique arrondie. Gynostème assez court, d'une taille moyenne pour le genre.

Paraissant actuellement confiné à quelques stations du nord de la Toscane et du littoral méditerranéen des Bouches-du-Rhône à la Ligurie où il forme de petits groupes de plantes peu nombreuses et disséminées, *O. aurelia* fleurit en plein soleil, en avril, souvent sur d'anciennes terrasses de culture, parfois même sur des remblais récents. Il semble un peu plus précoce qu'*O. bertolonii* et peut s'accommoder de substrats très alcalins.

ITALIE. LIGURIE: Genova: Monte Cordona, Col de Cornua, anciennes terrasses de culture bordées de hêtraies, alt. 650 et 700 m, 2 stations sur calcschistes, 35 et 45 plantes en fleurs, 12.05.1988.

Le type de cavité stigmatique d'*Ophrys aurelia* n'est pas unique, il se rencontre par exemple chez *O. lunulata*, une espèce proche du groupe (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989), mais également chez des espèces de groupes plus éloignés comme *O. cretica* ou *O. reinholdii*.

Ophrys bertolonii MORETTI

Plante un peu moins robuste que l'espèce précédente, haute de 17 cm en moyenne. Sépales roses, blancs ou très rarement verts (un cas sur 800), régulièrement plus pâles que les pétales. Labelle moins long de 2,5 mm en moyenne que celui d'*O. aurelia*, plus fortement et plus régulièrement cambré, plus convexe latéralement. Macule distale généralement simple et entière. Appendice un peu plus volumineux que chez *O. aurelia*. Cavité stigmatique de forme très particulière, unique dans le genre, plus haute que large, caractérisée par un fort étranglement situé au-dessus des pseudo-yeux, au niveau du point d'insertion du gynostème, alors que sous les pseudo-yeux, placés sur une saillie, le champ basal va en s'élargissant; absence de paroi latérale donnant, de profil, une forte échancrure, la base de la cavité formant un angle aigu avec la surface stigmatique presque plane. Gynostème assez allongé, fréquemment acuminé.

Espèce méridionale de vaste distribution, présente en Italie de la Toscane à la Calabre et aux Pouilles, en Sicile, en Yougoslavie et à Corfou, *O. bertolonii* fleurit dès le début d'avril au niveau de la mer en Sicile et dans les Pouilles; mais, sur les contreforts latins des Abruzzes, au-dessus de 1000 m d'altitude, la floraison commence au mois de juin, une grande amplitude phénologique qui le distingue également d'*O. aurelia*.

YOUGOSLAVIE. CROATIE: SIBENIC: Pirovac, friche bordée de chênaies, alt. 90 m, 11 plantes en début de floraison, 02.05.1974.

ITALIE.

TOSCANE: *Grosseto*: Albarese, garrigue à asphodèles sur calcaire, alt. 20 m, 11 pieds en boutons, 2 avec une fleur ouverte, 09.04.1988.

LATIUM: *Latina*: Maranola, pelouse calcaire incendiée, alt. 550 m, ±200 plantes en début de floraison, 02.06.1984; ibid. versant sud, alt. 400m, 8 plantes en fin de floraison, 06.06.1984; Campodimele, chênaie clairière, alt. 800 m, 8 plantes en fleurs, 04.06.1984; Monte Trina, pâture, alt. 950 m., 5 plantes en fleurs, 08.06.1984; Spigno saturnia, friche sur calcaire, alt. 400 m, 13 plantes en fruits, 07.06.1984; *Frosinone*: Vallerontonda, pelouse, alt. 690 m, 9 plantes en fleurs, 10.06.1984; Monte Maio, alpage, alt. 1100 m, ± 1000 plantes en début de floraison, en moyenne 2 fleurs ouvertes, 11.06.1984.

CAMPANIE: *Caserta*: San Piero, châtaigneraie, alt. 510 m., une plante en fleurs.

POUILLES: *Foggia*: San Giovanni Rotonda, pelouses bordées de chênaies à *Quercus ilex*, alt. 650 m, 15 plantes en début de floraison, 10.04.1975; Monte San Angelo, olivaie abandonnée, alt. 510 m, 87 plantes en début de floraison, 10.04.1986; *Brindisi*: Torre Canne, garrigue littorale à asphodèles, alt. 10 m, ± 100 plantes en boutons ou avec une fleur ouverte, 30.03.1986; 13 plantes en début de floraison, 05.04.1987; Ostuni: pelouse calcaire pâturée, alt. 200 m, 9 plantes en fleurs, 31.03.1986; Ceglie Messapico, garrigue et maquis calcaires, alt. 280 m, une plante en début de floraison, 31.03.1986; *Lecce*: Torre Rinalda, friche à asphodèles sur pavement calcaire, alt. 15 m, 20 plantes en boutons ou avec une fleur ouverte, 01.04.1986; *Lecce*, friche à cistes et asphodèles sur calcaire, alt. 20 m., 32 plantes en début de floraison, 01.04.86; Porto Cesareo, garrigue à asphodèles, alt. 50 m, ± 80 plantes en début de floraison, 03.04.1986; *Taranto*: Grottaglie, garrigue calcaire à *Carpobrotum*, alt. 190 m, 25 plantes en fleurs, 03.04.1986; Massa Mannara, olivaie, alt. 160 m, 22 plantes en début de floraison, 03.04.1986; Massa Lupoli, olivaie, alt. 310 m, 24 pieds en début de floraison, 04.04.1986; Massa Lentini, chênaie clairière, cistes, alt. 400 m, 13 plantes en boutons, 04.04.1986; Statte, pâture abandonnée, alt. 140 m. 15 plantes en début de floraison, 04.04.1986.

CALABRE: *Cosenza*: Pietrapaola, pâture, alt. 250 m, 16 plantes en fleurs, 02.04.1975; Scala Coeli, bords de route, alt. 240 m, 23 plantes en fleurs, 02.04.1975; *Catanzaro*: Cutro, garrigue, alt. 300 m, une plante en début de floraison, 03.04.1975; Badolato, garrigue, alt. 150 m, 110 plantes en fleurs, 03.04.1975; San Caterina, garrigue, alt. 120 m, ± 500 pieds en fleurs, 04.04.1975; *Reggio di Calabria*: Gerace, lit de rivière, alt. 50 m, une plante en début de floraison, 04.04.1975; Bovalino, garrigue littorale, alt. 20 m, 148 plantes en fleurs, 04.04.1975; Ferruzano, garrigue, alt. 190 m, 63 plantes en fleurs, 05.04.1975.

SICILE: *Siracusa*: Solarina, garrigue à asphodèles et *Calycotome spinosa*, alt. 420 m, ± 1200 pieds en fleurs, 09.04.1987; Monte Grosso, garrigue, alt. 540m, 15 plantes en fleurs, 10.04.1987. *Palermo*: Trabia, olivaie abandonnée, alt. 140m, 2 plantes en fleurs, 11.04.1987; Sàgana, terrasses de culture abandonnées, alt. 680 m, 11 plantes en boutons ou avec une fleur ouverte, 13.04.1987; Monte Saraceno, garrigue à *Erica*, alt. 550 m, 48 plantes en fleurs, 13.04.1987; Carini, terrasses de culture et olivaies abandonnées, alt. 350 m, ± 80 pieds en fleurs, 13.04.1987; Montelepre, garrigue pâturée, alt. 540 m, 35 plantes en début de floraison, 14.04.1987; Monte Signora, Col de Guastella, table calcaire avec asphodèles et *Euphorbia dendroides*, alt. 475 m, 21 plantes avec 1 ou 2 fleurs ouvertes, 14.04.1987; Scillato, pelouse à zones humides, alt. 430m, 21 plantes en début de floraison, 14.04.1975. *Trapani*: Segesta, garrigue à fêrules, alt. 300 m, 35 plantes en fleurs, 15.04.1987; Erice, garrigue à fêrules, alt. 250 m, 15 plantes en fleurs, 15.04.1987; Capo San Vito, Monte Acci, garrigue à *Chamaerops humilis* sur poudingue calcaire, alt. 150m, 42 plantes en début de floraison, 16.04.1987.

Du fait de leur grande ressemblance superficielle, les deux espèces ont longtemps été confondues. Depuis que l'attention a été attirée sur les différences de structure des cavités stigmatiques au sein du groupe, *O. bertolonii* a désigné unanimement le taxon méridional à cavité stigmatique haute et échancrée (BAUMANN & KÜNKELE 1988; BUTTLER 1986; DANESCH 1971, 1972; DAVIES & HUXLEY 1988; DELFORGE & TYTECA 1984; DEL PRETE 1984; DEL PRETE & TOSI 1988; GÖLZ 1976; GÖLZ & REINHARD 1975, 1979; LANDWEHR 1977, 1982; SUNDERMANN 1980; WILLIAMS, WILLIAMS & ARLOTT 1979). Comme les types d'herbiers sont apparemment perdus, cet usage a été entériné par un lectotype choisi dans la flore sicilienne (BAUMANN & KÜNKELE 1986), ce qui a le grand avantage de ne pas bouleverser la nomenclature même si la vraisemblance historique n'y trouve pas son compte. Les caractères singuliers du labelle et de la cavité stigmatique d'*O. bertolonii* dénotent fort probablement une adaptation à des pollinisateurs particuliers, deux hyménoptères du genre *Chalicodoma*, *C. parietina* et *C. pyrenaica*, qui ont la particularité de s'accoupler en cambrant fortement l'abdomen (BÜEL 1978). Ces deux pollinisateurs sont peu attirés par les autres espèces du groupe; si le premier est assez précoce et largement répandu dans le Bassin méditerranéen, le second est plus localisé et plus tardif puisqu'il

émerge de la nymphose en mai et même en juin, ce qui correspond au large temps de floraison d'*Ophrys bertolonii*.

2. ESPÈCES À CARACTÈRES À LA FOIS PROCHES DE CEUX D'*OPHRYS AURELIA* ET DE CEUX DU GROUPE D'*O. SPHEGODES*

Ces cinq espèces, occupant les parties occidentale et septentrionale de l'aire du groupe (Carte 1) diffèrent des deux précédentes par une tendance à une plus grande amplitude de variation qui se marque généralement par des pétales moins allongés et à bords plus ondulés, un labelle moins cambré, parfois plan et quelquefois gibbeux avec une plus grande largeur apparente située généralement dans la moitié proximale, une macule plus grande, plus centrale, parfois rougeâtre et souvent compliquée par des ramifications, un appendice réduit dans une échancrure moins profonde, une cavité stigmatique s'arrondissant avec un étranglement léger ou accentué de sa base sous les pseudo-yeux. La plupart de ces caractères suggèrent une influence du groupe d'*O. sphegodes* qui est plus marquée chez les trois taxons périphériques à floraison tardive ayant colonisé les bords sud des Alpes et les collines supraméditerranéennes des Pyrénées. La structure de leur cavité stigmatique, qui ne présente qu'exceptionnellement une ébauche d'échancrure ou de saillie au niveau du champ basal, même quand l'influence du groupe d'*O. sphegodes* est peu perceptible, suggère qu'*O. bertolonii* n'est pas intervenu dans leur genèse et qu'elles sont plutôt apparentées à *O. aurelia*. Aucun de ces cinq taxons, assez localisés, n'est sympatrique avec *O. bertolonii* ou avec les quatre autres; seul celui des Préalpes de Grasse semble avoir une zone de contact avec *O. aurelia*. La diversité de leurs particularités et de leur origine rend cependant nécessaire le rang spécifique pour chacun d'eux si l'on veut éviter de créer, en les regroupant, une nouvelle entité polyphylétique insatisfaisante du point de vue systématique.

Ophrys saratoi E.G. CAMUS (pro hybr.)

Plante trapue, plus petite en toutes ses parties que les deux espèces précédentes, d'une hauteur de 9 à 24 cm, en moyenne de 14,91 cm (76 plantes mesurées). Epi de 2 à 5 fleurs, en moyenne 3. Sépales rarement blancs, souvent colorés de rose assez soutenu. Pétales d'un rose plus foncé, parfois rouge, avec une marge souvent soulignée de grenat ou d'ocre, assez courts, atteignant rarement les deux tiers de la longueur des sépales, moins allongés et souvent triangulaires avec des bords parfois plans, plus souvent faiblement ou assez fortement ondulés-crispés (50% des individus). Labelle assez petit (longueur moyenne, mesurée sur la deuxième fleur, à même la plante, sans couper ni étaler: 14,66 mm de long), généralement entier, rarement trilobé, fortement convexe, paraissant assez étroit, avec une plus grande largeur apparente près de sa base, au niveau des épaulements qui commencent plus haut que chez *O. aurelia*, muni de gibbosités très légères ou parfois assez marquées, faiblement à très faiblement cambré et même plan (30% des cas), muni d'une pilosité assez uniforme donnant un aspect régulièrement velouté, d'un noir-brunâtre foncé sur les bords comme au centre. Macule relativement grande, souvent assez centrale et très rarement compliquée par des ocelles ou des ébauches de ramifications. Cavité stigmatique proche de celle d'*O. aurelia*, plus large que haute, assez quadrangulaire vue de face, presque toujours sans étranglement sous les pseudo-yeux, pouvant présenter de profil (40% des cas) une très légère échancrure des parois latérales accompagnée parfois d'une saillie la séparant du champ basal, ébauche tout à fait rudimentaire de la structure qui trouve sa pleine expression chez *O. bertolonii*. Gynostème de taille moyenne et généralement

acuminé. Appendice de taille moyenne, vert, généralement triangulaire, bien visible, dressé obliquement et inséré dans une échancrure importante.

Espèce endémique des Préalpes calcaires proches de la Méditerranée, liée aux garrigues et aux anciennes terrasses de culture au sol plutôt frais, *O. saratoi* semble avoir besoin de pleine lumière mais aussi d'humidité puisqu'il croît souvent sur des suintements. Entre 220 m et plus de 800 m d'altitude, il forme des stations aux individus disséminés, plus vigoureux et plus florifères au-dessus de 500 m d'altitude. Il fleurit surtout au milieu du mois de mai, environ 4 semaines plus tard qu'*O. aurelia* avec lequel il semble avoir une zone de contact au moins dans la région de Nice. J'ai pu l'observer dans les Préalpes de Grasse, mais aussi sur les contreforts de la Sainte-Baume [Rougiers (Var)]; il devrait être recherché dans les autres massifs méditerranéens du Var et des Bouches-du-Rhône où des *O. "bertolonii"* ont parfois été signalés en altitude (voir par ex. MOLINIER 1975).

FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR: *Alpes-Maritimes*: Col de la Lègue, chênaie clairière sur calcaire, alt. 695 m, 26 plantes en fleurs, 14.05.1988; Gourdon, garrigues pâturées sur pavement calcaire, alt. 600 m, 7 plantes en fleurs, 22.05.1982; Peymeinade, terrasses de culture abandonnées, alt. 220 m, 2 plantes avec une fleur ouverte, 13.04.1977; 5 plantes en boutons, 19.04.1979; 6 plantes en boutons ou avec une fleur ouverte, 12.04.1981; 4 plantes en fin de floraison, 21.05.1982; station détruite par un lotissement, 14.05.1988; Spéracédès, garrigue sur calcaire, alt. 600 m, 218 plantes en fleurs, 05.06.1980; 3 plantes en début de floraison, 21.05.1982; station réduite de moitié par une construction, 34 plantes en début de floraison, 14.05.1988; Saint-Vallier-de-Thiery, pelouses avec suintements bordées de chênaies, alt. 700 m, 183 plantes en fin de floraison, 06.06.1980; 92 plantes à tous les stades de floraison, 21.05.1982; 154 plantes en début de floraison, 14.05.1988; Saint-Cézaire-sur-Siagne, pinède et olivaie abandonnée, alt. 450 m, 84 plantes en fleurs, 06.06.1980; plusieurs hectares de friches, d'anciennes terrasses de culture, de chênaies, alt. 460 m, 75 plantes en fleurs, 22.05.1982; 31 plantes en fleurs, 14.05.1988; *Var*: Ampus, garrigues et pelouses, alt. 550 m, 62 plantes en fleurs, 13.05.1988; Fayence, pâture et bords de route, alt. 500 m, 47 plantes en fleurs, 13.05.1988; Mons, lambeau de garrigue dans le village, alt. 800 m, 21 plantes en fleurs, 14.05.1988; Rougiers, bords de route et anciennes terrasses de culture, alt. 480 m, 78 plantes en fin de floraison, 09.06.1980.

Ophrys saratoi, assez peu variable, montre clairement à la fois un grand nombre de caractères proches de ceux d'*O. aurelia*, des caractères propres, liés à la taille, à l'écologie et à la phénologie, ainsi que quelques autres, assez fréquents mais peu nombreux et assez peu marqués, limités à la forme des pétales et à la structure du labelle, qui proviennent du groupe d'*O. sphegodes* ou même éventuellement de celui d'*O. arachnitiformis*. Cette influence indéniable est difficilement attribuable en particulier à une des espèces actuellement sympatriques: *O. arachnitiformis*, *O. araneola*, *O. incubacea*, *O. provincialis*, *O. sphegodes* ou *O. splendida*. La singularité de cet ophrys des Préalpes du sud n'avait pas échappé aux botanistes, même bien avant 1970, quand le groupe ne formait qu'une espèce. J'ai montré (DELFORGE 1989a) que BARLA (1868) et CAMUS (1893, 1921-1929) avaient tenté de résoudre le problème en faisant de ces petits ophrys tardifs des variétés ou des hybrides occasionnels et que le plus ancien nom valablement publié était *O. saratoi*, pour cette forme dont l'origine, les particularités et l'isolement vis-à-vis d'*O. aurelia* sympatrique, nécessitent le rang spécifique.

Ophrys drumana DELFORGE

Port élancé et taille plus élevée que l'espèce précédente, pouvant atteindre 35 cm dans les stations abritées. Epi dense comptant jusqu'à 13 petites fleurs, en moyenne 6. Sépales roses ou blancs. Pétales parfois concolores, souvent lilas ou rose plus foncés que les sépales, possédant une marge grenat, jaune-vert ou orangé, de formes très variables, parfois allongés à bords plans, souvent un peu triangulaires avec des bords légèrement

ondulés, affectant parfois des formes plus singulières, comme des ellipses assez larges. Labelle très petit, de beaucoup le plus petit du groupe, plus court que le sépale dorsal, de 8 à 13 mm de long, en moyenne 11,93 mm (82 plantes mesurées), avec une forte convexité latérale le rendant optiquement étroit sur toute sa longueur, trilobé, légèrement ou nettement (25% des individus), muni parfois, indépendamment de la présence de lobes latéraux, de gibbosités faibles ou très prononcées, longitudinalement plan même en fin de floraison (90% des cas), couvert d'une pilosité assez rase donnant une couleur rougeâtre au centre. Macule relativement grande, occupant une partie importante du centre et de la partie sommitale du labelle, rappelant encore, par sa forme, celles du groupe, mais se compliquant, le plus souvent, d'ocelles et de ramifications nettes ou peu perceptibles atteignant la base de la cavité stigmatique (60% des cas). Appendice réduit, triangulaire, parfois imperceptible, inséré dans une échancrure faible. Cavité stigmatique toujours plus large que haute, quelquefois encore quadrangulaire, plus souvent nettement arrondie, avec un étranglement parfois très net sous les pseudo-yeux. Gynostème très court, trapu, mais acuminé.

Espèce endémique des Préalpes calcaires, avec une distribution centrée sur la vallée de la Drôme, signalée en de nombreuses stations sur le flanc sud du Vercors (DELFORGE & TYTECA 1982), elle est connue depuis longtemps comme *O. bertolonii* dans le département de l'Ardèche, en face du confluent de la Drôme, sur la moyenne Côte du Rhône, au sud de Valence (CAMUS 1921-1929, DESCOING 1988) ainsi que dans les Préalpes de Digne (Alpes-de-Haute-Provence) (PLAN 1980). *O. drumana* est une plante de pelouses, de talus et de clairières calcaires des étages collinéen et montagnard de la zone subméditerranéenne; il fleurit sur les versants sud et sud-ouest, entre 250 et plus de 1000 m d'altitude, en pleine lumière comme à l'ombre des chênes, des buis ou des genévriers, souvent en compagnie d'*Aphyllantes monspeliensis*; il peut former des stations de plusieurs centaines d'individus qui sont toujours disséminés.

FRANCE. RHÔNE-ALPES: *Drôme*: Ansage, pelouse pâturée, alt. 650 m, 18 plantes en fleurs, 29.05.1981; 14 plantes en fin de floraison, 09.06.1983; Beaufort-sur-Gervanne, chênaie à *Aphyllantes monspeliensis*, alt. 300 m, 11 plantes en fin de floraison, 04.06.1980; 24 plantes en fleurs, 29.05.1981; 19 plantes en fruits, 13.06.1982; 15 plantes en fruits, 10.06.1983; 119 plantes en fleurs et en fin de floraison, 15.05.1988; Les Chièses, forêt mixte clairière avec *Aphyllantes monspeliensis*, alt. 450 m; 41 plantes en fin de floraison, 10.06.1983; La Bellone, vignoble abandonné avec suintements et *Aphyllantes monspeliensis*, alt. 420 m, 24 plantes en fleurs, 29.05.1981; 57 plantes en fin de floraison, 10.06.1983; 26 plantes en fleurs, 15.05.1988; Chamaloc, chênaie clairière, pelouses à *Aphyllantes monspeliensis*, alt. 650 m, 23 plantes en fin de floraison, 11.06.1983; Baise, pelouses et talus de chemin, alt. 550 m, 8 plantes en fin de floraison, 11.06.1983; Echevis, pelouse en forte pente, alt. 500 m, 18 plantes en fleurs, 03.06.1980; pas de plantes, 28.05.1981; 12 plantes en fruits, 14.06.1982; recolonisation forestière de la pelouse, plus de plantes visibles, 08.06.1983; 15.05.1988 [néanmoins des plantes en fleurs ont été observées en mai 1988, plus bas, vers 450 m d'alt., dans des prolongements préservés de la pelouse, par J.C. CLAES et E. LAFONTAINE (comm. pers.)]; Léoncel, avant le col de Tourniol, alpage, alt. 1050 m, 2 plantes en fin de floraison, 13.06.1982; La Chaudière, col, alt. 1050 m (DEKKER in litt. mihi); Monclar-sur-Gervanne, pelouse et talus, alt. 440 m, 16 plantes en fin de floraison, 10.06.1983; Plan-de-Baix, col de Bacchus, vaste alpage pâturé à *Juniperus*, alt. de 800 à 900 m, ± 400 plantes en début de floraison, 29.05.1981; ± 250 plantes en fin de floraison, 13.06.1982; 94 plantes en fleurs, 08.06.1983; 56 plantes en boutons et en tout début de floraison, 15.05.1988; Rochefort-Samson, pelouse, alt. 400 m, 17 plantes en fin de floraison, 07.06.1983; 23 plantes en fleurs, 15.05.1988; Saillans, *Brachypodium*, alt. 300 m, mai 1980 (GARRAUD in litt. mihi).

Ophrys drumana, qui montre des affinités morphologiques et écologiques avec *O. saratoi*, se distingue nettement de tous les autres représentants du groupe par un grand nombre de fleurs, la très petite taille de celles-ci et la complexité très fréquente de sa macule. Il montre à la fois une constance qui permet de le reconnaître aisément et une assez grande amplitude de variation qui suggère une introgression récente par un taxon du

groupe d'*O. sphegodes*. Celle-ci se marque surtout dans la forme de la cavité stigmatique, dans la tendance à l'ondulation du bord des pétales et dans la structure générale du labelle et de sa macule. Le grand nombre de fleurs, la petite taille du labelle, sa couleur un peu rougeâtre pourraient indiquer qu'*O. araneola*, sympatrique mais plus précoce est intervenu dans la genèse de l'ophrys de la Drôme. Néanmoins, les lobes latéraux et les gibbosités parfois importantes, notamment, vont à l'encontre de cette hypothèse. L'aspect général de la plante, qui a toujours été rattachée au groupe d'*O. bertolonii*, montre qu'elle n'est pas un simple intermédiaire mais qu'elle a développé des caractères propres et une grande autonomie par rapport à ses parents putatifs. Elle est probablement, après *O. bertolonii*, la forme la plus aisément identifiable du groupe, opinion confirmée par la plupart de ceux qui l'ont vue (CLAESSENS & KLEYNEN 1989; DEKKER 1988, 1989; PLAN 1980; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN comm. pers.; REINHARD in litt. mihi).

Ophrys catalaunica O. & E. DANESCH

Epi de 5 fleurs en moyenne (21 plantes mesurées). Sépales assez clairs. Pétales parfois plus foncés que les sépales, souvent très triangulaires et à bords un peu ondulés, possédant un centre plus clair que les marges parfois rouges, ocres, olives ou un mélange de ces couleurs. Labelle d'une longueur moyenne de 13,51 mm, plan, arrondi, généralement entier, avec la plus grande largeur plutôt centrale, rarement un peu trilobé ou légèrement gibbeux, muni d'une pilosité noire assez uniformément répartie. Macule assez grande et centrale, souvent quadrangulaire, bleu-gris brillant, parfois rouge, bordée d'un liséré pâle, quelquefois compliquée d'indentations affectant un peu la forme d'un H, dotée, beaucoup plus rarement, de ramifications jusqu'à la base de la cavité stigmatique. Appendice réduit et triangulaire, fréquemment absent, ne s'insérant pas dans une échancrure profonde. Cavité stigmatique généralement fort arrondie, bien étranglée au niveau du champ basal et sans saillie qui projette les pseudo-yeux.

Cette espèce occidentale, décrite de la province de Barcelone, a longtemps été considérée comme endémique de Catalogne. Sa présence en Languedoc, de l'autre côté des Pyrénées, dans les collines supraméditerranéennes des Corbières, du Laurageais (Aude)(CASTEL 1985) et du Minervois (Hérault)(DEMANGE 1985) vient d'être formellement démontrée (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989); elle a sans doute existé dans le département des Pyrénées-Orientales (COSTE 1901; CAMUS 1921-1929) mais elle n'y a plus été retrouvée récemment (BALAYER 1984). Elle fleurit en mai, de 200 à plus de 1000 m d'altitude, sur des pelouses sèches fréquemment installées sur bancs de grès, souvent en compagnie d'*Aphyllantes monspeliensis*.

ESPAGNE. CATALOGNE: *Barcelona*: San Agustin de Llusanes, garrigues à *Aphyllanthes monspeliensis* sur bancs de grès, alt. 750 m, 5 plantes en fin de floraison, 08.06.1985; Llussa, pinèdes, alt. 600 m, 18 plantes en fin de floraison, 08.06.1985; Olost, bords de route, alt. 380 m, 12 plantes en fin de floraison, 09.06.1985.

L'ensemble des caractères montre une nette influence, plus importante que dans les autres espèces, du groupe d'*O. sphegodes* sans qu'il soit possible d'être plus précis. Les caractéristiques des pétales, uniques dans le groupe, ont incité la plupart des auteurs à considérer *O. catalaunica* comme le produit d'une hybridation récente soit d'*O. bertolonii* avec *O. arachnitiformis* s.l. qui aurait été totalement absorbé (DANESCH 1972 repris par exemple par ARNOLD 1981 ou DAVIES & HUXLEY 1988); soit d'*O. bertolonii* avec *O. splendida* (GÖLZ & REINHARD 1980) qui n'est pourtant pas sympatrique actuellement. Cette dernière supposition, issue d'analyses statistiques, aboutit même à

rattacher *O. catalaunica* plutôt au groupe d'*O. arachnitiformis* (GÖLZ & REINHARD 1986). Basées uniquement sur les plantes espagnoles qui sont en fait périphériques par rapport au groupe et où l'influence "arachnitiforme" est un peu plus marquée, ces hypothèses sont difficilement démontrables. En effet, en Languedoc comme en Catalogne, de nombreux taxons du groupe d'*O. sphegodes* sympatriques avec *O. catalaunica*, comme *O. sphegodes* ou *O. araneola*, montrent souvent un périanthe rose, tandis qu'il existe, au moins dans les Corbières, un ophrys à floraison précoce et à périanthe vert qui pourrait appartenir au groupe d'*O. arachnitiformis* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1988), de sorte qu'il est illusoire de vouloir déterminer si c'est du groupe d'*O. arachnitiformis* ou de celui d'*O. sphegodes* que vient l'influence (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989). Quoi qu'il en soit, l'origine et les caractéristiques propres d'*O. catalaunica*, qui s'expriment avec constance, le séparent bien des autres représentants du groupe, y compris d'*O. drumana* dont il a parfois été rapproché (TYTECA 1984), justifient le rang spécifique donné dès la description et nécessitent qu'il soit classé dans le groupe d'*O. bertolonii*.

Ophrys balearica DELFORGE sp. nov.

Plante robuste et élancée, de 12 à 35 cm de hauteur, en moyenne 22 cm (38 plantes mesurées). Epi lâche de 3 à 7 (en moyenne 5) fleurs assez grandes pour le groupe. Sépales de 11 à 16 mm de long et de 4 à 7 mm de large, assez allongés, roses, rarement blancs; sépales latéraux perpendiculaires au sépale dorsal, assez fréquemment bicolores, la moitié inférieure tachée de violet. Pétales allongés, de 6 à 10 mm de long et de 2 à 4 mm de large, linéaires-triangulaires parfois légèrement lancéolés, avec une marge un peu ondulée, rose violacé ou rouge, toujours plus foncés que les sépales. Labelle assez grand, de 14 à 19 mm de long, en moyenne 15,20 mm, quelquefois entier, trilobé chez 80% des individus, particularité unique dans le groupe, avec, parfois, de légères gibbosités, plan, rarement un peu cambré, souvent fortement convexe spécialement au niveau du lobe médian, entièrement noir violacé, muni d'une courte mais dense pilosité foncée, plus longue et plus rougeâtre sur les bords. Macule assez petite, simple, subquadrangulaire, parfois divisée en segments formant deux gouttes ou dessinant un fer à cheval, le plus souvent distale, gris brillant rarement bordé de blanchâtre. Appendice assez grand, dressé, triangulaire ou globuleux, inséré dans une échancrure importante. Cavité stigmatique non creusée latéralement, peu profonde, rarement étranglée sous les pseudo-yeux, prolongeant fréquemment le champ basal de sorte qu'elle paraît beaucoup plus large que haute. Pseudo-yeux projetés parfois assez nettement en avant. Gynostème moyennement long et acuminé.

Descriptio: Herba valida proceraque, 12-35 cm alta, mediate 22 cm. Spica laxiflora. Flores magni pro coagmentatione, 3-7, generaliter 5. Sepala 11-16 mm longa et 4-7 mm lata, rosea, raro albida satis elongata, sepala lateralia generaliter horizontalia, satis frequenter bicoloria, dimidia inferiora violacea. Petala elongata, 6-10 mm longa et 2-4 mm lata, forma linearia-triangulata aliquoties leviter lanceolata, margine paulum undulata, roseo-violaceo vel rubro semper obscuriore quam sepala. Labellum satis magnum, 14-19 mm longum (mediate 15,2 mm), aliquoties integrum frequenter trilobatum (80%), aliquando cum gibberis tenuibus, planum, rarissime leviter selliformiter concavatum, saepe valde convexum proprie pari linea cum lobo mediano, totum nigroviolaceum, breviter sed intense velutinum, cum pilis longioribus rubrioribusque in marginibus. Macula satis parva, una, subquadrata, saepe laciniosa aliquando equino ferro vel duabus guttis formata, inter medium labellum ejusque apicem sita, cinerea fulgenta raro albido cincta. Appendix satis magna, erecta, triangulata vel globosa, in magna lacinia sita. Cava stigmatica non lateraliter concavata, raro strangulata sub pseudo-oculis, paulo profunda, frequentius areae basalis sinui occupata ita ut multo latior quam alta. Pseudo-oculi aliquoties projecti. Gynostemium modice longum acuminatumque. Floret Aprili.

Holotypus: Hispania, Baleares, Majorica, inter Felanitx et Campos, apud Ca's Porradeint, alt. 150 m, 10.04.1985, leg. P. DELFORGE in herb. P. DELFORGE sub n° 8501.

Icones: DELVOSALLE & DUVIGNEAUD 1967: 380 (sub nom. *O. bertolonii*); BAUMANN & KÜNKELE 1982: 201 (sub nom. *O. bertolonii*); BUTTLER, 1986: 228 (sub nom. *O. bertolonii* "triloba").

Espèce endémique des Baléares, connue de Majorque (DELVOSALLE & DUVIGNEAUD 1967; HOFFMANN 1983), de Ménorque, d'Ibiza et de Formentera (BLATT & HERTEL 1984; CAMUS 1921-1929; DUVIGNEAUD 1979; GRUBE 1986), *O. balearica* fleurit en avril dans les pinèdes et les garrigues, du niveau de la mer jusqu'à plus de 400 m d'altitude.

ESPAGNE. BALÉARES: Mallorca: Can Picafort, pinède, alt. 25 m, une plante avec une fleur ouverte, 02.04.1985; Can Nova, pinède, alt. 40 m, 5 plantes en fleurs, 02.04.1985; Santanyi, pinède et garrigue à asphodèles, alt. 120 m, 32 plantes en fleurs, 04.04.1985; Cala Santanyi, pinède en bordure de plage, alt. 10 m, 16 plantes en début de floraison, 04.04.1985; Coll de Sa Gremola, pinède sur anciennes terrasses de cultures, alt. 340 m, 5 plantes en fleurs, 05.04.1985; Andraixt, pinède incendiée, alt. 150 m, 2 plantes en fleurs, 05.04.1985; Palma Nova, pinèdes et maquis, alt. 50 m, 28 plantes en début de floraison, 05.04.1985; S'Hort Mesquida, garrigue à asphodèles et cistes, alt. 200 m, 2 plantes en début de floraison, 06.04.1985; Ermita de Betlem, garrigues brûlées, alt. 250 m, 14 plantes en boutons, parfois une fleur ouverte, 06.04.1985; Playa de Font Salada, garrigue sur pinède incendiée, alt. 120 m, 12 plantes en fleurs, 07.04.1985; Alcudia, garrigue en cours de lotissement, alt. 50 m, 5 plantes en fleurs, 08.04.1985; Ca's Porradeint, pinède, alt. 150 m, 42 plantes en fleurs, 10.04.1985; Campos del Puerto, pinède, alt. 110 m, 17 plantes en fleurs, 10.04.1985; Randa, Santuario de Cura, pinède et garrigue, alt. 400 m, 126 plantes en fleurs, 11.04.1985; Santa Margarita, bords de route, alt. 70 m, 14 plantes en fleurs, 12.04.1985.

Ophrys balearica se distingue des trois espèces précédentes par des parties florales plus grandes, une macule simple, située dans la moitié distale du labelle, un appendice important, inséré dans une échancrure marquée ainsi que par une plus grande précocité. A ces caractères, qui rappellent bien *O. aurelia* et qui dénotent une moins grande approche du groupe d'*O. sphegodes*, peu représenté aux Baléares, vient s'ajouter un labelle nettement trilobé. Certains individus marginaux, au labelle entier et aux sépales et pétales clairs, peuvent faire superficiellement penser à *O. catalaunica* et sont certainement à la source des quelques rares mentions de cet ophrys aux Baléares, mais ils s'en distinguent cependant aisément entre autres par la forme des pétales, la plus grande taille moyenne des labelles et leur plus grand allongement, la petite taille de la macule, plus simple, plus apicale et rarement bordée d'un liséré blanc. La singularité et la constance des caractères de l'ophrys des Baléares nécessite le rang spécifique. Il a toujours été nommé *O. bertolonii* ou *O. bertoloniiiformis* s.l., seul RENZ (1930) en a fait une forme *triloba* d'*O. bertolonii*, mais il s'agit d'un nomen nudum.

Ophrys benacensis (REISIGL) DANESCH & EHRENDORFER

Plante robuste, haute de 13 à plus de 30 cm, en moyenne 19 cm (40 plantes mesurées) Epi lâche d'en moyenne 3 grandes fleurs. Sépales roses. Pétales allongés, aux bords glabres, plans ou légèrement ondulés, plus foncés que les sépales. Labelle sombre, densément pileux, généralement entier, très rarement trilobé ou muni de légères gibbosités, souvent plan et peu convexe, apparaissant de ce fait massif, parfois étranglé en son centre ce qui étale la partie inférieure. Macule grande, assez centrale et souvent assez simple, parfois marquée d'un ocelle, rarement ramifiée (1% des cas). Appendice réduit, dressé horizontalement. Cavité stigmatique plus large que haute, souvent assez quadrangulaire et non étranglée sous les pseudo-yeux, rarement arrondie et étranglée au niveau du champ basal, très rarement un peu échancrée latéralement. Pseudo-yeux très rarement projetés en avant sur une saillie.

Endémique de l'Insubrie; fleurit de la fin avril au début du mois de juin, de 200 m à plus de 800 m d'altitude sur des pelouses calcaires rases, souvent en bordure de chênaies.

ITALIE. TRENTO-HAUT ADIGE:Trento: Riva di Garda, Monte Brione, olivaie, terrasses de culture abandonnées, alt. 240 m et 310 m, 15 plantes en fin de floraison, 10.05.1988.

VÉNÉTIE: *Verona*: San Zeno di Montagna, Monte Pozzol, pelouses sur dolomie, alt. 440 m, 326 plantes en fleurs, 11.05.1988.

L'amplitude, assez moyenne, de variations et les caractéristiques propres d'*Ophrys benacensis* montrent une influence du groupe d'*O. sphegodes*, probablement d'*O. incubacea* et/ou d'*O. sphegodes* (à gibbosités importantes et à petite macule en forme de H, gris bordé de blanc), actuellement sympatriques et qui fleurissent deux semaines plus tôt. Pour l'autre parent, l'unanimité, dès la description, s'est toujours faite autour d'*O. bertolonii*, mais la plupart des caractères sont plus proches d'*O. aurelia*, y compris l'élargissement fréquent du labelle dans la moitié apicale, dont l'origine a parfois été recherchée, de manière un peu compliquée, chez *O. holoserica* (DANESCH & EHRENDORFER 1975). Par sa constance, ses caractères propres, son origine particulière très probable et son isolement géographique, il est donc nécessaire d'accorder à *O. benacensis* le rang d'espèce et il paraît plus adéquat de le placer dans le sous-groupe des espèces proches d'*O. aurelia* plutôt que dans celui des espèces dérivées directement d'*O. bertolonii* et qui sont sympatriques avec lui.

3. ESPÈCES À CARACTÈRES DÉRIVÉS À LA FOIS DE CEUX D'*OPHRYS BERTOLONII* ET DE CEUX DU GROUPE D'*O. SPHEGODES*

Les trois espèces de ce sous-groupe sont très localisées; elles occupent de très petits territoires côtiers où elles sont sympatriques avec *O. bertolonii* et avec des représentants du groupe d'*O. sphegodes* à floraison plus précoce. Elles montrent généralement un spectre de variation assez large, propre aux taxons d'origine hybridogène récemment stabilisés et fleurissent deux semaines plus tôt environ qu'*O. bertolonii*. Plantes à petites fleurs, elles possèdent toutes trois une cavité stigmatique aussi large que haute et étranglée avec parfois une saillie à la base et, latéralement, un creusement assez prononcé. Leurs labelles, proportionnellement courts, peu convexes, généralement entiers et dotés d'un petit appendice triangulaire inséré dans une faible échancrure se rapprochent de la forme de ceux du groupe d'*O. sphegodes*.

Ophrys bertoloniiformis O. & E. DANESCH

Plante peu élevée de port robuste. Epi d'en moyenne 4 petites fleurs. Périanthe parfois rose ou blanc pur, très rarement vert lavé de rose, le plus souvent vert (90% des individus), particularité unique dans le groupe. Sépales assez larges. Pétales souvent triangulaires, parfois allongés, avec des bords plans ou un peu ondulés. Labelle court, entier, plan à légèrement cambré, peu convexe, paraissant donc large, avec une plus grande largeur proximale, noir velouté au centre, plus rouge sur les bords, très rarement muni de faibles gibbosités arrondies. Macule grande, centrale ou un peu distale, généralement simple, rarement compliquée d'ocelles ou d'indentations. Appendice présent, assez grand, inséré dans une faible échancrure. Cavité stigmatique de forme variable, arrondie, présentant parfois une ébauche d'échancrure latérale.

Cette espèce, endémique du Monte Gargano, où elle est plus fréquente qu'*O. bertolonii*, est connue d'environ 120 stations (LORENZ & GEMBARDT 1987), principalement des garrigues, des olivaias et des bords de route, du niveau de la mer à plus de 800 m d'altitude.

ITALIE. POUILLES: *Foggia*: Monte Gargano: Mattinata, Monte Sacro, pelouses entre bosquets de chênes kermès, alt. 590 m, 31 plantes en fleurs, 11.04.1986. Monte San Angelo, Chiancatone, bord de pâture à

asphodèles sur affleurements calcaires, alt. 600 m, 8 plantes en début de floraison, 09.04.1986; Piana della Castagna, garrigue pâturée à asphodèles et chênes kermès, alt. 580 m, 22 plantes en début de floraison, 10.04.1986; San Giovanni Rotondo, Cope di Castellera, pelouse, alt. 550 m, 26 plantes en début de floraison, 10.04.1986; Monte Calvo, pâtures, olivier et bosquets de *Quercus ilex*, alt. 800 m, 53 plantes en début de floraison, 10.04.1986.

Même si certains caractères évoquent l'influence du groupe d'*O. sphegodes*, l'aspect général de la plante la rattache incontestablement au groupe d'*O. bertolonii* et s'écarte sensiblement des hybrides de première génération et des essaies hybrides non stabilisés entre *O. bertolonii* et *O. sphegodes* s.l., comme cela a été souvent souligné (DANESCH 1971; DANESCH & EHRENDORFER 1975; DELFORGE 1986, 1988a; EHRENDORFER 1980; LORENZ & GEMBARDT 1987). Des mécanismes d'isolement efficaces semblent à l'oeuvre, au premier rang desquels une floraison plus précoce et l'adaptation à un pollinisateur particulier, *Chalicodoma benoisti* (PAULUS & GACK 1986), puisque cet ophrys, pourtant souvent sympatrique avec *Ophrys bertolonii* et avec des taxons du groupe d'*O. sphegodes*, maintient bien son individualité et ne fait que rarement des hybrides occasionnels avec eux. Il a donc développé des caractères propres, indépendants de ceux de ses parents et doit être traité au rang d'espèce. S'il est évident qu'*O. bertolonii* est un des ancêtres d'*O. bertoloniiiformis*, la situation du côté du parent issu du groupe d'*O. sphegodes* est moins claire puisque le Monte Gargano voit fleurir aujourd'hui, pour ne citer que les taxons précoces à sépales verts, *O. sphegodes*, *O. incubacea*, *O. garganica* ainsi qu'un taxon à petites fleurs déterminé parfois comme *O. araneola* (LORENZ & GEMBARDT 1987).

***Ophrys explanata* (LOJACONO) DELFORGE comb. et stat. nov.**

basionyme: *Ophrys bertolonii* var. *explanata* LOJACONO, Flora Sicula T.III: 35, 1909 (1908)

Plante trapue, assez basse, d'une hauteur moyenne de 13 cm. Epi d'en moyenne 4 fleurs assez petites. Sépales rose violacé assez foncé, parfois rose clair. Pétales rose violacé ou rose foncé, allongés, parfois un peu acuminés ou triangulaires, à bords plans ou un peu ondulés, parfois fortement ciliés. Labelle entier, très légèrement cambré, assez convexe, paraissant de ce fait plus allongé et plus étroit, avec une plus grande largeur proximale. Macule assez grande, souvent située dans la moitié distale du labelle, parfois lisérée de blanc, avec, quelquefois, des ébauches de ramifications vers le champ basal. Appendice important, inséré dans une forte échancrure. Cavité stigmatique conforme à celles du sous-groupe bien que rarement étranglée sous la saillie où s'insèrent les pseudo-yeux.

Cette espèce, endémique de la région de Palerme, fleurit après *O. sphegodes* et *O. exaltata*, de la fin du mois de mars au milieu du mois d'avril sur des collines calcaires du niveau de la mer à plus de 800 m d'altitude entre le Monte Palmeto et le Monte Catalfano, en quelques rares stations où, très souvent, *O. bertolonii* ne vient pas.

ITALIE. SICILE: *Palermo*: Montelepre, garrigue et anciennes terrasses de culture pâturées, alt. 700 m, 18 plantes en fleurs, 14.04.1987.

Remarqué déjà à la fin du siècle dernier par LOJACONO (1909), retrouvé notamment par KALTEISEN dès 1975 et étudié par GÖLZ & REINHARD (1979), l'ophrys de Palerme semble avoir réussi à occuper des sites dont ses ancêtres sont absents. Quand *O. bertolonii* est présent, les intermédiaires sont très rares, cet isolement efficace s'expliquant notamment par un décalage dans les temps de floraison et par l'adaptation à un pollinisateur particulier qui aurait été observé (REINHARD in litt. mihi). L'ensemble de ces caractéristiques, qui sont assez constantes, ainsi qu'un événement de spéciation certainement différent de celui d'*O. bertoloniiiformis* (EHRENDORFER 1980) nécessitent

également le rang spécifique pour ce taxon que j'avais déterminé à tort comme des représentants d'un hybride de seconde génération "qui peut aussi évoquer *O. bertoloniiiformis* (s.l.)" (DELFORGE 1988a: 37 et Fig. 2).

Ophrys dalmatica (MURR) SOÓ (pro hybr.)

C'est la seule espèce du groupe que je n'ai pas pu observer, je ne pourrai donc que rapporter ce qu'en disent MURR (1901), SOÓ (1926) EHRENDORFER (1980) et REINHARD (in litt. mihi) en m'appuyant sur l'iconographie récente (BUTTLER 1986: 229 l/u, r/u; EHRENDORFER 1980: 17d, Farbtafel 2 o.l., o.r.; GÖLZ & REINHARD 1986: 723a, 807b).

Fleurs petites. Sépales assez allongés, roses. Pétales plus foncés, allongés avec un bord un peu ondulé, fortement souligné d'ocre parfois. Labelle toujours entier, très convexe, de plan à très peu cambré, avec une plus grande largeur proximale ou centrale et une pilosité souvent de couleur un peu jaunâtre. Macule petite, simple, généralement située dans la moitié distale. Appendice réduit, triangulaire, parfois imperceptible. Cavité stigmatique plus large que haute, non échancrée latéralement, souvent arrondie et étranglée sous les pseudo-yeux. Pseudo-yeux assez saillants.

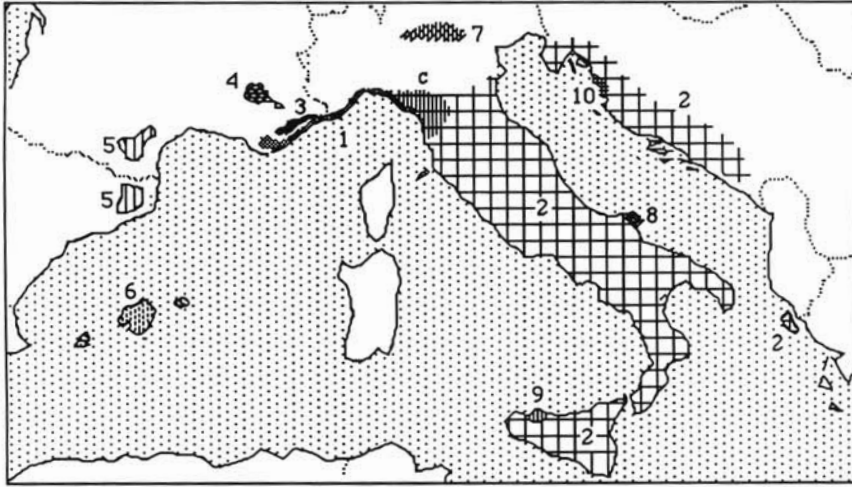
Endémique d'une petite région de la côte dalmate (Yougoslavie), fleurit en avril, le plus souvent en milieu ouvert.

Comme les deux autres espèces de ce dernier sous-groupe, *O. dalmatica* est un taxon à grande amplitude de variation, sympatrique dans la plupart de ses sites avec ses parents, *O. bertolonii* d'une part et *O. tommasinii* d'autre part, une espèce précoce du groupe d'*O. sphegodes*, placé dans la synonymie d'*O. araneola* (BAUMANN & KÜNKELE 1980; GÖLZ et REINHARD 1983). Bien qu'intermédiaire avec ses parents en de nombreux points, *O. dalmatica* s'écarte des caractères moyens de ses géniteurs dans la couleur du périanthe, la forme des pétales ou celle de la macule par exemple, et exprime une indépendance tant morphologique qu'écologique qui lui permet d'établir la sympatrie avec ses parents et même de conquérir des biotopes d'où ils sont absents, ce qui nécessite que le rang d'espèce lui soit accordé. Comme mécanismes d'isolement permettant cette autonomie et outre probablement une adaptation à un pollinisateur particulier, EHRENDORFER (1980) cite le décalage dans les temps de floraison, habituellement *O. tommasinii* est fâné et *O. bertolonii* en boutons quand *O. dalmatica* fleurit, et, d'autre part, des biotopes différents: des sous-bois frais pour *O. tommasinii*, des garrigues ensoleillées pour *O. dalmatica*.

4. PROBLÈMES DE RÉPARTITION

Depuis la mise au point de GÖLZ & REINHARD (1979), les nouvelles données ne sont pas nombreuses, ce qui confirme sans doute, d'une certaine manière, que le groupe n'a pas de représentant dans beaucoup de régions où *O. bertolonii* a été signalé naguère, vraisemblablement par erreur. Malgré la publication d'études parfois importantes, *O. bertolonii* s.l. n'a pas été vu ou revu à Malte, en Sardaigne (GÖLZ & REINHARD 1988; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN, comm. pers.; MAST DE MAEGHT, comm. pers.), en Albanie (GÖLZ & REINHARD 1984) ou en Bulgarie. Il est clair d'autre part que les mentions "Maroc" et "Algérie" publiées en 1921 par CAMUS dans les légendes de la planche 64 sont erronées: elles ne sont pas reprises dans le volume de texte paru en 1929, elles sont en partie copiées de BARLA (1868) qui figure en fait des *O. aurelia* de la région de Nice et

aucune observation d'*O. bertolonii* s.l. n'a jamais été publiée pour ces pays (par ex. MAIRE 1959; RAYNAUD 1985). Enfin, les rares mentions d'*O. bertolonii* en Crète proviennent d'une erreur de détermination (ALIBERTIS 1989); celles de Corse, reprises récemment encore par JACQUET (1988) sont toujours considérées comme très douteuses (BLATT 1985; BUTTLER 1986; DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989) et demandent une confirmation sérieuse.



CARTE 1. Carte de répartition des espèces du groupe d'*O. bertolonii*: 1. *Ophrys aurelia*; 2. *O. bertolonii*; C. Zone de contact entre *O. aurelia* et *O. bertolonii*; 3. *O. saratoi*; 4. *O. drumana*; 5. *O. catalaunica*; 6. *O. balearica*; 7. *O. benacensis*; 8. *O. bertoloniiformis*; 9. *O. explanata*; 10. *O. dalmatica*.

Seules, en fait, la découverte d'*O. bertolonii* à Corfou (Grèce) (KAPTEYN DEN BOUMEESTER & WILLING 1988), la démonstration de la présence d'*O. catalaunica* en France (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989) et la mise en évidence d'un nouveau taxon, *O. drumana*, dans la vallée de la Drôme (DELFORGE 1988b; 1989a) ont sensiblement modifié la répartition du groupe depuis 1979. La présence d'*O. bertolonii* en Angleterre où un pied à fleuri une fois en 1976 et a ensuite dégénéré, peut-être résulter d'une extension naturelle et éphémère d'un des taxons du groupe lors d'un été exceptionnellement sec, mais il est au moins aussi vraisemblable qu'il s'agisse de l'acte d'un "amateur enthousiaste" qui aurait transplanté ou semé la plante: cette possibilité est évoquée en ces termes dans les courtes notes qui annoncent la découverte dans la presse quotidienne et dans des revues de jardinage (ANONYMUS 1976a, 1976b), informations reprises ensuite dans deux guides (DAVIES & HUXLEY 1983, 1988; LANG 1980). Les quelques pieds d'*O. saratoi* (= *O. bertoloniiformis*) signalés au Monte Argentario (Italie, prov. Grosseto) (DEL PRETE, TICHY & TOSI 1982) semblent, sur l'illustration (Tav. 20 b), posséder tous les caractères d'*O. bertolonii*, y compris ceux de la cavité stigmatique, seule la faible convexité du labelle et la largeur un peu forte des pétales et des sépales pourraient faire penser à une hybridation, peu vraisemblable (DELFORGE 1988a); dans un récent guide (DEL PRETE & TOSI 1988), la présence de cette espèce n'est plus mentionnée au Monte Argentario. Un dernier type de problème, brièvement indiqué dans un addendum (GÖLZ & REINHARD 1979), l'existence, en Istrie (Yougoslavie), d'une zone où *O. bertolonii* et *O. bertoloniiformis* s.l. se mêleraient comme *O. bertolonii* et *O. aurelia* le font en Toscane n'a plus été évoqué depuis par ces auteurs (GÖLZ & REINHARD 1986).

5. HYBRIDES

5.1 OBSERVATIONS PERSONNELLES

O. bertolonii

x *O. sphegodes*: ITALIE. LATIUM: *Latina*: Maranola, pelouse calcaire incendiée, alt. 550 m, 5 plantes en début de floraison, 02.06.1984.

x *O. tarentina*: ITALIE. POUILLES: *Taranto*: Grottaglie, garrigue calcaire à *Carpobrotum*, alt. 190 m, 25 plantes en fleurs, 03.04.1986; Statte, pâture abandonnée, alt. 140 m. 21 plantes en début de floraison, 04.04.1986.

x *O. incubacea*: ITALIE. POUILLES: *Brindisi*: Torre Canne, garrigue littorale à asphodèles, alt. 10 m, 26 plantes en fleurs, 30.03.1986; 1 plante en début de floraison, 05.04.1987; *Lecce*: Lecce, friche à cistes et asphodèles sur calcaire, alt. 20 m., 19 plantes en début de floraison, 01.04.1986.

x *O. garganica*: ITALIE. POUILLES: *Taranto*: Grottaglie, garrigue calcaire à *Carpobrotum*, alt. 190 m, 1 plante en fleurs, 03.04.1986

x *O. promontorii*: ITALIE. LATIUM: *Frosinone*: Monte Maio, alpage, alt. 1100 m, 21 plantes en fleurs, 11.06.1984.

x *O. lunulata*: ITALIE. SICILE: *Siracusa*: Solarina, garrigue à asphodèles et *Calycotome spinosa*, alt. 420 m, 14 pieds en début de floraison, 09.04.1987.

x *O. tenthredinifera*: ITALIE. POUILLES: *Taranto*: Massa Mannara, olivaie, alt. 160 m, 2 plantes en fleurs, 03.04.1986; SICILE: Montelepre, garrigue pâturée, alt. 540 m, 1 plante en fleurs, 13.04.1987.

x *O. holoserica*: ITALIE. LATIUM: *Latina*: Maranola, pelouse calcaire, alt. 400m, 4 plantes en fin de floraison, 06.06.1984

O. saratoi

x *O. arachnitiformis*: FRANCE. PROVENCE-COTE D'AZUR: *Alpes-Maritimes*: Peymeinade, terrasses de culture abandonnées, alt. 220 m, 2 plantes en fleurs, 08.04.1979.

x *O. provincialis*: FRANCE. PROVENCE-COTE D'AZUR: *Alpes-Maritimes*: Saint-Vallier-de-Thiery, pelouses avec suintements bordées de chênaies, alt. 700 m, 15 plantes en fin de floraison, 06.06.1980; 3 plantes en fleurs, 21.05.1982; 7 plantes en fleurs, 14.05.1988.

O. balearica

x *O. ciliata*: ESPAGNE. BALÉARES: *Mallorca*: Palma Nova, pinèdes et maquis, alt. 50 m, 2 plantes en fleurs, 05.04.1985.

x *O. tenthredinifera*: ESPAGNE. BALÉARES: *Mallorca*: Cala Santanyi, pinède en bordure de plage, alt. 10 m, 1 plante en fleurs, 04.04.1985.

O. benacensis

x *O. sphegodes*: ITALIE. TARENTIN-HAUT ADIGE: *Trento*: Riva di Garda, Monte Brione, olivaie, terrasses de culture abandonnées, alt. 240 m et 310 m, 7 plantes en fin de floraison, 10.05.1988. VÉNÉTIE: *Verona*: San Zeno di Montagna, Monte Pozzol, pelouses sur dolomie, alt. 440 m, 4 plantes en fin de floraison. 11.05.1988.

x *O. insectifera*: ITALIE. VÉNÉTIE: *Verona*: San Zeno di Montagna, Monte Pozzol, pelouses sur dolomie, alt. 440 m, 21 plantes en fleurs. 11.05.1988.

x *O. holoserica*: ITALIE. VÉNÉTIE: *Verona*: San Zeno di Montagna, Monte Pozzol, pelouses sur dolomie, alt. 440 m, 2 plantes en début de floraison. 11.05.1988.

O. bertoloniiformis

x *O. sipontensis*: ITALIE. POUILLES: *Foggia*: Monte Gargano: San Giovanni Rotonda, Cope di Castellera, pelouse, alt. 550 m, 11 plantes en début de floraison, 10.04.1986.

x *O. tenthredinifera*: ITALIE. POUILLES: *Foggia*: Monte Gargano: Monte San Angelo, Chiancatone, bord de pâture à asphodèles sur affleurements calcaires, alt. 600 m, 2 plantes en début de floraison, 09.04.1986; Piana della Castagna, garrigue pâturée à asphodèles et chênes kermès, alt. 580 m, 3 plantes en début de floraison, 10.04.1986

5.2 DISCUSSION

La plupart des essaims hybrides et des hybrides isolés d'espèces du groupe d'*O. bertolonii* que j'ai pu rencontrer avaient pour autre parent une espèce du groupe d'*O. sphegodes*: *O. sphegodes*, *O. incubacea*, *O. tarentina*, *O. sipontensis*, *O. garganica*, *O. provincialis* ou une espèce proche de ce groupe, *O. arachnitiformis*, *O. promontorii*, *O. lunulata*, ce qui d'une part confirme une proximité génétique que le grand nombre d'introgessions montrait déjà fort bien, et, d'autre part, indique l'existence de pollinisateurs occasionnels communs aux deux groupes, probablement des hyménoptères du genre *Andrena* (BÜEL 1978). Il y a deux exceptions notables à cette règle. La première concerne la fréquence relativement importante des hybrides avec *O. tenthredinifera* qui pourrait s'expliquer par le fait que les parfums émis par *O. bertolonii* et imitant les phéromones, sont semblables à ceux d'*O. tenthredinifera* et attireraient parfois des hyménoptères du genre *Eucera* (BÜEL 1978), ce qui doit être vrai également pour *O. bertoloniiformis* puisque les hybrides entre ces deux plantes constituent 15 des 19 observations d'hybrides avec *O. bertoloniiformis* au Monte Gargano (LORENZ & GEMBARDT 1987). La seconde exception concerne l'essaim hybride *O. benacensis* x *O. insectifera* du Monte Baldo, assez surprenant, et pour lequel une intervention humaine lors de la pollinisation a été suggérée (GÖLZ & REINHARD 1979). Ces deux points mis à part, les hybrides d'espèces du groupe d'*O. bertolonii* avec des ophrys de groupe ayant moins d'affinités avec lui que le groupe d'*O. sphegodes* sont peu fréquents et ne forment pas d'essaims.

La détermination des hybrides entre espèces du groupe d'*O. bertolonii* et du groupe d'*O. sphegodes* est parfois délicate; si la conception que l'on a d'une espèce est très large, il peut arriver que des hybrides occasionnels soient considérés comme des représentants marginaux ou extrêmes de la population. C'est probablement le cas notamment pour *O. benacensis* et *O. saratoi*, qui ont, selon mes observations, des périanthes quasi toujours roses, les individus à sépales verts et à pétales vert foncé ou brun montrent d'autres caractéristiques qui suggèrent clairement qu'il s'agit d'hybrides occasionnels avec *O. sphegodes* s.l. Si ces hybrides sont intégrés dans un échantillon de plantes à mesurer considérées comme caractéristiques de l'espèce, les résultats statistiques tireront les indices obtenus vers le groupe d'*O. sphegodes*. Indépendamment de ce problème du choix de l'échantillon, la méthode statistique appliquée au groupe d'*O. bertolonii* n'a pas été fructueuse: dans les calculs, les corrélations des dimensions de la cavité stigmatique avec les autres mesures ont permis à elles seules de gonfler la distance taxonomique entre *O. bertolonii* et les autres taxons du groupe, considérés tous comme des hybrides stabilisés. Ceux-ci, ne pouvant plus être discriminés sur la seule base des dimensions de la cavité stigmatique, ont été rassemblés en une espèce alors que d'autres caractères morphologiques et écologiques permettent de les distinguer et qu'ils sont certainement le produit d'évènements de spéciation distincts, pas toujours par hybridation, ce qu'une approche plus biologique du groupe permet de retrouver.

5.3 RÉINTERPRÉTATION DES HYBRIDES DÉCRITS DU GROUPE D'OPHRY'S BERTOLONII

La réorganisation du groupe entraîne la nécessité d'une réinterprétation des hybrides ayant *O. bertolonii* s.l. pour parent. Du fait des confusions systématique et nomenclaturale qui ont régné jusqu'à présent, cette mise à jour n'est pas toujours aisée, notamment quand deux espèces du groupe sont sympatriques (régions de Nice, de Parme, de Palerme, Monte Gargano) ou quand les hybrides sont des artefacts dont l'origine des parents n'est pas

précisée. C'est le cas par exemple des hybrides obtenus par DENIS à Balaruc-les-Bains (France, Hérault) de 1915 à 1923, qui ont été peints et nommés, le plus souvent de manière invalide, par KELLER. De nombreux hybrides ont été signalés sans être nommés, d'autres ont été nommés sans être décrits (nom. nud.); ils ne sont pas repris ci-dessous.

Ophrys aurelia

x *O. arachnitiformis* : *O. x neocamusii* GODFERY (1922: 58): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR:Var: Hyères.

(x *O. bertolonii*)? x *O. holoserica* : *O. x valpomensis* WOOD (1982: 69): ITALIE: EMILIE-ROMAGNE: Parma: Parma. Parma se trouve dans une zone où *O. aurelia* et *O. bertolonii* sont sympatriques, ce dernier semblant très rare, et où ils forment des essais hybrides, (GÖLZ & REINHARD 1979). La photo d'*O. bertolonii* qui illustre l'article de WOOD montre une fleur avec une cavité stigmatique plus haute que large et nettement échancrée latéralement; les autres caractères floraux semblent également typiques d'*O. bertolonii* à l'exception des pétales peut-être un peu trop larges et trop courts et du gynostème assez court lui aussi, ce qui peut dénoter une influence d'*O. aurelia*. CHESTERMANN ayant dénombré des centaines d'*O. bertolonii* sur le site et l'examen des excellentes photos de l'holotype ne permettant pas de trancher, le mieux est sans doute de considérer qu'un individu d'*O. aurelia*, introgressé peut-être par *O. bertolonii*, est un des parents d'*O. x valpomensis*.

x *O. incubacea* : *O. x sordida* RUPPERT (1926: 315): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR:Var: Hyères.
x *O. scolopax* : *O. x neoruppertii* A.CAMUS ap. RUPPERT (1926: 315): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR:Var: Hyères.

Ophrys balearica

x *O. ciliata* : *O. x emmae* KELLER ex WETTSTEIN (nom. inval.)(1970: 163): ESPAGNE: BALÉARES: Mallorca: Palma Nova.

x *O. fusca* subsp. *fusca* : *O. x spuria* KELLER ex REINHARD (1970: 166) ESPAGNE: BALÉARES: Mallorca: Cala Santañyi.

Ophrys benacensis

x *O. holoserica* subsp. *holoserica* : *O. x baldensis* DELFORGE (1989b: 92): ITALIE: VÉNÉTIE: Verona: Albisano.

x *O. insectifera* : *O. x daneschiana* SCHRENK (1981:414): ITALIE: VÉNÉTIE: Verona: Albisano.
x *O. sphenodes* subsp. *sphenodes* : *O. x gelmii* MURR (1898: 217): ITALIE: TARENTIN-HAUT ADIGE: Trento: Vigolo Vattaro. MURR (1898) a également décrit sous le nom d'*O. x pseudobertolonii*, des hybrides occasionnels issus des mêmes parents et provenant du même endroit. Ce nom a été repris par BAUMANN et KÜNKELE (1986, 1988) pour désigner *O. benacensis*, ce qui est incorrect (GÖLZ & REINHARD 1987, WIRTH & BLATT 1988). Les deux noms étant équivalents du point de vue de la priorité et désignant le même hybride, il est donc préférable d'utiliser *O. x gelmii* plutôt qu'*O. x pseudobertolonii* pour éviter d'augmenter la confusion nomenclaturale.

Ophrys bertolonii

x *O. biscutella* : *O. x salvatoris* O. & E. DANESCH (1972: 91): ITALIE: POUILLES: Foggia: Monte Gargano.

x *O. garganica* : *O. x grottagliensis* P. & C. DELFORGE (1986: 161): ITALIE: POUILLES: Taranto: Grottaglie.

x *O. holoserica* subsp. *holoserica* : *O. x gumprechtii* nsubsp. *enobarbia* (DEL PRETE & TOSI) DEL PRETE (1984: 254): ITALIE: LATIUM: Latina: Monti Aurunci.

x *O. holoserica* subsp. *parvimaclata* : *O. x gumprechtii* O. & E. DANESCH (1972: 136): ITALIE: POUILLES: Brindisi: Ceglie Messapico.

x *O. incubacea* : *O. x lyrata* FLEISCHMANN (1904: 474): YOUGOSLAVIE: Mali Losinj.

x *O. incubacea* x *O. tenthredinifera* : *O. x lupiae* O. & E. DANESCH (1972: 91): ITALIE: POUILLES: Lecce: Lecce.

x *O. lunulata* : *O. x vittoriana* H. BAUMANN & KÜNKELE (1986: 428): ITALIE: SICILE: Ragusa: Vittoria.

x *O. promontorii* : *O. x coulouiana* P. & C. DELFORGE (1985: 828): ITALIE: LATIUM: Latina: Monte Maio.

x *O. tarentina* : *O. x monopolitana* H. BAUMANN & KÜNKELE (1986: 430): ITALIE: POUILLES: Taranto: Monopoli.

x *O. tenthredinifera*. Cet hybride est souvent nommé à tort *O. x kallista* KELLER (1930-1940: 80). En effet, le type de KELLER est un artefact dont l'origine des parents est inconnue. L'examen de l'holotype ne permet pas de déterminer à quelle espèce appartient l'*O. bertolonii* dont DENIS s'est servi pour ses

croisements. Il est vraisemblable qu'il s'agit d'une plante française, mais une plante d'origine espagnole ou même italienne n'est pas à exclure. Cette incertitude rend impossible l'usage de ce nom.

Ophrys bertoloniiiformis

x *O. biscutella* : *O. x permutata* O. & E. DANESCH (1972: 91): ITALIE: POUILLES: Foggia: Monte Gargano.

x *O. promontorii* : *O. x azurea* H. BAUMANN & KÜNKELE (1986: 516): ITALIE: POUILLES: Foggia: Monte Gargano.

x *O. sipontensis* : *O. x castellerana* P. & C. DELFORGE (1986: 160): ITALIE: POUILLES: Foggia: Monte Gargano.

x *O. tenthredinifera* : *O. x daneschiorum* DELFORGE (1988a: 40): ITALIE: POUILLES: Foggia: Monte Gargano.

Ophrys catalaunica

x *O. scolopax* subsp. *scolopax* : *O. x montserratensis* CADEVALL (pro sp.) (1904: 60): ESPAGNE. CATALOGNE: Barcelona: Montserrat.

Ophrys drumana

x *O. holoserica* : *O. x chiesesica* J. KLEYNEN (1989: 87): FRANCE. RHÔNE-ALPES: Drôme: Beaufort-sur-Gervanne.

Ophrys explanata

x *O. tenthredinifera* : *O. x inzengae* (TODARO) NYMAN (pro sp.) (1865: 61): ITALIE: SICILE: Palermo: Monte Catalfano. Comme GÖLZ & REINHARD (1975) l'ont bien expliqué, l'absence d'*O. bertolonii* au Monte Catalfano et la date de floraison précoce de l'hybride indiquent fort probablement qu'*O. explanata* est un des parents. L'hybride a été figuré par NELSON (1962: pl. XLII, Fig. 3 et d).

Ophrys saratoi

x *O. araneola* : *O. x neowalteri* A. CAMUS (1927: 581): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR: Alpes-Maritimes: Gattières.

x *O. incubacea* : *O. x barlae* E.G. CAMUS (1893: 159): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR: Alpes-Maritimes: Montgros. [Cet hybride a été décrit valablement par CAMUS à partir du matériel récolté par SARATO et figuré par BARLA (1868) sous le nom d'*O. Bertoloni* hybr. c *bilineata*. Les descriptions de CAMUS et de BARLA parlent de plantes à petites fleurs. Les figures de Barla montrent 3 individus hybrides différents, tous à petites fleurs, et qui présentent des caractères se rapportant manifestement à *O. saratoi* et à *O. incubacea*. Montgros, où SARATO a récolté les plantes, est situé près du Col d'Eze; *O. saratoi* y est encore observé aujourd'hui (GÖLZ & REINHARD 1975), *O. aurelia* n'y a jamais été signalé. *O. saratoi* est donc très vraisemblablement un des parents de *O. x barlae*.]

x *O. scolopax* subsp. *scolopax* : *O. x bergonii* A. CAMUS (1927: 581): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR: Alpes-Maritimes: Gattières.

x *O. provincialis* : *O. x grinincensis* DELFORGE (1989b: 92): FRANCE. PROVENCE-CÔTE D'AZUR: Alpes-Maritimes: Saint-Vallier-de-Thiery.

6. CONCLUSIONS

Comme cela a déjà été montré (DELFORGE & DEVILLERS-TERSCHUREN 1989), le complexe d'*O. sphegodes* est le plus proche parent du groupe d'*O. bertolonii*. Cette proximité est marquée notamment par une certaine ressemblance morphologique, par la présence assez fréquente d'essaims d'hybrides occasionnels quand des représentants des deux groupes sont sympatriques, et par l'existence de certaines formes de transition bien stabilisées, comme *O. tarentina*, *O. lunulata* et *O. promontorii* dont les caractères paraissent provenir d'une origine ancienne, voisine du tronc commun des deux groupes. Pour cette dernière espèce, une origine hybridogène récente et complexe, où interviendraient à la fois *O. bertolonii*, *O. incubacea* et *O. garganica*, hypothèse évoquée lors de la description (DANESCH 1971), réaffirmée sur base d'analyses statistiques (DANESCH & EHRENDORFER 1975) lorsque la plante n'était connue que du Monte

Gargano, a été mise en doute au vu de la constance de l'espèce dans toute l'Italie médiane, aire reconnue aujourd'hui (DELFORGE 1984, 1985; KALTEISEN & REINHARD 1987); il n'est donc pas justifié, comme cela se fait parfois (BUTTLER 1986; DEL PRETE & TOSI 1988; SOÓ 1980), de rattacher *O. promontorii* au groupe d'*O. bertolonii* auquel il n'est pas directement apparenté.

L'étude systématique du groupe d'*O. bertolonii*, dont le centre géographique se situe autour du golfe de Gênes, a fait apparaître trois sous-groupes distincts. Dans le premier, composé de deux espèces soeurs aux caractères exclusivement dérivés de l'ancêtre du groupe, *O. aurelia* apparaît nettement comme la figure centrale qui exprime pleinement les caractères du groupe: un labelle allongé à plus grande largeur distale et légèrement cambré en forme de selle, un appendice volumineux inséré dans une profonde échancrure, une macule distale en écusson, un périanthe rose, des pétales allongés à bords peu ondulés. *O. bertolonii* constitue une étape supplémentaire de divergence par rapport au groupe d'*O. sphegodes*, caractérisée par une conformation de la cavité stigmatique unique dans le genre. Cette nouvelle configuration, associée à une cambrure plus forte du labelle, résulte vraisemblablement de la favorisation d'un allèle dans un continuum par deux pollinisateurs particuliers, *Chalicodoma parietina* et *C. pyreneica*, auxquels cette structure semble bien s'adapter; elle a permis la conquête de la moitié orientale de l'aire du groupe, probablement après une phase de morcellement de celle-ci, comme le suggèrent l'absence d'*O. bertolonii* à l'est de Gênes et la zone de contact entre *O. aurelia* et *O. bertolonii* qui semble provenir d'un rétablissement de sympatrie entre ces deux espèces.

Au contraire, le deuxième sous-groupe paraît plutôt résulter d'introgessions d'*O. aurelia* ou proto-*aurelia* par des taxons du groupe d'*O. sphegodes*, lors de l'extension de l'aire vers l'ouest et de la pénétration dans les zones montagneuses où de petites populations pionnières sont entrées en contact avec divers taxons du groupe d'*O. sphegodes*. Les cinq espèces de ce sous-groupe représentent la stabilisation à des stades différents dans cette progression avec une cristallisation autour de certains caractères particuliers dans chaque cas; il n'y a en effet pas de cline faisant glisser sans hiatus le spectre phénétique d'*O. aurelia* jusqu'à *O. sphegodes* s.l. Une phylogenèse plus précise au sein du sous-groupe peut même être esquissée. *O. saratoi* et *O. balearica* montrent une faible influence du groupe d'*O. sphegodes*. Le premier est sans doute issu d'un processus de spéciation sympatrique favorisé par un décalage important dans l'époque de floraison et aboutissant à l'occupation de nouveaux biotopes où la concurrence du groupe d'*O. sphegodes* est forte. Le second résulte plutôt d'une spéciation par isolement géographique; une population exiguë, s'installant aux Baléares, divergeant sous l'effet de pressions sélectives différentes mais subissant peu d'influences du groupe d'*O. sphegodes*, faiblement représenté par le seul *O. incubacea*. *O. drumana* constitue une forme extrême d'adaptation aux milieux subméditerranéens au départ, probablement, d'une petite population pionnière issue d'*O. saratoi* dont il semble morphologiquement proche. Plus à l'ouest, *O. catalaunica* semble avoir intégré de manière plus marquée, dans sa pénétration dans les collines supraméditerranéennes du Languedoc et de la Catalogne, des caractères provenant d'autres taxons du groupe d'*O. sphegodes*; cette tendance est encore plus nette dans les populations espagnoles les plus périphériques où un *O. sphegodes* probablement arachnitiforme semble avoir été totalement absorbé. L'origine d'*O. benacensis* est plus difficile à démontrer. Bien qu'il ait sans conteste lui aussi subi une introgession du groupe d'*O. sphegodes*, sa parenté, du côté d'*O. bertolonii* peut prêter à discussion: si beaucoup de caractères proches d'*O. aurelia* semblent s'exprimer chez lui, comme la taille, l'étalement de la moitié distale du labelle ou la forme de la cavité stigmatique, ce n'est jamais de manière décisive et la plus

grande proximité géographique actuelle d'*O. bertolonii* ne permet pas d'exclure tout à fait une ascendance de ce côté.

L'origine des espèces du troisième sous-groupe est plus claire: ce sont fort probablement des hybrides stabilisés qui ont *O. bertolonii* et des taxons du groupe d'*O. sphegodes*, plus précoces, pour parents. Ils sont en effet sympatriques avec leurs parents, présentent beaucoup de caractères intermédiaires avec eux, y compris la période de floraison, montrent une assez forte amplitude de variation morphologique malgré un certaine constance et occupent des petites zones exigües. Leur stabilisation et leur développement sont rendus sans doute possibles par l'adaptation à des pollinisateurs qui ne semblent pas attirés par *O. bertolonii* et par des exigences écologiques différentes, leur permettant d'occuper d'autres biotopes. Pour ce sous-groupe comme pour le précédent, il est illusoire de vouloir préciser quelle est l'espèce du groupe d'*O. sphegodes* qui a introgressé. La parenté n'est claire que chez *O. dalmatica* où l'influence d'*O. tommasinii* semble incontestable.

L'avenir d'*O. balearica* et d'*O. saratoi*, qui sont situés dans des zones à forte pression touristique est très précaire; *O. aurelia*, dont la distribution est de plus côtière, est peut-être proche de l'extinction; *O. explanata* est gravement menacé par l'urbanisation des faubourgs de Palerme. Dans le Vercors, autour du lac de Gardé, dans les Corbières comme en Catalogne et au Monte Gargano, l'abandon des pratiques traditionnelles et la construction de résidences de vacances bouleversent et restreignent fortement les sites propices aux orchidées. A l'exception d'*O. bertolonii*, les espèces du groupes sont des taxons localisés à effectifs réduits dont la survie passera nécessairement, à brève échéance, par des mesures de conservation des biotopes.

REMERCIEMENTS

Mes plus vifs remerciements à Jean et Pierre DEVILLERS-TERSCHUREN (Bruxelles) et à Hans R. REINHARD (Zürich) pour leurs nombreux renseignements et leurs précieux conseils.

TRAVAUX CITÉS

- ALIBERTIS, C. & A., 1989.- La Crète n'a pas fini de livrer ses secrets aux Orchidophiles. *L'Orchidophile* 20 (86):79-83.
- ANONYMUS, 1976a.- New orchid for Britain. *Nature (London)* 263: 186.
- ANONYMUS, 1976b.- Riddle of rare orchid in a Dorset field. *Daily Telegraph* 30.11.1976: 14.
- ARNOLD, J.E., 1981.- Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (*Orchidaceae*) en Cataluña. *Collectanea Bot.* 12(1): 5-61.
- BALAYER, M., 1984.- Les Orchidées de la partie orientale des Pyrénées françaises. Etude biosystématique, réactualisation du Catalogue: 690 p. Thèse de Doctorat d'Université, Perpignan.
- BARLA, J.B., 1868.- Flore illustrée de Nice et des Alpes-Maritimes. Iconographie des orchidées : 83 + 63 p. Caisson et Mignon, Nice.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1980.- *Ophrys araneola* Reichenb.- ein übersehener Artname der mitteleuropäischen Orchideenflora. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden Württ.* 12: 287-303.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1982.- Die wildwachsenden Orchideen Europas: 432 p. Kosmos Natur Führer, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1986.- Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18 : 306-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S., 1988.- Die Orchideen Europas: 192 p. Kosmos Natur Führer, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.

- BLATT, H., 1985.- Vorläufige Ergebnisse einer Durchforschung der Orchideenflora von Korsika. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 2: 4-88.
- BLATT, H. & HERTEL, H., 1984.- Beitrag zur Verbreitung der Orchideen auf den Balearen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 1(1): 41-70.
- BUTTLER, K.P., 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas : 288 p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BÜEL, H., 1978.- Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. *Die Orchidee* 29: 106-109.
- CAMUS, A., 1927.- Quelques *Ophrys* intéressantes des Alpes-Maritimes (Gattières, Carros et environs de Nice). *Bull. Soc. Bot. France* 74: 579-581.
- CAMUS, E.G., 1893.- Monographie des Orchidées de France. *Journ. de Bot.* 7: 111-116; 131-140; 155-160.
- CAMUS, E.G. & A., 1921-1929.- Iconographie des orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 133 pl., 559 + 72p. Lechevalier, Paris.
- CASTEL, H., 1985.- Cartographie des Orchidées de l'Aude. *L'Orchidophile* 16, supplément au n° 67: 1-22.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J., 1989.- Een orchideeënvakantie in de Vercors. *Eurorchis* 1: 142-147.
- COSTE, H., 1901.- Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. 2ème tirage, vol. III: 807 p. Albert Blanchard, Paris.
- COULON, F., 1988.- Section "Orchidées d'Europe" Bilan des activités 1986-1987. *Nat. belges* 69, n° spécial "Orchidées": 55-64.
- DANESCH, O. & E., 1971.- *Ophrys bertolonii* O. et E. Danesch, sp. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. *Die Orchidee* 22: 115-117.
- DANESCH, O. & E., 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden : 271 p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DANESCH, O. & E., EHRENDORFER, F. & K., 1975.- Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 124: 79-123.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A., 1983.- Wild orchids of Britain and Europe: 256 p. Chatto & Windus, London.
- DAVIES, P., DAVIES, J. & HUXLEY, A., 1988.- Wild orchids of Britain and Europe: 256 p. The Hogarth Press, London.
- DEKKER, H., 1988.- *Ophrys bertolonii* Mor. s.l. in de Vercors en omstreken. *Orchideeën* 50: 71-72.
- DEKKER, H., 1989.- De orchideeën van de Vercors. *Eurorchis* 1: 9-46.
- DELFORGE, P., 1984.- Orchidées rares ou critiques de la région de Cassino (Latium - Italie). *Coll. Soc. Franç. Orchidoph.* 8: 9-16.
- DELFORGE, P., 1988a.- Réflexions sur quelques *Ophrys* d'Italie et description de quatre de leurs hybrides. *Natural. belges* 69, n° spécial "Orchidées": 33-46.
- DELFORGE, P., 1988b.- Une orchidée nouvelle dans la Drôme. *Natural. belges* 69(5,6): 188.
- DELFORGE, P., 1989a.- Le groupe d'*O. bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* 20 (85): 13-21.
- DELFORGE, P., 1989b.- A propos de sept hybrides d'*Ophrys*. *Natural. belges* 70, spécial "Orchidées" n° 3: 89-95.
- DELFORGE, P. & C., 1985.- *Ophrys x coulouiana* hybr. nat. nov. *L'Orchidophile* 16 (66): 827-830.
- DELFORGE, P. & C., 1986.- Nouveaux hybrides d'*Ophrys* d'Italie. *Natural. belges* 67, n° spécial "Orchidées": 157-162.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN J. & P., 1989.- Le groupe d'*O. bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges* 70, spécial "Orchidées" n° 3: 73-82.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D., 1982a.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115: 271-288.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D., 1982b.- Observations sur les orchidées des Préalpes de Grasse, de l'Esterel et des Maures. *Natural. belges* 63: 53-90.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D., 1984.- Guide des orchidées d'Europe dans leur milieu naturel : 48 + 144 p. Duculot, Gembloux-Paris.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D., 1986.- À propos de "Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht" de H. BAUMANN et S. KÜNKELE. *Natural. belges* 67, n° spécial "Orchidées": 139-141.
- DEL PRETE, C., 1984.- 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* 37: 249-257.
- DEL PRETE, C., TICHY, H. & TOSI, G., 1982.- Le orchidee spontanee della provincia di Grosseto : 71 p. Pitigliano.
- DEL PRETE, C. & TOSI, G., 1988.- Orchidee Spontanee d'Italia: 172+48p. Mursia, Milano.
- DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J., 1967.- Un voyage à Majorque. Compte rendu botanique des excursions. *Natural. belges* 48(8): 365-388.
- DEMANGE, M., 1985.- Répartition des Orchidées en Haut-Languedoc. *Coll. Soc. Franç. Orchidoph.* 9: m.s.
- DESCOING, B.-M., 1988.- Le statut des espèces végétales protégées dans le département de l'Ardèche. *Bull. Soc. Linnéenne Lyon* 57(6): 177-200.

- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1986.- Distribution et systématique du genre *Dactylorhiza* en Belgique et dans les régions limitrophes. *Natural. belges* 67, n° spécial "Orchidées": 143-155.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P., 1988.- Les *Ophrys* "arachnitiiformes" du bassin méditerranéen occidental. *Natural. belges* 69, n° spécial "Orchidées": 98-112.
- DUVIGNEAUD, J., 1979.- Catalogue provisoire de la Flore des Baléares. 2ème éd. *Soc. Echange Plantes Vasculaires Eur. Occ. et Bassin Méd.* 17 (suppl.), Liège.
- EHRENDORFER, F., 1980.- Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 33: 15-34.
- FLEISCHMANN, H., 1904.- Zur Orchideen-Flora Lussins. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 54: 471-477.
- GODFERY, M.J., 1922.- *Ophrys neocamusii* nom. nov. *J. Bot. (London)* 60: 58.
- GÖLZ, P., 1976.- Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 29: 118-130.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1975.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* O. & E. Danesch. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 31-56.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1979.- Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* O. & E. Danesch (2. Teil). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 89: 63-79.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1980.- Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von *Ophrys "arachnitiiformis"* (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 136: 7-39.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1983.- Orchideen in Nordwestgriechenland. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 15: 161-216.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R., 1984.- Die Orchideenflora Albaniens - OPTIMA-Projekt "Kartierung der mediterranen Orchideen". *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 16: 193-394.
- GÖLZ, P. & 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 Orchideenflora Sardiniens (1. Teil). *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 20: 103-150.
- GRUBE, A., 1986.- Nach Menorca der Orchideen Wegen - ein Beitrag zur Orchideenkartierung der Balearen. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 3(1): 39-52.
- HOFFMANN, V., 1983.- Orchideenkartierung Mallorca. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 15: 109-151.
- JACQUET, P., 1988.- Une répartition des Orchidées sauvages de France: 75p. S.F.O. Editeur, Paris.
- KALTEISEN, M. & REINHARD, H.R., 1986.- Orchideen im zentralen italienischen Südalpenraum. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 18: 1-136.
- KALTEISEN, M. & REINHARD, H.R., 1987.- Das Areal von *Ophrys promontorii* O. & E. Danesch. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 19: 801-821.
- KAPTEIN DEN BOUMEESTER, D., & WILLING, E., 1988.- Aktuelle Verbreitung der Orchideen auf Kerkira (Korfu/Griechenland). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. Beiheft* 2: 4-128.
- KELLER, G., SCHLECHTER, R. & SOÓ, R. von, 1930-1940.- Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Bd. 2-5: 472+640p. *Fedde Repert.*, Sonderbeih.
- KLEYNEN, J., 1989.- *Ophrys x chiesesica* hybr. nat. nov. *Natural. belges* 70(3), spécial "Orchidées" n° 3: 87-88.
- LANDWEHR, J., 1977.- Wilde orchideeën van Europa (2 vol.): 575 p. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- LANDWEHR, J., 1982.- Les orchidées sauvages de France et d'Europe (2 vol.): 587 p. Piantanida, Lausanne.
- LANG, D., 1980.- Orchids of Britain - A field guide: 213 p. Oxford University Press, Oxford.
- LOJACONO POJERO, M., 1909.- *Flora Sicula*; vol. 3, Monocotyledones, Cryptogames vasculares: 464 + 20pl. Palermo.
- LORENZ, R. & GEMBARDT, C., 1987.- Die Orchideenflora des Gargano (Italien) - Ein Beitrag zum OPTIMA-Projekt "Kartierung der mediterranen Orchideen". *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* 19: 385-756.
- MAIRE, R., 1959.- Flore de l'Afrique du Nord t. 6. Paris.
- MOLINIER, R., 1975.- Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône.
- MURR, J., 1898.- Eine neue *Ophrys*-Kreuzung. *Ophrys aranifera* Huds. x *Bertolonii* Mor. *Deutsch. Bot. Monatsschr.* 16: 217-218.
- MURR, J., 1901.- Weiteres über Orchideen Südtirols. *Deutsch. Bot. Monatsschr.* 19: 113-118.
- NELSON, E., 1962.- Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys* mit einer Monographie und Iconographie der Gattung *Ophrys*. Chernex, Montreux.
- NYMAN, C.F., 1865.- *Sylloge Florae Europaeae Supplementum*.

- PAULUS, H.F. & GACK, C., 1986.- Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* - Untersuchungen in Kreta, Südtalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 39: 48-86.
- PLAN, P., 1980.- Un *Ophrys bertoloni* du bord sud des Alpes. *L'Orchidophile* 11(43): 1601-1602.
- RAYNAUD, C., 1985.- Les orchidées du Maroc: 119 p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- REINHARD, H. R., 1970.- *Ophrys bertolonii* x *O. fusca*. *Die Orchidee* 21: 164-166.
- REISIGL, H., 1972.- *Ophrys bertoloniiformis* ssp. *benacensis*, eine palaeohybride Sippe des zentralen Südalpenrandes. *Die Orchidee* 23: 160-165.
- RENZ, J., 1930.- Beiträge zur Orchideenflora der Insel Kreta. *Fedde Repert.* 28: 241-262.
- RUPPERT, J., 1926.- Beiträge zur Kenntnis der Orchideenflora der Riviera. *Verh. Nat. hist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 83: 299-316.
- SCHRENK, J.W., 1981.- Bertoloni's Bee Orchid in the Italian Alps - variation, hybridization, or speciation? *Amer. Orchid Soc. Bull.* 50(4): 411-415.
- SOÓ, R. von, 1926.- Additamenta orchideologica. *Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem* 9: 901-911.
- SOÓ, R. von, 1980.- *Ophrys* L. In TUTIN, T.G. et al., eds.: *Flora Europaea*, Vol. 5: 344-350. Cambridge University Press, Cambridge.
- SUNDERMANN, H., 1980.- Europäische und mediterrane Orchideen - Eine Bestimmungsflora: 3. Aufl., 279 p. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- TYTECA, D. & B., 1984.- Orchidées observées en Espagne et au Portugal en 1982 et 1983. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 117: 51-62.
- WETTSTEIN, R. von, 1970.- *Ophrys bertolonii* MOR. x *O. speculum* LINK ssp. *speculum* = *O. x emmae* KELLER ex WETTSTEIN. *Die Orchidee* 21: 162-164.
- WILLIAMS, J.G., WILLIAMS, A.E. & ARLOTT, N., 1979.- Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 192 p. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel - Paris.
- WIRTH, W. & BLATT, H., 1988.- Kritische Anmerkungen zu "Die Gattung *Ophrys* L. eine taxonomische Übersicht". *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* 5: 4-21.
- WOOD, J.J., 1982.- Eine neue Subspecies von *Ophrys holoserica* aus Sardinien und eine neue interspezifische Hybride von Parma, Italien. *Die Orchidee* 33: 66-69.