

Contribution à la clarification de la nomenclature dans la section *Pseudophrys* GODFERY 1928 (Orchidaceae)

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. *P. DELFORGE.*- Contribution to the clarification of the nomenclature in the section *Pseudophrys* GODFERY 1928 (Orchidaceae). In the last 25 years, the number of species of the *Ophrys fusca* s.l. complex have increased notably on the basis of the recognition of numerous species biologically isolated by an own specific pollinator. Unfortunately, some of that taxons are waiting a legitime scientific name since more than 15 years, a prejudicial situation for their studies and, if necessary, their conservation. Three of them are described here as *Ophrys sabulosa* sp. nov., a Sicilian member of the *O. attaviria* species group, *Ophrys gackiae* sp. nov., a Sicilian member of the *O. funerea* species group, and *Ophrys fabrella* sp. nov., a Balearic member of the *O. obaesa* species group.

Key-Words: *Orchidaceae*, genus *Ophrys*, sectio *Pseudophrys*, *Ophrys* “*sabulosa-fusca*” nom. prov., *Ophrys* “*florentina-fusca*” nom. prov., *Ophrys* “*fabrella-fusca*” nom. prov., *Ophrys sabulosa* sp. nov., *Ophrys gackiae* sp. nov., *Ophrys fabrella* sp. nov.; flora of Sicily, Balearics.

Introduction

La systématique des *Pseudophrys* GODFERY 1928 a été l’objet, depuis une vingtaine d’années, d’une attention particulière qui a fait passer le nombre d’espèces de cette section de quelques espèces souvent polytypiques, *O. fusca*, *O. atlantica*, *O. iricolor*, *O. pallida*, *O. omegaifera*, *O. lutea* (par exemple BUTTLER 1986, 1991) à environ 65 espèces en 2004 (DELFORGE 2004A, 2005). Cet accroissement, qui reflète en fait l’approfondissement des connaissances, est parfois regardé comme une pulvérisation inopportune. Il découle cependant logiquement de plusieurs facteurs.

Ces dernières années, les régions méditerranéenne et subméditerranéenne, aire de distribution de la section, ont été plus intensivement parcourues par des botanistes mieux documentés. Dans le même temps, les *Pseudophrys* ont été envisagés non plus sous l’angle morphologique global de l’ancien concept phénétique de l’espèce, mais sous celui des concepts biologique (par exemple PAULUS & GACK 1994), évolutif et autapomorphique (phylogénétique) (par exemple

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

E-mail: p.delforge@belgacom.net

Manuscrit déposé le 2.X.2004, accepté le 12.X..2004.

Les Naturalistes belges, 2004, 85- spécial Orchidées n°17 (ISSN: 0028-0801): 110-124

DELFORGE 1994; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Ces nouvelles approches ont généré d'une part des analyses morphologiques plus fines, basées sur des caractères souvent discrets, dont la polarité peut être estimée (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, 2000A, B), d'autre part la mise en évidence de mécanismes d'isolement entre taxons, dans le genre *Ophrys*, essentiellement l'adaptation à un ou quelques pollinisateurs spécifiques. Cette dernière approche, initiée par POUYANNE (1917), puis par GODFERY (1925, 1927, 1928, 1929, 1930, 1933) et amplifiée par les travaux de KULLENBERG (1948, 1950A, B, C, D, 1951, 1952A, B, 1956A, B, 1961, 1973A, B, 1975; KULLENBERG & BERGSTROM 1973, 1975, 1976A, B, KULLENBERG et al. 1984A, B; WARNCKE & KULLENBERG 1984), a été illustrée, plus récemment, par les recherches de BÜEL (1978), PAULUS et GACK (1980, 1981, 1983, 1986 A, B, C, D, 1990A, B, 1992A, B, C, 1994, 1995, 1999), PAULUS (1988, 1994, 1996, 1998, 1999, 2000, 2001A, B, C, D), PAULUS et al. (1983, 1990, 2001), mais aussi et notamment celles d'ARNOLD (1981, 1999), VÖTH (1984, 1985, 1986, 1987, 1989, 1999), BORG-KARLSON et al. (1985, 1987, 1993), BORG-KARLSON et TENGÖ (1986), BORG-KARLSON (1987, 1990), GASC (1990, 1994), AYASSE et al. (1997, 2001) ainsi que les miennes (DELFORGE 1996, 2001A, B, 2002, 2004B, C) ou encore celles de divers observateurs rassemblées dans BOURNÉRIAS (1998).

Lorsque ces recherches ont débouché sur la caractérisation d'un taxon susceptible d'être considéré comme une espèce, ce qui a été fréquemment le cas, s'est alors posé, quasiment chaque fois, un problème nomenclatural. En effet, certains de nos grands prédécesseurs avaient déjà, avec une acuité systématique parfois remarquable pour leur époque, décrit un certain nombre de *Pseudophrys*. Il faut donc envisager le cas où le taxon nouvellement délimité pourrait être déjà nommé.

Répondre à cette question nécessite une vérification minutieuse de la nomenclature déjà publiée, avec autopsie et détermination fine des types liés aux noms anciens. Il s'agit donc de l'ouverture d'un nouveau champ de recherches longues et aléatoires entre autres du fait qu'il est très difficile d'attribuer aux taxons plus ou moins délimités aujourd'hui les anciens noms, basés le plus souvent sur des descriptions sommaires accompagnées d'illustrations trop frustes, quand elles existent, et dont les spécimens d'herbier sont fréquemment disparus. Par leurs caractères morphologiques intrinsèques, les *Pseudophrys* sont, plus que d'autres orchidées d'Europe, l'objet d'imbroglis nomenclaturaux récurrents et ce, quasiment, depuis l'avènement de la nomenclature binominale moderne (voir, par exemple, DELFORGE 1995C, 1999A, B). Rappelons que l'identification d'*O. fusca* LINK in SCHRADER 1800, avec un taxon actuellement délimité était encore toujours controversée en 1999 (par exemple DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; DELFORGE 1995C, 1999A; PAULUS & GACK 1995, 1999; ENGEL 1996; BOURNÉRIAS 1998; PAULUS 1998, 2001), de sorte qu'il a fallu procéder à des examens fouillés et à une néotypification pour clarifier et stabiliser la nomenclature de cette espèce éponyme d'un important complexe au sein des *Pseudophrys* (DELFORGE 1999A, B).

Pour tenter d'éviter ces problèmes nomenclaturaux, une tendance s'est dessinée qui consiste à ne pas prendre en compte les noms anciens considérés comme confus ou douteux (par exemple BOURNÉRIAS 1998: 276; PAULUS 1998: 165; FOELSCHÉ & FOELSCHÉ 1998) et à décrire les taxons nouvellement délimités en faisant table rase du passé, ce qui est en contradiction avec le Code de Nomenclature Botanique, ne fera donc pas l'unanimité et générera forcément de nouvelles controverses (DELFORGE 1999A).

Une autre tendance est de désigner le nouveau taxon sous un nom "provisoire" ou "de travail", souvent en associant l'épithète spécifique ou le nom de genre du pollinisateur à l'épithète de l'espèce éponyme du complexe: par exemple *Ophrys* "*flavipes-fusca*", "*O. sabulosa-fusca*", "*O. vulpecula-fusca*". Si l'on peut comprendre que lorsqu'un taxon est plus ou moins circonscrit, il soit publié dans un premier temps sans attendre la résolution du problème nomenclatural qu'il soulève, il devient plus difficile d'admettre que des noms dits "provisaires" le restent pendant plus de 15 ans. Ainsi, de 1989 à novembre 1991, en rédigeant la première édition du «Guide des Orchidées d'Europe...» qui ne fut publié qu'en février 1994 (DELFORGE 1994), j'avais été plusieurs fois confronté à la situation embarrassante de vouloir présenter au rang d'espèce des taxons qui ne portaient pas encore de nom légitime; c'était le cas, à l'époque, par exemple, d'*Ophrys* "*florentina-fusca*" et d'*Ophrys* "*sabulosa-fusca*", noms provisoires publiés par PAULUS et GACK (1990B, 1992C), à partir de recherches effectuées en Sicile en 1988 et présentées au colloque de Wuppertal (Allemagne) des 14 et 15 octobre 1989. Cette situation n'avait pu être dénouée à l'époque, malgré des tentatives de contact épistolaire. Préparant maintenant, quinze ans plus tard, la troisième édition du même ouvrage (DELFORGE 2005), je me retrouve confronté exactement au même problème pour ces deux taxons.

Cette situation est dommageable à beaucoup d'égards. La prise en considération de ces taxons non nommés valablement dans les flores est en effet très difficile et même généralement évitée (par exemple GRÜNANGER 2001). De plus, comme le relevaient très bien en 2000, pour les mêmes taxons, DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN, l'absence de noms légitimes empêche qu'ils puissent être pris en compte dans les politiques de maintien de la biodiversité. Et de regretter «que dix ans après avoir caractérisé une espèce, PAULUS et GACK n'aient pas encore accompli la tâche simple d'une description formelle succincte. On peut comprendre que l'alpha-taxonomie soit jugée peu intéressante, et même partager ce point de vue, mais la nomenclature est malheureusement indispensable au fondement correct d'études écologiques ultérieures et de décisions de conservation du patrimoine naturel.» (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2000B: 295).

Le but de la présente note est de clarifier la nomenclature de la section *Pseudophrys* en légitimant les noms des taxons désignés par les noms provisoires *Ophrys* "*sabulosa-fusca*" (Sicile), *O.* "*florentina-fusca*" (Sicile) et *O.* "*fabrella-fusca*" (Baléares). Ces descriptions formelles sont fondées notamment sur des observations et des matériaux récoltés en 1987 en Sicile, en 1985 à Majorque (Baléares), soit avant les travaux de PAULUS et GACK sur ces taxons dans ces régions.

Matériel et méthode

Le présent travail est fondé sur la visite, l'analyse et la photographie de très nombreuses populations de *Pseudophrys* dans une grande partie du bassin méditerranéen depuis une trentaine d'années, notamment en Algérie (1972), en Tunisie (2002), au Portugal (1990), en Espagne (1972, 1990, 1994, 1995, 1997, 1998, 1999, 2004), aux Baléares (1985), en Italie péninsulaire (1975, 1986, 1987, 1988, 1991, 2000, 2001, 2002), en France (1969, 1973, 1977, 1979, 1980, 1981, 1982, 1988, 1996, 1997, 1998, 1999, 2001), en Corse et en Sardaigne (1996), à Malte (1993), en Croatie (1974, 2003, 2004), en Macédoine yougoslave (FYROM) (1974, 1990), en Grèce (1974, 1983, 1984, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995, 1997, 1998), en Crète (1982, 1990), à Chypre (1989) et en Turquie (1990). Ces observations ont fait l'objet, avec d'autres, de plusieurs exposés à la tribune de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges et de diverses publications. Des prospections approfondies ont été effectuées à Majorque du 1^{er} au 13.IV.1985, en Sicile du 11 au 23.III.2000 et du 14 au 29.IV.2000. Plusieurs milliers de plantes ont été examinées et des échantillons photographiés sur pellicule EKTACHROME 100 (en 1985 et en 1987) et KODACHROME 64 au moyen de boîtiers OLYMPUS OM2n pourvus d'objectifs ZUIKO 50 et 80 mm macro avec tube allonge télescopique 65-116 mm et bague allonge de 25 mm, d'un flash annulaire T10 et d'un flash T32. Plusieurs centaines de fleurs ont été examinées sur le terrain au moyen de loupes de grossissement 7× et 10× avec un éclairage incorporé; une loupe binoculaire Viking de grossissement 20× et 30×, munie d'un éclairage bleuté orienté de face, obliquement à 45°, a été utilisée pour l'examen des exsiccata à domicile. Les matériaux rassemblés en 2000 ont été comparés avec ceux récoltés précédemment, particulièrement en Sicile du 6 au 20.IV.1987, dans le sud de l'Italie en 1986, 1987, 1988, 1991, 2000, 2001 et 2002 (DELFORGE & DELFORGE 1986; DELFORGE 1995C; DELFORGE et al. 2000; DELFORGE 2003), à Malte en 1993 (DELFORGE 1993, 2000A), en Sardaigne en 1996, ainsi qu'avec ceux collectés par M. WALRAVENS en Sicile en 1997 (M. WALRAVENS in DELFORGE et al. 2000).

Ophrys “*sabulosa-fusca*” nom. nudum

Dans une remarquable synthèse de leurs travaux sur les pollinisateurs d'*Ophrys*, PAULUS et GACK (1990B) présentent dans une liste, entre autres *Pseudophrys* de Sicile, un taxon à grandes fleurs (*Ophrys fusca* “type III”) pollinisé par *Andrena* (*Hoplandrena*) *sabulosa* (SCOPOLI, 1763) subsp. *trimmerana* (KIRBY) (Hyménoptères *Andrenidae*). Ce taxon n'est pas figuré. Un peu plus tard, dans une publication consacrée aux pollinisateurs d'*Ophrys* de Sicile et de Calabre, fondée sur des observations apparemment effectuées du 18 mars au 9 avril 1988, PAULUS et GACK (1992C) dénombrent 7 espèces de *Pseudophrys* pour la Sicile, *Ophrys lutea*, *O. sicula* et *O. pallida*, ainsi que quatre taxons rassemblés dans un «aggrégat *O. fusca*»: *O. “nigroaenea-fusca”*, *O. “sabulosa-fusca”*, *O. “florentina-fusca”* et *O. obaesa* LOJACONO 1909.

PAULUS et GACK ne disent presque rien d'*Ophrys “sabulosa-fusca”*; ils indiquent seulement qu'il est muni de relativement grandes fleurs similaires à celles d'*O. “nigroaenea-fusca”* et que ce dernier était quasiment fané quand *O. “sabulosa-fusca”* a ouvert ses premières fleurs, le 22 mars 1988. Présentées à des mâles d'*Andrena sabulosa* patrouillant près de Bosco di Ficuzza (province de Palerme, nord-ouest de la Sicile), les fleurs de l'*Ophrys “fusca* (type III) ont été pollinisées. Dans une autre population de ce taxon, trouvée le 25 mars 1988, cette fois près de la Nécropole de Bibinello, non loin de Palazzo Acreide, dans les Iblées (province de Syracuse, sud-est de la Sicile), de nombreuses pseudo-populations par des mâles d'*Andrena sabulosa* ont à nouveau été observées. Aucune illustration n'est publiée par PAULUS et GACK (1992C).

Ophrys “*sabulosa-fusca*” sera encore cité dans une liste de taxon par PAULUS et GACK (1994) puis, curieusement, il n’en sera plus question, ce nom et celui de son pollinisateur n’apparaissant plus, par exemple, dans la liste des taxons de l’«aggrégat *O. fusca* s. str.» ni dans celle des pollinisateurs connus du «groupe d’*Ophrys fusca* s.l.» (PAULUS 2001: 165, Tab. 1, 166-167, Tab. 2).

En me basant sur les matériaux récoltés en 1987 en Sicile, j’ai pu déterminer, a posteriori, mais néanmoins avec quelques vraisemblances, quel *Ophrys fusca* s.l. pouvait être identifié à *O. “sabulosa-fusca”*; je l’ai cité comme «taxon à grandes fleurs pollinisé par *Andrena (Hoplodreana) sabulosa* subsp. *trimmerana*» dans la discussion d’*Ophrys attaviria* (DELFORGE 1994: 302, 1995A: 302, 1995B: 302), nom sous lequel figurent également d’autres taxons non nommés à l’époque. Il m’apparaissait en effet que les caractères morphologiques d’*O. “sabulosa-fusca”* étaient proches de ceux d’*O. attaviria* dont DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN allaient faire plus tard l’espèce éponyme d’un groupe monospécifique (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). Des recherches approfondies en Sicile au printemps 2000 m’ont permis de retrouver une population vue en 1987 et d’autres, notamment dans les 2 régions citées par PAULUS et GACK (1992). J’ai illustré cette espèce par une analyse florale (DELFORGE 2000A: 249, fig.1) et deux photographies (DELFORGE 2000B: 213, pl. 13, haut), chaque fois sous le nom d’*Ophrys “sabulosa-fusca”*. Toujours sous ce nom invalide, je lui ai consacré une description complète, comme espèce du groupe d’*O. attaviria* auquel elle me semble devoir être rattachée (DELFORGE 2001C: 377; 2002B: 377). Une photographie a également été publiée sous le nom *Ophrys “sabulosa-fusca”* dans une brochure consacrée au Parc des Madonies (FALCI & GIARDINA 2004).

Pour les raisons explicitées dans l’introduction, il me semble opportun de valider maintenant le nom de cette espèce:

Ophrys sabulosa H.F. PAULUS & GACK ex P. DELFORGE **sp. nova**

Descriptio: Herba robusta. Flores pro grege Ophrydis attaviriae satis magni. Sepala lateralia viridia, 13 mm longa. Petala oblonga, 9 mm longa flavovirentia paulum ocreata. Labellum 19 × 15 mm, cuneiforme ad basin, paulum convexum, satis profunde trilobatum, centro spadiceo, late zonato, marginibus anguste flavis regulariter glabrisque, lobo mediano lato, brevi, emarginato Macula basalis cretacea, in centro marmorata, subglabre, gibbosa, indivisa. Labelli pilositas satis densa ordinataque.

Holotypus (hic designatus): Sicilia, provincia Palermo, prope Altofonte (UTM: 33SUC5412), alt. s.m. 480 m, 16.IV.2000. In herb. P. DELFORGE sub n° 000416s.

Icones: pl. 11, sinistra in hoc op. DELFORGE 2000A: 249, 2000B: 205, 2001C: 377, 2002B: 377.

Étymologie: *sabulosa*, -us, -um: sablonneux ou des terrains sablonneux, épithète spécifique du pollinisateur, *Andrena (Hoplodreana) sabulosa* (SCOPOLI, 1763).

Description: plante robuste, jusqu’à 32 cm de hauteur; 3-8 fleurs assez grandes pour le groupe d’*Ophrys attaviria*; sépales vert jaunâtre, subétalés, 12-15 × 7-9 mm; pétales oblongs, 7-9,5 × 1,5-3 mm, un peu ocrés; labelle incliné vers le bas à 45° à pendante, peu convexe longitudinalement, 15-19 × 13,5-16 mm (moyenne longueur/largeur = 1,22), assez massif (bord externe du lobe latéral du labelle formant un angle de 30-36° avec l’axe longitudinal), trilobé, les sinus, triangulaires, assez peu ouverts, la base, parfois un peu genouillée, creusée d’un sillon important, blanchâtre, pileux, munie d’ailerons faiblement colorés et de reliefs longitudinaux atténués, se prolongeant dans la macule; pilosité labellaire assez ordonnée, brun marron jaunâtre à reflets violacés, largement zonée autour de la macule, parfois munie d’une



Planche 11. *Ophrys sabulosa* et *Ophrys gackiaie*

À gauche: *Ophrys sabulosa*. Italie, Sicile; en haut: province de Palerme, 16.IV.2000; en bas, province de Syracuse, 15.III.2000. **À droite:** *Ophrys gackiaie*. Italie, Sicile, province de Syracuse; en haut: 7.IV.1987; en bas, 12.III.2000.

(dias P. DELFORGE)

ceinture submarginale plus claire le long du bord du labelle; bord du labelle entouré d'une marge glabre, ± étroite, jaune vif, bien visible, de délimitation très tranchée; lobes latéraux arrondis puis brièvement rhomboïdaux, les bords rabattus; lobe médian relativement court, peu convexe latéralement; macule laiteuse à rougeâtre, marbré de bleuâtre foncé au centre, munie d'une fine pilosité blanchâtre régulière, abruptement délimitée de celle du labelle, sans sillons bissecteur au moins dans le tiers médian; dessous du labelle blanc verdâtre. **Floraison**: III-IV, après *O. lupercalis*. **Habitat**: en pleine lumière, sur substrats calcaires, secs: friches, garrigues, jusqu'à 1000 m d'alt. **Répartition**: probablement endémique de Sicile. Assez localisé et assez rare (DELFORGE 2001C: 377).

Ophrys “*florentina-fusca*” nom. nudum

Dans la synthèse de leurs travaux sur les pollinisateurs d'*Ophrys* déjà évoquée pour *Ophrys sabulosa*, PAULUS et GACK (1990) présentent aussi un taxon à petites fleurs («small-flowered type»), pollinisé par *Andrena florentina* (PAULUS & GACK 1990: 61, fig. 12B, noir et blanc). Un peu plus tard, dans leur publication consacrée aux pollinisateurs d'*Ophrys* de Sicile et de Calabre, PAULUS et GACK (1992C) décrivent très succinctement *O. “florentina-fusca”* qu'ils n'ont vu que dans le sud-est de l'île et en publient 3 photographies, également en noir et blanc (Abb. 13-15).

Il s'agit d'après eux d'une plante de taille assez petite, haute de 13-17 cm, munie de 2-5 fleurs au labelle horizontal, pas ou peu convexe, le plus souvent largement bordé de jaune, le sommet du lobe médian étant réfléchi et non rabattu par-dessous, le tout rappelant, écrivent-ils, *O. lutea*, des hybrides occasionnels entre *O. lutea* et *O. fusca* ou encore des *O. fusca* influencés par *O. lutea*. PAULUS et GACK citent à ce propos leurs figures 14 et 15, mais non leur figure 13, déjà publiée auparavant (PAULUS & GACK 1990B: 61, fig. 12B), ainsi que des illustrations d'hybrides occasionnels entre *O. lutea* et *O. fusca* de la région de Palerme publiées par DANESCH et DANESCH (1972: 176 a, d, e, f). Ils ajoutent qu'ils ont trouvé quelques populations importantes de cet *O. “florentina-fusca”* mais qu'ils n'ont pas observé de pollinisateur en Sicile. Cependant, quelques plantes, transférées dans le nord de la Calabre, au mont Pollino, ont été pollinisées par *Andrena florentina* et *A. thoracica*.

Les illustrations publiées par PAULUS et GACK (1990B, 1992C), auxquelles ils se réfèrent, et les sites qu'ils mentionnent en Sicile pour *Ophrys “florentina-fusca”* montrent que leur taxon est hétérogène et certainement constitué de trois et même probablement de quatre taxons distincts (DELFORGE 2000A):

— 1. Leur figure 13, publiée en 1990 (1990B: p. 61, fig. 12B), montre une fleur d'*Ophrys lupercalis* (sub nom. *O. “nigroaenea-fusca”*) et une fleur d'*O. “florentina-fusca”*. Cette dernière, plus petite que celle d'*O. lupercalis*, possède une macule non bissectée, un labelle au bord jaune, fin et discret, muni d'un lobe médian convexe, rabattu et non réfléchi et étalé vers l'avant. Les fleurs de la figure 14 pourraient représenter le même taxon.

— 2. La fleur inférieure gauche, présentée à la figure 15 possède un labelle plus grand, largement bordé de jaune, avec un lobe médian important, aux marges paraissant réfléchies, éléments pouvant évoquer une influence d'*O. lutea* s.l. C'est

probablement le même taxon qui est représenté sur une des figures d'*O. fusca* × *O. lutea* par DANESCH et DANESCH (1972: 176a). Cette espèce du groupe d'*O. subfusca* a été nommée *Ophrys flammeola* (DELFORGE 2000A, 2001C)

— 3. D'autres illustrations de DANESCH et DANESCH (1972: 176 f), auxquelles PAULUS et GACK (1992C) se réfèrent, concernent un troisième taxon, beaucoup plus proche d'*O. lutea* s.l., avec un labelle très arrondi, largement bordé de jaune, et un lobe médian court, réfléchi, qui a été décrit sous le nom d'*Ophrys archimedeia* (DELFORGE 2000A).

— 4. Enfin, les localités évoquées par PAULUS et GACK (1992C) permettent de penser qu'ils ont peut-être observé aussi *Ophrys laurensis* MELKI & GENIEZ 1992 (DELFORGE 2000A, 2001A) et qu'ils l'ont intégré également dans leur très hétérogène *O. "florentina-fusca"*.

Malgré des demandes, aucune précision ne m'a été fournie depuis par PAULUS et GACK sur l'identité des plantes transférées en Calabre et pollinisées là par *Andrena florentina*. Il n'est donc pas possible de savoir auquel des quatre taxons doit se rapporter l'appellation provisoire *Ophrys "florentina-fusca"*. Il ne sera d'ailleurs plus question de ces *Pseudophrys* siciliens dans les publications ultérieures de PAULUS et GACK, sinon pour rappeler les informations publiées en 1992 (par exemple PAULUS & GACK 1994, 1995). De ce fait, depuis plus de 15 ans maintenant, faute de caractérisation suffisante et de description, l'identité d'*O. "florentina-fusca"* demeure floue.

Observations personnelles d'*Ophrys "florentina-fusca"*

Des prospections en avril 1987 en Sicile m'avaient amené à observer et photographier, outre *Ophrys lutea*, *O. sicula* et *O. pallida*, trois taxons d'*O. fusca* s.l. ainsi qu'au moins trois taxons paraissant intermédiaires entre *O. fusca* et *O. lutea*. Dans les «taxons à fleurs moyennes» d'*Ophrys fusca*, présentés dans la première édition du "Guide des Orchidées...", j'ai placé *O. "florentina-fusca"* en reproduisant succinctement les quelques commentaires de PAULUS et GACK (1990B, 1992C) et en l'illustrant d'une photo faite le 7 avril 1987 dans une garrigue calcaire non loin de Ferla, dans la province de Syracuse (DELFORGE 1994: 306B, 1995A: 306B, 1995B: 306B, 2001C: 368A, 2002B: 368A). Cette photo a été prise dans une population de plantes en fin de floraison, assez pauciflores, à assez petites fleurs et de taille peu élevée, exactement comme l'indiquent PAULUS et GACK (1992C); le labelle (DELFORGE 2000A: fig. 1, 2000B: pl. 13 p. 205), étroit, montrant les proportions d'*O. fusca* s.l. (angle du bord externe des lobes latéraux avec l'axe médian = 21°; longueur/largeur = 1,26; largeur/longueur = 0,79), est muni d'une pilosité assez désordonnée et relativement peu dense, brun marron, largement zonée autour de la macule; il est profondément trilobé et le lobe médian, relativement important, est convexe, avec les lobules rabattus et non réfléchis; le labelle est en outre finement ourlé de jaune et muni d'une macule laiteuse, à peine sillonnée, portant de faibles reliefs longitudinaux; la base du labelle est décolorée. Cette fleur, comme la plante dont elle provient, me semble correspondre en tous points, pour les dimensions comme pour les caractères de structure, à celle illustrant *O. "florentina-fusca"*, publiée à deux reprises par PAULUS et GACK (1990B: 61, fig. 12B; 1992C: 134, Abb. 13).

En mars 2000, j'ai retrouvé plusieurs stations de ce taxon à fleurs moyennes dans les Iblées, notamment aux environs de Noto Antica (province de Syracuse) (DELFORGE 2000A: fig. 11, 2000B: pl. 13 p. 205). Les plantes étaient parfois déjà en fin de floraison dès le 12 mars 2000. C'est pratiquement le seul *Pseudophrys* que j'ai pu voir en fleurs en même temps qu'*O. lupercalis* encore photographiable, ainsi qu'ont pu le faire PAULUS et GACK en 1988. Les caractères de structure, la coloration, en particulier la finesse du bord jaune, la faiblesse des reliefs maculaires, les dimensions, les proportions et l'étroitesse du labelle, confirment l'impression de 1987; ils indiquent une appartenance de ce taxon au groupe d'*O. funerea* tel que défini par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (1994, 2000B).

Au contraire des trois autres taxons inclus dans l'échantillonnage de PAULUS et GACK en 1988 (PAULUS & GACK 1990B, 1992C) (cf. supra), cet *Ophrys* "*florentina-fusca*" du groupe d'*O. funerea* n'a pas encore été formellement nommé et son nom "provisoire" est inadapté puisque, d'une part, rien ne permet de dire qu'il s'agit bien du taxon pollinisé, dans des conditions expérimentales au nord de la Calabre, par *Andrena florentina* et que, d'autre part, on sait maintenant qu'il existe un autre ophrys pollinisé par *A. florentina*: *Ophrys cilentana* (DELFORGE 2004B).

Pour nommer formellement cette espèce, j'aurais aimé utiliser le même procédé nomenclatural de validation que pour *Ophrys sabulosa*. Ce serait cependant peu heureux dans la mesure où l'épithète *florentina* renvoie à la ville et à la région de Florence, en Toscane, alors que l'ophrys à nommer est endémique de Sicile et que, de plus, sa relation avec *Andrena florentina* n'est pas certaine. Comme il existe déjà un *Ophrys* *xpauli* (FUCHS in FUCHS & ZIEGENSPECK 1928) et un *Ophrys* *xpauliana*, ce dernier dédié à H.F. PAULUS (ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989), je propose de nommer l'espèce sicilienne:

***Ophrys gackiae* P. DELFORGE sp. nova**

Descriptio: Herba satis gracilis. Flores pro grege Ophrydis funerae medii. Sepala lateralia flavovirentia, 10 mm longa. Petala oblonga, 5 mm longa, subspathulata, flavovirentia. Labelum 13 × 10,5 mm, cuneiforme ad basin, paulo convexum, profunde et late trilobatum, centro fulvo, late zonato, marginibus anguste flavis satis regulariter glabrisque, lobo mediano brevi, emarginato reflexoque, lobis lateralis satis parvis. Macula basalis plumbea, subtiliter pilosa, gibbosa, divisa. Labelli pilositas paulum densa, satis inordinata.

Holotypus (hic designatus): Sicilia, provincia Syracusa, prope Noto Antica (UTM: 33SWA0586), alt. s.m. 280 m, 12.III.2000. In herb. P. DELFORGE sub n° 000312Ag.

Icones: DELFORGE 1994: 306B, 1995A, 306B, 1995B, 306B; 2000B: 249, fig. 1, 2000C: 205, 2001C: 368, 2002B: 368.

Étymologie: espèce dédiée au Dr. Claudia GACK (Freiburg i. Breisgau, Allemagne), coauteur avec H.F. PAULUS de nombreux articles sur les pollinisateurs d'*Ophrys*, en hommage à son remarquable travail qui a permis de mieux comprendre le genre *Ophrys*.

Description: plante assez grêle, peu élevée, haute de 10-20 cm; 2-5 fleurs moyennes pour le groupe; sépales vert jaunâtre, subétalés, 9-11,5 × 4,5-6 mm; pétales oblongs, 5-6,5 × 1-2 mm, souvent un peu ocrés; labelle incliné vers le bas à 45° à pendant, peu convexe longitudinalement, 12-16 × 9,5-13 mm (moyenne longueur/largeur = 1,26), assez étroit (bord externe du lobe latéral du labelle formant un angle de 25-32° avec l'axe longitudinal), profondément trilobé, les sinus largement ouverts, la base décolorée, cunéiforme, un peu genouillée, gonflée par des reliefs longitudinaux atténués, se prolongeant jusqu'au centre des lunules de la macule; pilosité labellaire assez désordonnée, relativement peu dense, brun marron, largement zonée

autour de la macule; bord du labelle muni d'une marge glabre, ± étroite, jaune vif, bien visible; lobes latéraux triangulaires-arrondis, assez petits; lobe médian relativement important, convexe latéralement, les lobules rabattus; macule laiteuse, munie d'une fine pilosité blanchâtre, discrètement bissectée par un sillon assez large et peu prononcé, portant souvent une pilosité similaire à celle de la zone périmaculaire dans la moitié distale, raccordée du côté basal à une importante pilosité blanche couvrant l'échancrure en V. Dessous du labelle jaunâtre. **Floraison:** II-miIV, relativement précoce. **Habitat:** en pleine lumière, sur substrats calcaires, secs: friches, garrigues jusqu'à 700 m d'alt. **Répartition:** mal connue; semble endémique des massifs calcaires de la Sicile méridionale. Très localisé et rare. **Pays:** Si (DELFORGE 2001C: 368).

Ophrys “*fabrella-fusca*” nom. nudum

L'hétérogénéité d'*Ophrys fusca* s.l. dans les Baléares a été signalée à de nombreuses reprises, avec la présence, notamment, de morphes à grandes et à petites fleurs. Ce dernier a été figuré dès 1963 par DANESCH et DANESCH [sub nom. *Ophrys fusca* (naine)] et plus tard, par moi-même (DELFORGE 1994: 307C, 1995A: 307C, 1995B: 307C, sub nom. *Ophrys funerea*). Dans un article sur les orchidées d'Ibiza, TYTECA (1998: 117-118) illustre et décrit brièvement ce taxon singulier, pauciflore, à très petites fleurs haut perchées sur une tige très grêle. Il ajoute: «D'après H.F. PAULUS (1997, in litt.), il s'agit d'une espèce distincte, existant aussi à Majorque, qu'il nomme provisoirement “*O. fabrella-fusca*”, allusion à son pollinisateur (*Andrena fabrella*).» (TYTECA 1998: 118).

Bien que ce taxon ne portât qu'un nom provisoire qui n'avait même pas été publié, dans ce cas, par son parrain mais rapporté indirectement par TYTECA (1998), je l'ai inclus sous le nom d'«*O.(fabrella-) fusca* H.F. PAULUS nom. prov.» dans la deuxième édition du “Guide des Orchidées d'Europe...” (DELFORGE 2001C: 381, 2002B: 381), parce que, le connaissant moi-même depuis 1985, je savais aussi qu'il s'agissait d'un taxon indépendant. Sa prise en considération permettait, même avec un nomen nudum, de le séparer d'*O. funerea* et d'*O. cinereophila* auxquels je l'avais malencontreusement associé 10 ans plus tôt dans la première édition (DELFORGE 1994) et donc de donner une vue plus exacte, à mon sens, du groupe d'*Ophrys obaesa* tel qu'il avait été délimité par DEVILLERS et DEVILLERS-TERSCHUREN (2000A).

Peu de temps après, dans un article lié à un exposé fait au colloque “Orchis 2000” (San Zeno di montagna, 14-21.V.2000), PAULUS fera allusion à ce taxon dans un tableau où figure, sans autres commentaires, une liste des espèces de l'«agrégat *Ophrys fusca* s. str.» tel qu'il le conçoit. Entre *Ophrys laurensis* GENIEZ & MELKI 1992 et *Ophrys lojaconoi* P. DELFORGE 1995, apparaît *Ophrys* «*fabrella* PAULUS & AYASSE» sans date de publication (PAULUS 2001: 165). Ce nom n'a jamais été valablement publié et il n'apparaîtra plus dans les publications ultérieures de PAULUS. Pour les mêmes raisons que celles exposées plus haut, je propose de valider ce nom:

Ophrys fabrella H.F. PAULUS & AYASSE ex P. DELFORGE sp. nova

Descriptio: Herba praegracilis. Flores pro grege Ophrydis obaesae parvi. Sepala petalaeque flavovirentia. Labellum obovatum, subhorizontale, breve, 7,2 × 6,5 mm, paulum convexum, clare sed leviter trilobatum, centro fusco, anguste zonato, marginibus late flavovirentibus regulariter glabrisque, lobo mediano paulum emarginato reflexoque. Macula basalis lazulina vel rubrifusca, subglabre, gibbosa, divisa. Labelli pilositas densa, satis ordinata.

Holotypus (hic designatus): Hispania, Baleares, Majorica, prope Son Réal (UTM: 31SED1499), alt. s.m. 20 m, 2.IV.1985. In herb. P. DELFORGE sub n° 850402A1.

Icones: DANESCH & DANESCH 1963: 105, fig. 12 [sub nom. *Ophrys fusca* (naine)]; DELFORGE 1994: 307C, 1995A: 307C, 1995B: 307C (sub nom. *Ophrys funerea*); TYTECA 1998: 117-118 (sub nom. *Ophrys «fabrella-fusca»*); TYTECA in DELFORGE 2001C: 381, 2002B: 381 (sub nom. *Ophrys «(fabrella-) fusca»* H.F. PAULUS nom. prov.).

Étymologie: *fabrella*, épithète spécifique du pollinisateur, *Andrena (Micrandrena) fabrella* PÉREZ, 1903.

Description: plante très gracile, jusqu'à 25 cm de hauteur; 1-4 fleurs très petites pour le groupe; sépales vert jaunâtre, subétalés; pétales verts à marge plus claire; labelle court, obovale à subblosangé, 6-9,5 × 5,5-9 mm (étalé) (moyenne longueur/largeur: 1,05), (sub)horizontal, peu convexe transversalement et longitudinalement; lobes latéraux rhomboïdaux, à sinus linéaires peu marqués; lobe médian court, peu émarginé, la base parfois déprimée; pilosité labellaire brunâtre à reflets violacés, munie d'une étroite zonation brune plus claire autour de la partie distale de la macule, plus large, à reflets blanchâtres et envahissant la totalité des lobes latéraux; macule courte, bleuâtre à rougeâtre, luisante, souvent munie, au sommet, de 2 lunules pâles, bisectée par un sillon étroit, portant, au moins dans sa partie distale, la pilosité périmaculaire; bord du labelle large, visible, de contour régulier, jaune; base de la cavité stigmatique et gorge munies d'une pilosité blanchâtre dense, se prolongeant dans le sillon bissecteur souvent jusqu'au centre de la macule; dessous du labelle vert clair. **Floraison:** III-miIV. **Habitat:** en pleine lumière, sur substrats calcaires, secs: friches, garrigues, jusqu'à 400 m d'alt. **Répartition:** endémique des Baléares. Assez localisé et assez rare (DELFORGE 2001C: 381).

Bibliographie

- ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A. 1989.- La Crète n'a pas fini de livrer ses secrets aux Orchidophiles. *L'Orchidophile* **20**: 79-83.
- ARNOLD, J.E. 1981.- Notas para una revisión del género *Ophrys* L. (*Orchidaceae*) en Cataluña. *Collectanea Bot.* **12**(1): 5-61.
- ARNOLD, J.E. 1999.- La problématique des groupes d'*Ophrys fusca* et d'*Ophrys omegaiifera* en Catalogne et dans le Pays Valencien (Espagne). *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 120-140, 275.
- AYASSE, M., SCHIESTL, F.P., PAULUS, H.F., ERDMANN, D. & FRANCKE, W. 1997.- Chemical communication in the reproductive biology of *Ophrys sphegodes*. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* **11**: 473-476.
- AYASSE, M., SCHIESTL, F.P., PAULUS, H.F., LÖFSTEDT, C., HANSSON, B., IBARRA, F. & FRANCKE, W. 2000.- Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* **54** (6): 1995-2006.
- BORG-KARLSON, A.-K. 1987.- Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. III. Volatile compounds of species in the *Ophrys* sections *Fuciflorae* and *Bombyliflorae* as insect mimetic attractants/excitants. *Chem. Scr.* **27**: 313-325.
- BORG-KARLSON, A.-K. 1990.- Chemical and ethological studies of pollinations in the genus *Ophrys* (*Orchidaceae*). *Phytochemistry*. **29** (5): 1359-1387.
- BORG-KARLSON, A.-K., BERGSTRÖM, G. & GROTH, I. 1985.- Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. I. Volatile compounds of *Ophrys lutea* and *O. fusca* as insect mimetic attractants/excitants. *Chemica Scripta* **25**: 283-311.
- BORG-KARLSON, A.-K., BERGSTRÖM, G. & KULLENBERG, B. 1987.- Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. II. Volatile compounds of *Ophrys insectifera* and *O. speculum* as insect mimetic attractants/excitants. *Chemica Scripta* **27**: 303-311.
- BORG-KARLSON, A.-K., GROTH, I., ÅGREN, L. & KULLENBERG, B. 1993.- Form-specific fragrances from *Ophrys insectifera* L. (*Orchidaceae*) attract species of different pollinator genera: evidence of sympatric speciation? *Chemoecology* **4**: 39-45.
- BORG-KARLSON, A.-K. & TENGÖ, J. 1986.- Odour mimetism? Key substances in the *Ophry lutea* - *Andrena* pollinationrelationship (*Orchidaceae* - *Andrenidae*). *J. Chem. Ecol.* **12**: 1927-1941.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.

- BÜEL, H. 1978.- Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* MOR. *Orchidee* **29**: 106-109.
- BUTTLER, K.P. 1986.- Orchideen - Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas: 288p. Steinbachs Naturführer, Mosaik Verlag, München.
- BUTTLER, K.P. 1991.- Field guide to Orchids of Britain and Europe: 288p. The Crowood Press, Swindon.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1963.- Les orchidées du genre *Ophrys* à Majorque. *Zeiss Information* **11**: 103-106.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. 1972.- Orchideen Europas - *Ophrys* Hybriden: 271p. Hallwag, Bern und Stuttgart.
- DELFORGE, P. 1993.- Remarque sur les Orchidées précoces de l'île de Malte. *Natural. belges* **74** (Orchid. 6): 93-106.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1995A.- Orchids of Britain and Europe: 480p. Collins Photo Guide, HarperCollins Publishers, London.
- DELFORGE, P. 1995B.- Europas Orkideer: 483p. G.E.C. Gads Forlag, København.
- DELFORGE, P. 1995C.- *Ophrys lojaconoi* P. DELFORGE, un nom approprié pour une espèce italienne du sous-groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* **76** (Orchid. 8): 277-290.
- DELFORGE, P. 1996.- L'*Ophrys* du Gers, *Ophrys aegirtica*, une espèce méconnue de la flore française. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 191-217.
- DELFORGE, P. 1999A.- Contribution à la stabilisation de la nomenclature dans le groupe d'*Ophrys fusca*: désignation d'un néotype pour *Ophrys fusca* LINK in SCHRADER 1800, *Ophrys funerea* VIVIANI 1824, *Ophrys bilunulata* RISSO 1844 et *Ophrys forestieri* (REICHENBACH fil. 1851) LOJACONO 1909. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 179-229, 276.
- DELFORGE, P. 1999B.- *Ophrys arnoldii* et *Ophrys lucentina*, deux espèces nouvelles du groupe d'*Ophrys fusca*. *Natural. belges* **80** (Orchid. 12): 244-260, 277-278.
- DELFORGE, P. 2000A.- Contribution à la connaissance des *Ophrys* apparemment intermédiaires entre *Ophrys fusca* et *O. lutea* en Sicile. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 237-256 + 12 figs.
- DELFORGE, P. 2000B.- Illustrations d'Orchidées européennes. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 362 + 29 figs.
- DELFORGE, P. 2000C.- *Ophrys caesiella* sp. nova, une espèce maltaise du groupe d'*Ophrys fusca*, présente aussi en Sicile. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 232-236 + 3 figs.
- DELFORGE, P. 2001A.- Un pollinisateur pour *Ophrys laurensis*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 143-148.
- DELFORGE, P. 2001B.- Un pollinisateur pour *Ophrys lucana*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 140-142.
- DELFORGE, P. 2001C.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 2^e éd., 592p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 2002A.- Un pollinisateur pour *Ophrys tarquinia*. *Natural. belges* **83** (Orchid. 15): 36-38.
- DELFORGE, P. 2002B.- Guía de las Orquídeas de España y Europa, Norte de África y Próximo Oriente: 592p. Lynx Edicions, Barcelona.
- DELFORGE, P. 2003.- Contribution à la connaissance des orchidées printanières de Calabre (Italie) et description d'*Ophrys brutia* sp. nova. *Natural. belges* **84** (Orchid. 16): 55-94.
- DELFORGE, P. 2004A.- Nouvelles contributions taxonomiques et nomenclaturales aux orchidées d'Europe. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 250-252.
- DELFORGE, P. 2004B.- Un pollinisateur pour *Ophrys cilentana*. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 124-128.
- DELFORGE, P. 2004C.- Un pollinisateur pour *Ophrys villosa* s.l. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 97-102.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Lonay (Switzerland) - Paris.
- DELFORGE, P. & DELFORGE, C. 1986.- Nouveaux hybrides d'*Ophrys* d'Italie. *Natural. belges* **67** (Orchid. 1): 157-162.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 2000.- L'*Ophrys* de Lucanie, *Ophrys lucana*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys obaesa*. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 257-268 + 2 figs.

- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994. - Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000A.- Notes phylogénétiques sur quelques *Ophrys* du complexe d'*Ophrys fusca* s.l. en Méditerranée centrale. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 298-322 + 9 figs.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2000B.- Observation sur les ophrys du groupe d'*Ophrys subfusca* en Tunisie. *Natural. belges* **81** (Orchid. 13): 283-297 + 8 figs.
- FALCI, A. & GIARDINA, S.A. 2004.- Parco delle Madonie - Le orchidee: 96p. Collana Natura di Sicilia, Paruzzo Editore, Caltanissetta.
- FOELSCH, G. & FOELSCH, W. 1998.- *Ophrys marmorata*, une nouvelle espèce de la flore de Corse. *L'Orchidophile* **29**: 177-178.
- FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H. 1928.- Novae hybridae et formae generis *Ophrys*. *Fedde Repert. Beih.* **51**: 131-144.
- GASC, G. 1990.- Pollinisation des *Ophrys* (Pollinisation conjointe d'*O. araneola* et *O. fusca*). *L'Orchidophile* **21**: 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**: 8-13.
- GODFERY, M.J. 1925.- On the fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea*, and *O. fusca*. *J. Bot. (London)* **63**: 33-40.
- GODFERY, M.J. 1927.- The fertilisation of *Ophrys fusca* LINK. *J. Bot. (London)* **65**: 350-351.
- GODFERY, M.J. 1928.- Classification of the genus *Ophrys*. *Journ. Bot. (London)* **66**: 33-36.
- GODFERY, M.J. 1929.- Recent observations on the pollination of *Ophrys*. *Journ. Bot. (London)* **67**: 298-302.
- GODFERY, M.J. 1930.- Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca* and *O. lutea*. *J. Bot. London* **68**: 237-238.
- GRÜNANGER, P. 2001. - Orchidaceae d'Italia. *Quad. Bot. Ambientale Appl.* **11** (2000): 3-80.
- KULLENBERG, B. 1948.- Observations sur *Ophrys* et les insectes. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc* **28**: 138-141.
- KULLENBERG, B. 1950A.- Bidrag till kannedommen om *Ophrys-arternas* blombiologie. *Svensk Bot. Tidskr.* **44**: 446-464; 1950
- KULLENBERG, B. 1950B.- Flugblomstret (*Ophrys insectifera*) och insekterna. *Svensk Faun. Revy* **12** (1): 21-30.
- KULLENBERG, B. 1950C.- Investigations on the pollination of *Ophrys* species. *Oikos* **2**(1): 1-19.
- KULLENBERG, B. 1950D.- Pollinationsbiologien hos några orkidéer. *Medlemsbl. Biologilar. Foren.*: 19-35.
- KULLENBERG, B. 1951.- *Ophrys insectifera* L. et les insectes. *Oikos* **3** (1): 53-70.
- KULLENBERG, B. 1952A.- Nouvelles observations sur les rapports entre *Ophrys* et les insectes. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc* **32**: 175-179.
- KULLENBERG, B. 1952B.- Recherches sur la biologie florale des *Ophrys*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **43**: 53-62.
- KULLENBERG, B. 1956A.- Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate *Hymenoptera* males I. *Zool. Bidr. Uppsala* **31**: 253-352.
- KULLENBERG, B. 1956B.- On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate *Hymenoptera*. *Svensk Bot. Tidskr.* **50** (1): 25-46.
- KULLENBERG, B. 1961.- Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidr. Uppsala* **34**: 1-340.
- KULLENBERG, B. 1973A.- Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate *Hymenoptera* males II. *Zoon, Suppl.* **1**: 31-42.
- KULLENBERG, B. 1973B.- New observations on the pollination of *Ophrys* L. (Orchidaceae). *Zoon, Suppl.* **1**: 9-13.
- KULLENBERG, B. 1975.- Chemical signals in the biocoenosis. *Biol. Signals* **1975**: 73-85.
- KULLENBERG, B. & BERGSTROM, G. 1973.- The pollination of *Ophrys* orchids. *Nobel* **25**: 253-258.
- KULLENBERG, B. & BERGSTROM, G. 1975.- Kommunikation zwischen Lebewesen auf chemischer Basis. *Endeavour* **34** (122): 59-66.
- KULLENBERG, B. & BERGSTROM, G. 1976A.- Hymenoptera aculeata males as pollinators of *Ophrys* orchids. *Zool. Scripta* **5** (1): 13-23.
- KULLENBERG, B. & BERGSTROM, G. 1976B.- The pollination of *Ophrys* orchids. *Bot. Not.* **129** (1): 11-19.

- KULLENBERG, B., BORG-KARLSON, A.-K. & KULLENBERG, A.-L. 1984A.- 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.
- KULLENBERG, B., BUEL, H. & TKALÇÜ, B. 1984B.- Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (*Orchidaceae*). *Nov. Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V.C.* **3**: 27-40.
- PAULUS, H.F. 1988.- Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (*Orchidaceae*) Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaifera*-Formenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **20**: 817-882.
- PAULUS, H.F. 1994.- Untersuchungen am *Ophrys cretica*-Komplex mit Beschreibung von *Ophrys ariadnae* H.F. PAULUS spec. nov. *J. Eur. Orch.* **26**: 628-643.
- PAULUS, H.F. 1996.- Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* TESCHNER 1987 und *Ophrys elatior* GUMPRECHT ex H.F. PAULUS spec. nov. (*Orchidaceae*). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **13**(2): 4-13.
- PAULUS, H.F. (coll. C. GACK) 1998.- Der *Ophrys fusca* s.str. - Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibung von *O. blitopertha*, *O. creberrima*, *O. cinereophila*, *O. cressa*, *O. thriptiensis* und *O. cretica* spp. nov. (*Orchidaceae*). *J. Eur. Orch.* **30**: 157-201.
- PAULUS, H.F. 1999.- Bestäubungsbiologie Untersuchungen an *Ophrys bombyliflora*, *Orchis canariensis* und *Habenaria tridactylides* [sic] (*Orchidaceae*) in Gran Canaria (Spanien). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **16**(1): 4-22.
- PAULUS, H.F. 2000.- Zur Bestäubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* ROLLI ex PAULUS spec. nov. aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (*Orchidaceae* und *Insecta*, *Apoidea*). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **17**(2): 4-33.
- PAULUS, H.F. 2001A.- *Andrena paucisquama*-Männchen als Bestäuber der Sexualtäuschblume *Ophrys aesculapii* RENZ 1928 (*Orchidaceae*; *Insecta*, *Apoidea*; *Andrenidae*). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **18**(1): 4-10.
- PAULUS, H.F. 2001B.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoneae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (*Orchidaceae* und *Insecta*, *Apoidea*). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **18**(1): 38-86.
- PAULUS, H.F. 2001C.- Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) II. Über *Ophrys holoserica* s. lat.: *Ophrys episcopalis*, *Ophrys maxima* und *Ophrys halia* spec. nov. (*Orchidaceae* und *Insecta*, *Apoidea*). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **18**(2): 46-63.
- PAULUS, H.F. 2001D.- Material zu einer Revision des *Ophrys fusca* s. str. Artenkreises. I.- *Ophrys nigroaenea-fusca*, *O. colletes-fusca*, *O. flavipes-fusca*, *O. funerea*, *O. forestieri* oder was ist die typische *Ophrys fusca* LINK 1799 (*Orchidaceae*) ? *J. Eur. Orch.* **33**: 121-177.
- PAULUS, H.F., ALIBERTIS, A. & ALIBERTIS, Ch. 1990.- *Ophrys mesaritica* H.F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus Kreta, eine neue Art aus dem *Ophrys fusca-iricolor*-Artenkreis. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **22**: 772-787.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1980.- Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 55-68.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1981.- Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (*Orchidaceae*) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. *Pl. 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.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986A.- *Andrena flavipes* (*Andrenidae*) - Pseudokopulation auf *Ophrys fusca* (*Orchidaceae*) - Pollinientnahme und Pollination. *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., ser. 18, nr 18*: 3-13.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986B.- *Campsoscolia ciliata* (*Scoliidae*) -Pseudokopulation auf *Ophrys speculum* (*Orchidaceae*) - Pollinientnahme und Pollination. *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., ser. 18, nr 20*: 3-14.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986C.- *Eucera barbiventris* (*Apidae*) -Pseudokopulation auf *Ophrys scolopax*(*Orchidaceae*) - Pollinientnahme und Pollination. *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., ser. 18, nr 19*: 3-13.

- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986D.- Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* - Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 48-86.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990A.- Pollination of *Ophrys* (*Orchidaceae*) in Cyprus. *Pl. Syst. Evol.* **169**: 177-207.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990B.- Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (*Orchidaceae*). *Israel Journ. Bot.* **39**: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992A.- 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. 1992B.- 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. 1992C.- Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **43** (1990): 119-141; Farbtafel 1.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1994.- Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung: 45-71 in: BREDEROO, P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D.W. [eds]. - *Eurorchis 92 - Proceedings of the International Symposium on European Orchids held in Nijmegen, The Netherlands on september 26th 1992*: 124p. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging & Stichting Europese Orchideeën van de KNNV, Utrecht/Haarlem.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1995.- Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (*Orchidaceae*) Sardinien und Korsikas. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **48**: 188-227; Farbtaf. 1-2.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1999.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO-Frankreich) Ligurien und Toscana (NW-Italien) (*Orchidaceae* und *Insecta*, *Apoidea*). *J. Eur. Orch.* **31**: 347-422.
- PAULUS, H.F., GACK, C. & MADDOCKS, R. 1983.- Beobachtungen und Experimente zum Pseudocopulationsverhalten an *Ophrys* - Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* an *Ophrys scolopax* in Südspanien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 73-79.
- PAULUS, H.F., GÜGEL, E., RÜCKBRODT, D. & RÜCKBRODT 2001.- *Ophrys lyciensis* H. F. PAULUS & E. GÜGEL & D. RÜCKBRODT & U. RÜCKBRODT spec. nov., eine neue Art aus dem *Ophrys holoserica*-Artenkreis der S-Türkei (*Orchidaceae*) - *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **18**(1): 19-33.
- POUYANNE, M. 1917.- La fécondation des *Ophrys* par les insectes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **8**: 6-7.
- TYTECA, D. 1998.- Coup d'œil sur les Orchidées d'Ibiza et de Formentera (Baléares, Espagne). *L'Orchidophile* **29**: 115-119.
- 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. 1986.- Zum Nachweis des Bestäubers *Melecta albifrons albovaria* ERICHS. von *Ophrys cretica* (VIERH.) NELSON auf der griechischen Inseln Aeja. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **18**: 243-253.
- VÖTH, W. 1987.- Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. *Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ.* **19**: 112-118.
- 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. 1999.- Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. *Stapfia* **65**: 1-257.
- 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.