

candollea

Volume 62



Editions des Conservatoire
et Jardin botaniques

DÉPARTEMENT DE LA CULTURE

VILLE DE
GENÈVE



Directeur:

Pierre-André Loizeau

Rédacteur:

Patrick Perret

Rédacteur-adjoint:

Patrick Bungener

Comité de lecture:

David Aeschimann, Alain Chautems, Laurent Gautier
Daniel Jeanmonod, Lorenzo Ramella, Fred Stauffer

avec la collaboration d'experts locaux et étrangers
spécialement désignés

Toute correspondance doit être adressée à:

All correspondence should be submitted to:

Rédaction «Candollea-Boissiera»
Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Case postale 60
CH-1292 Chambésy
candollea.cjb@ville-ge.ch

candollea

Journal international de botanique systématique

Révision taxonomique de l'ophrys de Marseille (Orchidaceae),
Ophrys aranifera subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) comb.
nova: un essai de systématique intégratrice

Errol Véla

Volume **62**

Genève 20 juillet 2007

Candollea is indexed in:
Science Citation Index Expanded®
ISI Alerting Services®
Current Contents®/Agriculture,
Biology and Environmental Sciences®
BIOSIS®

ISSN 0373-2967

Révision taxonomique de l'ophrys de Marseille (Orchidaceae), *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) comb. nova: un essai de systématique intégratrice

Errol Véla

Abstract

VÉLA, E. (2007). Taxonomic revision of the Marseilles ophrys (Orchidaceae): *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) comb. nova: an integrative systematics essay. *Candollea* 62: 109-122. In French, English and French abstracts.

The genus *Ophrys* L. is a complex genus for which the traditional morphological approach is not sufficient. A multidisciplinary approach allowing an integrative systematics is thus needed, including reproductive biology and as far as possible molecular biology. *Ophrys massiliensis* Viglione & Véla was first described in 1999 from populations living in Calanques of Marseille. Several indications surrounding Nice, Toulon and Montpellier encouraged discoverers to investigate in these areas. The usual presence of morphs closely related to *Ophrys aranifera* Huds., including within populations from Marseille, have promoted the hypothesis that the plant could be a subspecies of *Ophrys aranifera*. The Marseille taxon has been morphologically studied on its whole French area, and all related taxa were partially studied too. The results have allowed to validate the subspecific status and to submit a new nomenclatural combination for the Marseille ophrys: *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) Véla. A multidisciplinary bibliographic synthesis and evolutionary scenario about the two subspecies *Ophrys aranifera* Huds. subsp. *aranifera* and *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* are given, as well as data on one of their common pollinators, the hymenoptera *Andrena nigroaenea*.

Key-words

ORCHIDACEAE – *Ophrys* – France – Italy – Biometrical study – Taxonomy – Integrative systematics – Floristics – Chorology – Pollinator

Résumé

VÉLA, E. (2007). Révision taxonomique de l'ophrys de Marseille (Orchidaceae), *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) comb. nova: un essai de systématique intégratrice. *Candollea* 62: 109-122. En français, résumés français et anglais.

Le genre *Ophrys* L. est un genre complexe pour lequel l'approche morphologique classique ne suffit pas. Une approche multidisciplinaire permettant une approche systématique «intégratrice» est alors nécessaire, incluant la biologie de la reproduction et dans la mesure du possible la biologie moléculaire. *Ophrys massiliensis* Viglione & Véla a été décrit formellement en 1999 à partir de populations vivant dans les Calanques de Marseille. Des indications dans les environs de Nice, Toulon et Montpellier ont encouragé les découvreurs à prospecter dans ces secteurs. La présence habituelle de morphes très proches d'*Ophrys aranifera* Huds., y compris au sein des populations marseillaises, ont fait émerger l'hypothèse que ces plantes pouvaient représenter une sous-espèce de l'*Ophrys aranifera*. Le taxon marseillais a été étudié morphologiquement sur toute son aire de répartition française et tous les taxons voisins ont partiellement été étudiés. Les résultats ont permis de valider le statut subspecific de l'ophrys de Marseille et de proposer une nouvelle combinaison, *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) Véla. Une synthèse bibliographique multidisciplinaire et un scénario évolutif relatif aux deux sous-espèces *Ophrys aranifera* Huds. subsp. *aranifera* et *Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis* sont présentés, ainsi que des données relatives à un de leurs pollinisateurs communs, l'hyménoptère *Andrena nigroaenea*.

Adresse de l'auteur: EV: Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (U.M.R. CNRS 6116), case 441, 13397 Marseille cedex 20, France.

E-mail: errol.vela@free.fr

Reçu le 4 octobre 2006. Accepté le 7 mars 2007.

Introduction

Le genre *Ophrys* L. est un genre de la famille des *Orchidaceae* nettement monophylétique, à évolution rapide et de diversification récente, très riche en espèces (PRIDGEON & al., 1997; SOLIVA & WIDMER, 2003). Sa richesse spécifique a longtemps été considérée faible, car l'énorme variabilité qui était observée était mal comprise et interprétée comme des variations plus ou moins continues. Suite à la fascination de nombreux botanistes et photographes pour ces fleurs exceptionnelles, le nombre de taxons nouvellement décrits a considérablement augmenté ces trente dernières années. Aujourd'hui, la richesse taxonomique reconnue au sein du genre, qu'il s'agisse de taxons formellement décrits ou pas encore, est énorme, allant de 175 espèces et/ou sous-espèces (BAUMANN & al., 2006) à 280 (DELFORGE, 2005) selon les auteurs. L'apparition de nouvelles méthodes d'investigation n'a cessé d'enrichir le processus sans pour autant proposer de système de classification ni de révision taxonomique consensuels.

Presque tous les ophrys (sauf une espèce autogame, *O. apifera* Huds.) sont pollinisés par un processus unique: la déception sexuelle d'insectes mâles, essentiellement des hyménoptères (PAULUS, 2006). Trompés par l'odeur (phéromones sexuelles) et la ressemblance morphologique grossière de la fleur avec une femelle de leur espèce (morphologie, couleurs, texture, pilosité), les mâles excités viennent effectuer un acte appelé «pseudo-copulation» (POUYANNE, 1917). Lors du contact prolongé et insistant avec le labelle, le corps du mâle vient heurter les pollinies, soit sur la tête s'il tente de copuler en avant (sect. *Euophrys* Godfery, GODFERY, 1928), soit sur l'abdomen s'il tente de copuler en arrière (sect. *Pseudophrys* Godfery, GODFERY, 1928).

Parmi les méthodes utilisées pour la classification systématique des taxons du genre *Ophrys*, la plus généralement utilisée reste la description morphologique et biométrique de la fleur, et spécialement du labelle (BERNARDOS & al., 2005), organe clé intervenant dans la fonction de pseudo-copulation nécessaire à la reproduction de la plante. L'étude des insectes pollinisateurs spécifiques a été développée avec succès par PAULUS & GACK (1984, 1990) qui ont proposé d'identifier chaque espèce d'ophrys en accord avec une espèce d'insecte pollinisateur. Ce modèle corrobore relativement bien la réalité observée sur le terrain, et l'engouement est tel qu'il y a peu d'espèces ou de groupes d'espèces dont le pollinisateur soit totalement inconnu. Malheureusement, du fait des difficultés d'observation puis de détermination des insectes hyménoptères, des lacunes non négligeables subsistent. Les classifications et reconstructions phylogéniques n'en sont encore qu'à leurs débuts. Au niveau générique elles n'ont apporté à ce jour qu'un faible degré de résolution (PRIDGEON & al., 1997; SOLIVA & al., 2001; BATEMAN & al., 2003), et ont montré essentiellement la monophylie de la sect. *Pseudophrys* et la paraphylie

d'*Euophrys* qui est en fait composée de toutes les autres sections du genre. Au niveau d'un agrégat bien précis, celui d'*Ophrys bertolonii* Moretti, GRÜNANGER & al. (1998) puis CAPORALI & al. (2001) ont réussi à apporter une résolution qui approche le niveau spécifique, et correspond plus ou moins à l'approche morphologique classique et à la connaissance des insectes pollinisateurs. La caryologie est restée assez descriptive et n'a pas encore apporté beaucoup d'éléments de compréhension (BERNARDOS & al., 2003; D'EMERICO & al., 2005). Un dernier champ d'investigation en plein développement concerne l'étude chimique des composés lipidiques (surtout hydrocarbures) contenus dans la cuticule du labelle, qui jouent un rôle direct dans l'attraction sexuelle de l'insecte (SCHIESTL & al., 1999). De par un meilleur degré de résolution que la génétique (MANT & al., 2005) et des capacités très fines à répondre aux phénomènes de convergences évolutives (adaptation d'espèces d'origine différente à un même pollinisateur, cf. STÖKL & al. 2005) cette méthode, décrivant la «signature chimique» des espèces et des rangs taxonomiques supérieurs ou inférieurs, représente un outil de chimio-systématique très prometteur pour l'étude et la compréhension du genre *Ophrys*.

De fait, ce n'est qu'avec l'aboutissement d'une taxonomie appropriée utilisant des rangs adéquats pour traduire les réalités biologiques (écotype, essaim hydridogène, espèce relique) qu'une stratégie de conservation effective des unités taxonomiques sera envisageable (VÉLA, 2004), en particulier dans le cas du genre *Ophrys* riche en micro-taxons endémiques à aire restreinte (VÉLA, 2002a). Pour cela, seule une approche multidisciplinaire la plus complète possible permet de promouvoir une systématique dite «intégratrice» (*integrative systematics*, cf. DENYS & al., 2003). A la veille de l'ère moléculaire où les nouvelles méthodes de la phylogénétique ou de la chimio-systématique n'auront de cesse de se développer, ce travail consiste à entamer une telle réflexion sur un taxon récemment décrit dans la région de Marseille, *O. massiliensis* Viglione & Véla (VIGLIONE & VÉLA, 1999) et sur l'agrégat d'*O. aranifera* Huds. En effet, depuis sa découverte, le taxon marseillais a été mieux connu et on peut désormais mieux le cerner. Après un rappel historique de la découverte, une synthèse de l'ensemble des connaissances sera effectuée en vue d'aboutir à une meilleure connaissance du taxon concerné et si nécessaire à une révision de son statut.

Historique

Bien que parcourues de longue date, tant par les botanistes que par de nombreux promeneurs plus ou moins observateurs, les calanques de Marseille à Cassis et les îles situées au large (archipel de Riou), n'avaient jamais fait l'objet d'un inventaire exhaustif complet avant les années 1990 (HIÉLY & GIRAUD, 1997; VÉLA & al., 2001). Ce site prestigieux avait déjà réservé de belles surprises aux botanistes et naturalistes, comme

la découverte de *Serapias parviflora* Parl. et *S. vomeracea* (Burm. f.) Briq. (PERROT, 1985; REGLI & al., 1985) et celle de *Stachys brachyclada* Coss. (TISON, 1991), alors nouveaux pour le département des Bouches-du-Rhône (MOLINIER, 1981; VÉLA & al., 1999).

GAIRARD (1983) connaissait déjà une station d'ophrys très précoces (janvier-février) près de la limite départementale dans le Var voisin (le Liouquet, Saint-Cyr-sur-Mer), mais également dans les Calanques (vallon d'En Vau, Marseille). Étonné par la floraison hivernale de ces plantes, l'auteur a néanmoins tenté de déterminer les plantes qu'il a vues avec les clés disponibles à cette époque, et avait abouti au constat suivant: présence en mélange dans la station, de trois sous-espèces d'*Ophrys sphegodes* subsp. *atrata* (Lindl.) E. Mayer (= *O. incubacea* Bianca), *O. sphegodes* subsp. *litigiosa* (E. G. Camus) Bech. (= *O. araneola* auct. non Rchb.), et *O. sphegodes* Mill. subsp. *sphogodes* (= *O. aranifera*).

Dès le début des années 1990, des ophrys précoces à petites fleurs ont été observées dans le massif des Calanques (Morgiou, Mont-Rose, etc.). En fonction des ouvrages disponibles à l'époque, ces ophrys avaient été identifiées tantôt *O. litigiosa* E. G. Camus, tantôt *O. provincialis* (H. Baumann & Künkele) Paulus. Mais durant l'hiver 1996-97, exceptionnellement doux et ensoleillé, des prospections intenses hivernales ont permis d'observer entre le 1^{er} et le 11 février un pied d'ophrys en début de floraison au dessus du vallon de l'Escalette, un pied en pleine floraison au dessus de la calanque de Morgiou, et une petite population en pleine floraison dans les éboulis ombragés du vallon de l'Escalette (Viglione, *comm. pers.*). Ces stations furent momentanément étiquetées «*Ophrys cf. passionis*?». Mais la découverte les 17 et 18 février d'une grande population en pleine floraison (dont quelques pieds déjà fanés) dans le vallon encaissé d'En Vau, puis d'un pied fleuri au dessus de l'ancienne carrière des Baumettes ainsi que d'un pied fané et trois en fleurs dans le vallon de Morgiou, a fait naître les premiers doutes sérieux. Le 25 février 1997, la découverte en face du Mont-Rose d'une dizaine de pieds en pleine floraison et d'autres à venir a fini de lever les derniers doutes. Muni du dernier guide très détaillé sur les orchidées d'Europe (DELFORGE, 1994), il ne fut pas possible d'affecter à cette orchidée un nom d'espèce connu. Un tel *Ophrys*, avec un labelle de petite taille (presque comme *O. litigiosa*) et qui fleurissait en hiver, n'avait jamais été formellement décrit.

Lors de la description (VIGLIONE & VÉLA, 1999), ce nouveau taxon était présenté comme ayant trois principales caractéristiques: une convergence de taille du labelle avec le taxon français *O. litigiosa* et le taxon italien *O. argentaria* J. Devillers & Devillers, une structure labellaire toutefois conforme à celle d'*O. aranifera* mais avec une ornementation un peu divergente, une précocité de floraison parmi les plus

grandes connues chez le genre. Enfin, la précision suivante que «le statut d'espèce (...) vise à décrire ce nouveau taxon afin de mieux le connaître et de préciser dans l'avenir son statut taxonomique exact» avait été donnée (VIGLIONE & VÉLA, 1999: 16).

Matériel et méthodes

Le matériel biologique a été analysé *in situ*, par des analyses morphologiques classiques de type biométriques et à l'aide de macro-photographies. Dans la mesure du possible, l'observation d'un maximum de pieds en fleurs a été faite au moment de la visite pour chaque station étudiée. L'échantillonnage a concerné, de proche en proche, un territoire comprenant la région méditerranéenne française, les régions méditerranéennes voisines (Italie), puis la France non méditerranéenne. Il a concerné tous les taxons provençaux appartenant à la sect. *Araniferae* Rchb. f. s.l. (incluant les sect. *Argolicae* Quentin et *Bertoloniorum* Quentin).

Les noms retenus ici sont conformes à ceux de SOUCHE (2004), les principaux synonymes d'usages étant rappelés à leur suite:

- *Ophrys aranifera* Huds. = *O. sphegodes* auct. non Miller;
- *O. incubacea* Bianca = *O. atrata* Lindl., nom. illeg.;
- *O. litigiosa* E. G. Camus = *O. araneola* auct. non Reichenbach;
- *O. passionis* Sennen = *O. garganica* O. & E. Danesch;
- *O. passionis* Devillers & J. Devillers;
- *O. exaltata* subsp. *arachnitiformis* (Gren. & Philippe) Del Prete = *O. gallica* Looken;
- *O. exaltata* subsp. *marzuola* Geniez, Melki & Soca (in SOCA, 2002) = *O. arachnitiformis* subsp. *occidentalis* Scappat. (in SCAPPATICCI, 2002);
- *O. splendida* Götz & H. R. Reinhard = *O. arachnitiformis* sensu Looken;
- *O. bertolonii* Moretti subsp. *bertolonii* = *O. bertolonii* subsp. *benacensis* Reisingl;
- *O. bertolonii* Moretti subsp. *bertolonii* = *O. aurelia* P. Delforge, Devillers & J. Devillers;
- *O. bertolonii* subsp. *saratoi* (E. G. Camus) Soca = *O. drumana* P. Delforge.

Les mesures quantitatives et observations qualitatives ont concerné tous les critères habituellement utilisés dans l'identification des espèces du genre (cf. BUTTLER, 1986; DELFORGE, 1994; BOURNÉRIAS & PRAT, 2005) et aussi des critères inhabituels susceptibles d'être utiles dans l'établissement du diagnostic. On pourra citer :

- la hauteur de la plante et le nombre de fleurs à la pleine floraison;
- la longueur et la largeur des tépales externes (sépalés);
- la longueur et la largeur des tépales internes latéraux (pétales);
- la longueur totale et la largeur dépliée du tépale interne modifié (labelle);
- la longueur de l'appendice apical du labelle lorsqu'il est présent;
- la hauteur des gibbosités latérales du labelle lorsqu'elles sont présentes;
- la largeur de la bande décolorée (jaune ou rouge) sur la bordure externe du labelle;
- la mesure de l'angle formé par l'axe dorsal du gynostème et le plan central du labelle (fig. 1).

Un échantillonnage stratifié a été réalisé sur 31 localités réparties sur 9 départements du sud-est de la France: le département des Bouches-du-Rhône, un département voisin (Var) ainsi que la vallée du Rhône (jusqu'au Rhône) et le bas Languedoc (jusqu'aux Pyrénées-Orientales), au cours des saisons 1998 et 1999. L'échantillonnage totalise 226 fleurs, appartenant à plus de 200 individus, répartis en 7 espèces ou sous-espèces.

Un échantillonnage non systématique étalé sur plusieurs années, composé de nombreuses autres observations non converties en données numériques, est venu enrichir le diagnostic, en prenant notamment en compte un nouveau critère: la forme de la cavité stigmatique (rapport largeur / hauteur, cf. fig. 2). Cet échantillonnage complémentaire a été réalisé sur des centaines d'individus, appartenant notamment à des taxons absents ou rares en basse Provence occidentale (*O. aranifera*, *O. incubacea*, *O. bertolonii* s.l.), dans une aire géographique élargie vers l'est jusqu'à la Ligurie occidentale (NW-Italie) et au nord jusqu'au Baden-Wurtemberg (SW-Allemagne).

Une revue bibliographique a été effectuée dans le domaine de la biologie évolutive, de la systématique, de la taxonomie et de la nomenclature. Elle a concerné les taxons nouvellement décrits en France ou à l'étranger durant les 20 dernières années,

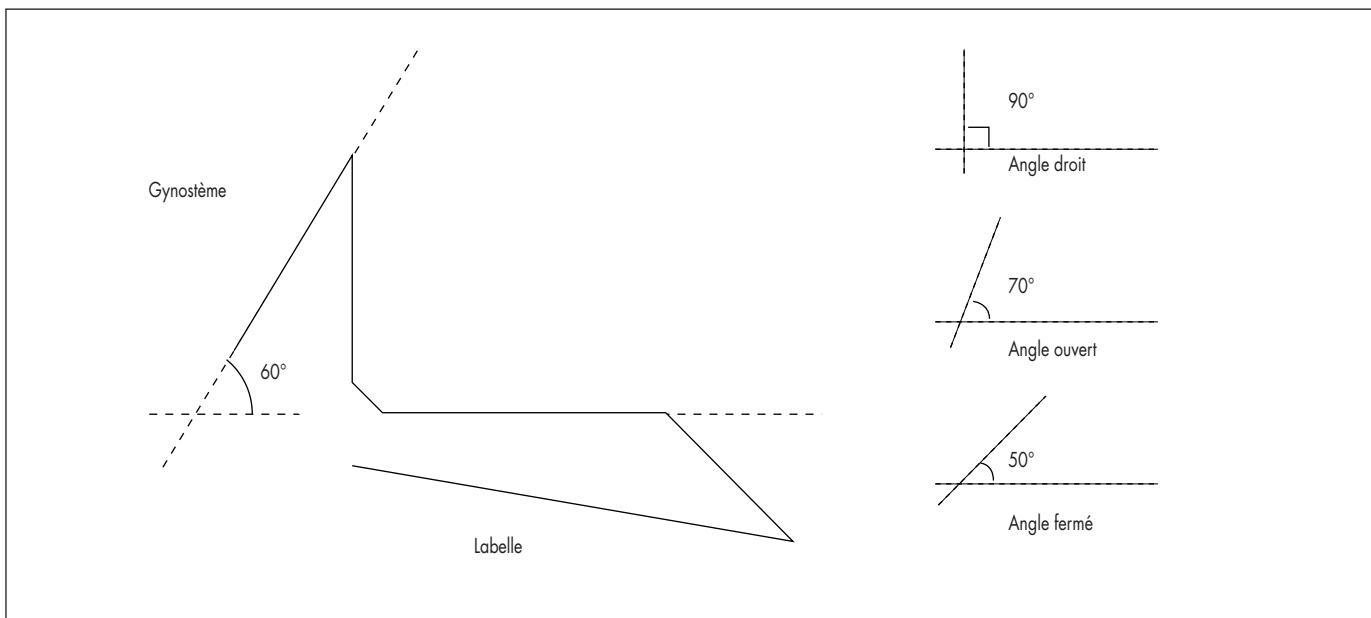


Fig. 1. – Mesure de l'angle entre l'axe dorsal du gynostème et le plan central du labelle (schéma d'une fleur d'*Ophrys* vue de profil).

(Remarque: Il importe de bien comprendre ce critère afin de bien le mesurer et de bien l'utiliser. Le degré d'inclinaison du gynostème sur le labelle conditionne l'ouverture apparente de la fleur. Nous mesurons (par convention), l'angle formé entre l'axe dorsal du gynostème, et le plan central du labelle au niveau de la macule (fig. 2), sur des fleurs totalement ouvertes et encore fraîches! Cet angle varie au cours de la maturation de chaque fleur: très fermé lorsque le bouton débourne à peine, il s'ouvre ensuite jusqu'à un maximum qui se maintient pendant toute l'anthèse (pleine floraison), pour se refermer brusquement lorsque la fleur pollinisée fane et se recroqueville sur elle-même).

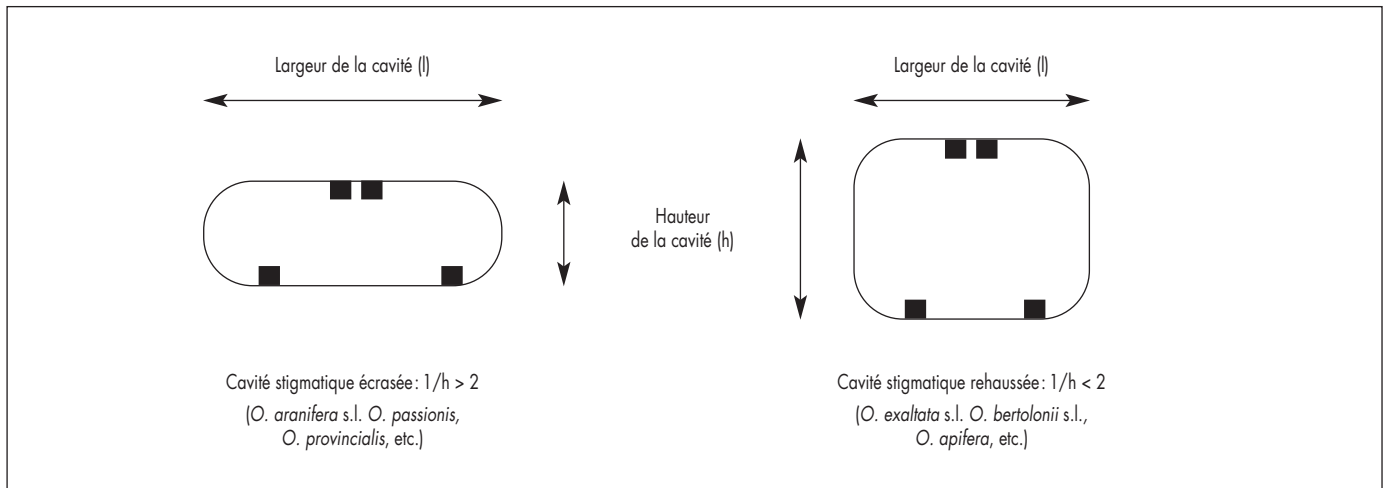


Fig. 2. – Appréciation de la forme de la cavité stigmatique vue de face (mesure du rapport largeur / hauteur). Les quatre points dessinés sur les bords de la cavité symbolisent les pseudo-yeux (points éloignés en bas) et les bursicules des pollinies (points rapprochés en haut).

ainsi que les taxons plus anciens. Une recherche par réseaux associatifs, connaissances personnelles ou grâce à Internet, est venue compléter la bibliographie par une littérature «grise» (comptes-rendus de conférences, mémoires d'étudiants, publications dans des bulletins associatifs non référencés, sites Internet, etc.) relativement importante.

Cette approche de la systématique se base sur la confrontation de données multidisciplinaires, depuis l'observation *in situ* jusqu'à la bibliographie. Il est également nécessaire de prendre en compte, dans la réflexion, la dynamique actuelle des paysages écosystémiques et des données paléo-environnementales générales (VÉLA, 2002a) en vue de l'élaboration de scénarios évolutifs.

Résultats

Recherche de nouvelles stations, étude des espèces affines, caractérisation diagnostique du taxon étudié

Dès l'année de la mise en évidence d'*O. massiliensis* en 1997, une recherche systématique dans le massif des Calanques a permis de mieux délimiter les trois secteurs où le taxon est présent, soit l'ensemble Mont-Rose / Escalette à l'ouest du massif, l'axe Baumettes / Morgiou au centre du massif, le vallon d'En Vau à l'est du massif. Après 1999, en dehors de ces trois secteurs du massif, seul un pied à tige multiple (au nombre de quatre) a pu être découvert en 2001 à Luminy, non revu depuis. Ces abondantes populations, semblables tant dans la morphologie des fleurs que dans l'aspect des plantes, leur phénologie et leur écologie, montraient que l'on avait à faire à un taxon unique.

La recherche de nouvelles stations, dès 1997, a conduit à réexaminer des stations d'ophrys araignées au sens large (sect. *Araniferaei*) connues pour être précoces (début ou mi-mars). La plupart du temps, autour de Marseille, ces stations n'ont révélé que des populations d'*O. provincialis* ou *O. passionis* un peu plus précoce que la moyenne, plus rarement *O. litigiosa*, ici en limite d'aire de répartition vers le sud et alors très dispersé.

Dans les Alpilles occidentales, *O. exaltata* subsp. *marzuola*, alias «*Ophrys arachnitiformis* à périanthe vert» (in BOURNÉRIAS, 1998) a été trouvée. C'est un taxon qui, par sa taille petite à moyenne et sa précocité, pose problème et cela jusqu'à l'observation des critères d'inclinaison du gynostème (cf. VÉLA, 2000; VÉLA & VIGLIONE, 2000) et de forme de la cavité stigmatique (TISON & VÉLA, données non publiées). La mesure de cet angle est un critère jamais évoqué dans les ouvrages et articles scientifiques sur les orchidées du genre *Ophrys*. Pourtant il s'est vite avéré très efficace dans l'étude des ophrys de la sect. *Araniferae*. Par contre il semble inutile dans l'étude de la section *Fuciflorae* Rchb. f. et des autres sections (*Ophrys*, *Pseudophrys*, *Tenthrediniferae*, etc.). Le degré d'inclinaison peut varier d'une fleur à l'autre et d'un individu à l'autre. Mais l'intervalle de variation correspondant à une espèce donne d'excellents résultats, ayant alors valeur diagnostique par rapport à d'autres espèces dont le degré moyen d'inclinaison est très différent. Ce critère (fig. 1), combiné à un autre critère, également nouveau, qui concerne la forme de la cavité stigmatique (fig. 2), s'est avéré être un bon diagnostic pour distinguer plusieurs taxons français de la section *Araniferae* (tableau 1).

Tableau 1. – Variabilité de l'inclinaison du gynostème et forme de la cavité stigmatique chez les taxons provençaux *Ophrys* de la section *Araniferae* s.l., montrant la valeur diagnostique de la combinaison de ces deux caractères (la nomenclature suit SOUCHE, 2004).

Espèces	Inclinaison du gynostème (angle en degrés)	Forme de la cavité (rapport largeur/hauteur)
<i>O. aranifera</i>	Fermé (45-70°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. incubacea</i>	Fermé (50-70°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. litigiosa</i>	Plutôt fermé (50-80°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. massiliensis</i>	Fermé (40-70°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. passionis</i>	Fermé (50-70°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. virescens</i>	Plutôt fermé (45-80°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. provincialis</i>	Très ouvert (70-100°)	Ecrasée (l/h > 2)
<i>O. exaltata</i> subsp. <i>arachnitiformis</i>	Ouvert (70-90°)	Rehaussée (l/h < 2)
<i>O. exaltata</i> subsp. <i>marzuola</i>	Ouvert (65-90°)	Rehaussée (l/h < 2)
<i>O. splendida</i>	Ouvert (65-90°)	Rehaussée (l/h < 2)
<i>O. bertolonii</i> s.l.	Très ouvert (70-100°)	Rehaussée (l/h < 2)

Etude de l'aire de répartition et description de la variabilité

C'est en 1998, dans la région de Saint-Cyr-sur-Mer et Bandol, dans le département du Var, que la détermination a été faite pour la première fois d'*Ophrys massiliensis* hors des Calanques de Marseille. Globalement, d'après les plantes étudiées dans ces deux secteurs, les caractéristiques principales du taxon ont pu être énoncées dans une fiche synthétique provisoire (VIGLIONE & VÉLA, 1999).

Mais c'est en voulant étudier par la suite l'aire de répartition de l'ophrys de Marseille, que des problèmes ont été rencontrés quant à la variabilité du taxon, et que ses affinités avec l'ophrys araignée au sens strict sont apparues. Le taxon a été ensuite cherché (en 1999 et 2000), en vain, dans les vallons des collines au nord-ouest de Marseille dans la chaîne de l'Estaque (lieux-dits La Galine, La Nerthe, Niolon, Méjean, Le Rouet, Carry) où il paraissait être très potentiel. Quelques pieds avaient pourtant été signalés dans le vallon de Valtrède à Châteauneuf-les-Martigues (Helmut Zelesny, *comm. pers.*). Ils n'ont pas été retrouvés. Il avait été aussi signalé dès le début des recherches l'existence de petits ophrys précoces, d'une part bien à l'ouest dans le secteur de Valflaunès (Hérault) et dans les gorges du Tarn (Lozère), d'autre part bien à l'est dans la région de Monaco et Laghet (Alpes-Maritimes) (Philippe Geniez, *comm. pers.*). La plupart de ces indications furent par la suite confirmées.

Collines littorales entre Marseille et Toulon

Si la présence de l'ophrys de Marseille dans le département du Var en 1998 a pu être officialisée dès sa description (VIGLIONE & VÉLA, 1999), sa présence y était en réalité connue de longue date. En effet, GRENIER (1859) le signalait déjà comme premier *Ophrys* à fleurir dans les environs de Toulon et abondant dans les collines, sous le nom de «*Ophrys aranifera* Huds.», en précisant bien que la plante toulonnaise, à ses yeux, était semblable à celle du nord-est de la France où il résidait. L'ophrys de Marseille a été aussi observée dans des stations à Toulon (sur le revers sud du Mont-Faron en février 1999) et puis de nombreuses autres stations par la suite. La précocité de la floraison, la petitesse, la structure et l'ornementation du labelle demeuraient en tous points comparables aux populations marseillaises. Pour le Var, on en connaît actuellement une vingtaine de stations dans le sud-ouest du département (BLAIS, 2006). On peut l'observer depuis 80 m jusqu'environ 300 m d'altitude, en versant nord à sud, le plus souvent sur d'anciennes terrasses de cultures caillouteuses colonisées par le pin d'Alep (sur grès ou sur calcaires purs), plus rarement en éboulis de bas de pente. Pour les Bouches-du-Rhône, hormis les stations du massif des Calanques (commune de Marseille), une seule station située sur la commune de La Ciotat, au bord de la route D141 («route des crêtes») a été confirmée, et cela dans un vallon exposé à l'est, sur dalles de grès, à une altitude de 225 m.

La variabilité de ces populations est la suivante. Au sein de chaque population, il est possible de rencontrer des individus à labelle munis de gibbosités assez petites (0,5 à 1 mm de hauteur), ou très marquées (2 à 3 mm). En revanche, la taille moyenne des fleurs dépend de la population et de son habitat. Par exemple, dans les calanques de Marseille, la population du *locus typicus* (Mont-Rose) présente des fleurs à labelle petit (dimension comprise entre 7 et 9 mm). A l'inverse, les populations de la région de Saint-Cyr-sur-Mer ont le plus souvent des fleurs à labelle moyen (souvent entre 9 et 11 mm). Enfin dans la région de Toulon, ainsi que dans le reste du massif des Calanques (Morgiou, En Vau) les fleurs sont de dimension variable au sein d'une même population.

Région niçoise

Dès le 19^e siècle, les botanistes de la région niçoise avaient signalé des ophrys araignée à floraison hivernale (RISSO (1844) sub «*Ophrys arachnites* Allioni», non Miller; MOGGRIDGE (1869) sub «*Ophrys insectifera* L. ssp. *aranifera*»; BARLA (1868) sub «*Ophrys aranifera* Huds.» *pro parte*). Les recherches, dès 1999, ont poussé à étudier de près la question de ces ophrys dans les Alpes maritimes françaises et italiennes, notamment dans la région de Nice et Monaco. Ces ophrys étaient d'ailleurs observés depuis les années 1980 régulièrement dès Noël sous le nom de «*Ophrys cf. sphenodes*» (Jean-Claude Gachet, *comm. pers.*).

En mars 2000, des populations d'Alpes maritimes françaises et italiennes ont pu être observées. Les populations des collines xérophiles du littoral (La Turbie) évoquent indiscutablement des *O. massiliensis* typiques (plantes assez courtes de 10-25 cm, fleurs à labelle petit de 7-10 mm, pétales grêles et courts de 6-8 mm, champ basal souvent terne et macule plutôt complexe finement bordée de blanc ou gris clair) y compris par l'écologie (pelouse caillouteuse thermo-méditerranéenne à *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauvais) et la phénologie (floraison en février-mars). Pour les stations de l'intérieur, celle de Carros (Alpes-Maritimes, France) et celle de Camporosso (Bordighera, Italie), particulières par leur biotope vertical humide (faille de conglomérat suintant en bord de route), possèdent des plantes élancées, dont la floraison moins précoce est centrée sur mars et début avril. Les plantes, assez hautes (15-40 cm) possèdent des fleurs à labelle de taille moyenne (9-11 mm), à pétales un peu plus grands (environ 9 mm), un champ basal allant du rouge-brun à l'orange clair, des pseudo-yeux fréquemment verts, et une macule parfois courte, simple et grise. Ces caractères évoquaient à tel point l'*Ophrys aranifera*, que cela fut surprenant, l'ophrys araignée n'étant connu en Provence qu'au nord du massif du Luberon où il fleurit en mai dans les prairies médio-européennes à *Bromus erectus* L. (DELFORGE & VIGLIONE, 2001; MARTIN, 2005).

Une autre station de l'intérieur (Blausasc), très importante par le nombre et la superficie, évoque beaucoup *Ophrys aranifera* par l'ornementation du labelle sur certains pieds, mais évoquent à nouveau *O. massiliensis* par la taille des pièces florales (labelle et pétales), le port des plantes et l'écologie (marnes grises sous pins d'Alep). C'est suite à l'ambiguïté de cet ensemble de stations, que l'hypothèse de la conspécificité de l'ophrys de Marseille avec l'ophrys araignée a pris de l'ampleur. Il ressort que deux hypothèses peuvent expliquer cette situation :

- soit l'ophrys de Marseille et l'ophrys araignée, l'un sublittoral et l'autre médio-européen, se rencontrent dans la région niçoise à la faveur de l'imbrication de vallées et de massifs, dont les compensations topo-climatiques permettent la floraison quasi simultanée des deux taxons en un même secteur;
- soit l'ophrys de Marseille est le seul présent dans l'arrière pays niçois (comme sur le littoral), mais possède alors un intervalle de variation recouvrant en partie celui de l'ophrys araignée qu'il remplace en région méditerranéenne.

Dans les deux cas, le meilleur concept à même de traduire ces situations est celui de la sous-espèce : ce sont des taxons proches (a priori issus d'une même lignée évolutive) et parapatriques (aire de répartition distincte mais jointive), n'ayant pas de zone de contact mais dont les intervalles de variation se recouvrent (dans le dernier cas), ou ayant une zone de contact où les intermédiaires abondent et compliquent la situation (dans le premier cas).

Région de Montpellier (Languedoc)

Dans le Département de l'Hérault, plusieurs stations ont été découvertes anciennement ou récemment et signalées par divers auteurs, notamment dans la région de Valflaunès au nord de Montpellier. J'ai pu visiter plusieurs stations en février 2001, et confirmer qu'il s'agissait bien d'*O. massiliensis* et non d'*O. exaltata* subsp. *marzuola*, espèce assez précoce abondante en Languedoc et vallée du Rhône avec laquelle elle fut souvent confondue. Les plantes montpelliéraines correspondent bien à la variabilité d'*O. massiliensis* en Provence, et notamment ceux de la région niçoise. Leur écologie n'est d'ailleurs pas sans rappeler celle des plantes de Blausasc, sur marnes grises en position semi-ombragée en sous-bois de pinède claire à pin d'Alep. Ce n'est que récemment (mars 2003) que l'ophrys de Marseille a été confirmée dans le département du Gard à proximité des limites départementales de l'Hérault (Gérard Dabonneville, *comm. pers.*; NICOLE & HERVY, 2006a). D'autres stations ont été signalées dans l'Hérault (HERVY & al., 2002) permettant de combler en partie le hiatus situé entre secteur des garrigues de Valflaunès et les hauteurs des Causses. La situation limitrophe entre les ophrys de Marseille du bas Languedoc méditerranéen et les ophrys araignées du haut Languedoc médio-européen (Lozère, etc.) semble désormais mieux cernée (NICOLE & HERVY, 2006b).

Bien plus au sud, dans la région de Narbonne, je n'ai pu identifier qu'un secteur potentiel sur la commune de Sigean (Aude, 11) en février 2001, sans avoir pu confirmer ou infirmer l'hypothèse depuis. Des secteurs d'éboulis calcaires ombragés au sein de pinèdes de pins d'Alep en versant nord paraissent écologiquement potentiels, et possèdent d'ailleurs de nombreuses rosettes d'ophrys dans les éboulis calcaires rive droite du ruisseau le Rieu, et surtout les pinèdes des collines marneuses en rive gauche. La précocité de cet ophrys paraissant supérieure à celle d'*O. exaltata* subsp. *marzuola* (et d'*O. lupercalis* J. Devillers & Devillers avec lequel on ne peut le confondre même au stade de rosette), il pourrait s'agir d'*O. massiliensis*, étant donné la similitude écologique entre la station de Sigean et celle de Valflaunès. Il s'agit en tous cas d'une piste devant encourager les recherches encore plus au sud.

Autres secteurs potentiels (Italie, Croatie)

En Italie, de nombreuses illustrations provenant de Ligurie et de Toscane suggèrent fortement la présence d'*O. massiliensis*, ou bien d'un vicariant extrêmement proche, ou même d'*O. aranifera* lui-même. Les premiers auteurs à avoir insisté sur la particularité des plantes italiennes (en Ligurie et en Toscane), les ont décrit comme nouvelle espèce (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN, 2000) sous le nom de «*Ophrys classica* J. Devillers & Devillers». C'est un taxon qu'ils décrivent à fleurs de taille plutôt moyenne (labelle 10-11 mm, pétales 7-10 mm) et à floraison centrée sur fin mars / début avril. Ils le considèrent curieusement comme un taxon proche d'*O. arachnitiformis* Gren. & Philippe (= *O. exaltata* subsp. *arachnitiformis* (Gren. & Philippe) Del Prete), alors que la forme de sa cavité stigmatique et l'inclinaison de son gynostème en diffèrent fortement. Ils le font d'ailleurs remarquer, ce qui leur permet de justifier le statut spécifique vis à vis d'*O. arachnitiformis* (plus à l'ouest), d'*O. exaltata* Ten. (plus au sud) et de tous les autres taxons du groupe (sic!). Il entre en revanche parfaitement dans la variabilité des plantes des Alpes maritimes françaises et italiennes, par l'ensemble des caractères que l'on peut constater sur leurs propres photographies (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN, 2000: 218) et sur les nombreuses autres illustrations disponibles dans la littérature et sur Internet. La présence régulière des gibbosités et la quasi-absence de l'appendice confortent l'hypothèse de l'appartenance de ces plantes au groupe d'*O. aranifera* et non celui d'*O. exaltata*. Sa présence semble confirmée sur l'île d'Elbe (au large Toscane), sous le binôme *O. classica* J. Devillers & Devillers, par les illustrations de TYTECA (2003: 192, 193), puis par FRANGINI & al. (2005) qui le considèrent comme le seul taxon du groupe sur l'île. Mais TYTECA (2003: 193) illustre lui-même de la région de Naples (Salerno), sous le nom erroné de «*Ophrys cilentana*», une

plante appartenant clairement au groupe d'*O. aranifera* (probablement encore *O. massiliensis/classica*?) et non à celui d'*O. exaltata* comme c'est le cas du vrai *O. cilentana* J. Devillers & Devillers (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN, 2000; DELFORGE, 2005), les deux taxons semblant se côtoyer.

Plus à l'est, des plantes similaires, généralement rapprochées d'«*O. sphegodes* sensu stricto» sont signalées en mars sur les versants du Monte Gargano (FENAROLI, 1974; PAULUS & GACK, 1986; ROSSINI & QUITADAMO, 2003; MANT & al., 2005). Elles sont d'ailleurs pollinisées par *Andrena nigroaenea* (Kirby) et possèdent une signature chimique indiscernable de celle des «*O. sphegodes*» de la région de Naples, alors que dans les mêmes sites respectivement *Ophrys exaltata* subsp. *archipelagi* (Gözl & H. R. Reinh.) Del Prete et *O. exaltata* subsp. *exaltata* sont pollinisés par *Colletes cunicularius* Ten. et possèdent une signature chimique bien distincte (MANT & al., 2005).

En Croatie, HERTEL & HERTEL (2003) évoquent, sur les îles de la Mer Adriatique en Croatie, la présence de plantes appartenant au groupe d'*O. aranifera* s.str. (sous le nom «*O. sphegodes* s.l.») paraissant proches d'*O. massiliensis* et d'*O. classica*, se demandant même si les trois groupes de plantes n'appartiendrait pas à un seul et même taxon. Immédiatement après cette publication, DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (2004), préférant décrire comme nouvelle espèce chaque taxon nouvellement identifié dans une région donnée, décrivent *O. liburnica* J. Devillers & Devillers à partir des plantes des îles de Cres et de Losinj, en les rattachant encore une fois au groupe d'*O. exaltata* (qu'ils appellent «groupe d'*O. arachnitiformis*») et en évoquant des ressemblances avec *O. classica*, mais aussi avec *O. cephalonica* (B. & H. Baumann) J. Devillers & Devillers.

Discussion

Biologie de l'espèce et affinités évolutives

Il est reconnu aujourd'hui que le pollinisateur habituel d'*O. aranifera* est *Andrena nigroaenea* (PAULUS & GACK, 1990, 1999; SCHIESTL & al., 2000). Occasionnellement, *Andrena limata* Smith a été observé comme pollinisateur en Allemagne (Claudia Gack, *comm. pers.*), et d'autres espèces voisines comme *A. barbilabris* (Kirby) semblent faire office de pollinisateurs potentiels en Bretagne (LORELLA & al., 2002). Les autres mentions que l'on peut trouver ça et là dans la littérature, particulièrement celles concernant des genres autre que *Andrena* ne sont pas fiables (SUNDERMANN, 1980). Beaucoup traduisent des erreurs de détermination avec d'autres espèces d'ophrys longtemps confondues avec *Ophrys aranifera* (*O. exaltata* s.l., *O. incubacea*, *O. lunulata* s.l., *O. mammosa* s.l., etc.).

Dans la littérature, seul GASC (1990) a fait part de l'observation du même pollinisateur, à savoir *Andrena nigroaenea*, sur ce qu'il appelle *Ophrys* «*araneola*» et *O.* «*fusca*». Or ses indications et ses photos montrent bien que les plantes qu'il a étudiées en février sur le littoral des Alpes-Maritimes, correspondent respectivement sans ambiguïté à *O. massiliensis* et *O. lupercalis*. De nombreux hybrides croissant avec leurs parents sont par la même occasion illustrés.

PAULUS & GACK (1999) affirment avoir cherché, sans succès, le pollinisateur de ce qu'ils appellent alors «*Ophrys aff. sphegodes/araneola*» (représentant notre *O. massiliensis*, décrit quasi-concomitamment). C'est pour cela qu'ils n'ont pas décrit ce taxon qu'ils connaissaient pourtant dans la région de Nice (Blasasc, etc.). Hannes Paulus (*comm. pers.*) a observé que des mâles d'*Andrena nigroaenea* en présence d'*Ophrys lupercalis* et *O. massiliensis* n'étaient attirés que par *O. lupercalis*. Pourtant, dans la nature, des hybrides existent bel et bien, ce qui a fait émettre l'hypothèse que le pouvoir attractif d'*O. lupercalis* est simplement supérieur à celui d'*O. massiliensis* (TÊTEFORT & OLIVIER, 2003). En effet, PAULUS & GACK (1999) écrivent également que *O. aranifera* (sub «*O. sphegodes*») est présent sur le site de L'Escarène (près de Blasasc), où il fleurit en mars et début avril. Ils attestent leur détermination par une photo montrant une plante à labelle de taille apparemment moyenne, sur lequel un mâle d'*Andrena nigroaenea* effectue une pseudo-copulation. Or, toutes les recherches actuelles, surtout celles du début 2001, n'ont pas permis de confirmer la présence d'*Ophrys aranifera* s.str. dans les Alpes-Maritimes, mais seulement celle d'*O. massiliensis*. Ainsi, il est raisonnable de penser que les pieds observés par PAULUS & GACK (1999) à l'Escarène (06) et nommés «*O. sphegodes*» n'étaient que des pieds d'*O. massiliensis* à labelle de taille moyenne, tout comme ceux à petits labels qu'ils avaient strictement attribués à *O. massiliensis*.

Un fait remarquable mérite également d'être rapporté. Dans chaque ensemble de stations où existent en mélange *O. massiliensis* et *O. lupercalis*, un ou plusieurs individus hybrides de première génération entre ces deux espèces sont connus. Il ne fait aucun doute sur les parents, les stations en question n'abritant pas d'autres ophrys, du moins au moment de la floraison des espèces en question (notamment en février). C'est le cas, pour la Provence, à Mont-Rose, Morgiou et En Vau (Marseille), dans les gorges d'Ollioules (Var), à Blasasc (Alpes-Maritimes).

Dans cette hypothèse de départ, confirmée par des observations inédites de Georges Gasc (*comm. pers.*), l'isolement pré-zygotique entre *O. massiliensis* et *O. lupercalis*, qui ont le même pollinisateur, est réalisé par la position de l'insecte pendant la pseudo-copulation, céphalique chez *O. massiliensis* comme chez tous les *Araniferae* et abdominale sur *O. lupercalis* comme chez tous les *Pseudophrys*.

Cette situation n'est pas sans rappeler le cas d'*Ophrys aranifera* et d'*O. arnoldii* P. Delforge en Catalogne (ARNOLD, 1999; DELFORGE, 1999), respectivement très proches d'*O. massiliensis* et *O. lupercalis*, et qui possèdent tous deux le même pollinisateur *Andrena nigroaenea*. De ce fait, *Ophrys lupercalis* fleurissant de janvier à mi-avril et *O. arnoldii* de mi-avril à juin dans les mêmes milieux, il est parfois évoqué pour expliquer cette situation, l'existence de deux générations chez *Andrena nigroaenea*. De plus, sur la base de critères morphologiques, les deux taxons *O. lupercalis* et *O. arnoldii* sont confondus par certains auteurs (BERNARDOS & al., 2005). Il apparaît donc que les couples *O. massiliensis* / *O. aranifera* et *O. lupercalis* / *O. arnoldii* représentent des paires naturellement adaptées au même pollinisateur, *Andrena nigroaenea*. À l'intérieur de chaque paire, cette même adaptation traduit probablement une origine commune ancienne. Entre ces deux paires, cette adaptation au même pollinisateur traduit à l'évidence une simple convergence évolutive des parfums floraux (STÖKL & al., 2005), dont le maintien est rendu possible par la position de pseudo-copulation qui est différente, phénomène connu par ailleurs chez diverses espèces des sections *Pseudophrys* d'une part et *Araniferae* d'autre part (PAULUS, 2006).

Enfin, tout récemment, VERECKEN & PATINY (2006) ont pu observer des pseudo-copulations de mâles d'*Andrena bicolor* Panzer, aussi bien sur *Ophrys massiliensis* que sur *O. lupercalis*, dans le Languedoc. En conditions artificielles, ils ont aussi obtenu des pseudo-copulations avec *Andrena flavipes* Panzer. Ces données récentes, si elles viennent un peu perturber les idées reçues sur la pollinisation de *Ophrys massiliensis* et celle d'*O. lupercalis*, ne remettent pas en cause le fait que les deux espèces ont bien le ou les même(s) pollinisateur(s) en commun.

Chorologie et taxonomie

À l'heure actuelle, la répartition d'*Ophrys massiliensis* paraît bien connue en France, et se cantonne aux départements littoraux depuis l'Hérault jusqu'aux Alpes-Maritimes (BOURNÉRIAS & PRAT, 2005). Pour ce qui est d'*O. aranifera* s.str., la répartition est globalement mieux connue qu'autrefois, mais des erreurs persistent à cause des nombreuses confusions historiques avec les taxons voisins, dont *O. massiliensis*, notamment en Méditerranée. À notre connaissance, *O. aranifera* s.str. n'existe pas dans les départements du Var ni des Alpes-Maritimes. La carte de répartition présentée par BOURNÉRIAS & PRAT (2005) est donc à corriger sur ce point. Désormais, il nous est possible de décrire les populations françaises et limitrophes (NW-Italie ou SW-Allemagne) de l'ophrys de Marseille et de l'ophrys araignée de manière comparative (tableau 2).

Tableau 2. – Synthèse comparative des caractères morphologiques et écologiques mesurés chez les populations françaises d'*Ophrys aranifera* Huds. s.l.

Populations	« <i>aranifera</i> s.str.»	« <i>massiliensis</i> »
Type	Sud de l'Angleterre, Royaume-Uni	Marseille, France.
Chorologie	Répandu dans la moitié ouest de l'Europe médiane (du sud de l'Angleterre et du nord de l'Espagne à la Tchéquie).	Centré sur la Provence et la Ligurie, débordant à l'ouest vers le Languedoc et peut-être à l'est jusqu'à l'Italie péninsulaire voire la Croatie littorale.
Ecologie	Les plantes habitent essentiellement les pelouses méso-xérophiles à <i>Bromus erectus</i> (alliance phytosociologique du « <i>Meso-Bromion</i> » ou plus rarement du « <i>Xero-Bromion</i> »), en situation ensoleillée, sur substrat calcaire. L'altitude varie du niveau de la mer à près de 1300 m.	Les plantes habitent les bordures d'éboulis calcaires fixés, les fonds de vallons caillouteux, les pelouses caillouteuses de versant ou plateau, les anciennes terrasses de culture caillouteuses, souvent sous couvert partiel de pin d'Alep, rarement à découvert et alors surtout en versant nord (alliance du « <i>Rosmarino-Ericion</i> », ou plus rarement du « <i>Pimpinello-Gouffeion</i> »). L'altitude varie du niveau de la mer à plus de 800 m.
Phénologie	Début de floraison en avril ou en mai selon les secteurs et les années, mais le plus souvent vers le 1 ^{er} mai.	Début de floraison en décembre ou en janvier selon les années pour les stations les plus précoces, et vers début ou mi-mars pour les plus tardives.
	Fin de floraison en mai ou début juin selon les secteurs et les années, le plus souvent fin mai.	Fin de floraison de début mars à mi-mars pour les stations les plus précoces, de mi-avril à fin avril pour les stations les plus tardives et les mieux abritées.
Port	Hauteur de tige allant de 10 à 60 cm (le plus souvent de 20 à 40), hampe possédant de 3 à 12 fleurs (le plus souvent entre 5 et 9).	Hauteur de tige allant de 5 à 40 cm (le plus souvent entre 10 et 30), hampe possédant de 1 à 12 fleurs (le plus souvent entre 3 et 7).
Périanthe	Le périanthe est de taille moyenne pour la section <i>Araniferae</i> , les sépales mesurant de 8 à 14 mm, les pétales 7 à 10 mm de long et 2 à 4 mm de large.	Le périanthe est plutôt de petite taille pour la section <i>Araniferae</i> , les sépales mesurant de 8 à 12 mm, les pétales 5 à 9 mm de long et 1,5 à 3 mm de large.
	Le périanthe est d'une teinte verte assez régulière (sépales d'un vert jaunâtre plus clair que les pétales plutôt vert brunâtre).	

Labelle	Le labelle est de taille moyenne à assez grande par rapport aux espèces du groupe (longueur de 9 à 13, rarement 14 mm).	Le labelle est de taille petite à moyenne par rapport aux espèces du groupe, (longueur de 7 à 11 mm, voire 12 ?).
	Les gibbosités, normalement présentes, sont assez marquées (0,5 à 2 mm de haut).	Les gibbosités, toujours présentes, sont souvent marquées (1 à 3 mm de haut).
	Tout petit appendice (maximum 0,5 mm) parfois même absent, labelle parfois légèrement quadrilobé (comme chez toutes les espèces du groupe), bordure glabre de taille variable (0,2 à 1 mm) le plus souvent de couleur jaune.	
	Champ basal toujours clair, souvent d'un orange verdâtre pâle à un rouge brique, toujours plus clair que le reste du labelle.	Champ basal souvent clair, allant de l'orange verdâtre au rouge brique, et parfois brun terne comme le reste du labelle.
	Macule plus souvent réduite simple et grise, plus rarement grande et complexe avec un fin liseré blanc.	Macule plus souvent finement bordée de blanc, assez grande et complexe, plus rarement simple et réduite sans bord blanc.
Pseudo-yeux	Les pseudo-yeux sont de teinte et de forme variable, parfois verts sans reliefs et fuyant vers l'arrière, d'autres fois grisâtres.	
Cavité stigmatique	Cavité stigmatique au moins deux fois plus large que haute (3,5-5 mm de large par 1,5-2 mm de haut).	
Gynostème	Gynostème fortement rabaissé en direction du labelle, l'axe dorsal formant avec le plan du labelle un angle «fermé» (autour de 45-60°).	
Pollinisation	Le pollinisateur est habituellement <i>Andrena nigroaenea</i> (hyménoptère <i>Andrenidae</i>).	Le pollinisateur habituel semble être <i>Andrena nigroaenea</i> (hyménoptère <i>Andrenidae</i>).

Les deux taxons, partiellement différenciés, présentés dans le tableau 2, ne pourraient être distingués au rang de sous-espèce s'ils étaient sympatriques (présentes en mélange sur la même aire de distribution). Tous au plus, s'ils n'étaient pas syntopiques (n'habitant pas les mêmes biotopes), ils pourraient être distingués au rang de variété (écotypes). Ce n'est que par l'association de ces différences morphologiques partielles, avec une aire de répartition séparée, et une écologie et une phénologie distinctes, que le rang de sous-espèce se justifie.

Considérer ces deux taxons à des rangs spécifiques, reviendrait à utiliser un concept de l'espèce qui n'est pas retenu ici.

Celui de l'espèce dite «évolutive» (Delforge, 1994; Devillers & Devillers-Terschuren, 1994), ne nous paraît pas entièrement justifiable (Véla, 2000), car il attribue un rang d'espèce à tout événement évolutif, sans même qu'il y ait tentative de spéciation, fusse-t-elle non encore parfaitement aboutie. Le premier niveau, correspond bien à la notion de population en tant que support actif de la sélection naturelle et donc de l'évolution (il mérite au plus le rang de variété). Le deuxième, étape provisoire (mais non garantie) vers le rang d'espèce, relève sans doute de la sous-espèce. Il faut rappeler cependant, que chez les ophrys, l'aboutissement d'une

sous-espèce (*i.e.* espèce évolutive potentielle) en espèce biologique avérée, relève cependant d'un cas particulier. En effet les espèces d'ophrys, au moins au sein d'une même section, sont réputés être tous potentiellement interfécondes (au moins par fécondation manuelle) et dépourvues de barrière génétique post-zygotique (empêchant la fertilité de l'hybride). Dans la nature, seul l'insecte pollinisateur joue le rôle de barrière pré-zygotique, évitant alors l'hybridation (PAULUS & GACK, 1984, 1990).

Conséquences nomenclaturales

Concernant l'ophrys de Marseille et l'ophrys araignée, au vu de la grande proximité morphologique, de la complémentarité biogéographique, écologique et phénologique, et de leur pollinisateur commun, le rang de sous-espèces est proposé. Ce nouveau statut pour *Ophrys massiliensis* a récemment été proposé par KREUTZ (2004), mais en le combinant sous l'épithète «*Ophrys sphegodes* Miller», dont l'usage s'est avéré faux pour désigner les orchidées couramment dénommées «ophrys araignées» (VÉLA, 2002b). Cela nécessite donc la création d'une nouvelle combinaison.

Ophrys aranifera* subsp. *massiliensis (Viglione & Véla) Véla, **comb. nova**

- ≡ *Ophrys massiliensis* Viglione & Véla in *Orchidophile* (Asnières) 135: 13. 1999.
- ≡ *Ophrys sphegodes* subsp. *massiliensis* (Viglione & Véla) Kreutz, *Kompend. Eur. Orchid.*: 116. 2004.

Conclusions

Une dizaine d'années après avoir été remarqué *in situ* en 1997, le taxon marseillais *O. massiliensis* s'est avéré être assez répandu sur le littoral méditerranéen français et même italien voire croate. Ses affinités évolutives présumées avec le taxon ouest-méditerranéen *O. aranifera* sont telles que les deux taxons semblent mériter le rang de sous-espèce, l'un sous le nom d'*O. aranifera* subsp. *aranifera*, et l'autre sous celui d'*O. aranifera* subsp. *massiliensis*. D'un point de vue évolutif, une hypothèse peut désormais être formulée. La subsp. *aranifera* est un taxon prairial répandu dans les milieux ouverts herbacés créés suite au défrichement des forêts médio-européennes par l'homme néolithique. La subsp. *massiliensis* est un taxon méditerranéen de milieux ouverts et semi-ouverts, dont en partie des milieux naturels primaires tels que les éboulis fixés ou les pinèdes claires sur pentes marneuses. Les populations actuelles de la subsp. *aranifera* sont donc d'apparition récente et proviennent vraisemblablement de l'adaptation lors leur migration vers le nord de populations issues des milieux ouverts méditerranéens. En l'état actuel de nos connaissances, ces populations souches ne peuvent être que celles de la subsp.

massiliensis. Les processus évolutifs demeurant actifs, il est évident que face à la fragmentation des paysages prairiaux en Europe médiane d'une part, et à l'urbanisation des paysages semi-naturels sur la façade littorale méditerranéenne d'autre part, les populations de ces deux sous-ensemble continuent d'évoluer. Des taxons émergents, actuellement isolés sous forme d'écotypes locaux voire d'espèces cryptiques, pourraient dès lors être décelés avec une meilleure connaissance croisée de la biologie de la reproduction (insectes pollinisateurs) et de la variabilité inter-populationnelle (polymorphisme génétique), notamment grâce à l'étude des signatures chimiques florales (Véla, Tirard, Renucci, Suehs & Provost, *données non publiées*).

Remerciements

Il m'est impossible de citer ici les nombreux naturalistes et amis qui ont communiqué leurs stations, qui m'ont procuré de la bibliographie ou qui m'ont accompagné avec Julien Viglione sur le terrain. Je tiens à les remercier du fond du cœur, pour leur sympathie et leur sens du partage. Certains sont toutefois cités dans le manuscrit pour leur communications personnelles, tandis que beaucoup d'autres ne le sont pas, qu'ils me le pardonnent. Jean-Marc Tison et Nicolas Vereecken m'ont fait part de remarques pertinentes lors de l'élaboration de ce travail. Enfin, je dédie ce travail à Julien Viglione, vieux compagnon de tant de recherches sur le terrain, de tant de découvertes naturalistes et de tant de cogitations communes.

Références bibliographiques

- ARNOLD, J. E. (1999). La problématique des groupes d'*Ophrys fusca* et d'*Ophrys omegaifera* en Catalogne et dans le Pays Valencien (Espagne). *Naturalistes belges* 80: 120-140.
- BARLA, J.-B. (1868). *Flore Illustrée de Nice et des Alpes Maritimes. Iconographie des Orchidées*. Ed. Serre Ed.
- BATEMAN, R. M., P. M. HOLLINGSWORTH, J. PRESTON, L. YI-BO, A. M. PRIDGEON & M.W. CHASE (2003). Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 142: 1-40.
- BAUMANN, H., S. KÜNKELE & R. LORENZ (2006). *Orchideen Europas, mit angrenzenden Gebieten*. Eugen Ulmer.
- BLAIS, P.-M. (2006). Répartition d'*Ophrys massiliensis*. [<http://perso.wanadoo.fr/pm.blais/doss.carto.var/carte.osph.html>].
- BERNARDOS, S., F. AMICH & F. GALLEGO (2003). Karyological and taxonomic notes on *Ophrys* (Orchidoideae, Orchidaceae) from the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 142: 395-406.
- BERNARDOS, S., A. CRESPI, F. DEL REY & F. AMICH (2005). The section *Pseudophrys* in the Iberian Peninsula, a morphometric and molecular analysis. *Bot. J. Linn. Soc.* 148: 359-375.
- BOURNÉRIAS, M. (1998). *Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope.

- BOURNÉRIAS, M. & D. PRAT (2005). *Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg*. 2^e édition. Biotope.
- BUTTLER, K. P. (1986). *Orchideen. Die wildwaschen Arten und Untertarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas*. Mosaik Verlag.
- CAPORALI, E., G. MARZIANI, O. SERVETTAZ, A. SPADA & P. GRÜNANGER (2001). Molecular (RAPD) analysis of some taxa of the *Ophrys bertolonii* aggregate (Orchidaceae). *Israel J. Plant Sci.* 49: 85-89.
- D'EMERICO, S., D. PIGNONE, G. BAROLO, S. PULVIRENTI, C. TERRASI, S. STUTO & A. SCRUGLI (2005). Karyomorphology, heterochromatin patterns and evolution in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 148: 87-99.
- DELFORGE, P. (1994). *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé.
- DELFORGE, P. (1999). 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) Lojaccono 1909. *Naturalistes belges* 80: 179-229.
- DELFORGE, P. (2005). *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. 3^e édition. Delachaux & Niestlé.
- DELFORGE, P. & J. VIGLIONE (2001). *Ophrys sphegodes* Miller 1768 et *Ophrys virescens* Philippe ex Grenier 1859 en Provence. *Naturalistes belges* 82: 119-129.
- DENYS, C., E. LECOMPTE, L. GRANJON, M. BAYLAC, P. CORDEIRO, R. CORNETTE, G. DOBIGNY, E. FICHET-CALVET, J.-P. HUGOT, C. MESLAGE, V. MILLIEN-PARRA, P. PETRILLO, V. VOLOBOUEV & M. WELZ (2003). Integrative systematics, the importance of combining techniques for increasing knowledge of African Murinae. In: SINGLETON, G. R., L. A. HINDS, C. J. KREBS & D. M. SPRATT (ed.), *Rats, mice and people: rodent biology and management*: 499-506. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).
- DEVILLERS, P. & J. DEVILLERS-TERSCHUREN (1994). Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Naturalistes belges* 75: 273-400.
- DEVILLERS, P. & J. DEVILLERS-TERSCHUREN (2000). Transitions biogéographiques dans quelques populations d'*Euophrys* de Tyrhénienne nord-orientale. *Naturalistes belges* 81: 339-352.
- DEVILLERS, P. & J. DEVILLERS-TERSCHUREN (2004). The *Ophrys sphegodes* in the Adriatic: spatial and temporal diversity. *Naturalistes belges* 85: 129-148.
- FENAROLI, L. (1974). Flora Garganicae Prodrum. Pars quarta. *Webbia* 29: 123-301.
- FRANGINI, G., R. ROMOLINI, F. SODI, M. BISTI, L. FILIPPI, M. MANNOCCI & B. QUOCHI (2005). Orchidee dell'Isola d'Elba (Arcipelago Toscano). *GIROS Notiz.* 28: 1-16.
- GAIRARD, J.-L. (1983). *Les orchidées des Bouches-du-Rhône*. Thèse de pharmacie, Université de Marseille, Faculté de pharmacie, France.
- GASC, G. (1990). Pollinisation des ophrys (Pollinisation conjointe d'*O. araneola* et d'*O. fusca*). *Orchidophile (Asnières)* 94: 213-218.
- GODFERY, M. J. (1928). Classification of the genus *Ophrys*. *J. Bot. London* 66: 33-36.
- GRENIER, C. (1859). Recherches sur quelques orchidées des environs de Toulon, ou notes rédigées d'après les plantes vivantes communiquées par M. Philippe. *Mém. Soc. Emul. Doubs*, sér. 3 4: 395-404.
- GRÜNANGER, P., E. CAPORALI, G. MARZIANI, E. MENGUZATO & O. SERVETTAZ (1998). Molecular (RAPD) analysis on Italian taxa of the *Ophrys bertolonii* aggregate (Orchidaceae). *Pl. Syst. Evol.* 212: 177-184.
- HERTEL, S. & K. HERTEL (2003). *Die Orchideen der Inseln Cres und Losinj*. *J. Eur. Orch.* 35: 685-721.
- HERVY, J. P., N. NICOLE & G. DELVARE (2002). Données récentes sur les orchidées de l'Hérault (France). *Orchidophile (Asnières)* 152: 145-154.
- HIÉLY, P. & R. GIRAUD (1997). *La flore et les sites des Calanques*. Cogito Technologies.
- KREUTZ, C. A. J. (2004). *Kompendium der Europäischen Orchideen – Catalogue of European Orchids*. Kreutz Publishers.
- LORELLA, B., G. MAHÉ & F. SEITÉ (2002). Pollinisateurs d'*Ophrys* en Bretagne. *Orchidophile (Asnières)* 151: 91-96.
- MANT, J., R. PEAKALL & F. SCHIESTL (2005). Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*. *Evolution* 59: 1449-1463.
- MARTIN, R. (2005). *Orchidées sauvages du Lubéron*. Edisud.
- MOGGRIDGE, J. T. (1869). *Über Ophrys insectifera L. (part.)*. Dresden.
- MOLINIER, R. (1981). *Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône*. Imprimerie municipale de Marseille.
- NICOLE, M. & J.-P. HERVY (2006a). *Ophrys massiliensis* [<http://perso.orange.fr/michel.nicole/Fichier%20especes/Ophmas.htm>].
- NICOLE M. & J.-P. HERVY (2006b). *Ophrys aranifera* [<http://perso.orange.fr/michel.nicole/Fichier%20especes/Opharanif.htm>].
- PAULUS, H. F. (2006). Deceived males: pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). *J. Eur. Orchideen* 38: 303-353.
- PAULUS, H. & C. GACK (1984). Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae). In: ANONYMOUS (ed.), *Beobachtungen im Mittelmeergebiet, Symposium über Entomofaunistik in Europa, Budapest 1983. Verhandlungen SIEEC X, Budapest*: 18-21.
- PAULUS, H. & C. GACK (1986). Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys*: Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal* 39: 48-86.
- PAULUS, H. & C. GACK (1990). Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* 39: 43-97.
- PAULUS, H. & C. GACK (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.

- PERROT, P. (1985). *Répartition des orchidacées au sud-est des Bouches-du-Rhône*. Thèse de Pharmacie, Université de Marseille, Faculté de pharmacie, France.
- POUYANNE, M. (1917). La fécondation des ophrys par les insectes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 8: 6-7.
- PRIDGEON, A. M., R. M. BATEMAN, A. V. COX, J. R. HAPEMAN, & M. W. CHASE (1997). Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. I. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana* 12: 89-109.
- REGLI, P., P. PERROT, J.-L. GAIRARD, F. DHERMAIN & M. DHERMAIN (1985). *Serapias* des Bouches-du-Rhône. Comm. du 25 octobre 1984. *Bull. Soc. Bot. France, Lett. Bot.* 132: 147-149.
- RISSO, A. (1844). *Flore de Nice et des principales plantes exotiques naturelles dans ses environs*. Nice.
- ROSSINI, A. & G. QUITADAMO (2003). *Orchidee spontanee nel Parco Nazionale del Gargano. Guida fotografica al riconoscimento*. Ed. C. Grenzi.
- SCAPPATICCI, G. (2002). *Ophrys arachnitiformis* Grenier & Philippe subsp. *occidentalis* Scappaticci subsp. nov. Une réponse complémentaire à un problème taxonomique récurrent. *Orchidophile (Asnières)* 152: 127-137.
- SCHIESTL, F. P., M. AYASSE, H. F. PAULUS, C. LÖFSTEDT, B. S. HANSSON, F. IBARRA & W. FRANCKE (1999). Orchid pollination by sexual swindle. *Nature* 399: 421-422.
- SCHIESTL, F. P., M. AYASSE, H. F. PAULUS, C. LÖFSTEDT, B. S. HANSSON, F. IBARRA & W. FRANCKE (2000). Sex pheromone mimicry in the Early Spider Orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *J. Comp. Physiol. A* 186: 567-574.
- SOCA, R. (2002). Typification d'*Ophrys exaltata* Tenore (Orchidaceae). *Monde Pl.* 475: 25-29.
- SOUCHE, R. (2004). *Les orchidées sauvages de France grandeur nature*. Les Créations du Pélican / Vilo.
- SOLIVA, M., A. KOCYAN & A. WIDMER (2001). Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. *Molec. Phylog. Evol.* 20: 78-88.
- SOLIVA, M. & A. WIDMER (2003). Gene flow across species boundaries in sympatric, sexually deceptive *Ophrys* (Orchidaceae) species. *Evolution* 57: 2252-5561.
- STÖKL, J., H. PAULUS, A. DAFNI, C. SCHULZ, W. FRANCKE & M. AYASSE (2005). Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. *Pl. Syst. Evol.* 25: 105-120.
- SUNDERMANN, H. (1980). *Europäische und mediterrane Orchideen. Eine Bestimmungsfloren mit Berücksichtigung der Ökologie*. 3^e Auflag. Brücke-Verlag Kurt Schmiersow.
- TÊTEFORT, N. & OLIVIER R. (2003). *Interactions entre Ophrys et pollinisateurs, et étude de leur reproduction*. Mémoire de Maîtrise B.P.E., Université d'Aix-Marseille.
- TISON, J.-M. (1991). Quelques stations de plantes rares ou nouvelles pour la Provence et les Alpes-Maritimes. *Monde Pl.* 440: 28-30.
- TYTECA, D. (2003). Observations sur les orchidées de l'île d'Elbe (Italie). *Orchidophile (Asnières)* 158: 189-195.
- VÉLA, E. & J. VIGLIONE (2000). Séance du 17 mars 1999: les *Ophrys* du complexe *sphogodes* (Orchidaceae). *Bull. Soc. Linn. Provence* 51: 13.
- VÉLA, E. (2000). Les *Ophrys* du complexe *sphogodes* (Orchidaceae). *Bull. Soc. Linn. Provence* 51: 51-70.
- VÉLA, E. (2002a). *Biodiversité des milieux ouverts en région méditerranéenne: le cas de la végétation des pelouses sèches du Lubéron (Provence calcaire)*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille-3.
- VÉLA, E. (2002b). Justification de l'emploi de l'épithète spécifique «*aranarifer*» plutôt que «*sphogodes*» pour nommer l'*Ophrys* araignée. *Orchidophile (Asnières)* 154: 259-261.
- VÉLA, E., B. HILL & S. DELLA CASA (1999). Liste des plantes vasculaires du Département des Bouches-du-Rhône (France). *Bull. Soc. Linn. Provence* 50: 115-201.
- VÉLA, E., D. PAVON, R. GIRAUD, M. DI STEFANO & A. SAATKAMP (2001). Liste des plantes vasculaires du site classé des Calanques (Marseille, Cassis). *Bull. Soc. Linn. Provence* 52: 139-148.
- VÉLA, E. (2004). Evolution and systematics in the mediterranean genus *Ophrys* (Orchidaceae): towards a multidisciplinary approach. In: ANONYMOUS (ed.), *Plant Evolution in Mediterranean Climate Zones, IXth IOPB Meeting*: 184.
- VEREecken, N.J. & S. PATINY (2006). Patrolling males of *Andrena bicolor* F. (Hymenoptera, Andrenidae) as pollinators of *Ophrys massiliensis* Viglione & Véla. *Naturalistes belges* 87: 63-68.
- VIGLIONE, J. & E. VÉLA (1999). Un taxon précoce à petites fleurs du groupe d'*Ophrys sphegodes* (Orchidaceae) sur le littoral provençal (SE-France): *Ophrys massiliensis* sp. nov. *Orchidophile (Asnières)* 135: 12-18.