

A. POUVREAU R. COUTIN C. DESCOINS

La pollinisation des *Ophrys* (Orchidaceae) et le pseudo-accouplement des Hyménoptères mâles

INTRODUCTION

Les insectes visitent les fleurs pour y chercher leur nourriture propre ou celle de leur progéniture. C'est le cas d'un certain nombre d'insectes dont les genres les plus importants appartiennent aux ordres des Coléoptères, des Diptères, des Lépidoptères et des Hyménoptères. Si le nectar et le pollen sont les aliments les plus communément recherchés par ces Insectes, d'autres exploitent des poils ou des tissus dont les cellules sont remplies de matières nutritives.

Dans d'autres cas, la fleur sert de lieu de ponte. Ainsi, le figuier commun (*Ficus carica* L.) vit en symbiose avec un Hyménoptère Agaonide, *Blastophaga psenes* L.. Cet arbre présente des figes dans lesquelles le fond du réceptacle est tapissé de fleurs femelles, brévistylées; autour de l'ostiole se trouvent des fleurs hermaphrodites, mais physiologiquement mâles. Les étamines des fleurs hermaphrodites sont fertiles, mais non le gynécée dont les styles avortent. La femelle de *Blastophaga* dépose ses oeufs à proximité des ovules des fleurs femelles. De ces oeufs sortent, après une série de mues, des insectes parfaits qui, en quittant le réceptacle, se chargent de pollen au contact des étamines entourant l'ostiole de la figue. Les femelles, couvertes de pollen, pénètrent alors dans une autre figue pour y déposer leurs oeufs et assurent ainsi la pollinisation.

Les *Yucca*, Liliacées cactiformes, sont incapables de se reproduire en l'absence d'un Lépidoptère, *Tegeticula alba* Zeller (= *Pronuba yuccasella* Riley) (Lepidoptera, Incurvariidae). Après avoir prélevé le pollen et confectionné une boulette, la femelle de *Tegeticula* se pose sur une autre fleur. A l'aide de son oviscapte, elle creuse un trou dans l'ovaire de la fleur et y dépose ses oeufs. Puis elle insère le pollen à l'endroit où les trois stigmates de la fleur se rejoignent; la pollinisation est ainsi assurée et les larves trouvent dans les graines, résultat de cette fécondation, la nourriture nécessaire à leur développement.

Enfin, la fleur peut servir de partenaire sexuel. Ces tentatives d'accouplement se rencontrent entre les fleurs de divers *Ophrys* (Orchidaceae) et diverses espèces d'insectes qui appartiennent à l'ordre des Hyménoptères.

Les Orchidées du genre *Ophrys* (Orchidaceae) ont attiré depuis longtemps l'attention des biologistes, non seulement par la grande originalité de leurs fleurs, qui leur a fait attribuer en général des noms d'insecte (*Ophrys apifera* Huds.) ou d'araignée (*Ophrys arachnitiformis* Gren. & Phil.), mais aussi parce qu'elles posent, depuis les découvertes de Darwin (1862), de Correvon & Pouyanne (1916), et plus récemment de Kullenberg & Bergström (1976), des problèmes bio-écologiques du plus haut intérêt.

RÉPARTITION DES *OPHRYS*

Le genre *Ophrys* comprend une trentaine d'espèces, à répartition circum-méditerranéenne et médio-européenne. Quelques espèces pénètrent toutefois en Suède et en Norvège, et au sud-est des lacs carélo-finnois de Ladoga et Onéga. L'aire de répartition de quelques espèces isolées atteint le nord-ouest de la grande-Bretagne, et à l'est, les monts sud-caspiens d'Elbrouz et le Kourdistan central. Ce sont donc, d'une façon approximative, les régions froides au nord et au nord-est, les régions arides steppiques au sud-est et au sud, les côtes atlantiques à l'ouest qui déterminent les limites actuelles de distribution du genre *Ophrys*. Ces quelques indications chorologiques nous fixent suffisamment sur l'écologie globale de ces plantes: les *Ophrys* sont en effet, des espèces thermo-héliophiles, adaptées à un climat sub-tropical tempéré. Ainsi, il est facile d'en rencontrer au printemps dans les pâturages et pentes bien exposées au soleil et de préférence sur substratum calcaire, qui portent une végétation mésoxéricole.

ORGANISATION FLORALE

(fig. 1)

Chez les Orchidées, le périanthe est formé de 6 pièces pétaloïdes: 3 sépales semblables entre eux, alternant avec les 3 pétales. Les 2 pétales "postérieurs" sont très semblables aux sépales; le pétale "antérieur" est très différent: il est dirigé vers le bas, avec un limbe élargi divisé en 3 lobes et prolongé par un éperon: il constitue le "labelle". En réalité, ce pétale "antérieur" est la pièce postérieure de la corolle; la fleur a subi une torsion de 180°, au niveau de l'ovaire infère; elle est dite "résupinée".

Au centre de la fleur, on distingue une courte colonne dressée, le gynostème (fig. 2); elle correspond à la soudure du filet staminal et du style. A son sommet, en arrière: une seule étamine, dressée, à deux loges dont chacune renferme une "pollinie". Celle-ci a la forme d'une massue dont la partie inférieure, rétrécie, est le caudicule. Les caudicules s'insèrent dans deux petites cavités, les bursicules, creusées dans la surface stigmatique. Ce stig-

mate est placé en avant et au-dessous de l'anthère et sa surface est trilobée: deux lobes, antérieurs, sont fertiles, le 3ème, stérile, est le rostellum; il est placé en arrière et sépare les lobes fertiles des pollinies; il constitue donc un obstacle à la fécondation autogame.

Les *Ophrys* forment un genre morphologiquement très différencié et isolé au point de vue génétique. Le labelle est très caractéristique chez les espèces du genre *Ophrys*. Il est toujours plus ou moins convexe et bombé, charnu, entier ou trilobé, tapissé de poils unicellulaires qui prennent l'

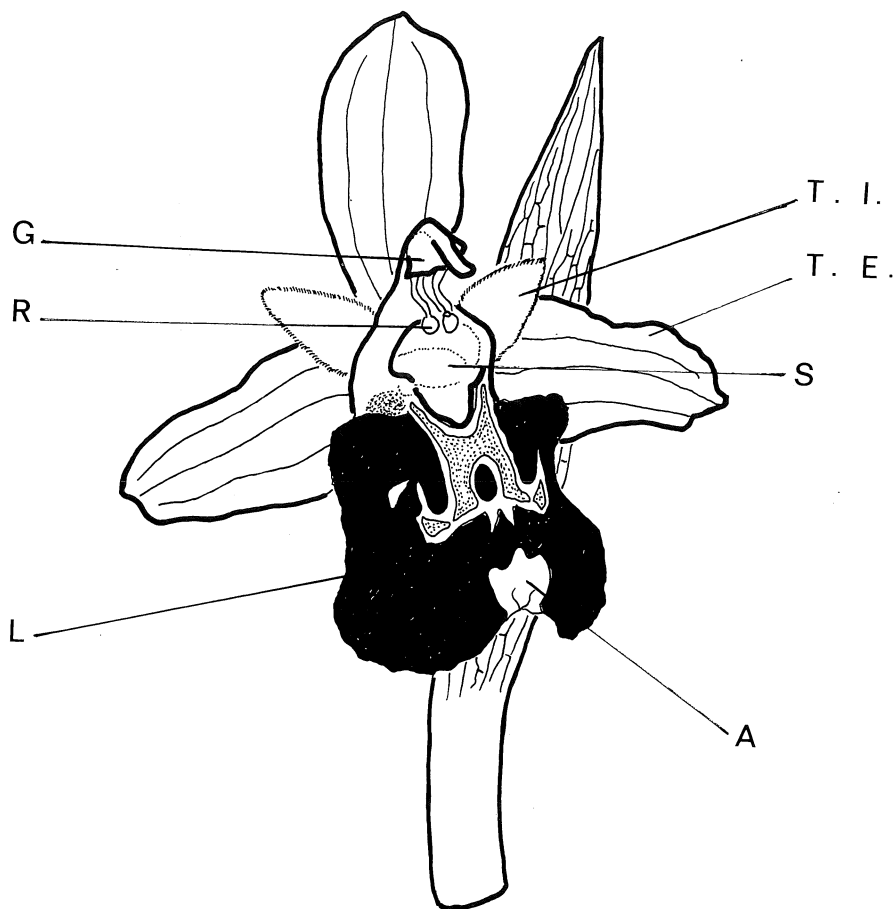


Fig. 1 - Fleur d'*Ophrys*.

A = appendice glabre du labelle; G = gynostème et sacs polliniques; L = labelle; R = rostellum (= bursicule); S = stigmat; T.E. = tépales externes (sépalés); T.I. = tépales internes (pétales).

aspect, suivant les espèces ou la zone labellaire considérée, d'un fin velours ou d'une longue pubescence hérissée. Seule une petite aire basale (fig. 1, A) ou centrale reste glabre ou couverte seulement de très courtes papilles, et tranche par son aspect et sa couleur sur le reste du labelle. Aux côtés de la tache centrale, on observe souvent deux gibbosités creuses généralement petites et obtuses, mais qui peuvent être aussi, comme chez *Ophrys scolopax* Cav. subsp. *cornuta* (Steven) Camus, très longues et subulées. La partie basale du labelle s'épaissit notablement avant de s'insérer à la base du gynostème et prend la forme de sillon débouchant dans une petite cavité sous-gynostémiale.

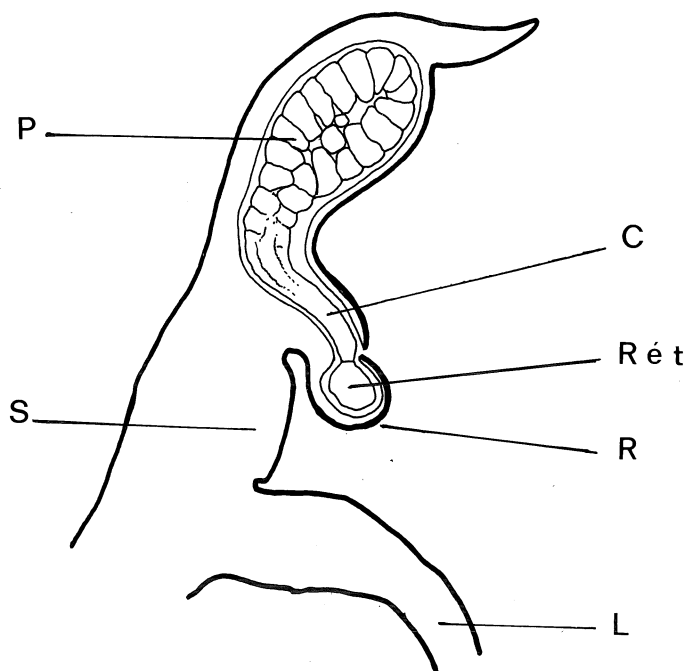


Fig. 2 - Gynostème (coupe schématique).

C = caudicule; L = labelle; P = pollinie; R = rostellum; Rét = rétinacle (= glande visqueuse); S = stigmat.

Par ces caractères morphologiques, ainsi que par la présence de taches labellaires, aux couleurs et aux formes très variées, souvent compliquées par des dessins anastomosés, le labelle des *Ophrys* simule plus ou moins l'abdomen d'un insecte ou d'une araignée, et cette illusion semble parfois complétée par d'autres parties de la fleur.

BIOLOGIE FLORALE DES *OPHRYS*

Les pollinies des *Ophrys*, une fois éloignées des loges de l'anthere, effectuent une flexion des caudicules dans une ou plusieurs directions de l'espace, dont l'intensité et la direction sont constantes suivant les espèces. Ainsi, lorsque les pollinies se fixent à la tête d'un insecte par leurs rétinacles visqueux, elles sont dressées ou légèrement inclinées vers l'arrière; puis elles ne tardent pas à s'incliner vers l'avant. On peut facilement constater ce phénomène en fixant les pollinies sur la pointe d'une épingle ou d'un crayon. Entrent en jeu des phénomènes réversibles de contraction par déshydratation des mucilages qui constituent une partie bien localisée de la couche superficielle supérieure des rétinacles ou d'un certain point situé à la base des caudicules. La vitesse de ce phénomène est fonction à la fois de la spécificité biocolloïdale de ces mucilages et du déficit hygrométrique de l'air ambiant. On conçoit aisément que la flexion est accélérée lorsque les couches d'air en contact avec les mucilages sont renouvelées d'une façon continue, ce qui arrive justement lorsqu'un insecte entraîne les pollinies en volant d'une fleur à l'autre. Quand la flexion est accomplie, les pollinies attachées à la tête de l'insecte viennent se placer dans l'orientation des stigmates qui sont sous-jacents aux loges de l'anthere, ou plus rarement latéraux par rapport à elle. Ainsi, visitant une autre fleur, l'insecte opère passivement une pollinisation efficace.

Parmi les *Ophrys*, un seul cas constant d'autogamie est connu chez *Ophrys apifera* Huds. (*Ophrys* abeille). Dans cette espèce, les caudicules sont particulièrement minces, allongés et très peu rigides, de sorte que les pollinies tombent souvent des loges, s'abaissant par gravité jusqu'à la hauteur des stigmates.

Un point important dans la discussion finaliste de Darwin est constitué par l'examen et l'interprétation des moyens d'attraction dont disposent les fleurs d'*Ophrys*. A la suite de Darwin, les opinions les plus subjectives ont été avancées et soutenues à ce sujet. Cependant, un fait a été définitivement admis: les *Ophrys* ne sécrètent guère de nectar. On avait pensé à des moyens subrogés, telles la simulation de gouttes liquides par les petits tubercules luisants de la base du labelle, la sécrétion de microgouttes huileuses, l'attraction par la couleur des labelles, etc... La ressemblance du labelle avec le corps d'un insecte était trop suggestive pour qu'on ne songeât pas à l'invoquer. Cependant, ce mimétisme de la fleur-insecte a été jugé trop imparfait pour être sérieusement retenu. Seul le biologiste autrichien Abel (Abel, in Correvon et Pouyanne, 1923) a avancé incidemment l'hypothèse qu'*Ophrys fuciflora* Moench f. *orgyifera* pouvait peut-être tromper les imagos mâles du Lépidoptère à activité diurne *Orgyia antiqua* L. (Lymantriidae) à cause de sa remarquable homochromie homotypique.

LE PSEUDO-ACCOUPLEMENT

Correvon et Pouyanne (1916, 1923) relatèrent qu'*Ophrys speculum* Link était, en Algérie, exclusivement visité par des mâles de *Elis* (= *Campsoscolia*) *ciliata* F., Hyménoptère Scoliidæ; ces Insectes, une fois posés sur le labelle, essaient visiblement de s'accoupler avec celui-ci. Ces auteurs constatèrent un comportement semblable sur *Ophrys lutea* Cav. et *Ophrys fusca* Link de la part d'Apôides du genre *Andrena*, avec toutefois une variante: sur ces deux espèces les mâles d'Andrènes prenaient une posture inverse, c'est-à-dire avec l'abdomen plongeant sous la cavité stigmatique. Ces faits furent confirmés par Godfery (1929), orchidologue anglais, pour des *Ophrys* du Midi de la France: les mâles d'*Andrena nigro-olivacea* Dours et d'*Andrena senecionis* Pér. rendaient visite ainsi à *Ophrys lutea* Cav.; *Andrena trimmerana* K., *Andrena nigroaenea* K., *Andrena fulvicrus* K. et *Andrena nigro-olivacea* à *Ophrys fusca* Link.; *Andrena trimmerana*, *Andrena nigroaenea* et *Colletes cunicularius* L. à *Ophrys arachnitiformis* Gren. et Phil et *Eucera tuberculata* F. à *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench.

Le mâle de *Gorytes mystaceus* L. ou de *Gorytes campestris* Müll. (Hymenoptera Sphecidae) à la recherche d'une femelle pour s'accoupler, se pose sur une fleur d'*Ophrys insectifera* L. La tête tournée vers la base du labelle, il demeure ainsi, parfois pendant plusieurs minutes, battant des ailes et effectuant des mouvements semblables à ceux de la copulation. Le mâle frotte son abdomen contre la surface du labelle, et introduit son organe copulateur, par des mouvements de va-et-vient, dans les régions pileuses du labelle. Ce pseudo-accouplement ne dissuade pas l'insecte qui renouvelle sa tentative sur une autre fleur.

Les mâles d'Hyménoptères, en essayant de s'accoupler avec la fleur, se placent invariablement dans la même direction par rapport à l'axe du labelle, après avoir essayé préalablement au hasard toutes les positions possibles. Les mâles de *Scolia* (= *Trielis*), de *Gorytes* et d'*Eucera* tentent de s'accoupler avec l'apex du labelle (fig. 3), tandis que ceux d'*Andrena* adoptent une position inverse et s'accouplent avec la base du labelle. Dans le premier cas, les pollinies se fixent sur la tête de l'insecte; dans le second, elles s'accrochent à l'abdomen. La cause de cette stimulation réside certainement dans les différences de densité, de longueur et de consistance de la pubescence du labelle suivant les axes de symétrie. Il se peut aussi que la morphologie de la base épaissie du labelle intervienne.

Les stimulations visuelles qui interviennent pendant l'activité de vol sont peu spécifiques. La perception des contours en particulier est de faible importance.

Pendant les tentatives d'accouplement, les pollinies d'*Ophrys* finissent

par être éloignées des loges de l'anthère et fixées sur la tête ou l'abdomen des mâles d'Hyménoptères. La théorie de l'attraction par mimétisme fleur-insecte connut alors une grande vogue, bien qu'un certain scepticisme se fit jour envers l'anthropomorphisme apparent de ces interprétations et l'in vraisemblance du phénomène de "pseudo-accouplement".

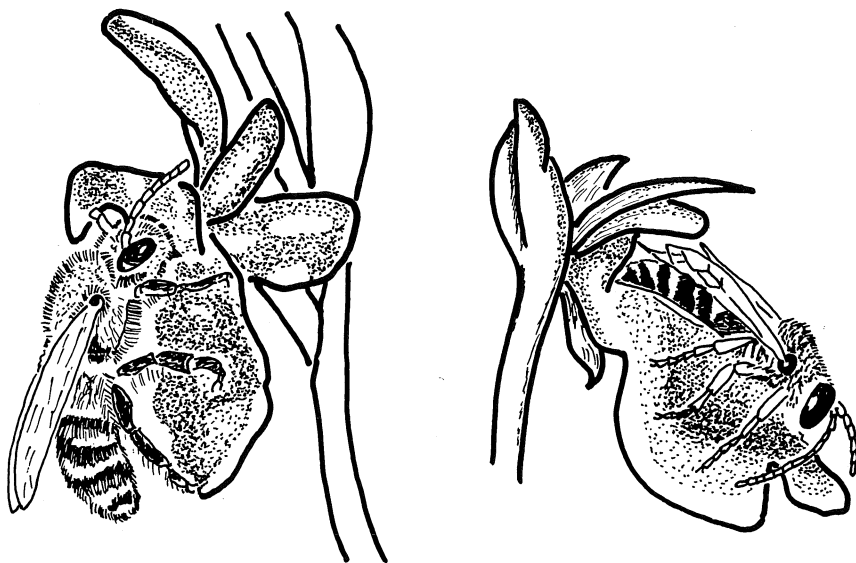


Fig. 3 - Positions adoptées par les mâles d'Hyménoptères sur les fleurs d'*Ophrys*.
Mâle de *Colletes cunicularius* sur *Ophrys arachnitiformis* (à gauche). -
Mâle d'*Andrena* sp. sur *Ophrys lutea* (à droite).

LES FACTEURS D'ATTRACTION DE LA FLEUR D'*OPHRYS*

D'une façon générale, la taille, la forme, la couleur et les parfums de la fleur sont les facteurs qui déterminent le vol d'approche et la visite de celle-ci.

La taille de la fleur permet d'expliquer les préférences des mâles d'Hyménoptères pour telle ou telle espèce d'*Ophrys*. Si la fleur est trop petite par rapport à la taille de l'insecte, celui-ci la quitte immédiatement. Les fleurs trop grandes ne permettent pas à l'insecte d'atteindre les pollinies ou le stigmate. Le labelle doit être convexe et stable, et ne pas présenter de début de flétrissure.

Les fleurs allongées offrent un simulacre de femelle plus efficace que celles à corolle trapue. Les couleurs sombres sont plus attractives que les couleurs claires. Les teintes violette et pourpre ressortent mieux dans les expériences de choix.

La partie supérieure du labelle des *Ophrys* présente des surfaces poilues dont la disposition, la taille, la direction et la consistance des poils déclenchent le comportement copulateur des mâles d'Hyménoptères. Les poils de la fleur ne constituent pas une imitation précise de ceux de l'insecte femelle. Mais le sens des frottements, la longueur des poils et la façon dont ceux-ci sont assemblés fournissent à l'insecte les stimulations appropriées. Des ressemblances étroites dans la pilosité entre la fleur et l'insecte femelle ont été observées dans les 3 associations (Agren et al., 1983):

Ophrys speculum Link - *Elis ciliata* F.,

Ophrys insectifera L. - *Argogorytes* sp.,

Ophrys scolopax Cav. - *Eucera nigrilabris* Lep.

En Australie, la pollinisation des fleurs de *Cryptostylis leptochila* est assurée par des mâles de *Lissopimpla semipunctata* Kirby (Hymenoptera Ichneumonidae) qui se comportent comme s'ils étaient en présence de leur partenaire sexuel (Coleman, 1929). L'ichneumonide, après avoir reculé contre le stigmate, courbe son corps, formant un arc avec la base de la lèvre de la fleur, maintenue par les gonopodes de l'insecte. La face dorsale de l'extrémité abdominale vient en contact avec le viscidium et le pollinarium vient se fixer en place. *Lissopimpla semipunctata*, après une courte pause, s'envole alors vers une autre fleur et le même comportement délivre les pollinies sur le stigmate. Cet insecte visite d'autres espèces: *Cryptostylis subulata*, *C. erecta*, *C. ovata*, et manifeste le même comportement. *L. semipunctata* et ces orchidées présentent entre eux une homochromie homotypique.

Dans l'ouest de l'Australie, 12 des 40 espèces de *Caladenia* attirent les mâles de guêpes appartenant à la sous-famille des *Thynninae* (Tiphidae). Les fleurs de *Caladenia* sont sans odeur pour l'odorat humain et présentent des combinaisons de couleurs en vert-jaunâtre et marron. Le labelle porte de nombreuses callosités dont la disposition est caractéristique de chaque espèce. Il n'existe aucune information sur la nature chimique des substances attractives des Orchidées australiennes. Ces substances pourraient agir comme des phéromones (Stoutamire, 1983). Chaque espèce de *Caladenia* semble attirer et être pollinisée par une seule espèce de guêpe. Cependant, la présence d'hybrides entre les espèces qui jouent le rôle de leurres sexuels et celles qui attirent pour la nourriture laisse supposer qu'un mâle de guêpe stimulé sexuellement peut visiter une fleur voisine d'une espèce différente.

Dans ce pays, les espèces du genre *Calochilus* et *Caleana* attirent les mâles de Scoliidæ (Fordham, 1946; Jones & Gray, 1974) et de Pergidæ (Cady, 1965; Cady & Rotherham, 1970).

Des observations sur le comportement de pseudo-accouplement chez des espèces d'*Ophrys* du sud de l'Espagne confirment la relation étroite qui existe entre *Campsoscolia ciliata* (Scoliidae) et *Ophrys speculum*, et entre *Eucera nigrilabris* et *Ophrys tenthredinifera* (Paulus & Gack, 1981). *Eucera barbiventris* est le pollinisateur d'*Ophrys scolopax* subsp. *scolopax*, tandis que d'autres espèces d'*Eucera* et de *Tetralonia*, actives à la même période, ne manifestent aucun intérêt pour les fleurs de cette espèce. Ces auteurs ont montré qu'il existait des affinités très étroites entre certains Apoïdes et les fleurs du groupe des *Ophrys fusca*: *Andrena flavipes* est le pollinisateur d'*Ophrys fusca* s. str., *Colletes cunicularius infuscatus* d'*Ophrys iricolor*, *Anthophora atroalba* d'*Ophrys omegaifera* et *Chalicodoma parietina* d'*Ophrys atlantica*. Comme ce type de pollinisation représente un mécanisme d'isolement prégamique très efficace, ces quatre taxons d'*Ophrys fusca* doivent être considérés comme de véritables espèces.

La stimulation chimique précède toujours les stimulations visuelles et tactiles.

L'odeur à "contenu" sexuel des fleurs d'*Ophrys* oriente l'insecte, tout en l'excitant, le long du gradient d'émanation. A distance rapprochée, la forme globale et la couleur de la fleur interviennent dans le repérage par l'insecte. Lorsque celui-ci se pose sur la fleur, intervient une stimulation tactile due à la pilosité de la partie interne du labelle, et c'est alors que l'insecte réagit souvent par un comportement d'accouplement, pendant lequel il libère les pollinies du gynostème. Celles-ci sont alors transportées sur une autre fleur.

LE RÔLE DES ODEURS

Parmi les facteurs qui permettent à la fleur d'*Ophrys* de simuler une femelle d'Hyménoptère, c'est l'odeur de la fleur, en particulier du labelle, qui prédomine dans l'attraction à distance et l'excitation sexuelle du mâle. L'odeur de la fleur d'*Ophrys* provient exclusivement du labelle. Les glandes à parfum, ou osmophores, sont localisées dans une bande étroite, de 1 à 2 mm, le long du bord antérieur, sur un petit appendice médian. Le déclenchement et la poursuite des mouvements de copulation de l'insecte sur le labelle sont étroitement dépendants de la stimulation olfactive par les odeurs florales.

A partir d'expériences utilisant des fleurs et des leurres en velours parfumés au moyen d'extrait de fleurs, Kullenberg & Bergström ont montré que les odeurs d'*Ophrys* étaient spécifiques d'un groupe d'espèces et pouvaient se répartir en six groupes dont chacun, correspondant à un groupe d'*Ophrys* (tableau 1), exerce une attraction sur une espèce particulière ou un groupe d'espèces d'Hyménoptères.

Tab. 1 - Différentes espèces d'Ophrys pollinisées par les mâles d'Hyménoptères.

Espèces d'Ophrys	Pollinisateurs observés	Régions géographiques
FUCIFLORAE		
<i>Ophrys scolopax</i> Cav.	<i>Eucera albofasciata</i> Friese <i>E. notata</i> Lep. <i>E. barbiventris</i> Pérez <i>E. interrupta</i> Baer. <i>E. nigrescens continentis</i> Tkalcu <i>E. longicornis</i> L.	M. M. E. C. F. H., S. H., S., F.
<i>Ophrys fuciflora</i> (F.W. Schmidt) Moench.	<i>Eucera nigrescens continentis</i> Tkalcu <i>E. longicornis</i> L. <i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet <i>T. cressa</i> Tkalcu <i>Chalicodoma ericetorum ericetorum</i> Lep.	F. R.F.A., C.H., A. Cr. Cr. C.H., I.
<i>Ophrys apifera</i> Hudson	<i>Eucera longicornis</i> L.	H., S.
<i>Ophrys tenthredinifera</i> Willd.	<i>E. albofasciata</i> Friese <i>E. nigrilabris</i> Lep. <i>E. notata</i> Lep. <i>E. spatulata</i> Grib. <i>E. vidua</i> Lep. <i>E. clypeata</i> Er. <i>E. longicornis</i> L.	M. M., E., F. M. M. M. I. H., S.
BOMBYLIFLORAE		
<i>Ophrys bombyliflora</i> Link.	<i>Eucera albofasciata</i> Friese <i>E. collaris</i> Dours <i>E. notata</i> Lep. <i>E. spatulata</i> Grib. <i>E. vidua</i> Lep. <i>E. elongatula</i> Vachal <i>E. nigrilabris</i> Lep.	M. M. M. M. M. Al. E.
ARANEIFERAE		
<i>Ophrys sphegodes</i> Miller	<i>Andrena</i> sp.	R.F.A.
<i>O. sphegodes sphegodes</i> Miller	<i>Andrena</i> sp.	A.
<i>O. sphegodes</i> subsp. <i>garganica</i> Nelson	<i>A. carbonaria</i> L.	E., L.
<i>O. sphegodes</i> subsp. <i>provincialis</i> Nelson	<i>A. carbonaria</i> L. <i>Colletes cunicularius infuscatus</i> Nosk.	F. F.
<i>O. sphegodes</i> subsp. <i>litigiosa</i> (Camus) Becherer	<i>Osmia bicolor</i> Schrk.	C.H.

Espèces d' <i>Ophrys</i>	Pollinisateurs observés	Régions géographiques
ARACHNITIFORMAE <i>Ophrys arachnitiformis</i> Gren. et Phil.	<i>Andrena nigroaenea</i> K. <i>A. trimmerana</i> K. <i>Colletes cunicularius</i> L.	F. F. F.
FUSCAE LUTEAE <i>Ophrys fusca</i> subsp. <i>fusca</i> Link.	<i>Andrena flavipes puber</i> Erichs. <i>A. planiventris</i> Dours <i>A. tenuistriata</i> Pér. <i>A. ovatula</i> K. <i>A. bicolor</i> F. <i>A. nigroaenea</i> K. <i>Anthophora balearica</i> Friese <i>Andrena flavipes</i> Pz. <i>A. labialis</i> K.	M. M. M. E. E. E. J. I.
<i>O. fusca</i> subsp. <i>iricolor</i> (Desf.) O. Schwartz	<i>Chalicodoma sicula balearica</i> Tkalcu. <i>Andrena hesperia</i> Sm.	Cr. L.
<i>O. lutea</i> (Gouan) Cav.	<i>Andrena flavipes puber</i> Erichs. <i>A. nigro-olivacea</i> Dours <i>A. senecionis</i> Pér.	Al. Al. Al.
<i>Ophrys lutea</i> subsp. <i>lutea</i> Cav.	<i>Andrena cinerea elliptica</i> Pér. <i>A. senecionis</i> Pér. <i>A. cinerea</i> Br. <i>A. nigro-olivacea</i> Dours	E. E. F. I.

M.: Maroc; E.: Espagne; C.: Catalogne; F.: France; H.: Hollande; S.: Suède; R.F.A.: République Fédérale Allemande; C.H.: Suisse; A.: Autriche; Cr.: Crête; I.: Italie; Al.: Algérie; L.: Liban

(D'après Kullenberg, Büel & Tkalcu, 1983; et Warncke & Kullenberg, 1983)

Un autre type d'expérimentation a permis d'évaluer l'efficacité d'extraits de différentes parties du corps de femelles d'Hyménoptères. Les extraits de la tête d'*Eucera grisea* F. provoquent l'excitation non seulement des mâles de la même espèce, mais aussi de ceux d'*Eucera longicornis* L.. Les deux espèces sont des pollinisateurs d'*Ophrys bombyliflora*. Cet orchidée produit des substances attractives qui, soit correspondent exactement à l'attractif sexuel femelle, soit présentent le même effet.

L'attractivité spécifique des parfums d'*Ophrys* vis-à-vis des mâles de certains Hyménoptères a été confirmée au moyen d'enregistrements électrophysiologiques (Priesner, 1973). Ainsi les effets d'extraits d'*Ophrys* sur les récepteurs antennaires d'une cinquantaine d'espèces d'Apoïdes ont été dé-

terminés quantitativement en utilisant la technique de l'électroantennographie (E.A.G.) ⁽¹⁾.

Les odeurs d'*Ophrys lutea* provoquent des réponses électroantennographiques de forte intensité chez les mâles d'*Andrena pubescens*, celles d'*Ophrys sphegodes sphegodes* et d'*Ophrys arachnitiformis* en provoquent chez les mâles d'*Andrena sabulosa* Scop., celles d'*Ophrys tenthredinifera*, *O. scolopax*, *O. bombyliflora* et *O. apifera* en provoquent chez les mâles d'*Eucera tuberculata* L. et d'*Eucera longicornis* L..

Différents constituants chimiques isolés à partir de certaines espèces d'*Ophrys* on été expérimentés en comparaison avec les extraits floraux (Bergström, 1978). Ainsi, le γ -cadinène, considéré comme le principal composant terpénoïde dans l'extrait du labelle de plusieurs espèces d'*Ophrys*, provoque des réponses électroantennographiques très intenses de la part des mâles d'*Eucera tuberculata* et d'*Eucera longicornis*. D'autres sesquiterpènes apparentés au cadinène comme les amorphènes, les muurolènes, les bulgarènes, les copaènes, les ylangènes, ou correspondant à des structures différentes et les alcools sesquiterpéniques sont 10^3 fois moins efficaces que le γ -cadinène. La réponse de l'antenne au γ -cadinène est analogue à celle que provoquent des extraits du labelle de certaines espèces d'*Ophrys* réputées pour leur forte attractivité vis-à-vis des mâles d'*Eucera*.

Il existe une ressemblance chimique entre les substances volatiles des espèces du groupe des *Fuscae luteae* et celles des sécrétions céphaliques d'une quinzaine d'espèces d'*Andrena* (Borg-Karlson et al., 1985). Ces dernières sont plus ou moins attirées par les différentes formes d'*Ophrys lutea* et d'*Ophrys fusca*. Cependant, certaines espèces d'Andrènes, trop petites pour atteindre le rétinacle et détacher les pollinies, sont en réalité des pollinisateurs inefficaces.

Andrena haemorrhoa, *A. carantonica*, *A. nigroaenea*, *A. bicolor*, *A. ocreata* et *A. ovatula* ont en commun avec *Ophrys lutea* et *O. fusca* des alcools aliphatiques. Le géraniol et le géraniol sont présents dans les glandes mandibulaires de nombreux pollinisateurs et chez *Ophrys lutea*. Les séries d'ester d'octyle, présentes dans les labelles d'*O. lutea* et d'*O. fusca*, se

(1) L'électroantennographie (E.A.G.) renseigne sur la sensibilité à une odeur et permet d'établir le spectre olfactif de l'insecte.

Un système de stimulation olfactive permet d'enregistrer globalement, entre les extrémités d'une antenne isolée ou en place, des potentiels lents. L'amplitude d'un E.A.G. est comprise entre quelques dixièmes de millivolt et plusieurs millivolts.

L'E.A.G. représente la sommation de l'activité de nombreuses cellules réceptrices dont les spectres de réponses sont différents.

Les composés volatils déterminent une amplitude de la réponse en relation directe avec l'intensité de la stimulation, c'est-à-dire la concentration des composés odorants dans l'air.

retrouvent aussi dans la sécrétion de la glande de Dufour des femelles de plusieurs espèces d'Andrènes (Francke et al., 1984). Tous ces composés interviennent comme des attractifs ou des excitants pour les mâles d'Andrènes s'approchant d'une femelle ou d'une fleur d'*Ophrys*. Ils peuvent aussi jouer un rôle dans la reconnaissance des nids par les femelles d'Andrènes ou par leurs parasites.

Sur la base d'observations sur la pollinisation dans la nature et d'expériences sur l'attraction des odeurs, Kullenberg (1961) et Tengö (1979) ont constaté que les espèces d'Andrènes pouvaient être réparties en trois groupes en fonction de leur degré d'attraction pour l'odeur d'*Ophrys lutea* et d'*O. fusca*. Borg-Karlson et al. (1985) confirment cette répartition en ce qui concerne les composés communs aux insectes et aux deux espèces d'*Ophrys*: 1) Composés principalement aliphatiques (*Andrena haemorrhoa*, *A. carantonica*, *A. nigroaenea*); 2) Composés à la fois aliphatiques et monoterpéniques (*A. ocreata*, *A. labiata*, *A. ovatula*); 3) Composés surtout monoterpéniques (*A. fuscipes*, *A. nigriceps*).

Il existe de remarquables similitudes entre l'odeur émise par le labelle des fleurs d'*Ophrys insectifera* et d'*Ophrys speculum* et la sécrétion de la glande de Dufour des femelles d'*Argogorytes mystaceus* et d'*Argogorytes fargei* (Borg-Karlson et al., 1987). La sécrétion glandulaire des deux espèces d'*Argogorytes* contient des hydrocarbures aliphatiques linéaires, saturés et insaturés, (C 11 - C 19), dont les constituants majeurs sont le pentadécane et le pentadécène. La sécrétion de la glande de Dufour est utilisée pour garnir les parois des cellules d'une couche d'hydrocarbures hydrophobes, comme c'est le cas chez d'autres espèces d'Apoïdes. On suppose que les composés volatils qui émanent des parois des cellules constituant le nid peuvent imprégner le couvain de la génération suivante. Il est possible que les hydrocarbures aliphatiques provenant de la glande de Dufour ou de l'odeur d'*Ophrys* agissent comme des attractifs – ou des substances excitantes – seuls ou en combinaison avec d'autres composés.

La comparaison des composés volatils extraits de 5 espèces – ou formes – d'*Ophrys* appartenant aux sections des Fuciflorae et des Bombyliflorae et des sécrétions des glandes mandibulaires de 2 espèces d'*Eucera* n'a pas permis d'établir de similitudes chimiques. De petites quantités de géraniol et de géraniol ont été trouvées dans les sécrétions céphaliques d'*Eucera nigrescens continentis*, ainsi que dans les extraits de labelles d'*Ophrys tenthredinifera*. Cependant, ces composés présentent une faible attractivité et ne permettent pas le déclenchement du comportement pseudo-copulatoire (Borg-Karlson, 1987). Les mâles d'*Eucera longicornis* manifestent le même comportement vis-à-vis des extraits de labelles d'*Ophrys scolopax scolopax* et de ceux des femelles de la même espèce, en particulier lorsque les essais sont effectués dans l'aire de nidification. Le comportement d'approche des mâles d'*Eucera longicornis* vers les extraits de labelles diminue lé-

gèrement en intensité au cours de leur période d'activité; Borg-Karlson interprète ce phénomène comme une fonction de l'âge ou de l'apprentissage des insectes. Le géraniol, le citronellol et le linalol, présents en petites quantités chez *Ophrys scolopax scolopax*, *O. s. cornuta*, *O. s. attica*, *O. bombyliflora* et *O. tenthredinifera*, ainsi que chez *Eucera longicornis* et *E. nigrescens continentis*, provoquent un comportement d'approche lorsqu'ils sont expérimentés séparément ou en combinaison, mais ne déclenchent pas le même degré d'attraction que les extraits de fleurs ou d'insectes. D'autres composés non encore identifiés sont probablement nécessaires pour accroître l'attractivité des mélanges expérimentaux.

L'odeur d'*Ophrys lutea* attire les individus de la plupart des espèces d'*Andrena*, mais celles-ci présentent des différences dans l'intensité des réponses.

Cette hypothèse a été vérifiée avec *Andrena fuscipes* K., espèce qui ne cohabite pas avec *Ophrys lutea* dans les conditions naturelles (Borg-Karlson & Tengö, 1986). Le géraniol, le nérol, le citral, le farnesol-E et le méthyl- 6 heptène-5, one-2 sont présents dans les extraits du labelle d'*Ophrys lutea* et de l'un ou des deux sexes d'*Andrena fuscipes*. Des extraits et des mélanges contenant du farnesol-E, du géraniol et du géraniol ont montré l'attractivité la plus élevée vis-à-vis des mâles d'*Andrena fuscipes*. Ces composés semblent être responsables du déclenchement du comportement d'accouplement guidé par l'odeur du labelle d'*O. lutea*, et peuvent être considérés comme des substances attractives générales pour de nombreuses espèces d'Andrènes.

Afin d'expliquer les relations écologiques entre les différentes formes d'*Ophrys* et leurs pollinisateurs spécifiques, des études chimiques des odeurs florales ont été entreprises.

LES SUBSTANCES ODORANTES DES OPHRYS

On a pu observer que les fleurs d'*Ophrys* dégagent de petites quantités de composés aliphatiques simples et de substances isopréniques, en particulier, des alcools et des hydrocarbures sesquiterpéniques cycliques, ainsi que quelques monoterpènes.

Un certain nombre de composés volatils ont été identifiés chez une trentaine d'espèces ou sous-espèces d'*Ophrys*. Les études effectuées par chromatographie en phase gazeuse et au moyen de la spectrométrie de masse sur des produits d'*Ophrys* et sur des composés de référence ont permis d'identifier des composés répartis en trois classes: des terpènes, des dérivés d'acides gras et des constituants partiellement identifiés. Le premier groupe comprend des mono-, des sesqui- et des diterpènes, en particulier des hydrocarbures et des dérivés alcooliques: la plupart sont mono-bicycliques.

Les dérivés d'acides gras sont des hydrocarbures acycliques, des alcools, des composés cétoniques et des esters à chaîne courte et moyenne. La troisième classe comprend des composés aromatiques ou azotés.

Les résultats des travaux de Kullenberg et Bergström ont permis de tirer certaines conclusions en ce qui concerne les rapports taxinomiques de plusieurs espèces d'*Ophrys*. L'examen dans les fleurs d'*Ophrys* de certains types d'hydrocarbures sesquiterpéniques, appelés provisoirement "type longicyclène", "type copaène" et "type cadinène", a permis d'observer que le type copaène n'était présent que chez les espèces pollinisées habituellement par les mâles d'*Eucera*. (fig. 4). Ce sesquiterpène, qui existe sous la forme de plusieurs isomères étroitement apparentés, a été retrouvé dans *Ophrys*

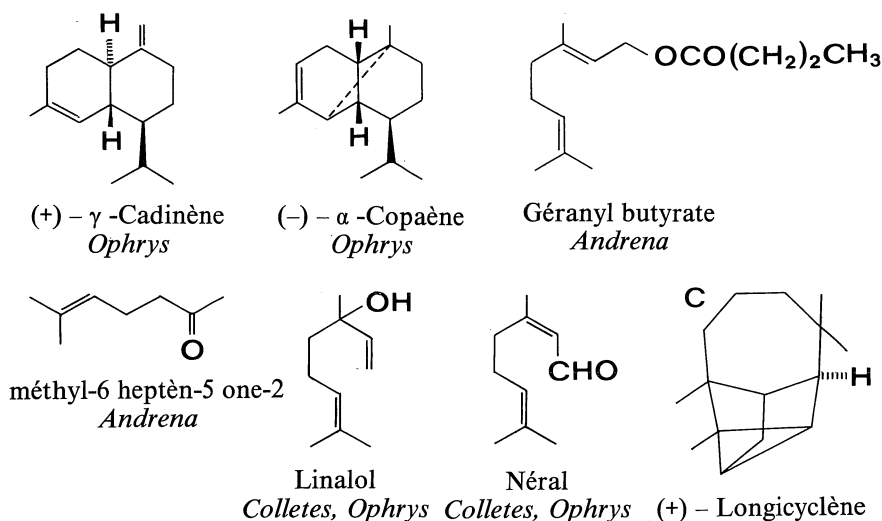


Fig. 4 - Terpénoïdes identifiés dans certaines fleurs d'*Ophrys* et leurs pollinisateurs, *Andrena* sp. et *Colletes* sp.

scolopax, *O. apifera*, *O. tenthredinifera* et *O. bertolonii*. Le type longicyclène a été trouvé dans *Ophrys speculum*, *O. insectifera*, *O. lutea* et *O. fusca*, dans plusieurs formes de *O. sphegodes* et de *O. bombyliflora*. Le type cadinène est présent dans *Ophrys lutea*, *O. fusca* et en quantité moindre dans *O. bombyliflora*.

L'analyse chimique des composés odoriférants révèle des compositions très voisines pour les sécrétions volatiles d'*Ophrys lutea* et d'*O. fusca*. Des différences importantes sont constatées entre les composés odorants que dégagent les diverses formes du groupe des *Ophrys sphegodes*.

Les hydrocarbures à chaîne linéaire longue tels que l'hénéicosane et le tricosane sont présents dans le labelle de tous les taxa d'*Ophrys* étudiés. Les hydrocarbures à chaîne courte sont moins répandus, en particulier comme constituants principaux. *Ophrys insectifera* est une espèce très riche en hydrocarbures à chaîne courte. L'octanol est caractéristique d'*Ophrys lutea*, chez laquelle il constitue le composé volatil dominant; il possède une légère odeur de citron. Le nonanal est présent chez la plupart des autres espèces. Les alcools et les acétates à chaîne moyenne sont typiques des espèces du groupe des Araneiferae (tableau 2).

Tab. 2 - Composés volatils identifiés dans les fleurs d'*Ophrys*.

Composés volatils	Groupes d' <i>Ophrys</i>
<i>Terpénoïdes</i>	
α -pinène	Araneiferae.
Limonène	Araneiferae, Fuscae luteae, <i>Ophrys</i> sp.
Isomère du terpinène	Fuscae luteae.
Linalol	Araneiferae.
Isomère du terpinéol	Araneiferae.
Citronellol	Fuciflorae.
Néral	Fuscae luteae.
Géranial	Fuscae luteae.
Sesquiterpène bicyclique	Fuscae luteae.
Sesquiterpène tétra-cyclique	<i>Ophrys</i> sp.
Sesquiterpène tricyclique	Fuciflorae.
Diterpène bicyclique	Bombyliflorae, Fuciflorae.
<i>Dérivés d'acides gras</i>	
Dodécane	Araneiferae, Fuscae luteae, <i>Ophrys</i> sp.
Tridécan	Fuciflorae, Bombyliflorae, Araneiferae,
	Fuscae luteae, <i>Ophrys</i> sp.
Tétradécane	Fuciflorae, Araneiferae, Fuscae luteae,
	<i>Ophrys</i> sp.
Pentadécane	Fuciflorae, Bombyliflorae, Araneiferae,
	Fuscae luteae, <i>Ophrys</i> sp.
Nonadécane	Araneiferae.
Heptanal	Araneiferae.
Nonanal	Fuciflorae, Bombyliflorae, Araneiferae,
	Fuscae luteae, <i>Ophrys</i> sp.
Octanol	Fuscae luteae.
Dodécanol	Araneiferae.
Tétradécanol	Araneiferae.
Acétate de dodécanol	Araneiferae.
Acétate de tétradécanol	Araneiferae.
Oléate de méthyle	Bombyliflorae.
Oléate d'éthyle	Bombyliflorae.

(D'après Bergström, 1978).



PLANCHE

1. *Apis mellifera* L. portant une paire de pollinies sur la partie antérieure de la tête.
- 2. Mâle d'*Eucera* sp.. - 3. Individu d'*Andrena fulva* Schrank. au repos. - 4. *Andrena agilissima* Scop. en cours de butinage. - 5. *Ophrys sphegodes* Miller. - 6. *Ophrys araneifera* Hudson. - 7. *Ophrys scolopax* Cav.. - 8. *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench. - 9. *Ophrys fusca* Link.

LES COMPOSÉS CHIMIQUES VOLATILS DES INSECTES POLLINISATEURS DES *OPHRYS*

Tab. 3 - Composés volatils identifiés dans les glandes céphaliques chez 11 espèces d'Andrènes et 7 espèces de Colletes.

Composés volatils	Insectes
<i>Terpénoïdes.</i> méthyl-6-heptène-5-one-2; nérol; géraniol; citronellol; citronellal; géranyl acétate; géranyl-butyrate; farnésol <i>tout trans</i>	<i>Andrena</i> sp.
Linalol	<i>Colletes</i> sp.
Néral; géranial	<i>Andrena</i> sp., <i>Colletes</i> sp.
<i>Dérivés d'acides gras.</i> Octanol; nonanol-2; décanol; hendécanol-2; dodécanol; tridécanol-2; tétradécanol; pentadécanol-2; octanal; décanal; dodécanal; octanone-3; nonanone-2; méthyl-7 -octanone-4; décanone-3; hendecanone-2; méthyl-2; décanone-5; tétradécanone-5; pentadécanone-4; acétate d'octyle; acétate de décyle; acétate de dodécyle; acétate de tétradécyle; butyrate d'octyle; butyrate de décyle; butyrate de dodécyle.	<i>Andrena</i> sp.

(D'après Bergström, 1978).

Chez certaines espèces d'Andrènes, on a trouvé comme principaux constituants soit l'hexanoate de farnésyle entièrement "trans", soit l'octanoate de géranyle. Ces composés ont été trouvés également chez certaines espèces de *Nomada*, qui vivent en parasites dans les nids d'Andrènes. Dans ce cas, les substances se trouvent dans la tête des mâles. Il se pourrait que les femelles de *Nomada* soient "parfumées" par les mâles pendant l'accouplement, ce qui aurait pour effet de rendre les femelles acceptables dans les nids des Andrènes.

Des lactones macrocycliques ont été trouvées dans la glande de Dufour de certaines espèces d'*Halictus* et de *Colletes*. La cyclo-octadécanolide est le principal constituant.

Deux espèces d'*Argogorytes* ont aussi été étudiées. Les glandes de Dufour de ces espèces contiennent quelques hydrocarbures à chaîne linéaire, par exemple le pentadécane, l'heptadécane et l'heptadécène, qui montrent une remarquable ressemblance avec les hydrocarbures présents chez *Ophrys insectifera*. Les analyses préliminaires effectuées chez d'autres insectes pollinisateurs tels qu'*Eucera* sp. n'ont pas permis d'obtenir de résultats intéressants. Les odeurs pourraient être exhalées en très petite quantité par des glandes tégumentaires minuscules.

MODÈLE DE DISPERSION DES COMPOSÉS VOLATILS DES FLEURS D'*OPHRYS* ET PHASES COMPORTEMENTALES DE L'APPROCHE DES POLLINISATEURS

Les substances volatiles émanant à la fois des fleurs d'*Ophrys* et des insectes pollinisateurs sont des mélanges complexes, principalement des composés isopréniques et des dérivés d'acides gras. Ces mélanges contiennent des substances de volatilité différente, dont les caractéristiques de dispersion dans l'air varient. Ce fait signifie qu'il existe des gradients de concentration pour chacun des composés et que différentes proportions sont présentes à des distances variables de la source odorante. Des phases distinctes dans le comportement des pollinisateurs mâles ou différents niveaux d'activité pourraient être déclenchés par certaines concentrations des composés spécifiques du mélange.

Dans le modèle de dispersion présenté par Kullenberg et Bergström, ces auteurs distinguent trois zones situées à différentes distances de la fleur (fig. 5). Dans la zone A, il existe une longue distance entre la fleur et l'insecte pollinisateur. La stimulation visuelle n'est pas possible. Les composés odorants de la fleur sont transportés par le vent et attirent l'insecte. Dans la zone B, au voisinage de la fleur, les stimulus visuels et les stimulus chimiques agissent en synergie pour attirer l'insecte. Dans la zone C, au contact de la fleur, les stimulus tactiles augmentent encore l'effet des deux stimulus précédents et conduisent l'insecte à un niveau d'excitation maximale.

Ainsi, ce modèle comporte trois degrés de stimulation, classés en fonction de l'éloignement de la fleur, de la nature des composés et des phases comportementales qui en découlent.

Dispersion des stimulus olfactifs

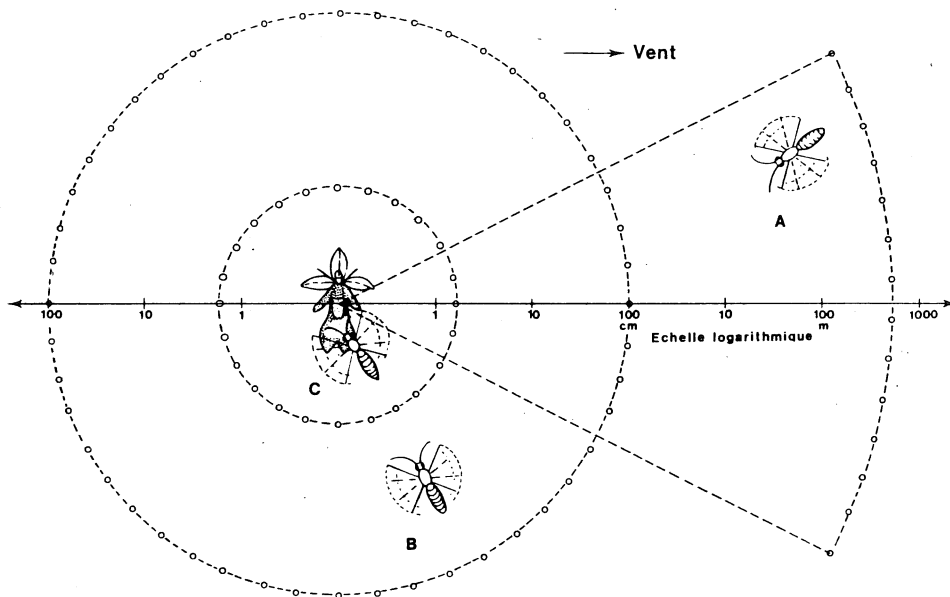


Fig. 5 - Modèle de dispersion pour la stimulation des mâles d'Hyménoptères par une fleur d'*Ophrys*.
(D'après G. Bergström, 1978).

Il est intéressant de savoir à quel stade, dans la chaîne des stimulations, l'insecte mâle se sent en disposition pour répondre à un certain besoin vital (accouplement ou alimentation). On peut se demander si l'insecte, situé dans la zone A, se trouve directement lié à une phase précoce de son comportement sexuel, ou s'il y a déclenchement d'un vol d'orientation plus incertain, peut-être en liaison avec une excitation. Les signaux chimiques qui interviennent à une distance relativement longue, transportés par le vent, sont constitués de sesquiterpènes et de diterpènes peu volatils.

La zone B, qui s'étend de quelques cm à quelques m de la fleur, subit moins l'influence du vent. Les dérivés d'acides gras à chaîne courte et les monoterpènes pourraient être les composés actifs dans cette zone.

Dans la zone C, à une distance maximale de 1 cm de la fleur, ce sont les composés de très faible volatilité (sesquiterpènes, certains diterpènes) qui pourraient intervenir, soit par voie aérienne à courte distance, ou même par contact.

Le tableau 4 indique les différentes séquences qui précèderaient le pseudo-accouplement.

Tab. 4 - Séquences des phénomènes et des comportements dans les visites aux fleurs d'Ophrys.

Phénomènes	Séquences comportementales	Stimulus
A) Attraction à distance	L'insecte vole en remontant le vent chargé d'odeurs	chimiques
B) Orientation de près	Vol en direction de la fleur	chimiques + visuels
C.1) Atterrissage sur la fleur	Déploiement des pattes Arrêt du vol	chimiques + visuels
C.2) Tentative d'accouplement	Exploration possible Extrusion des organes copulateurs Tentative de copulation	chimiques + visuels + tactiles
C.3) Tentative d'accouplement interrompue	Arrêt de l'exploration L'insecte quitte la fleur	Signaux internes

CONCLUSION

Les comportements des mâles d'Hyménoptères Apoïdes et Sphécidés apparaissent pour la plupart "ritualisés"; il s'agit de séquences comportementales qui s'enchaînent de façon stéréotypée, chaque séquence étant conditionnée par un état psycho-physiologique particulier de l'insecte et par des stimulus externes (odeurs, formes, couleurs, texture, etc...). La fleur d'*Ophrys* présente certaines caractéristiques qui, comme stimulus, ont des valeurs inégales, le renforcement de l'une pouvant suppléer la déficience d'une autre; d'où la possibilité de substituer des "leurres" aux fleurs, avec pour conséquence des réactions positives des insectes à l'égard d'"objets" qui n'ont parfois qu'une vague ressemblance avec le modèle.

Aucune émission de sperme n'a été observée pendant les pseudo-

accouplements; ce fait tient probablement à la structure incomplète de la chaîne des stimulus réalisée par la fleur d'*Ophrys*.

La fleur d'*Ophrys* est une fleur d'adaptation d'un type qu'on peut désigner par "fleur attrape" d'accouplement. Les espèces d'*Ophrys* dépendent, pour leur pollinisation, de l'instinct d'accouplement des mâles de certaines espèces d'Hyménoptères. Mais ces insectes ne sont pas tributaires des fleurs d'*Ophrys* pour leur alimentation.

Un modèle simple du développement de l'évolution des relations entre les *Ophrys* et leurs pollinisateurs a ainsi été résumé par Bergström:

- 1) Production de nectar: les femelles sont stimulées aussi bien que les mâles, elles pollinisent la fleur et prélèvent le nectar.
- 2) Stade de transition: les mâles montrent un plus haut degré d'excitation sexuelle et restent plus longtemps sur la fleur. Parallèlement à ce changement, la production de nectar diminue.
- 3) Stade actuel: seuls les mâles sont incités à visiter la fleur par stimulation sexuelle. La production de nectar est quasiment nulle.

Malgré la remarquable convergence des détails qui favorisent le pseudo-accouplement, il paraît encore difficile de prétendre qu'une "structure sélective" a seule régi l'évolution du genre *Ophrys*. Il faut aussi tenir compte de l'hybridation, possible du fait que d'autres insectes non spécifiques visitent les fleurs d'*Ophrys*. Mais chaque fleur imite certains caractères de la femelle d'Hyménoptère, ce qui réduit considérablement la diversité des mâles des espèces d'insectes attirés.

RÉSUMÉ

Les relations étroites, spécifiques, entre les fleurs de certains végétaux et certains insectes font toujours l'objet de recherches approfondies et passionnantes depuis la découverte du rôle fondamental joué par les odeurs végétales perçues par les insectes. Ce nouveau chapitre ouvre des perspectives pour la compréhension de ces relations privilégiées et pour tenter d'en dégager leur signification ontologique.

Dans le cas des relations entre les fleurs des *Ophrys* et divers Hyménoptères Apoïdes, Vespoïdes et Sphécoïdes un phénomène extrêmement curieux vient se surajouter: le pseudo-accouplement, certaines parties de la fleur étant perçues par l'insecte mâle comme une femelle appelante en désir de copulation. La posture prise alors par le mâle assurant l'une des séquences indispensables au transfert indispensable des pollinies d'une première fleur à une autre.

L'organisation florale et la biologie florale des *Ophrys*, ainsi que le comportement sexuel des Hyménoptères sont décrits afin d'introduire la relation des récents travaux consacrés aux facteurs attractifs des fleurs et aux résultats obtenus. Les odeurs identifiées à ce jour, tant celles émises par les végétaux que celles produites par les insectes pollinisateurs, sont décrites ainsi que les nombreuses expérimentations entreprises à leur sujet dans le monde entier.

SUMMARY

Pollination of Ophrys (Orchidaceae) and pseudo-copulation of Hymenoptera males

The close specific relationships between flowers and insects have been dealt with in extensive and fascinating research works ever since the discovery of the fundamental role played by plant odours perceived by insects. This new chapter opens up prospects for the understanding of these special relationships and a tentative determination of their ontological meaning.

The relationships between *Ophrys* flowers and various Hymenoptera such as Apoidea, Vespoidea and Sphecoidea are characterized by an additional extremely curious phenomenon: the pseudo-copulation, some parts of the flower being perceived by the male insect as an appealing female in desire of copulation.

The attitude taken then by the male ensures one of the essential sequences to transfer pollinia from a first flower to another.

Flower organization and biology of *Ophrys*, as well as sexual behaviour of Hymenoptera are described as an introduction to the description of recent works on flower attractive factors and on their results. The odours identified to date, released either by plants or by pollinating insects, are described along with the many worldwide experiments on this topic.

RIASSUNTO

L'impollinazione delle Ophrys e lo pseudo-accoppiamento degli Imenotteri maschi

Le relazioni, strette e specifiche, fra i fiori di alcune piante e certi insetti sono sempre oggetto di ricerche approfondite ed appassionanti dopo la scoperta del ruolo fondamentale giocato dagli odori vegetali percepiti dagli insetti. Questo nuovo capitolo apre interessanti prospettive per la comprensione di tali relazioni privilegiate e per tentare di cogliere il loro significato ontologico.

Circa le relazioni fra i fiori delle *Ophrys* e diversi Imenotteri Apoidei, Vespoidei e Sfecoidei viene ad aggiungersi un curioso fenomeno: lo pseudo-accoppiamento, essendo certe parti del fiore percepite dall'insetto maschio come una femmina in desiderio di copula. La positura presa allora dal maschio assicura una delle sequenze necessarie all'indispensabile trasferimento delle masse polliniche da un fiore all'altro.

Vengono descritte l'organizzazione e la biologia fiorale delle *Ophrys* e il comportamento sessuale degli Imenotteri allo scopo di introdurre l'illustrazione dei recenti lavori dedicati ai fattori di attrazione dei fiori e ai risultati ottenuti. Sono inoltre indicati gli odori ad oggi identificati, sia emessi dai vegetali che dagli insetti impollinatori, oltre che le numerose esperienze effettuate a questo scopo in tutto il mondo.

Key words: pollination, *Ophrys*, pseudo-copulation, Hymenoptera.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGREN L., KULLENBERG B., SENSENBAUGH T., 1983 - Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) and their Hymenopteran pollinators. - Nova Acta R. Soc. Scient. upsal., Ser. V.C., 3: 15-25.
- BERGSTRÖM G., 1978 - Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions (in: HARBORNE J.B. (Ed.), Biochemical aspects of plant and animal coevolution), Academic Press, New York: 207-231.
- 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. - Chemica Scripta 27: 313-325.
- 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 *Ophrys fusca* as insect mimetic attractants/excitants. - Chemica Scripta 25: 283-294.
- BORG-KARLSON A.K., BERGSTRÖM G., KULLENBERG B., 1987 - Chemical basis for the relationship between *Ophrys* Orchids and their pollinators. II. Volatile compounds of *O. insectifera* and *O. speculum* as insect mimetic attractants/excitants. - Chemica Scripta 27: 303-311.
- BORG-KARLSON A.K., TENGÖ J., 1986 - Odor mimetism ? Key substances in *Ophrys lutea* - *Andrena* pollination relationship (Orchidaceae - Andrenidae). - J. Chem. Ecol. 12 (9): 1927-1941.
- CADY L., 1965 - Notes on the pollination of *Caleana major*. - Orchadian 2: 34.
- CADY L., ROTHERHAM E.R., 1970 - Australian Native Orchids in Color. - Chas. E. Tuttle Co.; Rutland, Vermont.
- COLEMAN E., 1929 - Pollination of an Australian orchid, *Cryptostylis leptochila* F. Muell. - J. Bot. Lond. 67: 97-100.
- CORREVEON H., POUYANNE M., 1916 - Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. - J. Soc. Nat. Hort. France 4 (17): 29-47.
- CORREVEON H., POUYANNE M., 1923 - Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*. - J. Soc. Nat. Hort. France 4 (24): 372-377.
- DARWIN C., 1862 - On the various contrivances by which Orchids are fertilized by insects, London: 1-365.
- DODSON C.H., 1975 - Coevolution of Orchids and Bees (in: GILBERT L.E., RAVEN P.H. (Ed.), Coevolution of Animals and Plants): 91-99.
- FORDHAM F., 1946 - Pollination of *Calochilus campestris*. - Victorian Nat. 62: 199-201.
- FRANCKE W., SCHRÖDER W., BERGSTRÖM G., TENGÖ J., 1984 - Esters in the volatile secretion of Bees. - Nova Acta R. Soc. Scient. upsal., Ser V:C, 3: 127-136.
- GODFERY M.J., 1929 - Recent observations on the pollination of *Ophrys*. - J. Bot. Lond. 67: 298-302.
- JONES D.L., GRAY B., 1974 - The pollination of *Calochilus holtzei* F. Muell. - Amer. Orchid. Soc. Bull. 43: 604-606.
- KULLENBERG B., 1961 - Studies in *Ophrys* pollination. - Zool. Bidr. Upps. 34; 1-340, 51 pl.
- KULLENBERG B., BERGSTRÖM G., 1976 - Hymenoptera Aculeata males as pollinators of *Ophrys* Orchids. - Zoologica Scripta 5: 13-23.
- KULLENBERG B., BUËL H., TKALCU B., 1983 - Übersicht von beobachtungen über Besuche von *Eucera* - und *Tetralonia* - Männchen auf *Ophrys* - Blüten (Orchidaceae). - Nova Acta R. Soc. Scient. upsal., Ser. V.C., 3: 27-39.

- PAULUS H.F., GACK C., 1981 - New observations on pollination in *Ophrys* in southern Spain with special reference to the *Ophrys fusca* group. - Plant Syst. & Evolution 137 (4): 241-258.
- PESSON P., LOUVEAUX J., 1984 - Pollinisation et productions végétales. - I.N.R.A. Paris: 663 p.
- POUYANNE M., 1917 - La fécondation des *Ophrys* par les insectes. - Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord 8: 6-7.
- PRIESNER E., 1973 - Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hymenoptera, Apoidea) auf Inhaltsstoffe von *Ophrys*-Blüten. - Zoon Suppl. 1: 43-54.
- STOUTAMIRE W.P., 1983 - Wasp-pollinated species of *Caladenia* (Orchidaceae) in South-western Australia. - Aust. J. Bot. 31: 383-394.
- TENGÖ J., 1979 - Odour-released behaviour in *Andrena* male bees (Apoidea, Hymenoptera). - Zoon 7: 15-48.
- WARNCKE K., KULLENBERG B., 1983 - Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena* - und *Colletes cunicularius* - Männchen auf *Ophrys* Blüten (Orchidaceae). - Nova Acta R. Soc. Scient. upsal., Ser. V:C, 3: 41-55.

DR. ANDRÉ POUVREAU - Laboratoire de Neurobiologie comparée des Invertébrés - I.N.R.A. - C.N.R.S. (U.A. 1190), 91440 - Bures-sur-Yvette. France.

DR. REMI COUTIN - 20 bis, rue L. Hubert, 78140.Vélizy. France.

DR. CHARLES DESCOINS - Laboratoire des Médiateurs chimiques - I.N.R.A., Brouessy, Magny-les-Hameaux, 78470 Saint Rémy les Chevreuse. France.

Ricevuto l'11 luglio 1988; pubblicato il 2 dicembre 1988.