

Les clés de la pollinisation des *Ophrys*. Nicolas J. Vereecken

Les orchidées du genre *Ophrys* sont probablement les représentants les plus extraordinaires des *Orchidinae* dans la région méditerranéenne. Leurs fleurs délicates, de petite taille, aux couleurs parfois iridescentes et veloutées évoquent la présence d'un insecte perché sur une tige. C'est précisément cette première impression qui a inspiré Linné et bien d'autres botanistes lorsqu'ils entreprirent de décrire ces plantes étonnantes. Certaines se sont vu attribuer des noms d'Hyménoptères (l'*ophrys* abeille, l'*ophrys* bourdon), d'autres des noms de Diptères (l'*ophrys* mouche) et, plus loin encore de l'univers entomologique, on connaît aujourd'hui l'*ophrys* araignée ou encore l'*ophrys* bécasse. Voilà pour les "noms d'oiseaux".

Les fleurs insectiformes des *Ophrys* ont toujours intrigué les naturalistes. Ce n'est cependant que depuis l'époque de Konrad Sprengel, à la fin du 18ème siècle, que la communauté scientifique a progressivement adhéré à l'idée que les fleurs sont les parties sexuées des plantes, et que les insectes assurent le transfert de pollen des étamines d'une fleur au stigmate d'une autre, ce qui résulte en une fécondation et, peu de temps plus tard, en la

production d'un fruit qui contiendra les graines de la nouvelle génération. Une fois cette notion acceptée par la plupart des scientifiques et par le grand public, les premières recherches se sont focalisées sur l'identification des pollinisateurs, ces "convoyeurs de pollen", qui volent d'une fleur à l'autre, emportant malgré eux les grains de pollen et qui représentent l'intermédiaire essentiel à la reproduction sexuée des plantes dans ce qui s'apparente à un "ménage à trois" (deux plantes et un vecteur de pollen).

Mais qui sont ces pollinisateurs ? Cette question d'apparence simple est restée sans réponse jusqu'au début du 20e siècle. Ni Sprengel, ni Darwin, ni d'autres botanistes expérimentés qui parcouraient nos campagnes au cours des derniers siècles n'ont pu observer un quelconque insecte interagissant avec les fleurs de ces énigmatiques orchidées. Darwin a eu beau tourner les fleurs de l'*ophrys* mouche dans tous les sens, observer plusieurs centaines ou milliers de plantes dans le sud de l'Angleterre, il ne put jamais véritablement expliquer la raison d'être de ces fleurs insectiformes. Au sujet de l'*ophrys* mouche, il écrivit même que

"quelque chose semble ne pas tourner rond dans la biologie de cette orchidée". Comment en effet expliquer la fonction de ces fleurs-insectes ? De nombreuses hypothèses ont été formulées, certaines parfois complètement loufoques comme celle qui suggère que ces fleurs pourraient effrayer les pollinisateurs indésirables, les insectes phytophages ou les animaux herbivores (le bétail et les vaches en particulier). Il fallut attendre la fin du 19e siècle et la préparation par le botaniste suisse Henry Correvon d'une nouvelle édition de son "Album des Orchidées d'Europe centrale et septentrionale" pour que le voile se lève et que l'on commence à voir les *Ophrys* sous un angle tout à fait original. Correvon voyageait relativement peu, mais il avait établi tout un réseau de collaborateurs aux quatre coins de l'Europe et en Méditerranée qui lui faisaient parvenir des spécimens (herbiers ou plantes vivantes), ainsi que toute une série d'informations sur les types d'habitats où les plantes étaient observées. C'est ainsi qu'il chargea Maurice-Alexandre Pouyanne, botaniste amateur et par ailleurs Président de la Cour d'Appel de Siddi-bel-Abbès

Andrena morio (*Andrenidae*) [*Ophrys incubacea*]. Italia. Sardegna. Porto Alabe. 4.V.2009.



Andrena cinerea (*Andrenidae*) [*Ophrys lutea*]. France (34). Beaulieu. 14.IV.2010.
Andrena hesperia (*Andrenidae*) [*Ophrys corsica*]. Italia. Sardegna. Villanova Monteleone. 1.V.2009.



Impollinazione delle *Ophrys*

Le orchidee del genere *Ophrys* sono probabilmente le rappresentanti più straordinarie delle *Orchidinae* nell'area mediterranea. I loro fiori delicati, di piccole dimensioni e dai colori a volte iridescenti e vellutati, evocano la presenza di un insetto posato su uno stelo. È proprio questa prima impressione ad aver ispirato Linneo e molti altri botanici, quando si apprestarono a descrivere queste piante sorprendenti. Per l'aspetto villosso dei fiori alcune di esse si sono viste attribuire nomi di imenotteri (l'*ophrys* ape, l'*ophrys* calabrone), altri nomi di Ditteri (l'*ophrys* mosca) e, più lontano ancora dall'universo entomologico, sono note oggi l'*ophrys* ragno ed anche l'*ophrys* beccaccia. Ecco per "i nomi fantasiosi".

I fiori simili a insetti delle *Ophrys* hanno sempre incuriosito i naturalisti. Eppure è soltanto dall'epoca di Konrad Sprengel, alla fine del XVIII secolo, che la comunità scientifica ha gradualmente aderito all'idea che i fiori rappresentano gli elementi sessuali delle piante, e che gli insetti garantiscono il trasferimento del polline dallo stame di un fiore allo stigma di un altro; il risultato è la fecondazione e qualche tempo dopo la produzione di un frutto contenente i semi per la nuova generazione. Dopo che questo concetto fu accettato dalla maggior parte degli scienziati e dalla pubblica opinione, le prime ricerche si concentrano sull'identificazione degli impollinatori, questi «trasportatori di polline» che, volando da un fiore all'altro e asportando loro malgrado i grani di polline, rappresentano il mezzo essenziale per la riproduzione sessuata delle piante in un apparente rapporto a tre (due piante ed il vettore del polline).

Ma chi sono gli impollinatori? Questa domanda apparentemente semplice è rimasta senza risposta fino all'inizio del XX secolo. Né Sprengel, né Darwin, né altri botanici esperti che percorrevano le nostre campagne nei secoli passati non hanno potuto osservare un qualsivoglia insetto che interagisse con i fiori di queste enigmatiche orchidee. Darwin, per quanto abbia esaminato attentamente in tutti i sensi i fiori dell'*ophrys* mosca e osservato molte centinaia o addirittura migliaia di esemplari nel sud dell'Inghilterra, non ha mai realmente

en Algérie, de rassembler des observations sur l'écologie des *Ophrys* méditerranéens. Pouyanne passa plusieurs années à étudier ces plantes dans leur milieu naturel et il rapporta des observations totalement inédites et extrêmement détaillées, comme en témoigne cet extrait d'une de ses premières publications : "Asseyez-vous, en effet, au soleil, un petit bouquet d'*O. speculum* (= *O. ciliata*) à la main, sur un talus au-dessus duquel les mâles de *Colpa aurea* (= *Dasycolia ciliata*) exécutent leurs évolutions. Vous ne tardez pas à vous apercevoir qu'ils ont flairé, en quelque sorte, qu'ils ont repéré les fleurs que vous tenez [...] Il se pose alors sur le labelle, de manière que sa tête arrive tout près du stigmate, juste sous les pollinies, et que son abdomen plonge, à l'extrémité, dans les poils longs, fauves et épais qui forment comme une couronne barbue au labelle. Le bout de l'abdomen est alors agité, contre ces poils, de mouvements désordonnés, presque convulsifs, et l'insecte tout entier se trémousse ; ses mouvements, son attitude paraissent tout à fait semblables à ceux des insectes qui pratiquent des tentatives de copulation."

Cet extrait publié au début du 20e siècle est remarquable : il synthétise à lui seul ce qui a été confirmé par de nombreuses études jusqu'à nos jours, à savoir que les *Ophrys* attirent leurs pollinisateurs en produisant des parfums, des couleurs, des textures pileuses qui imitent relativement précisément les signaux reproductifs des femelles de certaines espèces d'insectes en particulier, principalement des abeilles sauvages et des guêpes solitaires. Les pollinisateurs sont donc exclusivement des mâles d'une ou de quelques espèces d'insectes, ils visitent les fleurs d'*Ophrys* pensant avoir affaire à une femelle réceptive, et ils opèrent des tentatives d'accouplement (pseudocopulation) sur cette "fausse femelle". Au cours de leurs mouvements convulsifs sur la fleur, ces mâles finissent par entrer en contact avec les masses gluantes qui portent les pollinies qui seront donc transférées sur une autre fleur au cours d'une prochaine tentative d'accouplement avec une autre fleur d'*Ophrys*.

Les découvertes de Pouyanne n'ont pas été reçues très favorablement par la communauté scientifique qui voyait dans ces descriptions un excès d'anthropomorphisme, une folle imagination d'un naturaliste non-professionnel. Il faut dire qu'à l'époque rien de tel n'avait encore été décrit dans la littérature et les interactions entre les insectes et les fleurs étaient principalement considérées comme reposant sur une base alimentaire : les insectes se nourrissent de pollen et de nectar, et leurs visites florales sont principalement basées sur le prélèvement d'une récompense florale alimentaire (pollen/nectar) "en échange" du service de pollinisation dont bénéficient les plantes. Imaginer qu'une plante puisse ne pas produire de nectar et "tromper" donc ses pollinisateurs était déjà presque impensable (Darwin lui-même ne croyait pas en une telle "imposture"!), et donc, *a fortiori*, le fait que certaines plantes imitent les signaux reproductifs des femelles de certains insectes pour s'attirer les faveurs des mâles correspondants en exploitant l'instinct sexuel de

ces derniers et sans offrir une quelconque récompense était une notion qui dépassait l'entendement. Correvon, lui, était convaincu de l'exactitude des faits rapportés par Pouyanne, et il proposa donc à ce dernier de co-signer un premier article qui fut publié dans le *Journal de la Société Nationale d'Horticulture de France* en 1916 ("Un curieux cas de mimétisme chez les orchidées", 4 : 29–47). Pouyanne poursuivit ensuite ses observations en Afrique du Nord, et il publia deux autres articles, seul d'abord en 1917 ("La fécondation des *Ophrys* par les insectes", *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord* 43 : 6–7) puis en collaboration avec Correvon en 1923 ("Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*", *Journal de la Société Nationale d'Horticulture de France* 4 : 372–377).

Ces observations ont ensuite été répétées par le Colonel Masters John Godfery (1922 : Notes on the fertilization of orchids. *Journal of Botany (Lond.)* 60 : 359–361; 1929 : Recent observations

Andrena flavipes (*Andrenidae*) [*Ophrys marmorata*]. France (66). Rivesaltes. 2.IV.2007.



potuto spiegare la ragion d'essere di questi fiori simili a insetti. Riguardo a ophrys mosca ha anche scritto: « qualcosa sembra non tornare nella biologia di questa orchidea ». Come spiegare dunque la funzione di questi fiori-insetto? Numerose ipotesi sono state formulate, alcune a volte un po' strampalate, come quella che suggeriva che questi fiori potessero spaventare gli impollinatori indesiderabili, gli insetti fitofagi e gli animali erbivori (il bestiame e le mucche in particolare). Fu necessario attendere la fine del XIX secolo e la preparazione da parte del botanico svizzero Henry Correvon di una nuova edizione del suo "Album des Orchidées d'Europe centrale et septentrionale", perché il velo si sollevasse e si cominciasse a vedere le *Ophrys* in un'ottica del tutto nuova. Correvon viaggiava relativamente poco, ma aveva creato in tutta Europa e nell'area mediterranea una rete di collaboratori, che gli facevano pervenire i campioni (piante d'erbario o viventi), ed anche una vasta gamma di informazioni sui vari habitat nei quali le piante erano osservate.

Eucera longicornis (*Apidae*) [*Ophrys fuciflora*]. Belgique. Lavaux-Ste-Anne. 7.VI.2011.



Cosicché diede l'incarico a Maurice-Alexander Pouyanne, botanico dilettante e presidente della Corte d'Appello di Sidi-Bel-Abbes in Algeria, di raccogliere elementi sull'ecologia delle *Ophrys* mediterranee. Pouyanne passò parecchi anni a studiare queste piante nel loro ambiente naturale e riportò osservazioni completamente nuove ed estremamente dettagliate, come testimonia questo estratto di una delle sue prime pubblicazioni: « Sedetevi ordunque al sole, un mazzetto di *O. speculum* (= *O. ciliata*) in mano, su un pendio sopra il quale i maschi di *Colpa aurea* (= *Dasycolia ciliata*) effettuano le loro evoluzioni. Non tarderete ad accorgervi che essi hanno in certo qual modo fiutato e individuato i fiori che voi avete in mano [...]. L'insetto si posa sul labello, in modo che la sua testa si avvicini allo stigma, proprio sotto i pollinii e che il suo addome si immerga all'estremità nei lunghi peli fulvi e folti, che formano come una corona barbata intorno al labello. L'estremità dell'addome viene agitata contro questi peli con movimenti disordinati, quasi convulsi e l'insetto

intero si dimena; i suoi movimenti e il suo atteggiamento sembrano del tutto simili a quelli degli insetti che mettono in atto tentativi di accoppiamento." Questo estratto pubblicato all'inizio del XX secolo è rimarchevole: sintetizza da solo ciò che è stato confermato da numerosi studi effettuati fino ad oggi, vale a dire che le *Ophrys* attirano i loro impollinatori producendo sostanze odorose, colori e orditure pelose, che imitano più o meno precisamente i segnali riproduttivi delle femmine di alcune specie di insetti, in particolare e principalmente api selvatiche e vespe solitarie. Gli impollinatori sono dunque esclusivamente maschi di una o di alcune di tali specie di insetti, che visitano i fiori delle *Ophrys* pensando di interagire con una femmina ricettiva e tentando di accoppiarsi (pseudocopulazione) con questa "falsa femmina". Durante i loro movimenti convulsi sul fiore, i maschi finiscono per entrare in contatto con le sostanze vischiose connesse ai pollinii, i quali saranno dunque asportati e trasferiti su un altro fiore nel corso di un successivo tentativo d'accoppiamento con un altro fiore di *Ophrys*.

Le scoperte di Pouyanne non sono state accolte molto favorevolmente dalla comunità scientifica, che vedeva in queste descrizioni un eccesso di antropomorfismo e la fervida immaginazione di un naturalista non professionale. Occorre dire che allora nulla di simile era mai stato descritto in letteratura e le interazioni tra gli insetti ed i fiori erano essenzialmente considerate come basate su un rapporto alimentare: gli insetti si nutrono di polline e di nettare e le loro visite ai fiori sono soprattutto legate al prelievo di una ricompensa alimentare del fiore (polline/nettare) per l'opera di impollinazione di cui usufruisce la pianta. Immaginare che una pianta possa non produrre nettare e "ingannare" dunque i suoi impollinatori era quasi impensabile (Darwin stesso non credeva in tale "impostura"!), e dunque, a maggior ragione, il fatto che alcune piante imitassero i "segnali" riproduttivi delle femmine di alcuni insetti per attirare i loro maschi sfruttando l'istinto sessuale di quest'ultimi e senza offrire alcuna ricompensa era un concetto che superava l'intelletto.

Correvon era convinto della correttezza dei fatti

on the pollination of *Ophrys*. *Journal of Botany (Lond.)* 67: 298–302) et la botaniste australienne Edith Coleman publia également une série d'articles dans lesquels elle présente plusieurs cas similaires d'interactions entre des hyménoptères et des orchidées sauvages australiennes basées sur du "leurre sexuel".

Les études scientifiques sur les *Ophrys* et leurs pollinisateurs débutèrent rapidement dès la fin de la Seconde Guerre mondiale. C'est surtout au Prof. Bertil Kullenberg que l'on doit la grande exploration de la pollinisation par leurre sexuel au sein du genre *Ophrys* et des détails du comportement des mâles au cours des visites florales, mais aussi la caractérisation de la très haute spécificité des interactions *Ophrys*-pollinisateurs : chaque espèce au sein de ce genre attire généralement une espèce de pollinisateur bien précise, mais il arrive d'observer que les fleurs sont parfois visitées par quelques espèces proches. C'est cette spécificité qui assure à ces orchidées une haute efficacité de la pollinisation, et l'attraction croisée vis-à-vis de plusieurs pollinisateurs peut occasionnellement mener à la formation d'hybrides naturels entre des espèces d'*Ophrys* pourtant bien définies morphologiquement. Les relations entre ces orchidées et leurs pollinisateurs sont donc hautement spécifiques puisqu'elles reposent sur l'imitation de signaux reproductifs (eux-mêmes hautement spécifiques !) mais il ne s'agit pas pour autant d'une relation 1:1 où chaque orchidée aurait uniquement un pollinisateur attiré ! C'est cette "flexibilité évolutive" des *Ophrys*, capables d'attirer parfois plusieurs pollinisateurs, qui leur assure parfois d'autres "roues de secours" pour produire une descendance quand par exemple leur pollinisateur le plus commun devient moins abondant localement à la suite d'une altération de son habitat naturel, de la disparition des ressources (fleurs, matériaux de construction des nids, etc.) dont il dépend pour son développement ou à toute autre menace qui pèse sur la bonne santé de ses populations en contact avec celles des orchidées. Il ne s'agit pas non plus d'une "coévolution", puisque dans le cas qui nous

préoccupe, les orchidées sont en quelque sorte des "parasites" de l'instinct sexuel de leurs pollinisateurs qui sont avant tout trompés, leurrés, et qui ne tirent aucun bénéfice net de leurs interactions infructueuses avec ces fleurs-insectes. C'est bel et bien l'orchidée qui s'adapte continuellement à l'insecte, et cette relation est strictement unilatérale : les insectes se développent très bien (mieux?) sans interagir avec ces plantes, et l'évolution des orchidées est sans impact sur l'évolution des insectes. C'est ce phénomène qui exclut la "coévolution" au sens strict, le phénomène bilatéral qui postule que l'évolution d'un organisme a un effet sur l'autre, et inversement. Les études contemporaines, initiées par Kullenberg, indiquent que la spécificité des interactions *Ophrys*-pollinisateurs repose principalement sur la chimie des parfums floraux. La composition de ces derniers imite relativement fidèlement la phéromone sexuelle des femelles des pollinisateurs spécifiques. C'est donc un cas de mimétisme chimique, et les fleurs des *Ophrys* émettent exactement les

Andrena nigroaenea (*Andrenidae*) [*Ophrys forestieri*]. France (64). Cadillon. 3.III.2007.



mêmes composés chimiques que ceux utilisés par les femelles d'insectes pour attirer les mâles au cours de la période de reproduction qui peut durer plusieurs semaines. Il s'agit donc, pour les *Ophrys*, de fleurir à un moment de l'année qui correspond globalement à la période reproductive de son/ses pollinisateur(s). Cette synchronisation de la phénologie est importante bien entendu, mais je profite de cette discussion pour tordre le cou à une notion souvent colportée dans la littérature qui voudrait que les fleurs des *Ophrys* soient visitées exclusivement avant l'émergence des femelles des pollinisateurs visés, et que les visites florales pseudocopulatoires cessent immédiatement dès que les mâles ont accès à leurs "vraies" partenaires sexuelles. La dernière décennie passée sur le terrain avec de nombreux naturalistes montre qu'il s'agit là d'une simplification abusive : les mâles restent sexuellement actifs jusqu'à leur dernier souffle, ils visitent les fleurs d'*Ophrys* dès leur émergence et tout au long de leur courte vie, que les "vraies" femelles soient présentes ou pas (encore).

riportati da Pouyanne, propose quindi a quest'ultimo di sottoscrivere un primo articolo che fu pubblicato sul *Journal de la Société Nationale d'Horticulture de France* nel 1916 ("Un curieux cas de mimétisme chez les orchidées", 4: 29-47). Pouyanne proseguì in seguito le sue osservazioni in Nordafrica e pubblicò altri due articoli, dapprima nel 1917 ("La fécondation des *Ophrys* par les insectes", *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord* 43: 6-7) poi in collaborazione con Correvon nel 1923 ("Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*", *Journal de la Société Nationale d'Horticulture de France* 4: 372-377). Queste osservazioni sono state in seguito ripetute dal colonnello John Masters Godfery (1922: Notes on the fertilization of orchids. *Journal of Botany (Lond.)* 60: 359-361, 1929. Recent observations on the pollination of *Ophrys*. *Journal of Botany (Lond.)* 67: 298-302), anche la botanica australiana Edith Coleman ha pubblicato una serie di articoli nei quali presenta numerosi casi simili di interazioni

Eucera oraniensis [*Ophrys bombyliflora*]. Italia. Sardegna. Villanova Monteleone. 5.V.2009.



tra imenotteri e orchidee selvatiche australiane, fondate sul cosiddetto «inganno sessuale». Gli studi scientifici sulle *Ophrys* e i rispettivi impollinatori cominciarono più speditamente a partire dalla fine della seconda guerra mondiale. È soprattutto al Prof. Bertil Kullenberg che si deve il grande approfondimento sull'impollinazione con l'inganno sessuale nel genere *Ophrys*, sui dettagli del comportamento dei maschi nel corso delle visite ai fiori, ma anche sulla caratterizzazione della elevata specificità delle interazioni *Ophrys*-impollinatori: ogni specie di questo genere attira solitamente insetti impollinatori ben precisi, ma a volte può accadere di osservare che i fiori siano visitati da qualche specie affine. Proprio questa specificità garantisce alle *Ophrys* una elevata efficacia dell'impollinazione, mentre l'attrazione incrociata di più impollinatori può occasionalmente condurre alla formazione di ibridi naturali tra le diverse specie di *Ophrys*, seppur ben definite morfologicamente. Le relazioni tra queste orchidee e i propri impollinatori sono altamente specifiche, in quanto si fondano

sull'imitazione dei segnali riproduttivi (a loro volta altamente specifici!), ma non è necessariamente un rapporto biunivoco nel quale ogni orchidea ha un solo impollinatore abituale! È questa "flessibilità evolutiva" delle *Ophrys*, capaci di attirare a volte più impollinatori, che garantisce loro alcune vie d'uscita per assicurarsi una discendenza, anche quando ad esempio l'impollinatore più comune diventa meno abbondante localmente a seguito di un'alterazione del proprio habitat naturale o della perdita di risorse (fiori, materiali per la costruzione dei nidi, ecc.) da cui dipende per il proprio sviluppo oppure di qualsiasi altra minaccia che influisca sulla buona salute delle popolazioni della zona. Non si tratta più di una «co-evoluzione», poiché nel caso in esame, le orchidee sono una qualche sorta di "parassiti" dell'istinto sessuale dei loro impollinatori, che vengono innanzitutto ingannati e illusi, ma che non traggono alcun beneficio chiaro dalle loro interazioni sterili e infruttuose con questi fiori-insetto.

È proprio l'orchidea ad adattarsi continuamente all'insetto e questa relazione è rigorosamente unilaterale: gli insetti si sviluppano molto bene (meglio?) senza interagire con queste piante e l'evoluzione delle orchidee va avanti senza alcun impatto sull'evoluzione degli insetti. Tale fenomeno esclude la «co-evoluzione» in senso stretto, in altre parole l'evoluzione di un organismo che ha un effetto sull'altro e viceversa.

Gli studi contemporanei, iniziati da Kullenberg, indicano che la specificità delle interazioni *Ophrys*-impollinatori si basa soprattutto sulla chimica delle sostanze odorose emesse dai fiori. La composizione di queste ultime imita abbastanza fedelmente i feromoni sessuali delle femmine degli impollinatori specifici. Si tratta quindi di un caso di mimetismo chimico, i fiori delle *Ophrys* emettono esattamente gli stessi composti chimici utilizzati dalle femmine degli insetti per attirare i maschi durante il periodo degli accoppiamenti, che può durare diverse settimane. Ecco dunque la necessità per le *Ophrys* di fiorire in un momento dell'anno che corrisponde generalmente al periodo riproduttivo dei propri impollinatori. Questa

Cependant, les phénomènes d'apprentissage olfactif de la part des pollinisateurs influencent la fréquence des visites florales : un mâle trompé par une orchidée sera généralement capable d'associer à la position spatiale dans la population et à l'odeur de l'orchidée une tentative d'accouplement infructueuse, et il aura donc tendance à ne plus visiter la même fleur. Ainsi, leurs pollinisateurs visitent généralement les *Ophrys* dès l'ouverture de la première fleur, et relativement moins par la suite. Ce phénomène a pour conséquence que, au terme d'une saison de reproduction, les fleurs situées en bas des inflorescences sont parfois plus porteuses de fruits que les autres situées sur le même individu.

Comme on le voit, les interactions entre les *Ophrys* et leurs pollinisateurs sont extrêmement complexes et elles font intervenir des canaux de communication multi-sensoriels. Pour qu'une pseudocopulation soit fructueuse, il faut tout d'abord que la fleur émette un parfum qui attire l'insecte à distance (parfois sur une distance de plusieurs mètres). Une fois à proximité de la fleur (< 10cm), l'insecte perçoit les couleurs du labelle (macule, tonalité du "corps" du labelle) et du périanthe, en particulier le contraste entre ces derniers et l'arrière-plan (la végétation). Certaines couleurs de périanthe peuvent augmenter les taux de visite par les pollinisateurs comme le rose des sépales chez *Ophrys heldreichii* pollinisé par les mâles de l'abeille solitaire aux longues antennes *Synbalonia rufa* (= *Eucera berlandi*). Chez d'autres pollinisateurs comme chez l'abeille solitaire *Colletes cunicularius*, la couleur du périanthe semble avoir relativement peu d'importance. Lorsque le pollinisateur entre en contact avec la fleur, il est guidé tactilement par une pilosité de surface qui lui fait prendre une position particulière au cours des pseudocopulations (position céphalique ou abdominale). La pilosité de surface stimule également l'insecte et permet de prolonger l'effet des parfums et des couleurs pour déclencher une véritable tentative d'accouplement sur le labelle. Un dernier élément qui a toute son importance dans la séquence



Andrena flavipes (Andrenidae) [*Ophrys funerea*]. Italia. Sardegna. Porto Alabe. 4.V.2009.

Andrena morio subsp. *lugubris* (Andrenidae) [*Ophrys incubacea*]. Italia. Sardegna. Porto Alabe. 29.IV.2009.



Eucera nigrescens (Apidae) [*Ophrys tenthredinifera neglecta*]. Suisse. Zürich. 12.V.2009. Les fleurs ont été rapportées de Sardaigne et testées pour leur attraction envers les abeilles mâles de Zürich.

Megachile parietina (Megachilidae) [*Ophrys ferrum-equinum*]. Grèce. Vassilopoulo. 2.V.2011.



Impollinazione

sincronizzazione della fenologia è ovviamente importante, a tal proposito approfitto della presente discussione per confutare una convinzione molto diffusa in letteratura, secondo la quale i fiori delle *Ophrys* sarebbero visitati esclusivamente prima dello sfarfallamento delle femmine e le visite pseudocopulatorie dei maschi ai fiori terminerebbero immediatamente alla comparsa dei loro "veri" partner sessuali. Nell'ultimo decennio, trascorso sul campo con numerosi naturalisti, ho dimostrato che si tratta di una semplificazione impropria: i maschi rimangono sessualmente attivi fino all'ultimo e si affacciano sui fiori delle *Ophrys* fin dalla loro nascita e per l'intero corso della loro breve vita, sia che "le vere" femmine siano presenti o meno. Peraltro i fenomeni di apprendimento olfattivo da parte degli impollinatori influenzano la frequenza delle visite ai fiori: un maschio ingannato da un'orchidea sarà abitualmente in grado di memorizzare la posizione e l'odore dell'orchidea associandoli ad un tentativo d'accoppiamento infruttuoso, e di conseguenza tenderà a non visitare più lo stesso fiore. Pertanto gli impollinatori visitano generalmente il primo fiore delle *Ophrys* alla sua apertura e conseguentemente meno i successivi. Questo fenomeno comporta che, al termine di una stagione di riproduzione, la porzione inferiore delle inflorescenze è a volte più ricca di frutti rispetto alle altre parti dello stesso esemplare.

Come si vede le interazioni tra le *Ophrys* e i loro impollinatori sono estremamente complesse e richiedono l'intervento di canali di comunicazione multi-sensoriali. Affinché una pseudocopulazione sia fruttuosa è necessario innanzitutto che il fiore emetta una sostanza odorosa capace di attrarre l'insetto da una certa distanza (a volte a distanza di parecchi metri). Avvicinatosi al fiore (<10 cm) l'insetto riconosce i colori del labelle (macula, cromie del «corpo» del labelle) e del perianzio, in particolare il contrasto tra questi e lo sfondo (la vegetazione). Alcuni colori del perianzio, come il rosa dei sepali in *Ophrys heldreichii* impollinata dai maschi delle api solitarie a lunghe antenne *Synbalonia rufa* (= *Eucera berlandi*), possono

comportementale qui mène au prélèvement (ou au dépôt) des pollinies est la correspondance de taille entre le pollinisateur et la fleur. Une fleur trop petite ou trop grande diminuera significativement la probabilité que l'insecte se positionne correctement pour prélever (ou déposer) les pollinies, et il existe donc une correspondance quantitative entre la taille du pollinisateur (elle-même proche de la taille du "modèle", à savoir la femelle de l'insecte) et celle du labelle des *Opbrys*.

Ces interactions mimétiques entre les *Opbrys* et leurs pollinisateurs présentent encore de nombreuses inconnues. Les pollinisateurs de nombreuses espèces d'orchidées n'ont pas encore été découverts, et par conséquent la spécificité des interactions doit encore être évaluée plus précisément. Les caractères floraux sont parfois très variables chez certaines espèces, beaucoup plus stables chez d'autres, ce qui peut compliquer l'identification des plantes dans leur milieu naturel. Il importe donc de pouvoir mieux cerner et

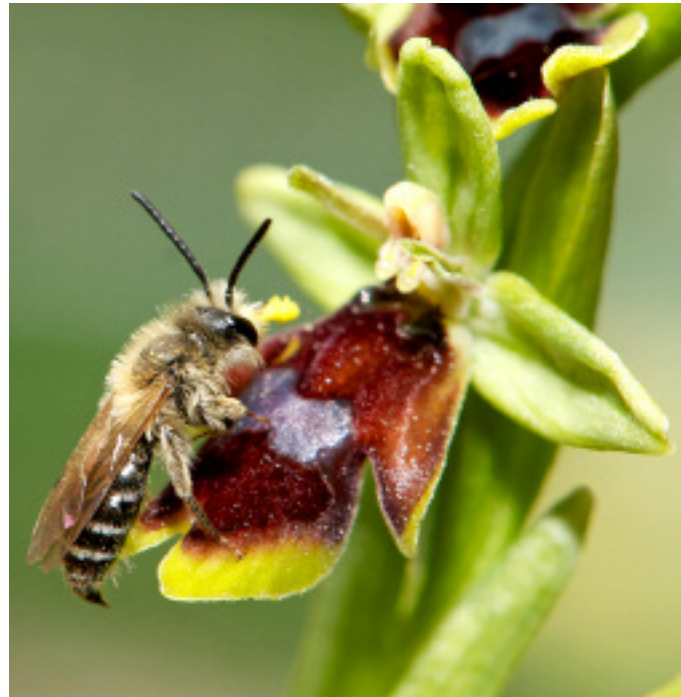
caractériser cette variabilité, et de déterminer dans quelle mesure elle est "neutre", c'est-à-dire sans implication sur les réponses comportementales des insectes, ou si, au contraire, certaines variations naturelles ont un impact sur la fréquence des visites par certains pollinisateurs, voire sur l'attraction d'un insecte qui n'était jusqu'ici pas encore impliqué dans la pollinisation des morphes plus régulièrement observés. Il s'agit là d'observations qui peuvent être réalisées par tout naturaliste avec peu de matériel et de connaissance de base.

De nombreux ponts de communication existent déjà entre le monde des entomologistes et celui des orchidophiles, et l'intensification des échanges entre ces naturalistes *a priori* sans intérêt commun pourrait mener à de nouvelles observations qui permettraient d'affiner nos connaissances des interactions *Opbrys*-pollinisateurs. L'ensemble de ces projets repose avant tout sur la caractérisation de la variabilité naturelle des plantes. Cette première étape, laborieuse, est absolument indispensable et nécessite un

investissement en temps et énergie considérable, de multiples rencontres et un nombre incalculable de prospections sur le terrain pendant de nombreuses années. Voilà la recette qui permet d'aboutir à une vision d'ensemble. La publication de cet ouvrage par mon ami Rémy Souche reflète admirablement chacun de ces ingrédients, et je suis convaincu qu'il sera réservé un accueil extrêmement favorable à cette synthèse sur les *Opbrys* d'Italie qui sera une référence pour les années à venir, et aussi pour les nouvelles générations d'orchidophiles.

Toutes les photographies de ce chapitre sont de Nicolas J. Vereecken.

Andrena combinata (Andrenidae) [*Opbrys aymoninii*].
France (12). L'Hospitalet-du-Larzac. 23.V.2010.



Andrena flavipes (Andrenidae) [*Opbrys marmorata*].
France (66). Rivesaltes. 2.IV.2007.



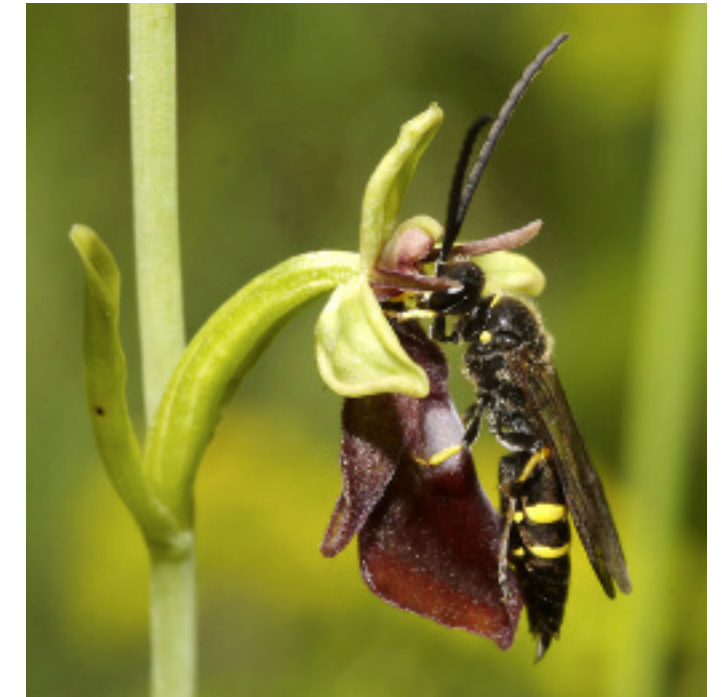
augmentare la quantità di visite degli impollinatori. Per altri impollinatori come per l'ape solitaria *Colletes cunicularius* il colore del perianzio sembra relativamente poco importante. Quando l'impollinatore entra in contatto con il fiore, è guidato tattilmente dalla pelosità superficiale del labello, che gli fa assumere una posizione particolare nel corso delle pseudocopulazioni (posizione cefalica o addominale). La pelosità superficiale stimola parimenti l'insetto e permette di prolungare l'effetto delle sostanze odorose e dei colori, per scatenare un vero tentativo d'accoppiamento con il labello. Un ultimo elemento di notevole importanza nella sequenza comportamentale che conduce al prelievo (o al deposito) dei pollinii è la correlazione tra le dimensioni del fiore e quelle dell'impollinatore. Un fiore troppo piccolo o troppo grande diminuirà significativamente le probabilità che l'insetto si posizioni correttamente per prelevare (o depositare) i pollinii, esiste dunque una corrispondenza quantitativa tra le dimensioni dell'impollinatore (vicine a quelle "del modello", cioè la femmina

Dasyscolia ciliata [*Opbrys speculum*]. Italia. Sardegna.
Alghero. 28.IV.2009.



dell'insetto) e quelle del labello delle *Opbrys*. Queste interazioni mimetiche tra le *Opbrys* ed i loro impollinatori presentano ancora numerosi aspetti da chiarire. Gli impollinatori di molte *Opbrys* non sono ancora stati individuati e quindi la specificità delle interazioni deve essere valutata con maggior precisione. In alcune specie i caratteri florali sono a volte molto variabili, mentre in altre sono molto più stabili, ciò può complicare l'identificazione delle piante nel loro ambiente naturale. Occorre dunque meglio circoscrivere e caratterizzare tale variabilità e stabilire quanto questo sia "neutrale", cioè senza implicazioni sulle risposte comportamentali degli insetti o se, invece, alcune variazioni naturali abbiano un impatto sulla frequenza delle visite di alcuni impollinatori o sull'attrazione di un insetto, che ancora non era coinvolto nell'impollinazione delle forme morfologiche più regolarmente osservate. Si tratta di osservazioni che possono essere realizzate da qualsiasi naturalista con pochi strumenti e scarse nozioni di base. Numerose

Argogorytes mystaceus (Crabronidae) [*Opbrys insectifera*].
Suisse. Effingen. 18.V.2007.



connessioni esistono già tra il mondo degli entomologi e quello degli orchidofili e l'intensificazione degli scambi tra questi naturalisti senza apparenti interessi comuni potrebbe condurre a nuove osservazioni, tali da permettere un affinamento delle nostre conoscenze sulle interazioni *Opbrys*-impollinatori.

L'insieme di questi progetti si appoggia innanzitutto sulla caratterizzazione della variabilità naturale delle piante. Questa prima tappa laboriosa è assolutamente indispensabile e richiede un investimento di tempo ed di energia considerevoli, molti incontri e innumerevoli indagini sul campo per parecchi anni. Questa la ricetta che permetterà di arrivare ad una visione globale. La pubblicazione di questa opera da parte dell'amico Rémy Souche riflette ammirevolmente ciascuno di questi ingredienti e sono convinto che sarà riservata un'accoglienza estremamente favorevole a questa sintesi sulle *Opbrys* d'Italia, che altresì costituirà un riferimento per gli anni a venire e per le nuove generazioni di orchidofili.