

La pollinisation de l'*Ophrys arachnitiformis* (Orchidaceae) par les mâles de *Colletes cunicularius* (L.) (Hymenoptera, Colletidae) dans les Pyrénées-Atlantiques (France)

Par Nicolas VEREECKEN * et David GENOUD **

Abstract. The pollination of *Ophrys arachnitiformis* (Orchidaceae) by patrolling males of the solitary bee *Colletes cunicularius* (Hymenoptera, Colletidae) was investigated in spring 2006 in southern France. Our observations provide evidence that *C. cunicularius* males pollinate the flowers of *O. arachnitiformis* in both “cephalic” and “abdominal” positions, which challenges previous records on the constancy of the position of the pollinator on the *Ophrys* flowers during “pseudocopulations”. Furthermore, these observations may account for the occasional formation of hybrids between sympatric *Ophrys* species sharing a pollinator but for which the position of the insect on the flowers differs during pseudocopulations.

Résumé. La pollinisation de l'*Ophrys arachnitiformis* (Orchidaceae) par les mâles de l'abeille solitaire *Colletes cunicularius* (Hymenoptera, Colletidae) a fait l'objet d'observations au cours du printemps 2006 dans le sud de la France. Nos investigations démontrent que les mâles de *C. cunicularius* pollinisent les fleurs de l'*O. arachnitiformis* en position “céphalique” et “abdominale”, ce qui remet en question la constance de la position des pollinisateurs sur les fleurs d'*Ophrys* au cours des “pseudocopulations”. De plus, ces observations comportementales permettent d'expliquer la formation occasionnelle d'hybrides entre espèces d'*Ophrys* sympatriques partageant le même pollinisateur mais pour lesquelles la position de l'insecte sur la fleur diffère au cours des pseudocopulations.

Mots-clés. *Ophrys*, pollinisation par leurre sexuel, *Colletes cunicularius*, hybridation.

Introduction

Les *Ophrys* se distinguent des autres genres d'orchidées européennes par l'originalité de leur mécanisme de pollinisation. N'offrant ni nectar ni pollen récoltable, contrairement à la majorité des Angiospermes, les fleurs des *Ophrys* parviennent néanmoins à s'attirer les faveurs des pollinisateurs grâce à un ingénieux simulacre floral connu sous le nom de “leurre sexuel” (*sexual deception*). Les fleurs de la majorité de ces orchidées attirent exclusivement les mâles de certaines espèces d'abeilles ou de guêpes solitaires qui, pensant trouver en ces fleurs une partenaire sexuelle potentielle, opèrent une tentative de copulation (ou *pseudocopulation*) sur le pétale modifié de la fleur de l'orchidée, le labelle (Kullenberg 1961; Borg-Karolson 1990). Cette surprenante stratégie de pollinisation n'est pas l'apanage des *Ophrys* puisque d'autres orchidées (et seulement des orchidées semble-t-il), notamment en Amérique du Sud, en Australie ou encore en Afrique du Sud sont pollinisées de façon similaire par des mâles d'insectes (diptères ou hyménoptères) (résumé par Schiestl et al. 2005).



Figure 1. Mâle de *Colletes cunicularius* (Hym. Colletidae) en pseudocopulation “céphalique” sur le labelle de l'*Ophrys arachnitiformis* (Orchidaceae) (Cadillon, France, 12.III.2006) (Photo N. Vereecken)

L'étonnante ressemblance entre les fleurs de certains *Ophrys* et l'apparence générale de certains insectes a depuis longtemps attiré l'attention des botanistes, comme en témoigne l'épithète spécifique attribué à certains *Ophrys* tels l'*Ophrys* mouche (*O. insectifera*), l'*Ophrys* abeille (*O. apifera*) ou encore l'*Ophrys* bourdon (*O. fuciflora*) (Proctor et al. 1996). Ce n'est pourtant que très récemment que les subtilités de cette supercherie florale ont été découvertes grâce à des études portant sur les caractères floraux de certains *Ophrys* et le comportement de leurs pollinisateurs.

* Service d'Eco-Ethologie Evolutive, Université Libre de Bruxelles CP 160/12, Av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique.

E-mail: nicolas.vereecken@ulb.ac.be

** Rue de Conseillé 29bis, F-40220 Tarnos, France.

E-mail: antidgc@aol.com



Figure 2. Mâle de *Colletes cunicularius* (Hym. Colletidae) en pseudocopulation "céphalique" sur le labelle de l'*Ophrys arachniformis* (Orchidaceae) (Cadillon, France, 14.III.2006) (Photo N. Vereecken)



Figure 3. Mâle de *Colletes cunicularius* (Hym. Colletidae) en pseudocopulation "abdominale" sur le labelle de l'*Ophrys arachniformis* (Orchidaceae) (Cadillon, France, 14.III.2006) (Photo N. Vereecken)

Les résultats de ces recherches démontrent que le parfum floral des *Ophrys* constitue le principal facteur responsable de l'attractivité des fleurs vis-à-vis des pollinisateurs et qu'il imite relativement fidèlement la phéromone sexuelle émise par les femelles des pollinisateurs concernés (Schiestl et al. 1999; Mant et al. 2005).

En dépit de la sophistication déployée pour attirer leurs pollinisateurs, les *Ophrys* sont généralement caractérisés par un taux de pollinisation relativement médiocre: seul un faible pourcentage des individus (le plus souvent moins de 15%) au sein d'une population participent au succès reproductif de cette dernière chaque année (Ayasse et al. 2000; Tremblay et al. 2005). Bien que ces estimations soient soumises à des variations inter-annuelles, inter-populationnelles et inter-spécifiques parfois importantes, il semble que la limitation globale du succès reproductif chez les *Ophrys* soit principalement due à la rareté des visites florales par les pollinisateurs (Tremblay et al. 2005). Par conséquent, il est relativement rare pour l'observateur, même sensibilisé à cette problématique, d'assister à une pseudocopulation et d'être le témoin de l'intégralité de la séquence de pollinisation (voir aussi Lorella et al. (2002)).

Observations printanières

Au cours du printemps 2006, nous avons eu l'occasion de parcourir les pelouses sèches sur les coteaux des villages du secteur de Lembeye et de Cadillon (Pyrénées-Atlantiques, France) où l'un d'entre nous (D.G.) avait repéré en 2005 un site favorable aux *Ophrys arachniformis* et à leur pollinisateur, *Colletes cunicularius* (L.) (Hymenoptera, Colletidae) (Figure 1). Ces deux espèces font actuellement l'objet de recherches portant notamment sur la caractérisation des phénomènes d'adaptation locale au sein des relations *Ophrys*-pollinisateurs. Ce projet de recherche vise plus particulièrement à réaliser des comparaisons systématiques du parfum des *Ophrys* et de la phéromone sexuelle des femelles des pollinisateurs en sympatrie, et ce à une échelle multi-populationnelle, de manière à

déterminer la "précision" du mimétisme chimique chez ces *Ophrys* à une échelle locale.

Résultats et discussion

Nos prospections au cours du printemps 2006 ont rapidement permis de localiser le site de nidification des abeilles sauvages. Situé sur une des seules parties de sol nu du coteau, le site comprenait environs 200 à 300 nids en activité à la mi-mars. De nombreuses femelles émergentes ont pu être capturées *in copula* pour les études sur les phéromones, et des observations comportementales ont été menées *in situ*.

En particulier, nos observations ont permis de disséquer le comportement des mâles de *C. cunicularius* au cours des pseudocopulations sur les fleurs d'*O. arachniformis*. A de nombreuses reprises, nous avons observé des mâles de *C. cunicularius* pseudocopulant en position "céphalique" (c'est à dire avec la tête dirigée vers la cavité stigmatique) (Figure 2), puis, au gré de leurs mouvements compulsifs, se retournant sur la fleur et effectuant une pseudocopulation "abdominale" (c'est à dire avec l'abdomen dirigé vers la cavité stigmatique) (Figure 3). Au cours des nombreuses pseudocopulations observées, les mâles de *C. cunicularius* semblaient systématiquement tenter de cerner l'inertie de leur pseudo-partenaire, un phénomène qui se traduisait régulièrement par une alternance des positions "céphalique" et "abdominale" sur la fleur de l'orchidée.

Le prélèvement des masses polliniques de l'orchidée par un mâle de *C. cunicularius* fut régulièrement observé, mais exclusivement en position "céphalique". Cependant, deux mâles de *C. cunicularius* ont été observés le 15.III.2006 portant les pollinies sur le bout de leur abdomen, ce qui témoigne d'un prélèvement des pollinies d'*O. arachniformis* (seule espèce présente sur le site étudié) en position "abdominale".

La position de l'insecte sur le labelle de l'orchidée au cours de la pseudocopulation est considérée comme relativement constante chez les *Ophrys* (Borg-Karlson 1990) et caractéristique des deux sections communément reconnues au sein du genre, à savoir les *Euophrys* (pseudocopulation "céphalique") et les *Pseudophrys* (pseudocopulation "abdominale") (Delforge



Figure 4. Détail floral d'*Ophrys luperkalis* Devillers-Terschuren & Devillers (Orchidaceae) (Valfflaunès, France, 14.III.2005) (Photo N. Vereecken)



Figure 5. Détail floral d'*Ophrys xcarqueirannensis* Camus (Orchidaceae) (Torreilles, France, 28.III.2005) (Photo N. Vereecken)

2005). De récentes analyses phylogénétiques menées à l'aide d'outils moléculaires ont récemment démontré la paraphylie de la section *Euophrys* (e.g., Bateman et al. 2003), remettant dès lors en question la conception traditionnelle de la systématique et de l'évolution des taxons au sein du genre *Ophrys*. Par ailleurs, des observations comportementales réalisées sur les mâles de *Phyllopertha horticola* L. (Coleoptera, Rutelidae), pollinisateurs de l'*O. fuciflora*, ont mis en évidence l'alternance de la position de l'insecte sur la fleur d'*Ophrys* au cours de la pseudocopulation, passant indifféremment de la position "céphalique" à la position "abdominale" (Tyteca et al. 2006).

Collectivement, ces résultats indiquent (i) que la conception traditionnelle de la systématique des *Ophrys* (i.e., la dichotomie *Pseudophrys* vs. *Euophrys*) mériterait une révision et (ii) que la position des pollinisateurs au cours des pseudocopulations n'est pas constante, l'insecte passant régulièrement de la position "céphalique" à la position "abdominale" (voir Figures 2 et 3). De récentes études portant sur la spécificité des relations *Ophrys*-pollinisateurs ont mis en évidence l'attractivité des fleurs d'*O. luperkalis* (Figure 4, un "*Pseudophrys*" pollinisé par les mâles d'*Andrena nigroaenea* (Kullenberg 1961, Schiestl et al. 1999)) vis-à-vis des mâles de *C. cunicularius* (N. Vereecken, résultats non publiés). Au cours de la pseudocopulation sur le labelle de l'*O. luperkalis*, les mâles de *C. cunicularius* ont également été observés dans les positions "abdominale" et "céphalique" (JC Milhé et R Milhé, comm. pers. 2006). Dès lors, un mâle de *C. cunicularius* prélevant les masses polliniques de l'*O. luperkalis* sur l'abdomen ou sur la face et visitant ensuite les inflorescences de l'*O. arachnitiiformis* peut potentiellement constituer un vecteur de pollen responsable de l'hybridation entre l'*O. luperkalis* et l'*O. arachnitiiformis* (Figure 5). Les hybrides entre ces deux espèces d'*Ophrys*, bien que relativement rares, se forment occasionnellement lorsque les espèces parentales sont présentes en syntopie et à condition qu'elles soient toutes deux attractives pour au moins l'un des pollinisateurs concernés.

Remerciements

Un grand merci à Rémy Souche (Saint-Martin-de-Londres, France) pour son agréable compagnie sur le terrain ainsi qu'à Jean-Claude Milhé (Anglet, France) et René Milhé (Agen, France) pour leur gentillesse et pour avoir partagé leurs observations de terrain.

Références bibliographiques

- Ayasse M, Schiestl FP, Paulus HF, Löfstedt C, Hansson B, Ibarra F & Francke W, 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* 54 : 1996-2006.
- Bateman RM, Hollingsworth PM, Preston J, Yi-Bo L, Pridgeon AM & Chase MW, 2003. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidaceae and selected Habenariaceae (Orchidaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 142 : 1-40.
- Borg-Karlson A-K, 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Phytochemistry* 29: 1359-1387.
- Delforge P, 2005. *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- Kullenberg B, 1961. *Studies on Ophrys pollination*. Zool. Bidr. Uppsala, 340p.
- Lorella B, Mahé G & Séité F, 2002. Pollinisateurs d'*Ophrys* en Bretagne. *L'Orchidophile* 151 : 91-96.
- Mant JG, Brändli C, Vereecken NJ, Schulz C, Francke W & Schiestl FP, 2005. Cuticular hydrocarbons as source of the sex pheromone in *Colletes cunicularius* (Hymenoptera: Colletidae) and the key to its mimicry by the sexually deceptive orchid *Ophrys exaltata* (Orchidaceae). *Journal of Chemical Ecology* 31(8) : 1765-1787.
- Proctor M, Yeo P & Lack A, 1996. *The Natural History of Pollination*. Harper-Collins, London.
- Schiestl FP, Ayasse M, Paulus HF, Löfstedt C, Hansson BS, Ibarra F & Francke W, 1999. Orchid pollination by sexual swindle. *Nature* 399 : 421-422.
- Schiestl FP, 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* 92 : 255-264.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK & Calvo RN, 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 84 : 1-54.
- Tyteca D, Rois A.-S. & Vereecken NJ, 2006. Observations on the pollination of *Ophrys fuciflora* by pseudocopulating males of *Phyllopertha horticola*. *Jour. Eur. Orch.* 38(1) : 203-214.