

Un pollinisateur pour *Ophrys drumana* P. DELFORGE

par Pierre DELFORGE (*)

Abstract. DELFORGE, P. - A pollinator for *Ophrys drumana* P. DELFORGE. Pollinations of *Ophrys drumana* by males of *Megachile (Chalicodoma) parietina* GEOFFROY in FOURCROY, 1785 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) are reported for the first time, and discussed.

Key-Words: Orchidaceae; *Ophrys*, *Ophrys bertolonii* species group, *Ophrys drumana*; Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae, *Megachile (Chalicodoma) parietina*. Pollination, pseudocopulation, sexual deception. Flora and fauna of France, Drôme, Vercors.

Introduction

J'avais tenté, ces 35 dernières années, à plusieurs reprises et sans succès, d'observer le pollinisateur d'*Ophrys drumana* dans des stations du contrefort méridional drômois du Vercors. *O. drumana* était en effet la seule espèce du groupe dont le pollinisateur n'était pas connu avec certitude (e.g. PAULUS & GACK 1999; DELFORGE 2013A). En mai 2012 et 2013 ainsi qu'en juin 2014, j'avais constaté à nouveau sur ces sites que très peu d'individus portaient des fleurs pollinisées ou des ovaires fructifiant. Les visites du ou des pollinisateur(s) d'*O. drumana* semblaient donc fort rares.

Toujours à la recherche de ce pollinisateur, je suis revenu en 2016 dans le Vercors drômois aux Combes, sous le col de Bacchus, au nord de Plan-de-Baix, un site très intéressant, bien connu des orchidophiles, et donc souvent parcouru. Il s'agit d'une vaste pâture calcicole en cours d'embroussaillage et en partie recolonisée par des pins, qui se développe aux alentours de 950 m d'altitude. Les Orchidées y sont généralement nombreuses. Lors du dernier voyage de la Section Orchidées d'Europe des Naturalistes belges dans le Vercors, à la fin de mai 2012, nous avons vu là, malgré une saison peu favorable, des centaines d'Orchidées appartenant à 12 espèces différentes, ainsi que de nombreux hybrides (DELFORGE 2013A: 34-35). Sur ce site, fleurissent habituellement des dizaines d'*Ophrys drumana* sans autre représentant du groupe d'*O. bertolonii*, un point important pour la recherche du ou des pollinisateur(s) spécifique(s) de cette espèce.

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

E-mail: pierredelforge@skynet.be

Manuscrit déposé le 25.VIII.2016, accepté le 3.XI.2016.

Les Naturalistes belges, 2016, 97, hors-série - spécial Orchidées n°29 [ISSN: 0028-0801]: 78-88

Deux observations

Le 25 mai 2016, j'ai parcouru les Combes par un temps assez lourd, sans vent, avec une température d'environ 22°C, sous un ciel voilé. Ces conditions sont généralement bonnes pour l'observation des pollinisateurs d'*Ophrys* (e.g. CORREVEON & POUYANNE 1916; DELFORGE 1996, 2001A, B, 2002, 2004A, B). Ce 25 mai 2016, j'ai compté environ 200 *Ophrys drumana* en fleurs ou en fin de floraison parmi 13 autres espèces d'Orchidées. Vers 11h45 GMT, en passant à proximité d'un petit *O. drumana* en fin de floraison, j'ai repéré une abeille en position de pseudocopulation sur une fleur sommitale. Cette abeille portait plusieurs pollinies sur la tête. J'ai pu faire quelques photos à environ 1,5 m de distance (Pl. 1) mais, lorsque je me suis approché plus avant, l'abeille s'est envolée. Je l'ai vue repasser plusieurs fois sur cette partie du site. Parmi les insectes volant à ce moment, elle était aisément repérable aux pollinies jaunes qu'elle portait sur la tête. Farouche et vélocité, elle était très difficile à approcher. Je l'ai vue se poser à deux reprises sur la fleur sommitale d'un autre *O. drumana* presque défleuri qu'elle a pollinisé. Au bout d'une heure d'affût patient, j'ai pu la capturer alors que, posée sur une petite pierre, elle tentait, avec les pattes avant, d'ôter les pollinies collées sur sa tête.

Le 28 mai 2016, par des conditions semblables mais plus chaudes encore, j'ai parcouru, vers 13h00 GMT, une pelouse calcicole et une garrigue à *Aphyllantes monspeliensis* en lisière d'une pinède mixte, à 375 m d'altitude, non loin du cimetière de Saint-Sauveur-en-Diois (Drôme). Ce site s'étend en versant nord sur les collines qui bordent la rive gauche de la Drôme. Parmi 8 espèces d'Orchidées en fleurs sur la pelouse et dans la garrigue, j'ai compté une cinquantaine d'*Ophrys drumana*, tous nettement en fin de floraison, voire fanés. Il n'y avait pas d'*O. saratoi* visibles sur ce site. Sur la fleur sommitale encore assez fraîche d'un *O. drumana* quasi fané, j'ai pu observer une pseudocopulation par une abeille qui portait 4 pollinies. Je l'ai capturée sans avoir pu la photographier, mon appareil n'étant pas prêt pour une prise de vue.

J'ai pu déterminer le genre des 2 abeilles capturées. Elles appartiennent manifestement à une espèce de *Megachile* LATREILLE, 1802, genre auquel toutes les espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* sont associées⁽¹⁾. Pour une confirmation et une détermination plus précise, j'ai soumis les 2 abeilles à N.J. VEREECKEN, Professeur à l'Université Libre de Bruxelles, puis, sur ses conseils, à G. LE GOFF, spécialiste des Apidés de France. Les 2 abeilles ont été identifiées: ce sont des mâles de l'abeille solitaire maçonne *Megachile (Chalicodoma) parietina* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785).

⁽¹⁾ Dans la littérature orchidologique, les abeilles pollinisatrices des espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* ont généralement été présentées comme appartenant au genre *Chalicodoma* LEPELETIER, 1841 (e.g. BÜEL 1978; PAULUS & GACK 1981, 1986, 1990A, 1992, 1999; PAULUS 2007; BORG-KARLSON 1990; VAN DER CINGEL 1995; GULLI et al. 2003; HAHN & SALKOWSKI 2005; VEREECKEN & PATIGNY 2005; CLAESSENS & KLEYNEN 2011; BREITKOPF 2012; BREITKOPF et al. 2014; MANZO et al. 2014). Les entomologistes ont longtemps débattu de la validité de ce genre, certains le tenant pour un sous-genre de *Megachile* LATREILLE, 1802 (e.g. FRIESE 1899; BERLAND 1965; BELLMANN 1999). C'est la tendance actuelle en entomologie (N.J. VEREECKEN comm. pers.) et l'option suivie ici. Mais beaucoup d'auteurs et de nombreux sites consacrés aux Apidés sur Internet utilisent encore *Chalicodoma* au rang de genre.



Planche 1. *Ophrys drumana* et son pollinisateur, *Megachile (Chalicodoma) parietina* ♂ au col de Bacchus (Vercors, Drôme, France), le 25 mai 2016.

En haut à gauche: une pseudocopulation; à droite: *Megachile (Chalicodoma) parietina* ♂ portant des pollinies. **En bas**: groupe et fleurs d'*Ophrys drumana*.

(photos P. DELFORGE)

Discussion

Megachile (Chalicodoma) parietina, la Mégachile (ou Chalicodome) des murailles, vole de mai à juillet et parfois jusqu'en août. Son aire de répartition actuelle va de la façade atlantique de l'Europe méridionale à la Grèce et à l'Ukraine à l'est (DEWULF & PRAZ 2014). Elle a besoin de zones sableuses ou caillouteuses chaudes dans un environnement très fleuri pour confectionner son nid et en approvisionner les cellules. C'est une espèce polylectique qui marque une préférence pour les Fabacées, en particulier pour le Sainfoin (*Onobrychis viciifolia* SCOPOLI) (e.g. ALBOUY 2010; VERECKEN et al. 2010). Comme la plupart des abeilles, *Megachile parietina* est en forte régression en Europe médiane comme en France, où elle ne peut plus être trouvée que dans les régions méridionales. Tous les facteurs de son déclin général en Europe occidentale ne sont pas encore bien compris (RASMONT et al. 2005; MÜLLER et al. 2006; VERECKEN et al. 2010; DEWULF & PRAZ 2014). Cette forte régression semble notamment causée par la dégradation des sites qui lui conviennent, par l'usage d'insecticides, ainsi que par les changements de pratiques agricoles, notamment la forte réduction des emblavures de Fabacées, et en particulier du Sainfoin, dans la moitié nord de la France (RASMONT 2003).

Par ailleurs, mes observations de pseudocopulations sont assez inhabituelles dans la mesure où ce sont des fleurs sommitales de plantes en fin de floraison qui ont attiré le pollinisateur d'*Ophrys drumana*. En effet, depuis que l'attraction des pollinisateurs des *Ophrys* par déception sexuelle a été comprise par POUYANNE, il a très généralement été observé que ce sont les fleurs basales de l'inflorescence de plantes en début de floraison qui sont les plus attractives: «Il est nécessaire de pouvoir faire les observations dès le début de la floraison, car ce sont ordinairement les premières fleurs qui sont le plus souvent fécondées; fréquemment les dernières restent non visitées.» (CORREVEON & POUYANNE 1916: 31; voir aussi e.g. KULLENBERG 1961; KULLENBERG et al. 1984; PAULUS & GACK 1990b).

Les pollinisateurs du groupe d'*Ophrys bertolonii*

Un pollinisateur au moins est maintenant connu pour chacune des 10 espèces du groupe d'*Ophrys bertolonii* (Tab. 1). Il est remarquable qu'il s'agit toujours de *Megachile* du sous-genre *Chalicodoma*, ce qui montre bien le rôle de certains genres d'abeilles pollinisatrices dans la diversification des différents groupes d'*Ophrys*, rôle et liens qu'ont très bien perçus et mis en évidence notamment PAULUS (e.g. 2007, 2015) et BREITKOPF et al. (2014).

Ophrys drumana et les espèces affines dans le sud-est de la France

Ophrys drumana a été signalé puis décrit des contreforts drômois du Vercors, holotype récolté à Beaufort-sur-Gervanne (DELFORGE in DELFORGE & TYTECA 1982; DELFORGE 1988, 2013A). Ses affinités ont ensuite été discutées lors d'une révision du groupe d'*O. bertolonii*, dans laquelle 10 espèces phylogénétiques ont été délimitées, dont 3 pour le sud-est de la France, *O. aurelia* P. DELFORGE, J. DEVILLERS-TERSCHUREN & P. DEVILLERS, *O. drumana* P. DELFORGE et *O. saratoi* E.G. CAMUS (pro

Tableau 1. Pollinisateurs des espèces du groupe d' <i>Ophrys bertolonii</i>			
<i>Ophrys</i>	<i>Megachile (Chalicodoma)</i>	Région	Références
<i>O. aurelia</i>	<i>M. parietina</i> (GEOFFROY in FOURCROY) <i>M. pyrenaica</i> LEPELETIER	SE-France	PAULUS & GACK 1999 WALRAVENS 1995
<i>O. balearica</i>	<i>M. sicula</i> (ROSSI)	Baléares	PAULUS & GACK 1999
<i>O. benacensis</i>	<i>M. parietina</i> (GEOFFROY in FOURCROY)	N-Italie	PAULUS in TYTECA 2001
<i>O. bertolonii</i>	<i>M. pyrenaica</i> LEPELETIER	S-Italie	BÜEL 1978 GULLI et al. 2003
	<i>M. parietina</i> (GEOFFROY in FOURCROY)	S-Italie	PAULUS & GACK 1986 PAULUS 2000
<i>O. bertoloniiiformis</i>	<i>M. benoisti</i> (TKALČU)	S-Italie (Monte Gargano)	PAULUS & GACK 1986
<i>O. catalaunica</i>	<i>M. pyrenaica</i> LEPELETIER	N-Espagne (Catalogne)	VERECKEN & PATINY 2005
	<i>M. albonotata</i> RADOSZKOWSKI		G.O.C. 2016
<i>O. drumana</i>	<i>M. parietina</i> (GEOFFROY in FOURCROY)	SE-France	la présente étude
<i>O. explanata</i>	<i>M. sicula</i> (ROSSI)	Sicile	PAULUS & GACK 1992
<i>O. flavicans</i>	<i>M. manicata</i> GIRAUD	Croatie (Dalmatie)	HAHN & SALKOWSKI 2005
<i>O. saratoi</i>	<i>M. albonotata</i> RADOSZKOWSKI	SE-France	PAULUS & GACK 1999

hybr.) (DELFORGE 1989, 1990; DELFORGE et al. 1989). À cette occasion, il a également été démontré qu'*O. bertolonii* MORETTI ne faisait pas partie de la flore française.

Les aires de répartition de ces 3 espèces françaises ont été esquissées (DELFORGE et al. 1989; DELFORGE 1990): littoral méditerranéen pour *O. aurelia*, préalpes calcaires proches de la Méditerranée et couloir rhodanien pour *O. saratoi*, flancs méridionaux du Vercors et basse vallée de la Drôme, mais aussi moyenne côte du Rhône au sud de Valence et préalpes de Digne pour *O. drumana*, cette dernière région étant citée essentiellement à partir de données de la littérature (e.g. CAMUS & CAMUS 1928-1929; PLAN 1980; DESCOING 1988). Cependant, malgré de nombreuses recherches personnelles ces 20 dernières années, je n'ai jamais observé *O. drumana* dans cette région.

En France, *Ophrys aurelia*, *O. drumana* et *O. saratoi* ont été progressivement intégrées dans des cartographies (JACQUET 1991A, 1995) ou dans les comptes rendus d'excursion (e.g. JACQUET 1990, 1991B; JASLIN & PERRIN 1992; SCAPPATICCI & SCAPPATICCI 1992), mais avec quelques approximations, causées en grande partie par le refus de prendre en compte *O. saratoi*. Paradoxalement, celui-ci a en effet souvent été considéré à la fois, comme synonyme d'*O. aurelia*, espèce précoce à grandes fleurs, et comme synonyme d'*O. drumana*, espèce moins précoce et à petites fleurs (PAIN 1994; BOURNÉRIAS 1998; BOURNÉRIAS & PRAT 2005; DUSAK et al. 2009; DUSAK et PRAT 2010; BONARDI et SCAPPATICCI 2012). Cependant, un autre auteur a estimé qu'*O. drumana* et *O. saratoi*

étaient synonymes ⁽²⁾ (SOCA 2001; SOUCHE 2004: 229, 2009: 143). Ces problèmes et leurs conséquences ont été évoqués notamment dans DELFORGE (2013B).

Ces errements taxonomiques, qui perdurent malencontreusement encore, ont empêché la reconnaissance de la présence d'*Ophrys saratoi* notamment en Ardèche et sur les contreforts rhodaniens du Vercors, où il est quelquefois identifié, notamment à Saint-Genis (Drôme), comme: «[...] *O. drumana* parfois bien curieux, [...]» (TISSERAND in SCAPPATICCI et al. 2012: 7). En effet, sur ce magnifique site, *O. drumana* et *O. saratoi* sont syntopiques et leurs floraisons se succèdent en se recouvrant parfois un peu (DELFORGE 2013B, et obs. pers. en 2014 et 2016), ce qui peut rendre perplexe les observateurs.

Dans ce contexte, HAAS (2011) a signalé une observation de pseudocopulation sur *Ophrys "drumana"* par un *Megachile* qui a été déterminé, sur photographie, comme un probable *Megachile (Chalicodoma) albonotata* RADOSZKOWSKI, 1886. L'observation a été faite le 2 juin 2010 à Beauregard-Baret (Drôme), au pied d'un contrefort rhodanien du Vercors, sur une pelouse de faible altitude, où, au début de juin, c'est normalement plutôt *O. saratoi* qui est encore suffisamment frais pour pouvoir attirer des pollinisateurs (obs. pers.). La photographie qui accompagne l'article (ibid.: 42) ne permet pas de déterminer avec précision, ni l'*Ophrys*, ni l'abeille, *Chalicodoma* étant un (sous-)genre dont la systématique est complexe (e.g. TKALČU 1977, 1979; WALRAVENS 1995).

Auparavant, PAULUS et GACK (1999) s'étaient penché sur la problématique du groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence, vu principalement sous l'angle des pollinisateurs. À cette occasion, ils avaient rappelé l'observation d'une pseudocopulation de *Megachile (Chalicodoma) pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* à Hyères (Var), publiée par É. WALRAVENS (1995). Pour leur part, PAULUS et GACK ont observé des pseudocopulations de *Megachile (Chalicodoma) parietina* et de *M. (Chalicodoma) pyrenaica* sur *Ophrys aurelia* et ont découvert le pollinisateur d'*O. saratoi*, *Megachile (Chalicodoma) albonotata*. Ces observations confirment, selon PAULUS et GACK, le statut spécifique d'*Ophrys aurelia* et d'*O. saratoi*. Ne connaissant pas personnellement *O. drumana*, PAULUS et GACK (1999) n'ont pas pris position sur son statut.

Cependant, dans un article où HAHN et SALKOWSKI publient la découverte du pollinisateur d'un autre membre du groupe d'*Ophrys bertolonii*, *O. flavicans*, de Croatie, apparaît dans une liste une communication orale de PAULUS qui désigne *Megachile (Chalicodoma) albonotata* comme pollinisateur d'*Ophrys drumana* (HAHN & SALKOWSKI 2005: 56). Il n'y a aucune précision sur l'origine de cette mention, de sorte qu'il n'est pas possible de savoir dans quelle localité ni à quelle époque cette observation a été faite (W. HAHN comm. pers.). Cependant, cette information a été répercutée (e.g. DELFORGE 2005, 2006, 2007, 2012A; VERECKEN & PATIGNY 2005; PAULUS 2007; CLAESSENS & KLEYNEN 2011).

(2) sub nom. *O. bertolonii* subsp. *saratoi* (E.G. CAMUS) SOCA, confusion nomenclaturale provoquée par une néotypification incorrecte d'*O. bertolonii* par SOCA (2001), cf. e.g. GREUTER in BAUMANN et al. (2002).

Les confusions qui ont entouré (et qui entourent parfois encore) la distinction d'*Ophrys aurelia*, d'*O. saratoi* et d'*O. drumana* en France incitent certainement à considérer avec réserves certains signalements d'*O. «drumana curieux»*, en particulier lorsqu'il s'agit de plantes munies de fleurs assez grandes et fleurissant assez tardivement, soit au début de juin à basse altitude. Ces réserves sont d'autant plus nécessaires si, de surcroît, les fleurs de ces *O. «drumana»* attirent *Megachile (Chalicodoma) albonotata*, pollinisateur d'*Ophrys saratoi*. En effet, mes observations de 2016 indiquent que c'est *Megachile (Chalicodoma) parietina* qui est attiré par *Ophrys drumana*. De ce fait, c'est très probablement *O. saratoi* et non *O. drumana* sur lequel une pseudocopulation a été photographiée à une date assez tardive par HAAS (2011) à Beauregard-Baret, un site de basse altitude.

Par ailleurs, il s'avère maintenant qu'*Ophrys aurelia* et *O. drumana* partagent un même pollinisateur, *Megachile (Chalicodoma) parietina*. Cependant, ces deux espèces sont diagnosables. Pour le groupe, *O. aurelia* possèdent de grandes fleurs dans la morphologie desquelles il n'y a pas de caractères attribuables à *O. sphogodes* (e.g. DELFORGE 1990). *O. drumana*, par contre, est muni des plus petites fleurs du groupe et celles-ci montrent, de plus, une intégration de caractères provenant d'un taxon du groupe d'*O. sphogodes*, qui dénotent une très probable hybridation ancienne (DELFORGE 1989, 1990, 1994; DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994). *O. aurelia* et *O. drumana*, de plus, sont strictement allopatriques et leurs périodes de floraison ne coïncident pas. Ces deux taxons peuvent donc être considérés comme deux espèces (biologiques, évolutives ou phylogénétiques, cf. e.g. DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 2013). Cette configuration est en effet assez semblable à celle de deux autres espèces du groupe, *O. explanata* de Sicile et *O. balearica* des Baléares, allopatriques stricts et tous deux pollinisés par *Megachile (Chalicodoma) sicula*. Ils sont considérés comme deux espèces, bien entendu par les botanistes qui se basent sur un concept biologique, évolutif ou phylogénétique de l'espèce (e.g. PAULUS & GACK 1999; PAULUS 2007).

Conclusions

Il est fort probable que c'est l'attraction spécifique de deux pollinisateurs différents qui constitue un mécanisme d'isolement prézygotique permettant à *O. drumana* et à *O. saratoi* de maintenir leur identité même quand ils sont syntopiques et partiellement synchrones, comme c'est le cas notamment dans la vaste combe de Saint-Genis [pour l'efficacité des mécanismes d'isolement prézygotiques qui séparent les espèces d'*Ophrys* via leur(s) pollinisateur(s) spécifique(s), voir e.g. VERECKEN et al. 2011 et leurs références; PAULUS 2015 et ses références].

Subsidiairement, les observations de pseudocopulations rapportées ici confirment, s'il en était encore besoin, le statut d'espèces biologiques, évolutives ou phylogénétiques d'*Ophrys aurelia*, d'*O. saratoi* et d'*O. drumana*.

Remerciements

Ma gratitude va à Gérard LE GOFF (Barentin, France) et à Nicolas J. VERECKEN (Université Libre de Bruxelles, Belgique) qui ont eu l'amabilité de déterminer les deux mâles de *Megachile (Chalicodoma) parietina*.

Bibliographie

- ALBOUY, V. 2010.- Dans les pas de Fabre. À la recherche du Chalicodome des murailles. *Insectes* n°159: 3-7.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. 2002.- Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch.* **34**: 129-206.
- BELLMANN, H. 1999.- Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe - L'identification, le comportement, l'habitat: 336p. Les guides du Naturaliste, Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris.
- BERLAND, L. (coll. BENOIST, R., BERNARD, F. & MANEVAL, W.) 1965.- Hyménoptères: Tome 7, 213p. in PERRIER, R. - La Faune de la France en tableaux synoptiques illustrés. Librairie Delagrave, Paris.
- BONARDI, D. & SCAPPATICCI, G. [coords] 2012.- À la rencontre des Orchidées de Rhône-Alpes: 336p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BORG-KARLSON, A.-K. 1990.- Chemical and ethological studies of pollinations in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Phytochemistry*. **29** (5): 1359-1387.
- BOURNÉRIAS, M. [éd.] 1998.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 416p. Biotope, coll. Parthénope, Paris.
- BOURNÉRIAS, M. & PRAT, D. [éds] 2005.- Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg: 2^e éd., 504p. Biotope, coll. Parthénope, Mèze.
- BREITKOPF, H. 2012.- Dynamic speciation processes in the Mediterranean orchid genus *Ophrys* L. (Orchidaceae). Tesis di Dottorato in Biologia Avanzata, Naples, pp.138
- BREITKOPF, H., ONSTEIN, R.E., CAFASSO, D., SCHLÜTER, Ph.M. & COZZOLINO, S. 2014.- Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive *Ophrys* orchids. *New Phytologist* **207**: 377-389. doi: 10.1111/nph.13219.
- BÜEL, H. 1978.- Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* MOR. *Orchidee* **29**: 106-109.
- CAMUS, E.G. & CAMUS, A. 1928-1929.- Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen: 559p + 11pl. [123-133]. Lechevalier, Paris.
- VAN DER CINGEL, N.A. 1995.- An Atlas of Orchid pollination - European Orchids: 175p + 123 pl. AA. Balkema, Rotterdam.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. 2011.- The flower of the European Orchid. Form and function: 439p. J. Claessens & J. Kleynen publ., Geulle (The Netherlands).
- CORREVEON, H. & POUYANNE, M. 1916.- Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. France* **17**: 29-47.
- DELFORGE, P. 1982.- *Ophrys bertolonii* sensu lato en France: 273-276 in DELFORGE, P. & TYTECA, D. - Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **115**: 271-288.
- DELFORGE, P. 1988.- Une orchidée nouvelle dans la Drôme. *Natural. belges* **69**: 188.
- DELFORGE, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en France. 1 Les Préalpes. *L'Orchidophile* **20** (85): 13-21.
- DELFORGE, P. 1990.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* MORETTI. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* **11** (1989): 7-29.
- DELFORGE, P. 1994.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 480p. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris.
- DELFORGE, P. 1996.- L'*Ophrys* du Gers, *Ophrys aegirtica*, une espèce méconnue de la flore française. *Natural. belges* **77** (Orchid. 9): 191-217.
- DELFORGE, P. 2001A.- Un pollinisateur pour *Ophrys laurensis*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 143-148.
- DELFORGE, P. 2001B.- Un pollinisateur pour *Ophrys lucana*. *Natural. belges* **82** (Orchid. 14): 140-142.

- DELFORGE, P. 2002.- Un pollinisateur pour *Ophrys tarquinia*. *Natural. belges* **83** (Orchid. 15): 36-38.
- DELFORGE, P. 2004A.- Un pollinisateur pour *Ophrys cilentana*. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 125-128.
- DELFORGE, P. 2004B.- Un pollinisateur pour *Ophrys villosa* s.l. *Natural. belges* **85** (Orchid. 17): 97-102.
- DELFORGE, P. 2005.- Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient: 3^e éd., 640p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2006.- Orchids of Europe, North Africa and the Middle East: 640p. A&C Black, London; Timber Press, Portland, Oregon (USA).
- DELFORGE, P. 2007.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux: 288p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2012.- Guide des Orchidées de France, de Suisse et du Benelux. 2^e éd.: 304p. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. 2013A.- Relation d'un voyage de la Section Orchidées d'Europe autour du Vercors (France) en mai 2012 et remarques sur quatre espèces d'*Ophrys* observées dans cette région. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 27-52.
- DELFORGE, P. 2013B.- *Ophrys bertolonii*, *Ophrys aurelia*, *Ophrys romolinii*. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 53-60.
- DELFORGE, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. 1989.- Le groupe d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. *Natural. belges* **70** (Orchid. 3): 73-84.
- DELFORGE, P. & TYTECA, D. 1982.- Quelques orchidées rares ou critiques d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **115**: 271-288.
- DESCOING, B.-M. 1988.- Le statut des espèces végétales protégées dans le département de l'Ardèche. *Bull. Soc. Linnéenne Lyon* **57**(6): 177-200.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 1994.- Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. *Natural. belges* **75** (Orchid. 7 suppl.): 273-400.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. 2013.- Orchidées et concepts modernes de l'espèce. *Natural. belges* **94** (Orchid. 26): 61-74.
- DEWULF, A. & PRAZ, C. 2014.- *Megachile parietina*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T19199035A50141970. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014>.
- DUSAK, F., LEBAS, P. & PERNOT, P. 2009.- Guide des Orchidées de France: 224p. Belin, Paris.
- DUSAK, F. & PRAT, D. [coords] 2010.- Atlas des Orchidées de France: 400p. Collection Pathénope, Editions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- FRIESE, H. 1899.- Die Bienen Europa's (Apidae europaeae). Teil V, Solitäre Apiden. Genus *Lithurgus*, Genus *Megachile* (*Chalicodoma*): 228p. C. Lampe, Innsbruck [Nachdruck A. Asher & Co., Ed. Anastatica, Amstelloidami 1969].
- G.O.C. (Grup Orquidologic de Catalunya) 2016.- *Ophrys catalunica*. http://www.ophrys.cat/magachile_albonotata.html.
- GULLI, V., TOSI, G., FILIPPI, L. & DEL PRETE, C. 2003.- On the pollination of some orchids of the genus *Ophrys* at Mount Argentario (Grosseto, Central-Western Italy). II. *O. bertolonii* MORETTI, *O. fuciflora* (F.W. SCHMIDT) MOENCH subsp. *fuciflora* and *O. bombyliflora* LINK. *Caesiana* **20**: 35-43.
- HAAS, J.-M. 2011.- Le complexe d'*Ophrys bertolonii*. *Bull. SFO Lorraine-Alsace* 2011. **25**(2): 8-9, fig. p. 42.
- HAHN, W. & SALKOWSKI, H.-E. 2005.- Zur Kenntnis von *Ophrys flavicans*. *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **21** (1) ["2004"]: 48-58.
- JACQUET, P. 1990.- Compte rendu des excursions 1990 de la région Rhône-Alpes. *L'Orchidophile* **21**: 180-181.
- JACQUET, P. 1991A.- Compte rendu des excursions lyonnaises de 1991. *L'Orchidophile* **22**: 234-235.
- JACQUET, P. 1991B.- Une répartition des Orchidées sauvages de France. Mise à jour 1991. *L'Orchidophile* **22**: 14-15.
- JACQUET, P. 1995.- Une Répartition des Orchidées Sauvages de France (3^{ème} édition): 100p. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
- JASLIN, P. & PERRIN, J.-F. 1992.- Une nouvelle orchidée dans les Bouches-du-Rhône. *L'Orchidophile* **23**: 91-95.
- KULLENBERG, B. 1961.- Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidr. Uppsala* **34**: 1-340.

- KULLENBERG, B., BORG-KARLSON, A.-K. & KULLENBERG, A.-L. 1984.- Field studies on the behaviour of the *Eucera nigrilabris* male in the odour flow from flower labellum extract of *Ophrys tenthredinifera*. *Nova Acta R. Soc. Sci. Ups. Ser. V.C.* **3**: 79-110.
- MANZO, A., PANSERI, S., VAGGE, I. & GIORGI, A. 2014.- Volatile fingerprint of Italian populations of Orchids using solid phase microextraction and gas chromatography coupled with mass spectrometry. *Molecules* **19**: 7913-7936.
- MÜLLER, A., DIENER, S., SCHNYDER, S., STUTZ, K., SÉDIVY, C. & DORN, S. 2006.- Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conser.* **130**: 604-615.
- PAIN, Th. 1994.- Excursion en Ardèche et dans le Gard 12-15 mai 1994. *L'Orchidophile* **25**: 285-286.
- PAULUS, H.F. 2000.- Zur Bestäubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* ROLLI ex PAULUS spec. nov. aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orch.* **17**(2): 4-33.
- PAULUS, H.F. 2007.- Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* **20**, n.s. 66: 255-294.
- PAULUS, H.F. 2015.- Bestäuber als Isolationsmechanismen: Freilandbeobachtungen und Experimente zur Spezifität der Bestäuberanlockung in der gattung *Ophrys* (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid.* **32**(1): 143-200.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1981.- Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. *Pl. Syst. Evol.* **137**: 241-258.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1986.- Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* - Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 48-86, Taf. 2-3.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990a.- Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel J. Bot.* **39**: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1990b.- Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. *Pl. Syst. Evol.* **169**: 177-207.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1992.- Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien. *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **43** ["1990"]: 119-141; Farbtafel 1.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. 1999.- Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO-Frankreich) Ligurien und Toscana (NW-Italien) (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). *J. Eur. Orch.* **31**: 347-422.
- PLAN, P. 1980.- Un *Ophrys bertolonii* du bord sud des Alpes. *L'Orchidophile* **11**(43): 1601-1602.
- RASMONT, P. 2003.- Jean-Henri Fabre pourrait-il observer aujourd'hui tous ces insectes ? : 209-220 in Jean-Henri Fabre, un autre regard sur l'insecte. Actes du Colloque International sur l'Entomologie, 18-19 octobre 2002, Saint-Léons-en-Lévêzou (France, Aveyron): 275p. Conseil général de l'Aveyron, Rodez.
- RASMONT, P., PAULY, A., TERZOY, M., PATINY, S., MICHEZ, D., ISERBYT, S., BARBIER, Y. & HAUBRUGE, É. 2005.- The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. SCAPPATICCI, C. & SCAPPATICCI, G. 1992.- Compte rendu des sorties lyonnaises 92. *L'Orchidophile* **23**: 245-246.
- SCAPPATICCI, G., TISSERAND, J.-F., GÉVAUDAN, A., SÉRET, M., GAUTHIER, J. & BONARDI, D. 2012.- Compte rendu des activités 2012. *Bull. Gr. Rhône-Alpes S.F.O.* n°26: 3-16.
- SOCA, R. 2001.- Les *Ophrys* de la Section *bertoloniorum*. *Monde Pl.* **96** (472): 10-15.
- SOCHE, R. 2004.- Les Orchidées sauvages de France grandeur nature: 340p. Les créations du Pélican: Vilo, Paris.
- SOCHE, R. 2009.- Orchidées de Genova à Barcelona: 224p. Éditions Sococor, Saint-Martin-de-Londres.
- TKALČU, B. 1977.- Taxonomisches zu einigen Paläarktischen Bienenarten (Hymenoptera: Apoidea). *Vestn. Cesk. Spolecn. Zool.* **41**: 223-239.
- TKALČU, B. 1979.- Neue paläarktische Taxa der Familie Megachilidae. *Casopis Slezského Musea v Opave, Opava*, ser. A *Hist. Natur.* **27**: 153-169.
- TYTECA, D. 2001.- Notes sur les Orchidées de Ligurie et de Vénétie (Italie). *L'Orchidophile* **32**: 117-126.

- VERECKEN, N.J., NIOLU, P., DUFRENE, É. & LE GOFF, G. 2010.- Observations sur les nids de deux chalicodomes et leurs occupants en Sardaigne (Italie). *Osmia* 4: 15-19.
- VERECKEN, N.J. & PATINY, S. 2005.- On the pollination of *Ophrys catalaunica* O. DANESCH & E. DANESCH by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (LEPELETIER) (Hymenoptera, Megachilidae). *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 57-64.
- VERECKEN, N.J., STREINZER, M., AYASSE, M., SPAETHE, J., PAULUS, H.F., STÖKL, J., CORTIS, P. & SCHIESTL, F.P. 2011.- Integrating past and present studies on *Ophrys* pollination – a comment on BRADSHAW et al. *Bot. J. Linn. Soc.* 165: 329–335.
- WALRAVENS, É. 1995.- Un pollinisateur pour *Ophrys aurelia* P. DELFORGE, J. & P. DEVILLERS-TERSCHUREN 1989. *Natural. belges* 76 (Orchid. 8): 98-102.

