

## Couleur, odeur et succès reproducteur chez une orchidée tropicale

Roxane DELLE-VEDOVE<sup>1</sup>, Nicolas JUILLET<sup>1,2,3</sup>, Jean-Marie BESSIERE<sup>4</sup>, Thierry PAILLER<sup>2</sup>, Laurent DORMONT<sup>1</sup> & Bertrand SCHATZ<sup>1</sup>

1) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR CNRS 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

roxane.delle-vedove@cefe.cnrs.fr

2) UMR53, Laboratoire des Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97715 St Denis de la Réunion messag cedex 9, France

3) Adresse actuelle : Conservatoire Botanique National de Corse, Office de l'Environnement de la Corse, avenue Jean Nicoli, 20250 Corte, France

4) Ecole Nationale Supérieure de Chimie de Montpellier, 8 rue de l'Ecole Normale, 34296 Montpellier cedex 5, France

**Abstract – Color, odor and fruit set in a tropical orchid.** Intraspecific variations of floral color are quite rare in angiosperms, but more common in deceptive orchids. Several studies reported these variations and their effects on individual reproductive success. However, the combined effects of other attractive traits (color, morphology) have been rarely studied, especially in orchids. We conducted here an integrative study by quantifying different traits in a deceptive orchid of Réunion Island, the sylvatic calanthe (*Calanthe sylvatica*) which displayed three varieties with different colors (called *alba*, *purpurea* and *lilacina*). We showed here significant differences among these three varieties for all measured traits (morphology, color, odor, fruit set). The *alba* variety bloomed at lower altitude and later than the two others which bloomed in forest in higher altitude. Individuals of the *alba* variety displayed a higher fruit set than those of the two colored varieties. Thus, pollinator attraction in this deceptive orchid is the result of complex combination among floral and ecological traits

**Résumé –** Les variations intraspécifiques de la couleur des fleurs sont assez rares chez les angiospermes, mais plus communes chez les orchidées trompeuses. De nombreuses études ont examiné ces variations et leur impact sur le succès reproducteur des individus, mais leurs effets conjugués avec d'autres caractères attractifs tels que l'odeur ou la morphologie ont rarement été étudiés, en particulier chez les orchidées. Dans une étude intégrative, nous avons quantifié les différents caractères chez une espèce d'orchidée trompeuse de l'île de la Réunion, la calanthe sylvatique (*Calanthe sylvatica*) qui présente trois variétés de couleur différentes (nommées *alba*, *purpurea* et *lilacina*). Nous avons mesuré des différences entre ces trois variétés pour chacun des caractères étudiés (morphologie, couleur, odeur, succès reproducteur). La variété *alba* fleurit à basse altitude et plus tardivement que les deux autres variétés, qui fleurissent dans les forêts d'altitude. Les individus de la variété *alba* ont un succès reproductif plus important que les individus des variétés colorées. L'attraction des pollinisateurs de cette espèce d'orchidée trompeuse tropicale est ainsi liée à des combinaisons complexes entre caractères floraux et écologiques.

## INTRODUCTION

Les angiospermes comptent plusieurs exemples de variations intraspécifiques de traits floraux (entre individus d'une même population ou entre populations ; Azuma *et al.*, 2001), comme la couleur (Schemske & Bierzychudek, 2007), l'odeur (Knudsen *et al.*, 2006) ou la taille des fleurs (Galen, 1999). Ces différences peuvent être dues à une sélection exercée par les pollinisateurs au niveau de la couleur (Jones & Reithel, 2001 ; Gigord *et al.*, 2001 ;

Dormont *et al.*, 2010) et de l'odeur des fleurs (Azuma *et al.*, 2001 ; Raguso *et al.*, 2003 ; Knudsen *et al.*, 2006) en influençant le succès reproducteur des plantes visitées. Cependant, des facteurs environnementaux, ou des interactions pleiotropiques entre les différents traits floraux peuvent jouer un rôle important sur les variations observées et leur maintien (Galen, 1999 ; Jersakova *et al.*, 2006 ; Dormont *et al.*, 2010).

Les insectes apprennent à associer les différents signaux floraux lorsqu'ils sont associés à une récompense (nectar, pollen,...) offerte par les fleurs. C'est pourquoi les espèces trompeuses (qui attirent les insectes sans leur offrir de récompense), constituent un cas particulier. Assez rare chez les angiospermes en général, cette stratégie est présente chez plus d'un tiers des espèces d'orchidées. Un nombre important de ces espèces présentent une variabilité phénotypique importante entre individus d'une même population au niveau de la couleur et de l'odeur émise (Salzmann *et al.*, 2007; Dormont *et al.*, 2010). Ces espèces trompeuses polymorphes constituent donc un modèle d'étude idéal de la variation des caractères floraux et de leurs effets sur les pollinisateurs.

Nous avons examiné cette variation des caractères floraux chez une espèce d'orchidée trompeuse, la calanthe sylvatique (*Calanthe sylvatica*) qui présente trois variétés différenciées par la couleur des fleurs : lilas, pourpres ou blanches (Fig. 1). Elle a une répartition pantropicale, fleurit pendant l'été austral et peu d'informations existent quant au système de reproduction et de pollinisation. Nous avons abordé les questions suivantes : (1) quelles sont les différentes caractéristiques des trois variétés ? (2) Existe-t-il des associations particulières entre ces différents traits ? (3) Le succès reproducteur est-il similaire entre ces trois variétés ? 4) Quelles hypothèses pour expliquer le maintien du polymorphisme de cette espèce ?



**Figure 1.** La *Calanthe sylvatica* (*Calanthe sylvatica*) présentée ici sous deux de ces formes colorées (pourpre à gauche et blanche à droite) est une espèce forestière, assez grande (jusqu'à 1m de haut) et présente en région tropicale. (Photos B. Schatz)

## MATERIEL ET METHODES

### Site et matériel biologique

Située dans l'océan indien, l'île de La Réunion forme avec l'île Maurice et l'île Rodrigue l'archipel des Mascareignes. Ile océanique formée il y a 3 millions d'années, c'est la plus jeune de ces trois îles, mais aussi la plus grande (2512 km<sup>2</sup>) et la plus haute (Piton des Neiges, 3069 m). Avec Madagascar et l'ensemble des îles du Sud Ouest de l'océan indien, elle appartient à l'un des 34 "hot spots" de la biodiversité mondiale définis par Myers *et al.* (2000). Les importants gradients d'altitude et de précipitations donnent à l'île de La Réunion une grande diversité d'habitats, et donc de types de végétation que Cadet (1980) a regroupé en quatre grands types : 1) la forêt tropicale humide de basse altitude de 200 à 500 m (FTHBA), 2) la forêt tropicale humide de moyenne altitude entre 500 et 1100 m (FTHMA), 3) la forêt de montagne (FM) entre 1100 et 1800, et 4) au-delà de 1800 m la végétation altimontaine. L'île de La Réunion présente un faible nombre d'espèces et d'individus par espèces d'insectes pollinisateurs à l'exception des Sphingidae particulièrement bien représentés sur l'île (Guillermet & Guillermet, 1986). Ainsi, beaucoup d'orchidées réunionnaises ont développé l'autogamie en réponse au manque de pollinisateurs (Jacquemyn *et al.*, 2005). La présence d'orchidées trompeuses sur cette île en est d'autant plus intéressante que cette stratégie est généralement associée à un très faible taux de pollinisation (Neiland & Wilcock, 1998 ; Jersakova *et al.*, 2006).

Le genre *Calanthe* (Orchidaceae) appartient à la sous-famille des Epidendroideae (10 000 espèces, 90 à 100 genres) et à la tribu des Arethuseae (500 espèces). C'est un vaste genre tropical terrestre présent en Afrique, Asie et Australie, qui comprend plus de 150 espèces. La *Calanthe* sylvatique (*Calanthe sylvatica* (Thouars) Lindley) est une espèce des sous-bois, et son aire de répartition à la Réunion s'étend de 150 à 1600 m. Caractérisée par la présence d'un éperon sans nectar et par une des plus grandes inflorescences des orchidées de La Réunion, il s'agit d'une espèce trompeuse et dépendante des pollinisateurs pour sa reproduction (Micheneau, com. pers.). Elle présente des individus ayant trois formes de couleur blanche, lilas et pourpres (décrites dans la flore comme trois variétés dénommées *alba*, *lilacina* et *purpurea* ; Jacob de Cordemoy, 1895) (Figure 1). Le pollinisateur principal serait le sphinx diurne (Sphingidae) de l'espèce *Macroglossum milvus* (Pailler, com. pers.), qui n'a été pour l'instant observé que sur la forme lilas. Les connaissances sur l'espèce *C. sylvatica* et son écologie étaient très limitées avant cette étude.

### Inventaire et cartographie des populations

Un important travail préliminaire de prospection a été effectué sur différents secteurs de l'île de la Réunion, orienté par la base de données de l'équipe du laboratoire PVBMT (T. Pailler, com. pers.) et les informations issues d'orchidophiles locaux. A chaque station de *calanthe* sylvatique (re)découverte, ont été relevés la latitude, la longitude, l'altitude, le type de milieu et la date approximative de floraison (extensible sur 3 mois dans une population selon Micheneau, com. pers.). Ces informations nous ont permis d'établir des cartes de répartition, les périodes de floraison, et le type de milieu de chaque variété. Le tableau 1 détaille l'échantillonnage pour les trois variétés de *calanthe*.

### Etude de la couleur

Les spectres de réflectance de chacune des couleurs de fleurs ont été analysés sur du matériel frais (fleurs prélevées le jour même pour éviter l'altération des pigments). Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un spectromètre USB2000 (Ocean Optics) avec une source lumineuse halogène à tungsten (mesures dans la gamme 450 à 700 nm). Les mesures ont été effectuées au niveau externe du labelle, représentatif de la couleur globale de la fleur.

**Tableau 1** : Plan d'échantillonnage de l'étude.

	Variétés de <i>Calanthe sylvatica</i>		
	<i>alba</i>	<i>lilacina</i>	<i>purpurea</i>
Nombre de populations :			
Répartition géographique	10	10	8
Phénologie	22	8	7
Traits floraux	3	4	5
Nombre d'individus :			
Couleur	43	62	38
Odeur	14	17	15
Morphologie	44	70	85
Succès reproducteur	93	154	158

### Morphologie

Après les mesures de couleur et dissection des pièces florales, les fleurs ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique (précision : 0.001mm) pour les 7 caractères floraux suivants : longueur et largeur du sépale médian, longueur et largeur du pétale latéral, longueur et largeur du labelle et, longueur de l'éperon.

### Etude des odeurs

L'analyse chimique des composés organiques volatils (COV) du bouquet floral a été réalisée en deux étapes. Tout d'abord, le prélèvement *in situ* des composés volatils émis par les fleurs a été réalisé par la méthode de la micro-extraction en phase solide (SPME) sur des fibres absorbantes du type polydiméthylsiloxane/ divinylbenzène (PDMS-DVB 65µm) (Supelco). Les inflorescences sont ensachées dans un sac de plastique Nalophan® inodore, où est insérée une fibre SPME pendant 2h entre 9h et 13h (période optimale d'activité maximale des pollinisateurs et sans pluie). Une fibre placée dans un sac vide permet de réaliser un témoin à chaque échantillonnage (retrait ultérieur des COV de l'air ambiant). La seconde étape est l'analyse des COV piégés sur la fibre SPME à l'aide d'un chromatographe en phase gazeuse couplé à un spectromètre de masse (GC-MS) (GC) (Varian CP-3800 / Saturn 2000). Le chromatographe permet de séparer les différents composés volatils selon leur poids moléculaire et leur volatilité afin de faciliter leur identification basée sur leur indice de rétention relatif, calculé par la méthode de Kovats et comparé avec ceux connus (Adams, 1995) avec l'aide d'un chimiste spécialiste (J.M. Bessière). L'importance relative de chaque composé est exprimée en pourcentage dans le bouquet final.

### Succès reproducteur

Dans chaque population et à la fin de la période de floraison, le taux de pollinisation (= nombre de fleurs pollinisées divisé par le nombre total de fleurs sur l'inflorescence) a été relevé pour tous les individus marqués précédemment et retrouvés sur le site.

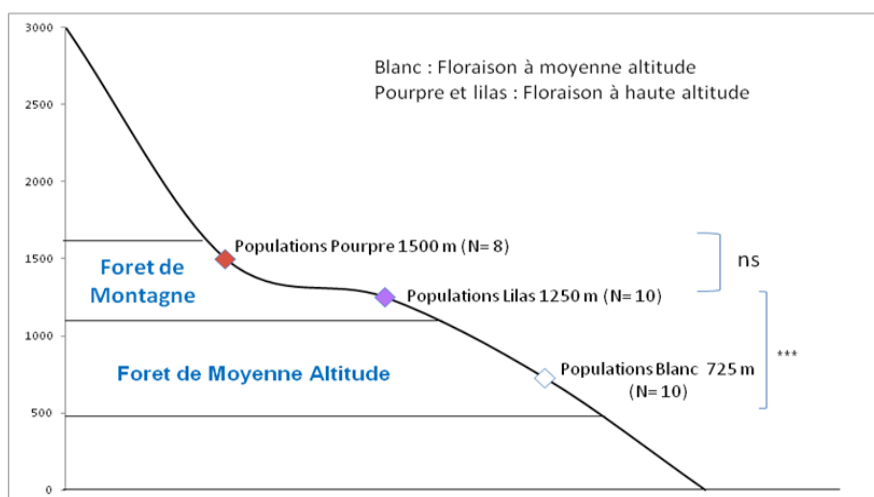
### Analyses statistiques

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées pour les caractères morphologiques chez *C. sylvatica* et pour l'étude des composés volatils afin de permettre une description globale des nombreuses variables mesurées. Les différentes variables mesurées ont ensuite été testées par des ANOVA ou des MANOVA (SAS version 9.1) pour mettre en évidence les différences significatives entre les trois variétés.

## RESULTATS

### Répartition géographique et phénologie

L'espèce a été historiquement observée dans 74 sites, surtout à l'est de l'île. Les prospections n'ayant pas pu être réalisées pour chaque site, les données sur la forme colorée et le pic de floraison sont connues pour 37 d'entre eux. Les résultats obtenus indiquent des différences de répartition : les populations de forme blanche se trouvent significativement à plus basse altitude que pour les deux autres formes de couleur, pour lesquelles aucune différence significative dans la répartition n'a été mise en évidence (Fig. 2). La période de floraison est aussi différente entre les trois variétés : les variétés lilas et blanches sont significativement décalées, la première présentant un pic de floraison en décembre l'autre en mars (test de Kruskal-Wallis :  $H = 14,6$  ;  $p < 0,001$ ). La forme pourpre fleurit à une période intermédiaire, sans différence significative avec les autres (comparaisons multiples du test précédent). Il est à noter également que deux ou trois variétés peuvent fleurir sur le même site, mais que cela se produit très rarement, et ne concerne dans ce cas que très peu d'individus. Les trois variétés semblent donc relativement isolées de par les différences de phénologie et de répartition géographique.



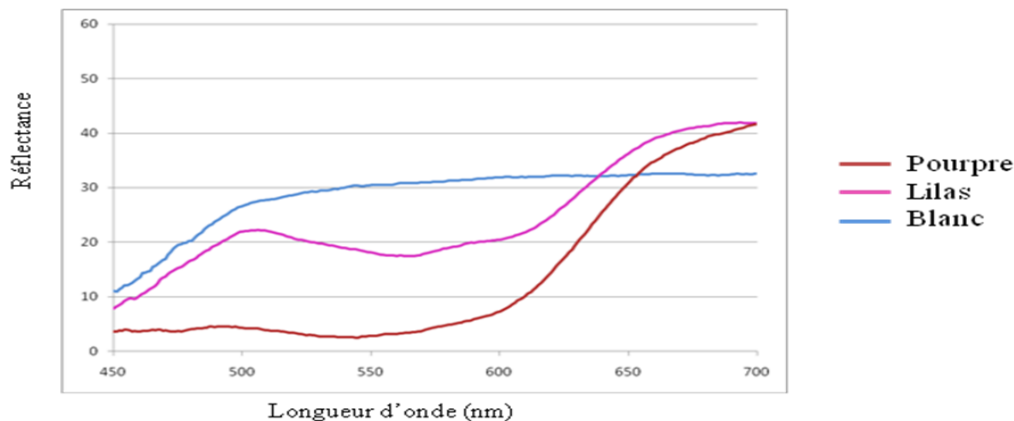
**Figure 2** : Etagement des formes de *Calanthe sylvatica* (en nombre de populations) le long du gradient altitudinal / écologique de La Réunion.

### Données morphologiques

Les mesures morphologiques de *C. sylvatica* ayant été effectuées sur 7 variables, une première analyse à l'aide d'une ACP nous a permis de déterminer les variables d'intérêt et les éventuels regroupements de variables. L'analyse nous permet d'identifier deux facteurs PC1 et PC2 représentant plus de 75% de la variance. Le premier axe PC1 représente une variable de morphologie globale de la fleur (contribution similaire des variables), alors que pour l'axe PC2 représente la longueur de l'éperon. Les résultats de la MANOVA réalisée pour les différentes variables morphologiques nous indique que les variétés se différencient morphologiquement (MANOVA:  $F = 17,78$  ;  $p < 0,001$ ), les fleurs de la forme lilas ayant tendance à être plus petites que les fleurs des autres variétés. De plus, la longueur moyenne de l'éperon est plus grande pour la forme blanche ( $25,54 \pm 2,95$  mm) que chez les formes lilas ( $19,13 \pm 4,99$  mm) et pourpre ( $18,75 \pm 4,15$  mm), non différentes entre elles. Il existe également des différences significatives au niveau de 1) la hauteur de l'inflorescence ( $72,5$  cm  $\pm 15,32$  pour *alba*,  $67,1 \pm 15,8$  pour *lilacina* et  $67,8$  cm  $\pm 15,7$  pour *purpurea* ; test de Kruskal-Wallis :  $H = 16,03$  ;  $p < 0,001$ ), et 2) du nombre de fleurs par inflorescence ( $15,82 \pm 7,54$  pour *alba*,  $17,68 \pm 7,6$  pour *lilacina*, et  $14,8 \pm 9,1$  pour *purpurea* ( $H = 20,45$  ;  $p < 0,001$ )).

### Analyse des spectres de couleur

Les formes lilas et pourpres sont caractérisées par un pic dans les longueurs d'onde correspondant au rouge (620-750 nm) (Fig. 3). Ces pics sont significativement décalés (Test Mann-Whitney,  $Z = -2,22$  ;  $p = 0,026$ ), car la forme lilas présente un pic dans le bleu (450-495 nm) absent chez la forme pourpre. Les différences observées au niveau de la brillance sont significatives pour les trois formes (test de Kruskal-Wallis :  $H = 59,5$ ,  $p < 0,001$ ).



**Figure 3** : Courbes de réflectance moyennes des trois variétés de *C. sylvatica*.

### Analyse de l'odeur

Un total de 22 composés ont été identifiés chez *C. sylvatica*. Les profils d'odeur des trois formes sont largement dominés par les composés aromatiques représentant respectivement 81%, 68% et 75% des volatils émis respectivement par les formes lilas, pourpre et blanche. Si les profils d'odeur ne varient pas au niveau qualitatif (nature des composés olfactifs), il existe des différences significatives entre les formes pour la quantité relative de certains composés. Ainsi, les trois variétés ont des odeurs différentes.

### Succès reproducteur

Le succès reproducteur moyen des individus de la forme blanche est de  $9,09\% \pm 12,76$ , ce qui est significativement supérieur à celui des formes lilas ( $5,04\% \pm 7,22$  ; test de Kruskal-Wallis :  $H = 31,6$  ;  $p = 0,002$ ) et pourpre ( $3,48 \pm 8,39$  ; test de Kruskal-Wallis :  $H = 31,6$  ;  $p < 0,001$ ).

## DISCUSSION

Chez *C. sylvatica*, il existe, au delà des variations de couleur notées dès le siècle passé, des différences pour d'autres variables morphologiques ou écologiques : odeur, morphologie florale, phénologie, répartition), ce qui démontre une différenciation des formes, et qui ont des répercussions au niveau du succès reproducteur. De nombreuses hypothèses permettent d'expliquer l'évolution de ces variations intra-spécifiques, par des processus liés ou non aux pollinisateurs. Parmi ces processus, des agents de sélection non pollinisateurs peuvent jouer un rôle important (revu par Rausher, 2008). Par exemple, il existe souvent entre traits floraux des relations pleiotropiques ; par exemple certains gènes codant pour les pigments floraux interviennent également dans la synthèse des COV. Ainsi la sélection exercée par des facteurs abiotiques (précipitations, températures, climat) ou biotiques (herbivores et pathogènes) peuvent contraindre de manière importante l'expression des différents traits floraux comme ceux étudiés ici (Strauss & Whittall, 2006 ; Rausher, 2008). Cependant, une analyse plus détaillée de ces facteurs nous conduit à considérer que le polymorphisme floral de cette espèce doit majoritairement s'expliquer par l'effet des pollinisateurs, et donc sur la relation entre les traits floraux et le succès reproducteur.

La faune pollinisatrice de La Réunion est particulièrement représentée par les lépidoptères nocturnes et notamment les sphingidés (15 espèces à La Réunion vs 3 à Madagascar ; Guillermet & Guillermet, 1986). Cette faune particulière a un rôle important sur les communautés d'angiospermes et notamment les orchidées avec la surreprésentation dans ces conditions, d'espèces à fleurs blanches ou très pâles (Johnson & Steiner, 2000). Les résultats des analyses spectrales indiquent que les caractéristiques spectrales des trois formes diffèrent nettement, d'une part d'un point de vue chromatique avec des pics de réflectance à différentes longueurs d'ondes du spectre (couleur) et d'autre part par les caractéristiques achromatiques (brillance). Si les sphinx diurnes privilégient les signaux chromatiques et les nocturnes l'achromatique, tous deux sont capables de différencier ces deux paramètres et d'apprendre ainsi de nouvelles couleurs (Kelber *et al.*, 2002). C'est notamment le cas de *Macroglossum stellatarum* qui est capable de différencier le signal émis par des longueurs d'ondes rouges jusque 620nm pour des valeurs de réflectance différentes (Kelber *et al.*, 2002). Les trois formes de *C. sylvatica* se différencient également au niveau des profils d'odeur dont la majorité des composés émis sont de type aromatiques. La présence combinée d'une odeur et d'une couleur peuvent augmenter l'attraction (Galizia *et al.*, 2004), par apprentissage de ces combinaisons par les pollinisateurs (Daly & Smith, 2000).

Au niveau morphologique, Kelber (1997) a pu mettre en évidence la sensibilité des sphinx aux variations de la taille des fleurs, si toutefois celles-ci étaient de l'ordre de plusieurs cm, ce qui n'est pas le cas chez *C. sylvatica*. Par contre, la longueur d'éperon est un caractère particulièrement soumis à sélection puisque la longueur de trompe des pollinisateurs va conditionner le contact avec les pollinies ; ainsi la taille de l'éperon reflète souvent l'adaptation de la plante à un type de pollinisateurs (Johnson *et al.*, 2003). La hauteur des inflorescences détermine la détection par les pollinisateurs et influence aussi le succès reproducteur (Dickson & Petit, 2006). Les différences observées pour plusieurs traits morphologiques sont potentiellement à mettre en relation avec les différentes niches écologiques occupées par les trois formes de *C. sylvatica*.

Cependant, les modifications de l'abondance des pollinisateurs semblent constituer l'élément majeur influençant les traits floraux et le succès reproducteur de cette espèce. Elles correspondent à des pressions de sélection fluctuantes dans le temps et dans l'espace et contribuent ainsi à la séparation spatiale et temporelle de ces trois formes de couleur. Dans les écosystèmes tropicaux et notamment à la Réunion, l'altitude est un des principaux gradients écologique qui génère des conditions environnementales différentes pouvant impliquer des variations dans la composition des communautés (Jacquemyn *et al.*, 2005). À basse altitude, les pollinisateurs sont plus abondants (conditions favorables de pluies et de chaleur) ce qui peut expliquer le meilleur succès reproducteur de la forme blanche. De plus, il est possible d'observer des variations du cycle de vie des sphinx, avec des générations chevauchantes à basse altitude tandis que leur éclosion en altitude intervient pendant les mois de novembre et décembre, c'est-à-dire juste après le début de floraison de la forme lilas qui pourraient ainsi profiter de la naïveté des pollinisateurs (Pailler, comm. pers.). Similairement, les différences de période de floraison entre les trois formes de *C. sylvatica* peuvent aussi être conditionnées par ces différences temporelles d'abondance de pollinisateurs. Ainsi, les différences de présence des trois formes de *C. sylvatica* selon l'altitude peuvent aussi être dues à ces différences spatiales d'abondance de pollinisateurs. Enfin, les niches écologiques des trois formes de couleur se caractérisent également par des variations des communautés et d'autres espèces à fleur nectarifères. Ainsi, *C. sylvatica* ne produisant pas de récompense, le succès reproducteur des formes dépend des préférences innées des pollinisateurs. Celles-ci sont conditionnées par les signaux émis par d'autres fleurs nectarifères localement présentes et de leur phénologie (Johnson *et al.*, 2003 ; Raine & Chittka, 2006). Globalement, les différences pour les traits floraux et pour le succès reproducteur entre les trois formes de couleur de

*C. sylvatica* nous conduisent à considérer qu'elles ont tendance à occuper des niches écologiques différentes (altitude, période de floraison, environnement biotique), sous l'influence majeure de la présence et du comportement de choix des pollinisateurs.

### Bibliographie

- Adams, R.P. 1995. Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry, Allured Publishing, Carol Stream IL (1995).
- Azuma H., Toyota M., Asakawa Y. 2001. Intraspecific variation of floral scent chemistry in *Magnolia kobus* DC. (Magnoliaceae). Journal of Plant Research 114: 411-422.
- Cadet, T. 1980. La végétation de l'île de La Réunion : étude phytosociologique et phytoécologique. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille, France.
- Daly K.C. and Smith B.H. 2000. Associative olfactory learning in the moth *Manduca sexta*. Journal of Experimental Biology 203: 2025-2038.
- Dickson C.R. & Petit S. 2006. Effect of individual height and labellum colour on the pollination of *Caladenia* (syn. *Arachnorchis*) *behrii* (Orchidaceae) in the northern Adelaide region, South Australia. Plant Systematics & Evolution 262: 65-74.
- Dormont L., Bessièrè J.-M., Delle-Vedove R., Hossaert-McKey M. & Schatz B. 2010. Rare white-flowered morphs increase the reproductive success of common purple morphs in a food-deceptive orchid. New Phytologist 185: 300-310.
- Galen C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. Bioscience 49: 631-640.
- Galizia G.C., Kunze J., Gumbert A., Borg-Karlson A.-K., Sachse S., Markl C. & Menzel, R. 2004. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. Behavioral Ecology 16: 159-168.
- Gigord L.D.B., MacNair M.R. & Smithson A. 2001. Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.). Proc. Natl Acad. Sci. USA. 98 : 6253-6255.
- Guillermet C. & Guillermet C.W.W., 1986. Contribution à l'Etude des Papillons Hétérocères de l'île de La Réunion: Résultats des Chasses de Nuit à l'Usage des Amateurs et des Débutants. Société Réunionnaise des Amis du Muséum, Saint Denis.
- Jacquemyn H., Micheneau C., Roberts D.L. & Pailler T. 2005. Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Réunion Island. Journal of Biogeography 32: 1751-1761
- Jersakova J., Johnson S.D. & Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. Biological Review 81: 219-235.
- Johnson S.D. & Steiner K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems TREE 15(4): 140-143
- Johnson S.D., Peter C.I., Nilsson L.A. & Ågren J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding "magnet" plants. Ecology 84: 2919-2927.
- Jones K.N. & Reithel J.S. 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 88: 447-454.
- Kelber A. 1997. Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. Journal of Experimental Biology 200: 827-836.
- Kelber A., Balkenius A. & Warrant E.J. 2002. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. Integrative and Comparative Biology 43: 571-579.
- Knudsen J.T., Eriksson R. & Gershenzon J. 2006. Diversity and distribution of floral scent. The Botanical Review 72: 1-120.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-88.



- Neiland M.R. & Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85: 1657–1671.
- Raguso R.A., Levin R.A., Fooze S.E., Holmberg M.W. & McDade L.A. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination “syndromes” in *Nicotiana*. *Phytochemistry* 63: 265-284.
- Raine N.E. & Chittka L. 2006. Pollen foraging: learning a complex motor skill by bumblebees (*Bombus terrestris*). *Naturwissenschaften* 94: 459-464.
- Rausher M.D. 2008. Evolutionary transitions in floral color. *International Journal of Plant Sciences* 169: 7-21.
- Salzmann C., Cozzolino S. & Schiestl F.P. 2007. Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology* 9: 720-729.
- Schemske D.W. & Bierzychudek P. 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? *Evolution* 61: 2528-2543.
- Strauss S.Y. & Whittall J.B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In: The Ecology and Evolution of Flowers* (Barrett M. & Harder H. eds). Oxford University Press. pp. 120-138.

CAHIERS  
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°7 - 2010



Actes du

# 15<sup>e</sup> colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier  
30, 31 mai & 1 juin 2009





**Actes du  
15<sup>e</sup> colloque  
sur les Orchidées  
de la  
Société Française d'Orchidophilie**

**du 30 mai au 1<sup>er</sup> juin 2009  
Montpellier, Le Corum**



**Comité d'organisation :**

**Daniel Prat, Francis Dabonneville, Philippe Feldmann, Michel Nicole,  
Aline Raynal-Roques, Marc-Andre Seloisse, Bertrand Schatz**

**Coordinateurs des Actes**

**Daniel Prat & Bertrand Schatz**

**Affiche du Colloque : Conception : Francis Dabonneville  
Photographies de Francis Dabonneville & Bertrand Schatz**

**Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 7, Actes du 15<sup>e</sup> Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie.**

**ISSN 0750-0386**

**© SFO, Paris, 2010**

**Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828**

**ISBN 978-2-905734-17-4**

**Actes du 15<sup>e</sup> colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, D. Prat et B. Schatz, Coordinateurs, SFO, Paris, 2010, 236 p.**

**Société Française d'Orchidophilie  
17 Quai de la Seine, 75019 Paris**