
LES BULBOPHYLLUM

Identité, biogéographie et mécanismes de fécondation

Document récapitulatif — Visioconférence ALAO
(Associazione Lombarda Amatori Orchidee)

Frédéric Villanou

Juin 2026

Document de travail — chapitres 1 à 8 .

Les « réserves d'honnêteté » distinguent faits démontrés, inférences plausibles et hypothèses de travail.



Photo : Bulbophyllum echinolabium dans les serres de Parenthèse Tropicale. Une mouche de Saint-Jory (31) avec le pollinarium.

Sommaire

Chapitre 1 — L'origine du nom

Chapitre 2 — La place dans le vivant

Chapitre 3 — La carte d'identité du genre

Chapitre 4 — Épicentre et propagation

Chapitre 5 — Les types de fécondation

Mécanisme 1 — Le piège à bascule sapromyophile

Mécanisme 2 — La daciniphilie (le labelle à ressort)

Mécanisme 3 — Le piège à longue durée

Mécanisme 4 — L'autogamie malgache (perte du rostellum)

Mécanisme 5 — Le piège assisté par le vent

Mécanisme 6 — La pollinisation par l'abeille (*B. ambrosia*)

Chapitre 6 — Récapitulatif

Chapitre 7 — Comment un trait s'élabore à partir d'une fonction de base

Chapitre 8 — Conclusion

Annexe — Sources

Chapitre 1 — L'origine du nom



1. Un nom qui décrit la plante.

Bulbophyllum est transparent pour qui a un peu de grec : *bolbos*, le bulbe, et *phyllon*, la feuille. Le nom dit exactement ce que l'œil voit — une **feuille portée au sommet d'un pseudobulbe**. C'est la signature architecturale du genre, résumée en un mot (on y reviendra au chapitre 3).

2. Un auteur, une époque.

Le genre est créé en **1822** par le botaniste français **Louis-Marie Aubert du Petit-Thouars** (abrégé « Thouars » dans les citations), dans un ouvrage au titre évocateur : *Histoire particulière des plantes orchidées recueillies sur les trois Îles Australes d'Afrique, de France, de Bourbon et de Madagascar*. Ces « trois îles australes » sont **Madagascar**, l'**Île de France** (Maurice) et **Bourbon** (La Réunion). Thouars y décrit dix-sept à dix-huit espèces de *Bulbophyllum*.

3. Un détail d'histoire qui a son charme.

Thouars avait en réalité d'abord baptisé ces plantes *Phyllorkis* « orchidée-feuille », dès 1809. C'est le nom *Bulbophyllum* (1822) qui a finalement prévalu et été **officiellement conservé** (*nomen conservandum*) contre ce premier nom. Le genre porte donc le **second choix de son propre auteur** — petite ironie nomenclaturale.

4. L'espèce-type.

La référence du genre est ***Bulbophyllum nutans*** : une orchidée épiphyte de **Madagascar et des Mascareignes**, à pseudobulbes serrés portant une à deux feuilles, et à petites fleurs blanc-doré retombantes.

5. Et déjà un paradoxe, pour ouvrir l'appétit.

Le genre a donc été **baptisé depuis sa périphérie** — Madagascar et les Mascareignes, dans l'océan Indien occidental —, là où Thouars herborisait. Or, comme on le verra au chapitre 4, son véritable **épïcéntré de diversité est à l'autre bout du monde**, en Asie-Pacifique. *Bulbophyllum* a reçu son nom là où il n'est qu'un **colon récent**, pas là où il a explosé. La carte d'identité commence par un quiproquo géographique — et c'est tout le sel de l'histoire qui suit.

Sources : Thouars 1822 ; Plants of the World Online (Kew) ; nomenclature conservée du genre.

Chapitre 2 — La place dans le vivant

1. Un peu de phylogénie pour se situer.

Avant d'entrer dans le genre, plaçons-le sur l'arbre des orchidées. La famille des **Orchidaceae** — environ 28 000 espèces, l'une des deux plus grandes familles de plantes à fleurs — se partage en **cinq sous-familles**, qui se sont détachées les unes après les autres : les **Apostasioideae** (deux genres « archaïques », à la base de l'arbre, encore pourvus de plusieurs étamines fertiles), les **Vanilloideae** (dont la vanille), les **Cypripedioideae** (les sabots de Vénus), les **Orchidoideae** (surtout terrestres), et enfin les **Epidendroideae** — de loin la plus vaste (~20 000 espèces), celle des orchidées majoritairement épiphytes. Ces deux dernières, sœurs, rassemblent à elles seules plus de 95 % des espèces.

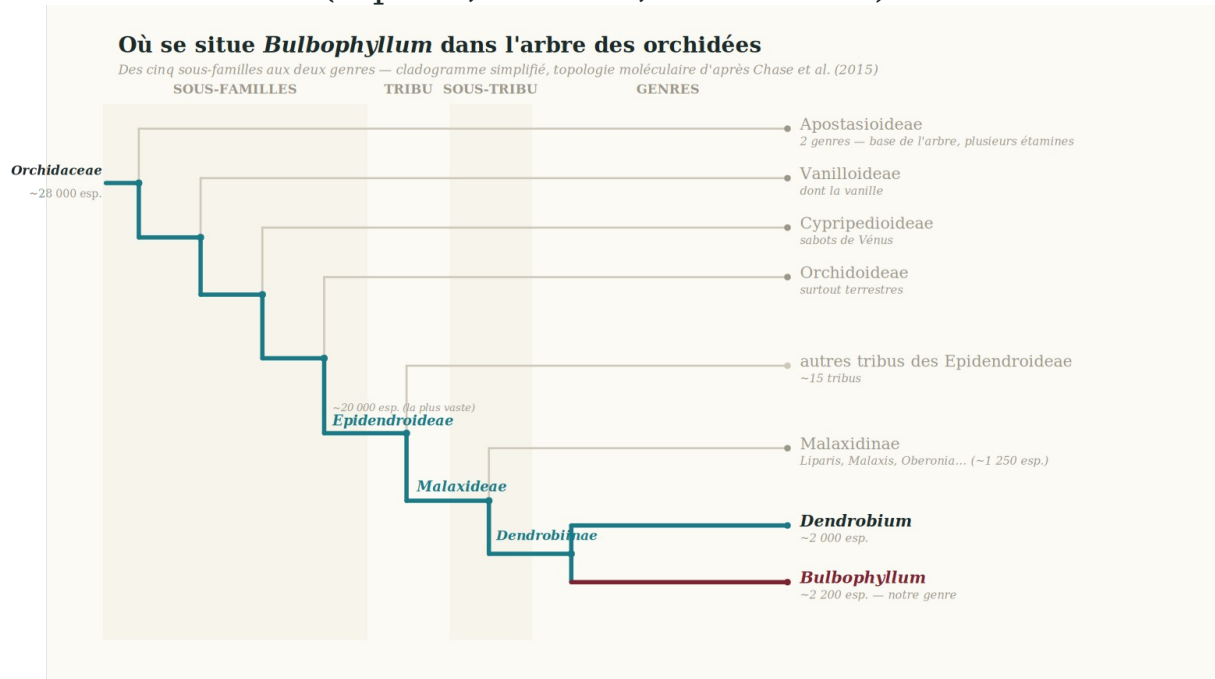
C'est dans les **Epidendroideae** que se trouve notre genre.

De la sous-famille au genre, en trois marches. À l'intérieur des Epidendroideae, il reste trois crans à descendre (figure ci-dessous) :

- la **tribu des Malaxideae**,

a) puis la **sous-tribu des Dendrobiinae** —
-laquelle ne réunit que deux genres, **Bulbophyllum** et son grand
voisin **Dendrobium**.

b) La **sous-tribu sœur**, les **Malaxidinae**, regroupe des genres
surtout terrestres (Liparis, Malaxis, Oberonia...).



2. Une précision s'impose, car la classification a bougé.

Les orchidophiles connaissent le genre *Bulbophyllum* sous la sous-tribu des *Bulbophyllinae* (tribu *Dendrobieae*) : c'est le cadre classique. Mais les analyses moléculaires modernes (Chase et al., 2015) l'ont reclassé — *Bulbophyllum* se place désormais dans la tribu *Malaxideae*, sous-tribu *Dendrobiinae*, aux côtés de son grand voisin *Dendrobium* ; la sous-tribu sœur est celle des *Malaxidinae*.

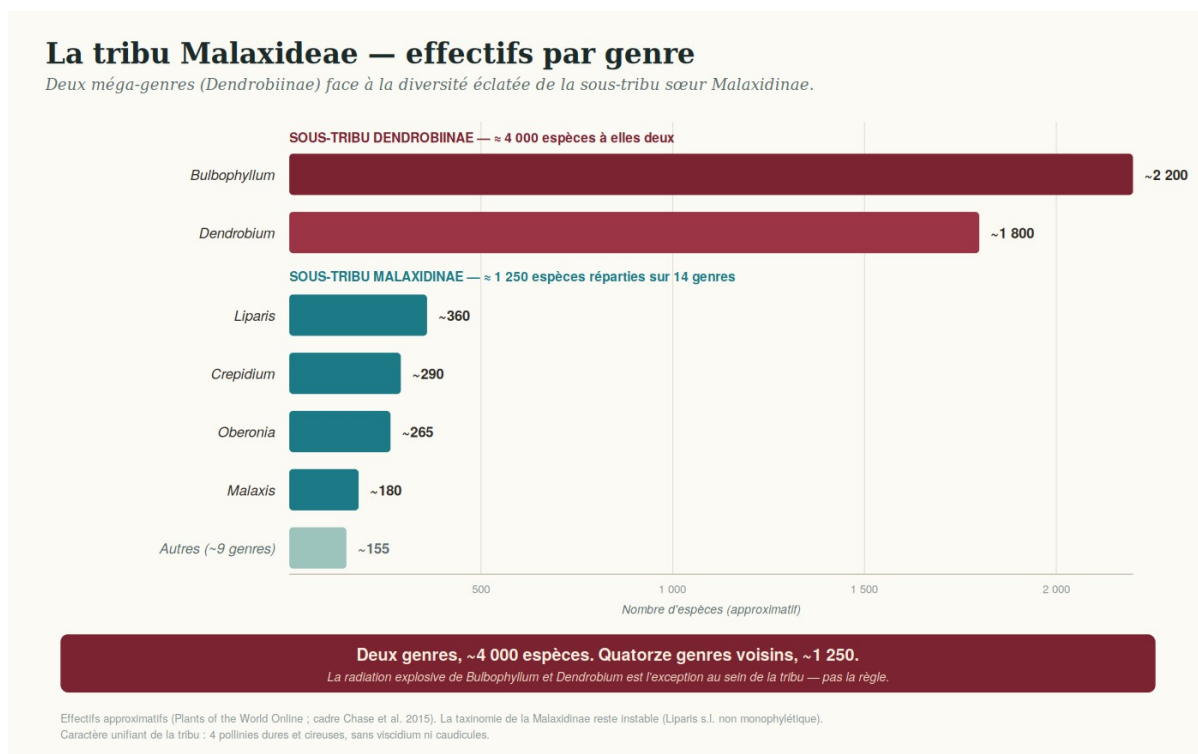
Un mot sur l'ampleur :

Le genre est si vaste et si variable qu'on l'a découpé en près d'une centaine de sections (jusqu'à 120 sections et sous-genres selon les auteurs) — un vrai casse-tête taxinomique. Les chiffres, et le poids que cela représente. *Bulbophyllum* compte environ **2 200 espèces**. C'est le plus grand genre de toute la

famille des orchidées, et l'un des plus grands genres du règne végétal. Pour l'échelle : ~2 200 espèces sur ~28 000 orchidées, cela veut dire que *près d'une orchidée sur douze est un Bulbophyllum*. **Un seul genre pèse environ 8 %** de l'une des plus grandes familles de plantes au monde.

3. Les genres frères.

Dans les Dendrobieinae, *Bulbophyllum* a un jumeau par la taille : ***Dendrobium*** (près de 2 000 espèces également). Ce sont les deux géants. En face, la sous-tribu sœur des **Malaxidinae** réunit ~1 250 espèces, surtout terrestres, en quelques grands genres — *Liparis* (~360), *Crepidium* (~290), *Oberonia* (~265), *Malaxis* (~180).



Effectifs comparés des genres (Dendrobieinae et Malaxidinae).

4. Le choix des Diptères — et pourquoi ce n'en est pas vraiment un.

Voici le fait le plus frappant du chapitre. *Bulbophyllum* est pollinisé à **~99 % par des mouches** (Diptères). Son genre frère

Dendrobium, lui, l'est surtout par des **abeilles**. Deux géants côte à côte, deux mondes de pollinisateurs opposés. D'où vient cet écart ?

La pollinisation par les mouches est l'état **ancestral** : *Bulbophyllum* en a **hérité**, il ne l'a pas inventée. L'indice est solide — la sous-tribu sœur, les Malaxidinae, est **elle aussi liée aux Diptères** (petites mouches, moucheron fongiques). La mouche était donc déjà là, au pied de l'arbre phylogénétique . *Bulbophyllum* a **conservé** cet héritage ; c'est *Dendrobium* qui a innové en passant aux abeilles (état dérivé).

Le « choix des mouches » n'est donc pas une décision : c'est une **fidélité** à un partenaire ancien. Et toute la suite — les six mécanismes du chapitre 5 — se construit sur cette **alliance avec les Diptères**, héritée et entretenue pendant des dizaines de millions d'années.

*** Réserve d'honnêteté :**

*le « ~99 % » est une estimation d'ensemble, et l'ancestralité de la pollinisation par les mouches est une inférence (parcimonie + état des groupes voisins) — très solide, mais non « établie ». Elle fait l'objet de mes réflexions propres. L'abeille de *B. ambrosia* (mécanisme 6) est l'exception qui confirme la règle.*

Sources : Chase et al. 2015 ; Plants of the World Online ; revues sur la pollinisation des Bulbophyllum.

Chapitre 3 — La carte d'identité du genre

Qu'est-ce qui fait qu'un Bulbophyllum est un Bulbophyllum ? Aucun caractère pris isolément ne suffit — la plupart se retrouvent ailleurs dans la sous-tribu. C'est leur combinaison qui signe le genre, et elle s'organise autour de deux idées :

1) une architecture modulaire (la « brique ») et 2) une fleur à labelle articulé (le « balancier ») avec des pollinies sans viscidium.

1. L'architecture — la brique modulaire.

Bulbophyllum pousse sur un **rhizome rampant**, par modules successifs (croissance sympodiale) : chaque module est un **pseudobulbe surmonté de sa feuille**.

Les 3 traits qui le définissent

- ◇ — un **pseudobulbe à un seul entre-nœud** (uninodal), qui le *distingue de Dendrobium* (**dont la tige compte plusieurs nœuds**) ;
- ◇ — une **inflorescence basale**, qui naît du rhizome et non du sommet du pseudobulbe — autre différence avec *Dendrobium*.
- ◇ — Et une **feuille apicale qui mérite que l'on s'y arrête**

En règle générale, chaque pseudo-bulbe porte une **feuille apicale bifaciale** (dorsoventrale), parfois deux feuilles surtout en Afrique, **condupliée** (feuille qui est pliée en deux dans le sens de la longueur le long de sa nervure centrale), souvent **épaisse et charnue** qui fait réserve d'eau et photosynthèse de type CAM comme chez bien des épiphytes.

Mais la forme n'est pas figée . À côté de la feuille plate habituelle, on rencontre des feuilles **semi-térètes** (*B. semiteretifolium*, Vietnam), **subtérètes** — cylindriques à simple sillon adaxial — (*B. staetophyton*, Nouvelle-Guinée), puis entièrement **térètes**, en crayon (*B. teretifolium*, Cameroun).

Trois espèces, trois continents, trois crans d'un même gradient.

«Rappel : une feuille plate possède deux identités juxtaposées, une face supérieure (**adaxiale**) et une face inférieure (**abaxiale**) ; c'est leur rencontre sur la marge qui « tire » **le limbe et l'aplatit**. Réduisez la part adaxiale, et la feuille, privée de cette juxtaposition, cesse de s'aplatir : elle pousse en cylindre. «Une **feuille térète est une feuille qui s'abaxialise.**»

Mais chez *Bulbophyllum* ce gradient est relatif : *B. semiteretifolium* garde une large face adaxiale plate (**abaxialisation à peine amorcée**), *B. staetophyton* n'en conserve qu'un sillon (**abaxialisation poussée**), *B. teretifolium* l'a presque effacée (**cylindre plein**). Le sillon de l'un est la trace de l'identité adaxiale que l'autre a perdue. Et comme ces trois

espèces relèvent de lignées et de continents distincts, le même gradient a été emprunté plusieurs fois indépendamment (convergence) — le signe d'un « canal » développemental aisément accessible, exactement ce qu'on attend d'un changement à la fois minime et utile.

Et pourquoi la feuille téréte?

Le cylindre n'est pas qu'une curiosité du développement. C'est une **réponse à un milieu très éclairé**. Une feuille plate tenue au soleil de midi reçoit le maximum de rayonnement d'un seul coup — au risque de la photoinhibition (dégâts au photosystème II) et de la surchauffe.

Une feuille cylindrique, elle, ne présente jamais toute sa surface au soleil en même temps : elle **répartit la charge lumineuse** sur son pourtour, n'exposant à l'éclairement maximal qu'une fraction de sa surface à chaque instant, et capte la lumière sous tous les angles.

S'y ajoute, indissociable, l'**économie d'eau** : faible rapport surface/volume, caractère xéromorphe. La forme téréte est d'ailleurs classiquement tenue pour une adaptation aux milieux secs, en accord avec la photosynthèse de type CAM de ces épiphytes.

Sur une crête ensoleillée, lumière et sécheresse vont de pair ; le cylindre répond aux deux.

Le même petit changement — l'abaxialisation — qui *peut* produire le cylindre est précisément celui que la **sélection retient** dans ces niches lumineuses. Cette seule retouche de la polarité foliaire donne, d'un coup, une feuille à la fois « **de soleil** » et « **de sécheresse** » .

Le *comment* (développement) et le *pourquoi* (adaptation) sont les deux faces d'un même changement minime.

Réserve d'honnêteté : l'adaptation lumière/sécheresse est l'interprétation reçue pour les feuilles térétes d'orchidées, cohérente avec l'habitat exposé de ces deux espèces ; elle n'a pas été testée expérimentalement sur ces Bulbophyllum précis. Hypothèse fonctionnelle solide, non démontrée.



B. teretifolium

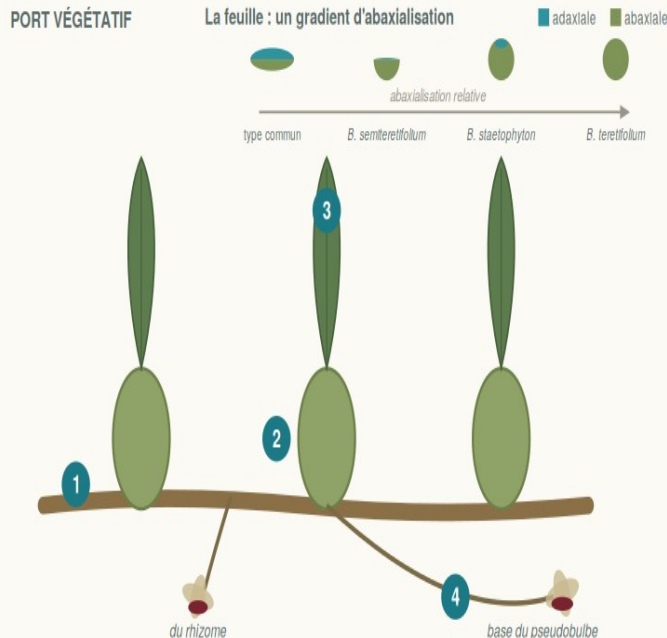


B. semiteretifolium

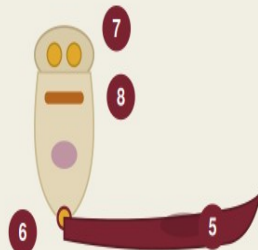
Carte d'identité morphologique du genre.

Carte d'identité morphologique du genre *Bulbophyllum*

Les caractères diagnostiques et leur fonction — l'architecture modulaire et le labelle articulé.



DÉTAIL FLORAL (coupe au repos)



ARCHITECTURE VÉGÉTATIVE

- 1 **Rhizome rampant, sympodial**
Croissance modulaire : 1 module = 1 pseudobulbe + sa feuille.
- 2 **Pseudobulbe uninodal**
Un seul entre-nœud. Distingue de *Dendrobium* (tige plurinodale).
- 3 **Feuille(s) apicale(s)**
1 (parfois 2), condupliée, souvent charnue (photosynthèse, CAM).
- 4 **Inflorescence basale**
Naît du rhizome / base du pseudobulbe — pas du sommet.

FLEUR — mécanique de pollinisation

- 5 **Labelle articulé, mobile (balancier)**
L'innovation clé : bascule sous le poids de l'insecte → contact.
- 6 **Pied de colonne (column-foot)**
Attache mobile du labelle : la charnière élastique.
- 7 **Pollinies dures, cireuses, nues**
2-4, sans viscidium (synapomorphie de tribu).
- 8 **Rostellum en étagère**
Double rôle : barrière anti-autopollinisation + collage des pollinies.

Un genre défini par sa brique (pseudobulbe uninodal sur rhizome) et par son balancier (labelle articulé).

Schéma stylisé, non à l'échelle. Les caractères 5-8 sont partagés dans la sous-tribu Dendrobiinae ; c'est leur combinaison qui définit le genre.

2. Une fleur à labelle articulé (le « balancier ») avec des pollinies sans viscidium .

Le cœur du genre, c'est le **labelle articulé mobile** : monté sur le **pied de la colonne** par une charnière élastique qui peut basculer. C'est l'innovation autour de laquelle tournent les six mécanismes (chapitre 5).

Autour de lui, un décor caractéristique :

- des **sépales dominants** (souvent agrandis, parfois soudés en « queue » dans l'alliance *Cirrhopetalum*),
- des **pétales réduits**, un petit menton (**mentum**),
une fleur souvent **résupinée** (retournée de 180° pour présenter le labelle vers le bas),
- et fréquemment des **appendices mobiles** et des **osmophores** — ces pièces vibratiles qu'on détaillera au mécanisme 1.

Les pollinies — structure et conséquences.

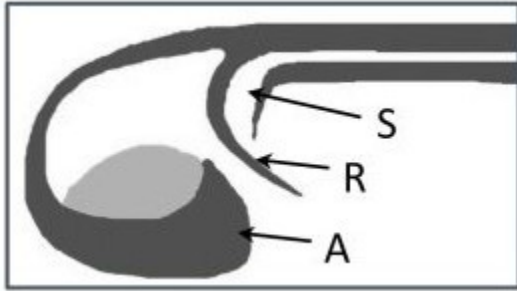
Voici le point technique le plus important.

Les *Bulbophyllum* porte **2 à 4 pollinies dures, cireuses et « nues » : ni viscidium** (le disque collant des orchidées « classiques »), **ni caudicule**.

C'est la **signature partagée de la tribu** (une synapomorphie).

Cela pose un paradoxe : sans disque collant, **comment les pollinies adhèrent-elles** à l'insecte ? La réponse tient dans une seule pièce, le **rostellum** — une petite cloison de la colonne, entre l'anthere et la cavité stigmatique. Et ce rostellum a un **double rôle** :

- ◇ il **colle** les pollinies au pollinisateur (soit par son **mucilage** déposé au contact — mécanisme 1 —, soit par un crochet, le **hamulus** — mécanisme 2) ;
- ◇ et il sert en même temps de **barrière anti-autopollinisation**,



en séparant l'anthere du stigmat.

S : Cavité Stigmatique ,R : Rostellum,A Anthères





*La pollinie et ses deux modes d'attache par le rostellum : mucilage (ex. *Bulbophyllum orthoglossum*) et hamulus (ex. *Bulbophyllum bolsteri*). Photo Parenthèse Tropicale*

Et la conséquence décisive.

Puisque le **même organe** colle *et* sépare, sa perte a un **double effet**: plus de barrière → la fleur peut se féconder elle-même.

C'est exactement ce qui s'est produit à Madagascar (mécanisme 4) : la **perte du rostellum** ouvre l'autogamie. Retenez ce principe — on y reviendra au chapitre 7 : **une perte minime peut reconfigurer tout le système reproducteur**.

En résumé, la carte d'identité tient en une phrase : une **brique modulaire** (rhizome + pseudo-bulbe uninodal), un **labelle articulé** sur son pied de colonne, et des **pollinies nues collées par un rostellum à double fonction**. Tout ce qui suit — les six manières de tromper ou de récompenser une mouche — se construit sur cette base.

Sources : J. J. Vermeulen (révisions du genre) ; Szlachetko & Rutkowski 2000 (stipe/hamulus) ; revues morphologiques.

Chapitre 4 — Épicentre et propagation

1. Où ? L'épicentre est en Asie.

Souvenez-vous du paradoxe du chapitre 1 : le genre a été baptisé depuis Madagascar, mais son vrai foyer est ailleurs. *Le centre de diversité de Bulbophyllum est l'Asie-Pacifique — Nouvelle-Guinée, Bornéo, Asie du Sud-Est —, qui concentre à elle seule environ 1 700 espèces, soit près des trois quarts du genre. C'est là qu'il a explosé.*

2. Quand ? Un genre étonnamment jeune.

Bulbophyllum est apparu il y a seulement **~33 à 23 millions d'années** (Oligocène-Miocène). Retenez cette jeunesse : c'est elle qui va résoudre une énigme.

3. Comment ? D'Est en Ouest, porté par le vent.

Depuis le berceau asiatique, le genre s'est répandu **d'est en ouest** au fil de l'Oligo-Miocène, atteignant successivement **Madagascar** (~15-12 Ma), l'**Afrique** (~12-8 Ma), puis les **Néotropiques** (~8-5 Ma). Toutes les lignées sorties d'Asie sont jeunes et peu nombreuses.

4. Le véhicule de ces traversées ?

La **graine-poussière**. Les graines d'orchidées sont microscopiques — de minuscules ballons réticulés remplis d'air. C'est le dispositif de dispersion par le vent le plus extrême du règne végétal.

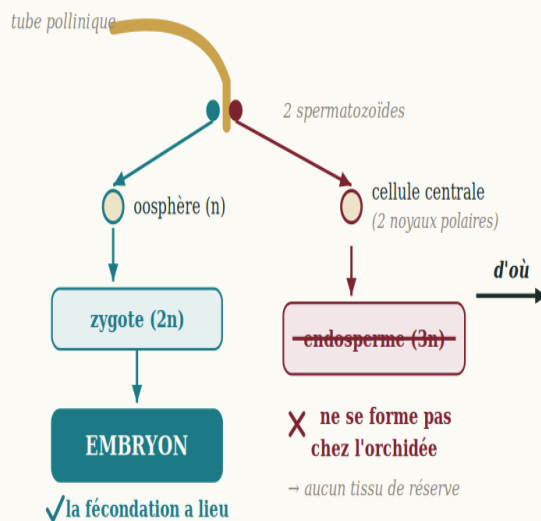
*Et ici, nul radeau dérivant sur les flots : ces graines ne franchissent pas l'océan sur l'eau, mais par les airs. Trop légères pour retomber, elles **restent en suspension et se laissent porter par le vent** jusqu'aux **courants d'altitude**, comme une*

poussière qui tarde à se poser.

La graine-poussière : un ballon d'air, faute d'endosperme

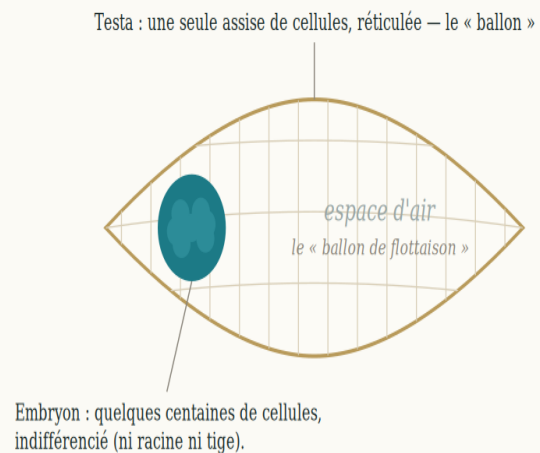
L'endosperme — issu de la seconde fécondation — ne se forme pas ; l'espace reste vide d'air, et la graine vole.

1 — LA DOUBLE FÉCONDATION, À MOITIÉ



Une seule des deux fécondations aboutit :
l'embryon se forme, pas l'endosperme.

2 — LA GRAINE QUI EN RÉSULTE



≈ 0,3-0,8 mm · presque tout air · jusqu'à des millions par capsule
→ reste en suspension et franchit l'océan par les airs.

Pas de seconde fécondation → pas d'endosperme → l'espace reste vide → la graine est presque tout air, et vole.

Schéma stylisé. Sources : Arditti & Ghani 2000 ; Jersáková et al. 2007 ; Barthlott et al. ; Royal Botanic Gardens, Kew.

5. Le cas de Madagascar, et une logique imparable.

Madagascar est une île de longue date qui s'est séparée de l'Afrique il y a ~160 Ma, de l'Inde il y a ~88 Ma. Or le genre *Bulbophyllum* n'a que ~33-23 Ma : **il est plus jeune que ces séparations**. Il n'a donc pas pu arriver par la voie terrestre. Il ne reste qu'une possibilité : la **dispersion à travers l'océan, par les**

vents de haute altitude et la **mousson indienne du Miocène**.

6. Mais cette traversée ne s'est pas faite q'une seule fois — la machine tourne encore.

Il faut distinguer deux choses.

- D'un côté, une colonisation **ancienne** (~15-12 Ma) a donné naissance au **clade malgache endémique** (~135 espèces qui ont divergé sur place).
- De l'autre, des traversées **plus tardives et répétées** ont continué — et la preuve vivante en est ***Bulbophyllum longiflorum***.

Cette espèce unique, de filiation asiatique (section *Cirrhopetalum*), se retrouve aujourd'hui en Afrique, à Madagascar, aux Mascareignes **et** en Asie tropicale, en Nouvelle-Guinée et jusqu'au Pacifique (Tahiti) — toujours **indifférenciée**.



Une aire aussi gigantesque pour une seule espèce ne s'explique que par une dispersion **récente et récurrente**. La conquête de Madagascar n'a donc pas été un événement isolé : c'est un **processus continu**, encore à l'œuvre.

Photo Parenthèse Tropicale *B. longiflorum*

Phylogéographie du genre *Bulbophyllum*

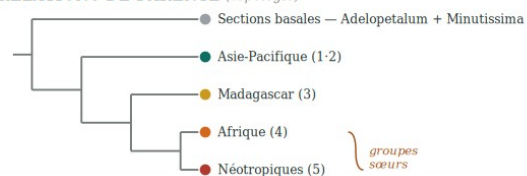
Asie-Pacifique basale, dispersion oligo-miocène d'est en ouest — flèches = routes ; encart = parenté



SÉQUENCE DE COLONISATION (ordre pédagogique)

- 1 Berceau Asie-Pacifique ~33-23 Ma
- 2 Asie tropicale ~20-15 Ma
- 3 Madagascar ~15-12 Ma
- 4 Afrique continentale ~12-8 Ma
- 5 Néotropiques (Amérique) ~8-5 Ma

RELATIONS DE PARENTÉ (topologie)



Les flèches figurent des routes de dispersion hypothétiques (le « ? » marque le trajet vers l'Afrique, non résolu) — ce ne sont pas des liens de filiation. La parenté réelle est donnée par l'encart. Dates indicatives (Oligocène-Miocène). Carte stylisée, projection équirectangulaire.

Carte biogéographique des clades et des routes de dispersion.

7. Et plus spectaculaire encore : le saut transpacifique.

Pour atteindre les Néotropiques (~8-5 Ma), il a fallu franchir tout un océan jusqu'aux Amériques. Même principe, prouesse encore plus grande.

Les chiffres par clade — et ce qu'ils racontent.

Asie-Pacifique : ~1 700 espèces (~77 %) · Madagascar : ~135 · Afrique : ~80 · Néotropiques : ~60.

L'asymétrie saute aux yeux : **plus de 70 % des espèces sont dans le seul berceau asiatique**, et les trois clades sortis d'Asie totalisent **moins de 300 espèces** à eux trois.

La grande radiation a eu lieu **dans l'épicentre** ; ce qui en est sorti n'a produit que des radiations secondaires bien plus modestes.

Réserve d'honnêteté : la dispersion transocéanique (et non la dérive des continents) est solidement établie — c'est la seule lecture compatible avec l'âge du genre. Le vecteur précis (tel courant de haute altitude, telle phase de mousson) reste, lui, une hypothèse plausible. Les relations de parenté sont bien établies mais la route est conjecturale (matérialisé par «?» sur la carte.

*Sources : phylogénies datées du genre ; littérature sur la mousson indienne au Miocène ; Plants of the World Online (aire de *B. longiflorum*).*

Chapitre 5 — Les types de fécondation

Six mécanismes, décrits ici en profondeur, chacun avec ses espèces-types, ses sections ou alliances, et ses réserves d'honnêteté. **Le premier est universel ; les cinq autres sont des innovations locales.**

◆ Mécanisme 1 — Le piège à bascule sapromyophile

Le mécanisme fondateur, ancestral, dont tous les autres dérivent.

1. Le principe.

Une fleur sans récompense imite un substrat de ponte — charogne, excrément, fruit en décomposition — pour attirer des mouches saprophages. Quand la mouche explore la fleur, elle provoque un mouvement de **bascule** du labelle articulé par son propre poids et se retrouve plaquée contre la colonne qui lui colle le pollinarium sur le dos. C'est une **tromperie pure** : la mouche ne reçoit rien.

2. Le statut : le seul mécanisme universel.

C'est le point décisif. La sapromyophilie est **le seul mécanisme présent dans la totalité des clades** — Asie-Pacifique, Madagascar, Afrique *et* Néotropiques. C'est le **mécanisme ancestral commun**, hérité avec l'alliance des Diptères (chapitre 2) et conservé partout. Les cinq autres mécanismes sont des **innovations locales**, chacune confinée à un clade. Le mécanisme 1 est la **clé de voûte** : le tronc dont les autres ne sont que des branches.

3. Le leurre, multimodal.

La duperie joue sur trois canaux :

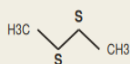
- *olfactif* — au cœur de l'odeur de charogne, deux familles chimiques, les **oligosulfures** (DMDS, DMTS, issus des acides aminés soufrés) et les **notes fécales/putrides** (p-crésol, indole, skatole) ; certaines espèces miment plutôt le **fruit trop mûr** (*B. lobbii*) ;
- *visuel* — un fond de labelle **sombre, coloré**, qui imite la chair ou la plaie ;
- *cinétique* — des **appendices vibratiles possèdent des osmosphores** qui frémissent au vent , simulent le grouillement d'asticots et dispersent les ordeurs .

A)Les odeurs

Le leurre charognard — la chimie de la fausse charogne

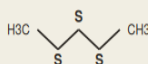
Mécanisme 1 : non pas des parfums, mais les molécules de la décomposition — un cocktail qui imite un cadavre frais.

COMPOSÉS SOUFRÉS — LE CŒUR DE L'ODEUR DE CHAROGNE



Diméthyl disulfure (DMDS)

« chair en décomposition »

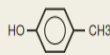


Diméthyl trisulfure (DMTS)

perçu jusqu'à 1 partie par 10¹²

issus de la dégradation des acides aminés soufrés (méthionine, cystéine)

NOTES FÉCALES / PUTRIDES



p-Crésol

fécal, « étable »



Indole

putride (floral à l'état de trace)

avec aussi phénol et 2-heptanone — issus de la dégradation des protéines

Ces bouquets sont chimiquement quasi identiques à ceux d'un animal en début de décomposition.

Les mouches nécrophages (Calliphoridae, Sarcophagidae) ne PEUVENT pas ignorer ces signaux — leur reproduction dépend de la détection des charognes — donc elles ne peuvent pas apprendre à les éviter. C'est une tromperie PURE : la fleur n'offre aucune récompense.

ET TOUJOURS LE MÊME REFRAIN — PEU DE CHANGEMENTS, BEAUCOUP D'IMPACT

note florale (à dose infime)



Indole

+ un seul groupe méthyle



Skatole (3-méthylindole)

Un seul méthyle de plus, et l'odeur bascule
du floral au franchement FÉCAL.

Convergence : mêmes molécules chez d'autres fleurs-charognes (Amorphophallus, Stapelia) et chez un champignon (Clathrea). Composés d'oviposition des orchidées myophiles.
Schéma conceptuel. Réf. : Jürgens et al. ; Johnson & Jürgens ; Shuttleworth & Johnson.

La chimie de la fausse charogne (mécanisme 1).

B) Le balancier, pas à pas.

Au repos, le labelle se tient en position médiane-haute, **équilibré** sur son onglet, les **osmophores** en pleine émission.

- ① La mouche se pose sur l'extrémité libre ;
- ② sous son poids, le labelle s'abaisse ;
- ③ elle progresse vers le fond coloré, franchit le point d'équilibre, et le balancier **bascule** : la mouche est maintenue, le **dos plaqué contre la colonne**, où le rostellum lui colle le pollinarium ;
- ④ le labelle revient, elle se dégage et repart chargée.

Le moteur est le **poids seul** (description princeps de Ridley, 1890).

La sensibilité du balancier est de même grandeur que celle du poids de la mouche .De l'ordre de **0,1g**.

C)Rappel anatomie et localisation des osmophores.

Les osmophores sont des tissus spécialisés dans la synthèse et l'émission des composés volatils responsables des odeurs florales. Chez les *Bulbophyllum*, ils constituent un élément majeur du syndrome de pollinisation par les Diptères et présentent une grande diversité de localisation selon les espèces.

➤ Localisation des osmophores

Les études anatomiques montrent que les osmophores peuvent être situés sur différentes parties de la fleur :

- sur les lobes du labelle ;
- sur la face adaxiale du cal du labelle ;
- dans certaines cavités ou sillons du labelle ;
- sur les appendices des pétales ;
- sur les appendices du sépale dorsal ;
- plus rarement sur des trichomes glandulaires des sépales.

Remarque : Chez plusieurs espèces néotropicales, les principales zones odoriférantes correspondent aux papilles présentes sur les lobes et le cal du labelle. Chez *Bulbophyllum wendlandianum*, les osmophores sont localisés sur les appendices du sépale dorsal et des pétales plutôt que sur le labelle lui-même.

➤ Caractéristiques anatomiques

Les cellules osmophoriques possèdent une activité métabolique particulièrement élevée et présentent :

- un cytoplasme dense ;
- un noyau volumineux ;
- de nombreuses mitochondries ;
- un réticulum endoplasmique très développé ;
- des dictyosomes abondants ;

-
- des inclusions lipidiques et phénoliques ;
 - une cuticule fine permettant la diffusion des substances odorantes.

L'épiderme est généralement constitué de **cellules papilliformes** augmentant considérablement la surface d'émission des molécules volatiles. Chez certaines espèces, la cuticule se soulève localement pour former **des boursouflures** ou **des espaces sous-cuticulaires** où s'accumulent les sécrétions avant leur libération.

➤ **Organisation sécrétoire**

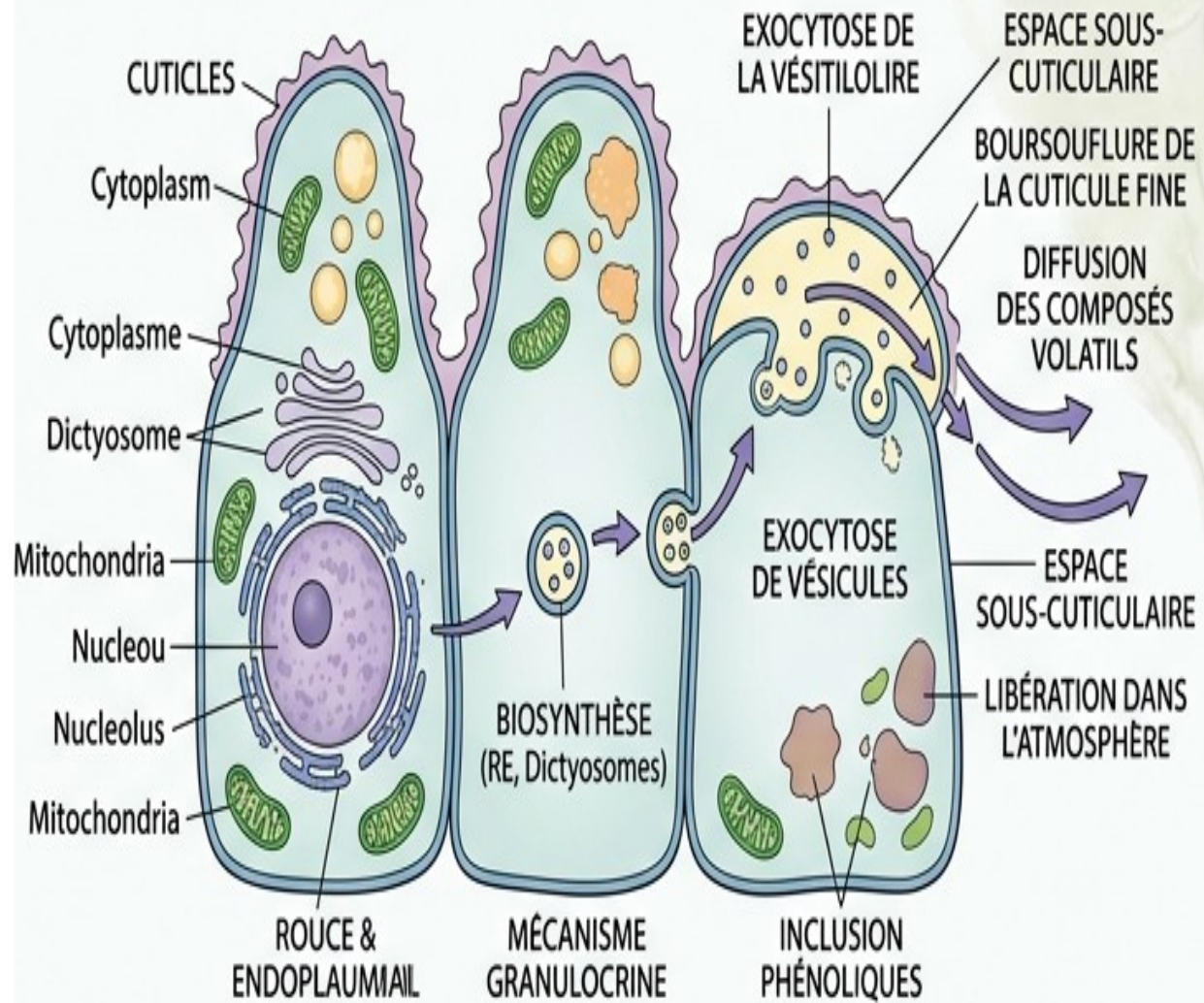
La sécrétion odorante est produite dans le cytoplasme puis transportée vers la surface par des vésicules via la sécrétion **granulocrine**. Les composés volatils traversent ensuite la paroi cellulaire et la cuticule avant d'être libérés dans l'atmosphère.

➤ **Intérêt fonctionnel**

La position des osmophores coïncide fréquemment avec les zones où l'insecte pollinisateur se pose ou explore la fleur. Cette disposition favorise une exposition maximale aux signaux chimiques et participe à la remarquable efficacité des mécanismes de pollinisation des *Bulbophyllum*, notamment chez les espèces à labelle articulé. Les osmophores et le labelle mobile forment ainsi un système fonctionnel étroitement intégré dans l'attraction et le positionnement des pollinisateurs.

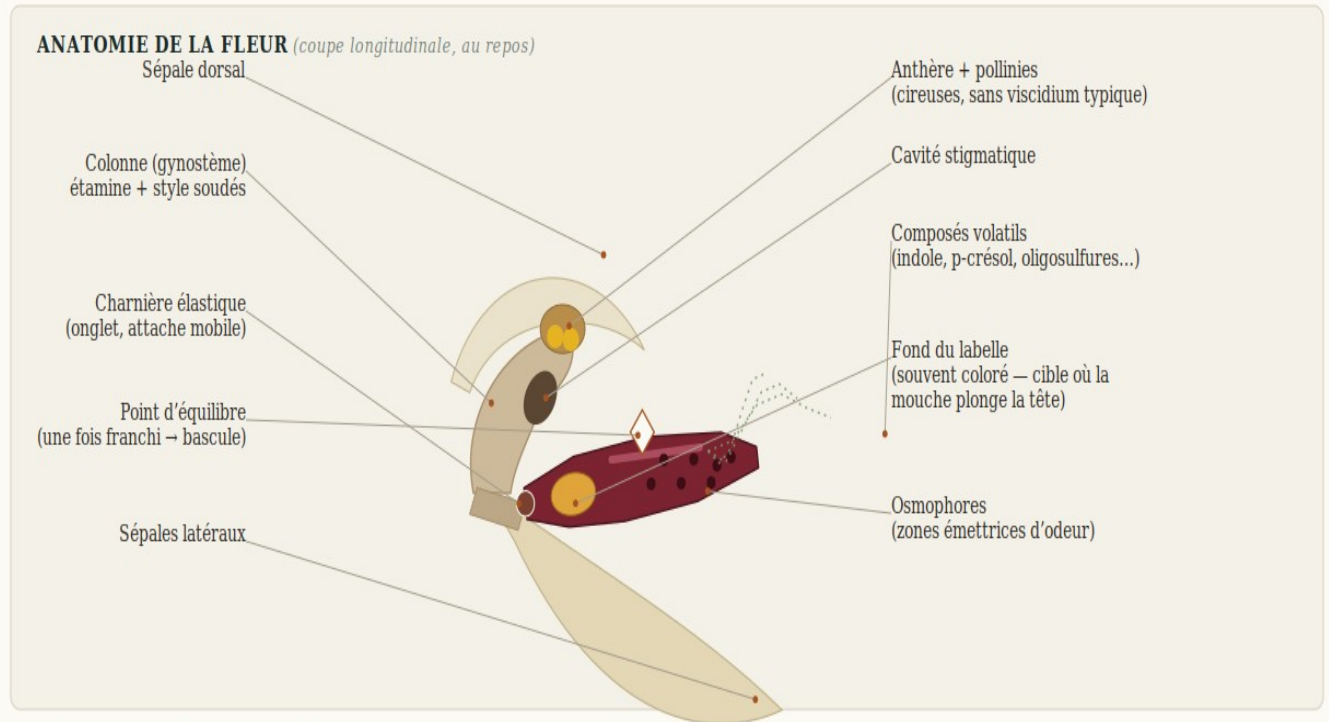
➤ **Schéma de fonctionnement des osmophores chez *Bulbophyllum***

ANATOMIE ET MÉCANISME DE SÉCRÉTION GRANULOCRINE (COUPE TRANSVERSALE D'ÉPIDERME)

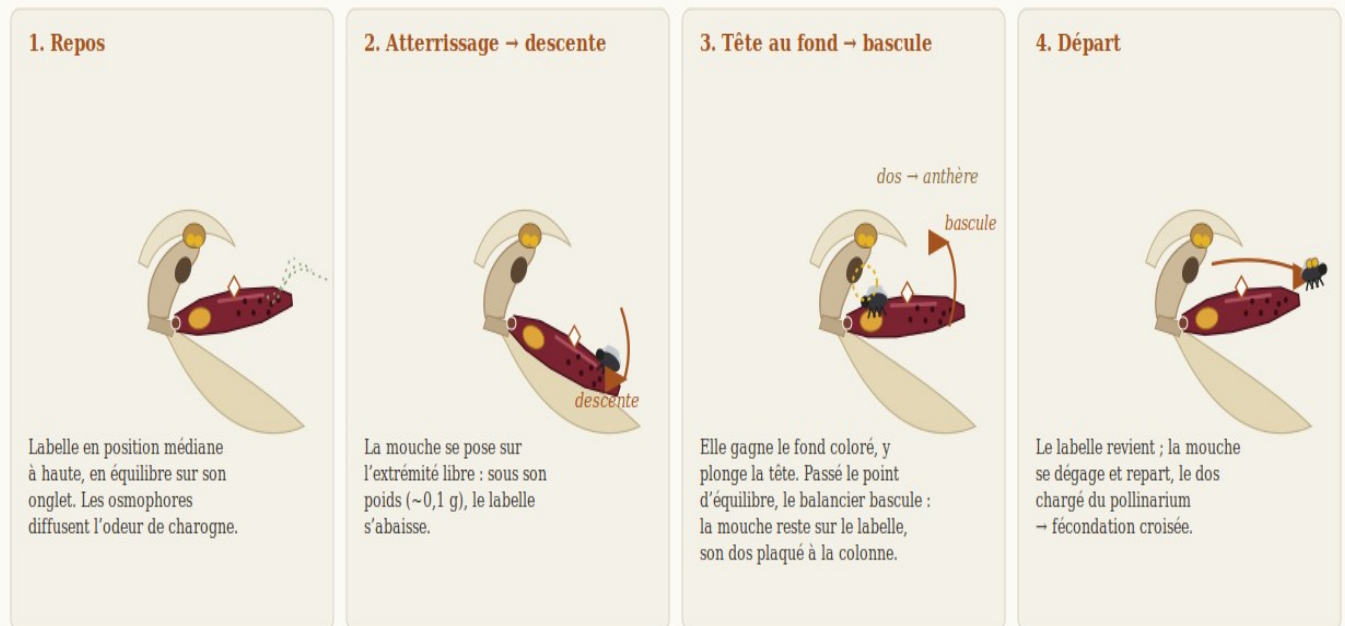


Mécanisme 1 — Le piège à bascule *sapromyophile*

Leurre de site de ponte (charogne) + labelle articulée en balancier — pollinisation par tromperie, sans récompense



LE MÉCANISME, ÉTAPE PAR ÉTAPE



Fleurs sans nectar : pollinisation par *tromperie*. Syndrome convergent (sections Beccariana, Sestochilos, Lepidorhiza...). Taux de nouaison faible (~4-25 %).

La position de repos du labelle varie selon les espèces (médiane/haute, ou recouvrant la colonne) ; la variante « recouvrante » à ressort et sa fonction de sélection sont traitées au mécanisme 2. Schéma stylisé, non à l'échelle.

Mécanisme 1 — le piège à bascule sapromyophile.

D) Les appendices vibratiles

Les appendices mobiles et olfactifs de *Bulbophyllum*

Corps vibratiles (Flimmerkörper) — un même organe, deux leurreurs. À insérer après le mécanisme 1.

■ MOUVEMENT = leurre cinétique

■ ODEUR = osmophore

Labelle basculant

MOUVEMENT



Articulé sur le pied de la colonne ; oscille au moindre souffle.

Le balancier (méc. 1).

Appendices claviformes

MOUVEMENT

ODEUR



Apex de pétale renflé en massue. Ondule au vent et émet des volatils (lipides).

Paleae (plumes)

MOUVEMENT

ODEUR



Appendices en drapeau, aspect frangé. Vibrent et dispersent l'odeur.

Alliance Cirrhopetalum.

Antennes (osmophores)

ODEUR

MOUVEMENT



Apex renflés osmophores (ex. *B. cerambyx*); Émettent l'odeur ; mobiles au vent.

Barbe / soies labelaires

MOUVEMENT



Poils fins, très sensibles. Frémissent au plus léger air — miment des larves.

Ex. *B. barbigerrum*.

Fimbriae / laciniae

MOUVEMENT

ODEUR



Franges et cils des marges du périanthe. Mobiles, parfois osmophores.

Un même organe, deux leurreurs : il frémit (mime le grouillement de larves) ET il émet l'odeur de charogne.

Le vent qui le fait vibrer disperse aussi son parfum — mouvement et odeur sur la même pièce.

Registre concentré dans la pollinisation sapromyophile (méc. 1). Schéma stylisé, non à l'échelle.

L'attraction par le mouvement seul est plausible (Vogel 2001) mais peu testée expérimentalement, isolément de la composante olfactive.

Les appendices mobiles et osmophores du labelle.



Photos Parenthèse Tropicale. Exemples d'appendices mobiles. De gauche à droite (*B. mirum*, *B. rothschildianum*, *B. saltatorium* var *albociliatum*, *B. pardalotum*)

4. Espèces-types et sections, clade par clade.

- **Asie-Pacifique** (le mieux étudié) — section **Beccariana** (espèce-type *B. beccarii* ; aussi *B. lasianthum*, *B. virescens*, *B. subumbellatum*) ; section **Sestochilus** (*B. lobbii*, fragrance de fruit trop mûr) ; section **Lepidorhiza** (*B. mandibulare*, *B. echinolabium*). Vecteurs : Calliphoridae, Sarcophagidae, Phoridae, Muscidae.
-
- **Néotropiques** — sections **Micranthae** et **Didactyle** (type *B. exaltatum*). Pollinisateurs surtout des **mouches milichiides** ; fragrance acide/charognarde **fugace** (Borba & Semir, 1998).
-
- **Afrique** — sections **Ptiloglossum**, **Oreonastes**, **Megaclinium**, à **sécrétions labellaires diverses**.
-
- **Madagascar** — la sapromyophilie y est le **mode ancestral du clade**, conservé chez les espèces non autogames (avant la bascule vers le mécanisme 4).

5. Une nuance taxinomique capitale.

La section ne se confond pas avec le mécanisme : les sections *Sestochilus* et *Beccariana* abritent **à la fois** des espèces sapromyophiles (méc. 1) **et** daciniphiles (méc. 2) — par exemple *B. baileyi* (*Sestochilus*), qui relève du mécanisme 2.

Le passage du leurre charognard à la récompense des Dacini s'est donc joué **à l'intérieur des mêmes sections!**

La logique sélective.

Tromper coûte : le taux de nouaison est faible (~4-25 %). Mais la mouche déçue se déplace, et transporte donc le pollen *loin*, ce qui favorise l'**allogamie**. Et le dispositif est apparu **plusieurs fois indépendamment** (convergence).

Réserves d'honnêteté. Les pollinisateurs ne sont identifiés avec certitude seulement pour **une poignée d'espèces** ; et la « charogne » recouvre un **gradient** (charogne franche, excrément, fruit fermenté) selon les espèces.

◆ Mécanisme 2 — La dacinophilie (le labelle à ressort)

L'exact inverse du mécanisme 1 : ici, pas de tromperie, mais une récompense chimique honnête.

1. Le principe.

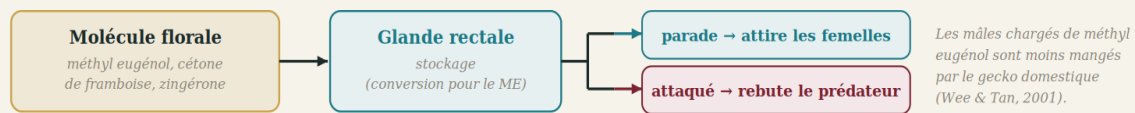
La fleur, dépourvue de nectar, émet un **parfum que les mâles de mouches des fruits Dacini** (*Bactrocera*, *Zeugodacus*, *Dacus*) viennent activement **récolter** — non pour s'en nourrir, mais parce que ce composé leur sert de **précurseur de phéromone** (on y revient plus bas). En s'affairant à le **prélever** sur le labelle, le mâle déclenche un **labelle mobile, à ressort**, qui le presse contre la colonne et lui fixe le pollinarium.

La transaction est **mutualiste** — mais la récompense est chimique, non alimentaire.

2. La récompense honnête — et son sens biologique.

Le mâle **collecte un précurseur de phéromone**.

Les composés floraux — le **méthyl eugénol** (ME, phénylpropanoïde) et les **phénylbutanoïdes** (cétone de framboise RK, zingérone ZN, cue-lure CL) — sont accumulés puis utilisés pour **attirer les femelles** et **renforcer ses défenses** (*cf encadré ci dessous*). La sensibilité est extrême : ~1 nanogramme de ME suffit à attirer un mâle de *Bactrocera dorsalis* au champ.

EN APARTÉ**Comment le mâle *Dacini* utilise ces molécules**

Les mâles chargés de méthyl eugénol sont moins mangés par le gecko domestique (Wee & Tan, 2001).

La pharmacophagie : prélever un composé végétal non pour s'en nourrir, mais pour la reproduction et la défense.
La même réserve, gardée dans la glande rectale, sert deux fois — à séduire d'abord, puis à se protéger.

Pour le mâle, le composé floral est un philtre d'amour ET un bouclier à la fois —
assez précieux pour qu'il vaille la peine de forcer le ressort, et de polliniser.

Sources : Boppré 1984 (pharmacophagie) ; Tan & Nishida (séquestration) ; Wee & Tan 2001 (allomone, gecko).

C'est ici que prend sens la planche « une molécule, mille parfums » (chapitre 7) :

la **faune des *Dacini* se partage en deux mondes** ~120 espèces répondent au ME, ~410 au cue-lure/RK (Doorenweerd et al. 2018) ,

et **presque jamais aux deux**. Une retouche enzymatique du parfum suffit à **changer tout le cortège de pollinisateurs**, et à isoler des espèces sœurs.

3. Le ressort, pas à pas.

La fleur est solitaire ; sa **résupination varie selon les espèces** et n'est pas un caractère du mécanisme (résupinée chez *B. vinaceum*, non résupinée chez *B. hortorum*, *B. macranthum*, *B. sinapis*, *B. hahlianum*, *B. praetervisum* — le ressort fonctionne identiquement dans les deux cas).

Le cœur du dispositif est un **labelle-ressort** (*close-spring lip*), maintenu **fermé par défaut** :

- ① le mâle se pose, attiré de loin ;
- ② pour atteindre la zone odorante, il doit **forcer le ressort** ;
- ③ pressé contre la colonne, guidé par des **sépales latéraux glissants**, le **hamulus** lui colle le pollinarium ;

④ il reporte la charge sur une autre fleur.

4. Le filtre pondéral — un tri par le poids.

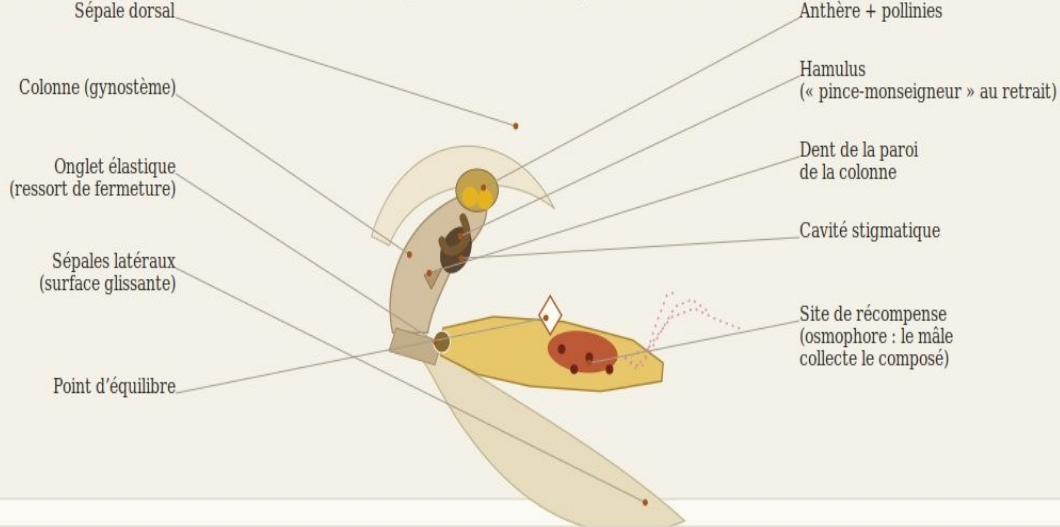
Le ressort est calibré sur une force équivalant au poids d'un mâle d'environ **13 mg**. Sur *B. hortorum* (Tan et al., 2023) : sur **onze** espèces de *Dacini* attirées, **six**, trop légères (< 13 mg), **n'arrivaient pas à ouvrir** le ressort — simples visiteuses ; seules les **cinq** assez lourdes le déclenchaient. La fleur **sélectionne ses pollinisateurs par la taille**.

Un rythme circadien. Beaucoup de ces fleurs **se ferment chaque nuit et rouvrent au matin**, tant que le pollinarium n'a pas été enlevé (*B. hortorum*). Henry **Ridley (1890)** a décrit le premier ce mécanisme, sur *B. macranthum*.

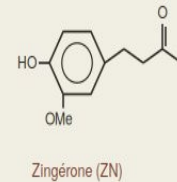
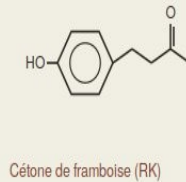
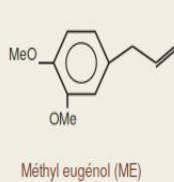
Mécanisme 2 — La *dacinophilie* : attraction chimique et labelle à ressort

Attraction des mâles de mouches des fruits (*Dacini*) par synonyme florale — récompense réelle, filtre de poids, piègeage bref

ANATOMIE DE LA FLEUR (labelle à ressort, ici représenté ouvert ; au repos il recouvre la colonne)



LA CHIMIE DE L'ATTRACTION — des phénylpropanoïdes qui ciblent les mâles de *Dacini*



Le mâle ne le mange pas : il en fait sa phéromone.

LE MÉCANISME, ÉTAPE PAR ÉTAPE

1. Attraction chimique



Labelle à ressort fermé, recouvrant la colonne. Le parfum (ME/RK/zingérone) attire les MÂLES de *Dacini*.

2. Ouverture (filtre de poids)



Un mâle assez lourd (≥ 13 mg) ouvre la labelle et collecte le composé. Trop léger : il n'ouvre pas et n'est pas pollinisateur.

3. Catapultage → piègeage



Le ressort se referme et catapulte le mâle dans la cavité (< 1 min). Hamulus + dent : le pollinarium se colle sur son dos.

4. Libération → transfert



Le mâle repart chargé (et garde son précurseur de phéromone). Fleur suivante : dépôt sur le stigmate.

Particularité : ce n'est pas une pure tromperie — le mâle reçoit une vraie récompense (précurseur de phéromone sexuelle). Sections *Sestochilus*, *Beccariana*, etc. Mécanisme strictement *Asie-Pacifique* : les *Dacini* sont absents des *Néotropiques*. Fleurs souvent non résupinées, se fermant la nuit et se rouvrant le matin. Schéma stylisé, non à l'échelle.

Mécanisme 2 — la *dacinophilie* (attraction chimique, labelle à ressort).

5. Espèces-types et sections.

Espèces daciniphiles concentrées dans les sections ***Sestochilus*** et ***Beccariana***, reliées à un composé précis :

B. cheiri → **méthyl eugénol** ;

B. vinaceum → **méthyl eugénol** ;

B. apertum → **cétone de framboise** ;

B. patens et *B. baileyi* → **zingérone** ;

B. hortorum, *B. macranthoides* → **phénylbutanoïdes** ;

et *B. praetervisum* → référence pour la mécanique.

* Cinq **chimiotypes** ont été distingués selon le parfum.

6. Pourquoi ce mécanisme est strictement asiatique.

Les Dacini sont **centrés sur l'Asie du Sud-Est et l'Océanie**, et **absents des Néotropiques**. Pas de Dacini, pas de dacinophilie : ce mécanisme reste **confiné au clade asiatique**.

Réserves d'honnêteté. L'enlèvement du pollinarium est observé bien plus souvent que sa dépose effective : le **succès réel** reste documenté pour peu d'espèces. Et la dichotomie ME / RK n'est pas absolue (la zingérone, hybride, brouille la frontière).

Sources : Tan, Nishida & Toong 2002 ; Tan & Nishida 2005, 2007 ; Tan, Tan & Nishida 2006 ; Nakahira et al. 2018 ; Tan et al. 2023 ; Doorenweerd et al. 2018 ; Ridley 1890.

◆ Mécanisme 3 — Le piège à longue durée (la rétention temporelle)

Ni leurre pur, ni récompense franche : ici, c'est le temps que la fleur manipule.

1. Le principe.

Une orchidée **totale**ment **auto-incompatible** ne peut rien tirer de son propre pollen. Le vrai danger n'est pas l'autopollinisation d'une fleur sur elle-même, mais la **géitonogamie** : la mouche chargée qui passe à une fleur voisine **du même pied**. La solution de *B. funingense* : **retenir la mouche assez longtemps pour qu'elle quitte la plante** avant de redéposer son pollen.

2. Le piège, pas à pas.

① La fleur n'émet **ni odeur forte ni nectar** ; elle produit sur son labelle une **sécrétion que les mouches viennent lécher** ;

② attirée, *Calliphora vicina* lèche le suc — et se retrouve **coincée dans un passage étroit** ;

③ elle y reste **de longues heures, parfois jusqu'à en mourir** ;

④ quand elle s'extrait, elle **quitte presque toujours l'inflorescence** — et déposera son pollinarium sur un **autre individu**. Le piège, en général, ne tue pas : il **temporise**.

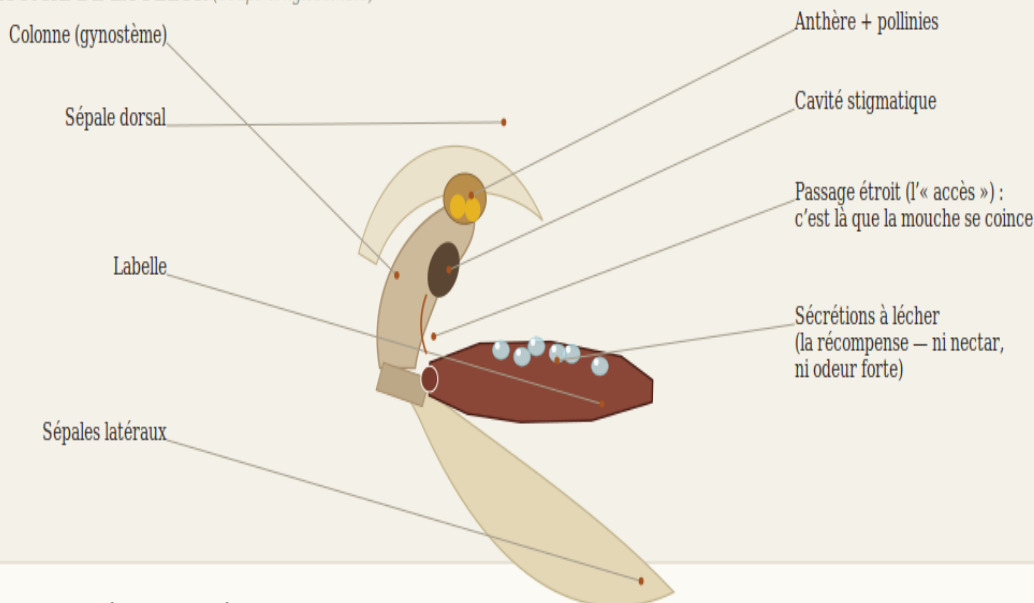
3. La logique anti-géitonogamie — le cœur du mécanisme.

La fleur ne joue ni sur l'odeur ni sur la récompense, mais sur la **durée de rétention** : en immobilisant la mouche, elle brise la séquence « fleur → fleur voisine » et la force à recommencer ailleurs. **Le temps devient un outil d'allogamie.**

Mécanisme 3 – Le piège à longue durée

Rétention prolongée du pollinisateur (heures à jours) – un dispositif anti-autopollinisation. Exemple : *Bulbophyllum funingense* (Chine)

ANATOMIE DE LA FLEUR (coupe longitudinale)



LE MÉCANISME, ÉTAPE PAR ÉTAPE

1. Attraction (sécrétions)



Ni odeur forte ni nectar : des sécrétions léchées sur le labelle attirent la mouche (*Calliphora vicina*).

2. Enfoncement



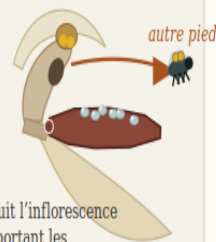
Pour lécher, elle s'enfonce de plus en plus vers la colonne. Son dos touche l'anthère : les pollinies se collent.

3. Piégeage prolongé



Coincée dans le passage étroit, elle reste prisonnière des heures – parfois jusqu'à en mourir.

4. Évasion → allofécondation



Libérée, elle fuit l'inflorescence (94 %) en emportant les pollinies (81 %) vers un autre pied.

POURQUOI UN PIÈGE SI LONG ? – L'ANTI-GÉITONOGAMIE

B. funingense est totalement AUTO-INCOMPATIBLE : se polliniser soi-même ne donne aucun fruit. En retenant longtemps la mouche, la fleur l'empêche de visiter aussitôt une fleur voisine du même pied (géitonogamie). À sa libération, la mouche fuit l'inflorescence et porte les pollinies vers un AUTRE individu – d'où une nouaison naturelle non négligeable malgré l'auto-incompatibilité. Le piège long est un dispositif de réduction du « conflit sexuel ».

4. Espèce-type et section.

Bulbophyllum funingense (1981), section *Brachyantha* (type *B. umbellatum*), endémique du Yunnan (Chine), ~1 000 m. Pollinisateur effectif unique : ***Calliphora vicina*** (Calliphoridae).

Les chiffres (Zhang et al., 2024). Espèce **complètement auto-incompatible**. Pollinisation croisée manuelle > 70 % ; nouaison naturelle très basse (1,7 % et 6,6 %). La dépose de pollinies est inférieure à leur enlèvement → plante **limitée par les pollinisateurs**.

5. Une convergence à signaler.

Le même dispositif de rétention temporaire a été décrit chez des *Bulbophyllum* néotropicaux et chez *Govenia* (Borba & Semir 1998 ; Pansarin 2008), sans quantification fine. *B. funingense* en est le **modèle documenté**, pas l'unique cas.

Réserves d'honnêteté. Mécanisme étudié **en détail chez une seule espèce** ; la « récompense » est réelle mais faible, et la capture parfois mortelle brouille la frontière entre récompense et exploitation.

Sources : Zhang, Wu & Gao 2024 (*Ecology and Evolution*) ; Borba & Semir 1998 ; Pansarin 2008.

◆ Mécanisme 4 — Le cas singulier de l'autogamie malgache (la perte du rostellum)

Le seul mécanisme qui se passe de pollinisateur — et l'illustration la plus nette du « peu de changements, beaucoup d'impact ».

1. Le principe.

Rappel du chapitre 3 : le rostellum a un **double rôle** — il colle les pollinies *et* sépare l'anthere du stigmate (barrière anti autofécondation). À Madagascar, certaines lignées ont **perdu ce rostellum** :

Plus de barrière → les pollinies basculent sur le stigmate → la fleur **se féconde elle-même, sans aucun pollinisateur**.

2. Le mécanisme, pas à pas.

① Chez l'allogame (Type I), un rostellum dressé sépare l'anthère du stigmate → pas d'autofécondation.

② Chez l'autogame (Type II), le rostellum est **absent** — ou, rarement, « déplacé » et devenu **stigmatique/réceptif**.

③ Les pollinies tombent sur le stigmate.

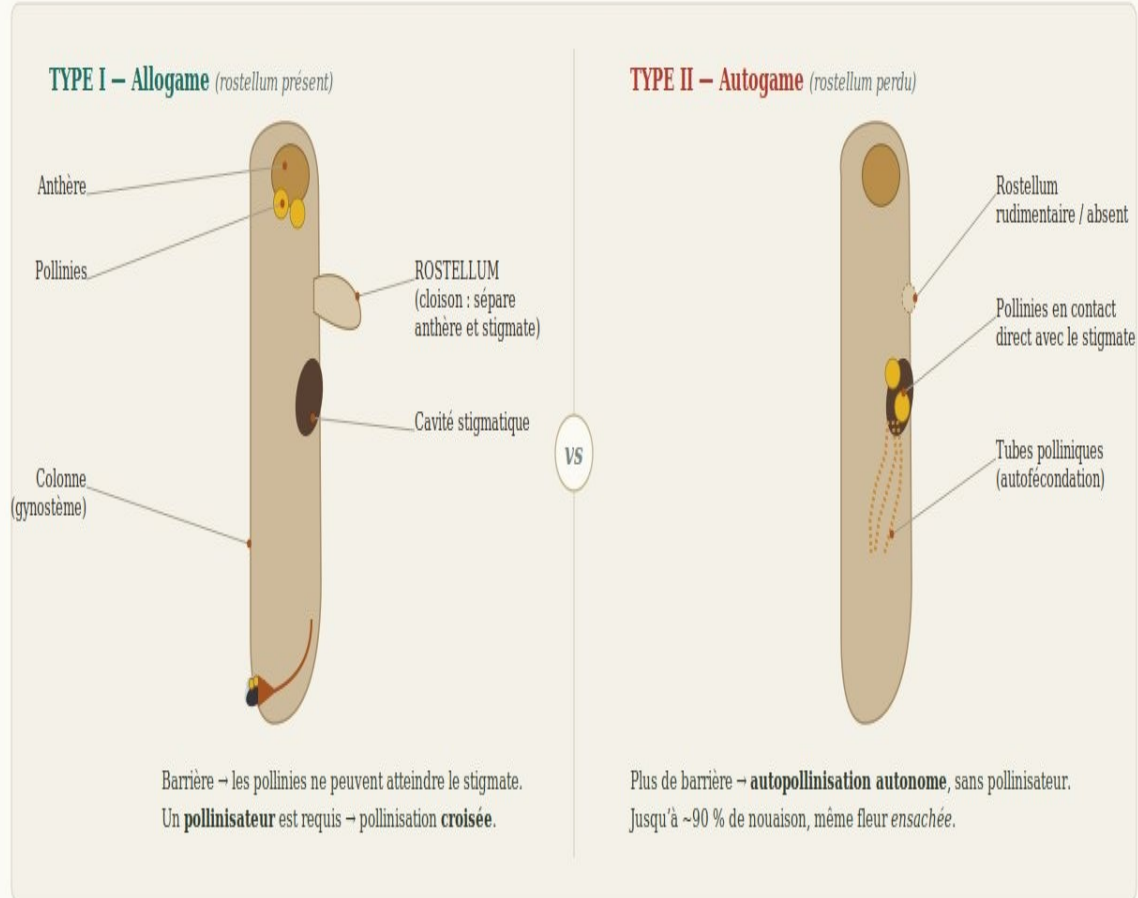
④ La fleur noue son fruit **seule**. Sur *B. bicoloratum* (Gamisch et al., 2013), ensachées, les plantes à rostellum déplacé nouent **~90 %** de leurs fleurs, contre **aucune** chez les plantes à rostellum normal.



Photo Parenthèse Tropicale. Cas d'autogamie (autofécondation) chez *B. occultum* Section *Lupulina*

Mécanisme 4 – Le cas singulier de l'autogamie malgache

Autopollinisation autonome, sans pollinisateur – tout se joue sur la perte du rostellum. Madagascar et îles voisines.



UNE EXCEPTION TROPICALE – IRRÉVERSIBLE, MAIS PAS UNE IMPASSE

L'autopollinisation est rare sous les tropiques, mais FRÉQUENTE chez les *Bulbophyllum* malgaches. Sa base génétique est simple – la perte du rostellum –, d'où des origines MULTIPLES et INDÉPENDANTES (~5 fois dans le clade C, depuis le Pléistocène, ~1,3 Ma). Chez 8 espèces, les deux morphes coexistent : allogames (rostellum) et autogames (sans rostellum). Avantage : l'ASSURANCE REPRODUCTIVE – faire des graines sans pollinisateur, atout décisif sur une île où ceux-ci sont rares. La transition est presque toujours IRRÉVERSIBLE, mais ce n'est PAS une « impasse évolutive » : Gamisch et al. (2015) ne détectent aucune sur-extinction des lignées autogames – le *selfing* y est récurrent et viable.

Clade Madagascar / Mascareignes. Exemples : *B. bicoloratum*, *B. cirrhoglossum*, *B. quadrifarium*. Le rostellum est une cloison du gynostème dérivée du lobe stigmatique médian. Chez certains autogames, le rostellum n'est pas perdu mais « déplacé » et redevient réceptif (cas de *B. bicoloratum*). Réf. : Gamisch, Fischer & Comes (2013, 2014, 2015). Schéma stylisé, non à l'échelle.

Mécanisme 4 – l'autogamie malgache (perte du rostellum).

3. Le polymorphisme — la découverte inattendue.

Dans **huit espèces** du **clade C malgache** (sections *Calamaria*, *Humblotiorchis*, *Bifalcula*), **les deux morphes** coexistent au sein d'une même espèce — *autogames* (sans *rostellum*) et *allogames* (avec *rostellum*). Exemples : *B. cirrhoglossum*, *B. quadrifarium*, *B. bicoloratum*. (Enquête : 393 échantillons, ~78 espèces, ~37 % de la diversité malgache.)

4. Origines multiples, récentes, irréversibles.

La transition est apparue **plusieurs fois indépendamment**, de façon **récurrente** et **récente** ($\leq 1,3$ Ma, Pléistocène), grâce à une **base génétique simple** (perdre le *rostellum*). Ces transitions sont **irréversibles**.

5. Irréversible, mais pas (forcément) une impasse.

L'hypothèse « selfing = cul-de-sac » fait deux prédictions :

(1) irréversibilité ; (2) sur-extinction.

Gamisch et al. (2015) **confirment la première**, mais **ne peuvent ni confirmer ni infirmer la seconde** — faute de puissance et, sans doute, parce que **trop peu de temps s'est écoulé**. Donc : **irréversible**, mais **sur-extinction non démontrée**.

6. Le sens adaptatif : l'assurance reproductive.

Sur une île aux pollinisateurs rares et dans des climats changeants, une plante capable de **se féconder seule garantit sa descendance** (loi de Baker). Mieux vaut des graines un peu consanguines que pas de graines du tout.

7. Le lien avec le fil du document.

Illustration la plus pure du chapitre 7 : **une seule perte — un *rostellum* — fait basculer tout le système reproducteur**. Peu de changements, beaucoup d'impact.

Réserves d'honnêteté. L'autogamie est plus fréquente mais non universelle dans tout le clade malgache. La sur-extinction reste une **question**

ouverte.

Sources : Gamisch, Fischer & Comes 2014, 2015 ; Gamisch et al. 2013 (*B. bicoloratum*).

◆ Mécanisme 5 — Le piège assisté par le vent (la bascule éolienne)

L'innovation néotropicale : ce n'est plus le poids de la mouche qui actionne le labelle, mais le vent — et un verrou anti-auto inédit dans toute la famille.

1. Le contexte.

Section ***Didactyle***, endémique néotropicale (7 espèces, type *B. exaltatum*), inféodée aux **campos rupestres** brésiliens. Trois espèces modèles : *B. involutum*, *B. ipanemense*, *B. weddellii* (**Borba & Semir, 1998**). La fleur offre une récompense réelle : nectaire labellaire et osmophores, fragrance acide/charognarde fugace.

2. Le principe — la bascule éolienne.

Le labelle est articulé et mobile ; mais en milieu ouvert et venté, ce ne sont plus seulement le **poids** de la mouche, mais les **courants d'air**, qui le font basculer et **pressent la mouche milichiide contre la colonne**.

3. Le verrou anti-autofécondation inédit — la reconfiguration du pollinarium.

Chez *B. involutum* et *B. ipanemense*, **juste après son enlèvement, le pollinarium fait environ deux fois le diamètre de l'entrée de la cavité stigmatique** — trop large pour polliniser. Il lui faut **105 à 135 minutes pour rétrécir** et devenir compatible.

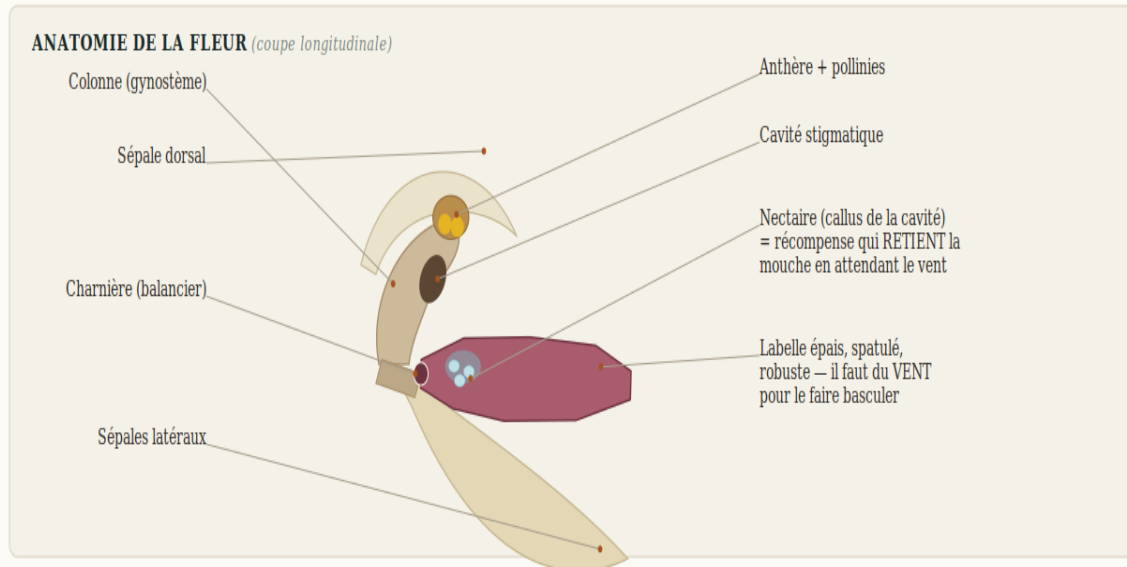
Pendant ce **délai d'incompatibilité**, la mouche, qui s'attarde quelques minutes, ne peut pas redéposer le pollen sur la même

plante :

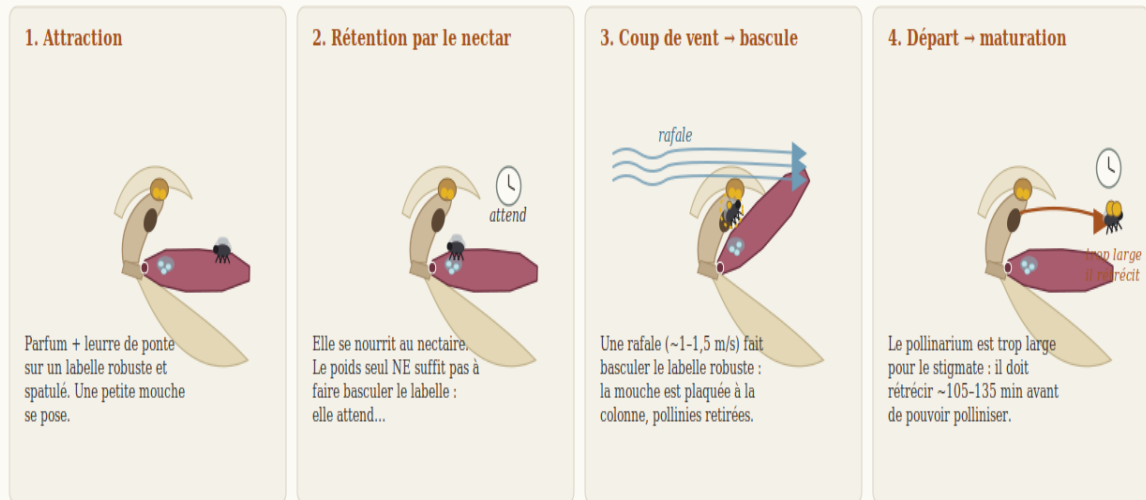
c'est un **verrou anti-autopollinisation purement temporel**, inconnu jusqu'alors chez les Orchidaceae. (Absent chez *B. weddellii*, dont le pollinisateur ne s'attarde pas.)

Mécanisme 5 — Le piège assisté par le vent

La réponse néotropicale : le vent fait basculer le labelle, le nectar retient la mouche en attendant la rafale. Campos rupestres du Brésil.



LE MÉCANISME, ÉTAPE PAR ÉTAPE



DEUX PARADES : ANTI-AUTOPOLLINISATION ET ISOLEMENT ENTRE ESPÈCES

B. involutum, *B. ipanemense* et *B. weddellii* poussent ensemble, fleurissent en même temps et PARTAGENT les mêmes pollinisateurs — d'où deux dispositifs :

- Anti-autopollinisation (temporelle) : chez *involutum*/*ipanemense*, le pollinarium fraîchement retiré est ~2× trop large pour l'entrée du stigmate et met 105-135 min à rétrécir.

Le temps que la mouche change de pied → pas d'autofécondation (mécanisme alors inédit chez les orchidées).

- Anti-hybridation : l'entrée stigmatique plus étroite d'*involutum* réduit de 50 % les croisements avec *weddellii* ; le croisement interspécifique est strictement unidirectionnel.

Clade Néotropical (campos rupestres du Brésil, milieux ouverts et ventés). Espèces autocompatibles, mais un vecteur reste nécessaire à la nouaison. Les espèces non assistées par le vent n'ont PAS de nectaire : leur labelle bascule par simple gravité. Réf. : Borba & Semir 1998 ; Teixeira et al. 2004. Schéma stylisé, non à l'échelle.

Mécanisme 5 — le piège assisté par le vent (section Didactyle).

4. La barrière de taille — et ses limites.

La taille du pollinarium vs la cavité stigmatique joue aussi comme **barrière entre espèces**. Mais — réserve d'honnêteté — elle est **partielle** : les espèces sont interfertiles, et des **hybrides naturels se forment** ($B. \times cipoense = B. weddellii \times B. involutum$).

5. Le lien avec le mécanisme 1.

Les espèces néotropicales **non** assistées par le vent reviennent à la **bascule par simple gravité** (mec. 1). Le mécanisme 5 est une **variation locale du balancier sapromyophile** — actionné par le vent au lieu du poids.

Réserves d'honnêteté. Dispositif documenté sur peu d'espèces ; le délai de 105-135 min et la barrière de taille sont mesurés, mais les barrières interspécifiques restent **perméables**.

Sources : Borba & Semir 1998a, 1998b ; Borba, Shepherd & Semir 1999 ; Teixeira et al. 2004 ; Azevedo et al. 2006.

◆ Mécanisme 6 — La pollinisation par l'abeille (*B. ambrosia*)

L'exception qui confirme la règle : une abeille dans un genre à ~99 % mouches — et un endroit où la culture interroge la littérature.

1. Le principe.

Dans un genre presque entièrement voué aux Diptères, *B. ambrosia* est pollinisé par une **abeille**, *Apis cerana cerana*. La fleur, solitaire, **sent bon et offre du nectar** — récompense honnête. Le nom le dit : *ambrosia*, la nourriture des dieux. La plante est **auto-incompatible**, d'où une nouaison naturelle faible malgré l'affluence des butineuses.

2. Carte d'identité.

Section ***Leopardinae*** ; Chine du Sud (Fujian, Guangdong, Guangxi, Hainan, Yunnan), Vietnam, et **Hong Kong** (où Hance l'a

décrite). Pollinisateur : ***Apis cerana cerana*** ; une guêpe (*Vespa basalis*) visite aussi.

3. Ce que décrit la seule étude publiée (Chen & Gao, 2011).

Une seule étude documente la pollinisation de l'espèce. Son schéma dessine un **balancier classique** :

- ① l'abeille, pollinies sur le dos, se pose ;
- ② le labelle **s'abaisse** ;
- ③ il **rebondit et projette l'abeille vers la colonne** (le catapultage de Ridley, 1890) ;
- ④ l'abeille repart chargée. Chen & Gao rangent donc *B. ambrosia* dans le schéma « see-saw » des espèces à mouches.

4. L'observation de culture — un désaccord à signaler honnêtement.

En cultivant l'espèce, on observe autre chose : le labelle **s'abaisse à la manière d'un mufler** (gueule-de-loup) — il **descend pour donner accès**, sans le **rebond-catapulte**.

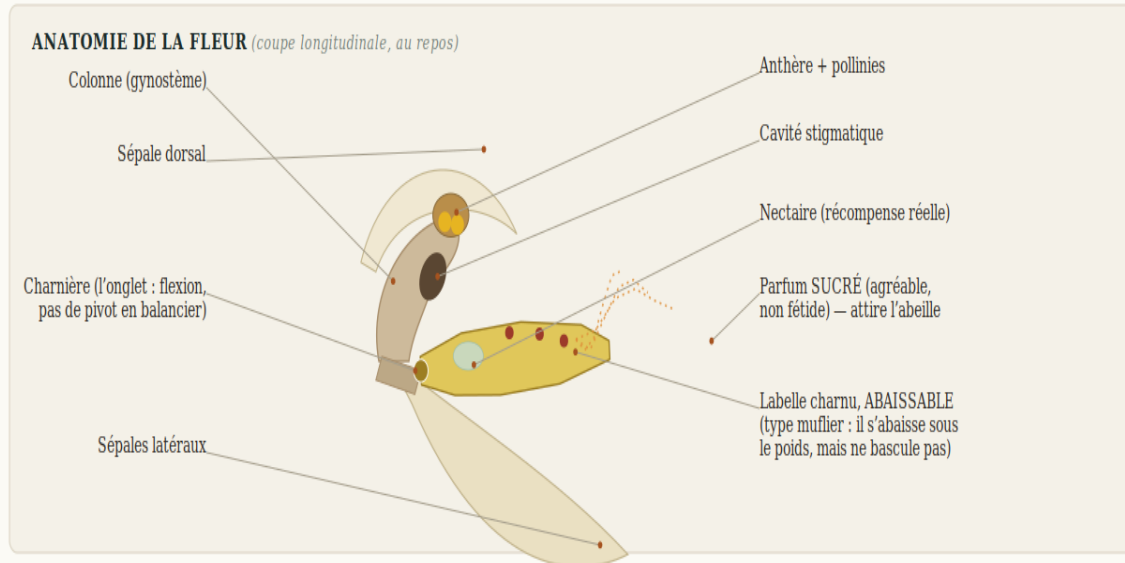
La cinématique diffère. Il faut le dire dans les deux sens : Chen & Gao (2011) est la **seule source publiée**, et elle figure un see-saw ; l'observation de culture est **directe et répétée**, mais **non publiée**. C'est un point qui **mérite réexamen** — et qui rappelle combien la biologie florale du genre repose sur de très petits effectifs.



Photo de gauche à droite : *B. ambrosia*, photo Parenthèse Tropicale ;Photo d'*Apis cerana cerana* :[Gale, S.W., P. Kumar et G.A. Fischer. 2014. 797. *Bulbophyllum ambrosia*. *Curtis's Botanical Magazine* 31 \(4\) : 302–313. dec 2014.](#)

Mécanisme 6 — La pollinisation par l'abeille

Un visiteur rare (*Apis cerana*), une vraie récompense — et un labelle qui s'abaisse comme un mufler, SANS basculer. *B. ambrosia*.



LE MÉCANISME, ÉTAPE PAR ÉTAPE



UN LABELLE « TYPE MUFLIER » — PAS UN BALANCIER

L'observation directe en culture montre que le labelle de *B. ambrosia* s'ABAISSE sous le poids de l'abeille (comme la levre inférieure d'un mufler, *Antirrhinum*), mais NE BASCULE PAS : pas de pivot, pas de rebond, pas de projection — contrairement à ce que suggère le schéma diagrammatique de Chen & Gao (2011). C'est une PORTE à charnière actionnée par le poids. Fait notable dans un genre diptérophile à ~99 %, la fleur attire des ABEILLES (*Apis cerana*) par une vraie récompense (parfum + nectar) ; mais, auto-incompatible, sa nouaison naturelle reste faible. Sur le « champ des possibles », ce labelle se place entre la charnière et le balancier.

Clade asiatique (Hong Kong, Chine du Sud). Pollinisateur : *Apis cerana cerana*. Récompense réelle : parfum sucré + nectar.
Cinématique d'après observation directe en culture ; l'unique étude publiée (Chen & Gao, 2011) la représente, elle, en balancier.
Schéma stylisé, non à l'échelle.

Mécanisme 6 — l'abeille et le labelle « mufler » (interprétation de culture, à confirmer).

5. La place dans le champ des possibles.

B. ambrosia occupe une position **charnière** : entre la **charnière simple** (le labelle qui s'abaisse) et le **balancier** (le labelle qui rebondit) — exactement le genre de transition que le chapitre 7 cherche à expliquer.

6. Pourquoi une abeille ?

Une récompense honnête (nectar + parfum sucré) attire un pollinisateur « payant » et fidèle. C'est l'**inverse exact du méc. 1**, dans le même genre.

Réserves d'honnêteté. Tout repose sur **une seule étude publiée**, complétée par une observation non publiée. La cinématique (balancier vs mufler) est un **point ouvert**. L'abeille reste une **exception** qui ne renverse pas la règle « *Bulbophyllum* = mouches ».

Sources : Chen & Gao 2011 ; Gale 2014 (Curtis's Botanical Magazine) ; observation de culture de F. Villanou (non publiée) ; Flora of China (section Leopardinae).

Chapitre 6 — Récapitulatif

Après avoir parcouru les six mécanismes un à un, prenons de la hauteur. Trois outils de synthèse :

- une carte de **qui fait quoi, où** ;
- un **tableau comparatif** des six mécanismes ;
- et une **galerie des pollinisateurs**.

◆ 6.1 — La présence des mécanismes par clade

Mécanisme	Asie-Pacifique	Madagascar	Afrique	Néotropiques
1. Sapromyophilie (bascule)	●	●	●	●
2. Daciniphilie (ressort)	●	-	-	-
3. Piège à longue durée	●	-	-	(●) conv.
4. Autogamie (perte rostellum)	-	●	-	-

Mécanisme	Asie-Pacifique	Madagascar	Afrique	Néotropiques
5. Assisté par le vent	-	-	-	●
6. Abeille (<i>B. ambrosia</i>)	●	-	-	-

Cette matrice raconte d'un coup d'œil **l'asymétrie centrale** du genre. La **sapromyophilie est partout** — le tronc commun universel ; les cinq autres mécanismes sont **chacun confiné à un clade**. Et la géographie des mécanismes **calque celle du chapitre 4 : l'Asie-Pacifique**, le berceau, est la plus riche (quatre mécanismes) ; chaque clade périphérique a **conservé la sapromyophilie ancestrale** et n'a ajouté **qu'une innovation locale**. Remarque, l'**Afrique**, la moins étudiée, n'a pour l'instant que la sapromyophilie documentée.

◆ 6.2 — La synthèse des six mécanismes

#	Mécanisme	Tromperie / Récompense	Pollinisateur	Espèce-type (section)	Clade	Trait distinctif
1	Bascule sapromyophile	Tromperie pure	Mouches nécro-/coprophages	<i>B. beccarii</i> (Beccariana)	Tous	Universel ; bascule par le poids
2	Labelle à ressort	Récompense honnête	Mâles de <i>Dacini</i>	<i>B. vinaceum</i> (<i>Sestochilus</i>)	Asie	Ressort + filtre pondéral (~13 mg)
3	Piège à longue durée	Faible récomp. / rétention	<i>Calliphora vicina</i>	<i>B. funingense</i> (<i>Brachyantha</i>)	Asie	Rétention = anti-géitonogamie
4	Autogamie malgache	Sans pollinisateur	—	<i>B. cirrhoglossum</i> (clade C)	Madagascar	Perte du rostellum ; irréversible
5	Assisté par le vent	Récompense (nectar)	Mouches milichiides	<i>B. involutum</i> (<i>Didactyle</i>)	Néotropiques	Vent + pollinarium qui rétrécit
6	Abeille	Récompense honnête	<i>Apis cerana cerana</i>	<i>B. ambrosia</i> (<i>Leopardinae</i>)	Asie	Exception ; labelle « mufler »

Deux axes structurent ce tableau.

➤ L'axe **tromperie ↔ récompense** : du leurre pur (méc. 1) à la

récompense honnête (méc. 2, 5, 6), en passant par la rétention ambiguë (méc. 3) et l'abandon du pollinisateur (méc. 4).

- Et l'axe **anti-autopollinisation** : barrière du rostellum, crochet (hamulus), rétention temporelle, rétrécissement différé du pollinarium. Le fil rouge : **toutes ces solutions sont des variations sur un même petit jeu de pièces** (labelle articulé, rostellum, pollinies nues), réglées différemment.

◆ 6.3 — La galerie des pollinisateurs. Les Diptères.

MOUCHES SAPROMYOPHILES DE BULBOPHYLLUM (CALLIPHORIDAE, SARCOPHAGIDAE ET PHORIDAE)



Calliphoridae



Sarcophagidae



Phoridae



Association sur Bulbophyllum

MÂLES DE MOUCHES DACINI (BACTROCERA, ZEUGODACTUS)



Bactrocera dorsalis



Bactrocera cucurbitae



Bactrocera correcta



Zeugodactus cucurbitae

MOUCHES CALLIPHORIDAE (CALLIPHORA VICINA)



Calliphora vicina



Calliphora vicina



Calliphora vicina



Calliphora vicina

MOUCHES MILICHIIDAE



Milichiidae sp.



Milichiidae sp.



Milichiidae sp.



Milichiidae sp.

Les pollinisateurs : mouches sapromyophiles, mâles de Dacini, Calliphora vicina, Milichiidae .

Chapitre 7 — Comment un trait s'élabore à partir d'une fonction de base

Jusqu'ici, nous avons décrit les mécanismes comme des objets finis. Ce chapitre pose une question plus mécaniste : **comment passe-t-on d'un état à un autre ?** La réponse, pour la **forme** (le labelle) comme pour la **chimie** (l'odeur), est la même : non pas inventer du neuf, mais **régler un seul curseur** — le timing d'un programme de développement, ou une retouche enzymatique. Les deux planches qui suivent ne démontrent rien : elles **illustrent les transitions**.

◆ A. La forme — du labelle soudé au ressort

Le labelle est rattaché au pied de la colonne par une **insertion**, et toute sa mobilité tient à un point : **l'épaisseur de cette bande d'insertion**. C'est ici qu'intervient un petit programme de type **zone d'abscission** — le « joint ». Le point à saisir : **un tel programme ne fait pas épaisir, il fait amincir**. Une zone d'abscission est une bande étroite de cellules qui cessent de se différencier — un endroit laissé volontairement **mince et souple** (le « joint » du pédicelle de tomate en est l'exemple type).

Réglez le *timing* et la durée de ce programme (de l'hétérochronie), et il **amincit plus ou moins la bande d'insertion** — ce qui fait glisser le labelle le long d'un continuum :

- programme **absent** → insertion **épaisse et continue** → labelle **SOUDÉ**, rigide ;
- programme **tardif / faible** → simple constriction → **CHARNIÈRE raide** ;
- programme **modéré** → **bande fine** → **BALANCIER libre** (méc. 1) ;
- programme **fort** → **bande très fine, élastique** → **RESSORT** (méc. 2) ;
- programme **poussé à fond** → la bande cède → **DÉTACHEMENT**.
-

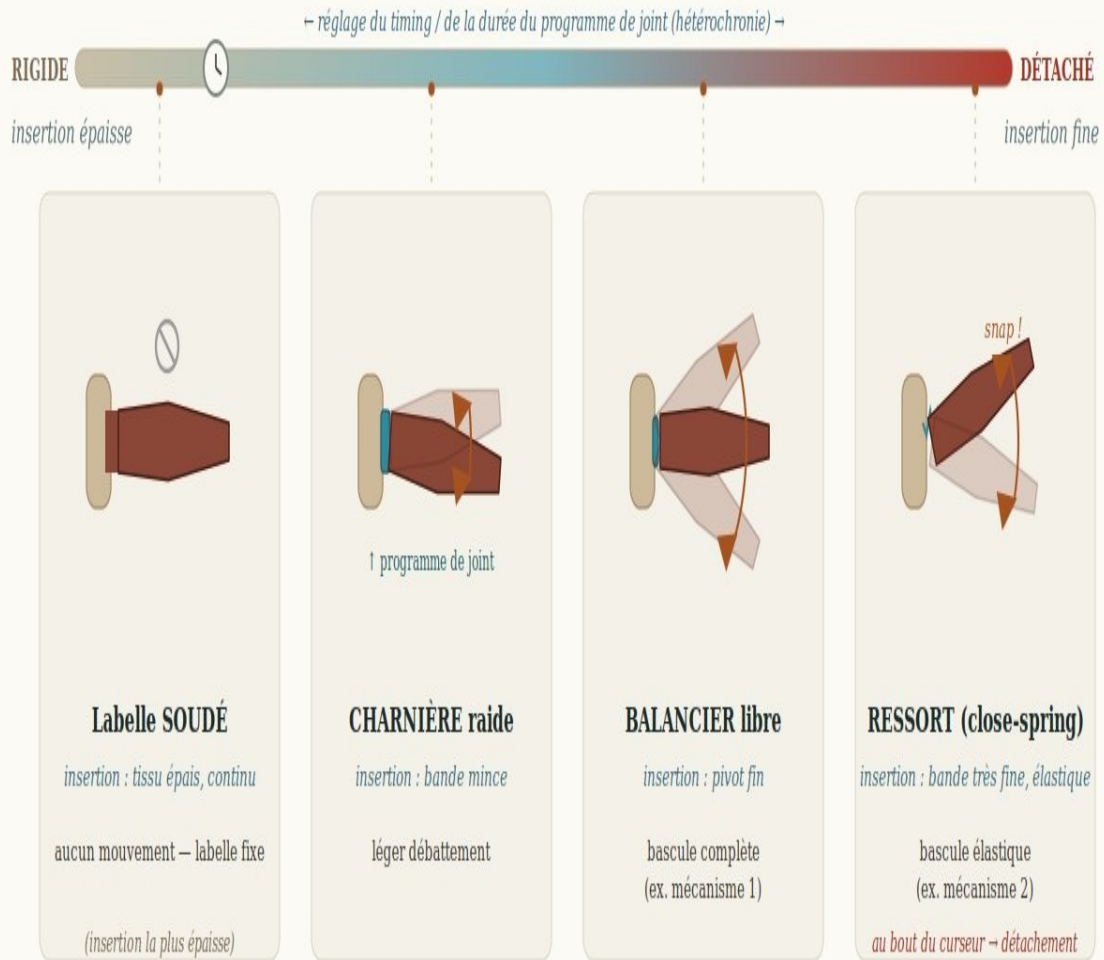
Un seul axe à lire : **plus le programme agit tôt et longtemps,**

plus l'insertion s'amincit — et plus le labelle devient mobile

On passe de la soudure rigide à la rupture. Sur les états mobiles, il s'agit d'un programme **arrêté en chemin** : il façonne la bande fine d'une zone d'abscission **sans aller jusqu'au détachement**

Le champ des possibles

Un seul réglage – le timing du programme de « joint » – engendre toute la gamme des charnières du labelle.



PEU DE CHANGEMENTS, BEAUCOUP D'IMPACT

un même module, réglé dans le temps, dessine toute la gamme des charnières – et donc des pollinisateurs.

Modèle : la génétique du « joint » (JOINTLESS, BOP, gradient d'auxine) est connue chez d'autres plantes ; elle n'est pas encore démontrée sur le labelle des *Bulbophyllum*.

Schéma conceptuel – une hypothèse de travail, non à l'échelle.

Le champ des possibles : du labelle soudé au ressort, par le timing du programme de « joint ».

Un même module, réglé dans le temps, dessine ainsi **toute la gamme mécanique** — et donc toute la gamme des mécanismes (la bascule du méc. 1, le ressort du méc. 2, l'abaissement « mufler » du méc. 6, la rigidité des espèces immobiles).

Réserve d'honnêteté : les gènes en jeu — JOINTLESS, BOP, gradient d'auxine — sont connus pour façonner ces bandes fines chez d'autres plantes (tomate, légumineuses), mais ce rôle n'est pas démontré sur le labelle des Bulbophyllum. Mécanique plausible, non voie prouvée.

◆ B. L'odeur — du squelette de base aux mille parfums

Les parfums sont bâtis sur un **squelette de base** (phénylpropanoïde, issu de la phénylalanine), modifié par de **petites étapes enzymatiques**.

1. Le pont entre le méc. 1 et le méc. 2.

Les aromatiques « de charogne » (p-crésol, phénol) et les attractifs « mouches des fruits » (eugénol, méthyl eugénol) sont, **structurellement, à une poignée de petits groupes les uns des autres** :

p-crésol → phénol → chavicol → eugénol → méthyl eugénol

Chaque flèche n'ajoutant ou ne retirant qu'un groupe chimique.

Et le pont profond : remplacer un atome d'**oxygène par un atome de soufre** fait passer du méthoxy (Ar-OCH₃) au méthylthio (Ar-SCH₃) .

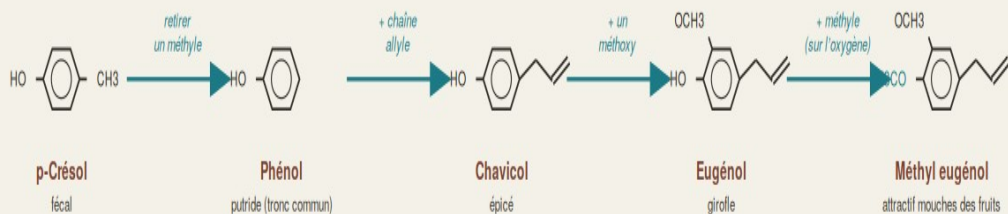
Réserve : c'est un continuum structural (parenté chimique), pas une voie biosynthétique démontrée ; et les soufrés de la charogne (DMDS, DMTS) sont une signature à part.

Du cadavre à la mouche des fruits

Les liens moléculaires entre mécanismes 1 et 2 : deux mondes séparés par une poignée de petits groupes sur un même squelette.

MÉCANISME 1 — charogne (aromatiques fécaux)

MÉCANISME 2 — daciniphilie



LE VRAI CŒUR DE LA CHAROGNE : LES SULFURES



Cet axe soufré ne dérive PAS du cycle aromatique ;
c'est la signature propre de la charogne (+ indole, phénol).

LE PONT PROFOND : UN SEUL ATOME (O remplacé par S)



Des aromatiques méthylthio existent vraiment chez des orchidées myophiles : un seul atome relie soufre et méthoxy.

DE LA CHAROGNE À LA MOUCHE DES FRUITS : quelques petits groupes sur un même squelette.

Peu de changements, beaucoup d'impact.

Continuum STRUCTURAL (parenté chimique), non une voie biosynthétique démontrée chez une espèce ; il montre la proximité des deux signaux odorants.
Schéma conceptuel. Réf. : Knudsen et Gershenzon ; Jürgens et al. ; revues sur les synomones florales des orchidées.

Le pont moléculaire entre la charogne (méc. 1) et la mouche des fruits (méc. 2).

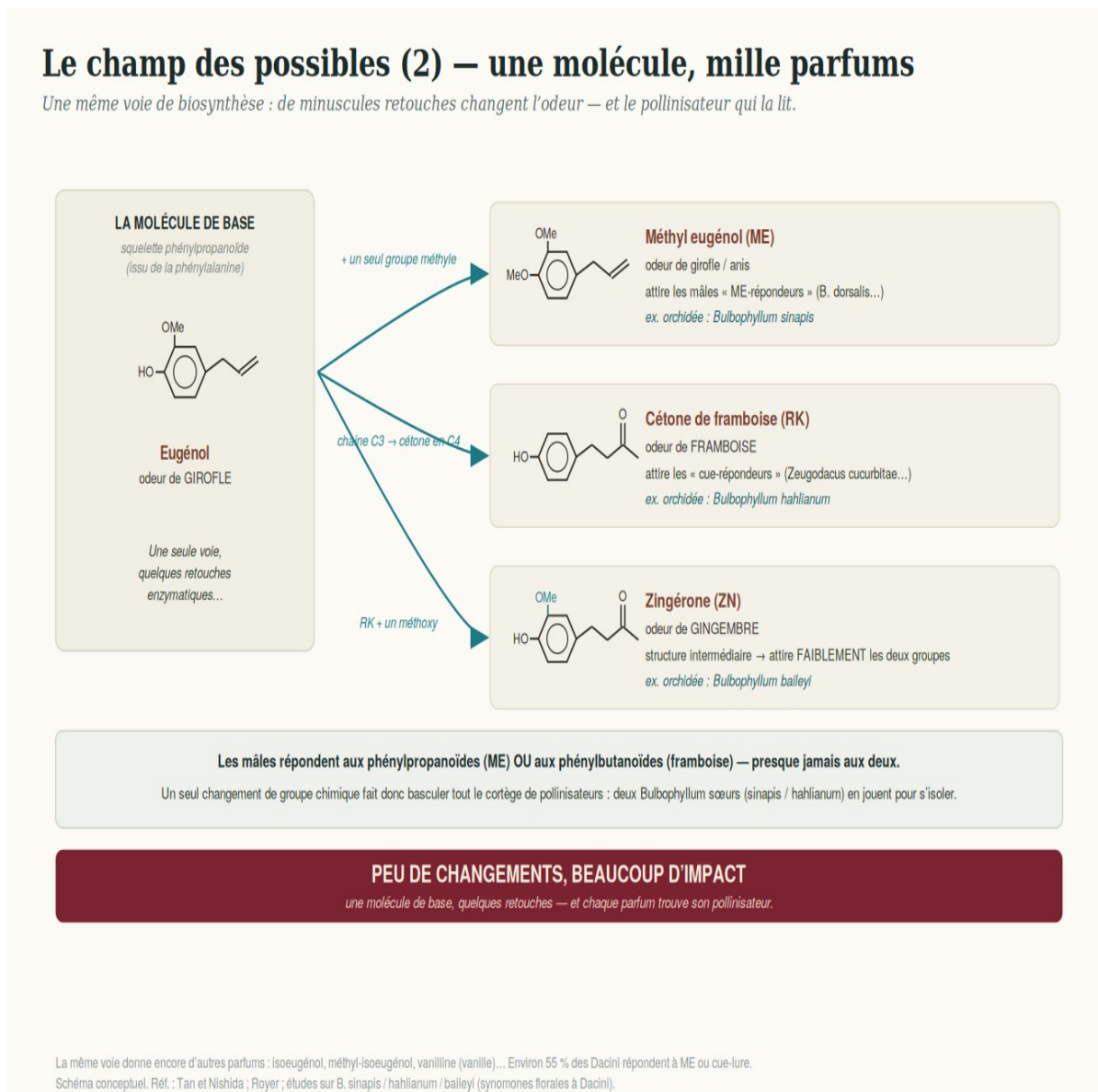
2. La diversification des parfums (à l'intérieur du méc. 2).

À partir de l'**eugénol**, trois retouches donnent trois parfums et trois cortèges :

- un méthyle → **méthyl eugénol** (*B. sinapis*) ;
- chaîne C3 → cétone C4 → **cétone de framboise** (*B. hahlianum*) ;

➤ RK + méthoxy → **zingérone** (*B. baileyi*).

Comme les mâles répondent à ME **ou** au cue-lure, presque jamais aux deux, **un seul changement de groupe isole deux espèces sœurs**. Les couples espèce-composé sont **réels** (Tan & Nishida) ; c'est la lecture « une voie, mille parfums » qui reste illustrative.



Le champ des possibles (2) : une molécule de base, plusieurs parfums.

3. Mise en garde.

Ces deux planches ne posent pas une théorie. Elles montrent que

la **diversité des mécanismes est atteignable par des ajustements minimes** d'un petit jeu de pièces partagées — le timing d'une charnière, une étape enzymatique.

C'est le « peu de changements, beaucoup d'impact », employé comme **outil d'explication des transitions**, pas comme synthèse.

La limite, honnête : génétique du développement et voies de biosynthèse sont ici **inférées par analogie**, non démontrées chez *Bulbophyllum*.

Sources : littérature JOINTLESS/BOP/auxine (tomate, légumineuses) ; Knudsen & Gershenzon ; Jürgens et al. ; Tan & Nishida ; Royer.

Chapitre 8 — Conclusion

Nous venons de parcourir le fabuleux champ des possibles avec ce genre si mystérieux qu'est celui des *Bulbophyllum*.

Comme nous, par la voie de la terre et des airs, il s'est propagé sur tous les continents tropicaux. Comme nous, il a réussi à coloniser un nombre impressionnant de niches écologiques. Comme nous, il a reçu le don de se réinventer pour aller voir, toujours plus loin, si l'herbe y est plus verte.

Il est le parfait exemple que le succès de l'évolution ne réside pas dans l'acquisition de nouvelles fonctions, ni dans la force brutale, mais dans la réappropriation, la réutilisation et la modulation de ce qui existe déjà.

Loin des papillons élégants et des abeilles qui font bonne presse, mes *Bulbophyllum*, en conservant une vieille alliance avec le plus détestable — la mouche —, s'envolent vers des horizons de dispersion inégalés pour un seul genre.

Cette réussite insolente nous rappelle que la nature n'est pas un ingénieur infallible qui conçoit sur plan, mais un artisan patient qui ajuste, tâtonne et détourne. Un limbe qui s'enroule pour défier la sécheresse, un labelle qui s'articule pour piéger un

diptère, un rostellum qui s'efface pour assurer la survie : chaque espèce de *Bulbophyllum* est un chef-d'œuvre de ce bricolage vital.

Alors, face à l'immensité de ce genre dont nous ignorons encore tant de secrets, sachons faire preuve de la même humilité que celle qui guide nos « réserves d'honnêteté ».

La science continuera de décoder leurs gènes et de cartographier leurs voyages, mais elle ne pourra jamais épuiser l'émerveillement que provoque leur observation.

En refermant cette conférence, nous comprenons que protéger ces orchidées suspendues à la canopée, ce n'est pas seulement préserver des formes étranges et des parfums audacieux. C'est protéger une mémoire. C'est veiller sur ce dialogue invisible, secret et millénaire, qui unit la fleur et l'insecte sous la voûte des forêts tropicales. C'est, en fin de compte, honorer le génie même de la Vie.

Je vous remercie.

Frédéric.

Annexe — Sources

Bibliographie provisoire, à compléter et à harmoniser. Les références sont citées au fil des chapitres ; elles sont rassemblées ici par ordre alphabétique.

- Azevedo, M.A.M. et al. (2006). Variation et introgression chez *Bulbophyllum involutum*.
- Borba, E.L. & Semir, J. (1998a). Wind-assisted fly pollination in three *Bulbophyllum* species occurring in the Brazilian campos rupestres. *Lindleyana* 13: 203-218.
- Borba, E.L. & Semir, J. (1998b). *Bulbophyllum* × *cipoense*, a new natural hybrid from the Brazilian campos rupestres. *Lindleyana* 13: 113-120.
- Borba, E.L., Shepherd, G.J. & Semir, J. (1999). Reproductive systems and crossing potential in three species of *Bulbophyllum*. *Plant Systematics and Evolution* 217: 205-214.
- Chase, M.W. et al. (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 151-174.
- Chen, L.-L. & Gao, J.-Y. (2011). Reproductive ecology of *Bulbophyllum ambrosia* (Orchidaceae). *Chinese Journal of Plant Ecology* 35: 1202-1208.
- Doorendeerd, C. et al. (2018). A global checklist of the 932 fruit fly species in the tribe Dacini. *ZooKeys* 730: 19-56.
- Gale, S.W. (2014). 797. *Bulbophyllum ambrosia*. *Curtis's Botanical Magazine* 31.
- Gamisch, A., Staedler, Y.M., Schönenberger, J., Fischer, G.A. & Comes, H.P. (2013). Stigmatic rostellum receptivity promoting auto-pollination in *Bulbophyllum bicoloratum*. *PLoS ONE*.
- Gamisch, A., Fischer, G.A. & Comes, H.P. (2014). Recurrent polymorphic mating type variation in Madagascan *Bulbophyllum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Gamisch, A., Fischer, G.A. & Comes, H.P. (2015). Multiple independent origins of auto-pollination in tropical orchids (*Bulbophyllum*) in Late Quaternary Madagascar. *BMC Evolutionary Biology*.
- Jürgens, A. et al. (2006). Chimie des odeurs florales mimant charognes et excréments.
- Knudsen, J.T. & Gershenzon, J. *Revue sur la chimie et la diversité des parfums floraux*.

-
- Kowalkowska, A.K. et al. (2015). Micromorphologie du labelle chez *Bulbophyllum*.
- Nakahira, M. et al. (2018). Espèces sœurs et chimiotypes ; *Bulbophyllum praetervisum*.
- Ong, P.-T. & Tan, K.-H. (2011, 2012). Fly pollination in Malaysian *Bulbophyllum* (sect. *Sestochilus*, *Beccariana*).
- Pansarin, E.R. (2008). Mécanismes de pollinisation et rétention chez les Orchidaceae néotropicales.
- Plants of the World Online (POWO). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Ridley, H.N. (1890). Première description du mécanisme à bascule (*Bulbophyllum macranthum*).
- Royer, J.E. Synomones florales et attractifs des Dacini.
- Szlachetko, D.L. & Rutkowski, P. (2000). Gynostème, stipe et hamulus chez les Orchidaceae.
- Tan, K.-H., Nishida, R. & Toong, Y.C. (2002). Floral synomone (méthyl eugénol) de *Bulbophyllum cheiri*.
- Tan, K.-H. & Nishida, R. (2005, 2007). Synomones florales et attractifs des mouches des fruits (*B. apertum*, *B. baileyi*).
- Tan, L.-T., Tan, K.-H. & Nishida, R. (2006). Phénylpropanoïdes floraux de *Bulbophyllum vinaceum*.
- Tan, K.-H. et al. (2023). Morphology and movement of *Bulbophyllum hortorum* flowers enable selection of optimal-sized Dacini fruit fly males. *Arthropod-Plant Interactions*.
- Teixeira, S.P. et al. (2004). Labelle et pollinisation chez les *Bulbophyllum* néotropicaux.
- Thouars, L.-M. Aubert du Petit- (1822). Histoire particulière des plantes orchidées recueillies sur les trois Îles Australes d'Afrique, de France, de Bourbon et de Madagascar.
- Vermeulen, J.J. Révisions taxinomiques du genre *Bulbophyllum*.
- Vogel, S. (2001). Sapromyophilie et tromperie par site de ponte.
- Zhang, S., Wu, S.-M. & Gao, J.-Y. (2024). Floral mechanisms promote pollination success and reduce self-pollination in *Bulbophyllum funingense*. *Ecology and Evolution*.