



Alınış tarihi (Received): 31.01.2018
Kabul tarihi (Accepted): 30.11.2018

Baş editor/Editors-in-Chief: **Ebubekir ALTUNTAŞ**
Alan editörü/Area Editor: **İzzet KADIOĞLU/Bülent TURAN**

Şenay ARZUMAN^{a,*} Bülent YAŞAR^a Arzu ÇİĞ^b

^a*Süleyman Demirel Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, ISPARTA*

^b*Siirt Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, Kezer, SİİRT*

**Sorumlu yazar e-posta: senayozger@sdu.edu.tr*

Orkide ve Böcek İlişkileri

ÖZET: Orkideler (Orchidaceae) dünyadaki çiçekli bitkiler arasında önemli bir yere sahip bitki türleridir. Orkideler diğer bitki türlerine kıyasla çok farklı döllenme mekanizmaları kullanırlar. Bu mekanizmlerden bazıları, floral mimikri ve yalancı çiftleşme (pseudocopulation), alarm feromonunu taklit etme, başka çiçeklere benzeyerek tozlayıcı böcekleri kandırma, insanların ter kokusunu taklit etme, koku toplayıcı böcekleri kullanma, kuluçka yeri taklit etme ve barınakları taklit etmedir. Görüldüğü gibi orkideler ile böcekler arasındaki tozlaşma ilişkileri farklı şekillerde gerçekleşmektedir. Bu çalışmada orkide türlerinin tozlaşma için kullandıkları yöntemler ve böcek ilişkileri incelenmiştir.

Anahtar kelimeler - Böcek, orkide, tozlaşma

Orchid and Insect Relationships

ABSTRACT: Orchids (Orchidaceae) are plant species that have an important place among the flowering plants in the world. Orchids use very different fertilization mechanisms compared to other plant species. Some of these mechanisms include floral mimicry and pseudocopulation, alarm pheromones mimicry, batesian mimicry, imitating humans' sweat odor, using odor collector beetles, brood-site imitation, and shelter imitation.

As seen, the pollination associations between orchids and insects occur in different ways. In this study, insect relationships of orchid species used for pollination and methods were examined.

Keywords - Insect, orchid, pollination

1. Giriş

Dünyadaki en fazla çiçekli bitki türlerinden olan Orchidaceae familyası, kesim veya saksı çiçeği olarak kullanılan türlerden, gıda endüstrisinde kullanılanlara kadar çeşitlilik göstermektedir. Özellikle nesli tükenmekte olan veya endemik olan orkideler ilgi ile takip edilmektedir. Çiçeklerin güzelliği yalnızca doğaseverler için değil, aynı zamanda böceklerin de ilgisini çekmektedir.

Bu kadar geniş çiçek çeşitliliğine sahip olan orkidelerde polenler, gözle görülemeyecek kadar küçük olan parçacıklardır. Genellikle rüzgâr ve böcekler yoluyla başka bir bitkiye taşınmaktadırlar. Rüzgârla tozlaşma, doğanın akışına göre gerçekleşmekte olup, böceklerle

yapılan tozlaşma ise bazı etmenlere bağlı olmaktadır. Bunlar bitkinin kokusu, nektarı, rengi ve şekli olabilir. Birçok bitki türünde olduğu gibi orkidelerin tozlaşmasında rol alan böcekler öncelikle besin bulabilmek için bir bitkiden diğerine geçerken tozlaşma sağlanır. Orkide çeşitlerinde çiçeklerin açık ve canlı kalma süresi *Flickingeria* türlerinde birkaç saat olurken; *Dendrobium cuthbertsonii* gibi bazı türlerde dokuz ay kadar olabilir (Pagag ve ark. 2015, Shashidhar and Kumar 2009) Böyle farklı özelliklere sahip orkidelerde böcek ilişkileri de oldukça değişkendir. *Neottia* ve *Epipactis* cinslerinin bazı türleri, böcekleri ürettikleri özel kokular yayarak çekerler. Kask şeklindeki çiçekleri olan *Serapias* veya *Dactylorhiza* gibi bazı orkideler, geceyi geçirmek için barınak sağlayarak böcekleri çeker (Anonim, 2018). Orkide ve böcek ilişkileri oldukça ilginçtir ve bunun bilinmesi orkide çeşitliliğinin korunması açısından oldukça önemlidir.

1.1. Floral mimikri ve yalancı çiftleşme (Pseudocopulation)

Mimikri, doğal seleksiyon yoluyla başka bir canlıyı taklit ederek yaşama ve çoğalma şansını arttırmak için uygulanan klasik bir adaptasyon örneğidir. Taklit araştırmalarının çoğu, hayvanlarda savunmaya (koruyucu taklit) yönelik olsa da; bitkilerde de çiçek taklidiyle ilgili çok gelişmiş örnekler bulunmaktadır. Bitkiler, genellikle böcekleri aracı olarak kullanarak polenlerini yaymaları için çeşitli davranışlarında bulunurlar. Bazı bitkiler; nektar ve benzeri besinlerin taklit edebilir, besin üretmeyen bitkiler için ise, sex feromonu salgılayıcılar, yumurtlama yerlerini veya dişi böcekleri taklit ederek tozlanmalarını sağlarlar (Dodson ve Frymire, 1961).

Floral mimikride görsel, kokusal ve dokunsal sinyaller önemlidir (Broadman ve ark., 2008). Başlıca kural, görsel yolla böcekleri çekmektir. Ancak bazı türler, özellikle de cinsel ve yumurtlama bölgesi taklidi yapıyor ise kimyasal kokular salgılayarak böcekleri çekmeyi kuvvetlendirir. (Boyd, 1980).

Aldatma yoluyla tozlaşma, orkidelerde çok yaygındır (orkidelerin yaklaşık üçte biri) (Cozzolino ve Widmer, 2005). Orkidelerde görülen aldatma yoluyla tozlaşma farklı şekillerde olabilir. Cinsel aldatma bunlardan biridir ve son derece özel bir tozlaşma stratejisi vardır. Orkidelerin çiçek şekilleri, rengi veya kokusu tozlayıcı böceklerin ilgisini çekecek şekildedir. Strateji çok etkilidir ve dünya genelinde yaklaşık 344 orkide türünde görülür. Bu çok hassas bir taklittir (Rutgrink, 2016).

Cinsel aldatıcı orkideler, dişi böceklerin çiftleşme sinyallerini (feromonlarını) taklit eder. Erkek böcekleri cezbederek kendilerine çeker ve türlerinin devamını sağlayacak olan üreme için gerekli tozlaşmada kullanırlar. Görünüm olarak böceklerin dişilerine benzedikleri için erkek böceklerin kendileriyle “yalancı çiftleşme” (psödokopülasyona) davranışı göstermesine neden olurlar (Peakall, 1990; Schiestl ve ark., 1999).

Bazı orkidelerin kokularının (tozlayıcı böceğin dikkatini çeken seks feromonlarını kimyasal olarak taklit etmesi) bu süreçte önemli rol oynadığı öne sürülmüştür (Stöckl ve ark., 2007; Göçler ve ark., 2009). Bu kimyasal kokular genellikle çok özelleşmiş olduğundan, böceklerin ilgisinin çekilmesi de türe özgü olmaktadır. Her orkide türü sadece bir veya birkaç böcek türünü tozlamak için kendisine çeker (Paulus ve Gack, 1990). Bu nedenle, döllemeler aynı orkide türü ile olacağından türler arasındaki gen akışı önlenmektedir (Schiestl ve Schlüter, 2009).

Cinsel aldatıcı orkideler arasında üzerinde en çok çalışılan iki cins Avustralya'da *Chiloglottis* spp. (Diurideae) ve Avrupa'da *Ophrys* spp. (Orchideae)'dir (Mant ve ark., 2005a; Bower ve ark., 2009). *Ophrys* spp. türlerinin % 98'inin soliter arılar tarafından tozlanmasına karşın (Gaskett, 2011), farklı çiçek kokusuna sahip olan bazı *Ophrys* türlerinin ise farklı böceklerle de tozlanabildiği bildirilmiştir (Stökl ve ark., 2009; Vereecken ve ark., 2010).

Orkide türleri arasındaki “üreme izolasyonları”ndan birisi de, tozlaşma öncesi “çiçek izolasyonu” dur (Kay ve Sargent, 2009). Çiçek izolasyonunun *Ophrys* spp.'de yaygın olduğu bildirilmiştir (Xu ve ark., 2012). Orkideler arasındaki çiçek izolasyonu, farklı böcekleri cezbetmelerinden veya farklı çiçek fenolojisinden kaynaklanmaktadır. Farklı böcekleri cezbetmelerindeki temel özellik, çiçek kokusudur (Schiestl ve Schlüter, 2009). *Ophrys* spp. çiçekleri 100'den fazla kimyasal bileşikten kompleks bir karışım üretirler. Bu bileşikler arasında doymuş ve doymamış hidrokarbonlar yani alkanlar ve alkenler, birçok tozlayıcı böcek türünün cezbedilmesine sebep olur (Gögler ve ark., 2008; Mant ve ark., 2005b). Bununla birlikte, belirli böceklerin cezbedilmesi için, birkaç olağan dışı kimyasal bileşik kullanan *Ophrys* türleri de vardır. Örneğin; *Ophrys spekulum* türünde, böcekleri çekmek için “9-hydroxydecanoic acidin”in etkili olduğu, bunun yalnızca sekiz bileşik karışımından oluştuğu bildirilmiştir (Ayasse ve ark., 2003).

Yarım yüzyıl önce, çiçek izolasyonunun yakından ilişkili türler arasındaki gen akışını etkili bir şekilde önleyebileceği ve dolayısıyla çeşitlenmeyi sürdürebileceği hipotezi öne atılmıştır (Kullenberg, 1961).

Çiçek kokusu yanında, çiçek fenolojisi ve çiçek morfolojisi de, “çiçek izolasyonu”nda rol oynayabilir. Yani birbirine benzeyen aynı bölgedeki bazı türlerin çiçek açma zamanları farklı olabilir. Bundan dolayı bu türler arasında gen akışı olmaz. Buna örnek olarak, Girit Adası'nda *Ophrys iricolor* ve *O. mesaritica* ile ilgili yapılan bir çalışma gösterilebilir (Schlüter ve ark., 2009). Bu türler arasında, çiçek fenolojisi üremeyi engellemede etkilidir. Bununla birlikte, cinsel aldatıcı orkidelerin en yakın akrabaları, çiçeklenme zamanlarının belirli bir kısmında aynı anda çiçek açtığından, tek başına çiçek fenolojisi üremeyi engellemeyebilir. Çiftleşme sırasında labellum şeklindeki değişiklikler gen akışına karşı bir engel oluşturabilir (Xu ve ark., 2012).

1.2.Alarm feromonunu taklit etme

Tozlayıcı böceklerin cezbedilmesinde bitki tarafından üretilen bazı kokular, böceğin dışı kokusu yerine daha farklı bir koku üretebilir.. Bir orkide türü olan *Dendrobium sinense*'nin, *Vespa bicolor* (Hym: Vespidae) tarafından tozlaştırılma hikâyesi oldukça farklıdır. Kimyasal analizler ve elektrofizyolojik yöntemlerle, *D. sinense* çiçeklerinin (Z)-11-eicosen-1-ol ürettiği ve tozlayıcı böceklerin bu bileşiğin kokusunu alabildiği bildirilmiştir. Bu koku, Asya (*Apis cerana*) ve Avrupa (*Apis mellifera*) bal arılarındaki alarm feromonlarında bulunmakta olup; avını bulmak için *Philanthus triangulum* tarafından da salgılanmaktadır. Davranış deneylerinde, *D. sinense* türündeki bu sentetik çiçek kokusunun, eşek arılarını cezbedtiği ortaya koyulmuştur. Ergin böcekler larvalarını beslemek için bal arılarını yakalar. *D. sinense*'nin çiçekleri de bal arılarının saldırısına uğradıklarında, salgıladıkları alarm feromonunu taklit ederek *P. triangulum*'u tozlaşma amacıyla cezbettikleri ve bu kokuya gelen erginler tarafından çiçeklerinin tozlaştığı bildirilmiştir (Brodman ve ark., 2009).

Bu konudaki bir diğerk örnek, *Epipactis veratrifolia* orkide türünün tozlaşma için yine alarm feromonlarını kullanmasıdır. Bunlar genellikle yaprak bitleri arasında alarm feromonları olarak yayılan üç kimyasal madde üretirler. Bunlar α ve β -pinene, β -myrcene ve β -phellandrene maddeleridir. Dişiböcekler bu alarm kokusunu duyduğuz zaman larvalarının beslenmesi için uygun bir ortam olarak görür ve bu bitkiye yumurtalarını bırakır. Ergin sinekler yumurtalarını çiçeklerin üzerine bile bırakabilir. Ancak, yumurtadan çıkmış larvaların beslenebileceğı herhangi bir yaprakbiti olmadığı için tüm yavrular ölür (Anonim, 2010).

1.3. Başka çiçeklere benzeyerek tozlayıcı böcekleri kandırma

Bazı orkideler ise, böcekleri kendilerine çekmek için nektar üreten çiçekleri taklit ederler. Örneğın, *Dendrobium lawesii*, aynı ormanda yaşayan *Rhododendron* spp'in çiçeklerini taklit ederek nektar arayan arıları kandırabilmektedirler. *Rhododendron* spp'den nektar alan arılar, *D. lawesii*'den ise elleri boş olarak dönerler (Pridgeon ve ark., 2014).

1.4. İnsanların ter kokusunu taklit etme

Sivrisinekler normalde çoğuz bitki için zayıf tozlayıcı olarak düşünülür. Ancak birkaç orkide türü, polenlerini yaymak için sivrisinekleri kullanır. *Platanthera obtusata* orkide türünün, çiçeklerine sivrisinekleri çekmek için insan vücudu kokusunu taklit ettiğı bildirilmiştir (Gray, 2017). Bu orkide türünün, ürettiğı kokuya (terli çorap gibi) gelen erkek sivrisinek türleri, bitkilerden aldıkları polenleri diğerk bitkilerdeki yumurtalıklara taşıyarak onların tozlaşmasına yardımcı olurlar. Bu keşif, insanların, kendilerini ısırın böceklerden korumaları için yeni bir yöntem olarak kullanılabilceğini düşündürmektedir.

1.5. Koku toplayıcı böcekleri kullanma

Euglossini tribüsüne ait erkek orkide arıları, başta Stanhopeinae ve Catasetinae alt tribüsündeki orkidelerden, farklı türde uçucu bileşikleri (çoğunlukla esterleri) toplamak ve depolamak için kullanılan, gelişmiş bacaklara sahiptir ve buradaki tüm türler tamamen bu arılar tarafından tozlaştırılır. Dişiböceklerin gelmediğı bu orkideler nektar üretmezler. Bütün polenler, erkek arının üzerine yapışır. *Spathiphyllum* spp., *Anthurium* spp. (Araceae), *Drymonia* spp., *Gloxinia* spp. (Gesneriaceae), *Cyphomandra* spp. (Solanaceae) ve *Dalechampia* spp. (Euphorbiaceae) türleri, erkek arıları çeken diğerk bitki türleridir (Eltz ve ark., 2005). Bazı Euglossini tribüsüne bağılı türlerin erkekleri ise orkideler tarafından salgılanan uçucu kimyasalları ön bacaklarının tarsus'ları ile toplamaktadır. Kimyasalları topladıktan sonra, bu kokuları arkadaki tibia'lara ait sünger benzeri oyukların içine aktararak biriktirirler (Evoy ve Jones, 1971; Kimsey, 1984; Eltz ve ark., 2007; Holland, 2015). Erkek Euglossini (Hym: Apidae: Euglossini) arılar ile yapılan denemelerden sonra, erkeklerin arka bacaklarının içindeki maddeler izole edilerek, içinde heksahidro-farnesil aseton, farnesen epoksit, osimen ve p-dimetoksi benzen'in baskın olduğı terpenoidler ve aromatiklerden oluşın kompleks karışımlar (toplam 70 farklı bileşik) elde edilmiştir (Eltz ve ark., 2003).

Diğerk bir örnek; *Catasetum* sp. orkidelerinin çiçeklerinde, polinaryum denen polen taşıyıcı özel bir yapı bulunur. Bir arı, erkek *Catasetum* spp. çiçeklerinin içinde gezindiğinde, polinaryum, tıpkı lastik bir bandın parmakla atıldığı gibi arıya doğru fırlatılır. Fırlatılan polinaryum arının arka tarafına, yapışkan bir kimyasal ile yapışır. Arı daha sonra dişiböceğe gittiğinde, polinaryumdaki polen kütlelerinden biri koparak stigma açıklığına düşer.

Stigmatik, hızlı bir şekilde şişerek kapanır. Bu, dişi çiçeğin tek eşli olduğunu, yani yalnızca bir erkekten polen aldığını gösterir (Gruber ve ark., 2008).

1.6. Kuluçka yeri taklit etme

Bu kategoride, bazı orkide türleri leş, gübre veya mantar gibi yumurtlama yerlerini taklit etme eğilimindedir. Yumurtalarını bırakmak için uygun bir yer arayan böcekler bu bitkileri kullanır. Bu böcekler çoğunlukla Diptera ve Coleoptera takımındaki böceklerdir. Kuluçka yeri taklidi için koku olması zorunlu değildir. Bu orkide türlerinden biri olan *Paphiopedilum* sp. (Cypripedioideae: Cypripedieae) hafif kokulu veya kokusuzdur. Orkideler arasında bu aldatma mekanizması genellikle tropikal ve subtropikal bölgelerde daha fazla iken, Avrupa'da daha az görülür (Jersáková ve ark., 2006; Kelly ve ark., 2013).

1.7. Barınakları taklit etme

Bazı böcekler; orkidelerin çiçeklerini, rüzgârlı ve yağışlı havalarda dinlenmek için kullanırlar. Çiçek borusundaki sıcaklık özellikle sabah saatlerinde dış ortamdan 3 °C daha sıcak olabilir. Genellikle Akdeniz Bölgesi'nde bulunan *Serapias* cinsi orkidelerin koyu kırmızı renkli çiçekleri arıları cezbeder. Arıların, çiçeklerle gerçek bir barınak sağladığı göz önüne alındığında bu yapının 'aldatıcı' olarak değerlendirilmesi tartışmaya açık bir konudur (Dafni ve ark., 1981; Jersáková ve ark., 2006).

2. Sonuç

Ülkemizde çok sayıda orkide türü bulunmaktadır. Bunlardan bazıları da endemik türlerdir. O bölgedeki tüm çevre faktörleri o türün yaşamını devam ettirebilmesi için önemlidir. Bu faktörlerden biri de onları tozlayarak çoğalmalarını sağlayan böceklerdir. Böcekler sınıfı içinde yer alan arılar bu işin mimarları durumundadır. Birçok bitki türünde olduğu gibi orkidelerde de tozlaşmada en önemli görev arılara düşmektedir. Bazı orkide türlerinin tozlaşabilmesi için spesifik arı türlerine ihtiyaç duyulmaktadır. Birçok bitki türünde tozlaşma için tozlayıcılara ödül verilmesi gerekir. Bu sunulmazsa tozlayıcıları cezbetmek için özel taktiklere gerek duyulmaktadır. Bazı türler nektar salgılamaz ve polenleri açıkta değildir. Ancak tozlaşmaları hem kendilerini tozlaştıracak olan arı türlerinin erkelerini çekmeleri için onların dişilerine benzemeye; hem de onlara ait çiftleşme feromonunu salgılama yöntemine ihtiyaç duyarlar. Yumurta bırakmak için uygun bir ortam gibi görünme ya da barınak sağlama orkide türlerinin böcekler için kullandığı diğer aldatmacalardır. Bu görüntü ve özel kokudan dolayı genel olarak onlara sadece tek bir tür gelerek tozlaşmayı gerçekleştirir. Her ne kadar bu iş böceklerin kandırılması ve sonuçta ellerinin boş dönmeleri ile sonuçlansa da neslin devamının sağlanması bu aldatmacaya bağlıdır.

Bu bilgiler göz önüne alındığı zaman, orkide türlerinin çoğalabilmesi ve nesilden nesile aktarılabilmesi için böcekler için ihtiyaç vardır. İklim değişikliği, doğal ortamların tahrip edilmesi, pestisitler ve çevre kirliliği sorunlarından dolayı bunlardan etkilenen bu tür tozlayıcı böceklerin yok olması; bu orkide türlerinin de nesillerinin tükenmesi ile sonuçlanacaktır. Bundan dolayı bu ortamların özel korumalara alınması hem orkidelerin hem de böceklerin üreyebilecekleri uygun şartların oluşturulması gerekmektedir.

Kaynaklar

- Anonim, 2010. Orchid tricks hoverflies. *Epipactis veratrifolia* mimics aphid alarm pheromones to attract pollinator. Max Planck Institute for Chemical Ecology (<https://www.mpg.de/research/orchid-tricks-hoverflies>) (Erişim tarihi: 03.03.2017).
<http://perso.numericable.fr/durbphil/Morpho&Classif/ReproductionE.htm> (Erişim tarihi: 10.10.2018)
- Armbruster, W.S., 1993. Within habitat heterogeneity in baiting samples of male euglossine bees: possible causes and implications, *Biotropica*, 122-128.
- Ayasse M., Schiestl, F.P., Paulus, H.F., Ibarra, F., Francke., W., 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals, *Proceedings of the Royal Society B*, 270: (1514): 517-522.
- Benitez-Vieyra, S., Medina, A.M., Cocucci, A.A., 2009. Variable selection patterns on the labellum shape of *Geoblatta pennicillata*, a sexually deceptive orchid, *Journal of Evolutionary Biology*, 22 (11): 2354-2362.
- Bower, C.C., Brown, G.R., 2009. Pollinator specificity, cryptic species and geographical patterns in pollinator responses to sexually deceptive orchids in the genus *Chiloglottis*: the *Chiloglottis gunnii* complex, *Australian Journal of Botany*, 57 (1): 37-55.
- Boyden, T. C. 1980. Floral Mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution*. 34 (1): 135-136.
- Brinkman, B., 2013. How Stanhopea flowers work? Recent Posts, October 15 Tuesday (<http://www.theorchidcolumn.com/2013/10/how-stanhopea-flowers-work.html>).
- Brodmann, J., Twele, R., Francke, W., Hölzler, G., Zhang, Q.-H., Ayasse, M., 2008. Orchids Mimic Green-Leaf Volatiles to Attract Prey-Hunting Wasps for Pollination. *Current Biology*. 18 (10): 740-744.
- Brodman, J., Twele, R., Francke, W., Yi-Bo, L., Xi-qiang, S., Ayasse, M., 2009. Orchid mimics bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination, *Current Biol.*, 19: 1368-1472.
- Cozzolino, S., Widmer, A., 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (9): 487-494.
- Dafni, A., Ivri, Y., Brantjes, N.B.M., 1981. Pollination of *Serapias vomeracea* Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera), *Acta Botanica Neerlandica*, 30: 69-73.
- Dodson, C. H.; Frymire, G. P., 1961. Natural Pollination of Orchids. *Missouri Botanical Garden Bulletin*. St. Louis. 49 (9): 133-152.
- Dodson, C.H., Dressler, R.L., Harold, G.H., Adams, R.M., Williams, N.H., 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances, *Science*, 164: 1243-1249.
- Eltz, T., Sager, A., Lunau, K., 2005. Juggling with volatiles: fragrance exposure by displaying male orchid bees, *Journal of Comparative Physiology A*, 191: 575-581.
- Eltz, T., Zimmerman Y., Haftmann, J., Twele, R., Francke, W., Quezada-Euan, J.J.G., Lunau, K., 2007. Enfleurage, lipid recycling and the origin of perfume collection in orchid bees, *Proc. R. Soc. B*, 274: 2843-2848.
- Evoy, W.H., Jones B.P., 1971. Motor patterns of male euglossine bees evoked by floral fragrances, *Anim. Behav.*, 19: 583-588.
- Gaskett, A.C., 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives, *Biological Reviews*, 86 (1): 33-75.
- Gögler, J., Stökl, J., Sramkova, A., 2009. Ménage à trois-two endemic species of deceptive orchids and one pollinator species, *Evolution*, 63 (9): 2222-2234.
- Gögler, J., Stökl, J., Sramkova, A., Ayasse, M. 2008. The role of pollinator attracting scent in the sexually deceptive orchids *Ophrys chestermanii*, *O. normanii* and *O. tenthredinifera*, *Mitteilungen Der Deutschen Gesellschaft Für Allgemeine Und Angewandte Entomologie*, 16: 175-178.
- Gray, R., 2017. The plant that smells like 'sweaty socks': Unusual orchid mimics human body odor to attract mosquitoes. Mail Online - January 30th 2017.
- Gruber, M.H., Morawetz, L., Wiemers, M., 2008. Diversity of Euglossini (Hymenoptera, Apidae) in primary and secondary lowland rainforests in south-western Costa Rica *Diversidad de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) en bosques lluviosos de tierras bajas primarios y secundarios en el sudoeste de Costa Rica*. *Stapfia* 88, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie 80: 257-266.
- Holland, P.W.H., 2015. Observations on fragrance collection behaviour of euglossine bees (Hymenoptera, Apidae), *Revista Brasileira de Entomologia*, 59 (1): 62-64.
- Jersáková, J., Johnson, S.D., Kindlmann, P., 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids, *Biological Reviews*, 81: 219-235.

- Kay, K.M., Sargent, R.D., 2009. The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 637-656.
- Kelly, M.M., Toft, R.J., Gaskett, A.C., 2013. Pollination and insect visitors to the putatively brood-site deceptive endemic spurred helmet orchid, *Corybas cheesemanii*. *New Zealand J. Bot.*, 51: 155-167.
- Kimsey, L.S., 1984. The behavioural and structural aspects of grooming and related activities in euglossine bees (Hymenoptera: Apidae), *J. Zool.*, 204: 541-550.
- Kullenberg, B., 1961. Studies in *Ophrys* pollination, *Zoologiska Bidrag Från Uppsala*, 34: 1-340.
- Mant, J., Brändli, C., Vereecken, N.J., Schulz, C.M., Francke, W., Schiestl, F.P., 2005a. Cuticular hydrocarbons as sex pheromone of the bee *Colletes cunicularius* and the key to its mimicry by the sexually deceptive orchid, *Ophrys exaltata*, *Journal of Chemical Ecology*, 31 (8): 1765-1787.
- Mant, J., Peakall, R., Weston, P.H., 2005b. Specific pollinator attraction and the diversification of sexually deceptive *Chiloglottis* (Orchidaceae), *Plant Systematics and Evolution*, 253 (1-4): 185-200.
- Pagag, S.K., Sing H., Roy D.K., 2015. Notes on blooming of a rare orchid *Flickingeria macraei*. *Keanean Journal of Science Vol 4*: 35-38.
- Paulus, H.F., Gack, C., 1990. Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae), *Israel Journal of Botany*, 39 (1-2): 43-79.
- Peakall, R., 1990. Responses of male *Zaspilothynnus trilobatus* Turner wasps to females and the sexually deceptive orchid it pollinates, *Functional Ecology*, 4 (2):159-167.
- Pridgeon, A.M., Cribb, P., Chase, M.W., Rasmussen, F.N., 2014. *Genera Orchidacearum: Epidendroideae*, Oxford University Press, 544 pp.
- Rutgrink, A., 2016. *Sexual Deception in Flowering Plants*. (Ph. Thesis). VU University Amsterdam, DOI: 10.13140/RG.2.2.23169.86885
- Schiestl, F.P., Roubik, D.W., 2004. Odor compound detection in male euglossine bees, *Journal of Chemical Ecology*, 29: 253-257.
- Schiestl, F.P., Schlüter, P.M., 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids, *Annual Review of Entomology*, 54: 425-446.
- Schiestl, F.P., Ayasse, M., Paulus, H.F., 1999. Orchid pollination by sexual swindle, *Nature*, 399 (6735): 421-422.
- Schlüter, P.M., Ruas, P.M., Kohl, G., Ruas, C.F., Stuessy, T.F., Paulus, H.F., 2009. Genetic patterns and pollination in *Ophrys iricolor* and *O. mesaritica* (Orchidaceae): sympatric evolution by pollinator shift, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159 (4): 583-598.
- Shashidhar K.S, Arun Kumar A.N. 2009. Effect of climate change on orchids and their conservation strategies. *The Indian Forest*. 135:1039–1147. <http://dx.doi.org/10.1002/wcc.127>
- Stökl, J., Twele, R., Erdmann, D.H., Francke, W., Ayasse, M., 2007. Comparison of the flower scent of the sexually deceptive orchid *Ophrys iricolor* and the female sex pheromone of its pollinator *Andrena morio*, *Chemoecology*, 17 (4): 231-233.
- Stökl, J., Schlüter, P.M., Stuessy, T.F., Paulus, H.F., Fraberger, R., Erdmann, D., Schulz, C., Francke, W., Assum, G., Ayasse, M., 2009. Speciation in sexually deceptive orchids: pollinator-driven selection maintains discrete odour phenotypes in hybridizing species, *Biological Journal of the Linnean Society*, 98 (2): 439-451.
- Vereecken, N.J., Cozzolino, S., Schiestl, F.P., 2010. Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids, *BMC Evolutionary Biology*, 10 (1): 103.
- Xu, S., Schlüter, P.M., Schiestl, F.P., 2012. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids, *International Journal of Ecology*, 2012, ID 285081, 9 pp.
- Xu, S., Schlüter, P.M., Scopece, G., Breitkopf, H., Gross, K., Cozzolino, S., Schiestl, F.P., (2011). Floral isolation is the main reproductive barrier among closely related sexually deceptive orchids, *Evolution*, 65 (9): 2606-2620.