

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux.

Le présent document n'engage que son auteur.

Illustration de couverture : Mâle de *Xylocopa* sp. ralentissant devant le labelle d'une fleur d'*Iris cedretii*. [Dessin : Arnaud Monty]

Communauté française de Belgique

FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE GEMBLoux

**Caractérisation écologique de la pollinisation des *Iris Oncocycles*
endémiques du Liban.**



Année académique 2003-2004

Promotrice : Layla Saad

Co-promoteur : Professeur Grégory Mahy

Mémoire de fin d'études présenté par :

Arnaud Monty

En vue de l'obtention du grade
d'Ingénieur Agronome,
orientation Eaux et Forêts

Le voyage réalisé dans le cadre du présent travail a été rendu possible grâce à l'intervention financière du Conseil Interuniversitaire de la Communauté française de Belgique- Commission de la Coopération Universitaire pour le développement- Rue de Namur, 72-74, 1000 Bruxelles- www.ciuf.cfwb.be.

Par ailleurs, il me semble difficile de ne pas commencer ce travail sans adresser mes plus profonds remerciements à toutes les personnes sans qui la réalisation celui-ci n'aurait pas été possible.

J'adresse tout d'abord mes sincères remerciements à Layla Saad, doctorante au Laboratoire d'Ecologie de la FUSAGx et promotrice de ce mémoire, qui m'a accompagné dans mon voyage en m'accordant une aide précieuse et quotidienne, aide qui s'est poursuivie dès notre retour avec beaucoup de sérieux et de motivation.

Je remercie ensuite Grégory Mahy, Professeur à la FUSAGx et co-promoteur, pour son aide dans la réalisation de ce voyage et ses nombreux conseils avisés sur l'ensemble du travail.

Un grand merci aussi à tous ceux qui m'ont reçu lors de mon voyage : Paul et Annie Saad, Aline et Jo, Patricia et Youssef, Liliane et Emile, qui ont fait preuve d'une bonne humeur et d'une hospitalité débordantes tout au long du séjour, et qui m'ont permis de découvrir une culture nouvelle et captivante. Je leur en suis grandement reconnaissant.

Je tiens également à remercier Sébastien Patiny, Michael Terzo, Pierre Rasmont, Denis Michez et Alain Pauly pour leur aide à l'identification des insectes capturés, ainsi que pour le temps qu'ils m'ont accordé.

Merci encore à Jeannine Wouters pour les relectures et les conseils pertinents.

Je n'oublie bien sûr pas les amis qui m'ont accompagné pendant cette année, et les autres, passées à Gembloux : forestiers, co-koteurs et tous les autres, merci pour tous ces moments.

Merci enfin à mes parents, à Solange, Sébastien et Maud, pour leur soutien quotidien, leurs conseils, et tous ces petits détails qui facilitent les choses...

RESUME

Les *Iris* Oncocycles libanais sont des espèces montagnardes, endémiques et menacées. Dans un cadre général de mise au point d'une stratégie de conservation, le système reproducteur et le système de pollinisation de ces végétaux ont été caractérisés. L'essentiel des observations a porté sur une espèce type : *Iris cedretii* Dinsmore ex Chaudhary, dont deux populations distinctes ont été répertoriées. Des observations complémentaires ont été faites sur une population d'*Iris sofarana* subsp. *kasruwana* Dinsmore ex Chaudhary. Les Oncocycles libanais sont des végétaux allogames stricts, et la fleur est réceptive pendant cinq jours, au plus.

Des séances d'observation et de récoltes entomologiques ont été effectuées de jour, par différentes conditions climatiques. Elles ont mis en évidence le rôle des abeilles mâles du genre *Xylocopa* dans la pollinisation, et le faible taux de visite global des *Iris*. Des séances d'échantillonnage au sein des fleurs, de jour et de nuit, ont permis de jauger l'importance du phénomène de refuge. Quantitativement, le refuge concerne surtout les abeilles mâles du genre *Eucera*, mais une faune diversifiée trouve abri dans les fleurs. Afin de comprendre plus précisément le phénomène, des observations matinales et des mesures de températures, notamment intra-florales, ont été menées. Des quantifications de pollen sur les insectes ont permis de valider le rôle de ceux-ci comme pollinisateurs. Les *Iris* Oncocycles libanais ont un système de pollinisation double. Il est basé, d'une part, sur les transferts polliniques dus au va-et-vient des réfugiés. D'autre part, des déplacements de pollen sont assurés par les Xylocopes, apparemment attirés au sein du tube floral par une tromperie sexuelle. Cette duperie fait intervenir la tache « onco », sur le labelle, qui est caractéristique de la section *Oncocylus*.

Mots-clés : *Iris*, section *Oncocylus*, pollinisation, refuge floral, *Xylocopa*, *Eucera*, Liban.

ABSTRACT

Lebanese *Oncocylus Irises* are mountainous, endemic and endangered species. In order to elaborate a conservation strategy, the reproductive and pollination systems of these plants were characterized. Observations were mainly made on one type-species: *Iris cedretii* Dinsmore ex Chaudhary, of which only two populations are known. Additional observations were made on *Iris sofarana* subsp. *kasruwana* Dinsmore ex Chaudhary. Lebanese *Oncocylus* species are strict allogamous plants, and the floral receptivity reaches up to five days.

Observation sessions were made and insects were captured during the day, under different climatic conditions. The role of *Xylocopa* male bees in the pollination was shown, despite a very low visitation rate. Flowers were sampled, during night and day, to size up the importance of the flower-sheltering phenomenon. *Eucera* male bees were the most abundant insects in flowers but many other species were also found in the floral shelters. Morning observations and temperature measurements were performed to understand more precisely the floral shelter phenomenon. Pollen was quantified on main visitors to assess the role of these insects in the pollination system of the plant.

The pollination system of Lebanese *Oncocylus Irises* is double. On one hand, pollen transfers are ensured by flower-sheltering bees. On the other hand, they are ensured by *Xylocopa* male bees, attracted to the floral tube by sexual deception. This deception is linked to the presence of the "onco" stain on the fall, that is typical of the *Oncocylus* section.

Key words : *Iris*, *Oncocylus* section, pollination, floral shelter, *Xylocopa*, *Eucera*, Lebanon.

AVANT PROPOS

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE

PARTIE 1 : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Importance des interactions plantes-pollinisateurs dans la conservation	2
2. La pollinisation : interaction entre plante et vecteur	3
2.1. La pollinisation	3
2.2. Morphologie florale et pollinisation : la sélection en marche	4
2.3. La fleur en tant que refuge de nuit	9
3. Les <i>Iris Oncocycles</i>	10
3.1. La section <i>Oncocylus</i>	10
3.2. Les <i>Iris Oncocycles</i> au Liban	13
3.3. La pollinisation des <i>Iris Oncocycles</i>	14
4. Cadre géographique	16

PARTIE 2 : MATERIEL ET METHODES

1. Site d'étude	19
2. Espèce étudiée	20
3. Système reproducteur	21
4. Longévité florale et réceptivité du stigmate	22
5. Observations des visites diurnes	22
6. Refuge de nuit	23
7. Refuge de jour	23
8. Mesures de l'évolution des températures florale et extérieure	24
9. Envols matinaux	24
10. Quantification du pollen sur les insectes	24
11. Sites d'étude complémentaires	26
12. Identification des insectes récoltés	26

PARTIE 3 : RESULTATS

1. Evolution des températures sur le site d'étude	28
2. Système reproducteur	28
3. Longévité florale et réceptivité du stigmate	29
4. Entomofaune associée à <i>I. cedretii</i>	29
5. Observations des visites diurnes	
5.1. Principaux visiteurs et comportements	31
5.2. <i>Xylocopa</i> spp.	33

5.3. <i>Eucera</i> spp.	35
5.4. <i>Andrena (Nobandrena)</i> sp.	37
5.5. Autres Hyménoptères	38
5.6. Autres insectes	39
6. Refuge de nuit	39
6.1. Ampleur du phénomène	39
6.2. Entomofaune concernée	39
6.3. Comportement agrégatif des insectes réfugiés	40
6.4. Influence de la taille des touffes et de la densité florale	42
6.5. Influence de l'orientation des tubes floraux	43
6.6. Influence de la taille et de la hauteur des fleurs	44
7. Refuge de jour	45
7.1. Ampleur du phénomène selon les conditions climatiques	45
7.2. Entomofaune concernée et répartition horaire	46
7.3. Comportement agrégatif des insectes réfugiés	46
7.4. Influence de la taille des touffes et de la densité florale	47
7.5. Influence de l'orientation des tubes floraux	49
7.6. Influence de la taille et de la hauteur des fleurs	49
8. Mesures de l'évolution des températures florale et ambiante	50
9. Envols matinaux	51
10. Quantification du pollen sur les insectes	52
11. Sites d'étude complémentaires	57

PARTIE 4 : ANALYSES ET DISCUSSION

1. Système reproducteur	59
2. Fréquentation de la fleur et efficacité de la pollinisation	60
3. Pollinisation par les Xylocoptes	62
4. Pollinisation par les Eucères et phénomène de refuge	64
5. Dualité du système de pollinisation	67
6. Implication pour la conservation	68

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

Depuis des siècles, la pollinisation des plantes par les animaux a intrigué, voire fasciné, un grand nombre de biologistes. Ces interactions offrent, en effet, des exemples parmi les plus illustratifs de la sélection naturelle et des adaptations qu'elle engendre. Ce n'est d'ailleurs sans doute pas un hasard si le premier livre de Darwin [1862], publié après le célèbre *The Origin of Species*, traitait des mécanismes par lesquels les orchidées étaient pollinisées par les insectes [Herrera, 1996 ; Herrera et Pellmyr, 2002].

Aujourd'hui encore, de nombreuses recherches ont trait à ce sujet. Ainsi, de nouvelles adaptations et de nouvelles manifestations de la co-évolution des plantes et des animaux pollinisateurs sont découvertes à travers le monde. Des modes de pollinisation originaux, insoupçonnés, deviennent dès lors l'objet d'études spécialisées : si leur compréhension n'est pas toujours évidente, elle est généralement fascinante par la subtilité ou l'originalité des mécanismes en jeu. Outre ces aspects plutôt théoriques et son rôle économique dans la production agroalimentaire, la pollinisation est aussi intéressante par les rôles essentiels qu'elle joue dans les écosystèmes naturels, parfois menacés.

Le Liban compte 92 espèces végétales endémiques strictes, dont plus de 40% sont reconnues comme rares ou en danger [Khouzami *et al.*, 1996]. Les *Iris Oncocycles* libanais, même s'ils sont parfois perçus comme des plantes emblématiques du Moyen-Orient, font malheureusement partie de ce dernier groupe. En plus, de par leur culture artificielle très difficile et leurs habitats naturels peu accessibles, ces plantes ont été peu étudiées par les passionnés de ce genre botanique [Avishai et Zohary, 1977].

Ce travail s'inscrit dans un cadre plus général d'élaboration d'une stratégie de conservation des *Iris Oncocycles* endémiques du Liban. Il vient appuyer d'autres travaux concernant la biologie, l'écologie, la taxonomie et l'écogéographie de ces espèces menacées. Parmi les objectifs de cette étude, le premier est de caractériser le système reproducteur de la plante, afin de vérifier s'il est le même que celui des autres *Iris Oncocycles* décrits. Un autre but est de déterminer la guildes d'insectes visitant, et pollinisant réellement, les *Oncocycles* libanais. En effet, dans un programme de conservation des *Iris*, il est important de connaître les organismes interagissant avec ceux-ci pour comprendre leur rôle et veiller à leur maintien.

Un troisième objectif est d'étudier le mode de pollinisation basé sur le refuge floral, phénomène encore très mal connu à l'heure actuelle et soupçonné dans ce cas-ci. Les avantages que retirent les insectes de ce comportement vont être étudiés, de même que l'influence des conditions climatiques, de la densité florale ou de la période de la journée sur ce mode de transfert pollinique. Nous tâcherons enfin de comprendre ce qu'implique le système de pollinisation, au niveau de la conservation de ces espèces.

L'étude va principalement concerner une espèce endémique d'*Iris Oncocycle* libanais. Celle-ci a été choisie comme espèce type, car elle compose l'une des plus grosses populations, facilement accessible et relativement préservée. En outre, comme la majorité des spécialistes s'accordent à le dire, le statut d'espèce distincte des *Oncocycles* libanais est critiquable, et ils sont très proches morphologiquement. Une prise en compte de tous les taxons n'eut d'ailleurs pas été possible, pour des raisons de temps, de mobilité et de sécurité (notamment dans le sud du pays).

1. Importance des interactions plantes-pollinisateurs dans la conservation

Les connaissances acquises au cours des derniers siècles concernant la pollinisation indiquent que la reproduction sexuée de la majorité des plantes supérieures est tributaire de l'intervention des animaux dans les mécanismes de pollinisation. Ainsi, sur les 250.000 espèces d'Angiospermes estimées [Kearns *et al.*, 1998 ; Herrera et Pellmyr, 2002], plus de 90 % seraient pollinisées par des animaux, principalement des insectes [Kearns *et al.*, 1998]. Et même si de nombreuses plantes présentent des mécanismes de reproduction asexués, ceux-ci ne sont généralement pas suffisants pour assurer la pérennité de l'espèce dans le long terme [Kearns *et al.*, 1998]. Il apparaît dès lors que le maintien des interactions existantes entre les plantes et leurs animaux pollinisateurs, soit crucial pour la conservation de nombreuses espèces végétales.

Néanmoins, malgré des siècles d'études, la connaissance de ces interactions est loin d'être complète. De plus, de nombreuses menaces pèsent actuellement sur les interactions plantes-pollinisateurs, se traduisant par un déclin de certains types de pollinisateurs, et de nombreuses interférences dans les interdépendances naturelles, entre plantes et animaux, sur la majeure partie du globe. Ceci a amené les spécialistes à parler de « crise de la pollinisation » [Kearns *et al.*, 1998].

L'une des principales menaces est liée aux effets de l'agriculture moderne, caractérisée par la monoculture, l'utilisation généralisée des produits phytosanitaires et l'utilisation de terres autrefois marginales. Cette simplification des écosystèmes peut être très néfaste aux espèces sauvages. Ainsi, beaucoup d'espèces de pollinisateurs ont été, au nom de l'intensification, perdues pour les écosystèmes agricoles, mais aussi pour les écosystèmes naturels [Kearns *et al.*, 1998]. Le surpâturage peut également avoir des effets négatifs. En effet, les troupeaux, quand ils n'amenuisent pas les ressources florales, peuvent détruire les sites de nidification et les nids des animaux pollinisateurs.

Par ailleurs, l'introduction d'espèces pollinisatrices exotiques constitue un autre danger pour les interactions naturelles liées aux échanges de pollen. L'abeille domestique, *Apis mellifera* (L.), originaire d'Asie du Sud, a par exemple été introduite dans de nombreux pays [Heinrich et Raven, 1972 ; Chinery, 1988 ; Kearns *et al.*, 1998 ; Florence, 2000]. Si elle y apporte divers avantages, elle peut cependant entrer en compétition avec les pollinisateurs indigènes, diminuant la diversité de ceux-ci [Heinrich et Raven, 1972 ; Kearns *et al.*, 1998]. Or, certaines plantes ont besoin de ces insectes pour assurer leur reproduction. L'abeille peut donc favoriser des espèces déjà prolifiques au détriment d'autres plus spécialisées, mais plus rares [Mal *et al.*, 1992 ; Kearns *et al.*, 1998].

Si les réseaux de pollinisation sont souvent complexes et les phénomènes en présence parfois mal compris, il est clair que ces menaces générales sont d'autant plus graves et imminentes que les interactions incluent des espèces rares ou menacées. Dans ce cas, un autre danger est à prendre en compte : la fragmentation des habitats autrefois connectés. Le morcellement en populations de plus en plus petites peut induire des phénomènes de consanguinité, de dérive génétique ou, pour les populations très petites, une augmentation des risques stochastiques d'extinction [Ellstrand et Elam, 1993 *in* : Kearns *et al.*, 1998 ; Schemske

et al., 1994 ; Velterop, 2000] . Ceci s'explique notamment par un manque d'échange de pollen ou de graines, entre petites populations ou au sein même de celles-ci, menant à un isolement génétique des populations. Quand l'isolement entre les petites populations devient supérieure aux déplacements des animaux vecteurs, quand la population de pollinisateurs devient très réduite ou quand celle-ci évite les trop petites populations végétales, on comprend aisément que la pollinisation s'en trouve compromise. Or, ces différents phénomènes ont été mis en évidence, dans la nature, au cours de diverses études [Kearns *et al.*, 1998 ; Velterop, 2000]. Mustajärvi *et al.* [2001], par exemple, ont montré que les interactions plantes-insectes étaient sensibles à un changement de taille et de densité de la population végétale, et que la diversité de pollinisateurs animaux était supérieure dans les grandes populations.

La fructification, dans les populations petites ou éparées, peut ne pas être affectée lorsque les plantes présentent des possibilités d'autofécondation [Mustajärvi *et al.*, 2001 ; Bosch *et al.*, 2002], mais au risque d'une réduction de la variabilité génétique et de l'hétérozygotie [Ishii et Sakai, 2001 ; Lennarston, 2002]. Par contre, les plantes auto-incompatibles présentent une plus grande diminution de la viabilité des populations lorsque celles-ci sont fragmentées, ce qui augmente le risque d'extinction. Les raisons sont notamment la baisse de la production de graines et la dépression de consanguinité, toutes deux dues à une diminution des visites par les pollinisateurs [Lennarston, 2002]. On remarque donc à quel point, en plus du mode de pollinisation, la connaissance du système reproducteur est importante pour la conservation des espèces végétales. Les plantes auto-incompatibles sont en effet plus sensibles à la diminution de la taille des populations, car cette diminution s'accompagne souvent d'une baisse de la reproduction croisée indispensable.

De même, la connaissance de l'écologie des animaux jouant le rôle de vecteurs entre populations végétales fragmentées, est fondamentale [Velterop, 2000]. La diversité d'espèces florales visitées, donc la proportion de pollen de chaque espèce sur l'animal, et les transferts inutiles de pollen entre espèces différentes, dépendent du comportement plus ou moins spécialiste de l'animal. La distance moyenne de vol, liée elle aussi à l'espèce butineuse, influence les possibilités de connexions entre petites populations.

Dès lors, dans les études portant sur la conservation de plantes menacées, il est important d'inclure des considérations sur les systèmes de reproduction, et sur les besoins en espèces pollinisatrices. La conservation des insectes associés, et de leurs habitats, peut alors venir s'ajouter aux objectifs. Ceci passe par une approche globale de la conservation des communautés, et non plus par une approche « par espèce » [Kearns *et al.*, 1998].

2. La pollinisation : interaction entre plante et vecteur

2.1. La pollinisation

La pollinisation est le dépôt de pollen, produit par les anthères des étamines, sur le stigmate d'un pistil, et peut être considérée comme une étape préalable à la fécondation [Jacob-Remacle, 1990; Campbell, 1995] . Le pollen peut provenir d'une autre fleur, ou de la même fleur que le pistil. On parle, dans ce dernier cas, d'autopollinisation. Bien que certaines plantes

se reproduisent par autopollinisation suivie d'autofécondation, la plupart des Angiospermes utilisent, au moins en partie, un mécanisme qui assure la pollinisation croisée ; c'est-à-dire le transfert du pollen de la fleur d'une plante, à celle d'une autre plante de la même espèce [Campbell, 1995]. Pour cela, plusieurs mécanismes existent dans le monde végétal. Dans certains cas, les étamines et les pistils des fleurs atteignent leur maturité à des moments différents (dichogamie). D'autres fleurs sont autostériles : si un grain de pollen provenant de l'une de leurs anthères se pose sur le stigmate, un processus biochimique empêche le pollen de terminer son développement et de féconder l'oosphère. Chez d'autres fleurs encore, la disposition des pièces florales rend simplement l'autopollinisation impossible (hétérostylie) [Campbell, 1995]. Par ailleurs, les végétaux dioïques ne peuvent évidemment pas s'autopolliniser, étant unisexués. Les plantes pouvant réaliser l'autofécondation sont dites autogames. Les autres sont allogames. L'autofécondation geitonogame est la fécondation d'une fleur par une fleur différente, mais portée par le même individu.

Une classification des plantes allogames peut être faite en considérant les vecteurs de pollen entre fleurs. On distingue les plantes à vecteurs biotiques, dites zoophiles, et abiotiques. Ces dernières sont principalement pollinisées par le vent et l'eau, et sont dites anémophiles et hydrophiles, respectivement. Les agents biotiques comprennent essentiellement les insectes, et l'on parle d'entomophilie, les oiseaux (ornithophilie), les chauves-souris (chiroptérophilie), d'autres petits mammifères, et même les lézards [Proctor et Yeo, 1973 ; Campbell, 1995 ; Fleming et Nicolson, 2002 ; Tcherkez, 2002 ; Olesen et Valido, 2003 ; Molina-Freaner *et al.*, 2003].

Les modes de pollinisation sont très différents selon les types d'animaux, qui n'ont ni la même forme, ni le même comportement. Les interférences entre plusieurs modes de pollinisation pouvant être la source d'une diminution de l'efficacité de celle-ci, il existe souvent une certaine spécificité entre fleur et agent de transport pollinique [Tcherkez, 2002].

2.2. Morphologie florale et pollinisation : la sélection en marche

Dans les phénomènes de pollinisation zoophile, les plantes et leurs pollinisateurs sont en général mutualistes, bénéficiant chacun de la présence de l'autre [Kearns *et al.*, 1998 ; Herrera et Pellmyr, 2002]. Au niveau de la population végétale, le transfert de pollen par les animaux permet notamment un brassage génétique, assurant le maintien d'une diversité suffisante. Chez les espèces allogames strictes, ce transfert est même essentiel à la pérennité des populations.

Au niveau individuel, les capacités d'une plante à attirer les pollinisateurs se répercutent sur sa participation à la génération suivante. Comme la production de fruits et de graines est généralement limitée par les ressources disponibles, l'attractivité d'une plante vis-à-vis des pollinisateurs influence surtout le « fitness mâle », lié à la fécondation d'un grand nombre d'ovules dans la population, et augmente donc la descendance de cet individu [Stanton *et al.*, 1986].

Dès lors, vu la dépendance des Angiospermes zoophiles par rapport à leurs vecteurs de pollinisation, il n'est pas étonnant de trouver dans la nature une variété de structures florales,

entre autres liées à des stratégies d'attraction des pollinisateurs [Tcherkez, 2002]. Ces stratégies, en plus d'attirer les animaux sur les fleurs, individuellement, poussent ces derniers à visiter d'autres fleurs de la même espèce. Parmi ces divers moyens d'attraction, plus ou moins spécialisés, certains sont basés sur la possibilité d'une récompense pour le visiteur floral. D'autres pas. Il s'agit notamment de :

? L'effet de groupe : les fleurs ne sont en général pas isolées car, d'une part, elles sont souvent portées par une inflorescence et, d'autre part, elles appartiennent à une plante elle-même entourée d'autres végétaux, de la même espèce ou non. Ce rassemblement augmente généralement le taux des visites, ou la diversité des pollinisateurs, car il offre à ceux-ci une mine concentrée de ressources, plus visible et plus attractive [Velterop, 2000 ; Mustajärvi *et al.*, 2001; Ishii et Sakai, 2001 ; Lennarston, 2002 ; Tcherkez, 2002; Bosch *et al.*, 2002 ; Johnson *et al.*, 2003].

? La production de nectar. Beaucoup de fleurs produisent ce liquide sucré dont se nourrissent de nombreux animaux [Kearns et Inouye, 1993 ; Nilsson, 1988 ; Campbell, 1995 ; Emms et Arnold, 2000 ; Kearns, 2001 ; Olesen et Valido, 2003 ; Molina-Freaner *et al.*, 2003]. Le nectar est composé d'eau, de saccharose, d'hexoses (comme le glucose ou le fructose), de sels minéraux, et d'acides aminés. On y trouve aussi des vitamines, des alcaloïdes, des composés phénoliques ou des antioxydants. Sa composition varie d'un mode de pollinisation à l'autre : certains vecteurs animaux, comme les Hyménoptères, préfèrent en effet les fortes concentrations en glucides. D'autres, par contre, comme les colibris ou les Lépidoptères, préfèrent les nectars moins visqueux, mieux adaptés à leur manière d'avaler. Cela étant, la composition du nectar varie d'une fleur à l'autre sur la même plante, d'une plante à l'autre dans la même espèce, de même que d'un moment à l'autre [Herrera et Pellmyr, 2002 ; Tcherkez, 2002].

? L'acquisition de structures florales spécialisées à un type de pollinisation. Ce type d'attraction est fréquent chez de nombreuses plantes à fleurs, plus ou moins spécialisées, et présente une grande diversité. Chez les *Iris* du groupe *eupogons* par exemple, il existe sur les tépales des ornements redressés comme des poils, qui en plus de leur rôle d'attraction visuelle [Sapir, 2003], obligent l'insecte à relever l'abdomen pour entrer dans la fleur. L'abdomen entre alors en contact avec l'étamine, et se couvre de pollen [Tcherkez, 2002]. Par ailleurs, certaines structures florales ont pour but de tromper le visiteur, en imitant une éventuelle récompense. L'exemple classique de ce type d'attraction est celui des Orchidées pollinisées par un mécanisme de tromperie sexuelle, grâce à des organes floraux spécialisés, imitant un insecte [Herrera et Pellmyr, 2002].

? La mise à disposition, pour le pollinisateur, d'un surplus de pollen. Dans certains cas, les fleurs utilisant cette stratégie sont dépourvues de nectar, et sont tributaires de Coléoptères, des Apidés [Chinery, 1988 ; Emms et Arnold, 2000 ; Tcherkez, 2002] ou des Diptères [Kearns, 2001], pour la dispersion de leur pollen. Dans d'autres cas, le pollen est une récompense secondaire pour des butineurs recherchant d'abord du nectar [Herrera et Pellmyr, 2002]. Le pollen entre dans le régime alimentaire d'autres animaux, notamment des petits mammifères, jouant dès lors un rôle dans la reproduction sexuée de certaines

plantes spécialisées [Fleming et Nicolson, 2002]. Le pollen comporte des molécules comme l'amidon ou les lipides, utilisés ultérieurement lors de la germination du grain. Ainsi, il représente pour les animaux une ressource nutritive intéressante. Les fleurs basées sur cette stratégie d'attraction présentent, pour la plupart, une morphologie adaptée : étamines très nombreuses, anthères grandes et voyantes, hétéromorphie staminale, etc. [Tcherkez, 2002].

? La production d'huiles attirant des insectes spécialisés. Certaines fleurs, souvent tropicales, attirent ainsi des insectes, notamment des Hyménoptères. Ceux-ci utilisent ces composés gras pour nourrir les larves [Herrera et Pellmyr, 2002 ; Michez, 2002 ; Tcherkez, 2002].

? L'acquisition de couleurs florales, participant à l'attraction optique des animaux. Comme nous en reparlerons dans la suite de ce travail, les gammes de longueurs d'ondes dans lesquelles émettent les pigments floraux sont de première importance dans les stratégies d'attraction des pollinisateurs [Campbell, 1995 ; Herrera et Pellmyr, 2002 ; Tcherkez, 2002]. De même, les motifs colorés peuvent jouer un rôle prépondérant dans l'attrait de la fleur pour les animaux.

? L'émission de parfums. Nombreuses sont les fleurs synthétisant des molécules odorantes, attractives pour les animaux pollinisateurs. Il s'agit notamment de terpénoïdes et de composés phénoliques, parfois d'acides gras, de composés soufrés et azotés. Ce type d'attraction agit plutôt à longue distance et serait facilement associé, par les visiteurs floraux, à une récompense [Herrera et Pellmyr, 2002]. L'émission de parfum respecte un rythme circadien, le maximum d'émission ayant généralement lieu durant la journée. Il a en outre été supposé que le parfum d'une espèce végétale était spécifique, ciblant une catégorie de vecteurs par rapport à une autre, mais ceci reste à confirmer [Tcherkez, 2002].

? La production ou la rétention de chaleur. L'augmentation de température florale peut être liée à un héliotropisme [Heinrich et Raven, 1972 ; Kevan, 1975 ; Körner, 1999 ; Galen et Stanton, 2003], à la couleur de la fleur [Sapir, 2003], à la pubescence de celle-ci [Totland, 1996] ou à une production spontanée de chaleur (thermogenèse) [Giberneau *et al.*, 1999 ; Seymour, 2003]. En plus d'attirer, plus ou moins longtemps, les pollinisateurs au sein de la fleur, la chaleur accumulée peut favoriser les processus de fécondation, comme la germination du pollen [Heinrich et Raven, 1972 ; Kevan, 1975 ; Totland, 1996 ; Galen et Stanton, 2003]. Dans une étude récente, Seymour [2003] indique que la chaleur produite chez *Philodendron solimoesense* A.C.Sm (Araceae), constitue une importante récompense énergétique pour les Coléoptères pollinisateurs, leur permettant de se nourrir et de se reproduire dans des conditions de coût énergétique nettement moindre qu'à l'extérieur. Il précise aussi que ce phénomène n'est pas isolé, et concernerait jusqu'à 900 espèces de plantes, principalement tropicales.

Selon Heinrich et Raven [1972], les produits floraux et autres «récompenses» peuvent tous être considérés en termes énergétiques pour le pollinisateur, devant sans cesse équilibrer son budget «gain/perte» d'énergie. Les ressources nutritionnelles florales, nectar et pollen,

sont des éléments importants guidant le comportement butineur. Mais des paramètres comme la température florale, la température extérieure, la densité de la population végétale, la distance entre populations, le nombre d'espèces fleurissant en même temps, les phénomènes de « tricherie » (*i.e.* chez les Orchidaceae) ou les possibilités de thermorégulation (*i.e.* chez les bourdons), liées entre autres à la taille et la pilosité, affectent l'équilibre à atteindre pour l'animal. Le comportement du pollinisateur, qui influence très largement les réseaux de pollinisation entre plantes allogames zoophiles, peut donc être mieux compris en intégrant ces différents coûts et gains d'énergie. Notons aussi qu'idéalement, pour caractériser les réseaux de transport de pollen, les pertes lors des déplacements de l'animal doivent être prises en compte [Tcherkez, 2002]. Ces pertes peuvent, entre autres, être mises en relation avec la partie du corps exposée aux anthères, la pilosité et l'espèce.

Les fleurs spécialisées du point de vue des pollinisateurs présentent, nous venons de le voir, plusieurs caractères typiques du mode de pollinisation. Une combinaison particulière de traits floraux structurels et fonctionnels, en relation avec les mécanismes de pollinisation de la plante, est définie comme un *syndrome de pollinisation* [Herrera, 1996 ; Herrera et Pellmyr, 2002]. Cette notion théorique permet de proposer une classification des végétaux, selon leur mode de pollinisation principal, sur base de la morphologie de la fleur.

Les Angiospermes présentent une remarquable diversité de formes florales. Dans de nombreux cas, ces formes paraissent corrélées avec la morphologie des principaux animaux visitant la fleur. Cette « correspondance » morphologique est, semble-t-il, le reflet d'une sélection naturelle excluant les visiteurs inefficaces, et augmentant le transfert de pollen par ceux plus efficaces. Cette sélection sur les traits floraux, conduite par le comportement des animaux pollinisateurs, est appelée « *pollinator-mediated selection* » ou « PMS ».

La sélection sur la morphologie florale peut s'effectuer à travers deux mécanismes [Campbell *et al.*, 1996]. D'une part, la morphologie de la fleur peut influencer l'accès à une éventuelle récompense pour le pollinisateur, et l'efficacité avec laquelle celui-ci pourra profiter de cette récompense. Cet accès, et son efficacité, vont à leur tour déterminer quel animal va choisir de visiter la fleur, et la fréquence à laquelle il va le faire. D'autre part, la morphologie de la fleur va aussi influencer la quantité de pollen de l'espèce qui est appliquée et retirée du corps de l'animal, et donc l'efficacité des visites en terme de pollinisation. Ces deux mécanismes de sélection, à travers la fréquence des visites et la quantité de pollen transférée par visite, rendent respectivement compte de l'aspect quantitatif et qualitatif de l'efficacité globale du pollinisateur [Campbell *et al.*, 1996 ; Engel et Irwin, 2003].

Les pollinisateurs sont donc des agents de sélection du point de vue de la plante, et sont impliqués dans des événements allant de la spéciation des végétaux aux remodelages des phénotypes floraux [Stanton *et al.*, 1986 ; Nilsson, 1988 ; Campbell *et al.*, 1996 ; Emms et Arnold, 2000 ; Jones et Reithel, 2001] . Mais les phénotypes qui résultent de cette sélection ne sont pas, simplement, ceux qui sont optimaux pour les animaux. Réciproquement, les végétaux sélectionnent certains traits parmi les phénotypes animaux, mais le résultat n'est pas nécessairement optimal pour la plante [Kearns *et al.*, 1998]. Il en résulte une sorte de fuite en avant, de compromis en compromis, ou chaque intervenant de l'interaction cherche à exploiter ce qui est vital pour lui et sa pérennité [Herrera et Pellmyr, 2002].

Dans de telles conditions, on comprend que la spécificité des interactions ne soit que rarement totale, et que certains modes de pollinisation soient qualifiés de « généralistes ». Dans la nature en effet, si certaines plantes semblent très liées à un groupe animal, d'autres le sont beaucoup moins. De même, certains pollinisateurs sont inféodés à un groupe végétal (espèces monolectiques et oligolectiques), alors que d'autres visitent une variété impressionnante de fleurs (espèces polylectiques) [Chinery, 1988 ; Jacob-Remacle, 1990 ; Bellmann, 1999]. Les organismes ayant gardé un certain opportunisme présentent une plus grande faculté d'adaptation aux changements dans les communautés, et assurent, d'une certaine manière, leur viabilité à long terme. Leur opportunisme relatif leur permet aussi de s'adapter aux variations de ressources au fil des saisons [Herrera et Pellmyr, 2002]. Mais d'un autre côté, la spécialisation offre divers avantages aux intervenants de l'interaction. Pour les animaux, il s'agit de la possibilité de s'adapter à une ressource particulière, éventuellement délaissée par les autres, ou encore de réduire les dépenses énergétiques liées à la recherche de nourriture. Chez les plantes, la spécialisation diminue les risques que le pollen soit transporté vers la fleur d'une espèce différente, et assure donc un transport pollinique optimal [Campbell, 1995 ; Herrera et Pellmyr, 2002 ; Tcherkez, 2002]. Quoiqu'il en soit, même les plantes à fleurs dites « généralistes » peuvent subir une sélection due au comportement des pollinisateurs.

Moteur de l'évolution chez les plantes supérieures, la PMS agit notamment sur la taille des fleurs. En effet, les insectes, notamment les Apidés, peuvent montrer une sélection directionnelle positive par rapport à la taille de la fleur [Campbell *et al.*, 1996 ; Emms et Arnold, 2000 ; Carroll *et al.*, 2001 ; Herrera et Pellmyr, 2002 ; Elle et Carney, 2003 ; Medel *et al.*, 2003]. Même si cette tendance n'est pas générale, probablement parce que les pollinisateurs peuvent considérer les inflorescences compactes comme une fleur unique, la tendance opposée n'a jamais été mise en évidence [Sapir, 2003]. Cette préférence pour les plus grosses fleurs, normalement les plus voyantes et les plus prometteuses de récompenses, est cependant à nuancer quand on tient compte du nombre de fleurs. En effet, une augmentation de la taille des fleurs s'accompagne généralement d'une diminution du nombre de fleurs par inflorescence ou par plante, à cause d'une limitation des ressources disponibles [Carroll *et al.*, 2001].

La couleur est elle aussi un trait floral sujet à la sélection par les pollinisateurs. Elle est effectivement fondamentale pour l'attraction optique des animaux vers la fleur. Les longueurs d'ondes correspondantes sont comprises dans le spectre visible ou non : certains pigments émettent dans l'ultraviolet, auquel sont sensibles les *Apoïdea* [Campbell, 1995 ; Herrera et Pellmyr, 2002 ; Tcherkez, 2002]. Les photorécepteurs des mammifères, des oiseaux et des insectes ne sont pas les mêmes. Le rouge, par exemple, n'est pas repéré par les abeilles mais les oiseaux le voient. Les fleurs jaunes, quant à elles, sont plutôt visitées par un large éventail d'insectes et caractérisent les plantes peu spécialisées. Par contre, les plantes pollinisées surtout par les abeilles et les bourdons ont tendance à porter des fleurs bleues ou violacées, parfois roses [Campbell, 1995 ; Emms et Arnold, 2000 ; Tcherkez, 2002]. Les fleurs pollinisées par les colibris sont souvent rouges, et celles s'ouvrant la nuit, claires, voire blanches [Campbell, 1995 ; Wesselingh et Arnold, 2000 ; Emms et Arnold, 2000 ; Tcherkez, 2002].

Cependant, la préférence des vecteurs animaux pour la couleur n'est pas aussi nette que celle pour la taille [Sapir, 2003]. En effet, cette préférence peut être innée, ou résulter de

l'apprentissage d'un lien entre la couleur et une récompense importante. D'une façon globale, il n'existe pas «une» tendance générale dans la PMS sur la couleur, la quantité de récompense étant l'élément le plus important pour discriminer les couleurs, après des processus d'apprentissage par les animaux [Wesselingh et Arnold, 2000 ; Jones et Reithel, 2001 ; Sapir, 2003]. Notons que selon Körner [1999], en région montagnarde, la fragmentation des habitats, la courte période de floraison et le climat plutôt venteux, favoriseraient les fleurs bien voyantes, attirant les pollinisateurs adéquats avec plus d'efficacité.

Les motifs colorés sur les pièces du périanthe sont souvent considérés comme des signaux guidant les visiteurs floraux, vers la récompense et les organes reproducteurs. Il a été montré qu'une tache foncée, sur la corolle ou l'inflorescence, peut augmenter la fréquence des visites par les pollinisateurs [Medel *et al.*, 2003 ; Tcherkez, 2002]. Des motifs colorés différents en taille et en forme peuvent promouvoir des divergences dans des populations isolées au niveau reproductif, en induisant des différences dans les visites florales [Medel *et al.*, 2003].

Il existe des hypothèses alternatives ou complémentaires pour expliquer l'évolution des caractères floraux. En effet, si la sélection induite par les pollinisateurs (PMS) semble le principal facteur expliquant l'évolution des traits morphologiques des fleurs, notamment la taille, d'autres facteurs affectent cette évolution. Ceux-ci peuvent d'ailleurs agir dans le même sens, ou dans le sens opposé à celui de la PMS. Ainsi, les conditions environnementales et microclimatiques, les ressources disponibles pour chaque individu, l'herbivorie ou la prédation des insectes sur les fleurs peuvent atténuer les effets de la PMS, ou créer une variation spatio-temporelle dans ses effets [Carroll *et al.*, 2001 ; Caruso *et al.*, 2003].

2.3. La fleur en tant que refuge de nuit

Les abeilles, sociales et solitaires, possèdent des lieux spécifiques de repos. Pendant la nuit, elles entrent dans des périodes de repos de plus en plus longues et profondes ; ce phénomène étant plus marqué chez les abeilles solitaires. Elles sont alors presque totalement inactives, et ne bougent quasiment pas si on les dérange [Kaiser et Steiner-Kaiser, 1983 ; Kaiser, 1995]. Beaucoup d'abeilles solitaires passent la nuit dans la nature, agrippées par les mandibules à des plantes sèches. D'autres se reposent dans des nids, creusés dans la terre, le sable ou le bois [Chinery, 1988 ; Kaiser, 1995]. Chez les abeilles qui passent la nuit dehors, le besoin d'économiser l'énergie contraint à un état de «sommeil» plus profond, proche de la torpeur [Kaiser, 1995]. Certaines, notamment les mâles, se retrouvent sous forme d'agrégats de quelques individus. Si ces agrégats présentent un intérêt certain pour les prédateurs, en revanche, ils offrent une diminution des dangers pour chaque individu, grâce à une dilution des risques [Sapir, 2003].

Diverses fleurs ont été décrites dans la littérature comme servant de refuge de nuit pour les insectes [Kevan, 1975 ; Seymour, 2003 ; Sapir, 2003], et notamment pour les abeilles solitaires mâles des genres *Eucera*, *Andrena*, *Osmia*, *Tetralonia*, *Perdita*, *Perditomorpha*, *Xenoglossa*, *Peponapis* et *Melitta* [Sapir, 2003 ; Bellmann, 1999]. Déjà en 1975, Kevan soulignait le rôle que pouvaient jouer les insectes réfugiés au sein des fleurs, dans les

mécanismes de pollinisation et de dispersion. Cependant, jusqu'à aujourd'hui, peu d'études ont montré un lien direct entre le comportement de ces insectes et la pollinisation de la fleur. Dafni, Ivri et Brantjes, en 1981, ont mis en évidence le rôle de pollinisateur d'abeilles mâles des genres *Eucera*, *Andrena*, *Osmia* et *Tetralonia*, pour *Serapias vomeracea* (Orchidaceae). Les insectes passent la nuit au sein des cavités formées par les pièces florales de l'orchidée, imitant le type de cavité utilisée habituellement pour leur repos. Sapir [2003], lui, s'est penché sur les *Iris* Oncocycles des plaines israéliennes. Il a déduit de ses observations que les abeilles solitaires passant la nuit dans les *Iris*, principalement des mâles du genre *Eucera*, étaient les seuls pollinisateurs efficaces de la plante.

Il semble que l'intérêt principal de ce type de comportement réside dans la possibilité, pour l'insecte, d'entrer en activité plus tôt le matin [Sapir, 2003]. En effet, le vol des abeilles est tributaire de la température ambiante [Heinrich et Raven, 1972], surtout pour les espèces de petite taille et peu poilues, incapables de réguler leur température thoracique [Kaiser, 1995]. Dès lors, le surplus d'énergie apporté par le réchauffement de la fleur permettrait un vol plus matinal, bénéfique en terme de recherche de nourriture et de reproduction. L'avantage reproductif serait d'autant plus marqué que les mâles éclosent quelques temps avant les femelles, puisque dans ce cas, les premiers mâles actifs seraient les premiers à se reproduire lors de l'éclosion des femelles. Or, cette protandrie est fréquente chez beaucoup d'abeilles solitaires, notamment chez les Eucères [Bellmann, 1999 ; Patiny S., comm. Pers.].

3. Les *Iris* Oncocycles

3.1. La section *Oncocyclus*

Les *Iris* sont des plantes monocotylédones géophytes, dont les fleurs sont à symétrie tertiaire, avec trois tépales externes (les labelles) plus ou moins dilatés, et trois tépales internes (les étendards) généralement dressés. Les étamines sont insérées à la base des labelles. Le style présente des branches dilatées, pétaloïdes et bifides [Mouterde, 1989]. Le genre *Iris* L., regroupant plus de 300 espèces botaniques, est classiquement divisé en sous-genres et en sections. Ces divisions varient cependant selon les auteurs. La classification retenue ici, la plus récente, correspond à celle de la *British Iris Society* [1997]. Elle compte 6 sous-genres et 8 sections, et est présentée au tableau 1.

Tableau 1 : Classification du genre *Iris*

Genre	Sous-genre	Section
Iris L.	Iris L.	Iris L.
		Psammiris (Spach) J. Taylor
		Oncocyclus (Siemssen) Baker
		Regelia Lynch
		Hexapogon (Bunge) Baker
		Pseudoregelia Dykes
	Limniris Tausch	Limniris Tausch
		Lophiris (Tausch) Tausch
	Nepalensis (Dykes)	
	Xiphium (Miller) Spach	
	Scorpiris Spach	
Hermodactyloides Spach		

La section *Oncocyclus* (Siemss.) Baker appartient au sous-genre *Iris*, faisant lui-même partie du groupe des *eupogons* ou «*Iris* barbus ». Ces derniers ont une distribution beaucoup plus restreinte que les *Iris* « sans barbe » (*apogons*), qui se retrouvent dans la quasi-totalité de l'hémisphère Nord [Kohlein, 1987].

Les *Iris* *Oncocycles* sont originaires des zones semi-désertiques du Moyen-Orient, plus précisément de la région du Caucase, l'est de la Turquie, la Syrie, le Liban, Israël, jusqu'à la péninsule du Sinaï. Plus à l'est, on les trouve en Géorgie, en Iraq, en Iran et en Afghanistan [Kohlein, 1987 ; Rix, 1997]. Les *Oncocycles* les plus anciens semblent venir des régions du sud-ouest de la mer Caspienne, les espèces du Levant étant des types plus récents [Davis, 1946]. Une carte de répartition des *Iris* de la section *Oncocyclus* est présentée à la figure 1.

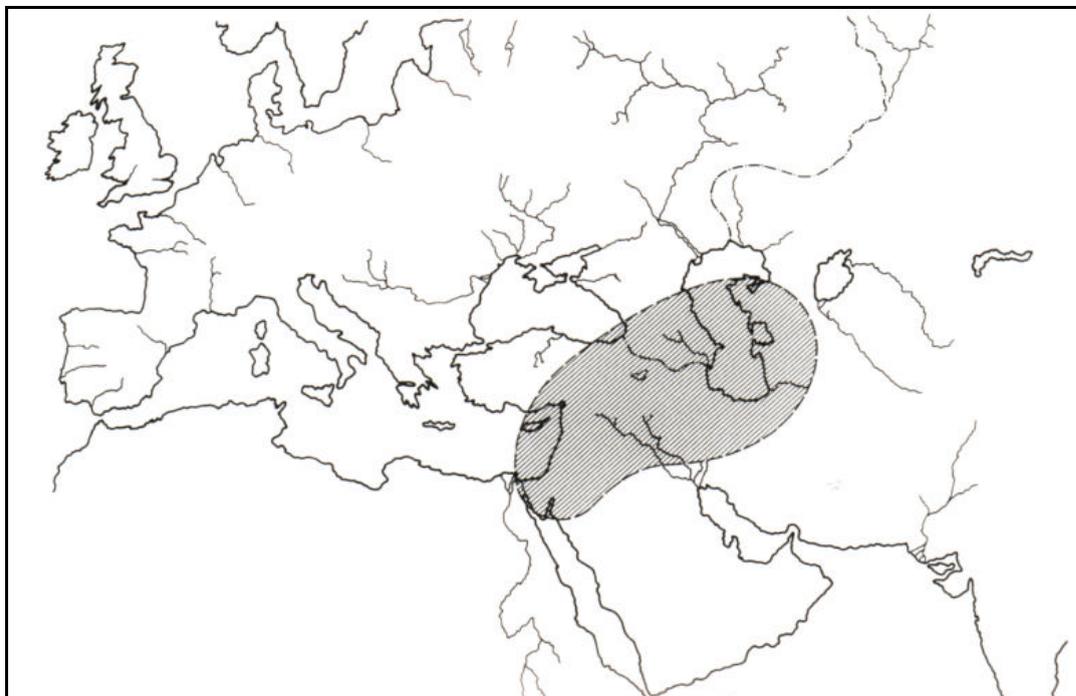


Figure 1 : Distribution géographique des *Iris Oncocycles* [Killens, 1997]

Au niveau de la nomenclature et de la systématique, la section *Oncocyclus* est sans doute la plus compliquée de toutes [Kohlein, 1987]. Les taxons qu'elle regroupe ne se différencient généralement que par des caractères mineurs de taille, de forme des feuilles et de coloration, ce qui permettrait même de les rattacher tous à une seule espèce [Saad, 2003]. Les travaux d'Avishai et Zohary [1980] montrent d'ailleurs que les différentes espèces de cette section, dont le nombre de chromosomes est constant ($2n=20$), ne sont isolées que par des barrières géographiques, écologiques et saisonnières d'une part, et par les préférences des pollinisateurs d'autre part. Ils ont en effet montré que les croisements, entre la plupart des espèces reconnues dans cette section, donnent lieu à une descendance viable et totalement fertile.

Il semble en fait qu'il existe un grand nombre de formes locales, plus ou moins isolées des autres, auquel on a souvent donné des noms spécifiques. De même, des hybrides naturels ont souvent été considérés, à tort, comme des espèces [Saad, 2003]. C'est sans doute la raison pour laquelle les révisions taxonomiques de ce groupe ne font que réduire le nombre d'espèces. Sur les 60 espèces décrites par Avishai en 1977, Mathew n'en cite plus que 41 en 1989, et Rix [1997] réduit ce nombre à 32 en en considérant 9 comme des hybrides naturels. Notons que la plupart des auteurs reconnaissent des « agrégats d'espèces » au sein de la section, sans véritable statut taxonomique [Avishai et Zohary, 1980 ; Kohlein, 1887 ; Rix, 1997 ; Sapir, 2003].

D'un point de vue botanique, les *Iris Oncocycles* se caractérisent par une tige simple et uniflore. Les fleurs sont grandes et portent sur chaque labelle une barbe de poils (trichomes), ainsi qu'une tache « onco » de couleur plus foncée que le reste du périanthe. Les labelles et les étendards contiennent à la fois des pigments jaunes et pourpres, le jaune prévalant surtout dans les barbes mais pouvant parfois dominer toute la fleur [Mathew, 1989 ; Saad, 2003]. La plupart des *Oncocycles* ont des fleurs pourpres uniformément colorées, ou présentant un réseau de veines et de points sur un fond plus pâle. Les étendards sont très développés, de même teinte ou plus clairs que les labelles [Mouterde, 1966]. Le fruit est une capsule allongée. Les graines présentent une arille blanchâtre, souvent aussi large que la graine elle-même, qui joue probablement un rôle dans la dispersion des diaspores par les fourmis. Ces *Iris* se caractérisent aussi par un rhizome épais, compact et généralement court, ainsi que par une croissance clonale assez lente [Mouterde, 1966; Kohlein, 1987; Mathew, 1989].

Seules des généralités peuvent être évoquées concernant l'écologie de cette section, vu sa diversité et le peu d'études qui en ont été faites [Kohlein, 1987 ; Saad, 2003]. Dans leur aire d'origine, les *Oncocycles* sont soumis à un climat méditerranéen sec. Ils subissent donc des étés chauds et secs, des hivers relativement froids et secs, et des printemps parfois humides [Kohlein, 1987 ; Rix, 1997]. Beaucoup d'espèces passent l'hiver sous un manteau de neige, et sont alors dans un état de dormance plus ou moins profond. Les espèces les plus méridionales ne sont pas recouvertes de neige, mais l'air froid et sec ralentit fortement leur croissance jusqu'au début du printemps. Donc, même au sud d'Israël, la floraison n'a pas lieu avant mars ou avril. Dans les montagnes ou plus au nord, elle a lieu de mai à juin, après la fonte des neiges [Saad, 2003]. En été, les *Oncocycles* entrent dans une longue période de dormance. La croissance racinaire, et parfois un début de croissance foliaire, commencent en automne avec les premières pluies, quand le sol est encore suffisamment chaud. Cette croissance sera ralentie par les basses températures hivernales, et l'activité sera très réduite jusqu'au printemps suivant [Mathew, 1989].

En ce qui concerne le type d'habitat, Avishai et Zohary [1977 ; 1980] parlent de « formations herbacées ouvertes » et de « steppes ouvertes avec plantes éparses ». Ces formations végétales se retrouvent dans les zones semi-arides, et dans les aires de transition avec le désert. Des *Oncocycles* se retrouvent aussi sur les arêtes montagnardes, notamment au Liban, ainsi que sur les hauteurs du Golan [Saad, 2003 ; Sapir, 2003].

3.2. Les *Iris Oncocycles* au Liban

Les *Iris Oncocycles* au Liban comprennent cinq taxons, dont quatre strictement endémiques. On trouve ces derniers sur le mont Liban, à des altitudes élevées de 1300 m à 2000 m. Ces *Iris* ont des distributions distinctes et limitées, sans connexion [Mouterde,1966 ; Kholein,1987 ; Mathew,1989 ; Rix,1997 ; Saad, 2003]. La figure 2 présente, parmi les populations retrouvées par Saad [2003], celles qui ont été, et n'ont pas été, visitées dans le cadre de ce travail.



Figure 2: Localisation des populations d'*Iris Oncocycles* retrouvées au Liban par Saad [2003], visitées ou non dans le cadre de ce travail

Selon les auteurs, le statut taxonomique de ces végétaux varie : si le statut d'espèce d'*I.cedretii* n'a jamais été contesté et que ses diverses descriptions concordent, il n'en est pas de même pour *I. westii* et *I.sofarana subsp. kesruwana*, qui oscillent entre le statut d'espèce et de sous-espèce d'*I.sofarana* [Saad, 2003].

Quoiqu'il en soit, la classification IUCN des *Oncocyclus* endémiques du Liban montre à quel point il est urgent de protéger ces végétaux. Cette classification est reprise au tableau 2.

Tableau 2 : Statut IUCN des *Iris Oncocycles* endémiques du Liban [IUCN, 2000]

Taxon	Statut IUCN	Références
<i>Iris cedretii</i> Dinsmore ex Chaudhary	En danger*	Avishai, 1980
<i>Iris sofarana</i> Foster	En danger*	Avishai, 1980
<i>Iris sofarana</i> subsp. <i>Kesruwana</i> Dinsmore ex Chaudhary	?	
<i>Iris westii</i> Dinsmore	Eteint **	Mouterde, 1966

*En danger (Endangered EN) : un taxon est en danger quand il est face à un grand risque d'extinction dans un futur proche.

**Eteint (Extinct EX) : Un taxon est éteint quand il n'y a pas de doute raisonnable quant à la disparition du dernier individu.

Les *Oncocycles* libanais sont menacés, à plus ou moins court terme, par l'urbanisation grandissante de certaines zones du mont Liban. En outre, ils ne sont pas à l'abri du passage répété des troupeaux, et donc de l'herbivorie. D'autres pressions agissent sur ces végétaux et leurs écosystèmes, comme l'utilisation pour l'horticulture de terres autrefois « incultes », la cueillette, etc.

La connaissance de ces espèces endémiques menacées, notamment concernant leur biologie, leur biogéographie et leur taxonomie, va en grandissant. Néanmoins, l'écologie de la pollinisation de ces taxons est encore largement méconnue, ce qui pourrait limiter l'élaboration d'une stratégie de conservation optimale. En effet, la connaissance du système de pollinisation, et des espèces animales associées, peut fournir des informations cruciales sur les facteurs limitant la reproduction, ainsi que les variations génétiques, tant spatiales que temporelles [Larson, 1998 ; Kearns *et al.*, 1998 ; Velterop, 2000 ; Wesselingh et Arnold, 2000].

3.3. La pollinisation des *Iris Oncocycles*

Les fleurs d'*Iris* sont constituées de trois sous-unités fonctionnelles, formant chacune un tube, ou tunnel de pollinisation. La base de ce tube est le labelle, portant chez les *Eupogons* un ensemble de trichomes, formant la « barbe » à l'entrée du tunnel. Le haut du tube est formé par le style, dilaté et arqué. L'anthère est située au niveau du toit du tunnel, sous le style. Le stigmate est localisé à l'entrée, dans le haut du tube, en position distale par rapport à l'anthère, et sa partie réceptive au pollen se trouve du côté externe à la fleur. De cette manière, lorsque l'insecte pénètre dans le canal, la partie réceptive du stigmate entre en contact avec les grains de pollen étrangers, avant que le dos de l'insecte ne soit couvert de pollen par l'anthère. Cette disposition des pièces florales diminue les phénomènes d'autopollinisation. Notons d'ailleurs que chez les *Iris Oncocycles*, seule la pollinisation croisée est réputée donner lieu à une fécondation [Avishai et Zohary, 1980 ; Rix, 1997]. Un schéma de la fleur des *Iris Oncocycles* est présenté à la figure 3.

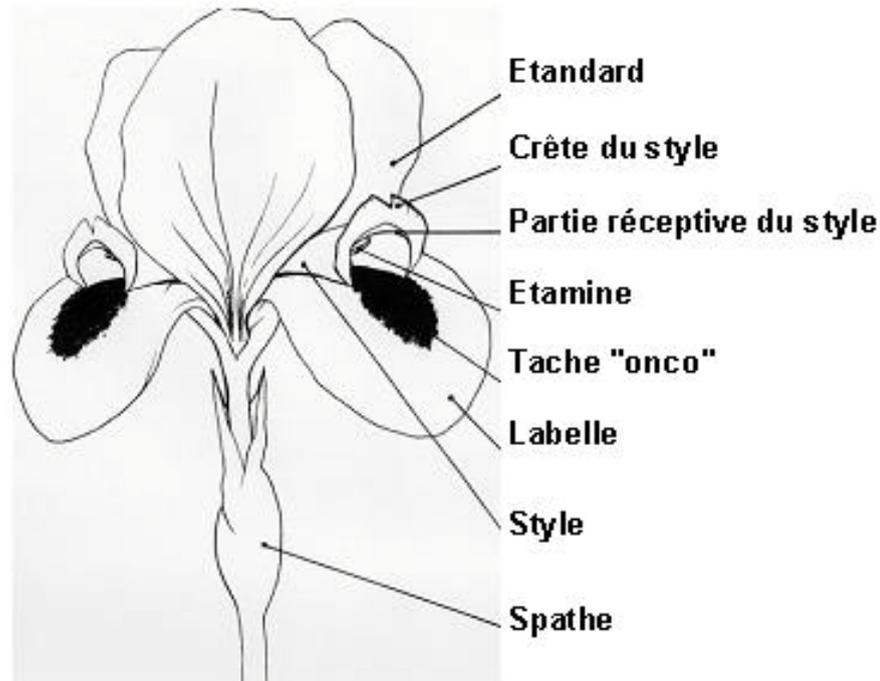


Figure 3 : Morphologie de la fleur d'un Iris Oncocycle (schéma)

Les Oncocycles ont une fleur unique et très large, et les tubes de pollinisation peuvent atteindre des tailles permettant le passage de gros insectes. Le labelle présente une tache caractéristique, à laquelle on associe un rôle de « piste d'atterrissage » [Avishai et Zohary., 1980]. Bien qu'ils présentent des fleurs parmi les plus grandes et les plus voyantes de la flore du Moyen-Orient, ces *Iris* n'ont pas de nectaire, et ne mettent donc pas de nectar à disposition des visiteurs [Rix, 1997]. De fait, peu de visiteurs sont observés en journée [Sapir, 2003]. En Israël, où des espèces d'*Iris* Oncocycles se développent en plaine, les seuls visiteurs observés sont des abeilles solitaires mâles, entrant dans la fleur au crépuscule pour y passer la nuit [Sapir, 2003]. Pour les écosystèmes montagnards, ceci reste à prouver. Ivri et Eisikowitch [1988] ont avancé l'hypothèse que l'attraction des pollinisateurs se faisait par tromperie, basée sur les réflexes reproducteurs des insectes. Ceci ne s'explique cependant pas si les visites se font essentiellement la nuit. La duperie sexuelle peut en effet se faire toute la journée, et devrait être plus efficace pendant les heures de grande activité des Hyménoptères, plutôt qu'en période nocturne.

Beaucoup de fleurs, servant de refuge de nuit, présentent des caractéristiques communes : couleur foncée, espace clos, fermeture nocturne ou structure en tube [Sapir, 2003]. Ces traits floraux pourraient définir un syndrome de pollinisation, lié à un mode de pollinisation basé sur l'attraction des insectes pour la nuit, par réchauffement naturel. La fleur foncée absorberait efficacement les rayons solaires dès le matin, et ses cavités intérieures se réchaufferaient plus vite que l'air ambiant. De plus, ces cavités serviraient de refuges efficaces contre les prédateurs, où les pollinisateurs pourraient s'agréger. Les *Iris* Oncocycles des montagnes

libanaises, avec leurs immenses fleurs foncées, sans nectar, et aux cavités spacieuses, correspondraient à ce syndrome de pollinisation. Parmi eux, les individus aux fleurs les plus foncées, se réchauffant rapidement, et les plus grandes, permettant l'agrégation de nombreux pollinisateurs, présenteraient une probabilité de reproduction plus grande que les autres, par les mécanismes de sélection induits par les pollinisateurs.

Beaucoup de ces affirmations en sont bien sûr encore au stade d'hypothèses, vu le manque de connaissance actuel de l'écologie de ces espèces. Le présent travail devrait permettre d'affirmer, ou d'infirmer, une partie au moins d'entre elles.

4. Cadre géographique

A mi-chemin entre l'Europe méditerranéenne et l'Orient, le Liban a pour capitale Beyrouth. Ce pays de 10.452 km² [El-Kallab, 1996], se situe entre 35°06'22'' et 36°37'22'' de longitude est, et entre 33°03'38'' et 34°41'35'' de latitude nord. A l'ouest, le Liban possède 225 km de côte sur la mer méditerranée. Pour le reste, il est entouré au nord et à l'est par la Syrie, au sud par Israël. La population libanaise est estimée à 3,1 millions de libanais, et 1 million de non-libanais. La majorité des habitants vit en zone urbaine et littorale [El-Kallab, 1996].

Le relief global est constitué de deux massifs montagneux orientés NNE-SSW, le Mont-Liban et l'Anti-Liban, ainsi que de deux plaines : la plaine littorale et la plaine de la *Béqaa*. En superficie, le Liban comporte près de trois quarts de régions montagneuses [Khouzami *et al.*, 1996]. La chaîne du Mont-Liban, la plus à l'ouest, s'étend à une trentaine de kilomètres de la mer, parallèlement à la côte. Elle culmine à 3.087 m avec le *Qornet es Saouda* (la corne noire) mais son altitude moyenne est de 2.000 m environ. Le versant est plonge vers la dépression intérieure de la *Béqaa*, qui présente une altitude moyenne de 850 m, et s'étend sur 120 km de long [Turlan, 2002]. La chaîne de l'Anti-Liban constitue une frontière naturelle entre le Liban et la Syrie, parallèlement au Mont-Liban. Son altitude est, en moyenne, inférieure à celle de la montagne occidentale. L'ensemble de ce massif est sec, et désertique au-delà de 1500 m d'altitude [Haddad, 1981]. Une carte du Liban, montrant le relief et les différentes régions, est présentée à la figure 4.

Les sols du Liban sont jeunes, fragiles et prédisposés à l'érosion, spécialement dans les montagnes et les terres vallonnées. Le relief, l'intensité de la pluie et le ruissellement, contribuent à intensifier l'érosion, surtout là où la couverture végétale protectrice a disparu [Khouzami *et al.*, 1996].

Le climat libanais est de type méditerranéen, caractérisé par des étés chauds et secs, et des hivers doux et plus humides. Néanmoins, vus sa diversité topographique et sa situation géographique entre la zone méditerranéenne et la péninsule arabique, le pays présente une grande diversité climatique. Le Liban se situe au croisement de masses d'air chaud intertropicales, de masses d'air tempéré ou froid septentrionales, d'influences océaniques à l'Ouest et continentales à l'Est. L'existence d'une double barrière montagneuse, perpendiculaire aux principales circulations atmosphériques, favorise les précipitations de manière variable. La façade ouest est bien arrosée, car le Mont-Liban arrête les masses d'air humide occidentales : les précipitations annuelles peuvent y atteindre 1500 mm en altitude. Par

contre, le climat devient plus aride dans la *Béqaa*, où les précipitations annuelles peuvent chuter jusqu'à 250 mm dans le nord [www.semide-lb.org, 17/2/04].

Situé sur la côte est de la méditerranée, et faisant partie des haut plateaux Levantins, le Liban se trouve dans une région riche en diversité végétale [Zohary, 1973]. De plus, on compte environ 400 espèces endémiques au Liban, en Syrie et en Palestine, dont 92 strictement libanaises. La majorité de ces espèces végétales endémiques se trouve sur les hauts sommets [Abi-Saleh *et al.*, 1996]. La richesse spécifique de la flore libanaise est estimée à 2500 espèces, ce qui est plutôt important vu la relative exigüité du territoire. Cette diversité végétale est liée à une large variété d'écosystèmes et de paysages, à travers le pays [Abi-Saleh *et al.*, 1996].

Diverses institutions jouent un rôle, direct ou indirect, dans la conservation de l'environnement au Liban. Le Parlement libanais a notamment ratifié diverses conventions pour la conservation de la nature, comme la convention pour la conservation de la biodiversité, la convention sur la désertification et la convention sur le changement du climat. Outre le Ministère de l'Environnement établi en 1993, d'autres Ministères, comme celui de l'Agriculture, des Travaux Publics, de l'Industrie et du Pétrole, des Ressources Hydro-Electriques, de l'Education, des Affaires Rurales et Municipales et du Tourisme, sont aussi intéressés par les problèmes liés à la protection de l'environnement. A coté de cela, les Conseils municipaux jouent également un rôle, principalement dans les régions rurales, et des ONG (Organisations Non-Gouvernementales) sont présentes sur le terrain [Khouzami *et al.*, 1996].

La législation libanaise couvre la majorité des aspects liés à la conservation de la nature. Il existe des lois relatives à la création de réserves naturelles, la protection des forêts et des terres agricoles, l'utilisation d'engrais et de produits phytosanitaires, et la protection des ressources en eau. Malheureusement, beaucoup de ces dispositions légales sont dispersées entre diverses administrations, sans coordination entre elles [Khouzami *et al.*, 1996]. Il existe au Liban trois réserves naturelles reconnues légalement, depuis 1991 et 1992 : l'Ile des Palmiers, la forêt d'Edhen et les Cèdres de Barouk. En plus de cela, certains sites sont protégés par décrets ministériels. C'est le cas de la forêt de Cèdres à Bcharré, protégée depuis 1939. De nombreux autres sites font actuellement l'objet de demandes de classement [Saad, 2003].

Selon le rapport national sur la biodiversité, publié en 1996 par le Ministère de l'Agriculture et le programme des Nations Unies pour l'environnement, le personnel nécessaire pour la protection de l'héritage naturel fait défaut, et les formations techniques spécialisées dans la gestion des ressources naturelles n'existe pas. De plus, le manque de planification pour l'utilisation des terres représente un handicap à la protection de l'environnement libanais [Khouzami *et al.*, 1996].



Figure 4: Carte du Liban, montrant le relief et les principales villes (<http://www.carnet.de.route.free.fr>)

1. Site d'étude

La zone d'étude se trouve au lieu-dit «*El Arz* » («*les Cèdres* »), à quelques centaines de mètres du village. Cette toute petite agglomération touristique, station de ski en hiver, est située à quelques kilomètres à l'est de *Bcharré*, sur le Mont-Liban, dans le *mohafazat*¹ du Liban-Nord. La zone couvre une grande population d'*I. cedretii*, localisée entre 34°11'31'' et 34°25'21'' de latitude nord et entre 36°00'25'' et 36°03'50'' de longitude est. Les *Iris* s'y trouvent, en général, sur des pentes d'exposition sud ou sud-ouest, à une altitude variant de 1840 m à 1900 m [Saad, 2003].

Cette zone fait partie de la vallée de la *Qadisha*, classée patrimoine mondial de l'humanité par l'UNESCO en 1998, pour la présence d'édifices religieux Maronites et de cèdres millénaires. Cette vallée, appelée aussi la *Vallée Sainte*, est l'une des entités culturelles les plus riches du pays. Elle possède en outre une flore très diversifiée, comportant les cèdres (*Cedrus libani* A. RICH.) considérés comme les plus anciens du Liban. Notons que cet arbre constitue l'emblème national de la République libanaise. Malheureusement, la cédraie actuelle ne représente plus que quelques hectares. La *Qadisha* prend sa source au niveau du cirque montagneux des *Cèdres*, non loin de la zone d'étude.

Il existait autrefois, aux *Cèdres*, une station climatologique à 1925 m d'altitude, qui enregistrerait notamment les températures et les précipitations. Le tableau 3 reprend les températures moyennes obtenues sur 11 années [FAO/PNUD, 1971]. L'écart diurne moyen est de 8,6°C, avec un minimum de 6,8°C en février. Le nombre de jours de gel est approximativement de 80 par an, essentiellement répartis de janvier à mars. La moyenne des minima du mois le plus froid, janvier, est de -4°C. La moyenne des maxima du mois le plus chaud, août, est de 22°C.

Tableau 3 : Températures moyennes mensuelles (°C) à la station des *Cèdres*, et moyenne annuelle (C°), pour 11 années d'observation [FAO/PNUD, 1971]

Mois											Moyenne annuelle	
J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N		D
0,3	0,1	2,2	7,1	12,0	14,8	17,5	18	15,2	11,9	7,0	3,5	9,1

Le tableau 4 fournit les moyennes mensuelles et annuelles des précipitations aux *Cèdres*, pour des observations de 1938 à 1964. La majorité de ces précipitations tombe sous forme de neige, avec environ 115 jours d'enneigement par an. Il faut noter que les appareils de mesure ne sont pas idéalement adaptés à ce type de précipitations, et que des corrections seraient nécessaires pour connaître l'équivalent en eau de ces averses neigeuses.

L'essentiel des apports atmosphériques en eau se font de mi-octobre à fin avril. Les précipitations surviennent donc lors de la période hivernale de repos végétatif. La fonte des neiges apparaît principalement pendant le mois d'avril, quand souffle le *Khamsim*, le vent chaud venant du continent. Les apports en eau diminuent par la suite, mais on observe assez

¹ Le territoire libanais est découpé en 6 grandes zones administratives appelées *mohafazats*, elles-mêmes subdivisées en *cazas*. Les *Cèdres* se situent dans le *caza* de *Bcharré*.

fréquemment des bancs de brouillards. La saison sèche est longue, avec très peu d'apports en juillet-août. La zone des *Cèdres* est relativement venteuse, toute l'année.

Tableau 4: Précipitations moyennes mensuelles et annuelle à la station des *Cèdres* (mm), pour des observations de 1938 à 1964 [FAO/PNUD, 1971]

Mois												Total annuel
J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
239	207	145	68	32,0	5	0,5	0,5	5	32	93,0	158	985

Afin de lier les observations de terrain avec les conditions de températures réellement rencontrées pendant l'étude, des mesures supplémentaires ont été effectuées du 4 mai au 12 juin 2004. Les températures minimales et maximales de chaque journée ont été prises, en fin de soirée. L'appareil utilisé est une station météo portable, du modèle Firstline FWS8015, offrant une précision de 0,5°C.

2. Espèce étudiée

Récolté aux *Cèdres* et nommé en conséquence par Dinsmore en 1940, *I. cedretii* est décrit, en 1972, par Chaudhary qui en fait l'une des dernières récoltes aux *Cèdres*. Le plus ancien spécimen mis en herbier, datant de 1880, provient lui aussi des « environs des *Cèdres* » [Saad, 2003]. La station des *Cèdres* semble donc persister depuis plus d'un siècle, bien que la dynamique au sein de la population reste méconnue, vu la grande superficie de la localité.

La grande population d'*Iris* des *Cèdres* s'étend sur plus de trois hectares et couvre au total cinq collines et deux plateaux. Le sol y est très caillouteux, carbonaté et relativement sec. Elle comporte des zones de densités variables, mais toutes sont connectées entre elles. La densité en individus fleuris varie d'ailleurs au cours de la saison, et certaines zones plutôt éparées en début de floraison peuvent devenir très denses par la suite. Les fleurs sont généralement regroupées en touffes, mais de nombreux individus isolés sont aussi présents.

Parmi les pressions pesant sur cette population, la plus importante est sans aucun doute l'urbanisation de la région. En effet, la station de ski des *Cèdres* a entraîné la prolifération de centres hôteliers et bâtiments en tous genres, ce qui induit un risque de perte d'habitat. Les autres menaces sont le pâturage, et la cueillette pour les endroits facilement accessibles [Saad, 2003].

Des descriptions morphologiques d'*I. cedretii* ont été données par Mouterde [1966], Chaudhary [1972], Kohlein [1987], Mathew [1989], Rix [1997] et Saad [2003]. Il s'agit d'une plante à rhizome fin et compact, à feuilles légèrement inclinées et pruinées. La fleur, portée par une tige pouvant atteindre 40 cm, présente un périanthe de couleur blanche à bleuâtre, orné de nombreuses veines pourpres à brunes. D'un point de vue fonctionnel concernant la pollinisation, les caractéristiques essentielles sont la grande taille de la fleur (pouvant atteindre 18 cm d'envergure), la coloration globalement foncée et la présence d'une tache « onco » très sombre à l'entrée du tube pollinique. Une photo est présentée à la figure 5.



Figure 5: *I. cedretii* en fleur

3. Système reproducteur

Selon la littérature spécialisée, les *Iris* de la section *Oncocyclus* sont auto-incompatibles, nécessitant une fécondation croisée pour leur reproduction [Avishai et Zohary, 1980 ; Rix, 1997 ; Sapir, 2003]. Néanmoins, ceci n'a pas été spécifiquement testé pour *I. cedretii*. Une expérimentation a donc été menée pour vérifier le système reproducteur de la plante.

Trente boutons floraux ont été choisis aléatoirement. Dix-huit ont été ensachés avec du tulle blanc à très fine maille, pour empêcher le passage de tout insecte. Une fois les fleurs ouvertes et réceptives, le 29 mai 2004, celles-ci ont subi différents traitements de pollinisation, puis ont éventuellement été ensachées à nouveau (selon le traitement) jusqu'à leur fanaison complète. Cinq traitements ont été effectués, chacun sur six fleurs de touffes différentes :

? Pollinisation croisée manuelle au coton-tige, puis ensachage.

? Pollinisation croisée manuelle au coton-tige, sans ensachage, pour tester la limitation de la pollinisation naturelle.

? Auto-pollinisation manuelle au coton-tige, puis ensachage, pour tester l'auto-compatibilité.

? Pas de pollinisation mais ensachage, comme contrôle de l'auto-pollinisation spontanée, et de l'apomixie.

? Pas de pollinisation de fleurs non-ensachées, mais marquées de façon claire, comme témoin de la pollinisation naturelle.

Plus tard dans la saison, la fructification de ces *Iris* a été contrôlée. Elle est définie, pour chaque traitement, comme la proportion de fleurs développant des capsules. Ces fruits ont été récoltés le 21 juin 2004. Afin de déterminer le succès de fécondation et de mise à graine, les capsules ont été ouvertes pour dénombrer : 1) Les ovules non-fécondés, ne possédant pas d'arille; 2) Les graines normalement développées, de taille normale et possédant une arille blanche; 3) Les graines avortées, possédant une arille mais étant plus petites et ne contenant pas d'embryon. Pour chaque traitement, la mise à graine est définie comme le rapport moyen entre le nombre de graines viables produites par capsule, et le nombre d'ovules au départ par capsule. La fécondation est calculée de façon similaire, mais en tenant compte, en plus des graines produites normalement, des graines avortées.

4. Longévité florale et réceptivité du stigmate

Afin d'estimer la durée de vie de la fleur d'*I. cedretii*, 12 boutons floraux choisis aléatoirement ont été marqués le jour de leur ouverture, au matin, le 27 mai 2004. Ils ont ensuite été surveillés, de jour en jour, jusqu'à leur fanaison complète. La longévité florale a donc été comptée en jours.

La durée de réceptivité des stigmates de la fleur, plus pertinente en terme de pollinisation, a aussi été évaluée. Pour cela, 6 fleurs supplémentaires ont été ensachées dès leur ouverture et surveillées de jour en jour. Dès les premiers signes de flétrissement, ces fleurs ont été pollinisées artificiellement de manière croisée. La fructification et la mise à graine de ces fleurs ont été contrôlées en fin de floraison.

5. Observations des visites diurnes

Des séances d'observation de 30 minutes, réparties sur l'ensemble de la floraison et de manière à couvrir la plage horaire de 7:00 à 19:00, ont été réalisées. Elles ont en outre été distribuées de manière à couvrir les différents types de conditions climatiques : 1) ensoleillé et chaud ; 2) couvert et nuageux ; 3) venteux. Un total de 72 heures d'observation a ainsi été atteint, entre le 9 mai et le 9 juin 2004.

Les observations ont été effectuées sur des individus fleuris isolés et sur des touffes de plusieurs individus, une séance pouvant inclure une ou plusieurs de ces unités selon l'angle de vision de l'observateur.

Lors de ces séances, les visiteurs des *Iris* ont été capturés, après que leur comportement ait été noté : on distingue les «pollinisateurs », entrant et sortant d'un tube pollinique, les «réfugiés », entrant dans un tube pour y rester au moins trente secondes, les «floriphages », vus en train de se nourrir de la fleur et les «simples visiteurs » n'appartenant à aucune des autres catégories. La capture des insectes volant s'est faite au filet, et celle des individus

réfugiés aux brucelles. Ils ont été mis dans des boîtes individuelles étanches, tués par le froid, et ensuite épinglés selon une préparation entomologique classique.

6. Refuge de nuit

Afin de juger de l'importance du phénomène de refuge de nuit, 14 séances d'échantillonnages ont eu lieu du 12 mai au 10 juin 2004. Ces séances, réalisées une demi-heure au moins avant le lever du soleil, consistent à contrôler les trois tubes polliniques de 50 fleurs choisies aléatoirement dans une sous-population.

Pour chaque fleur, en plus des conditions météorologiques du moment, deux indices de la densité florale ont été notés : le nombre de fleurs ouvertes dans la touffe et la densité de fleurs dans un cercle de 1 m², centré sur la fleur concernée.

Pour les fleurs contenant des insectes réfugiés, les informations suivantes ont en plus été renseignées :

- ? Le nombre d'individus de chaque espèce, dans chaque tube
- ? L'orientation des tubes polliniques contenant les insectes
- ? La distance entre deux stigmates, comme indice de la taille de la fleur
- ? La hauteur de la tige florale, mesurée entre le sol et la base du réceptacle

L'orientation des tubes servant d'abris est enregistrée afin de déceler un éventuel phénomène d'apprentissage chez les abeilles. Celles-ci peuvent en effet avoir intérêt à choisir le tube se réchauffant le plus vite au lever du soleil.

Lorsque des insectes sont présents dans un tube floral, un individu au moins est prélevé par espèce, tué par le froid, puis épinglé selon une préparation entomologique classique.

La répartition, au sein des fleurs, des principaux groupes d'insectes se réfugiant dans les *Iris* a été caractérisée grâce à l'« Indice de Dispersion (ID) ». Cet indice est défini comme le rapport entre la variance et la moyenne du nombre d'individus par fleur. Un indice strictement inférieur à 1 dénote une répartition uniforme, alors qu'un indice strictement supérieur à l'unité montre une tendance agrégative des individus dans les fleurs.

$$ID = \frac{s^2}{x}$$

7. Refuge de jour

S'il semble logique que les abeilles mâles se réfugient principalement la nuit, pendant les basses températures et l'absence de lumière directe, il n'est cependant pas évident que ce phénomène ne puisse avoir lieu durant la journée. Des séances d'échantillonnage, suivant le

même protocole que pour les refuges de nuit, ont donc été réalisées pendant la journée, du 10 mai au 9 juin 2004.

Au total, 27 échantillonnages de jour, distribués aléatoirement sur la plage horaire de 8:00 à 19:00, ont eu lieu. Ces séances ont en outre été réparties équitablement selon les trois types de conditions climatiques rencontrées : 1) ensoleillé et chaud ; 2) couvert et nuageux ; 3) venteux.

8. Mesures de l'évolution des températures florale et extérieure

Afin de lier les phénomènes de refuge diurne avec les conditions microclimatiques, l'évolution journalière des températures florales et ambiantes a été mesurée. A l'aide d'un thermomètre digital à sonde air-gaz, de modèle HD 9010 et offrant une précision de 0,1°C, la température à l'intérieur et à l'extérieur des tubes floraux a été prise d'heure en heure. Ces mesures ont couvert la plage horaire de 6:00 à 19:00 de deux journées choisies aléatoirement pendant la période de floraison. Les conditions météorologiques ont, elles aussi, été renseignées d'heure en heure.

9. Envols matinaux

Selon les travaux de Sapir [2003], l'avantage sélectif du refuge dans les *Iris*, pour les abeilles, est lié à une activité plus précoce le matin. Afin de tester cette hypothèse pour les *Iris* Oncocycles libanais et de savoir comment se passe le départ des réfugiés le matin, 12 observations matinales ont eu lieu du 11 mai au 10 juin 2004.

Ces séances d'observation commencent au moins une demi-heure avant le lever du soleil, par la division d'un agrégat monospécifique d'abeilles en deux : une moitié est laissée telle quelle dans la fleur, l'autre est déposée au sol. Les abeilles sont ensuite observées jusqu'à l'envol du dernier individu, avec une limite placée à 10:00. Passé cette limite, les individus encore présents sont renseignés comme «non-envolés ». Le délai d'envol de chaque individu est compté en minutes écoulées depuis l'arrivée des rayons solaires directs sur le site.

Parallèlement, les températures à l'intérieur et à l'extérieur de la fleur (ou d'une fleur voisine) sont mesurées, toutes les 15 minutes. Ces températures sont aussi prises lors de chaque envol. Le thermomètre utilisé, de modèle HD 9010, présente une précision de 0,1°C.

10. Quantification du pollen sur les insectes

Le pollen porté extérieurement par les visiteurs floraux est intéressant pour diverses raisons. Tout d'abord, l'étude des quantités qui en sont transportées entre les visites est essentielle pour la compréhension de la dynamique des transferts polliniques. Ensuite, ce pollen rend compte de la diversité d'espèces végétales que l'insecte a pu visiter. Enfin, la

facilité avec laquelle ce pollen peut être retiré donne une idée de l'efficacité des dépôts sur les stigmates des fleurs visitées [Kearns et Inouye, 1993].

Des quantifications de pollen transporté ont été réalisées pour les espèces susceptibles d'avoir un rôle dans la pollinisation, de par leur abondance, leur morphologie et leur comportement. 270 insectes, récoltés lors des échantillonnages, ont ainsi subi le traitement de quantification.

La méthode utilisée est celle de Beattie [1971], l'une des plus employées pour récolter le pollen présent sur le corps des insectes [Kearns et Inouye, 1993]. Cette technique est basée sur l'utilisation d'une gelée à base de glycérine, contenant un colorant, et permettant la réalisation ultérieure de lames microscopiques semi-permanentes. La recette de cette gelée est donnée en annexe.

Lors de l'épingleage, les insectes sont frottés avec un petit cube de gelée, afin d'y faire adhérer la totalité des grains de pollen présents sur le corps. Chaque cube est ensuite placé dans un tube en plastique, individuel et étanche, pour le transport. Après le retour en Belgique, chacun des cubes de gelée est fondu entre lame et lamelle, homogénéisé, et observé au microscope optique. De là, on estime :

? La quantité de pollen portée par l'individu. Pour ce faire, au grossissement 50x, le nombre de grains de pollen d'*Iris* présents sur une surface balayée par l'oculaire choisie aléatoirement, est recensé. En multipliant ce nombre par le rapport entre la surface balayée et la surface occupée par la gelée sur la lame, on obtient l'estimation désirée.

? La proportion de pollen d'*Iris* par rapport à la totalité du pollen transporté, lorsqu'au moins un grain est observé. Cette proportion est, elle aussi, estimée sur une surface balayée par l'oculaire au grossissement 50x et choisie aléatoirement. L'estimation est ensuite encodée dans une des classes suivantes :

- a) < 25% de pollen d'*Iris*
- b) 25 à 50 % de pollen d'*Iris*
- c) 50 à 75% de pollen d'*Iris*
- d) > 75% de pollen d'*Iris*

Le pollen d'*Iris* se caractérise par la grande taille de ses grains, pouvant atteindre 100 µm de diamètre, par la forme circulaire de ceux-ci et par la simplicité de leur ornementation (figure 6). Ces caractéristiques le rendent facile à discerner de celui d'autres espèces végétales présentes dans la zone d'étude, et rendent le comptage aisé.

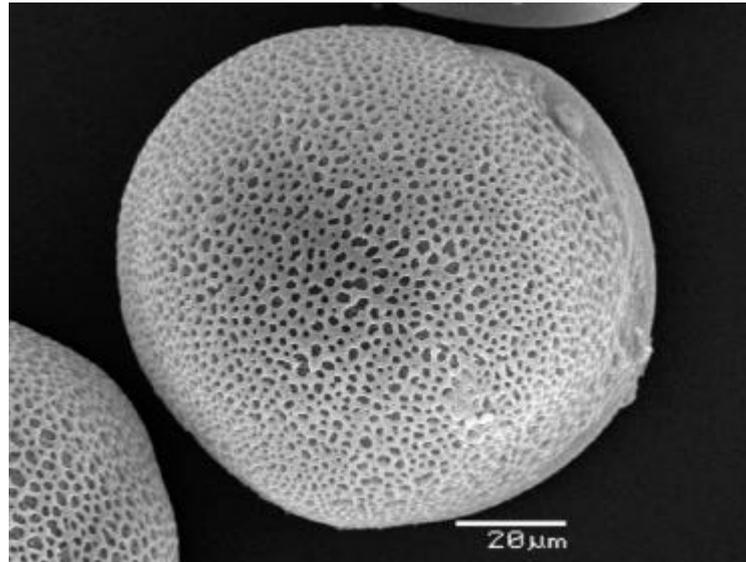


Figure 6 : Grain de pollen d'*I. cedretii* [Saad, 2003]

11. Sites d'étude complémentaires

Des récoltes entomologiques ont été faites sur d'autres populations, afin de déceler d'éventuelles différences dans la guildes de pollinisateurs des *Iris* Oncocycles libanais (figure 2). Ces différences peuvent résulter de perturbations d'habitats, de situations géographiques (altitude, étage de végétation), ou du fait que les *Iris* n'appartiennent pas à la même espèce.

30 heures d'observation et de capture ont été réalisées à *Ain el Hramiyé*, au nord-ouest de Bcharré, sur une petite population d'*I. cedretii*. Cette population, entourée de vergers, ne couvre plus qu'une petite zone de 500 m² environ, et est directement menacée par l'extension des terrasses pour la culture de pommiers, poiriers et cerisiers. Son altitude est d'environ 1840 m. Les captures ont eu lieu du 4 au 12 mai 2004.

7 heures de récolte et d'observation ont aussi été menées dans les gorges calcaires situées entre les villages d'*Ehmej* et *Laqlouq*, sur l'une des deux populations d'*Iris sofarana* subsp. *kasruwana*. Cette population, située entre 1530 m et 1580 m d'altitude, couvre une surface de 5,5 ha. Bien qu'elle semble avoir autrefois été plus homogène, cette population présente actuellement des zones de très fortes, et de très faibles, densités. La principale menace anthropique est liée à la présence de carrières de sable sur le site et ses alentours [Saad, 2003]. Les captures ont eu lieu le 14 mai 2004.

12. Identification des insectes récoltés

Les insectes récoltés ont été identifiés jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible, en donnant priorité aux groupes jouant un rôle non-négligeable dans la pollinisation. Afin d'assurer une grande rigueur dans ce travail, différents spécialistes ont été consultés, dans diverses institutions scientifiques.

La démarche d'identification a commencé au Liban, à la loupe, en séparant les groupes les plus évidents et en menant des déterminations simples. Ensuite, une visite du service de biologie de l'Université Américaine de Beyrouth a été planifiée afin de rencontrer des entomologistes libanais.

De retour en Belgique, les hyménoptéristes suivants ont été contactés : P. Rasmont, M. Terzo et D. Michez, de l'Université Mons-Hainaut (U.M.H); S. Patiny de la FUSAGx ; ainsi que A. Pauly, spécialiste privé. Tous ont apporté une aide précieuse à ce travail, en menant la détermination de certains groupes d'*Apoidea* au niveau générique ou spécifique.

La tribu des *Eucerini*, très représentée dans les récoltes, se démarque par le manque de spécialistes et la complexité du groupe. L'identification des individus de ce groupe a donc été conduite, par nos soins, jusqu'au sous-genre. La classification utilisée pour les *Apoidea* est celle de Michener [2000]. Pour le reste, Chinery [1988] sert de référence.

1. Evolution des températures sur le site d'étude

L'évolution des températures minimales et maximales journalières, du 4 mai au 12 juin, est présentée à la figure 7. Les mesures ont été effectuées à quelques centaines de mètres de la population des *Cèdres*, à l'ombre et à l'abri du vent.

Les températures minimales journalières, correspondant aux heures nocturnes, varient entre 3°C et 13°C, avec une moyenne de 6,4°C (écart type : 2,9 °C). Les températures maximales, atteintes en général en début d'après-midi, sont plus variables. Elles dépendent en effet largement des conditions climatiques de chaque jour. Elles s'échelonnent entre 12°C et 40°C, avec une moyenne de 29,4°C (écart type : 6,0 °C).

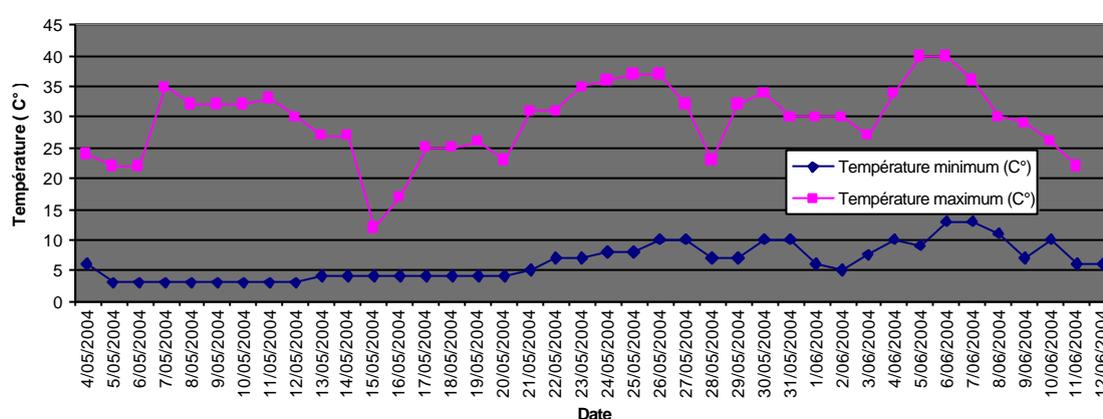


Figure 7 : Evolution des températures minimales et maximales journalières aux Cèdres, du 4 mai au 12 juin 2004

Les nuits sont plus fraîches en début de floraison, pendant une vingtaine de jours. Par la suite, à partir de la fin mai, les températures minimales fluctuent parallèlement aux températures maximales, les nuits étant plus douces quand les jours sont ensoleillés et chauds. Les températures maximales sont elles aussi, globalement, plus élevées en fin qu'en début de floraison.

2. Système reproducteur

Les résultats de fructification, de fécondation et de mise à graine des individus ayant subi les traitements de pollinisation sont présentés dans le tableau 5. Ils mettent en évidence plusieurs aspects du système reproducteur d'*I. cedretii*.

L'absence totale de production de fruit pour les traitements d'auto-pollinisation manuelle (traitement 3) et d'ensachage sans pollinisation (traitement 4) prouve l'auto-incompatibilité et le caractère allogame de l'espèce, ainsi que l'absence d'apomixie. La pollinisation croisée est donc une première étape indispensable à la reproduction de la plante via la production de graines.

Les résultats indiquent des taux de fructification élevés, que ce soit pour les fleurs témoins ou celles pollinisées manuellement de manière croisée. Par contre, au sein des capsules, environ un tiers seulement des ovules sont fécondés. Le taux de fécondation des témoins n'est pas significativement différent de celui correspondant au traitement 2, l'apport de pollen sur fleur ouverte, ni de celui correspondant au traitement 3, l'apport de pollen suivi d'un ensachage (*test ANOVA* ; $F= 2,98$; $dl= 2$; $P= 0,083$). Même dans les traitements de pollinisation allogames contrôlés, la fécondation ne touche pas plus de deux tiers des ovules. La production de graines viables est presque toujours (sauf pour deux fleurs sur trente) inférieure à la moitié du nombre d'ovules initiaux. Il n'y a pas, non plus, de différence significative de mise à graine entre les traitements 1, 2 et 5 (*test ANOVA* ; $F= 1,34$; $dl= 2$; $P= 0,294$).

Tableau 5: Résultats de fructification, de fécondation (moyenne et écart type) et de mise à graine (moyenne et écart type) pour les différents traitements de pollinisation

Traitement	Effectif	Fructification (%)	Mise à graine (%)	Fécondation (%)
1. Pollinisation croisée manuelle, puis ensachage	6	100	46,0 +/- 11,5	60,6 +/- 18,6
2. Pollinisation croisée manuelle, sans ensachage	6	83,3	32,1 +/- 21,9	34,3 +/- 23,6
3. Auto-pollinisation manuelle, puis ensachage	6	0	-	-
4. Pas de pollinisation, mais ensachage	6	0	-	-
5. Pas de pollinisation de fleurs non-ensachées (témoin)	6	100	32,5 +/- 10,0	34,4 +/- 11,0

Notons que pour plus de simplicité, les résultats sont présentés par fleur. Une présentation tube par tube n'aurait de toute façon pas apporté d'informations supplémentaires, car les différences entre tubes d'une même fleur sont, pour chaque traitement, minimales.

3. Longévité florale et réceptivité du stigmate

Sur les 12 fleurs marquées, 10 ont montré une longévité totale de 6 jours, et 2 de 7 jours. La longévité moyenne est donc de 6,2 jours.

Néanmoins, dès la fin du cinquième jour, les fleurs présentent des signes de flétrissement. Le test de réceptivité tardive a donc été mené le matin du sixième jour. Aucune des 6 fleurs ainsi pollinisées n'a fructifié, ce qui montre que la longévité fonctionnelle de la fleur est inférieure ou égale à 5 jours.

4. Entomofaune associée à *I. cedretii*

L'entomofaune associée aux fleurs d'*I. cedretii* est très variée et, comme nous en reparlerons, largement liée au phénomène de refuge floral. L'ensemble des taxons identifiés à partir des captures de terrain aux *Cèdres* est présenté dans le tableau 6.

Les Andrenidae ont été identifiées par S. Patiny, à la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (F.U.S.A.Gx). Les espèces de *Xylocopa* ont été identifiées par M. Terzo, et les *Bombus* par P. Rasmont et M. Terzo, à l'Université Mons-Hainaut (U.M.H).

Les Halictidae ont été déterminées par A. Pauly. Le reste des captures a été identifié par nos soins au Laboratoire d'Ecologie de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (F.U.S.A.Gx). Ces insectes sont conservés au Service de Zoologie théorique et appliquée (F.U.S.A.Gx).

Tableau 6 : Taxons identifiés parmi les insectes capturés aux Cèdres sur *I. cedretii*, et effectifs recensés

Taxon		Nombre d'espèces	Nombre d'individus recensés
HYMENOPTERA			
APOIDEA			
Anthophoridae			
<i>Anthophora</i> Latreille, 1803	<i>Anthophora</i> spp.	3	7
<i>Eucera</i> Scopoli, 1770	<i>E. (Eucera)</i> spp.	2	180
	<i>E. (Hetereucera)</i> sp. Tkalcu, 1978	1	19
	<i>E. (Pteneucera)</i> spp. Tkalcu, 1984	2	103
	<i>E. (Synhalonia)</i> sp. Patton, 1979	1	482
<i>Xylocopa</i> Latreille, 1802	<i>X. (Xylocopa) violacea</i> (L.), 1758	1	18
	<i>X. (Xylocopa) valga</i> Gerst., 1872	1	8
	<i>X. (Proxylocopa) olivieri</i> Lepeletier, 1841	1	1
Apidae			
<i>Bombus</i> Latreille, 1802	<i>B. vorticosus</i> Gerst., 1872	1	1
	<i>B. melanurus</i> Lepeletier, 1836	1	1
Andrenidae			
<i>Andrena</i> Fabricius, 1775	<i>Andrena</i> sp1.	2	9
	<i>A. (Nobandrena)</i> sp. Warncke, 1968	2	104
	<i>A. (Melandrena) thoracica kotschyi</i> Mavromoustakis, 1953	1	1
	<i>A. (Melandrena) nigroaena candiaae</i> Strand, 1945	1	2
	<i>A. (Melandrena) albopunctata funebris</i> Panzer, 1798	1	1
	<i>A. (Plastandrena) bimaculata</i> Kirby, 1802	1	2
	<i>A. (Zonandrena) flavipes</i> Panzer, 1799	1	1
Megachilidae			
<i>Osmia</i> Panzer, 1806	<i>Osmia</i> spp.	3	7
<i>Rhodanthidium</i> Isensee, 1927	<i>Rhodanthidium</i> sp.	1	1
<i>Megachile</i> Latreille, 1802	<i>Megachile</i> sp.	1	1
Halictidae			
<i>Lasioglossum</i> Curtis, 1833	<i>L. euboense</i> Strand, 1909	1	1
	<i>L. lineare</i> Schenck, 1868	1	1
	<i>L. marginatum</i> Brullé, 1832	1	1
<i>Halictus</i> Latreille, 1804	<i>H. quadricinctus</i> Fabricius, 1776	1	4
VESPOIDEA			
Vespidae			
<i>Polistes</i> Latreille, 1802	<i>Polistes</i> sp.	1	5
<i>Vespula</i> Thomson, 1869	<i>Vespula</i> sp.	1	2
COLEOPTERA			
Cetoniidae			
<i>Oxythvrea</i> Poda, 1761	<i>Oxythvrea</i> spp.	3	17
Rutelidae			
HETEROPTERA			
Lygaeidae			
<i>Lygaeus</i> Fabricius, 1794	<i>Lygaeus</i> sp.	1	8
Pentatomidae			
HOMOPTERA			
Cercopidae			
<i>Cercopis</i> Fabricius, 1775	<i>Cercopis</i> sp.	1	1
TOTAL		41	993

Pour la suite du travail, l'ensemble des taxons présentés dans ce tableau va être scindé en groupes d'espèces proches, correspondant généralement au genre ou au sous-genre.

5. Observations des visites diurnes

5.1. Principaux visiteurs et comportements

Les fréquences de visites globales des différents groupes de visiteurs, exprimées en nombre de visites par fleur et par heure, sont présentées au tableau 7. Trois groupes d'Hyménoptères, comptant neuf espèces en tout, apparaissent clairement comme les visiteurs principaux d'*I. cedretii* : les Eucères (six espèces), les Xylocopes (deux espèces) et une espèce d'Andrène.

Tableau 7 : Fréquence de visite globale, exprimée en nombre de visites par fleur et par heure, des différents groupes de visiteurs d'*I. cedretii*.

<i>Eucera</i> sp.	0,258
<i>Eucera (Hetereucera)</i> sp.	0,005
<i>Eucera (Eucera s. str.)</i> spp	0,070
<i>Eucera (Pteneucera)</i> spp.	0,030
<i>Eucera (Synhalonia)</i> sp.	0,153
<i>Xylocopa</i> sp.	0,042*
<i>Xylocopa violacea</i>	0,030
<i>Xylocopa valga</i>	0,009
<i>Andrena (Nobandrena)</i>	0,028
Autres Hyménoptères	0,030
Autres ordres	0,021
<i>Oxythyrea</i> sp.	0,014
TOTAL	0,336

* La fréquence du genre est supérieure à la somme des fréquences spécifiques car certains individus, non-capturés mais recensés, n'ont pu être déterminés qu'au niveau générique.

Les abeilles du genre *Eucera* sont les plus fréquentes avec, parmi elles, l'espèce appartenant au sous-genre *Synhalonia* qui représente plus de 40 % des visites. Lors des observations, pourtant, les Xylocopes semblent être les visiteurs les plus actifs et les plus évidents. Ils n'ont en effet pas le même comportement de visite. Comme le montre la figure 9, les *Xylocopa* sont presque les seuls insectes ayant un comportement de type « pollinisateur », entrant et sortant du tube pollinique, de fleur en fleur. Ils ont aussi un comportement de « simples visiteurs », car ils ne pénètrent pas dans toutes les fleurs sur lesquelles ils se posent. Enfin, il est à noter qu'ils peuvent, accessoirement, comme les autres groupes, se trouver réfugiés dans les *Iris*.

Le refuge est le comportement de visite de la majorité des *Eucera* (93,3 %), et de la totalité des *Andrena* (*Nobandrena*). Il concerne aussi les groupes moins abondants, notamment parmi les autres Hyménoptères, comme les Osmies, les Halictes et les Anthophores. L'étude de ce phénomène, qui correspond à 82,5 % de l'ensemble des visites, est fondamentale pour la compréhension du mode de pollinisation de la plante, et sera développé dans la suite de ce travail. Les visites correspondants à un comportement de type « pollinisateur » ne représentent en effet que 7,8 % du total des visites.

Les Coléoptères, les Homoptères et les Hétéroptères ont un comportement de type « floriphage ». Ils ont tous été observés en train de se nourrir à partir des tissus floraux d'*I. cedretii*. Les cétoines du genre *Oxythyrea*, notamment, se nourrissent en groupes sur les fleurs jusqu'à disparition presque complète du périanthe (figure 8).



Figure 8: Cétoines (*Oxythyrea* sp.) se nourrissant d'une fleur d'*I. cedretii*

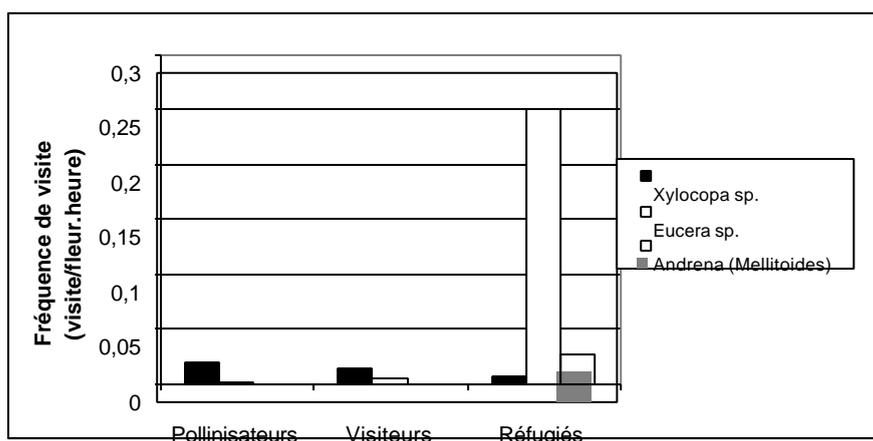


Figure 9: Fréquences de visites des principaux groupes de visiteurs, ventilées selon le comportement de visite

Les résultats qui suivent sont présentés, successivement, pour les différents groupes de visiteurs floraux. Ils concernent la répartition des visites pendant la journée, pour différentes conditions climatiques, ainsi que l'influence de la taille des touffes florales sur la fréquence des visites. Ces éléments, synthétisés sous formes graphiques, permettent de mieux cerner le comportement des pollinisateurs éventuels d'*I. cedretii*.

5.2. *Xylocopa* spp.

Les deux espèces de *Xylocopa* rencontrées pendant les observations de jour, *X. violacea* et *X. valga*, sont représentées à la figure 10. Pendant la journée, il est fréquent d'observer des individus voler de fleur d'*Iris* en fleur d'*Iris*, en ralentissant devant l'entrée des tubes, à hauteur du labelle, sans pour autant y pénétrer. Ces individus, qui sont pour la grande majorité des mâles, n'entrent en fait qu'assez rarement dans les fleurs d'*Iris*, et en ressortent très rapidement. Autrement dit, comparativement à leur présence sur le site, ces insectes ont une faible fréquence de visite florale.



Figure 10 : Mâles de *Xylocopa valga* (gauche) et *X. violacea* (droite). Les graduations sont des cm

Le comportement «butineur» des mâles de *Xylocopes* est surtout visible par temps ensoleillé, mais il continue d'exister par temps couvert ou venteux, comme le montrent les graphes des figures 11 et 12. Ce comportement n'est cependant pas constant : les *Xylocopes*, très présents à un moment, peuvent avoir déserté la population d'*Iris* l'heure suivante, et revenir plus tard dans la journée, sans changement perceptible des conditions climatiques. D'autre part, si le «butinage» se fait surtout pendant les heures les plus chaudes et les plus ensoleillées du jour, il arrive qu'en début ou en fin de journée, des *Xylocopes* se réfugient dans les *Iris*.

Des visites de *Xylocopes* peuvent donc avoir lieu tout au long de la journée, y compris par mauvais temps, même si l'activité est plus intense pendant les passages chauds et ensoleillés.

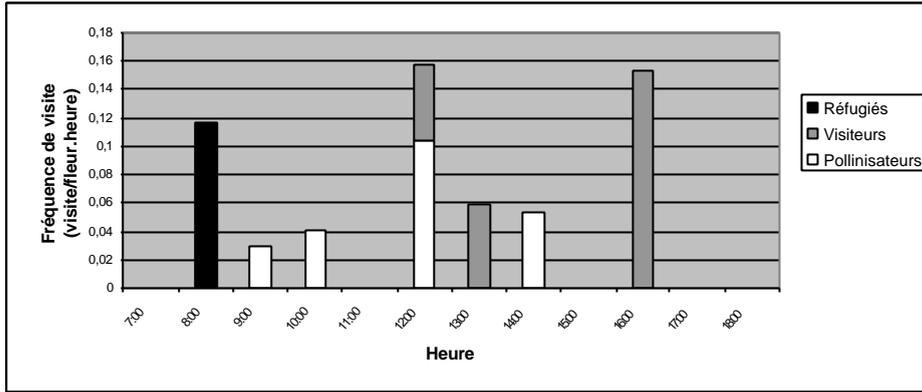


Figure 11 : Evolution de la fréquence des visites des Xylocopa pendant la journée, par temps ensoleillé et chaud

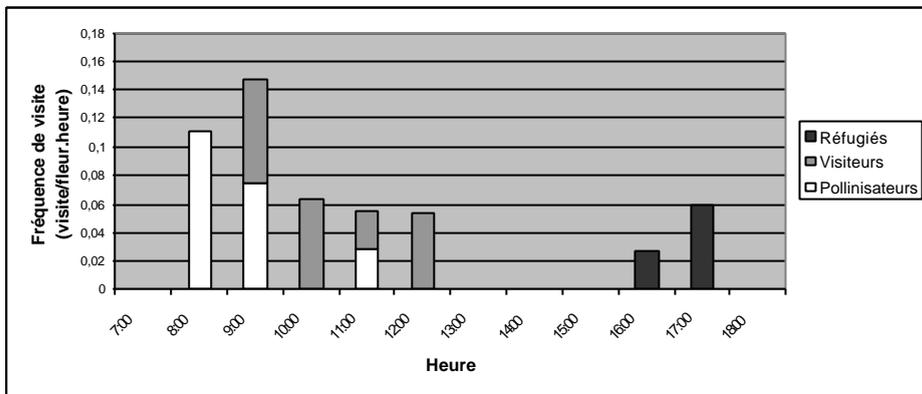


Figure 12 : Evolution de la fréquence des visites des Xylocopa pendant la journée, par temps couvert ou venteux

La visite des *Iris* par les Xylocopes est un phénomène dépendant de la taille des touffes en fleurs. Pour mettre ce lien en évidence, les fréquences de visites correspondant à différentes classes de tailles de touffes florales ont été comparées graphiquement à la figure 13. Les classes ont été choisies pour que l'effectif de chacune soit comparable aux autres. Comme le montre l'histogramme, la fréquence de visite est la plus grande pour les fleurs isolées, et diminue quand le nombre de fleurs dans la touffe augmente.

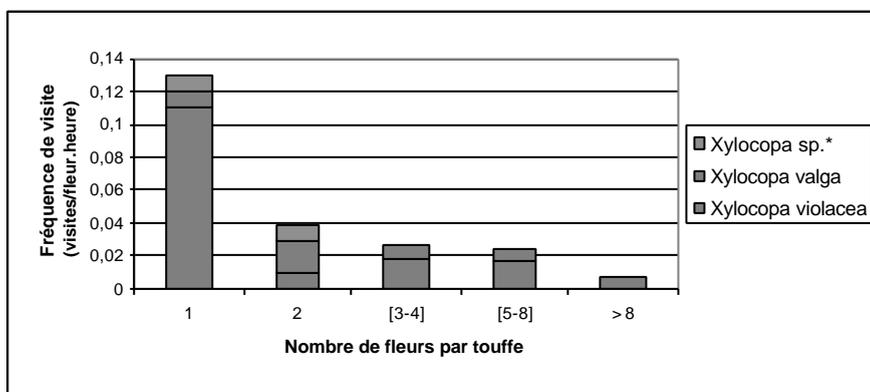


Figure 13 : Fréquence de visites des Xylocopa pour différentes tailles de touffes florales

5.3. *Eucera* spp.

Sur l'ensemble des individus d'*Eucera* recensés pendant les observations diurnes, soit 149 insectes, un seul est un individu femelle. Le sous-genre de celui-ci n'ayant pas pu être déterminé, cet individu n'a pas été pris en compte dans les calculs.



Figure 14 : Mâles d'*Eucera* appartenant, de gauche à droite, aux sous-genres *Synhalonia*, *Eucera*, *Heterucera* et *Pteneucera*. Les graduations sont des cm

Les figures 15 et 16 montrent l'évolution de la fréquence des visites pendant la journée, pour les deux grands types de conditions climatiques. Ces graphes ne sont plus ventilés par type de comportement, puisque la quasi-totalité des Eucères sont des réfugiés, mais par sous-genre. Nous verrons par la suite que ces groupes, utilisés pendant le reste du travail, n'ont en effet pas la même importance en terme de pollinisation.

Par temps ensoleillé et chaud, les insectes se trouvent réfugiés principalement en fin de journée, après 16:00. Le matin, ils quittent leurs refuges peu de temps après le lever du soleil, soit avant le début des observations. Par temps couvert ou venteux, par contre, les réfugiés restent plus longtemps dans les fleurs, ce qui explique la forte fréquence de visite entre 7:00 et 8:00. En milieu de journée, quelque soient les conditions climatiques, les Eucères ont un faible taux de visite. Cependant, certaines plages horaires présentent des fréquences de visites inattendues, comme la plage 14:00–15:00 de la figure 16. Ceci s'explique par le comportement agrégatif de certaines espèces : comme il peut arriver de trouver plus de dix individus agrégés dans une fleur, la fréquence de visite peut augmenter de manière considérable si un tel agrégat, ou plusieurs, sont observés pour une plage horaire particulière. A l'opposé, il arrive qu'un nombre plus important de fleurs abritent des insectes, mais en nombre nettement moins important, comme c'est le cas pour la plage 18:00-19:00 de la figure 16. Face à une telle variabilité dans le nombre des visites, seul un nombre encore plus élevé d'observations aurait permis d'obtenir un graphe plus équilibré. Quoiqu'il en soit, le phénomène de refuge de jour pourra être mieux cerné grâce aux résultats du paragraphe 7.

Les différences d'abondance des espèces entre les deux graphes s'expliquent notamment par les décalages phénologiques entre les groupes, sur lesquels nous reviendrons. En effet, globalement, les périodes ensoleillées ont été plus fréquentes en fin de floraison.

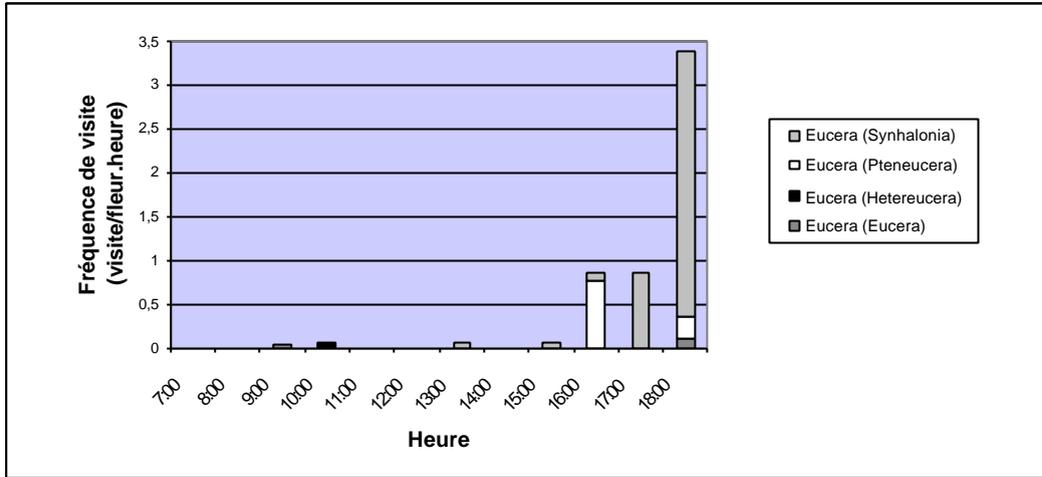


Figure 15: Evolution de la fréquence de visites des Eucera pendant la journée, par temps ensoleillé et chaud

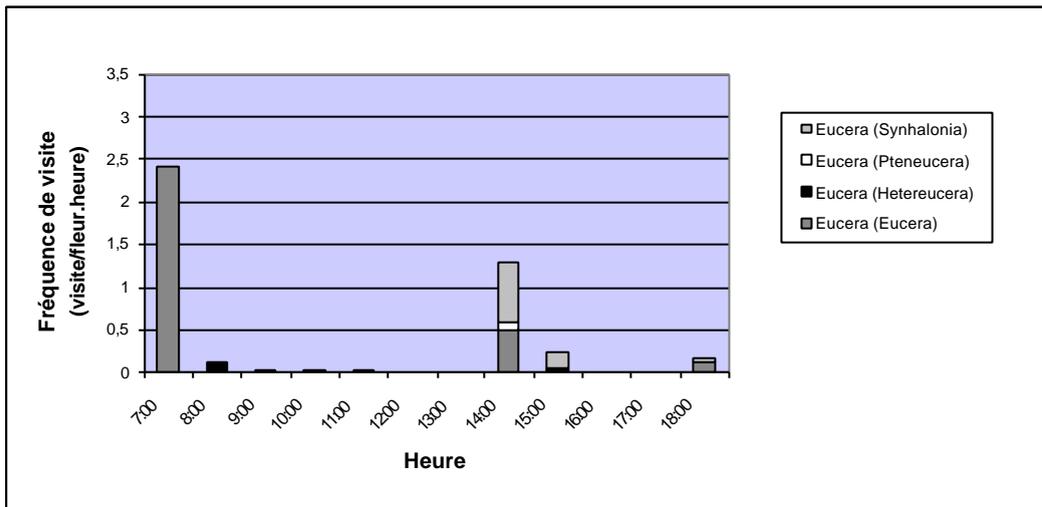


Figure 16 : Evolution de la fréquence de visites des Eucera pendant la journée, par temps couvert ou venteux

Les espèces du sous-genre *Eucera* ont, comme les *Xylocopa*, tendance à préférer les fleurs isolées, et à visiter moins fréquemment les touffes plus importantes. De même, l'espèce d'*Heterocera* semble se réfugier prioritairement dans les fleurs isolées, malgré un faible taux de visite. Par contre, pour les espèces des sous-genres *Synhalonia* et *Pteneucera*, la tendance n'est pas si nette. Elles ne semblent pas particulièrement préférer visiter les fleurs isolées, mais plutôt éviter les touffes trop importantes. Cette influence de la taille des touffes sur la fréquence de visites des Eucères peut être visualisée grâce à la figure 17.

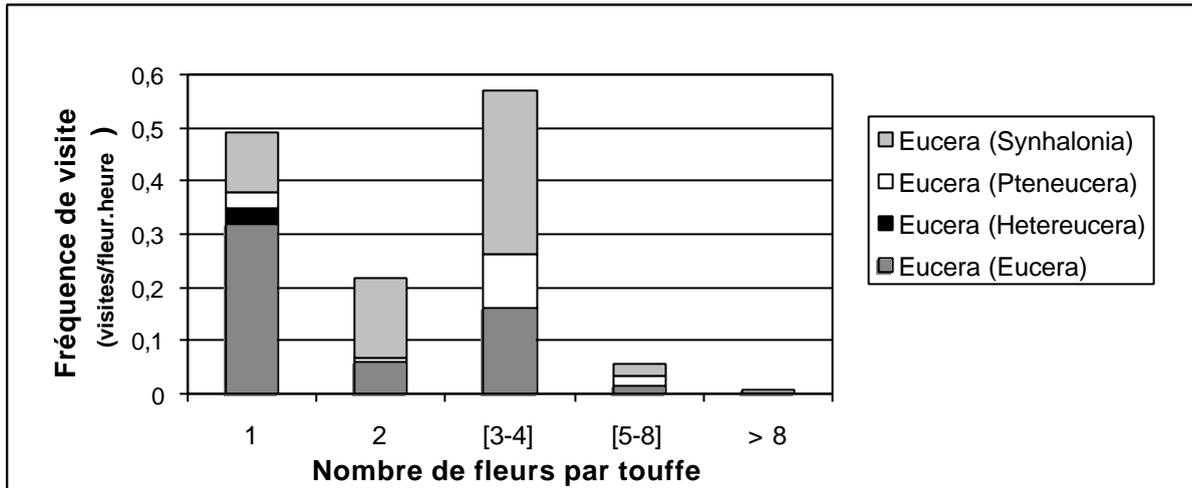


Figure 17: Fréquence de visites des Eucera pour différentes tailles de touffes florales

5.4. *Andrena (Nobandrena) sp.*

Cette espèce n'est observée que réfugiée dans les *Iris*, et ce principalement par mauvais temps, lorsque peu d'activité est visible sur le site. Les répartitions horaires de la fréquence de visites, par temps ensoleillé et par temps couvert ou venteux, sont présentées aux figures 18 et 19, respectivement. On y voit que l'essentiel des visites ont lieu l'après-midi et le soir, et que plus d'individus sont réfugiés par mauvais temps.

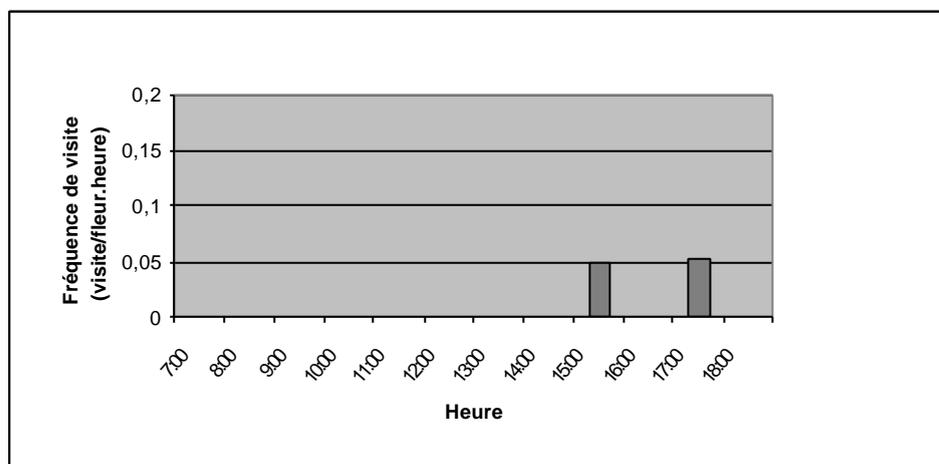


Figure 18 : Evolution de la fréquence de visites d'Andrena (Nobandrena) pendant la journée, par temps ensoleillé et chaud

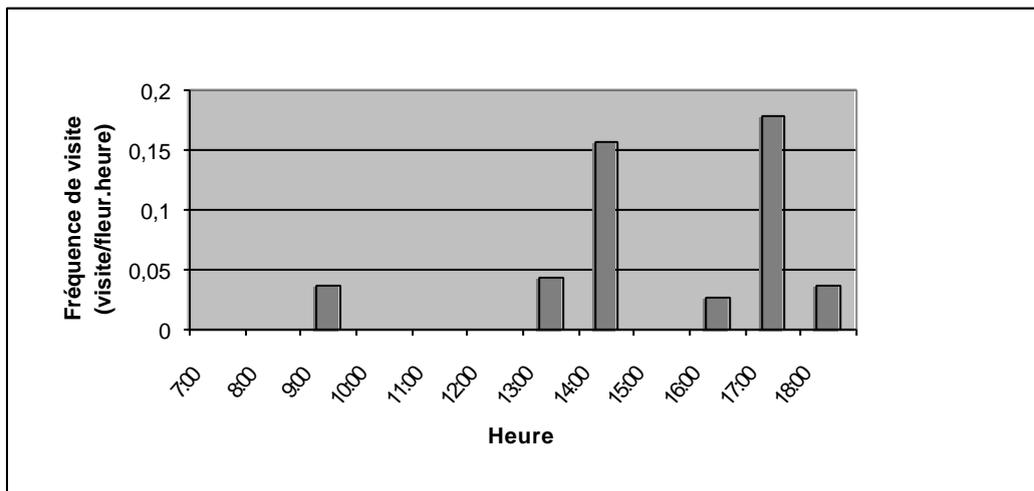


Figure 19: Evolution de la fréquence de visites d'Andrena (Nobandrena) pendant la journée, par temps couvert ou venteux

L'influence de la taille des touffes sur la fréquence de visite d'Andrena (Nobandrena) est présentée à la figure 20. Le graphique, en cloche, montre une plus grande fréquentation des petites touffes, comptant deux à quatre individus fleuris. Aucun insecte n'a été observé dans les fleurs de touffes comptant plus de huit fleurs.

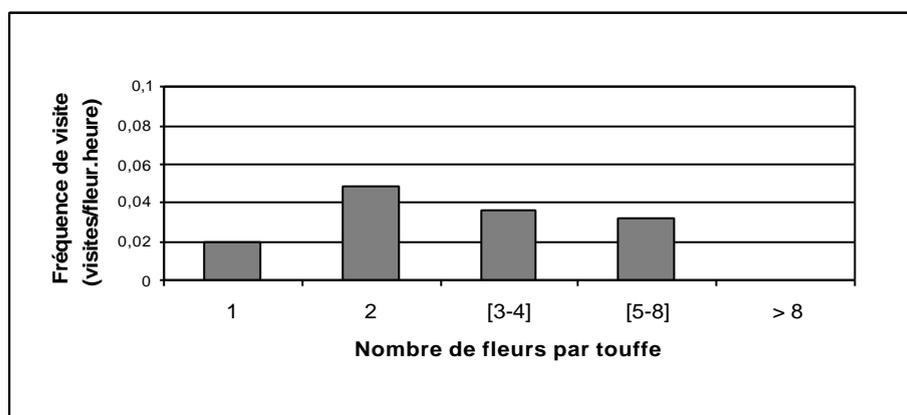


Figure 20 : Fréquence de visites d'Andrena (Nobandrena) pour différentes tailles de touffes florales

5.5. Autres Hyménoptères

En dehors des taxons dont nous venons de parler, on trouve, réfugiées dans les *Iris*, des abeilles des genres *Osmia*, *Anthophora* et *Andrena*. A côté de cela, il arrive d'observer des butineurs « traditionnels », récoltant du pollen dans les fleurs d'*I.cedretii*. Ainsi, sur l'ensemble des observations de jour, un individu de *Bombus melanurus* et trois individus d'*Anthophora* sp. de grande taille ont été capturés.

5.6. Autres insectes

Enfin, les fleurs d'*I. cedretii* peuvent être visitées par différents phytophages. Les Hétéroptères observés sont des Lygaeidae, les Homoptères des Cercopidae, et les Coléoptères des Rutelidae et des Cétoniidae. Ces derniers, du genre *Oxythyrea*, peuvent être nombreux par moment, quand peu d'autres fleurs sont disponibles au gré des décalages phénologiques. Ces floriphages stricts peuvent alors décimer de nombreuses fleurs mais, dans des conditions normales, ne représentent pas une menace pour la reproduction de l'espèce.

6. Refuge de nuit

6.1. Ampleur du phénomène

Sur 700 fleurs échantillonnées pendant 14 nuits, 188 contenaient au moins un insecte réfugié. Autrement dit, à un moment donné pendant la nuit, 26,9 % des fleurs d'*I.cedretii* abritent au moins un insecte. Le graphe de la figure 21 donne les proportions, sur l'ensemble des fleurs échantillonnées, de fleurs dont un, deux, trois ou aucun des tubes abritaient des insectes.

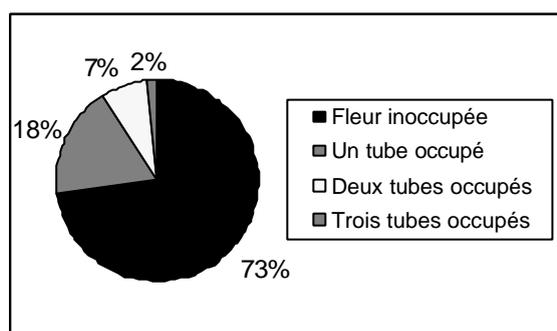


Figure 21 : Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, trois ou aucun des tubes

6.2. Entomofaune concernée

Les taxons concernés par le refuge de nuit représentent la plupart des taxons du tableau 6, sauf les rares butineurs comme *Bombus melanurus* ou une espèce d'*Anthophora* de grande taille. Cependant, beaucoup de groupes ne représentent que quelques observations alors que d'autres sont rencontrés très fréquemment.

Le tableau 8 montre, parmi les fleurs abritant au moins un insecte, le pourcentage de fleurs contenant chacun des groupes. Il est à noter qu'il arrive qu'une fleur abrite en même temps des individus de groupes différents, ce qui explique que le total soit supérieur à cent. En effet, il a été pris comme hypothèse, dans les calculs, que les différents groupes étaient indépendants les uns des autres et pouvaient être traités séparément.

Tableau 8 : Pourcentage de fleurs contenant au moins un individu des différents groupes de réfugiés, parmi les fleurs occupées

<i>Eucera (Eucera)</i>	6,9 %
<i>Eucera (Hetereucera)</i>	4,3 %
<i>Eucera (Pteneucera)</i>	17,0 %
<i>Eucera (Synhalonia)</i>	61,2 %
<i>Andrena (Nobandrena)</i>	11,2 %
Autres	14,9 %

6.3. Comportement agrégatif des insectes réfugiés

Il arrive fréquemment, en visitant les tubes floraux d'*I. cedretii*, d'observer des agrégats d'abeilles solitaires de la même espèce (voire de deux espèces, rarement). Celles-ci sont blotties les unes contre les autres, de manière plus ou moins ordonnée. Ces amas d'insectes, pouvant remplir toute la fleur (les trois tubes et le centre de la fleur), sont faciles à observer car les abeilles sont très peu actives et souvent dans l'incapacité de s'envoler, vu la température extérieure. Il arrive aussi, bien sûr, d'observer ces mêmes abeilles seules ou par deux.

Les indices de dispersion des principaux groupes d'*Apoidea* passant la nuit dans les *Iris* sont présentés au tableau 9. Rappelons qu'une valeur supérieure à l'unité rend compte d'une répartition agglomérée des individus au sein des fleurs. Il apparaît donc clairement que les abeilles des genres *Eucera* et *Nobandrena*, les réfugiés les plus fréquents, n'ont pas tendance à se répartir dans les fleurs de manière aléatoire, mais à se grouper. La tendance est la plus forte pour les Eucères de grande taille, appartenant aux sous-genres *Eucera* et *Synhalonia*.

Il est à noter que les individus des sous-genres *Pteneucera* et *Hetereucera* sont fréquemment observés au sein d'agrégats d'un autre groupe, ce qui n'apparaît pas dans les calculs vu l'hypothèse d'indépendance entre les groupes. La tendance agrégative de ces deux sous-genres est donc légèrement sous-estimée par l'indice.

Tableau 9: Indice de dispersion calculé pour les principaux groupes de réfugiés

<i>Eucera (Eucera)</i>	6,529
<i>Eucera (Hetereucera)</i>	1,530
<i>Eucera (Pteneucera)</i>	2,954
<i>Eucera (Synhalonia)</i>	7,062
<i>Andrena (Nobandrena)</i>	1,757

Le nombre d'individus par agrégat est plus ou moins variable selon les espèces. Notons qu'il a été choisi de travailler par fleur, et non par tube, pour diverses raisons. Tout d'abord les abeilles peuvent changer de tube pendant leur refuge, en passant sous le style, et les différents tubes d'une fleur ne sont pas indépendants quand une abeille choisit un refuge. En plus, il peut arriver que dans des fleurs abritant de gros agrégats, les abeilles «débordent» en

dehors des tubes et se retrouvent entre ceux-ci. Enfin, une valeur par fleur est plus directement interprétable.

Afin de cerner la variabilité du nombre d'abeilles par fleur de manière synthétique, les données ont été représentées par des box plots, à la figure 22. Ne sont prises en compte que les fleurs contenant des insectes. Dans ce type de graphe, la partie centrale de la distribution est représentée par une boîte de longueur correspondant à l'écart interquartile (écart entre le troisième et le premier quartile). Un trait noir au sein de la boîte représente la médiane, et un trait rouge la moyenne. La boîte est complétée par deux segments qui la relient aux valeurs minimum et maximum. Toutefois, les segments ne peuvent dépasser 1,5 fois l'écart interquartile, et les données en dehors des segments sont considérées comme exceptionnelles.

Les box plots présentent donc des informations sur l'ordre de grandeur des données, leur dispersion, la symétrie de la distribution et la présence de données inhabituelles.

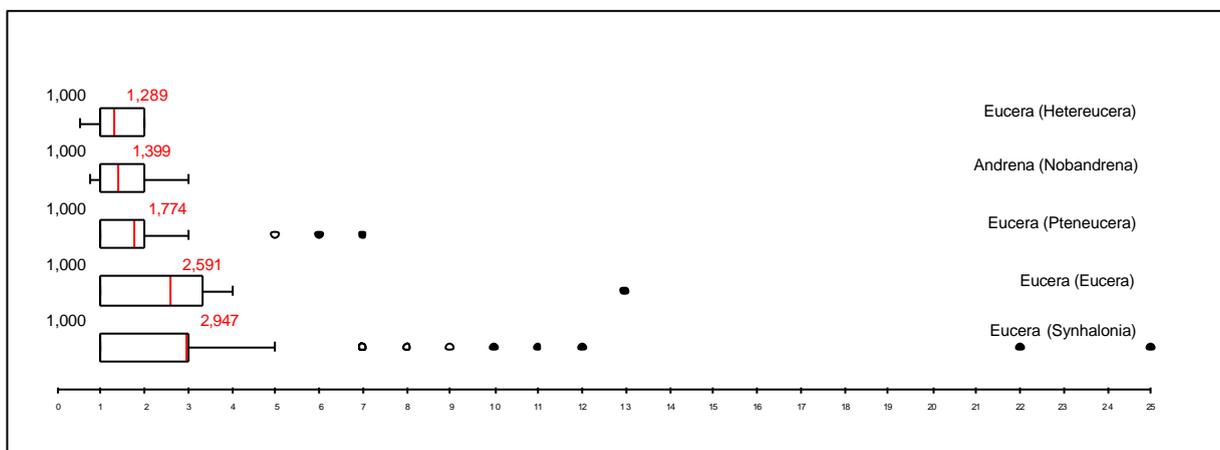


Figure 22: Nombre d'individus par fleur pour les principaux groupes de refuges de nuit (box plots). Seules les fleurs contenant au moins un insecte sont prises en compte

Les graphiques de la figure 22 appellent plusieurs commentaires. Premièrement, on voit que pour tous les groupes, la médiane est égale à l'unité, comme le premier quartile. Autrement dit, même si les individus s'agrègent, au moins la moitié des fleurs qui en abritent n'en abritent qu'un seul à la fois.

Deuxièmement, ce graphe est en accord avec les indices de dispersion des différents groupes : les espèces des sous-genres *Eucera* et *Synhalonia*, pour qui l'indice est très élevé, forment des agrégats de grande taille, pouvant atteindre 13 et 25 individus, respectivement. Les *Andrena (Nobandrena)* et les *Eucera (Heterucera)*, forment plus rarement des agrégats, et ceux-ci sont de plus petite taille (respectivement 3 et 2 individus). Leur indice de dispersion au sein des fleurs est moins élevé. Le cas des *Pteneucera* est intermédiaire.

6.4. Influence de la taille des touffes et de la densité florale

Le graphique de la figure 23 représente les pourcentages de fleurs occupées, parmi les différentes classes de taille de touffes florales. Ce graphe fait ressortir deux tendances nettes : avec l'augmentation de la taille des touffes, on observe, d'une part, une diminution de la proportion de fleurs occupées et, d'autre part, une diminution du nombre de tubes abritant simultanément des insectes.

Les touffes de plus de huit fleurs, notamment, abritent vraiment peu d'insectes (3,3 % des fleurs en contiennent). Par ailleurs, les fleurs de ces touffes n'ont jamais plus d'un tube occupé. Les fleurs dont les trois tubes sont occupés simultanément, abritant donc généralement de gros agrégats, ne se trouvent que dans des touffes de quatre fleurs au maximum. Dans les plus gros amas floraux, en effet, la proximité de nombreux refuges n'incite pas les insectes à se concentrer dans une seule fleur. La classe de cinq à huit fleurs par touffe est intermédiaire, avec deux fleurs sur cent contenant quand même des insectes dans deux tubes en même temps.

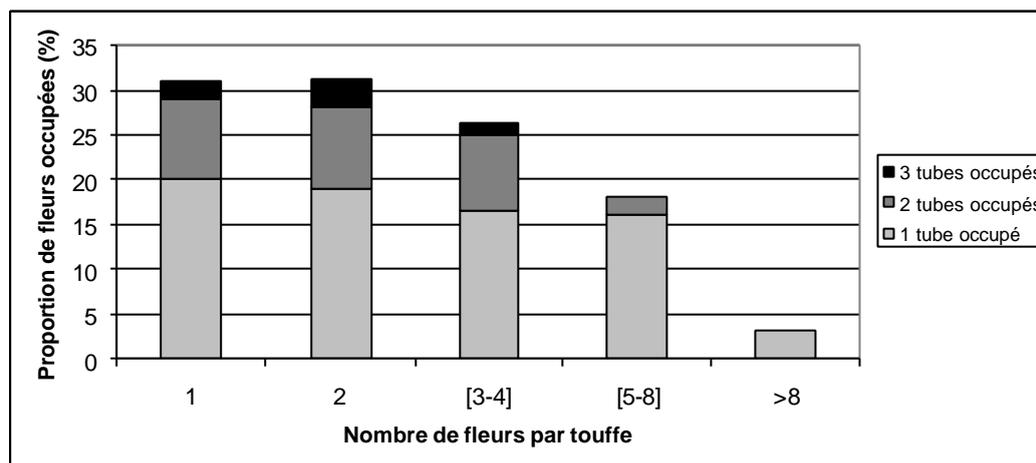


Figure 23 : Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, ou trois tubes, selon le nombre de fleurs par touffe, de nuit

Si la taille des touffes influence le choix d'un refuge par les abeilles solitaires, la densité en fleurs par mètre carré a aussi une influence, même si la tendance est moins nette. Comme on peut le voir sur l'histogramme de la figure 24, les réfugiés choisissent plutôt des fleurs se trouvant dans des zones de faible à moyenne densité, allant de 1 à 5 fleurs/m², et sont moins fréquents au-delà. A partir de cinq fleurs/m², on n'observe plus non plus de fleur dont tous les tubes sont occupés. Et au-delà de huit fleurs/m², soit dans les zones de très forte densité en individus fleuris, les 10,7 % de fleurs occupées ne le sont que dans un seul tube.

Ces deux graphiques, d'allures comparables, montrent donc que l'influence de la taille des touffes et de la densité se complètent de manière cohérente. Les abeilles solitaires, lorsqu'elles choisissent un refuge floral, optent plus souvent pour des fleurs isolées et peu nombreuses, dans des zones peu denses. Les gros agrégats, occupant toute la fleur, ne se constituent que dans des zones plus ou moins éparpillées, ne contenant pas de grosses touffes.

Ceci peut se concevoir en considérant que les fleurs isolées sont les plus reconnaissables en tant que refuge, alors que les fleurs de grosses touffes se cachent l'une l'autre et forment une sorte d'amas de même couleur, sans doute moins attractif. D'autre part, quand des individus choisissent de se réfugier au sein d'une zone dense ou d'une touffe de grande taille, la « dilution » de ceux-ci est plus importante que dans les zones éparées ne contenant que des petites touffes.

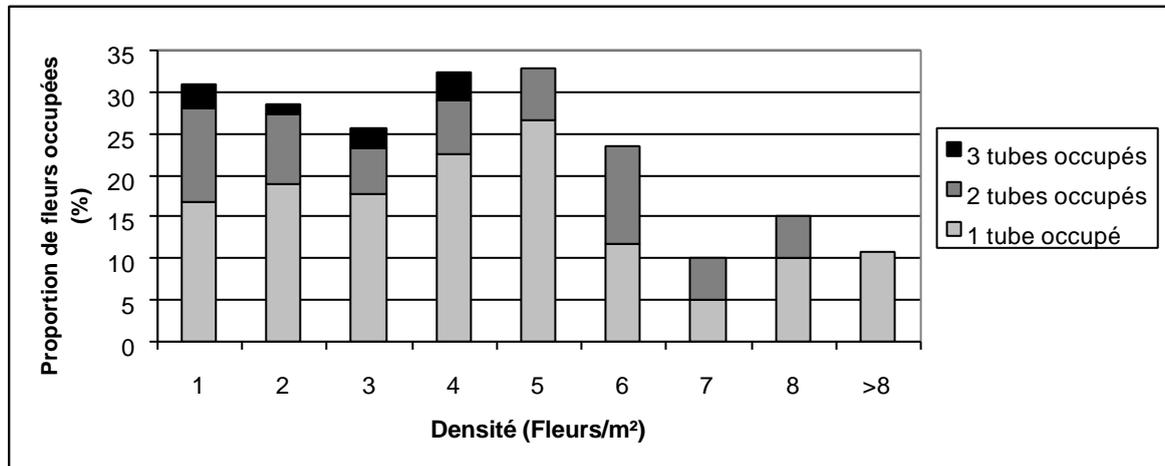


Figure 24: Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, ou trois tubes, selon la densité en fleurs/m², de nuit

6.5. Influence de l'orientation des tubes floraux

L'influence de l'orientation dans le choix d'un tube floral, par les principales abeilles solitaires se réfugiant la nuit dans les fleurs d'*I. cedretii*, est décrite par les graphes de la figure 25. Ceux-ci montrent que pour chaque groupe, les individus ont tendance à choisir les tubes s'ouvrant vers l'Est ou le Nord-Est, voire le Sud-Est. Ils délaissent en tous cas les tubes orientés entre le Sud et le Nord-Ouest de façon évidente, sauf bien sûr quand les trois tubes sont occupés pour des raisons d'espace disponible.

Les abeilles des différents groupes semblent donc préférer passer la nuit dans le tube se réchauffant le plus rapidement au lever du soleil. Il faut cependant souligner que le vent dominant sur le site vient de l'Ouest ou du Sud-Ouest, et que les insectes intègrent certainement ce paramètre dans leur choix, afin d'éviter d'être constamment refroidis par le vent pénétrant dans le tube. Quoiqu'il en soit, ces deux phénomènes comportementaux impliquent un apprentissage de la part des insectes, qui ont un double intérêt à préférer un côté plutôt que l'autre.

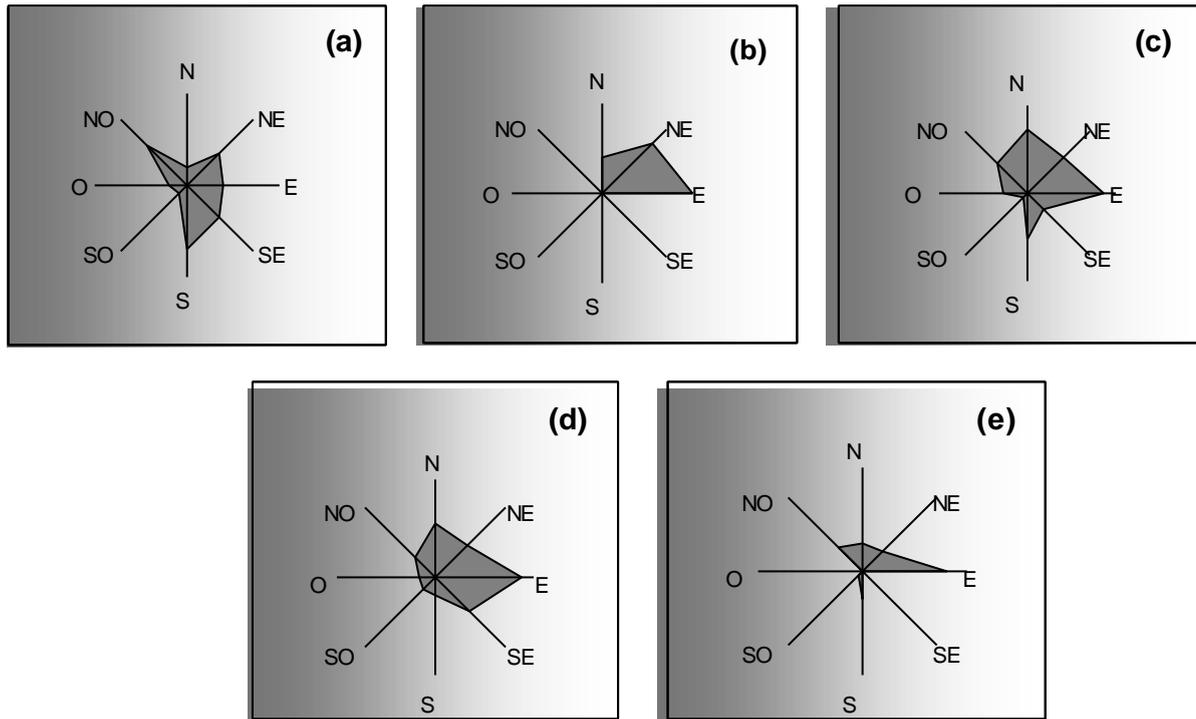


Figure 25: Proportion d'individus d' Eucera (Eucera) (a), d'Eucera (Heterucera) (b), d'Eucera (Pteneucera)(c), d'Eucera (Synhalonia) (d) et d'Andrena (Nobandrena) (e), selon l'orientation du tube, la nuit

6.6. Influence de la taille et de la hauteur des fleurs

Les fleurs abritant des abeilles réfugiées ont été caractérisées par leur diamètre, entendu comme la distance entre deux stigmates, et la hauteur de leur tige florale. Des moyennes pour chaque groupe de réfugiés ont donc pu être calculées, afin de les comparer à une moyenne correspondant à l'ensemble de la population végétale. Le diamètre moyen et la hauteur moyenne de la tige florale ont été établis en 2003 et valent respectivement 6,7 cm (écart type : 0,7 cm) et 16,8 cm (écart type : 3,9 cm) [Saad, non-publié]. Il est supposé que ces caractéristiques de la population ne changent pas entre deux années consécutives.

Le tableau 10 rassemble les valeurs moyennes, en cm, pour les principaux groupes de réfugiés, de diamètre et de hauteur de tige florale. Ces valeurs sont presque toutes supérieures aux moyennes correspondant à l'ensemble de la population d'*I. cedretii*. Chaque hauteur moyenne des fleurs contenant un groupe d'abeilles a été comparée, individuellement, à la moyenne de la population. Il en est de même pour les diamètres moyens des fleurs contenant chacun des groupes.

Les diamètres moyens des fleurs contenant les Eucères des sous-genres *Pteneucera* (*t-test* ; $T = -2,46$; $dl = 55$; $P = 0,017$) et *Synhalonia* (*t-test* ; $T = -2,55$; $dl = 136$; $P = 0,012$) sont significativement supérieurs au diamètre moyen de la population. Pour *Andrena* (*Nobandrena*), la différence est hautement significative (*t-test* ; $T = -2,75$; $dl = 43$; $P = 0,009$).

Les hauteurs moyennes des fleurs abritant les sous-genres *Pteneucera* (*t-test* ; $T= -3,56$; $dl= 55$; $P= 0,001$) et *Synhalonia* (*t-test* ; $T= -3,89$; $dl= 48$; $P= 0,000$) sont supérieures à la hauteur moyenne de l'ensemble des fleurs, de façon très hautement significative. Pour *Andrena* (*Nobandrena*), la différence est hautement significative (*t-test* ; $T= -3,14$; $dl= 43$; $P= 0,003$).

Les dimensions des fleurs abritant les *Eucera* des sous-genres *Eucera* (diamètre : *t-test* ; $T= -0,71$; $dl= 34$; $P= 0,481$; hauteur : *t-test* ; $T= 0,11$; $dl= 34$; $P= 0,913$) et *Hetereucera* (diamètre : *t-test* ; $T= -1,03$; $dl= 31$; $P= 0,312$; hauteur : *t-test* ; $T= -1,68$; $dl= 31$; $P= 0,102$) ne sont pas significativement différentes de celles correspondant à l'ensemble de la population.

Tableau 10 : Valeurs moyennes et écarts types, en cm, pour les principaux groupes d'abeilles réfugiées, de diamètre et de hauteur de la tige des fleurs servant de refuge de nuit (* ; ** ; *** : valeurs significativement ; hautement significativement ; et très hautement significativement différentes, respectivement, de la valeur observée pour l'ensemble de la population)

Groupe	Hauteur moyenne des fleurs (cm)	Diamètre moyen des fleurs (cm)
<i>Eucera</i> (<i>Eucera</i>)	16,6 +/- 4,1	6,9 +/- 0,9
<i>Eucera</i> (<i>Hetereucera</i>)	19,5 +/- 3,5	7,0 +/- 0,7
<i>Eucera</i> (<i>Pteneucera</i>)	20,8 +/- 4,3 ***	7,2 +/- 0,9 *
<i>Eucera</i> (<i>Synhalonia</i>)	20,6 +/- 5,7 ***	7,2 +/- 1,0 *
<i>Andrena</i> (<i>Nobandrena</i>)	21,0 +/- 4,7 **	7,4 +/- 1,0 **

7. Refuge de jour

7.1. Ampleur du phénomène selon les conditions climatiques

Sur 1350 fleurs échantillonnées pendant la journée, 167 abritaient au moins un insecte réfugié : 22 sur les 450 échantillonnées par temps ensoleillé ; 84 sur les 450 échantillonnées par temps couvert et 61 sur les 450 échantillonnées par grand vent. Les graphes de la figure 26 donnent les proportions, pour chaque type de conditions climatiques, de fleurs dont un, deux, trois ou aucun des tubes contenaient des insectes.

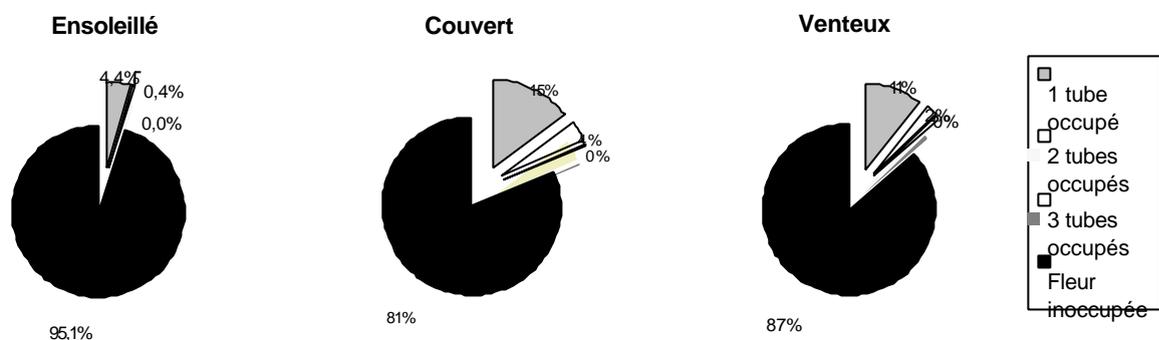


Figure 26 : Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, trois ou aucun des tubes, de jour, pour les trois types de conditions climatiques

Il est important de souligner, dès à présent, que les conditions climatiques sur le site sont relativement changeantes, et que les passages nuageux peuvent alterner avec des passages ensoleillés et chauds pendant la même journée. Il est d'ailleurs fréquent d'observer les abeilles solitaires se réfugier en masse dès que le ciel commence à se couvrir, lors d'une journée globalement ensoleillée. La durée du refuge de jour est fortement influencée par l'alternance des conditions météorologiques.

7.2. Entomofaune concernée et répartition horaire

Les taxons identifiés comme réfugiés de jour sont globalement les mêmes que ceux trouvés pendant la nuit dans les *Iris*. Les différences d'espèces ne concernent que des groupes très peu abondants et jouant un rôle tout à fait négligeable dans les transports de pollen.

Le tableau 11 montre, parmi les fleurs abritant au moins un insecte, le pourcentage de fleurs contenant chacun des principaux groupes de réfugiés. Soulignons qu'ici aussi, il arrive qu'une fleur abrite en même temps des individus de groupes différents, ce qui donne lieu à un total supérieur à cent. La figure 27 montre, quant à elle, les heures de la journée pour lesquelles chaque groupe a été observé, au moins une fois, en tant que réfugié. Les plages horaires pour lesquelles le groupe a été noté sont grisées.

Tableau 11 : Pourcentages de fleurs contenant au moins un individu des différents groupes de réfugiés, parmi les fleurs occupées

<i>Eucera (Eucera)</i>	24,4 %
<i>Eucera (Heteucera)</i>	1,8 %
<i>Eucera (Pteneucera)</i>	14,0 %
<i>Eucera (Synhalonia)</i>	23,8 %
<i>Andrena (Nobandrena)</i>	22,0 %
Autres	22,6 %

<i>Lygaeus</i> sp.													
<i>Oxythya</i> sp.													
<i>Xylocopa</i> sp.													
<i>Andrena (Nobandrena)</i>													
<i>Eucera (Heteucera)</i>													
<i>Eucera (Eucera)</i>													
<i>Eucera (Synhalonia)</i>													
<i>Eucera (Pteneucera)</i>													
	8:00	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00	18:00	19:00	

Figure 27 : Répartition horaire de la présence des différents groupes de réfugiés au sein des fleurs

7.3. Comportement agrégatif des insectes réfugiés

Comme pendant la nuit, les abeilles réfugiées le jour dans les *Iris* se trouvent assez fréquemment agrégées les unes aux autres. Afin de voir si les tendances observées la nuit sont valables le jour, l'indice de dispersion des principaux groupes a été calculé. Les valeurs obtenues sont présentées dans le tableau 12. Ces résultats confirment, pour l'ensemble, les

résultats obtenus pour les refuges de nuit : les principaux groupes de réfugiés ont une distribution, au sein des fleurs, de type agrégative. Cependant, les indices sont globalement moins élevés que la nuit, sauf pour deux groupes (sous-genres *Hetereucera* et *Nobandrena*). Mais l'indice calculé pour *Hetereucera*, ici le plus grand, n'est basé que sur un trop petit nombre d'observations (3 individus) pour permettre une interprétation pertinente. Il apparaît donc que la tendance est moins nette pendant la journée, sauf pour les *Andrènes*.

Tableau 12 : Indice de dispersion calculé pour les principaux groupes de réfugiés

<i>Eucera (Eucera)</i>	3,751
<i>Eucera (Hetereucera)</i>	4,988
<i>Eucera (Pteneucera)</i>	1,393
<i>Eucera (Synhalonia)</i>	1,619
<i>Andrena (Nobandrena)</i>	2,198

Pour pousser la comparaison avec le refuge de nuit, les box plots du nombre d'abeilles par agrégat ont aussi été construits pour le refuge de jour. Ils sont présentés à la figure 28. La principale différence entre les figures 22 et 28 réside dans le fait que les agrégats sont globalement plus petits le jour que la nuit, avec un maximum de 10 insectes seulement durant la journée.

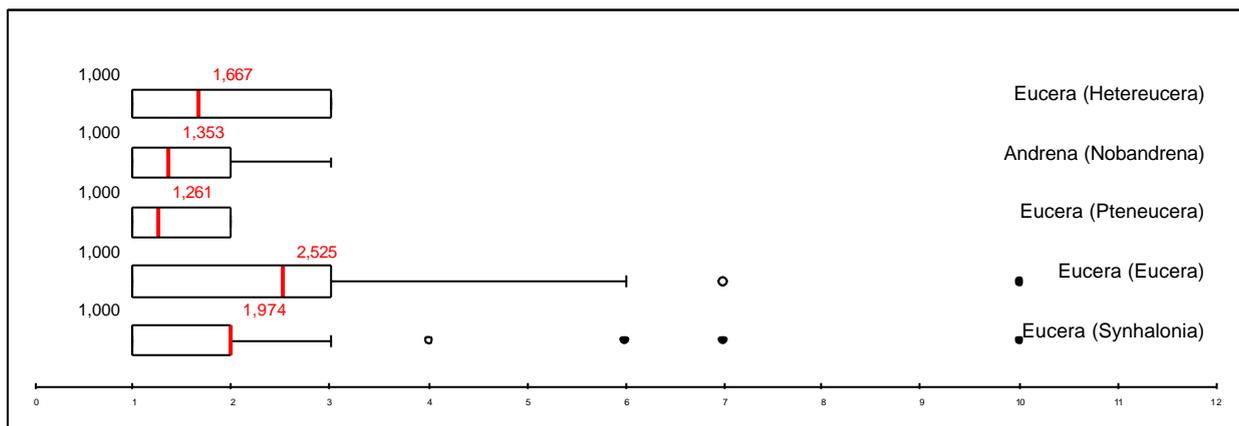


Figure 28 : Nombre d'individus par fleur pour les principaux groupes de réfugiés de jour (box plots). Seules les fleurs contenant au moins un insecte sont prises en compte

7.4. Influence de la taille des touffes et de la densité florale

La figure 29 montre l'influence du nombre de fleurs dans la touffe d'*Iris*, sur le choix d'un refuge par les abeilles solitaires, de jour. Cette influence est moins marquée que la nuit, mais les fleurs isolées sont ici aussi les plus fréquemment choisies. En fait, à part la différence d'ordre de grandeur entre les graphes 23 et 29, la principale différence réside dans la fréquentation des touffes de plus de huit fleurs, ici relativement importante.

En ce qui concerne le nombre de tubes occupés par fleur, il est logique d'avoir une moins grande proportion de fleurs totalement occupées, puisque nous venons de voir que les

agrégats d'abeilles sont en moyenne plus petits pendant la journée. Il n'empêche qu'encore une fois, les fleurs dont tous les tubes sont occupés appartiennent à des touffes de très petites tailles. Cette tendance est même encore plus marquée ici, puisque seuls les *Iris* n'ayant qu'une ou deux fleurs contiennent des insectes simultanément dans les trois tubes polliniques.

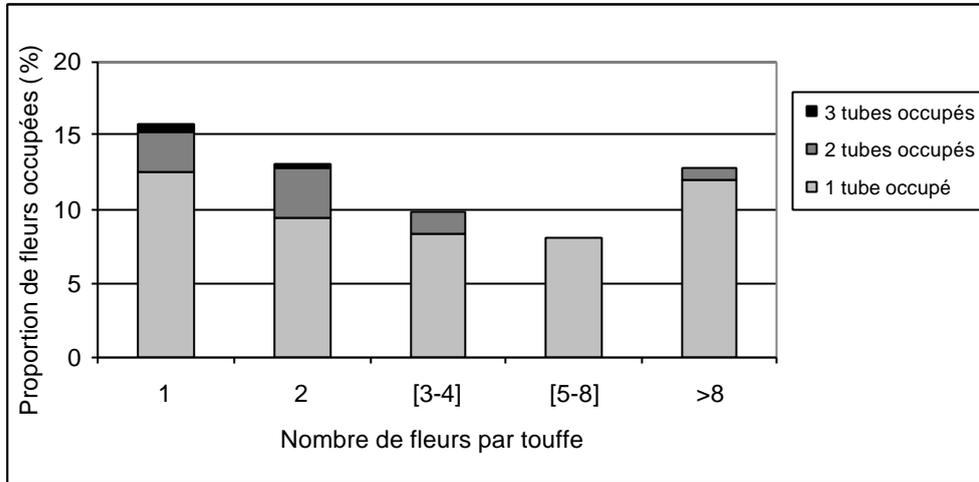


Figure 29: Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, ou trois tubes, selon le nombre de fleurs par touffe, de jour

En ce qui concerne l'influence de la densité, on retrouve ici encore une similitude avec celle du nombre de fleurs par touffe : les graphes des figures 24 et 30 ont des allures comparables, et les fleurs contenant de gros agrégats se trouvent dans des zones de faible densité. Autrement dit, le comportement de refuge diurne des abeilles solitaires, en terme d'influence de la densité et de la taille des touffes d'*Iris*, est semblable au comportement nocturne, quoique les influences soient moins nettes car la fréquentation des grosses touffes est relativement importante.

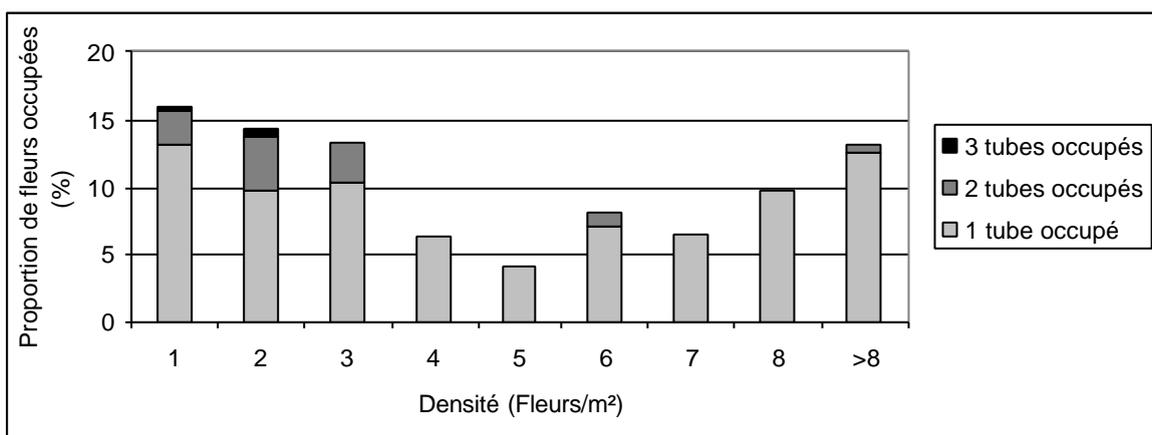


Figure 30 : Proportion de fleurs contenant des insectes dans un, deux, ou trois tubes, selon la densité en fleurs/m², de jour

7.5. Influence de l'orientation des tubes floraux

L'influence de l'orientation du tube, dans le choix d'un refuge de jour, est représentée à la figure 31. Les graphes montrent que même pendant la journée, alors que les rayons solaires chauffent de moins en moins les tubes orientés vers l'Est, la plupart des groupes semblent préférer les tubes orientés au Nord-Est et à l'Est. La tendance est cependant moins évidente que pour le refuge de nuit. Ceci peut s'expliquer par le fait que la journée, comme la température florale est plus élevée, le réchauffement matinal de la fleur est moins important pour les insectes. Par contre, ceux-ci ont toujours intérêt à choisir les tubes à l'abri du vent dominant, et donc à éviter les tubes s'ouvrant vers l'Ouest ou le Sud-Ouest.

Le graphe relatif au sous-genre *Hetreucera* n'a pas été construit, car les trois individus recensés ne permettent pas d'établir une tendance dans le choix de l'orientation des tubes.

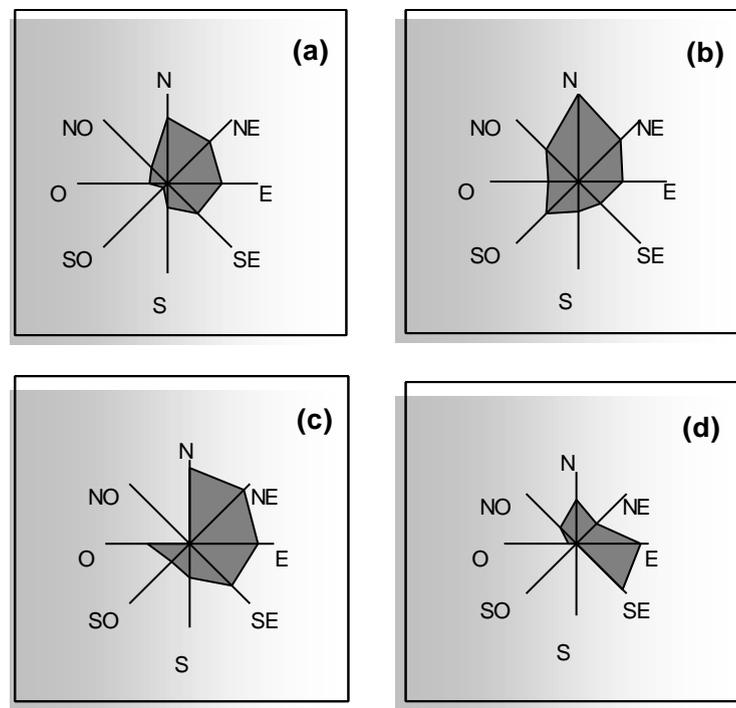


Figure 31: Proportion d'individus d' *Eucera* (*Eucera*) (a), d' *Eucera* (*Pteneucera*) (b), d' *Eucera* (*Synhalonia*) (c) et d' *Andrena* (*Nobandrena*) (d), selon l'orientation du tube, le jour

7.6. Influence de la taille et de la hauteur des fleurs

Le tableau 13 rassemble les valeurs moyennes (et les écarts types) de diamètre et de hauteur de la tige florale, en cm, pour les différents groupes de réfugiés de jour. Ces valeurs sont toutes supérieures aux moyennes correspondant à l'ensemble de la population d' *Iris*, qui pour rappel, valent 6,7 cm (écart type : 0,7 cm) et 16,8 cm (écart type : 3,9 cm), respectivement [Saad, non-publié].

Des différences très hautement significatives, par rapport à la population totale, sont observées pour les hauteurs moyennes des fleurs contenant des *Eucera* (*Pteneucera*) (*t-test* ; $T = -3,73$; $dl = 46$; $P = 0,001$) et des *Eucera* (*Synhalonia*) (*t-test* ; $T = -3,63$; $dl = 60$; $P = 0,001$), ainsi que pour les diamètres moyens des fleurs abritant des *Andrena* (*Nobandrena*) (*t-test* ; $T = -3,87$; $dl = 51$; $P = 0,000$) et des *Eucera* (*Synhalonia*) (*t-test* ; $T = -3,60$; $dl = 60$; $P = 0,001$).

Les hauteurs moyennes des fleurs abritant les *Eucera* (*Eucera*) (*t-test* ; $T = -2,15$; $dl = 55$; $P = 0,036$) et les *Andrena* (*Nobandrena*) (*t-test* ; $T = -2,52$; $dl = 51$; $P = 0,015$) sont significativement plus grandes que la moyenne globale.

Tableau 13: Valeurs moyennes et écarts types, en cm, pour les principaux groupes d'abeilles, de diamètre et de hauteur de la tige des fleurs servant de refuge de jour. (* ; ** ; *** : valeurs significativement ; hautement significativement ; et très hautement significativement différentes, respectivement, de la valeur observée pour l'ensemble de la population)

Groupe	Hauteur moyenne des fleurs (cm)	Diamètre moyen des fleurs (cm)
<i>Eucera</i> (<i>Eucera</i>)	19,4 +/- 4,8 *	7,0 +/- 1,3
<i>Eucera</i> (<i>Hetereucera</i>)	17,3 +/- 1,2	7,0 +/- 0,8
<i>Eucera</i> (<i>Pteneucera</i>)	20,8 +/- 3,3 ***	7,1 +/- 1,0
<i>Eucera</i> (<i>Synhalonia</i>)	21,1 +/- 4,9 ***	7,6 +/- 1,0 ***
<i>Andrena</i> (<i>Nobandrena</i>)	19,8 +/- 4,4 *	7,6 +/- 0,9 ***

8. Mesures de l'évolution des températures florale et ambiante

Les mesures de l'évolution des températures florales et extérieures ont été menées le 1^{er} juin et le 9 juin 2004. Les graphes correspondants sont présentés aux figures 32 et 33.

La journée du 1^{er} juin fut ensoleillée jusqu'à 15:30 environ, puis les nuages sont arrivés au niveau du site. Le reste de l'après-midi fut brumeux et frais. Ce changement est nettement perceptible au niveau de la courbe : en plus d'une diminution des températures florales et extérieures, on observe une diminution de l'écart entre celles-ci. Cet écart, différence entre la température florale et extérieure, varie de 4,9°C à -0,3°C, avec une moyenne de 2,0°C sur l'ensemble de la plage horaire.

La journée du 9 juin fut globalement ensoleillée, avec quelques passages nuageux et un léger vent frais en début d'après-midi. Ce vent, évoluant même à quelques centimètres du sol, est sans doute à l'origine du croisement des courbes vers 14:00. L'écart entre les températures est ici moins important : il varie entre 3,9°C et -2,5°C, avec une moyenne de 0,9°C.

Ces deux graphiques montrent que la température au sein de la fleur est très généralement supérieure à celle de l'air extérieur, mais que l'écart dépend des conditions climatiques et de la période de la journée. La différence est maximale par temps ensoleillé et chaud, et s'atténue par temps légèrement nuageux ou changeant, ainsi qu'en fin de journée.

L'effet du vent est plus complexe, puisqu'il rend les températures plus variables, selon l'orientation du tube, le relief du site, les rafales, etc.

Il est intéressant de noter qu'après une période ensoleillée, l'écart entre les températures met plusieurs heures à s'atténuer complètement.

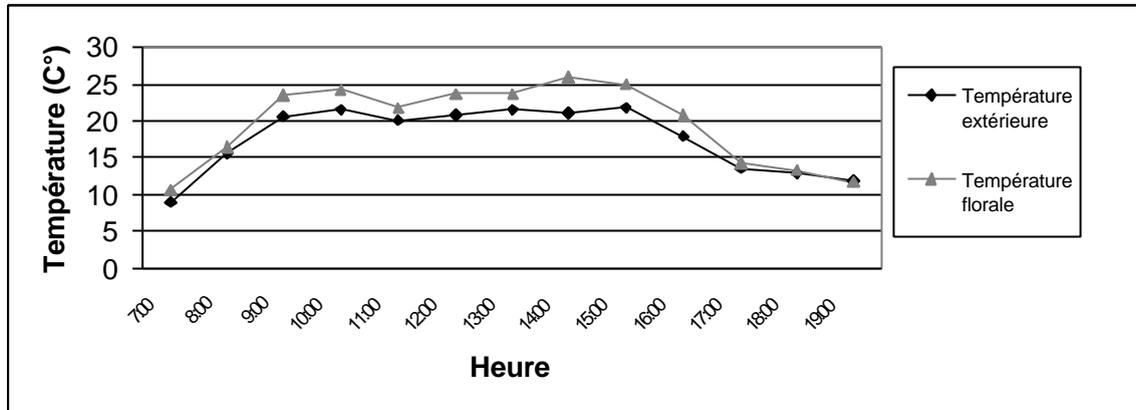


Figure 32 : Evolution des températures florale et extérieure, entre 7:00 et 19:00, le 1^{er} juin 2004

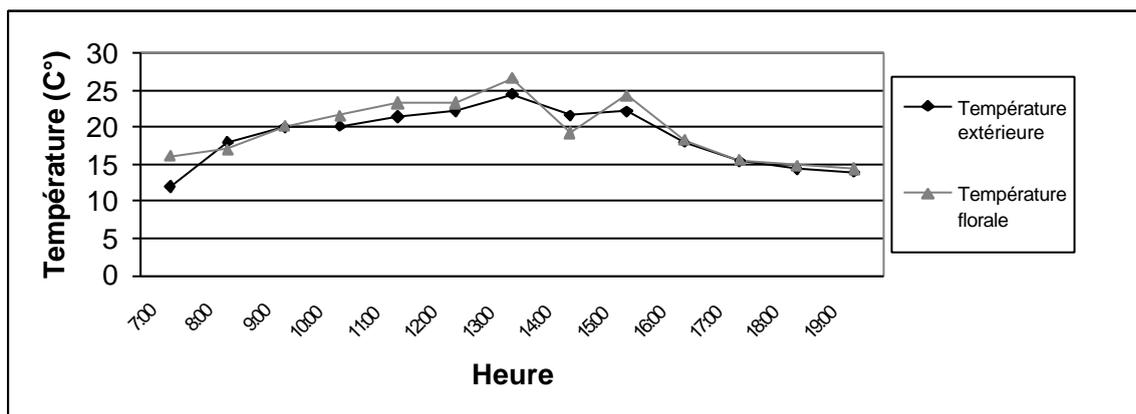


Figure 33: Evolution des températures florale et extérieure, entre 7:00 et 19:00, le 9 juin 2004

9. Envols matinaux

L'évolution matinale des températures, l'arrivée des rayons solaires sur le site, ainsi que les envols des différents individus observés (*Eucera* spp.), ont été mis en graphique pour chaque matinée d'observation. La figure 34 correspond au matin du 10 juin 2004, et est donnée à titre illustratif. Les graphiques correspondant à l'ensemble des observations sont présentés en annexe.

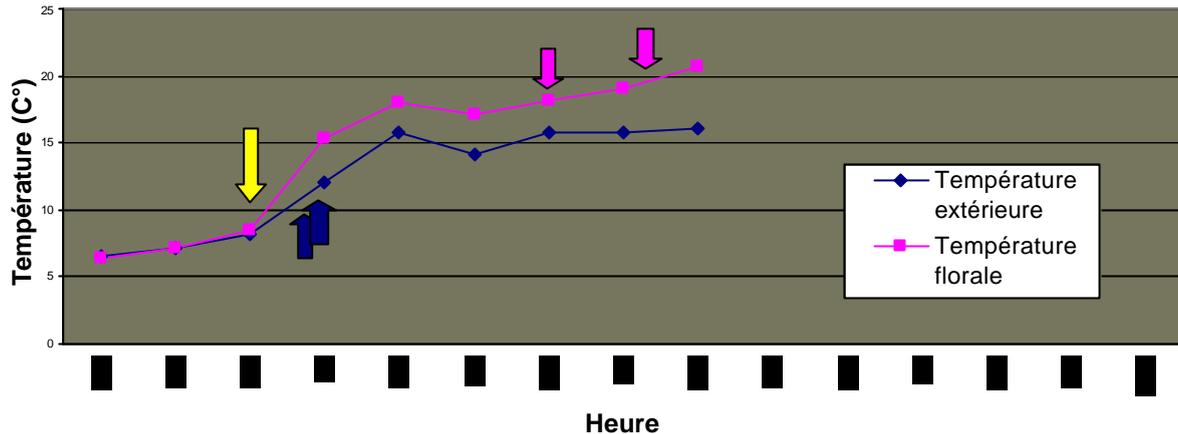


Figure 34 : Evolution des températures florale et extérieure au cours de la matinée du 10 juin 2004. La flèche jaune indique l'arrivée des rayons solaires sur le site, les flèches bleues indiquent les envols d'individus au sol, et les roses, les envols d'individus réfugiés

Les abeilles mâles du genre *Eucera*, réfugiées dans les fleurs, quittent leur abri au plus tôt 21 minutes après l'arrivée du soleil direct sur la fleur. Mais en moyenne, le délai d'envol de ces abrités est de 83 minutes après l'arrivée des rayons solaires, et certains individus restent bien plus longtemps encore (un individu « non-envolé » après 10:00, écarté des calculs).

Les réfugiés ne commencent pas à voler plus tôt, comme le supposait l'hypothèse de départ. Au contraire, le délai d'envol des individus posés au sol est inférieur à celui des réfugiés, de manière très hautement significative (t -test ; $T= 4,95$; $P= 0,000$). Ces insectes, dépourvus d'abri, ont tendance à s'envoler le plus tôt possible, dès que la température leur permet de battre des ailes. Ils sont en effet beaucoup plus vulnérables que leurs congénères abrités dans les fleurs d'*Iris*.

Le premier envol des mâles d'*Eucera* a lieu à une température intra-florale de 18,4°C (écart type : 3,2°C), avec un minimum de 13,6°C. Au sol, par contre, le premier envol a lieu à une température moyenne de 13,8°C (écart type : 1,9°C). La différence des températures moyennes d'envol, entre les deux groupes (réfugiés et au sol), est très hautement significative (t -test ; $T= 5,70$; $P= 0,000$).

Ces résultats montrent que les Eucères mâles réfugiés dans les *Iris* ne cherchent pas à augmenter leur température corporelle dans le but de commencer à voler plus tôt.

10. Quantification du pollen sur les insectes

Les quantifications de pollen, selon la technique de Beattie [1971], ont été menées pour les individus capturés des genres *Xylocopa* sp. et *Eucera* sp. Seuls ces groupes présentent, en effet, une morphologie, un comportement et une fréquence de visites permettant des transports significatifs de pollen d'*I. cedretii*. Les deux espèces de Xylocopes ont été

présentées séparément, au vu des résultats. Les sept espèces d'Eucères ont été regroupées, comme précédemment, en groupes fonctionnels correspondant aux sous-genres. Les espèces d'un même sous-genre présentent en effet une taille, une pilosité et un comportement très comparables.

L'essentiel du pollen quantifié se trouvait sur le thorax des insectes, parfois au niveau des pattes. Le tableau 14 rassemble les résultats obtenus : effectifs de chaque groupe, ainsi que moyennes et écarts types des quantités estimées de grains de pollen, portées par individu dans chaque groupe.

Tableau 14 : Effectifs des différents groupes d'insectes, et nombres moyens (et écarts types) de grains de pollen récoltés sur le corps des insectes de chaque groupe

	Effectif	Nombres moyens de grains de pollen transportés
<i>Xylocopa violacea</i>	20	296,7 +/- 211,1
<i>Xylocopa valga</i>	12	106,3 +/- 114,2
<i>Eucera (Eucera)</i>	49	19,4 +/- 34,7
<i>Eucera (Synhalonia)</i>	126	16,2 +/- 25,8
<i>Eucera (Heteuecera)</i>	13	11,7 +/- 24,6
<i>Eucera (Pteneucera)</i>	50	1,4 +/- 3,2

Le constat le plus évident, au vu de ce tableau, est la grande hétérogénéité des quantités transportées au sein des groupes, qui se traduit par un écart-type très important. Par exemple, les quantités estimées de pollen sur *Xylocopa violacea* vont de 12 à 769 grains par individu, entraînant un écart-type du même ordre de grandeur que la moyenne. Au vu d'une telle dispersion et afin de mieux cerner la distribution des valeurs et de pouvoir comparer les groupes, les données ont été synthétisées en box plots à la figure 35.

Cette figure montre une nette différence entre les genres dans les quantités de pollen transportées. Les abeilles du genre *Xylocopa* sont beaucoup plus efficaces, ce qui s'explique sans doute par leur pilosité dense et, surtout, par leur taille importante correspondant approximativement à celle du tube pollinique. Il est à noter que, malgré des similarités morphologiques très claires, les quantités transportées par les deux espèces diffèrent nettement. Par ailleurs, *X. valga* portent une grande diversité de pollen. Le pollen d'*Iris* ne représente plus de trois quart du pollen porté que chez 20 % des individus, comme le montre la figure 36. Chez *X. valga*, ce chiffre atteint 50 %.

Au sein du genre *Eucera*, on remarque aussi des divergences entre groupes. Celles-ci s'expliquent aussi, notamment, par des différences de taille et de pilosité entre les sous-genres : *Eucera (Synhalonia)* comprend l'espèce la plus grande et la plus velue, suivie de près par celles regroupées dans *Eucera (Eucera)*. Viennent ensuite les *Eucera (Heteuecera)*, de taille moyenne et aux poils thoraciques plus épars, puis les *Eucera (Pteneucera)* vraiment plus petites, et dont plus de la moitié des individus réfugiés ne portent pas de pollen.

En analysant la figure 36, on voit que le pourcentage d'individus du genre *Eucera* portant des fortes proportions de pollen d'*Iris* (plus de 75 % du pollen transporté) varie entre 44 % et 62 %. Globalement, le pollen présent sur le corps des Eucères contient proportionnellement plus de pollen d'*Iris* que celui présent sur le corps des Xylocopes.

Un autre facteur influençant les transports polliniques est la taille de l'agrégat lors du refuge floral. En effet, plus celui-ci prend de place dans le tube, plus l'étamine a de probabilités d'être secouée et frôlée. De plus, dans les gros agrégats, les mouvements de quelques individus centraux peuvent entraîner le déplacement des voisins, et donc être propices au dépôt de pollen sur les insectes. Or, nous avons vu que les agrégats les plus importants étaient constitués d'Eucères des sous-genres *Eucera* et *Synhalonia*.

Bref, malgré une grande variabilité, les quantités transportées de pollen d'*I. cedretii* semblent en accord avec les autres observations faites lors de ce travail. Il apparaît que *Xylocopa* spp., *Eucera (Eucera)*spp., *Eucera (Synhalonia)*sp., et dans une moindre mesure *Eucera (Heterucera)*sp. et *Eucera (Pteneucera)*spp. sont les principaux vecteurs du pollen de la plante.

Notons que des quantités importantes de pollen ont aussi été observées sur des individus de groupes accessoires et peu abondants, comme *Anthophora* sp. ou *Bombus* spp.

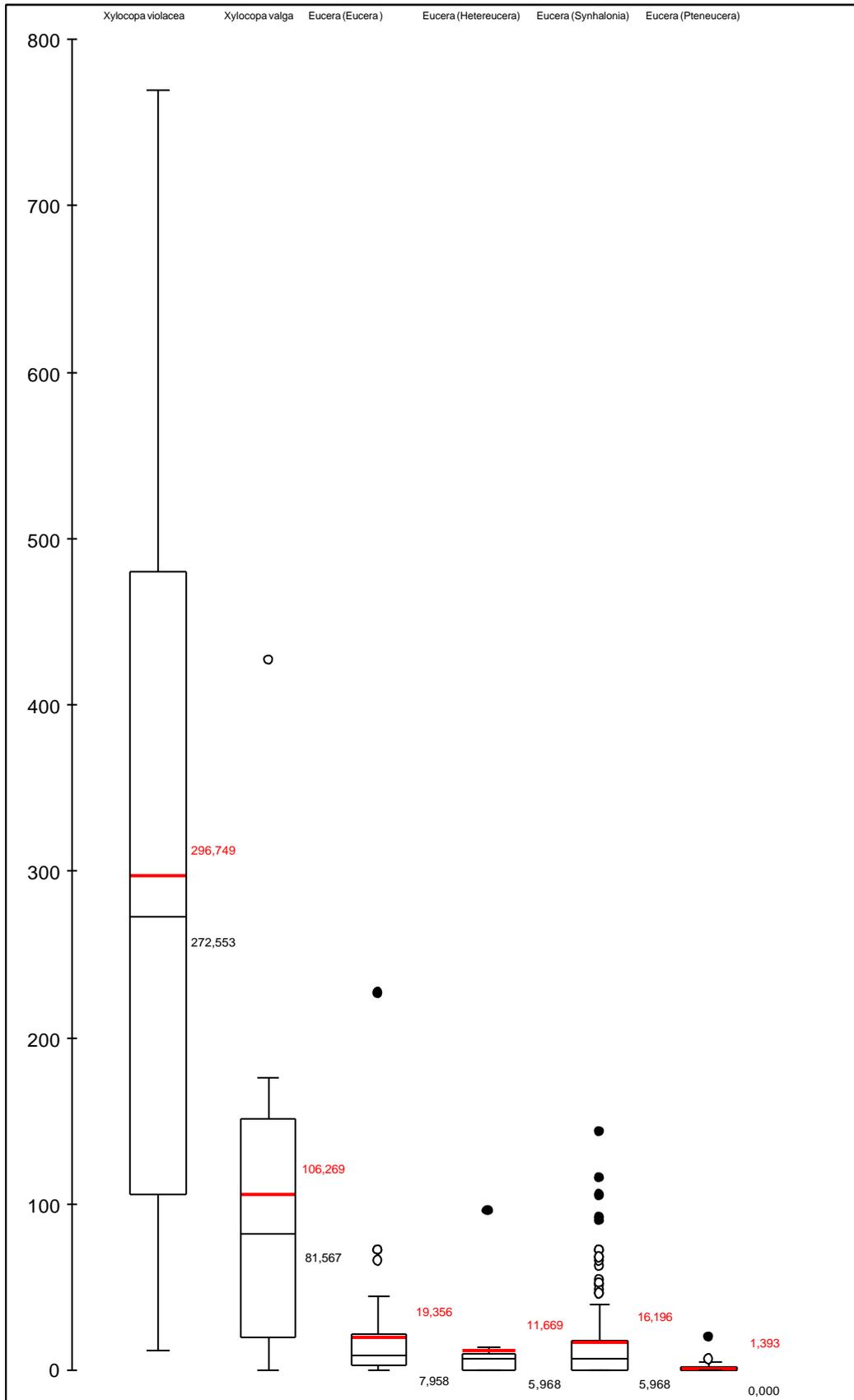


Figure 35 : Quantités estimées de pollen porté par les individus des différents groupes de pollinisateurs potentiels (box plots)

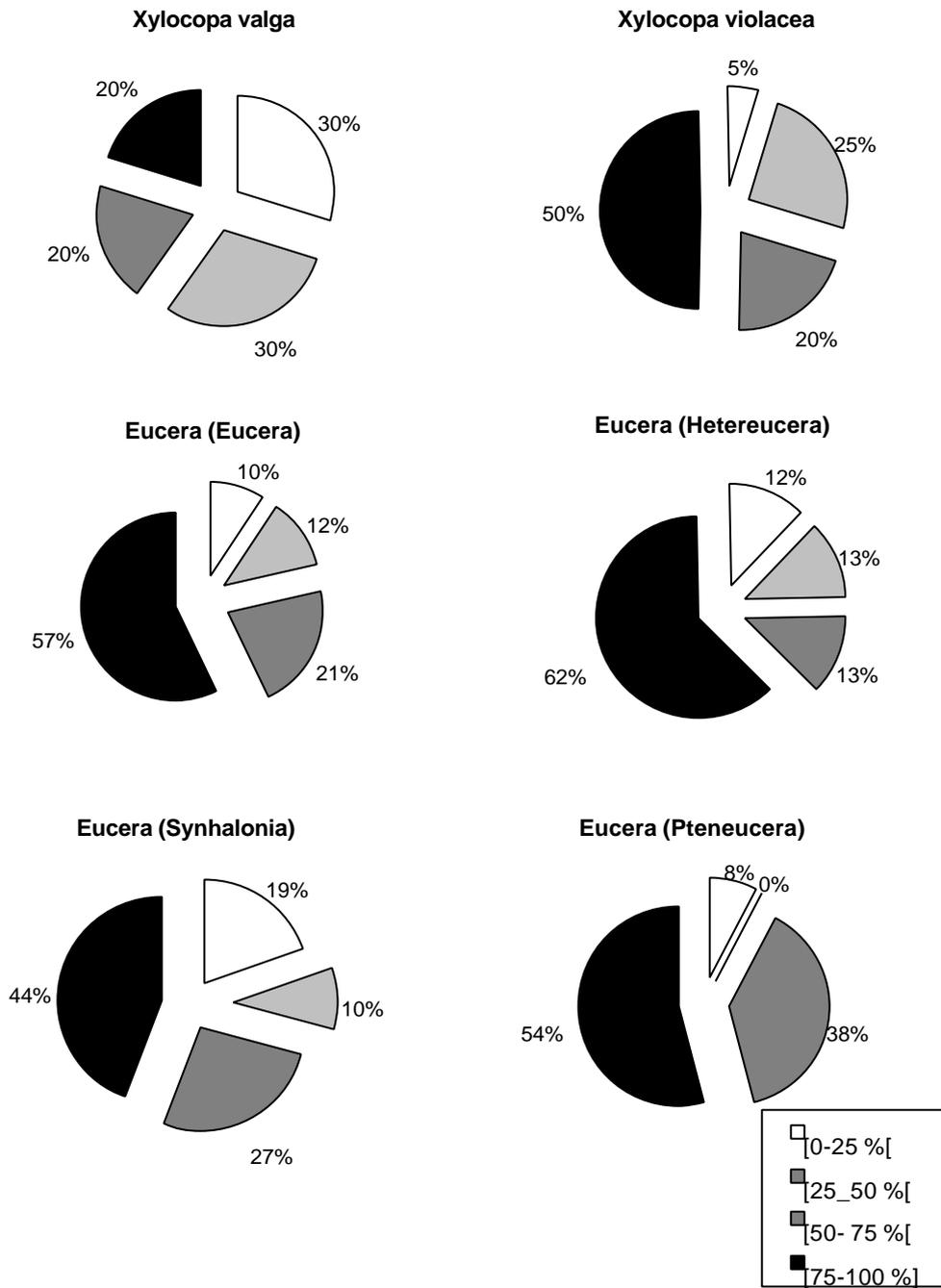


Figure 36 : Proportion d'individus de chaque groupe portant moins de 25 %, entre 25 et 50 %, entre 50 et 75 % et plus de 75 % de pollen d'Iris

11. Sites d'étude complémentaires

Les tableaux 15 et 16 présentent les taxons identifiés parmi les insectes récoltés à *Ain el Hramyé* et *Laqlouq*, respectivement. Ceux-ci ont été déterminés par les mêmes personnes que pour les captures effectuées aux *Cèdres*. Ces insectes sont conservés au Service de Zoologie théorique et appliquée (F.U.S.A.Gx).

Tableau 15 : Taxons identifiés parmi les insectes capturés à Ain el Hramyé, sur *I. cedretii*, et effectifs recensés

Taxon		Nombre d'espèces	Nombre d'individus recensés
HYMENOPTERA			
APOIDEA			
Anthophoridae			
<i>Anthophora</i> Latreille, 1803	<i>Anthophora</i> spp.	4	5
<i>Eucera</i> Scopoli, 1770	<i>E. (Heterocera)</i> sp.Tkalcu, 1978	2	17
<i>Xylocopa</i> Latreille, 1802	<i>X. (Xylocopa) violacea</i> (L.), 1758	1	4
	<i>X. (Xylocopa) valga</i> Gerst., 1872	1	3
Apidae			
<i>Apis</i> L., 1758	<i>A. mellifera</i> (L.), 1758	1	2
Megachilidae			
<i>Osmia</i> Panzer, 1806	<i>Osmia</i> spp.	4	10
<i>Hoplitis</i> Klug, 1807	<i>Hoplitis</i> sp.	1	1
Halictidae			
<i>Lasioglossum</i> Curtis, 1833	<i>L. marginatum</i> Brullé, 1832	1	7
<i>Thrincohalictus</i> Pérez, 1910	<i>T. prognathus</i> Pérez, 1910	1	1
COLEOPTERA			
Cetoniidae			
<i>Oxythyrea</i> Poda, 1761	<i>Oxythyrea</i> spp.	4	16
HETEROPTERA			
Lygaeidae			
<i>Lygaeus</i> Fabricius, 1794	<i>Lygaeus</i> sp.	1	1
TOTAL		21	67

La population d'*Ain el Hramyé* est plus précoce que celle des *Cèdres*. La floraison y commence environ une dizaine de jours plus tôt. La guildes de visiteurs floraux d'*I. cedretii* y est comparable, globalement. Les deux genres d'Anthophoridae suffisamment abondants et volumineux pour transporter des quantités significatives de pollen, *Xylocopa* sp. et *Eucera* sp., sont bien représentés dans les captures. Néanmoins, seul le sous-genre *Heterocera* est ici recensé, alors qu'il est le groupe d'Eucères le moins abondant dans les captures effectuées aux *Cèdres*.

Le comportement des différents groupes est semblable à celui observé sur la grande population des *Cèdres* : seuls les *Xylocopes* entrent et sortent des tubes floraux, alors que les autres abeilles solitaires se trouvent, pour la plupart, réfugiées ou simplement posées sur les fleurs. La présence d'*Apis mellifera*, l'abeille domestique, est sans doute liée à la proximité des vergers et des habitations (apiculture).

D'autre part, les Cétoines du genre *Oxythyrea* sont beaucoup plus abondants sur le site d'*Ain el Hramyé* qu'aux *Cèdres*. Ces floriphages ont d'ailleurs décimé une grande partie de la petite population, en milieu de floraison, vers le 10 mai.

Enfin, certains groupes, abondants aux *Cèdres*, n'apparaissent pas du tout dans les captures. C'est notamment le cas des Andrenidae. Notons que le nombre moins élevé de taxons recensés est dû, en partie, à une campagne de capture moins importante et plus concentrée dans le temps. Il est sans doute également lié à la proximité des vergers, abondamment pulvérisés de pesticides au printemps.

Tableau 16 : Taxons identifiés parmi les insectes capturés à Laqlouq, sur *I. sofarana subsp. kasruwana.*, et effectifs recensés

Taxon		Nombre d'espèces	Nombre d'individus recensés
HYMENOPTERA			
APOIDEA			
Anthophoridae			
<i>Eucera</i> Scopoli, 1770	<i>E. (Pteneucera)</i> spp. Tkalcu, 1984	1	2
	<i>E. (Synhalonia)</i> sp. Patton, 1979	1	22
<i>Xylocopa</i> Latreille, 1802	<i>X. (Xylocopa) violacea</i> (L.), 1758	1	2
	<i>X. (Proxylocopa) olivieri</i> Lapeletier, 1841	1	1
Megachilidae			
<i>Osmia</i> Panzer, 1806	<i>Osmia</i> sp.	1	1
TOTAL		5	28

Les taxons recensés à *Laqlouq*, sur la population d'*I. sofarana subsp. kasruwana*, sont peu nombreux, ne correspondant qu'à 7 heures de captures réalisées en une journée. Néanmoins, de nouveaux, des individus des genres *Xylocopa* et *Eucera* ont été recensés. Les Eucères du sous-genre *Synhalonia* sont particulièrement bien représentés dans les captures, comme c'est le cas aux *Cèdres*.

1. Système reproducteur

La fleur des *Iris Oncocycles* est hermaphrodite. Selon Sapir [2003], les organes correspondants aux fonctions mâle et femelle sont matures simultanément. L'auto-pollinisation peut avoir lieu entre les tubes d'une même fleur, par le mouvement des insectes, entre fleurs d'une même touffe (geitonogamie) ou encore au sein d'un même tube floral. Du pollen peut en effet tomber sur le labelle, entre les trichomes, suite au déplacement des insectes pénétrant dans le tube ou par simple gravité. Ce pollen peut entrer en contact avec le stigmate en début de fanaison, quand le style flétrit et s'enroule sur lui-même en frottant le labelle. Néanmoins, vu l'auto-incompatibilité de la plante, aucune fécondation autogame (ou geitonogame¹) ne peut avoir lieu.

Le caractère allogame strict est observé fréquemment chez les plantes pérennes, comparativement aux plantes annuelles [Barrett *et al.*, 1996 *in* : Sapir, 2003]. Ces dernières ont effectivement un intérêt plus évident à produire des graines en suffisance chaque année. Chez les plantes vivaces se propageant de façon clonale comme les *Iris Oncocycles*, la constance de la production de graines d'année en année est moins cruciale pour la continuité de la population. De plus, l'auto-compatibilité conduirait à une augmentation de la proportion d'autogamie et de geitonogamie avec le développement de la population. Or, il est important qu'à long terme, la descendance garde une forte variabilité génétique pour s'adapter à des changements de milieux, surtout pour des plantes croissant lentement et dans des milieux peu favorables comme les formations végétales ouvertes des montagnes libanaises.

Les individus témoins, dont le traitement ne consistait qu'en un marquage, ont tous fructifiés. Ce résultat est cependant à nuancer. Dans une étude plus complète sur la fructification de l'espèce étudiée, Saad [non-publié] a observé des taux de fructification de 65,9 % en 2002 et 59,1 % en 2003, seulement.

Même si la différence n'est pas significative, le taux de fécondation chez les fleurs pollinisées manuellement de manière croisée et ensachées (traitement 1), est supérieur à celui des fleurs ayant subi le même traitement sans ensachage (traitement 2). Ce dernier traitement est pourtant supposé correspondre à la pollinisation maximale. La différence observée peut s'expliquer comme suit : dans les fleurs pollinisées mais non-ensachées, les visites d'insectes ont pu déposer sur le style du pollen supplémentaire venant de la même fleur ou d'une fleur de la même touffe, voire du pollen hétérospécifique. Or, ce pollen, vu l'absence d'autogamie et de geitonogamie, ne peut pas être efficace. Sa présence sur la partie réceptive du style pourrait même empêcher une partie du pollen déposé artificiellement de donner lieu à une fécondation. Un tel phénomène d'obstruction du stigmate a déjà été observé chez des plantes auto-incompatibles [Ockendon et Currah, 1977 ; Galen *et al.*, 1989 ; Waser et Price, 1991].

Par ailleurs, une fécondation incomplète des ovules présents semble inhérente à l'espèce, puisque aucune capsule ne contenait moins de 15 % d'ovules non-fécondés. Ceci appelle cependant une remarque : s'il est difficile d'atteindre des grandes proportions d'ovules

¹ L'absence de geitonogamie chez *I. cedretii* n'a pas été prouvée dans le cadre de ce travail, mais a été mise en évidence chez d'autres *Iris Oncocycles* [Sapir, 2003].

fécondés, il est aussi difficile de ne pas avoir de fécondation du tout, comme l'a montré un premier test sur le système reproducteur de la plante (annulé). Lors de ce premier essai, le même pinceau était utilisé pour polliniser les fleurs des différents traitements, avec un nettoyage de celui-ci entre chaque fleur. Malgré le nettoyage du pinceau ne pouvant laisser que des quantités infimes de pollen, certaines fleurs « auto-pollinisées » ont fructifié, et il a été décidé de recommencer le test avec des cotons-tiges individuels.

Pour les fleurs témoins, un faible taux de fécondation pourrait simplement venir d'un manque de pollen. Si les visites florales sont trop peu nombreuses ou que les quantités de pollen déposées sont faibles, le stigmate peut ne pas être saturé. Cependant, il n'y a pas de différence significative de fécondation et de mise à graine entre les deux types de fleurs ouvertes, alors que pour l'un de ceux-ci (traitement 2), le stigmate a chaque fois été couvert de pollen adéquat. Autrement dit, pour des fleurs ouvertes aux visites d'insectes, l'apport artificiel de pollen n'augmente ni la fécondation, ni la mise à graine. Comme si ces visites assuraient un certain taux de fécondation, de l'ordre du tiers des ovules, mais parallèlement empêchait une fécondation plus importante à cause des dépôts de pollen inadéquat.

Les différences entre fécondation et mise à graine montrent un taux d'avortement non-négligeable. Celui-ci, plus important pour les traitements artificiels, pourrait venir d'une incompatibilité entre individus relativement proches, même de touffes différentes. Cette incompatibilité s'expliquerait par des liens parentaux entre touffes proches, voire par une similitude génétique entre touffes, due à la séparation d'un vieux rhizome en plusieurs rhizomes indépendants. En effet, les traitements de pollinisation manuels ont été réalisés avec le pollen de plantes environnantes.

Selon Sapir [2003], les *Oncocycles* des plaines israéliennes ont une longévité florale moyenne variant entre cinq et sept jours. La fleur d'*I. cedretii*, servant de modèle pour les *Oncocycles* libanais, a une longévité de l'ordre de six jours. Mais la pollinisation doit se faire pendant les cinq jours de réceptivité du stigmate pour être efficace, ce délai étant un maximum.

2. Fréquentation de la fleur et efficacité de la pollinisation

Les fleurs d'*Oncocycles* libanais sont visitées avec une très faible fréquence diurne : 0,336 visites/fleur.heure, pour l'ensemble des visiteurs. Autrement dit, les fleurs reçoivent en moyenne une visite toutes les trois heures. Ces fleurs sont cependant fréquentées par une faune diversifiée : 48 espèces d'insectes, appartenant à 4 ordres, ont été recensées lors de cette étude. Certains taxons sont rares, comme *T. prognathus* (Halictidae) [Pauly A., comm. Pers], d'autres ne sont pas encore enregistrés dans cette partie du monde, comme *B. melanurus* et *B. vorticatus* (Apidae). D'autres, enfin, ne sont pas encore décrits : c'est notamment le cas d'une espèce d'*Anthophora* [Rasmont P., comm. Pers.]. En plus des insectes, des araignées et une grenouille ont été observées dans les fleurs.

Néanmoins, sur l'ensemble des taxons visitant la fleur, une grande partie n'est en rien liée aux transferts de pollen. Certains insectes sont trop petits ou pas assez velus, et n'ont

quasiment jamais de pollen sur le corps. C'est le cas de tous les *Vespoidea*, et de certains groupes d'*Apoidea* comme les petites Andrenidae, qui sont en quelque sorte des commensaux. Ils trouvent abri dans les *Iris*, mais la plante n'en retire pas, ou très peu, d'avantages. Les Lygaeidae et les Cercopidae sont aussi trop peu velus pour transporter efficacement du pollen. Ces piqueurs-suceurs, s'ils n'apportent aucun avantage à la plante, se nourrissent à ses dépens.

D'autres insectes, suffisamment grands et poilus, ne sont pas des pollinisateurs efficaces en raison de leur comportement. Une espèce d'*Anthophora*, par exemple, n'a été recensée que comme « simple visiteur », ne pénétrant pas les tubes floraux. De même, les *Oxythya* ne pourraient être des pollinisateurs qu'anecdotiques, puisqu'ils détruisent généralement les fleurs qu'ils commencent à manger.

Enfin, certaines espèces sont suffisamment grandes et pileuses, pénètrent les tubes floraux lors des visites, mais ne visitent les *Iris* Oncocycles que très rarement. Ainsi *B. melanurus*, *B. vorticatus* et une espèce d'*Anthophora* de grande taille seraient des pollinisateurs efficaces s'ils étaient plus fréquents dans les fleurs. Mais sur l'ensemble des captures, les nombres d'individus observés de ces espèces sont respectivement un, un et trois, ce qui correspond à des fréquences de visite tout à fait négligeables.

Finalement, seuls deux groupes d'*Apoidea*, de la famille des Anthophoridae, peuvent être considérés comme des pollinisateurs efficaces et habituels des *Iris* Oncocycles endémiques du Liban. Ce sont, d'une part, les abeilles du genre *Xylocopa* et, d'autre part, celles du genre *Eucera*. Ces insectes ont en effet une morphologie permettant des transports significatifs de pollen, et pénètrent dans les tubes floraux beaucoup plus fréquemment que les autres groupes. Les *Andrena* (*Nobandrena*), même si elles se réfugient en nombre dans les fleurs le jour comme la nuit, ne sont ni assez grandes, ni assez poilues pour transporter efficacement du pollen d'*Iris* de fleur en fleur.

Les fréquences de visites globales de ces groupes sont de 0,258 visites/fleur.heure pour les *Eucera*, et de 0,042 visites/fleur.heure pour les *Xylocopa*, mais nous avons vu que la fréquentation des fleurs n'était pas homogène : elle dépend du nombre de fleurs dans la touffe. Les visites de *Xylocopes*, par fleur, sont plus fréquentes pour les fleurs isolées et diminuent quand le nombre de fleurs dans la touffe augmente. Ceci est en contradiction avec la théorie de l'optimisation des coûts énergétiques du butinage, observée pour de nombreux pollinisateurs [Emlen, 1966 in : Morgan 2001 ; MacArthur et Pianka, 1966 in : Morgan 2001] si l'on considère leur « butinage » comme une recherche active de ressources. Néanmoins, comme les observations de terrain tendent à le montrer, les *Xylocopes* effectuent de longues distances de vol entre fleurs. Ils butinent donc plutôt de touffe en touffe, que de fleur en fleur au sein des touffes, comme le montre la figure 37. Dans ce cas, une fleur sera d'autant moins visitée qu'elle fait partie d'un gros amas de fleurs, puisque les fleurs proches se « partageront » les visites de la touffe.

Pour les visites diurnes d'*Eucera*, correspondant à des refuges, la plus grande fréquentation des fleurs isolées (ou présentes dans des zones de basse densité) peut s'expliquer différemment. Les zones peu denses en *Iris* ne sont pas nécessairement celles offrant le moins de ressources aux Eucères pendant qu'ils se nourrissent, puisque ceux-ci s'alimentent à partir

d'autres plantes. Au contraire, pour une simple raison de place, plus une zone est dense en *Iris* et moins elle l'est en plantes nourricières, comme les Fabaceae. Si des individus décident, à un moment, donné de trouver un abri, on peut raisonnablement penser qu'ils le feront dans une fleur proche. S'ils sont dans une zone où les *Iris* sont épars, le choix du refuge sera plus restreint, et chaque fleur aura plus de chances de servir de refuge. A l'extrême, une fleur d'*Iris* unique dans une zone dense en plantes nourricières, aurait une probabilité très importante de servir de refuge aux Eucères qui cessent de s'alimenter pour trouver un refuge.

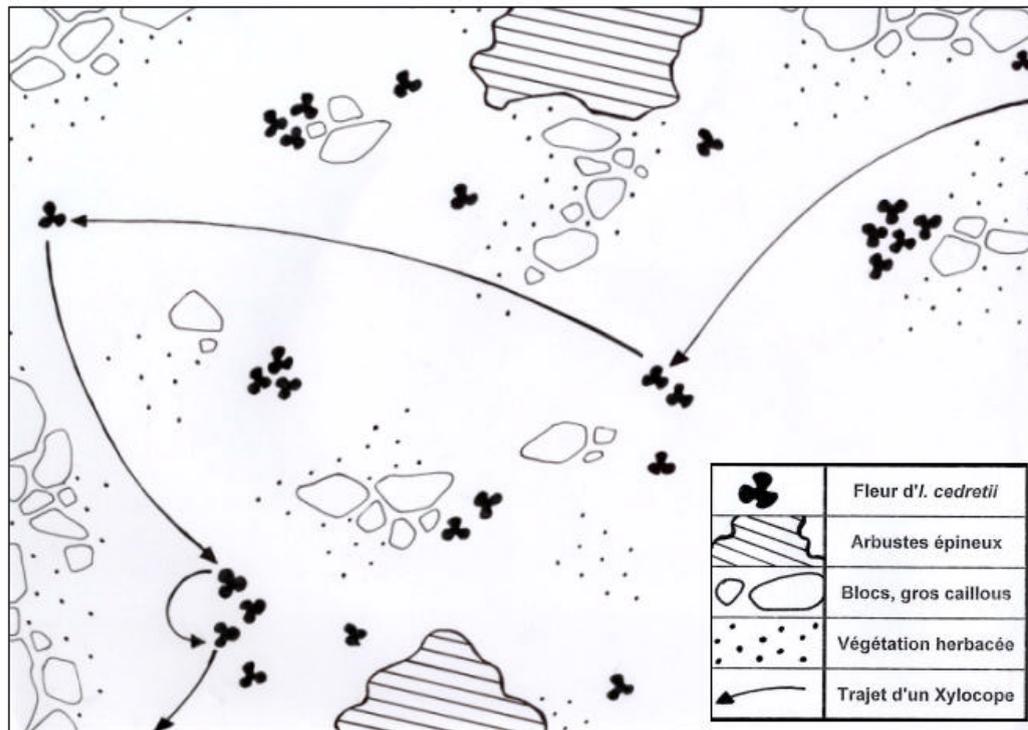


Figure 37 : Répartition spatiale d'*I. cedretii*, et exemple de trajet d'un Xylocope

Les individus génétiques (genets) comportant peu de clones (ramets) en âge de fleurir, qui n'auront que peu de fleurs simultanément, auront leurs fleurs plus souvent visitées que celles des genets plus développés. De même, les touffes pour lesquelles la floraison sera plus étalée dans le temps auront une meilleure fréquence de visite par fleur. Les touffes offrant de nombreuses fleurs à la fois rentabilisent donc moins bien le coût énergétique des fleurs qu'elles produisent pour la reproduction sexuée.

3. Pollinisation par les Xylocopes

Trois espèces de Xylocopes ont été recensées pendant ce travail. L'une d'elles, *X. olivieri*, n'a été observée que deux fois, réfugiée dans les fleurs, et n'entre pas dans cette partie de la discussion. Les deux autres espèces ont, par contre, été observées fréquemment sur les trois sites d'étude. Il s'agit de *X. violacea* et *X. valga*, illustrées à la figure 10. Ce sont des grosses abeilles de la famille des Anthophoridae, mesurant jusqu'à 3 cm de long, au corps

noir et aux ailes bleutées. Elles ont un aspect trapu, une pilosité importante et un vol rapide. Ces deux espèces sont répandues en région méditerranéenne, et butinent une grande diversité de végétaux [Bellmann, 1999].

Les adultes émergent à la fin de l'été. Mâles et femelles hivernent et ne s'accouplent qu'au printemps suivant. La femelle constitue alors un nid dans un morceau de bois mort ou une souche, d'où l'autre nom d' « abeille charpentière ». Elle y creuse une galerie verticale d'environ 15 à 30 cm, qu'elle cloisonne en alvéoles grâce à des parois de sciure agglomérée. Dans chaque alvéole, la femelle dépose un œuf et du pollen, qu'elle peut aller chercher à plusieurs kilomètres de distance [Malyshev, 1936 ; Zahradník, 1988].

X. violacea est l'espèce la plus fréquente, et celle transportant les plus importantes quantités de pollen d'*Iris*. Néanmoins, si l'on considère la taille des individus par rapport à celle du tube et les quantités de pollen transportées, il apparaît que pour les deux espèces, une visite du tube est souvent suffisante pour déposer plus de grains de pollen qu'il n'y a d'ovules dans un carpelle (soit 30 à 40). Le calcul qui suit est donc fait pour les deux espèces en même temps, à partir de la fréquence de visites pollinisantes du genre *Xylocopa*, qui vaut 0,0279 visites/fleur.heure.

Si l'on considère que les *Xylocopes* sont actifs pendant 12 heures d'ensoleillement par jour, en se souvenant que la réceptivité d'une fleur est de 5 jours au maximum, on trouve que chaque fleur observée d'*Iris* reçoit en moyenne 1,67 visites de tube pollinique par les abeilles charpentières. Les visites de *Xylocopes* pollinisent donc approximativement la moitié des fleurs, voire un peu moins, puisque plusieurs visites peuvent avoir lieu dans un même tube, et que les dépôts de pollen, s'ils sont importants, peuvent ne pas être totalement suffisants. Nous avons vu, par ailleurs, que les *Xylocopes* ne portent pas que du pollen d'*Iris*, et que *X. valga*, transporte des proportions moins importantes de pollen d'*Iris* que *X. violacea*. De plus, certaines fleurs sont très peu visitées, appartenant à des grosses touffes. Enfin, la présence des *Xylocopes* sur le site n'est pas ininterrompue, comme le suppose le calcul.

Le comportement des *Xylocopes* face aux *Iris* est difficile à cerner. Néanmoins, après 72 heures d'observations de terrain, il semble que ces abeilles soient motivées à pénétrer les tubes floraux des *Iris Oncocycles* par un phénomène de tromperie sexuelle, basé sur la présence de la tache « onco » à l'entrée du tube pollinique. De nombreux arguments viennent appuyer cette hypothèse :

? La totalité des *Xylocopes* recensés, entrant dans un tube floral, sont des mâles.

? La floraison des *Iris Oncocycles* coïncide globalement avec la période de reproduction des *Xylocopes*.

? Les mâles de *Xylocopes* ne se nourrissent que très rarement de pollen [M. Terzo, comm. Pers.], et de toute façon, les visites des tubes sont trop rapides pour que l'individu se nourrisse dans la fleur. De plus, les mâles ne semblent pas récolter le pollen activement, et la quasi-totalité de celui-ci est concentrée sur le haut du thorax, endroit peu accessible par après pour l'insecte.

? La tache «onco» des *Iris* ressemble assez à l'abdomen d'un Xylocope (notamment femelle) qui serait entré dans le tube : elle est sombre, ronde à ovale, et mesure environ 1,5 sur 1,3 cm. Ces caractéristiques sont très proches de celles d'un abdomen de Xylocope.



Figure 38 : Photo d'*I. cedretii*, montrant la tache « onco » à l'entrée du tube pollinique

? Dans certains cas, les mâles s'approchent des fleurs mais, arrivés à quelques centimètres du labelle, se détournent et se dirigent dans une autre direction, comme s'ils avaient déjoué la supercherie. Dans d'autres cas, ils se posent sur le labelle avant de pénétrer rapidement le tube et de repartir, comme s'ils cherchaient quelque chose.

? L'activité des Xylocoptes est plus intense aux heures les plus chaudes de la journée, ce qui montre que ce comportement n'est pas celui d'une recherche de refuge.

Si l'on accepte cette hypothèse, la fleur semble mieux adaptée encore à la visite des Xylocoptes qu'il n'y paraît à première vue. En plus d'avoir des tubes polliniques dont le diamètre permet le passage de ces gros insectes en assurant le frottement du stigmate (puis de l'anthere) par le thorax, elle dispose d'une ornementation à l'entrée du tube incitant les mâles à se poser et y pénétrer. Il est intéressant de noter que ces adaptations sont relativement peu coûteuses en terme énergétique, puisqu'une fois la fleur formée, rien n'est consommé par les visiteurs en échange du transport de pollen.

4. Pollinisation par les Eucères et phénomène de refuge

Les abeilles solitaires du genre *Eucera* font, elles aussi, partie de la famille des Anthophoridae. Ce sont des insectes poilus, mesurant de 9 à 17 mm de long selon l'espèce

[Michener, 2000]. Les mâles ont la particularité d'avoir de très longues antennes, et d'émerger quelques semaines avant les femelles. Ces abeilles butinent principalement des Fabaceae, mais pas exclusivement [Zahradník, 1988 ; Bellmann, 1999]. Les galeries de nidification sont creusées, par la femelle, dans le sol [Bellmann, 1999]. Très peu de choses sont connues sur l'écologie des espèces d'Eucères présentes au Liban, et selon Khouzami *et al.* [1996], la famille des Anthophoridae n'est même pas recensée dans le pays.

Les observations de terrain apportent donc des informations nouvelles sur les mâles de ces abeilles solitaires. Une première constatation est que les différents groupes n'émergent pas en même temps. Des décalages phénologiques existent entre espèces. Ceci explique, par exemple, l'abondance des *Hetereucera* à *Ain el Hramyé*, par rapport à la population des *Cèdres* : l'espèce de ce sous-genre, plus précoce, a été observée massivement dans la population la plus précoce, alors qu'elle n'était presque plus présente dans les captures par la suite. Aux *Cèdres*, les espèces les plus présentes en début de floraison, vers le 9 mai, appartenaient toutes les deux au sous-genre *Eucera*. Le 17 mai, la première *Synhalonia* a été capturée, et à partir du mois de juin, ce taxon était de loin le plus abondant dans les captures. Seules les espèces du sous-genre *Pteneucera* ont été capturées de manière relativement constante au fil de la floraison.

Les autres constatations concernent le phénomène de refuge dans les fleurs d'*Iris Oncocycles*. Le jour, aux *Cèdres*, 64,0 % des fleurs abritant des insectes contiennent au moins une Eucère. De nuit, cette proportion monte à 89,4 %. Ce groupe est donc, de loin, le plus impliqué dans le phénomène.

Le refuge de nuit débute quand l'activité des Hyménoptères commence à baisser sur le site, soit généralement entre une et quatre heures avant le coucher du soleil, selon la météo. Le matin, les Eucères quittent les refuges floraux, au plus tôt une vingtaine de minutes après l'arrivée du soleil sur le site. Ce délai peut souvent se prolonger plusieurs heures, notamment si les conditions climatiques sont peu favorables à l'activité des abeilles. Nous avons vu, par ailleurs, que s'ils sont placés hors de leur refuge pendant la nuit, les mâles s'envolent significativement plus tôt, et à des températures significativement plus basses.

Pendant la journée, le comportement des réfugiés dépend fortement des conditions climatiques : ils volent et butinent d'autant plus qu'il fait ensoleillé et chaud, mais ont tendance à se réfugier massivement lorsqu'un passage nuageux, brumeux ou venteux apparaît. Par temps ensoleillé, néanmoins, 4,9% des fleurs contiennent encore des insectes contre 13,6 % par grand vent et 18,7 % par temps couvert ou brumeux. Le départ de ceux-ci, quand le ciel se dégage à nouveau, n'est en effet pas instantané.

Le test relatif aux envols matinaux montre que l'avantage du refuge, pour les mâles d'*Eucera*, n'est pas de commencer à voler plus tôt le matin. Il semble en fait que la fleur serve simplement d'abri, où ces insectes trouvent une sécurité relative et une température légèrement supérieure à celle de l'air ambiant (écart moyen de 0,9°C à 2°C selon les jours), ce qui limite leurs dépenses énergétiques.

Les Eucères mâles ont une tendance agrégative dans les fleurs. Cette tendance renforce les avantages que l'on vient de citer. En effet, au niveau sécurité, l'agrégation offre plusieurs atouts aux abeilles mâles. Premièrement, elle induit une dilution des risques pour chaque individu, face à la prédation dans les fleurs. Cette prédation peut, par exemple, être exercée par des araignées spécialisées [Herrera et Pellmyr, 2002], mais aussi, notamment, par des fourmis. Deuxièmement, l'agrégation des insectes limite leurs pertes de chaleur, et leur permet d'être moins engourdis que s'ils étaient séparés. Ils seront dès lors plus prompts à réagir en cas de danger. Troisièmement, les abeilles se reposant par phases de sommeil plus ou moins profondes [Kaiser et Steiner-Kaiser, 1983 ; Kaiser, 1995], en agrégats, il y a plus de probabilités qu'un individu perçoive un danger et disloque le groupe, sauvant une partie de ses congénères.

Par ailleurs, en examinant l'influence de l'orientation du tube dans le choix d'un refuge, nous avons montré que les Eucères mâles ont tendance à choisir les tubes les moins exposés aux vents dominants et les mieux réchauffés en début de journée. Ces abeilles sont donc capables d'apprendre quel tube choisir, ce qui soutient le fait qu'elles se réfugient en partie pour éviter les conditions climatiques défavorables et profiter de l'ambiance légèrement plus chaude de l'intérieur de la fleur.

Le refuge de nuit est quantitativement plus important que celui de jour, en terme de nombre d'insectes réfugiés dans les fleurs et de taille des agrégats. Mais c'est un phénomène plus long. Or, l'intérêt pour la plante n'est pas le refuge des insectes en lui-même, mais sa répétition dans le temps, permettant que le pollen déposé sur les insectes soit transféré de fleur en fleur. C'est donc la succession du refuge de nuit, relativement constant, et des refuges de jour, dépendants des conditions climatiques, qui assure une grande partie des transferts polliniques. L'idéal pour la pollinisation des *Iris* est un temps variable, avec alternance de passages chauds et ensoleillés, et de passages brumeux, couverts ou venteux.

Les mâles du genre *Eucera* se trouvent, en moyenne, réfugiés dans 7,8 % des fleurs d'*Iris* pendant la journée, et dans 24,0 % la nuit. Autrement dit, si la fleur est réceptive pendant cinq jours et cinq nuits, elle sert 1,6 fois de refuge à des Eucères. Le nombre d'Eucères réfugiées ensemble varie entre 1 et 25 la nuit et entre 1 et 10 la journée, avec une forte dispersion.

L'efficacité des transports de pollen entre les refuges floraux, par ces abeilles mâles, dépend de l'espèce. Les mâles des sous-genres *Synhalonia* et *Eucera*, les plus fréquents aux *Cèdres* et à *Laqlouq*, sont aussi les plus efficaces : ils portent en moyenne 16,2 (écart type : 25,8) et 19,4 (écart type : 34,7) grains de pollen par individu, respectivement. Le sous-genre *Hetereucera* est un peu moins efficace, mais c'est le seul recensé sur la petite population d'*Ain el Hramyé*. Les mâles de ce groupe transportent en moyenne 11,7 (écart type : 24,6) grains de pollen. Avec 1,4 (écart type : 3,2) grains de pollen par individus, et une taille vraiment inférieure à celle des autres groupes, le sous-genre *Pteneucera* présente une efficacité nettement moindre. Quoiqu'il en soit, les visites d'Eucères déposent moins de pollen que celles de Xylocopes, et une visite n'est en général pas suffisante pour réaliser la pollinisation de tous les ovules d'un tube floral. Quand un agrégat se forme dans un tube, par contre, une quantité suffisante de pollen peut être déposée pendant le refuge des abeilles.

Si les *Iris Oncocycles* paraissent tout à fait adaptés à la visite des Xylocoptes, ils présentent aussi plusieurs adaptations au refuge des Eucères. Premièrement, la floraison a lieu alors que les nuits sont encore fraîches et les périodes de mauvais temps (vent, nuages, brume) encore fréquentes, ce qui est favorable au refuge. Ensuite, la fleur offre des cavités internes (tubes) permettant l'agrégation de plusieurs individus, et suffisamment profondes pour que ceux-ci soient peu visibles. L'influence de la taille de la fleur dans le choix d'un refuge est d'ailleurs souvent significative, indiquant que cette adaptation résulte d'une PMS favorable aux fleurs les plus grandes. L'influence de la hauteur de la fleur est souvent, aussi, significative et les fleurs les plus hautes, en général les plus facilement repérables, sont mieux adaptées pour attirer les réfugiés. Enfin, la couleur de la fleur est telle que les cavités internes sont globalement plus chaudes que l'air extérieur.

Notons que comme le réchauffement floral se fait passivement, grâce au rayonnement solaire, les coûts énergétiques pour la plante, de la pollinisation par les réfugiés, sont ici aussi relativement faibles une fois la fleur formée. D'autre part, comme le mode de pollinisation par refuge est assez rare dans la nature, les *Iris* ne sont pas concurrencés, à ce niveau, par d'autres plantes.

5. Dualité du système de pollinisation

Les *Iris Oncocycles* libanais ont donc un système de pollinisation double, les deux modes de transferts polliniques étant complémentaires. Les visites de Xylocoptes mâles ont lieu surtout par beau temps, la journée, et sont très efficaces pour déplacer le pollen de fleur en fleur. Mais la fréquence des visites pollinisantes n'est pas suffisante pour une pollinisation efficace de la population. Les mâles d'Eucères se réfugient plutôt par mauvais temps, et pénètrent les tubes floraux beaucoup plus fréquemment que les Xylocoptes. Individuellement, ils sont moins efficaces pour transférer le pollen que ces derniers. Mais quand ils se rassemblent en agrégats, les déplacements de pollen sont beaucoup plus importants. Globalement, la pollinisation par les réfugiés est plus importante que celle effectuée par les Xylocoptes, qui apparaissent plutôt comme des pollinisateurs complémentaires. Néanmoins, l'importance relative des deux modes de pollinisation dépend sans doute des effectifs de chacun des groupes de pollinisateurs.

Cette dualité dans le système de pollinisation est un atout pour la plante. La fleur peut en effet être pollinisée quelles que soient les conditions climatiques. Or, celles-ci varient au cours de la floraison, et même d'année en année [Saad L., comm. Pers.]. De plus, la dépendance vis-à-vis de chacun des groupes de pollinisateurs est moins poussée, et la pollinisation reste possible si des changements surviennent dans les populations d'Eucères ou de Xylocoptes. Six espèces d'Eucères se réfugient dans *I. cedretii*, contre deux espèces seulement de Xylocoptes, mais ces dernières sont très répandues et se rencontrent dans des milieux très variés.

Au niveau génétique, également, la coexistence de deux modes de pollinisation est intéressante pour les *Iris*. La sélection induite par l'un des groupes de pollinisateurs (PMS) n'agit, en effet, pas nécessairement dans le même sens et selon les mêmes mécanismes que celle induite par l'autre groupe. Selon Avishay et Zohary [1980], la coévolution des *Iris*

Oncocycles avec les pollinisateurs de grande taille explique la présence de structures florales comme les tubes ou la tache « onco », à qui ils attribuent un rôle de « piste d'atterrissage ». Ils soulignent cependant que, malgré que ces adaptations apparaissent à travers l'ensemble de la section, de grandes différences de structure, de taille et de couleur persistent. En fait, la PMS induite par les réfugiés agit en faveur des individus ayant des fleurs grandes et hautes, alors que la sélection due aux *Xylocopes* agirait plutôt au niveau de la tache « onco ». Cette double sélection assure, à long terme, le maintien d'une forte diversité génétique au sein des populations. Mais elle peut également conduire à des divergences entre populations, exposées à une entomofaune légèrement différente. La PMS est même d'autant plus importante qu'il n'y a pas, au sein de la section, de barrières reproductives basées sur la stérilité ou le manque de viabilité des hybrides. Les espèces Oncocycles libanais sont en effet tous interfertiles [Avishay et Zohary, 1977].

Il est difficile de classer les *Iris* Oncocycles selon le syndrome de pollinisation, puisque celui-ci est intermédiaire. La fleur présente un ensemble de caractères qui montrent qu'elle sert efficacement de refuge pour les abeilles solitaires, comme la couleur foncée, la taille des tubes et leur forme. Mais en parallèle, elle arbore un caractère permettant la pollinisation par duperie sexuelle : la tache « onco », typique de cette section du genre *Iris*. Les abeilles visées par cette tromperie ont, en outre, une taille pour lesquels les tubes sont tout à fait adaptés.

6. Implication pour la conservation

Si les *Iris* Oncocycles libanais bénéficient d'un système de pollinisation adapté et résistant aux éventuels changements dans l'écosystème, ils restent cependant des espèces menacées à court terme. L'urbanisation exagérée de certaines zones de montagne reste la menace la plus lourde et la plus directe, mais d'autres menaces se dévoilent depuis que l'on connaît les pollinisateurs de ces végétaux.

Ainsi, par exemple, les pulvérisations de pesticide dans les vergers peuvent troubler l'entomofaune associée aux populations d'*Iris* voisines, et la flore, comme cela semble être le cas à *Ain el Hramyé*. Cette petite population, déjà très menacée par l'extension des vergers, semble en effet souffrir de dérèglements dans l'écosystème puisqu'une partie de celle-ci a été presque totalement décimée par les cétoines. Ces floriphages ne sont pas si destructeurs dans les autres populations, moins anthropisées.

Un autre danger est lié à la destruction des sites de nidification des abeilles solitaires. Les Eucères, notamment, nidifient dans le sol, et les nids sont parfois concentrés dans certaines zones [Malyshev, 1936]. Les activités humaines observées à proximité des populations d'*Iris*, comme l'exploitation de carrières et la construction de bâtiments (et autres infrastructures), pourraient donc altérer les populations de pollinisateurs.

Enfin, une attention particulière devrait être portée à la présence de bois mort à proximité des populations, puisque c'est dans ce matériau que les *Xylocopes* femelles construisent leurs nids. Par ailleurs, il y a en général peu d'arbres près des populations d'*Iris*. Le bois mort y est donc peu abondant.

Les *Iris Oncocycles* endémiques des montagnes libanaises sont des plantes allogames strictes, dont la dispersion du pollen est assurée par les insectes. Ils possèdent un système de pollinisation original et adapté aux conditions rencontrées dans leur biotope. Ce système de pollinisation est double : il est basé, d'une part, sur le phénomène de refuge floral, et d'autre part, sur les visites des mâles de *Xylocopes*. Les principaux pollinisateurs sont des Hyménoptères de la famille des Anthophoridae appartenant aux genres *Xylocopa* et *Eucera*. Les deux espèces de ce premier genre sont répandues et bien connues. Contrairement aux espèces d' *Eucera*, au nombre de six, sur lesquelles le présent travail apporte des informations écologiques nouvelles.

Les fleurs des *Iris* servent efficacement d'abris pour les insectes, pendant la nuit surtout, mais aussi pendant la journée. Dans ce dernier cas, la proportion de fleurs servant de refuge dépend des conditions climatiques. La faune s'y abritant est variée, comptant au moins 48 espèces, avec toutefois une nette dominance des mâles d' *Eucera* en terme d'abondance et d'efficacité de la pollinisation. Ces insectes y trouvent une sécurité relative et une température généralement supérieure à l'air extérieur. De plus, l'abri floral les protège du vent. Les principaux groupes de réfugiés ont d'ailleurs tendance à choisir les tubes orientés vers l'Est et le Nord-Est, à l'abri des vents dominants et du côté le mieux réchauffé le matin.

Les espèces d' *Eucera* ont tendance à s'agréger dans les fleurs, ce qui les rend beaucoup plus efficaces pour déplacer du pollen d' *Iris*. Les agrégats d'abeilles mâles peuvent compter jusqu'à 25 individus par fleur, et se forment principalement dans les fleurs isolées ou appartenant à des petites touffes, et dans les zones de faible densité. Les réfugiés ont aussi tendance à préférer les fleurs les plus hautes et les plus grandes, ce qui implique une sélection de type PMS (« *Pollinator-Mediated Selection* ») sur la taille des fleurs et la longueur de la tige florale.

Les *Xylocopes* sont de gros visiteurs floraux, très efficaces en terme de transports polliniques. Ils sont surtout présents par temps ensoleillé, mais ont été observés par temps nuageux ou par grand vent. Ils ne visitent les tubes floraux des *Iris* que rarement, comparativement à leur présence sur les sites. De nombreux arguments soutiennent l'hypothèse selon laquelle ces abeilles mâles sont attirées vers la fleur et le tube par un phénomène de tromperie sexuelle, basé sur la présence de la tache « onco » sur le labelle, pouvant imiter une femelle à l'entrée du tube. La tache « onco » est, par ailleurs, typique de cette section du genre *Iris*.

L'existence de deux modes de pollinisation complémentaires est un atout pour la plante, puisque cela diminue sa dépendance vis-à-vis de chacun des groupes de pollinisateurs, et vis-à-vis des conditions climatiques, encore changeantes durant la floraison. Cela assure également, à long terme, via deux mécanismes de sélection différents, le maintien d'une certaine variabilité génétique indispensable à ces végétaux. D'autre part, les deux modes de pollinisation demandent assez peu de dépenses énergétiques à la plante, et comme ils sont originaux, ils sont peu soumis à la compétition inter-spécifique dans l'attraction des pollinisateurs.

Malgré tout, les individus ne fructifient pas tous chaque année, certaines fleurs manquant de visites. De plus, le taux de fécondation est en moyenne assez faible, les fruits contenant toujours une certaine proportion d'ovules non-fécondés. Ceci semble inhérent à l'espèce, puisque des apports artificiels de pollen sur fleurs ouvertes n'augmentent pas le taux de fécondation et la mise à graine. Quoiqu'il en soit, en l'absence de menace anthropique, les populations ne semblent pas régresser.

Les menaces pesant sur les populations endémiques d'*Iris Oncocycles* libanais sont nombreuses, et varient selon les sites. L'urbanisation intensive en est la principale et représente le danger le plus imminent pour les populations se trouvant à proximité des stations de sports d'hiver. L'exploitation de carrières et de terrasses horticoles sont deux autres danger d'importance.

A l'avenir, si des mises en défens des zones concernées ne sont pas possibles (terrains privés et prisés), des transplantations pourraient être envisagées. Dans ce cas, il serait indispensable de vérifier si l'entomofaune associée à la pollinisation des *Iris* est suffisamment représentée dans le nouvel habitat. Parallèlement, des études concernant la dispersion des diaspores devraient être menées, puisque les organismes assurant cette dispersion sont, eux aussi, indispensables à une dynamique équilibrée des populations.

Références bibliographiques

- Abi-Saleh B., Nasser N., Rami H., Safi N., Safi S., Tohme H. (1996) La Flore Terrestre. *In* : Khouami M., Bassil M., Fortunat L., Hayek A. (1996) Etude de la diversité biologique au Liban. Liban : Ministère de l'Agriculture et PNUE.
- Avishai M., Zohary D. (1997) Chromosomes in the oncocyclus irises. *Bot. Gaz.* 138(4): 502-511.
- Avishai M., Zohary D. (1980) Genetic affinities among the oncocyclus irises. *Bot. Gaz.* 141(1): 107-115.
- Bellmann H. (1999) Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe- L'identification, le comportement, l'habitat. Lausanne-Paris : Delachaux et Niestlé. 336 pp.
- Bosch M., Simon A., Rovira A.M., Molero J., Blanché C. (2002) Pollination ecology of the pre-pyrenean endemic *Petrocoptis montsicciana* (Caryophyllaceae): effects of population size. *Biological J. of the Linnean Soc.* 76: 79-90.
- Campbell D.R., Waser N.M., Price M. (1996) Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 77(5): 1463-1472.
- Campbell N.A. (1995) Biology. Bruxelles: De Boeck-Wesmael. 1190 pp.
- Carroll A.B., Pallardy S.G., Galen C. (2001) Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 88(3): 438-446.
- Caruso C.M., Peterson S.B., Ridley C.E. (Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *Am. J. Bot.* 90(9): 1333-1340.
- Chinery M. (1988) Insectes d'Europe occidentale. Paris: Arthaud. 320 pp.
- Davis P.H. (1946) Oncocyclus irises in the Levant. *The J. of the Royal Hort. Soc.* 121: 93-97.
- El-Kallab F.N. (1996) Facteurs socio-économiques affectant la biodiversité. *In* : Khouami M., Bassil M., Fortunat L., Hayek A. (1996) Etude de la diversité biologique au Liban. Liban : Ministère de l'Agriculture et PNUE.
- Elle E., Carney R. (2003) Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.* 90(6): 888-896.

- Emms S.K., Arnold M.L. (2000) Site-to-site differences in pollinator visitation patterns in a Louisiana Iris hybrid zone. *Oikos* 91: 568-578.
- Engel E.C., Irwin R.E. (2003) Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *Am. J. Bot.* 90(11): 1612-1618.
- FAO/PNUD (1971) Projet d'irrigation de Koura-Zgharta - Annexe 1 : le milieu physique. République Libanaise, Ministère des ressources hydrauliques et électriques. 74 pp.
- Fleming P.A., Nicolson S.W. (2002) How important is the relationship between *Protea humiflora* (Proteaceae) and its non-flying mammal pollinators? *Oecologia* 132: 361-368.
- Florence L. (2000) Caractérisation de la guildes pollinisatrice de *Phaseolus vulgaris* L. x *Phaseolus coccineus* L. dans les Andes péruviennes. Mémoire de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 64 pp.
- Galen C., Gregory T., Galloway L.F. (1989) Costs of self-pollination in a self-incompatible plant, *Polemonium viscosum*. *Am. J. Bot.* 76(11): 1675-1680.
- Galen C., Stanton M.L. (2003) Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.* 90(5): 724-729.
- Giberneau M., Barabé D., Cerdan P., Dejean A. (1999) Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *Int. J. Plant Sci.* 160(6): 1135-1143.
- Haddad M. (1981) Le Liban: Milieu et population. Beyrouth: Uni printing Press. 347 pp.
- Heinrich B., Raven P.H. (1972) Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- Herrera C.M. (1995) Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76(5): 1516-1524.
- Herrera C.M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators : A devil's advocate approach In: Lloyd D.G. (1996) Flora biology-Studies on floral evolution in animal-pollinated plants. New York: Chapman & Hall. pp. 65-87.
- Herrera C.M., Pellmyr O. (2002) Plant-Animal interactions. An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science, 313 pp.

- Ishii H.S., Sakai S. (2001) Implication of geitonogamous pollination for floral longevity in *Iris gracilipes*. *Funct. Ecol.* 15: 633-641.
- Jacob-Remacle A. (1990) Abeilles sauvages et pollinisation. Gembloux : Unité de Zoologie générale et appliquée de la Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux. pp 5-6.
- Johnson S.D., Peter C.I., Nilsson L.A., Ågren J. (2003) Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84(11): 2919-2927.
- Jones K.N., Reithel J. (2001) Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.* 88(3): 447-454.
- Kaiser W., Steiner-Kaiser J. (1983) Neuronal correlates of sleep, wakefulness and arousal in a diurnal insect. *Nature* 301: 707-709.
- Kaiser W. (1995) Rest at night in some solitary bees- a comparison with the sleep-like state of honey bee. *Apidologie* 26: 213-230.
- Kearns C.A., Inouye D.W. (1993) Techniques for pollination biologists. Niwot, Colorado: University Press of Colorado. pp 263-390.
- Kearns C.A., Inouye D.W., Waser N.M. (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kearns C.A. (2001) North American Dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. *Conservation Ecology* 5(1): 5.
- Kevan P.G. (1975) Sun-tracking solar furnaces in High Arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189: 723-726.
- Khouzami M., Bassil M., Fortunat L., Hayek A. (1996) Etude de la diversité biologique au Liban. Liban : Ministère de l'Agriculture et PNUE.
- Kohlein F. (1987) *Iris*. London: Bastford. 370 pp.
- Körner C. (1999) Alpine plant life- Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer. 338 pp.
- Larson B.M.H. (1998) Visitation of the endemic Dwarf Iris, *Iris lacustris*, by Halictid bees, *Augochlorella striata*. *Canadian Field-Naturalist* 12 (3): 522-524.

- Lennarston T. (2002) Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83(11): 3060-3072.
- Mal T.K., Lovett-Doust J., Lovett-Doust L., Mulligan G.A. (1992) The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. *Can. J. Plant Sci.* 72: 1305-1330.
- Malyshev S.I. (1936) The nesting habits of solitary bees. Madrid: EOS, Revista Española de Entomología. 309 pp.
- Mathew B. (1989) The Iris. Portland, Oregon: Timber Press. 215 pp.
- Michener C.D. (2000) The bees of the world. Baltimore: The Johns Hopkins University press. 913 pp.
- Michez D. (2002) Monographie systématique, biogéographique et écologique des Mellitidae (Hymenoptera, Apoidea) de l'Ancien Monde- Premières données et premières analyses. Mémoire de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 107 pp.
- Molina-Freaner F., Rojas-Martinez A., Fleming T.H., Valiente-Banuet A. (2004) Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pectin-arboriginum* in north-western México. *J. of Arid Environments* 56(1): 117-127.
- Morgan T.M. (2001) Plant reproductive strategy and pollinator foraging. Washington: WSU, School of Biological Sciences. 24 pp.
- Mouterde P. (1970) Nouvelle flore du Liban et de la Syrie. Tome II. Beyrouth: Imprimerie catholique. 727 pp.
- Mustajärvi K., Siikamäki P., Rytkönen S., Lammi A. (2001) Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *J. of Ecology* 89: 80-87.
- Nilsson L.A. (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334:147-149.
- Ockendon D.J., Currah L. (1977) Self-pollen reduces the number of cross-pollen tubes in the styles of *Brassica oleracea* L. *New Phytol.* 78: 675-680.
- Olesen J.M., Valido A. (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in ecology and evolution* 18(4): 177-181.
- Proctor M., Yeo P. (1973) The pollination of flowers. London: Collins. 418 pp.

- Rix M. (1997) Section *Oncocyclus* (Siemssen) Baker. In : *A guide to Species Irises*. The Species Group of the British Iris Society (ed.). London: Cambridge Press. pp. 62-89.
- Saad L. (2003) Etude écogéographique et biologie de la conservation des Iris oncocycles endémiques du Liban. Mémoire de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 64 pp.
- Sapir Y. (2003) Pollination ecology of *Oncocyclus* irises. Thèse de doctorat. Hebrew University of Jerusalem. 97 pp.
- Schemske D.W., Husband B.C., Ruckelshaus M.H., Goodwillie C., Parker I.M., Bishop J.G. (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75(3): 584-606.
- Seymour R.S., White C.R., Gibernau M. (2003) Heat reward for insect pollinators. *Nature* 426: 243-244.
- Spichiger R.E., Savolainen V.V., Figeat M., Jeanmonod D. (2002) Botanique systématique des plantes à fleurs – Une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérées et tropicales. Lausanne : Presses Polytechniques et Universitaires Romandes. 413 pp.
- Stanton M.L., Snow A.A., Handel S.N. (1986) Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625-1627.
- Tcherkez G. (2002) Les fleurs- Evolution de l'architecture florale des angiospermes. Paris : Dunod. pp. 92-159.
- Totland O. (1996) Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flower temperature, insect visitation, and seed production. *Am. J. Bot.* 83(4): 452-458.
- Turlan T. (2002) Géologie et paléontologie au Liban. *Minéraux & Fossiles* 304 : 5-16.
- Velterop O. (2000) Effects of fragmentation on pollen and gene flow in insect-pollinated plant populations. Thèse de doctorat. Rijkuniversiteit Groningen. 156 pp.
- Waser N.M., Price M.V. (1991) Reproductive costs of self-pollination in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): are ovules usurped? *Am. J. Bot.* 78(8): 1036-1043.

Wesselingh R.A., Arnold M.L. (2000) Pollinator behaviour and the evolution of Louisiana Iris hybrid zones. *J. Evol. Biol.* 13: 171-180.

Zahradník J. (1988) Guide des Insectes. Fribourg : Hatier. p.238.

Sites internet consultés

http://www.semide-lb.org :	Données climatiques sur le Liban.
http://www.carnet.de.route.free.fr :	Cartes.
http://www.agriculture.gov.lb :	Site du Ministère de l'Agriculture au Liban.

Toutes les illustrations non-référencées dans le texte ont été faites par l'auteur.