



HAL
open science

Distribution et reproduction de *Dichaea pendula* (Orchidaceae) le long d'un gradient altitudinal dans la Mata Atlântica de montagne

Baptiste Benoit-Lizon

► **To cite this version:**

Baptiste Benoit-Lizon. Distribution et reproduction de *Dichaea pendula* (Orchidaceae) le long d'un gradient altitudinal dans la Mata Atlântica de montagne. Sciences agricoles. 2015. dumas-01241988

HAL Id: dumas-01241988

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01241988>

Submitted on 11 Dec 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AGROCAMPUS OUEST

CFR ANGERS

HORTICULTURE, M2 DA GEEFT et STVE 2014 - 2015

AgroParisTech, Centre de Montpellier, France

Distribution et reproduction de *Dichaea pendula* (Orchidaceae) le long d'un gradient altitudinal dans la Mata Atlântica de montagne

Baptiste BENOIT-LIZON

**MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES D'INGÉNIEUR AGROCAMPUS OUEST
SPÉCIALITÉ HORTICULTURE ET DE MASTER EN GESTION DES
ÉCOSYSTÈMES TROPICAUX D'AGROPARISTECH.**

Défendu à Montpellier, France, le 15 octobre 2015

Jury:

Sandra Nicolle - AgroParisTech

Leandro Freitas - Jardim Botanique de Rio de Janeiro

Rodrigo de Andrade Kersten - Pontificia Universidade Católica do Paraná

OCTOBRE 2015





Dichaea pendula (à partir de la gauche): Plante entière, fleur*, visite de la fleur par *Euglossini** et fruit dans le Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil

*Photos de Pinto (2014)

REMERCIEMENTS

Ce travail fut réalisé au sein du Jardin Botanique de Rio de Janeiro, Brésil, entre avril et octobre 2015, au cours du stage de fin d'étude d'Ingénieur Agrocampus Ouest, spécialité Horticulture, et de Master en Gestion de Ecosystèmes Tropicaux d'AgroParisTech.

Sa réalisation fut permise par la coopération entre ces différents organismes de recherche et d'enseignement supérieur parmi lesquels je remercie mon maître de stage, Leandro Freitas, de m'avoir accepté et intégré au sein du Jardin Botanique de Rio de Janeiro. Je suis reconnaissant pour l'opportunité d'avoir mené cette étude passionnante qui m'a permise d'atteindre des objectifs professionnels et personnels. Souhaitant continuer dans les études écologiques ou botaniques de la canopée, ce stage m'a permis d'approfondir mes compétences en escalade arboricole ainsi que mes connaissances botaniques et entomologiques. Je remercie Leandro Freitas pour sa gentillesse et son aide tout au long du stage.

Je remercie également Sandra Nicolle, représentant AgroParisTech, qui a accepté d'évaluer ce stage, à l'écrit comme à l'oral, dans la langue locale, c'est à dire en portugais. Sandra a toujours été disponible pour m'aider et pour répondre à mes nombreuses questions concernant le résultat final de l'étude présentée dans ce mémoire.

Je dédie ce mémoire à Marie-Claude Asseray, directrice de la vie étudiante d'Agrocampus Ouest, qui m'a accompagné et soutenu tout au long de mon parcours atypique dans la spécialisation en horticulture et foresterie tropicale.

Je remercie mon frère, Guillaume Benoit-lizon, qui m'a considérablement aidé dans les collectes de terrains, particulièrement pour transporter le lourd matériel d'escalade. Sans son aide, la collecte des données aurait pris beaucoup plus de temps.

Les collègues du laboratoire du JBRJ, Francisco G. Gonzálvez et Marina M. Muniz, ont été des compagnons et des appuis importants dans cette étude, je les remercie pour les riches discussions et conseils.

Je remercie le JBRJ et le CNPq (à travers le programme Science Sans Frontières - mobilité PVE), respectivement, pour l'infrastructure et l'appui financier nécessaire à la réalisation de cette étude.

Enfin, je remercie ma famille qui m'a toujours soutenu dans mes projets, qui m'emmenèrent souvent loin de la maison, à la découverte de nouveaux horizons, de nouvelles cultures et de nombreuses bonnes expériences.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

RÉSUMÉ.....1

ABSTRACT.....1

PRÉSENTATION.....2

I. INTRODUCTION.....3

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....5

1. Aire d'étude 5
2. Espèces étudiées 6
 - A) *Dichaea pendula* 6
 - B) Les abeilles de la tribu Euglossini (Apidae) 7
3. Inventaire de *Dichaea pendula* 8
4. Analyses statistiques 11

III. RÉSULTATS.....12

1. Distribution spatiale de *Dichaea pendula* 12
2. Développement végétatif et reproduction de *Dichaea pendula* 13

IV. DISCUSSION.....16

1. Distribution spatiale de *Dichaea pendula* 16
2. Développement végétatif et reproduction de *Dichaea pendula* 17

V. CONCLUSION.....19

CONSIDÉRATIONS FINALES.....20

BIBLIOGRAPHIE.....21

ANNEXE.....25

Liste des figures:

| | |
|---|-------|
| <i>Dichaea pendula</i> (à partir de la gauche): Plante entière, fleur*, visite de la fleur par <i>Euglossini</i> * et fruit dans le Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil; *Photos de Pinto (2014) | |
| Escalade dans la canopée utilisant single rope technique au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil.. | 2-3 |
| Figure 1: Localisation du Parc National de la Serra dos Orgãos, Teresópolis, RJ, Brésil; Sources: www.mma.gov.br et Google Map | 5 |
| Figure 2: Topographie du Parnaso, Doigt de Dieu, Teresópolis, RJ, Brésil. | 5 |
| Figure 3: <i>Dichaea pendula</i> (à partir de la gauche): Plante entière, fleur*, visite de la fleur par <i>Euglossini</i> * et fruit dans le Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil; *Photos de Pinto (2014) | 6 |
| Figure 4: Mâle d'abeille <i>Euglossini</i> capturé au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 7 |
| Figure 5: Chemins et phorophytes inventoriés systématiquement au Parnaso le long du gradient altitudinal (940-1 290 m), Teresópolis, RJ, Brésil. Sources du fond de carte: Google Earth. | 8 |
| Figure 6: L'escalade dans la canopée en utilisant la SRT. Installation de la corde d'ascension à l'aide d'un lance-pierre, escalade SRT, déplacement dans le houppier en DRT et collecte des données. | 8-9 |
| Figure 7: Inventaire adaptatif en <i>cluster</i> de 15 unités (cercles représentant les phorophytes) formant un <i>réseau</i> de 5 unités (cercles verts). Les numéros représentent les différentes étapes d'agrandissement de l'inventaire et les cercles verts représentent les arbres abritant <i>D. pendula</i> . | 10 |
| Figure 8: Abondance de <i>Dichaea pendula</i> en fonction de la position dans les phorophytes au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 13 |
| Figure 9: Influence de la position des plantes dans les phorophytes (stratification verticale) sur la ramification de <i>Dichaea pendula</i> (GLM5, n=132). Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 13 |
| Figure 10: Nombre de fruits par plante de <i>Dichaea pendula</i> selon l'altitude et la ramification des plantes, Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 14 |
| Figure 11: Chemins et phorophytes inventoriés avec <i>Dichaea pendula</i> fructifiant au Parnaso le long du gradient altitudinal (940-1 290 m), Teresópolis, RJ, Brésil. Source du fond de la carte: Google Earth. | 15 |
| Le Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 19 |
| Orchidées en fleurs entre Avril et Septembre au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. | 21-24 |

Liste des tables:

| | |
|--|----|
| Table 1 : Résumé des différents tests GLMs soumis à la sélection selon le critère AIC. | 11 |
| Table 2: GLMs considérés pour l'analyse de la fréquence de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 12 |
| Table 3: GLM considéré pour l'analyse de l'abondance de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso . | 12 |
| Table 4: GLM considéré pour l'analyse de la ramification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 13 |
| Table 5: GLMs considérés pour l'analyse de la floraison de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 14 |
| Table 6: GLM considéré pour l'analyse de la fructification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 14 |
| Table 7: Matrice de corrélation entre les différentes variables des fruits et l'altitude (Test de Spearman) au Parnaso.. | 15 |

Liste des annexes:

| | |
|---|----|
| Annexe 1: Inventaire adaptatif en <i>cluster</i> de <i>D. pendula</i> le long d'un gradient altitudinal au Parnaso. | 25 |
| Annexe 2: Sélection de modèles selon l'AIC du Test 1. Analyse de la fréquence de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 25 |
| Annexe 3: Sélection de modèles selon l'AIC du Test 3. Analyse de l'abondance de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 25 |
| Annexe 4: Sélection de modèles selon l'AIC du Test 4. Analyse de la ramification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 26 |
| Annexe 5: Sélection de modèles selon l'AIC du Test 5. Analyse de la floraison de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 26 |
| Annexe 6: Sélection de modèles selon l'AIC du Test 6. Analyse de la fructification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 26 |
| Annexe 7: Analyse de la déviance des GLMs sélectionnés pour le Test 1, analyse de la fréquence de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso | 26 |
| Annexe 8: Analyse de la déviance du GLM sélectionné pour le Test 4, analyse de la ramification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 26 |
| Annexe 9: Analyse de la déviance des GLMs sélectionnés pour le Test 5, analyse de la floraison de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 27 |
| Annexe 10: Analyse de la déviance du GLM sélectionné pour le Test 6, analyse de la fructification de <i>Dichaea pendula</i> au Parnaso. | 27 |
| Annexe 11: Liste des symboles et abréviations par ordre d'apparition. | 27 |

RÉSUMÉ

Les gradients altitudinaux s'accompagnent de variations environnementales qui influent sur la distribution des espèces végétales et leurs interactions écologiques. Dans ce travail, nous étudions la distribution d'une population d'orchidée *Dichaea pendula* (Aubl) Cogn. le long d'un petit gradient altitudinal dans une aire de forêt atlantique (Mata Atlântica) de montagne. La floraison et la production de fruits furent analysées pour évaluer l'effet potentiel des interactions plante-pollinisateur dans la distribution altitudinale de l'espèce, pollinisée par les mâles des abeilles Euglossini. Les individus furent inventoriés dans le Parc National de la Serra dos Órgãos entre 940 m et 1 290 m. Nous avons utilisé la sélection de modèles à partir du critère Akaike afin d'identifier les variables qui influencent la distribution altitudinale de la population. *Dichaea pendula* montra une distribution en agrégat dans la zone d'étude, et sa fréquence diminua le long du gradient altitudinal, avec une limite de présence aux alentours de 1 150 m. L'altitude eu un effet négatif sur le taux de fructification avec une limite de fructification aux alentours de 1 060 m. Dans une étude réalisée dans la même zone, il fut montré que l'abondance des abeilles Euglossini diminue avec l'augmentation de l'altitude, jusqu'à atteindre une limite de présence aux alentours de 1 100 m. Ces résultats indiquent que la raréfaction des abeilles Euglossini, avec l'augmentation de l'altitude, affecte la reproduction de l'espèce. La limite de présence de *D. pendula* dépasse légèrement les 1 100 m, ce qui s'expliquerait par la dispersion anémochore des plantes et leur capacité à se développer dans les conditions environnementales rencontrées au dessus de cette limite altitudinale. La distribution en agrégat des plantes semble être liée avec la dispersion à courtes distances de la plante-source. La faille dans la fructification due à la rareté/absence de pollinisateurs dans les plus hautes altitudes semble être un facteur limitant non seulement pour la reproduction sexuée, mais également pour la présence même de l'espèce dans ces altitudes, par la limitation de sources de semences.

Mots clés: démographie, Euglossini, gradients environnementaux, Mata Atlântica, Orchidaceae, pollinisation, succès reproductif.

ABSTRACT

Gradients of altitude translate into important environmental variations and in the distribution of plants and their ecological interactions. In the present work we study the distribution of an orchid population, *Dichaea pendula* (Aubl) Cogn. along a small gradient of altitude in montane coastline forest. Flowering and fruiting were analysed to evaluate the potential effects of plant-pollinator interactions on the distribution of the species along this altitude gradient, taking account that this species is pollinated by males of Euglossini bees which are constrained by altitude. Plant individuals were inventoried in the National Park of Serra dos Órgãos, between 940 m and 1290 m. We used model selection using Akaike method to identify the variables influencing the distribution of the population along the altitude. In the area of study, *Dichea pendula* had a patchy distribution and its frequency decreased along the gradient, moreover, it did not occur above 1150 m. Increase of altitude had no effect on flowering but a negative effect on fruiting rate, and no plants bearing fruits were observed above 1060 m. Other study in the same site have found that the abundance of Euglossini decreases in higher altitudes, and these bees are not found above 1100 m. Those results suggest that rarefaction of pollinator bees along this altitude gradient affects reproduction of *D. pendula*. The presence of the species above 1100 m can be explained by dispersion of its seeds through anemochory and its growth capacity under the environmental conditions in higher altitudes. Patchy distribution of the individuals in the area suggests that seed dispersion is mainly close to the mother plant. Reproductive failure due to pollinator rarefaction seems to be a major limiting factor for the presence of *D. pendula* in higher altitudes.

Key words: demography, Euglossini bees, altitude gradient, Brazilian Atlantic Forest, Orchidaceae, pollination, reproductive failure.

PRÉSENTATION

Chercheurs et étudiants du Jardin Botanique de Rio de Janeiro (JBRJ), ainsi que d'autres institutions, étudient l'écologie des populations et plus particulièrement les interactions écologiques de plantes de la canopée, dont les épiphytes, dans une aire de forêt atlantique (Mata Atlântica), dans le cadre d'une ample proposition de recherche intitulée "Attraction et répulsion de visiteurs floraux et frugivores dans les processus de pollinisation et dispersion des graines", coordonnée par le Dr. Leandro Freitas. "En abritant une des flores les plus diversifiée de la planète, laquelle dispose d'une bonne connaissance sur la composition et la taxonomie des espèces [...], la Mata Atlântica est un biome d'intérêt pour l'étude des interactions plante-pollinisateur" (Freitas, 2014).

Dans le cadre de mon mémoire de fin d'études, à partir d'avril 2015, j'ai réalisé sur une durée de six mois mon stage au sein du JBRJ, intégré à cette proposition de recherche. L'objectif fut de développer une étude centrée sur la biologie de la pollinisation par des abeilles de la tribu Euglossini de l'espèce d'orchidée épiphyte *Dichaea pendula* dans la Mata Atlântica. Cette étude fut à l'origine de la rédaction du mémoire présenté ici pour l'obtention du titre d'Ingénieur Agrocampus Ouest en Horticulture et de Master en Gestion des Ecosystèmes Tropicaux d'AgroParisTech. Le travail de terrain se déroula dans une aire protégée de Mata Atlântica de montagne du Parc National de la Serra dos Órgãos (Parnaso), à Teresópolis, une aire de protection localisée à une centaine de kilomètres au nord de la ville de Rio de Janeiro. Le projet fut réalisé grâce au financement du Conseil National de Développement Scientifique et Technologique (CNPq), dans le cadre du programme Science Sans Frontières (CSF).

Une étude antérieure réalisée entre 2013 et 2014 par Alessandra R. Pinto, sous la direction du Dr. Freitas, dans la même aire protégée, a fourni des informations sur la répartition et l'abondance des abeilles Euglossini le long d'un gradient altitudinal sur une année, en plus d'établir une liste d'orchidées-à-odeur présentes dans cette zone. Dans cette étude, il fut montré que l'abondance des abeilles diminue drastiquement avec l'augmentation de l'altitude et il apparaît une limite pour la présence même de ces abeilles aux alentours de 1 100 m.

Ces résultats suggèrent que les orchidées pollinisées exclusivement par les abeilles Euglossini doivent suivre une distribution altitudinale similaire. Au-delà des variations microclimatiques dues à l'augmentation de l'altitude, ce travail prétend étudier l'effet potentiel des interactions plante-pollinisateur dans la distribution altitudinale des plantes. *Dichaea pendula* est l'orchidée-à-odeur la plus fréquente dans cette zone et elle fut sélectionnée comme espèce étudiée pour cette recherche.

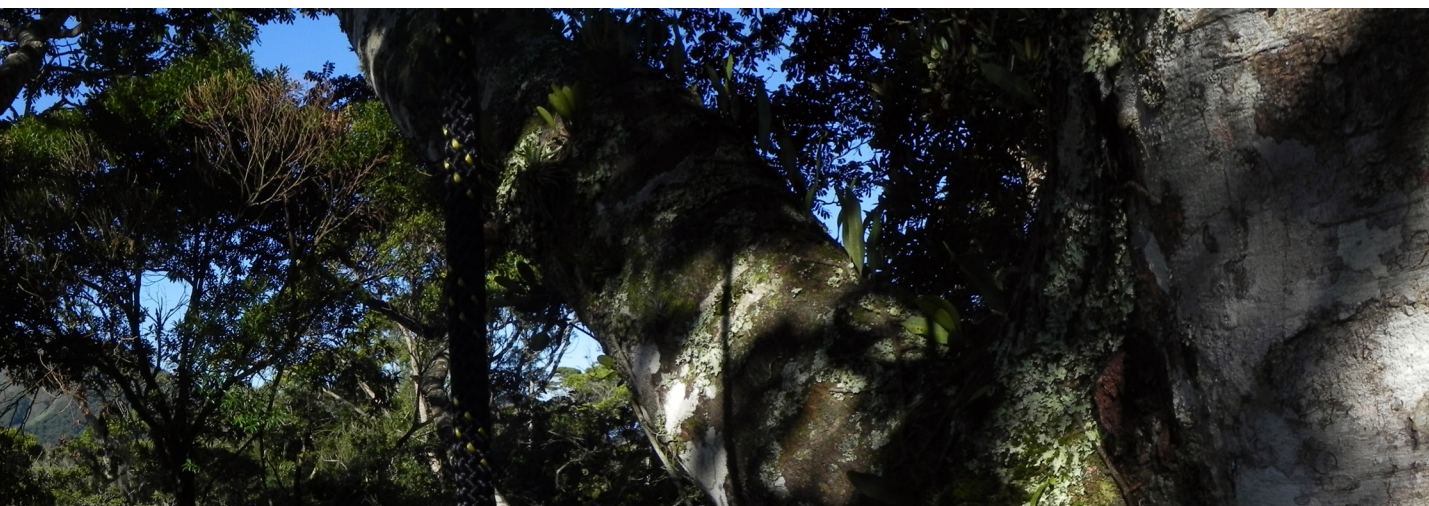


I. INTRODUCTION

La forêt littorale brésilienne, ou Mata Atlântica, est composée de différentes formations, des forêts ombrophiles denses humides de basses altitudes, de montagne et de haute montagne le long des côtes, aux forêts semi-déciduales et mixtes plus à l'intérieur des terres et de formations ouvertes, comme les « restinga » et les pâturages d'altitude (Ministério do Meio Ambiente : Ministère de l'environnement brésilien). Sa biodiversité et son taux d'endémisme sont particulièrement élevés et une grande partie ne se rencontre que dans la canopée, incluant une grande richesse d'espèces épiphytes vasculaires (Freitas et al., 2015). Les épiphytes peuvent représenter jusqu'à 50 % des espèces d'une forêt (Kersten et Silva, 2005) et les orchidées représentent 45 % des épiphytes de la Mata Atlântica. Elles ont une grande importance écologique dans les interactions biotiques et la régulation des microclimats comme du cycle de l'eau (Roberts et Dixon, 2008; Kersten, 2010). De plus, étant fortement associées aux conditions microclimatiques et aux interactions interspécifiques (Ruiz-Cordova et al., 2014), les épiphytes peuvent être considérées comme des indicateurs de conservation de la forêt (Roberts et Dixon, 2008; Kersten, 2010). Malgré qu'elles représentent une part importante de la biodiversité (Kersten et Silva, 2005; Freitas et al., 2015), les connaissances sur ces épiphytes sont encore limitées par la difficulté d'accès à la canopée mais également car les principales recherches en forêts tropicales se sont focalisées sur les arbres (Flores-Palacios et Garcia-Franco, 2001; Kersten, 2010; Antonelli et Sanmartín, 2011; Obermuller et al., 2014; Anderson et al., 2015; Freitas et al., 2015).

Parmi les relations plante-pollinisateur les plus spécialisées des angiospermes, se trouvent celles qui impliquent les abeilles de la tribu Euglossini ou "abeilles-d'orchidées", et plus précisément, les mâles qui pollinisent les "orchidées-à-odeur" (Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004). Ce terme est dû à la particularité de ces abeilles qui récoltent des odeurs de diverses sources, comme les fleurs de ces orchidées (Ramírez et al., 2002; Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004). Les orchidées-à-odeur sont définies comme des plantes qui offrent comme unique ressource certaines odeurs, lesquelles sont récoltées activement par les mâles d'euglossines (Ackerman, 1983; Roubik et Hanson, 2004), ce qui exclut les odeurs florales qui signalisent la présence d'autres ressources (par exemple, nectar). La collecte d'odeurs est associée à la pollinisation des orchidées par ces abeilles (Roubik et Hanson, 2004). Ce type de ressource et le mécanisme de pollinisation hautement spécialisé reflètent une partie de la complexité des mécanismes reproductifs des orchidées. Les espèces d'Orchidaceae des sous-tribus Catasetiinae et Stanhopeinae et certaines Zygopetaliinae (à laquelle appartient *Dichaea pendula*) sont exclusivement pollinisées par les mâles d'euglossines (Singer, 2003, Roubik et Hanson, 2004 et citations associées).

Escalade dans la canopée utilisant single rope technique au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil.



De nombreuses études montrent que la richesse spécifique des plantes est corrélée aux gradients altitudinaux en régions tropicales et que la richesse spécifique diminue avec l'augmentation de l'altitude comme le prévoit l'effet Rapoport ou bien que la plus grande richesse se retrouve dans les altitudes intermédiaires comme le prévoit l'effet du domaine moyen (Grytnes et Vetaas, 2002; Cronemberger, 2010; Borges, 2011; PUNCHI-MANAGE et al., 2013; Lawson et al., 2014). De fait, l'augmentation de l'altitude s'accompagne de la diminution de la température et de la pression atmosphérique, de l'augmentation de la radiation solaire et de variations dans la régime de pluie (Gentry, 1988; Lieberman et al., 1996; Lawson et al., 2014). Ainsi, l'altitude est un facteur important dans la différenciation floristique des forêts néo-tropicales et particulièrement pour la Mata Atlântica dans la région sud-est du Brésil (Oliveira-Filho et al., 1994). De façon similaire, la variation dans la composition floristique le long de gradients altitudinaux s'accompagne de variations dans les relations plante-animaux et la richesse spécifique de pollinisateurs. Par exemple, il existe une forte influence de l'altitude dans la distribution et l'abondance des abeilles Euglossini, lesquelles sont bien plus représentées dans les basses altitudes du Parnaso (Pinto, 2014). Il semble avoir une limite de présence même des abeilles aux alentours de 1 100 m (Pinto, 2014).

Un tel filtre environnemental dans la répartition des abeilles Euglossini supporte la proposition de l'hypothèse que les orchidées pollinisées par les mâles des abeilles suivent une distribution similaire à celles-ci. De plus, nous nous attendons à une limitation du succès reproductif des orchidées et de leur présence même au-delà de 1 100 m, où il y a réduction drastique de l'abondance des abeilles (q.v., Pinto, 2014). L'idée principale qui permet d'émettre cette hypothèse est que le succès dans la reproduction sexuelle des orchidées est hautement dépendant de la présence de pollinisateurs (Singer, 2003; Roberts et Dixon, 2008; Rosa-Manzano et al., 2014). Une liste d'orchidées-à-odeur potentiellement pollinisées par les euglossines fut élaborée dans l'aire de forêt de montagne du Parnaso (Pinto, 2014), facilitant ainsi les études qui cherchent à tester l'hypothèse décrite précédemment. Parmi ces orchidées, *Dichaea pendula* est l'une des plus fréquentes au Parnaso et très facilement reconnaissable en l'absence de fleurs ou de fruits, ce qui facilite son identification et l'accompagnement des individus sur le terrain pour l'étude des relations de pollinisation des orchidées-à-odeur. D'un autre côté, des registres sur les orchidées-à-odeur et précisément sur *D. pendula* montrent qu'elles peuvent pousser jusqu'à 2 500 m d'altitude (Descouvrières, 2011) et spécifiquement au Parnaso, il existe certains registres de *D. pendula* et d'autres espèces d'orchidées-à-odeur à des altitudes supérieures à 1 900 m (Cronemberger, 2010). Ces registres nous questionnent quant à l'importance de la présence de pollinisateurs pour la reproduction et la dispersion de ces orchidées.

Le but de cette étude fut d'évaluer la distribution des individus d'une population d'une espèce d'orchidée-à-odeur le long d'un gradient altitudinal en forêt de montagne, le long duquel fut vérifiée une réduction drastique des euglossines. L'étude porte sur l'espèce d'orchidée *D. pendula* et spécifiquement nous cherchons à répondre aux questions suivantes:

- 1) La distribution des individus diminue-t-elle le long du gradient altitudinal?
- 2) Le phorophyte (stratification vertical dans la canopée et taille) et/ou le gradient altitudinal influencent-ils les caractéristiques végétatives des individus?
- 3) Le succès reproductif des individus décroît-il le long du gradient?
- 4) L'absence des abeilles Euglossini représente-t-elle un filtre dans la pollinisation et la fructification des plantes au-dessus de 1 100 m?

Pour répondre à cela, j'ai d'abord étudié la distribution des individus de *Dichaea pendula* suivant un gradient altitudinal au Parnaso. Cette étape fut réalisée à travers la mesure de l'abondance et de la fréquence des individus et de leurs caractéristiques végétatives et reproductives. Enfin, les résultats furent analysés en relation à la distribution des individus d'Euglossini étudiée par Pinto (2014) au Parnaso.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. AIRE D'ÉTUDE

La zone d'étude se localise à une centaine de kilomètres au nord de Rio de Janeiro, dans le Parc National de la Serra dos Órgãos (partie la plus haute de la chaîne montagneuse de la Serra do Mar), unité de conservation créée en 1939 entre les villes de Teresópolis, Petrópolis, Magé et Guapimirim (figure 1). Il s'étend sur 20 mille ha avec un relief très accidenté allant de 80 m à 2 263 m (figure 2), 42 % du parc sont des pentes de plus de 30 degrés de déclivité (Cronemberger, 2010), ce qui se traduit par des forts gradients de température et de pluviosité. Le climat, dans la classification de Köppen, est de type Cwb tropical d'altitude avec une courte saison sèche (de juin à août) et des températures moyennes entre 13 et 23 °C. Nous y trouvons au moins trois types de forêts: la forêt pluviale de basses altitudes (<500 m); la forêt de montagne (500-1 500 m); la forêt de nuage (> 1 500 m). Nous y trouvons une haute biodiversité avec plus de 2 800 espèces de plantes, dont 369 espèces d'orchidées et plus de 100 espèces de bromélias (ICMBio). Cette étude fut réalisée dans la ville de Teresópolis, laquelle possède le plus grand réseau du parc, situé à 940 m d'altitude. La zone d'étude fut composée de tous les chemins principaux du parc allant de 940 m à 1 290 m d'altitude, tranche altitudinale où l'abondance des abeilles Euglossini diminue fortement avec l'augmentation de l'altitude (Pinto, 2014). Cette tranche altitudinale se caractérise par une Forêt Ombrophile Dense Montagnaise secondaire avec une canopée fermée d'une hauteur variant entre 10 m et 25 m de hauteur.

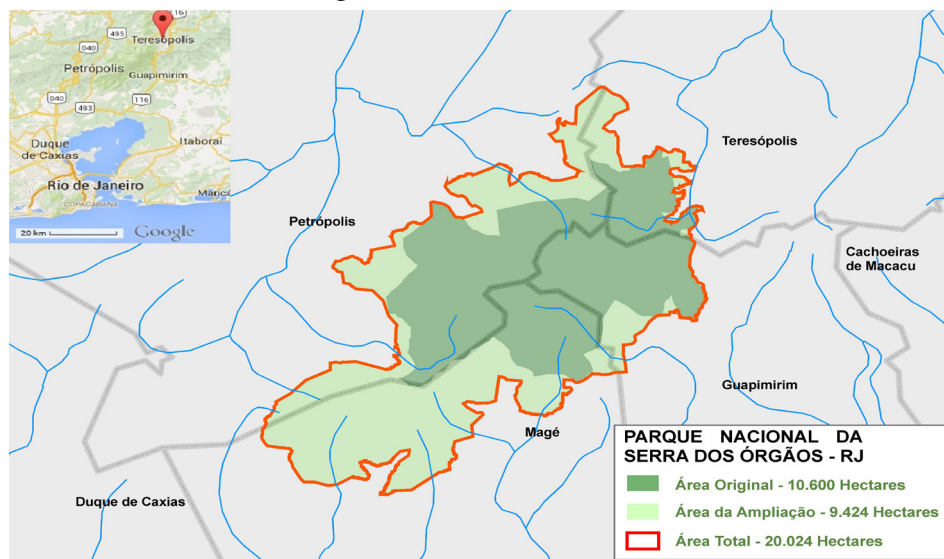


Figure 1: Localisation du Parc National de la Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ, Brésil; Sources: www.mma.gov.br et Google Map

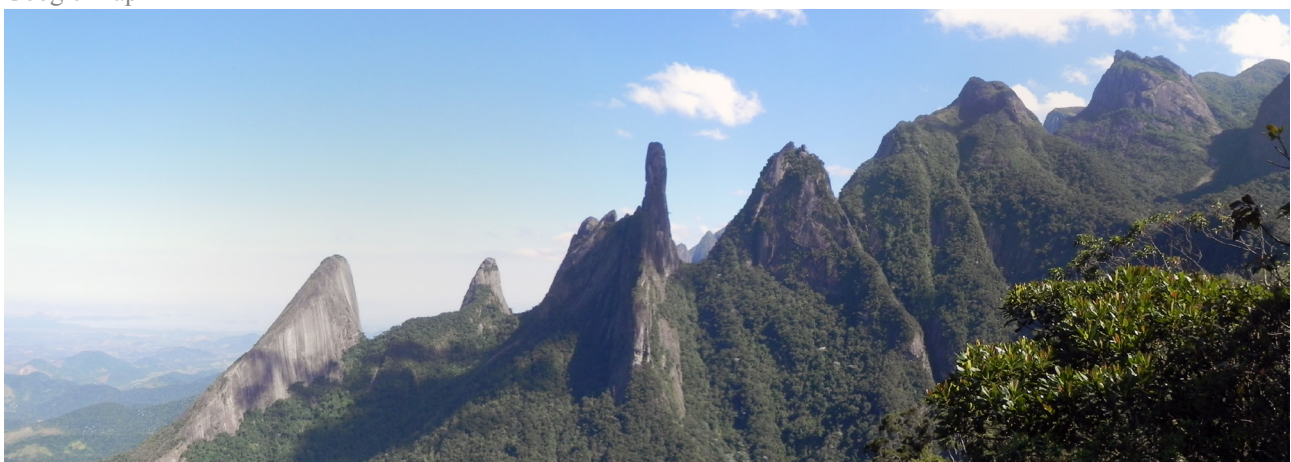


Figure 2: Topographie du Parnaso, Doigt de Dieu, Teresópolis, RJ, Brésil.

2. ESPÈCES ÉTUDIÉES

A) *Dichaea Pendula*

Par sa morphologie particulière au sein des orchidées, *Dichaea pendula* est une espèce facilement identifiable, même en l'absence d'organes reproducteurs. Dans les études botaniques ou écologiques des orchidées, une des principales limites reste l'identification au niveau de l'espèce des plantes sans fleurs (Kersten et Waechter, 2011; Obermuller et al., 2014). De plus, parmi les orchidées-à-odeur du Parnaso (liste établie par Pinto, 2014), *Dichaea pendula* est une des espèces les plus fréquente dans ces altitudes ce qui nous permet de suivre plus d'individus que d'autres espèces rares et difficiles de localisation.

Dichaea pendula est une plante épiphyte qui s'étend des Caraïbes au sud du Brésil, des forêts littorales aux forêts denses ombrophiles de montagne à plus de 2 500 m d'altitude (Pupulin, 2007; Descouvrières, 2011). L'espèce se développe préférentiellement sur des arbres abritant déjà d'autres épiphytes (principalement des bromélias, obs. pers.) mais elle peut s'installer occasionnellement sur des rochers. *D. pendula* peut occuper toutes les strates de la canopée, depuis la base du tronc au houppier externe des arbres.

Morphologiquement, c'est une orchidée épiphyte atypique, par sa ressemblance avec des fougères, ce qui explique son nom commun "orchidée-fougère" et facilite son identification *in-situ* à partir de la partie végétative au contraire de la majorité des orchidées (Kersten et Waechter, 2011). La partie végétative se compose de tiges ramifiées, atteignant 150 cm de longueur, sans pseudobulbes et poussant vers le bas avec une croissance monopodiale et infinie. Les feuilles sont alternes, petites (1 - 2 cm) et lancéolées acuminées. Les racines apparaissent à la base des feuilles.

Les fleurs de *D. pendula* sont hermaphrodites, petites (0,8 - 1 cm de diamètre) et isolées (une fleur par inflorescence) avec un pédoncule de 1 cm à 1,5 cm et apparaissent à la base des feuilles, entre 5 cm et 10 cm de l'apex des tiges. Les fleurs apparaissent par deux sur chaque rameau, mais il est rare que chacune d'elles génèrent des fruits. Les pédoncules persistent plus d'un an sur les plantes après l'anthèse et la fructification, ce qui permet de vérifier si la plante a déjà fleuri auparavant. Les sépales et pétales sont de coloration jaune pâle, maculées de taches violettes. Le labelle est violet et elliptique avec des petits lobules latéraux et l'apex est triangulaire (Pupulin, 2007). Au Parnaso, la floraison fut enregistrée entre décembre et janvier (Pinto, com. pers.) et la fructification se déroule jusqu'en aout. Les fleurs produisent des parfums comme ressources florales, lesquels sont récoltés par les abeilles Euglossini qui assurent la pollinisation (Pinto, com. pers.).



Figure 3: *Dichaea pendula* (à partir de la gauche): Plante entière, fleur*, visite de la fleur par *Euglossini** et fruit dans le Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil

Les fruits sont de petites capsules déhiscentes (1-2,5 cm) et semblent épineux. Ils produisent une grande quantité de graines (figure 3).

La dispersion est anémochore. Les capsules déhiscentes sur l'inflorescence libèrent un nuage de graines microscopiques, emportées par le vent.

B) LES ABEILLES DE LA TRIBU EUGLOSSINI (APIDAE)

Les abeilles de la tribu Euglossini sont représentées par environ 200 espèces dans les régions néo-tropicales (Dressler, 1982; Roubik et Hanson, 2004) et au Parnaso huit espèces furent inventoriées (Pinto, 2014). Appelées les abeilles d'orchidées, elles ont une grande importance dans la pollinisation des orchidées. Ce sont des abeilles non sociales (Ramírez et al., 2002; Roubik et Hanson, 2004). Leur particularité est la collecte de parfums par les mâles qui visitent les fleurs d'orchidées-à-odeur et assurent la pollinisation en retirant les pollinies en abandonnant la fleur et en les déposant sur le stigmate lors de la visite des fleurs suivantes (Dressler, 1982; Ackerman, 1983; Ramírez et al., 2002, Roubik et Hanson, 2004; Pansarin, 2011). La récolte des odeurs par les mâles est probablement utilisée dans les processus d'accouplement comme facteur de sélection sexuelle (Lunau, 1992; Eltz et al., 1999; Ramírez et al., 2002; Singer, 2003). L'abondance de ces abeilles dépend également des ressources florales (Roubik et Hanson, 2004). Dans cette étude, nous nous intéressons aux mâles euglossines (figure 4), qui sont les seuls pollinisateurs d'orchidées-à-odeur, comme pour des espèces de Zygotetinae, auxquelles appartient *Dichaea pendula* (Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004 et citations associées; Pinto, 2014). Pour la collecte des parfums, les mâles possèdent des caractéristiques morphologiques aux pattes leur permettant de râper et récolter les parfums dans des structures spongieuses (Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004). Les abeilles râpent le labelle des fleurs où s'accumulent les composés odorifères, avec les pattes avant et transfèrent ensuite aux pattes arrières. Chaque abeille peut visiter plusieurs fois une même fleur (Pansarin, 2011). L'évaluation de l'abondance des abeilles Euglossini le long d'un gradient altitudinal au Parnaso fut réalisé entre 2013 et 2014 par Pinto (2014) et il fut observé que l'abondance, comme la richesse spécifique, diminue fortement entre 940 m et 1 200 m d'altitude et il apparaît une limite altitudinale pour leur présence aux alentours de 1 100 m (Pinto, 2014).



Figure 4: Mâle d'abeille Euglossini capturé au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil.

3. INVENTAIRE DE *Dichaea pendula*

Avec peu de registres sur la distribution des individus de *D. pendula*, particulièrement au Parnaso, j'ai d'abord réalisé un inventaire systématique afin d'évaluer le nombre de phorophytes abritant des individus. L'échantillonnage de cet inventaire systématique fut composé de 90 unités réparties systématiquement tous les 50 m (distances établies au GPS) le long des principaux chemins de la zone d'étude. Cette zone correspond à un gradient altitudinal de 350 m (940-1 290 m) divisé en trois tranches altitudinales (A < 1 050 m, n=30; 1 050 m < B < 1 150 m, n=30; C > 1 150 m, n=30; figure 5). Pour répondre aux objectifs de caractérisation de la population de *D. pendula*, j'ai considéré comme unité d'inventaire des arbres (phorophytes) de 25 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) minimum, de la base au houppier externe avec tout type d'architecture et d'écorce, afin de représenter toutes les possibilités de phorophytes de la forêt (Kersten, 2010; Kersten et Waechter, 2011). Les arbres de grande taille ont une plus grande probabilité de supporter des épiphytes par leur superficie de tronc et de branches qu'ils offrent aux plantes et leur temps de présence dans la forêt (Johansson, 1974; Flores-Palacios et Garcia-Franco, 2001; Kersten et Waechter, 2011). De plus, l'inventaire et les mesures des épiphytes nécessitent l'utilisation de techniques particulières d'escalade dans la canopée (Kersten et Waechter, 2011; Kersten, 2013; Anderson et al., 2015) avec du matériel adéquate (Jepson, 2006; Ruiz-Cordova et al., 2014; Anderson et al., 2015), ce qui exige que les arbres inventoriés soient propices et sains pour l'escalade sans risques. Ainsi, un DHP de 25 cm fut le minimum pour escalader sans le risque de casser le tronc ou les branches où fut installée la corde. Cependant les arbres avec des signes de maladies ou de houppier mort furent exclus et nous avons sélectionné l'arbre sain le plus proche du point d'inventaire.

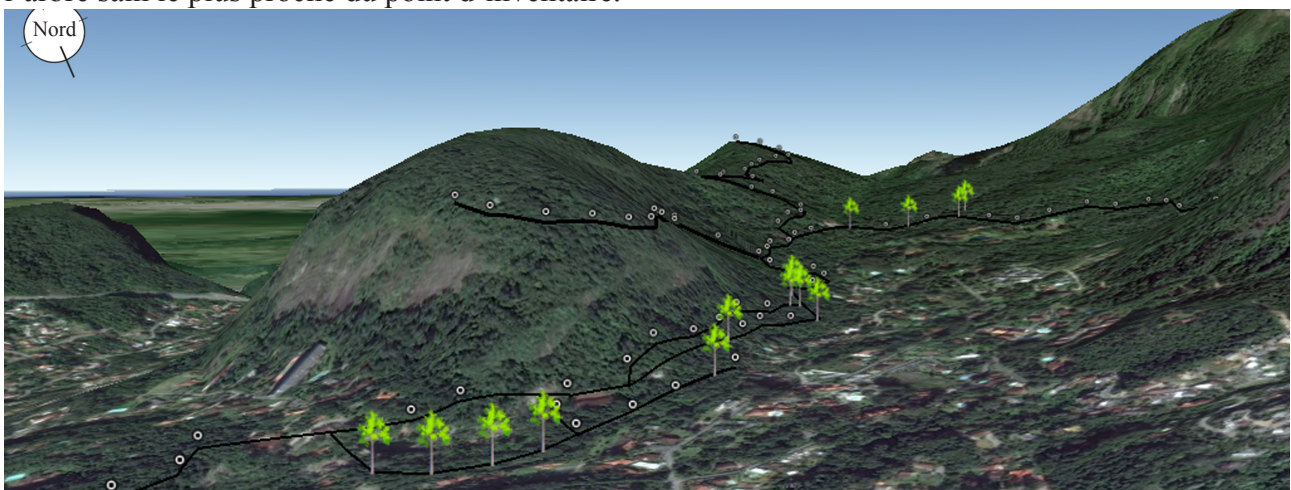


Figure 5: Chemins et phorophytes inventoriés systématiquement au Parnaso le long du gradient altitudinal (940-1 290 m), Teresópolis, RJ, Brésil. Les points avec *Dichaea pendula* sont représentés avec le symbole d'arbre, les points blancs et noirs sont ceux où l'absence de *Dichaea pendula* fut vérifiée; Source du fond de la carte: Google Earth.

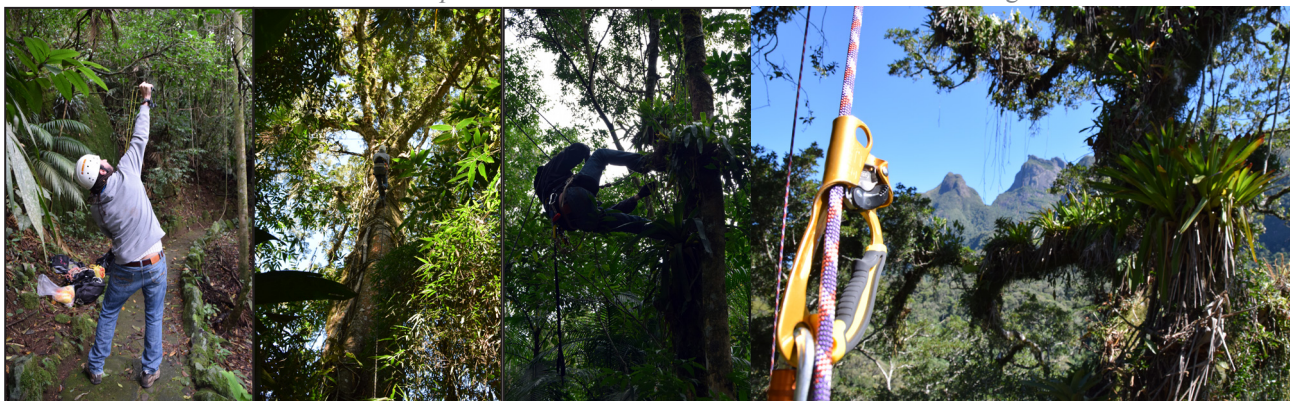


Figure 6: L'escalade dans la canopée en utilisant la SRT. Installation de la corde d'ascension à l'aide d'un lance-pierre, escalade SRT, déplacement dans le houppier en DRT et collecte des données (suite page 9).

La “Single Rope Technique” (SRT) est une technique d’accès à la canopée très utilisée pour les recherches scientifiques pour avoir un coût raisonnable et permettre des répétitions (Anderson et al., 2015). La SRT permet l’accès à la canopée à des arbres supérieurs à 30 m à l’aide d’une corde statique sur laquelle s’effectue l’ascension avec des poignées d’ascensions. Ce type d’escalade permet un mouvement important dans les houppiers explorés avec sécurité ainsi que l’installation d’une seconde corde, si nécessaire en SRT ou DRT (“Double Rope Technique”), dans le cas des plus grands arbres (figure 6). La principale limite de cette technique reste l’installation de la corde dans le houppier, ce qui peut demander beaucoup de temps (Jepson, 2006; Anderson et al., 2015). L’escalade dans la canopée représente une méthodologie spécialisée, qui requiert une formation spécifique des chercheurs, mais permet d’augmenter considérablement la qualité des observations et des mesures sur les épiphytes en comparaison aux observations effectuées seulement à l’aide de jumelles depuis le sol (Flores-Palacios et Garcia-Franco, 2001; Kersten et Waechter, 2011; Anderson et al., 2015).

A chaque unité inventoriée, les coordonnées GPS furent enregistrées, ce qui constitue des informations importantes pour la gestion des aires protégées comme le Parnaso (q.v., Cronemberger, 2010), et l’altitude des points, le DHP et la hauteur des arbres inventoriés furent notés. Chaque phorophyte fut inspecté à l’aide de jumelles afin de vérifier la présence d’individus de *D. pendula* et pour déterminer leur distribution spatiale (Kersten, 2013).

Les arbres sur lesquels il fut possible de vérifier l’absence d’épiphytes ou de *D. pendula* depuis le sol ne furent pas escaladés. Dans les cas où l’observation depuis le sol fut impossible avec des jumelles par la hauteur des arbres, l’encombrement du sous-bois ou l’abondance d’autres épiphytes, l’escalade fut nécessaire pour vérifier la présence d’individus de *D. pendula* (sensu Kersten et Waechter, 2011; Kersten, 2013; Anderson et al., 2015).

Comme *D. pendula* est probablement une espèce de faible fréquence et comme la localisation de nombreuses orchidées épiphytes est généralement difficile (Roubik et Hanson, 2004), il fut réalisé un inventaire adaptatif avec échantillonnage en *cluster* à partir du premier inventaire systématique, ce qui augmenta l’efficacité de l’échantillonnage car plus approprié pour la mesure de l’abondance des espèces rares ou en agrégat (Rodello, 2006). L’inventaire adaptatif eu comme point de départ les phorophytes abritant au moins une *D. pendula* dans l’inventaire systématique (critère d’inclusion, selon Rodello, 2006). A chacun de ces phorophytes (points initiaux), fut établie une nouvelle unité d’échantillonnage à laquelle j’ai additionné quatre autres unités voisines, suivant les directions orthogonales Nord-Sud-Est-Ouest à partir du point initial. Chaque unité voisine fut représentée par un arbre de 25 cm de DHP minimum, dont la projection du houppier sur le sol se superposait à une de ces lignes orthogonales. Dans ces quatre nouvelles unités, le même procédé de vérification de la présence et de quantification des individus de *D. pendula* appliqué dans l’inventaire systématique



fut utilisé. Pour chaque phorophyte abritant au moins un individu de l'espèce, furent additionnées trois nouvelles unités voisines suivant la même méthode, répétant ainsi l'augmentation des unités d'inventaires jusqu'à ne plus trouver d'individus de *D. pendula*. Cet ensemble d'unités d'inventaires voisines est appelé "cluster" et l'ensemble de celles où fut observé au moins une plante forment le réseau (figure 7). La distribution en agrégat de nombreuses épiphytes favorise la colonisation de phorophytes proches, ainsi, comme suggéré par Kersten et Waechter (2011), les phorophytes voisins tendent à supporter des communautés similaires, ce qui permet dans le cas d'échantillonnage adaptatif en *cluster* d'augmenter considérablement les registres d'individus.

Ensuite, tous les points avec *D. pendula* furent escaladés pour évaluer l'abondance (le nombre d'individus) et mesurer chaque plante. Au total, 47 arbres furent escaladés et 30 présentèrent au moins une *D. pendula*. Sur chaque individu de *D. pendula*, fut mesurer la longueur de la plus grande tige, le nombre de rameaux, la présence de pédoncules floraux, le nombre de fruits et la position dans l'arbre (sensu Ruiz-Cordova et al., 2014). La quantité de fleurs ne fut pas évaluée directement car la floraison eu lieu avant le stage. Cependant, comme les pédoncules des fleurs sont persistants sur les plantes, il fut possible de vérifier si la plante avait déjà fleuri. La taille et le nombre de rameaux nous permettent de comparer la croissance végétative entre les plantes suivant la variation altitudinale et le nombre de fleurs et de fruits permettent de tester l'hypothèse de faille reproductive le long du gradient altitudinal avec la raréfaction de pollinisateurs. La position dans le houppier fut établie suivant le schéma de Johansson (1974, adapté), qui reflète les variations de microclimat (luminosité, température, vent et humidité) qui influencent le développement d'épiphytes (Kersten, 2010; Kersten et Waechter, 2011; Rosa-Manzano et al., 2014; Obermuller et al., 2014). Les phorophytes furent divisés en trois zones, à savoir: I) représente le tronc et la première bifurcation, où les conditions microclimatiques sont quasi constantes (zone I à III de Johansson), II) représente le houppier interne, avec des petites variations microclimatiques dans la journée (zone IV de Johansson) et III) correspond au houppier externe avec de fortes variations microclimatiques (zone V de Johansson).

Enfin, les fruits furent collectés une même journée pour mesurer leur taille et leur poids, dans le but de tester de possibles relations avec l'altitude et l'abondance des abeilles sur la qualité des fruits.

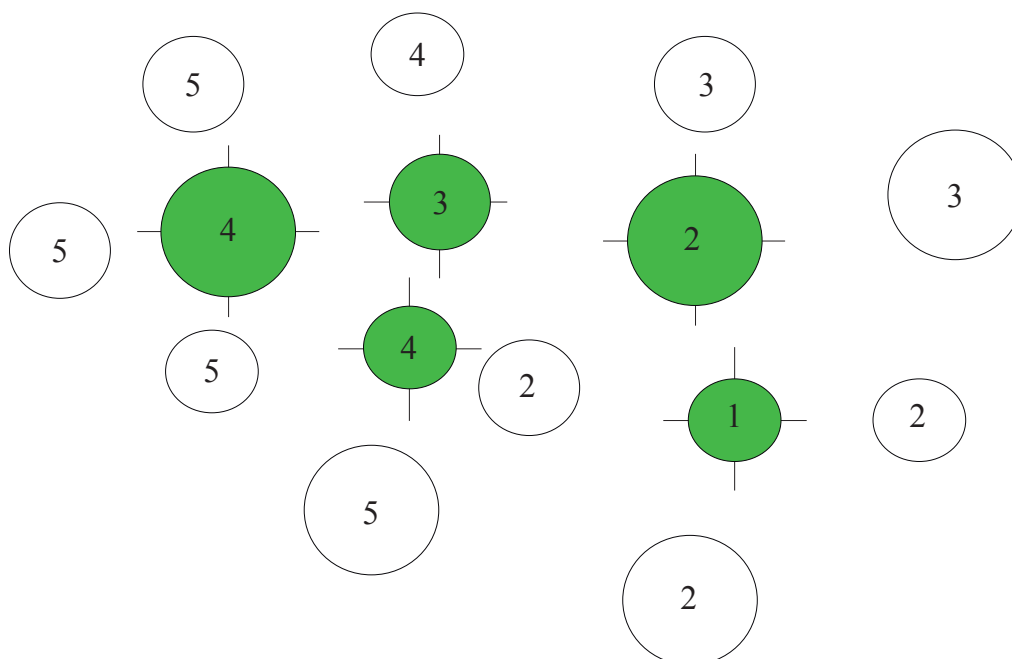


Figure 7: Inventaire adaptatif en *cluster* de 15 unités (cercles représentant les phorophytes) formant un *réseau* de 5 unités (cercles verts). Les numéros représentent les différentes étapes d'agrandissement de l'inventaire et les cercles verts représentent les arbres abritant *D. pendula*.

4. ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques furent réalisées sur le programme R (R Core Team, 2015). Pour tous les tests statistiques le degré de significativité considéré fut de 95 %.

Pour analyser la distribution des individus de *D. pendula* inventoriés au cours de l’inventaire systématique, il fut appliqué un modèle linéaire généralisé (GLM), avec la présence de plantes sur les phorophytes comme variable réponse et les variables indépendantes: altitude, DHP, hauteur du phorophyte (considérant l’interaction entre DHP et hauteur) et la distance avec le plus proche voisin fructifiant (Krebs, 2014 et citations associées) (Test 1). La fonction “stepAIC” du package “MASS” (Venables et Ripley, 2002) fut utilisée pour la sélection et la comparaison de modèles avec le critère d’information Akaike (AIC et Δ AIC) ainsi que la déviance résiduelle (Burnham, 2004; Borges, 2011) (q.v. tables de comparaison de modèles dans les Annexes 2 à 6). L’analyse de la déviance fut testée sur chaque modèle sélectionné afin de vérifier l’importance de chaque variable dans les modèles (voir Annexes 7 à 10). Chaque sélection de modèles commença avec le modèle considérant toutes les variables indépendantes puis en comparant l’AIC de modèles plus simples (Table 1). Le Test 1 permit de retenir 3 modèles (GLM1, GLM2 et GLM3, n=90; voir Résultats).

Pour tester l’hypothèse de distribution en agrégat des individus de *D. pendula*, le test de Morisita fut appliqué (Test 2, n = 90) (Malhado et Petrere Jr, 2004; Guaraldo, 2009; Krebs, 2014), utilisant les données de l’abondance obtenues lors de l’inventaire systématique. Le package “vegan” (Oksanen et al., 2015) et la fonction “dispindmorisita” furent utilisés pour ce test.

Pour analyser l’abondance, c’est à dire le nombre d’individus par phorophyte, un GLM fut appliqué de la même manière que pour la fréquence, considérant l’abondance obtenue dans l’inventaire adaptatif comme variable réponse et les variables indépendantes d’altitude, DHP et hauteur du phorophyte (considérant l’interaction entre DHP et hauteur) (Test 3, GLM4).

Pour les caractéristiques morphologiques un premier test de corrélation de Spearman entre la taille de la plante et le nombre de rameaux fut appliqué, lequel montra une haute corrélation ($R = 0,85$, $p < 0,05$), ce qui permit d’utiliser seulement le nombre de rameaux dans les tests suivants. Différents GLMs furent testés avec sélection de modèles par AIC pour analyser les caractéristiques végétatives et le succès reproductif des individus de *D. pendula*. Furent établies comme variables réponses, la ramification (nombre de rameaux par plante, Test 4, GLM5) pour les caractéristiques végétatives, la floraison (fleurit ou pas, Test 5, GLM6 et GLM7) et la fructification (nombre de fruits par plantes, Test 6, GLM8, table 1) pour les caractéristiques reproductives. Enfin, pour les caractéristiques des fruits, c’est à dire le poids frais et la taille (longueur et largeur), des tests de corrélation de Spearman entre ces variables et l’altitude furent appliqués.

Table 1 : Résumé des différents tests GLMs soumis à la sélection selon le critère AIC.

| | Variable réponse | Variables explicatives | Loi statistique | Fonction de lien | N° d’observations |
|---------|---------------------------|---|-----------------|------------------|-------------------|
| Test 1: | Présence/Absence (1 ou 0) | Altitude, DHP*H, Distance | Binomial | Probit | n=90 |
| Test 3: | Abondance | Altitude, DHP*H | Poisson | Log | n=30 |
| Test 4: | Ramification | Altitude, Position dans le houppier | Poisson | Log | n=132 |
| Test 5: | Floraison (1 ou 0) | Altitude, Ramification, Position dans le houppier | Binomial | Probit | n=132 |
| Test 6: | Fructification | Altitude, Ramification, Position dans le houppier | Poisson | Log | n=85 |

III. RÉSULTATS

1. DISTRIBUTION SPATIALE DE *Dichaea pendula*

La fréquence de phorophytes avec des individus de *D. pendula* fut de 0,17 (n = 90). La distribution spatiale fut en agrégat (Test de Morisita: $imor = 7,98 > mclu = 1,42$, $p < 0,001$, n = 90), avec des individus concentrés sur certains points le long du gradient altitudinal (figure 5). La fréquence de phorophytes avec individus fut constante jusqu'à atteindre une limite forte de présence aux alentours de 1 150 m d'altitude où les plantes n'apparaissent plus. La majorité des plantes fut observée le long du chemin principal du Parnaso, qui présente une canopée continue mais est plus large (environ de 4 m) que les autres chemins (1-2 m) du parc.

Suite à la sélection de modèles par comparaison de l'AIC (voir annexe 2), le modèle le plus efficace (GLM1) ne montra pas d'effet des différentes variables sur la fréquence des plantes, mais deux autres modèles furent équivalents (GLM2 et GLM3; $\Delta AIC < 2$). De même que le GLM1, le GLM2 ne montra pas d'effet des différentes variables sur la fréquence des plantes, cependant le GLM3 montra un effet inverse de la distance sur la fréquence de *D. pendula* ($z = -2,55$) (table 2). La distance moyenne (\pm écart-type) avec le plus proche voisin fructifiant fut de $103,3 \pm 131,4$ m mais en incluant un point isolé très distant des plantes fructifiant (560 m), ainsi la distance moyenne excluant ce point extrême (*outlier*) fut de $70,7 \pm 37,5$ m, ce qui réduisit considérablement les écarts entre les données.

Table 2: GLMs considérés pour l'analyse de la fréquence de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées dans les différents modèles de loi binomial et lien probit, n=30.

| | Variable | Estimate | z | P |
|-------|---|----------|-------|-------|
| GLM 1 | Distance avec le plus proche voisin fructifiant | -0.0027 | -1.36 | 0.173 |
| | Altitude | -0.0035 | -1.39 | 0.164 |
| GLM 2 | Distance | -0.0027 | -1.36 | 0.173 |
| | Altitude | -0.0036 | -1.42 | 0.156 |
| | DHP | 0.0031 | 0.43 | 0.667 |
| GLM 3 | Distance | -0.004 | -2.55 | <0.05 |

Dans la tranche altitudinal de présence de *D. pendula*, c'est-à-dire en dessous de 1 150 m d'altitude, aucune variable étudiée ne permit d'expliquer la distribution des individus (Test 3). Le GLM le plus efficace fut le modèle nul (voir annexe 3). Le modèle considérant la hauteur du phorophyte (GLM4) comme variable indépendante doit également être considéré ($\Delta AIC < 2$) mais la hauteur du phorophyte ne montra pas d'effet significatif sur la répartition et le nombre d'individus par phorophyte (table 3). Nous observâmes que l'abondance de *D. pendula* fut plus importante sur le tronc des phorophytes et quasi nulle dans le houppier externe (figure 8).

Table 3: GLM considéré pour l'analyse de l'abondance de *Dichaea pendula* au Parnaso et variable indépendante considérée dans le modèle de loi poisson et lien log, n=30.

| | Variable | Estimate | z | P |
|-------|----------|----------|-------|------|
| GLM 4 | Hauteur | -0.0174 | -0.77 | 0.44 |

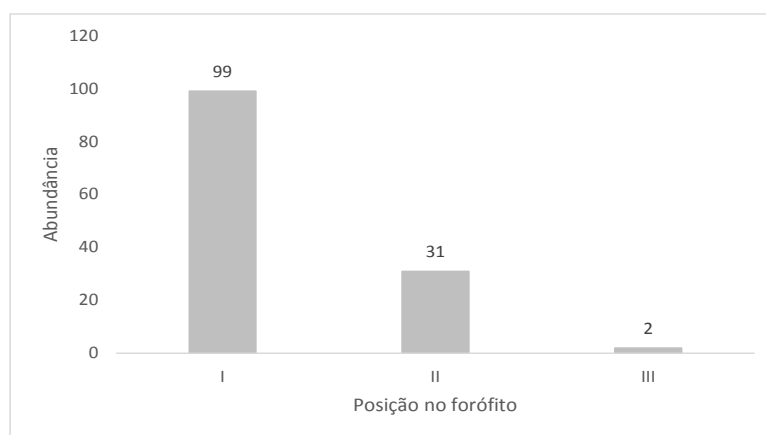


Figure 8: Abondance de *Dichaea pendula* en fonction de la position dans les phorophytes au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. Subdivision des phorophytes adaptée du modèle de Johansson (1974), (I) tronc et première fourche; (II) houppier interne; (III) houppier externe.

2. DÉVELOPPEMENT VÉGÉTATIF ET REPRODUCTION DE *Dichaea pendula*

Quant à la ramification des plantes il y eut une différence significative selon les différentes positions dans les phorophytes (Test 4, GLM5, table 4). Les plantes les plus ramifiées se localisèrent dans le houppier interne (zone II). Les différences furent significatives sur la ramification des plantes entre celles qui se trouvèrent sur le tronc et celles que occupèrent le houppier interne, (figure 9) mais il n'y eut pas de différences avec celles du houppier externe (deux individus). L'altitude eut également un effet inverse significatif sur la ramification des plantes.

Table 4: GLM considéré pour l'analyse de la ramification de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées dans le modèle de loi poisson et lien log, n=132. La position I est considérée comme référence dans le modèle, c'est à dire $z = 0$. Subdivision des phorophytes adaptée du modèle de Johansson (1974), (I) tronc et première fourche; (II) houppier interne; (III) houppier externe.

| | Variable | Estimate | z | P |
|-------|--------------|----------|-------|-------|
| GLM 5 | Altitude | -0.002 | -6.04 | <0.05 |
| | Position II | 0.262 | 5.80 | <0.05 |
| | Position III | 0.136 | 0.757 | 0.449 |

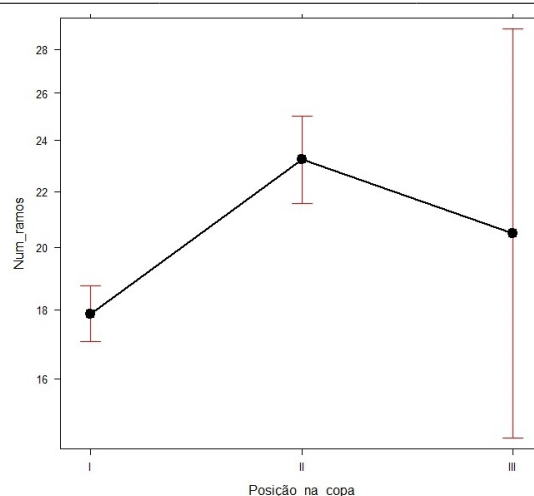


Figure 9: Influence de la position des plantes dans les phorophytes (stratification verticale) sur la ramification des *Dichaea pendula* (GLM5, n=132). Subdivision des phorophytes adaptée du modèle de Johansson (1974), (I) tronc et première fourche; (II) houppier interne; (III) houppier externe. Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil.

Considérant les caractéristiques reproductives, l'analyse statistique par GLM de la floraison (Test 5) permet de retenir deux modèles (GLM6 et GLM7, annexe 4). Dans ces deux modèles, seulement la ramification influença la floraison des plantes (respectivement $z = 4,34$ et $z = 4.32$) (table 5). Ainsi, dans ces modèles, la floraison dépendit uniquement de la taille et de la ramification des plantes, la taille minimale des plantes avec des fleurs fut aux alentours de 20 cm. Nous pouvons alors considérer une plante de cette espèce comme adulte (i.e., capacité à produire fleurs et fruits) quand les rameaux principaux atteignent cette longueur.

Table 5: GLMs considérés pour l'analyse de la floraison de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées dans les modèles de loi binomial et lien probit, $n=132$.

| | Variable | Estimate | z | P |
|-------|--------------|----------|--------|-------|
| GLM 6 | Ramification | 0.089 | 4.34 | <0.05 |
| | Altitude | -0.001 | -0.414 | 0.679 |
| GLM 7 | Ramification | 0.088 | 4.32 | <0.05 |

Dans l'analyse de la fructification, l'unique modèle considéré (GLM8) utilisait comme variables indépendantes la ramification des plantes et l'altitude. Dans ce modèle, l'altitude et la ramification eurent des effets sur la fructification des plantes (respectivement: $z = -0,005$ et $z = 0,016$, table 6 et figure 10). La fructification dépendit de la taille des plantes et diminua avec l'augmentation de l'altitude (figure 11). La limite altitudinal de pollinisation fut aux alentours de 1 050 m d'altitude, une seule plante produisit des fruits (i.e., fut pollinisée) au-delà de cette limite. Cependant, entre 1 050 m et 1 115 m, aucunes plantes ne furent inventoriées.

Table 6: GLM considéré pour l'analyse de la fructification de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées dans le modèle de loi poisson et lien log, $n=85$.

| | Variable | Estimate | z | P |
|-------|--------------|----------|-------|-------|
| GLM 8 | Ramification | 0.016 | 6.82 | <0.05 |
| | Altitude | -0.005 | -2.66 | <0.05 |

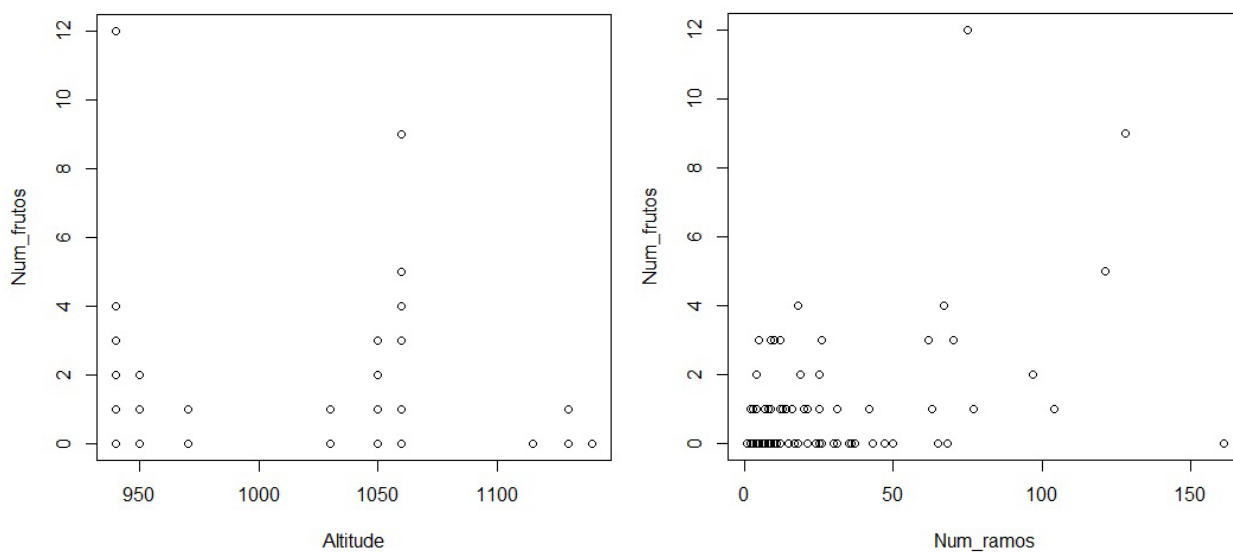


Figure 10: Nombre de fruits par plantes de *Dichaea pendula* selon l'altitude et la ramification des plantes, Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil.

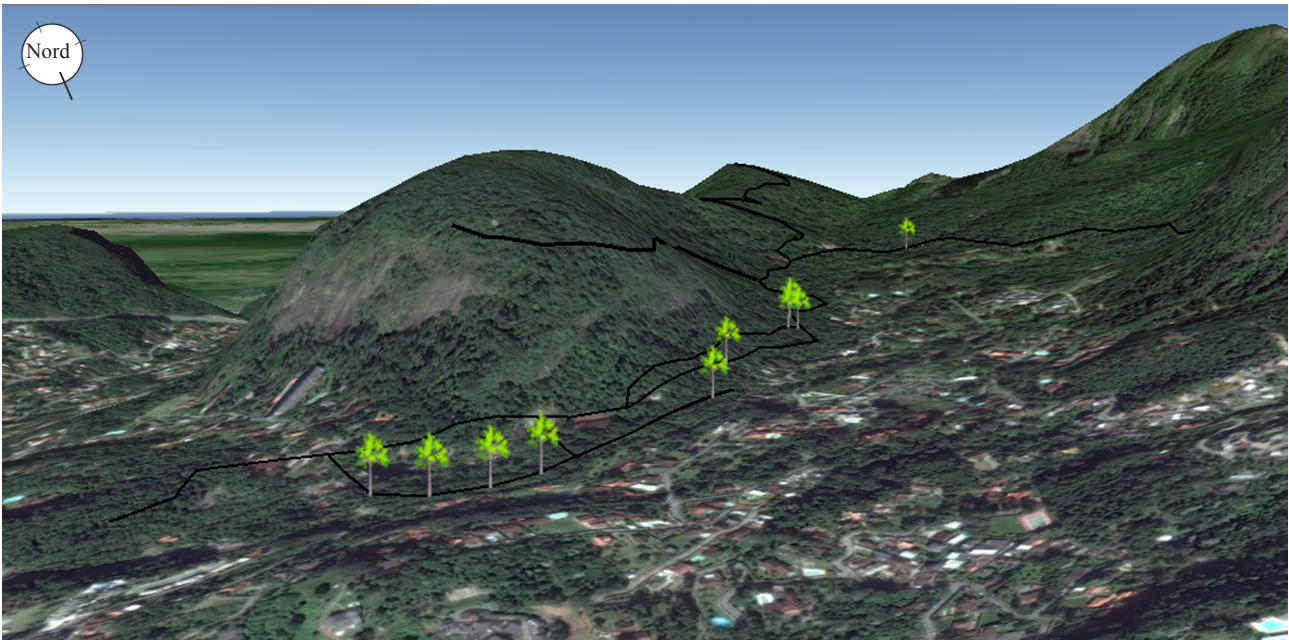


Figure 11: Chemins et phorophytes inventoriés avec *Dichaea pendula* fructifiant au Parnaso le long du gradient altitudinal (940-1 290 m), Teresópolis, RJ, Brésil. Source du fond de la carte: Google Earth.

La saisonnalité et la synchronie des phases reproductives des plantes n'ont pas pu être vérifiées mais la concentration des fruits et leur mûrissement eurent lieu sur la même période entre avril et aout. Au cours de cette période, aucun bouton floral n'est apparu.

Il ne fut pas trouvé de relation entre la qualité des fruits (i.e., poids et taille) et l'altitude le long du gradient entre 940 m et 1 060 m (table 7).

Table 7: Matrice de corrélation entre les différentes variables des fruits et l'altitude (Test de Spearman) au Parnaso.

| | Taille | Largeur | Poids |
|----------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Altitude | $rs=0,35; p > 0,05$ | $rs=0,08; p > 0,05$ | $rs=0,22; p > 0,05$ |
| Taille | | $rs=0,71; p < 0,05$ | $rs=0,93; p < 0,05$ |
| Largeur | | | $rs=0,86; p < 0,05$ |

IV. DISCUSSION

1. DISTRIBUTION SPATIALE DE *Dichaea pendula*

Les individus de *D. pendula* montrèrent une distribution en agrégat dans le Parnaso avec une limite de présence aux alentours de 1 150 m d'altitude. La distribution en agrégat de plantes est un modèle commun en comparaison avec une distribution uniforme ou aléatoire (Malhado et Petrere Jr, 2004; Krebs, 2014). La fréquence de phorophytes avec des individus de *D. pendula* fut constante le long du gradient altitudinal jusqu'à atteindre cette limite de présence. Cependant, la limite altitudinale de présence refléta l'augmentation progressive de la distance aux sources de graines, plus que des changements microclimatiques liés à l'augmentation de l'altitude (Gentry, 1988; Lieberman et al., 1996). En effet, l'abondance des individus de *D. pendula* ne fut pas influencée par l'altitude en dessous de la limite des 1 150 m, ce qui suggère que là où la dispersion de graines se produit, les conditions microclimatiques sont adéquates à l'installation (germination) et au développement des plantes. Ceci concorde avec les résultats de Punchi-Manage et al. (2013) qui montre que les limites de dispersion des plantes peuvent être plus influentes que les variations altitudinales et climatiques pour la colonisation des plantes. Le fait que *D. pendula* se concentra le long du chemin principal dans le Parnaso suggère une relation avec les environnements plus ouverts, avec une plus grande incidence du vent ce qui facilite la dispersion des graines (Kersten, 2010).

Sur les phorophytes, *D. pendula*, occupa préférentiellement la strate basse de la canopée et le tronc mais on la trouva également à plus de 10 m de haut sur les phorophytes, ce qui rend l'observation depuis le sol ou l'utilisation d'échelle inappropriés pour son étude et oblige l'utilisation de techniques d'escalade dans la canopée comme l'escalade SRT (Flores-Palacios et Garcia-Franco, 2001; Kersten et Waechter, 2011; Kersten, 2013). Cette sélection d'arbres de grande taille limita probablement l'influence de la hauteur et du DHP dans les modèles testés en excluant des phorophytes inférieurs à 25 cm de DHP. Ainsi, il ne fut pas possible de tester correctement l'hypothèse que l'abondance d'épiphytes est positivement corrélée à la taille du phorophyte (Johansson, 1974; Flores-Palacios et Garcia-Franco, 2001).

La dispersion et la colonisation de plantes de sous bois en agrégat avec une dispersion anémochore, comme *D. pendula*, se déroule généralement à de courtes distances, c'est à dire autour des plantes-sources de graines par le manque de vent à l'intérieur de la forêt et par l'encombrement du sous-bois (Giehl et al., 2007; Stefanello et al., 2009). De cette façon, dans les forêts à canopée fermée et avec une haute densité de plantes en sous-bois, la dispersion zoochore peut être plus efficace pour la colonisation, spécialement pour les espèces de sous-bois (Giehl et al., 2007; Stefanello et al., 2009). Une fois que la production de graines est totalement dépendante de la pollinisation pour *D. pendula* (Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004; Pinto, comm. pers.), la présence des pollinisateurs est un facteur déterminant pour que les individus deviennent des plantes-sources et interviennent dans la colonisation de nouveaux phorophytes (Wilcock et Neiland, 2002; Bufford et Daehler, 2014). La limite de présence des abeilles Euglossini est aux alentours de 1 100 m d'altitude dans la zone d'étude (Pinto, 2014), ainsi, les individus de *D. pendula* capables de fructifier sont limités à cette altitude. La présence d'individus au-delà de cette limite, est probablement due à des événements exceptionnels de dispersion de graines à grandes distances (au minimum 100 m). La limitation dans la pollinisation et la fructification, limite indirectement le recrutement de la population étudiée de *D. pendula* au-delà de 1 100 m, une fois que la première étape de dispersion est la production de graines (Bufford et Daehler, 2014). Ainsi, cette limitation altitudinal du succès reproductif des plantes représente une barrière efficace pour la colonisation et donc la présence de cette espèce dans des altitudes plus hautes.

En plus de l'inventaire réalisé dans cette étude, il existe cinq autres registres de collecte de *D. pendula* pour le Parnaso (Cronemberger, 2010; RB, JABOT database, www.jbrj.gov.br). Trois registres se trouvent dans les mêmes altitudes ou en dessous (le plus bas étant aux alentours de 360 m d'altitude). Cependant, deux registres sont au-delà de 1 150 m, respectivement 1 950 m et 2 180 m d'altitude (Cronemberger, 2010). Ces deux registres montrent que les grandes variations microclimatiques liées à l'augmentation de l'altitude (Gentry, 1988; Lieberman et al., 1996; Lawson et al., 2014) n'empêchent pas l'installation et le développement de *Dichaea pendula*. Pour autant, nous ne disposons d'aucunes données concernant l'abondance et le succès reproductif de ces individus dans les hautes altitudes et cette étude montra une limite de présence bien plus basse et donc une amplitude altitudinale plus faible pour la *D. pendula* que dans la recherche de Cronemberger (2010) pour la même zone.

2. DÉVELOPPEMENT VÉGÉTATIF ET REPRODUCTION DE *Dichaea pendula*

Les caractéristiques végétatives varient entre les individus de *D. pendula* selon l'altitude et la localisation vertical dans les phorophytes. La ramification des plantes fut plus importante dans les basses altitudes et pour les plantes localisées dans le houppier interne des phorophytes, ce qui peut avoir une relation avec un substrat plus abondant et de meilleures conditions microclimatiques pour le développement végétatif (Johansson, 1974; Ruiz-Cordova et al., 2014). La taille des plantes influence le succès reproductif des individus, avec une taille minimale pour la floraison de *D. pendula*. Cette taille minimale peut refléter la nécessité pour les plantes de mobiliser les ressources suffisantes pour fleurir et fructifier (e.g., Pires et al., 2014).

Le succès reproductif des individus de *D. pendula* varia le long du gradient altitudinal, diminuant avec l'augmentation de l'altitude. La faible fréquence ou même l'absence des abeilles Euglossini au-delà de 1 100 m d'altitude (Pinto, 2014) représente un filtre sévère dans la reproduction de *D. pendula*. Les limitations de pollinisation sont associées à la présence de pollinisateur et sont d'autant plus fortes lorsque le système de pollinisation est hautement spécialisé (Wilcock et Neiland, 2002) comme pour les orchidées-à-odeur (Singer, 2003). Ainsi, la fructification de *D. pendula* dépend de la pollinisation par des abeilles Euglossini et diminue avec l'augmentation de l'altitude par manque de ces dernières dans les hautes altitudes. En effet, même sans affecter directement le développement et la floraison des plantes, l'augmentation de l'altitude et les variations microclimatiques associées, en affectant la population de pollinisateurs se traduit par des limitations sévères dans la pollinisation des plantes (Wilcock et Neiland, 2002; Bufford et Daehler, 2014). Cette étude nous permet de conclure que même si elles poussent et fleurissent, les plantes au dessus de 1 100 m au Parnaso souffrent de limitations dans leur reproduction, dues au manque de pollinisation. Il s'agit dans ce cas d'une séparation de niches écologiques entre plante et pollinisateur, avec l'altitude qui influe sur les interactions plante-animal (Johansson, 1974; Borges, 2011; Rosa-Manzano et al., 2014). S'il existe des plantes fructifiant au-delà de 1 100 m dans cette zone, cela reflète la grande capacité de vol des abeilles (Roubik et Hanson, 2004; Pansarin, 2011) mais la présence des abeilles dans ces altitudes au Parnaso est occasionnelle (Pinto, 2014), ce qui se traduit par peu de plantes pollinisées.

En effet, l'abondance des abeilles Euglossini diminue fortement avec l'augmentation de l'altitude au Parnaso, comme il fut démontré par Pinto (2014) en 2013-2014 dans la même zone et il apparaît une limite de présence aux alentours de 1 100 m. La variation d'altitude peut affecter l'abondance des insectes, même sur de petits gradients (Aguiar et al., 2014; Lawson et al., 2014). Dans cette étude, nous considérons que les huit espèces d'abeilles Euglossini présentent dans le Parnaso (Pinto, 2014) sont toutes des pollinisateurs potentiels de *D. pendula*, mais des observations directes des visiteurs peuvent éventuellement exclure certaines espèces, et ainsi réduire le nombre

d'espèces de pollinisateurs (Roubik et Hanson, 2004; Pansarin, 2011) et diminuer la probabilité de visites, augmentant les limitations de pollinisation.

Enfin, de façon générale ce qui détermine la distribution des populations ce sont les caractéristiques des espèces et leurs relations biotiques et abiotiques avec leur environnement (Krebs, 2014). Dans cette perspective, nous vérifions dans cette étude que les interactions de pollinisation et la dispersion anémochore à courtes distances de *D. pendula* sont des facteurs critiques pour la limitation de sa reproduction et de sa distribution altitudinale (Kearns et al., 1998; Wilcock et Neiland, 2002; Punci-Manage et al., 2013; Bufford et Daehler, 2014), plus que les conditions abiotiques pour sa croissance.

V. CONCLUSION

Cette étude permet de vérifier que *D. pendula* est une espèce avec une distribution en agrégat qui a une limite de présence aux alentours de 1 150 m d'altitude au Parnaso. Cette limite altitudinal est liée à l'augmentation de la distance aux sources de graines plus qu'aux variations microclimatiques. L'abondance de sources de graines, c'est-à-dire les plantes fructifiant, diminue le long du gradient altitudinal au Parnaso par limitation de pollinisation des fleurs.

D. pendula se développe préférentiellement sur le tronc des phorophytes, mais peut également occuper toutes les parties du houppier. Les individus localisés dans les basses altitudes et le houppier interne montrent un plus fort taux de ramification.

Les plantes adultes fleurissent sans limites altitudinales mais le succès reproductif diminue le long du gradient altitudinal dans la zone d'étude avec une limite de fructification aux alentours de 1 060 m. La forte diminution de l'abondance des pollinisateurs dans ces altitudes se traduit par une sévère limitation reproductive des individus de *D. pendula*. Les orchidées présentes au-delà de cette limite de présence de pollinisateurs rencontrent des conditions climatiques suffisantes pour leur développement végétatif et leur floraison, mais sont fortement limitées dans leur reproduction sexuée.

Cette limite de pollinisation, liée au manque de pollinisateurs, nous permet d'affirmer que la relation de pollinisation entre les abeilles et le succès reproductif des orchidées *D. pendula* est très forte (Kearns et al., 1998). Il existe une interdépendance entre les abeilles Euglossini et les orchidées-à-odeur (Singer, 2003; Roubik et Hanson, 2004), comme *D. pendula*, les abeilles assurant le succès reproductif des orchidées qui représentent d'importantes ressources pour les abeilles. Cependant, comme l'expliquent Roberts et Dixon (2008), la dépendance est généralement plus forte pour les orchidées que pour les pollinisateurs, lesquels visitent d'autres espèces et ont d'autres sources d'odeurs en plus des fleurs. Le manque de pollinisateurs limite sévèrement la colonisation de *D. pendula* pour des altitudes plus élevées, même si elle y trouve des conditions microclimatiques suffisantes pour son développement.



CONSIDÉRATIONS FINALES

Ce type d'étude apporte des données géoréférencées utiles pour la gestion d'unité de conservation. Ces données renforcent l'idée que la conservation des orchidées de la Mata Atlântica, qui sont toutes inscrites sur la liste CITES (Roberts et Dixon, 2008; Cronemberger, 2010), ne peut être efficace que si elle s'accompagne par une conservation de ses pollinisateurs (Kearns et al., 1998; Wilcock et Neiland, 2002), car ces orchidées présentent des mécanismes de pollinisation hautement spécialisés et que la présence des orchidées est fortement liée à la présence de ses pollinisateurs. De plus, la présence d'épiphytes, en particulier d'orchidées, constitue de bons indicateurs de l'état de préservation de la forêt (Roberts et Dixon, 2008; Kersten, 2010) et la grande richesse des orchidées au Parnaso est un des éléments qui montre son rôle dans la préservation de la Mata Atlântica.

BIBLIOGRAPHIE

- Ackerman J.D., 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20, pp. 301–314.
- Aguiar W.M., Melo G.A.R., Gaglianone M.C., 2014. Does Forest Physiognomy affect the Structure of Orchid Bee (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) Communities? A Study in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil. *Sociobiology*, 61 (1), pp. 68–77.
- Anderson D.L., Koomjian W., French B., Altenhoff S.R., Luce J., 2015. Review of rope-based access methods for the forest canopy: safe and unsafe practices in published information sources and a summary of current methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 6 (8), pp. 865-872.
- Antonelli A., Sanmartín I., 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60 (2), pp. 403–414.
- Borges D.F. de M., 2011. *Padrões de variação na riqueza de espécies em gradientes altitudinais: uma revisão multi-taxonômica*. Dissertatio de Master en Ecologie. Brasilia, Université de Brasilia, 93 p.
- Bufford J.L., Daehler C.C., 2014. Sterility and lack of pollinator services explain reproductive failure in non-invasive ornamental plants. *Diversity and Distributions*, 20 (8), pp. 975-985.
- Burnham K.P., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33 (2), pp. 261-304.
- Cronemberger C., 2010. *Variação da Riqueza de Espécies de Orquídeas em um Gradiente Altitudinal na Serra dos Orgãos*. Dissertation de Master en Ecologie. Rio de Janeiro, UFRJ, 140 p.
- Descouvrières P., 2011. *Encyclopédie des orchidées tropicales*. Paris, Eugen Ulmer, 360 p.
- Dressler R.L., 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, pp. 373–394.
- Eltz T., Whitten W.M., Roubik D.W., Linsenmair K.E., 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, 25 (1), pp. 157–176.
- Flores-Palacios A., Garcia-Franco J.G., 2001. Sampling Methods for Vascular Epiphytes: Their Effectiveness in Recording Species Richness and Frequency. *Selbyana*, 22 (2), pp. 181-191.
- Freitas L., 2014. *Projeto de pesquisa submetido ao « Programa Ciência Sem Fronteiras »: Atração e repulsão de visitantes florais e frugívoros nos processos de polinização e dispersão de semente*. JBRJ, Rio de Janeiro.
- Freitas L., Salino A., Neto L.M., Almeida T.E., Mortara S.R., Stehmann J.R., Amorim A.M., Guimarães E.F., Coelho M.N., Zanin A., Forzza R.C., 2015. A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemism rates. *Phytokeys*, (en révision).
- Gentry A.H., 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 (1), pp. 1-34.



- Giehl E.L.H., Athayde E.A., Budke J.C., Gesing J.P.A., Einsiger S.M., Canto-Dorow T. do, 2007. Espectro e distribuição vertical das estratégias de dispersão de diásporos do componente arbóreo em uma floresta estacional no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21 (1), pp. 137–145.
- Grytnes J.A., Vetaas O.R., 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159 (3), pp. 294–304.
- Guaraldo A.C., 2009. *Fenologia reprodutiva, distribuição espacial e frugivoria em Rhipsalis (CACTACEAE)*. Dissertation de Master en Biologie Végétale. Rio Claro, Université Estadual Paulista, 86 p.
- ICMBio, ICMBio - Parque Nacional da Serra dos Orgãos - Parnaso. Disponible sur Internet: <http://www.icmbio.gov.br/parnaserradosorgaos/> [Consulté le 19/08/2015].
- Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Jabot - Banco de Dados da Flora Brasileira. JABOT. Disponible sur Internet: <http://www.jbrj.gov.br/jabot> [Consulté le 02/09/2015].
- Jepson J., 2006. Single Rope Technique (SRT). *Tree Care Industry*, 17 (3), pp. 60–64.
- Johansson D., 1974. *Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest*. Dissertation de Thèse en Botanique, Uppsala University, Uppsala, 141 p.
- Kearns C.A., Inouye D.W., Waser N.M., 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, 29, pp. 83–112.
- Kersten R.A., 2013. *Métodos de amostragem de epífitas: o que temos aprendido nas ultimas décadas*. *Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica*. Belo Horizonte, pp. 139–145.
- Kersten R.A., 2010. Vascular epiphytes: studies history, taxonomic participation and relevant aspects with emphasis on Atlantic Forest. *Hoehnea*, 37 (1), pp. 09–38.
- Kersten R.A., Silva S.M., 2005. Florística e estrutura de comunidades de epífitas vasculares da planície litorânea. In: *Historia Natural e Conservação da Ilha do Mel*. Curitiba, UFPR, pp. 125–143.
- Kersten R.A., Waechter J.L., 2011. *Métodos Quantitativos no Estudo de Comunidades Epifíticas*. Viçosa, Editora Universidade Federal de Viçosa, pp. 231–254.
- Krebs C.J., 2014. Spatial Pattern and Indices of Dispersion. In: *Ecological Methodology*. 3rd ed. NY, Addison-Wesley Educational Publishers, pp. 234–274.
- Lawson C.R., Bennie J., Hodgson J.A., Thomas C.D., Wilson R.J., 2014. Topographic microclimates drive microhabitat associations at the range margin of a butterfly. *Ecography*, 37 (8), pp. 732–740.
- Lieberman D., Lieberman M., Peralta R., Hartshorn G., 1996. Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84 (2), pp. 137–152.
- Lunau K., 1992. Evolutionary aspects of perfume collection in male euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. *Chemoecology*, 3 (2), pp. 65–73.



- Malhado A.C.M., Petrere Jr M., 2004. Behaviour of dispersion indices in pattern detection of a population of angico, *Anadenanthera peregrina* (Leguminosae). *Brazilian Journal of Biology*, 64 (2), pp. 243–249.
- Ministério do Meio Ambiente, *Mata Atlântica*. Ministério do Meio Ambiente. Disponible sur Internet: <http://www.mma.gov.br/biomas/mata-atlantica> [Consulté le 26/09/2015].
- Obermuller F.A., Freitas L., Daly D.C., Silveira M., 2014. Patterns of diversity and gaps in vascular (hemi-) epiphyte flora of Southwestern Amazonia. *Phytotaxa*, 166 (4), pp. 259-272.
- Oksanen J., Blanchet G., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R.B., Simpson G., Solymos P., Stevens H., Wagner H., 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-0.
- Oliveira-Filho A.T., Vilela E.A., Carvalho D.A., Gavilanes M.L., 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10, pp. 483-508.
- Oliveira M.L., Campos L.A., 1995. Abundância, riqueza e diversidade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em florestas contínuas de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12 (3), pp. 547–556.
- Pansarin L.M., 2011. *Biologia Floral, Reprodução e Filogenia do Gênero Cirrhaea LINDL. (ORCHIDACEAE) e Evolução dos Sistemas de Polinização em Stranhopeinae*. Dissertation de Thèse en Biologie Végétale, Campinas, Université Estadual de Campinas, 131 p.
- Pinto A.R., 2014. *Composição e abundância de abelhas Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em Mata Atlântica Montana*. Dissertation de graduation en Biologie. Rio de Janeiro, UNIRIO, 37 p.
- Pires J.P. de A., da Silva A.G., Freitas L., 2014. Plant size, flowering synchrony and edge effects: What, how and where they affect the reproductive success of a Neotropical tree species. *Austral Ecology*, 39 (3), pp. 328-336.
- Punchi-Manage R., Getzin S., Wiegand T., Kanagaraj R., Savitri Gunatilleke C.V., Nimal Gunatilleke I.A.U., Wiegand K., Huth A., 2013. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 101 (1), pp. 149-160.
- Pupulin F., 2007. Contributions Toward A Reassessment Of Costa Rican Zygopetalinae (Orchidaceae). 3. A Systematic Revision Of Dichaea In Costa Rica. *Harvard Papers in Botany*, 12 (1), pp. 15-153.
- Ramírez S., Dressler R.L., Ospina M., 2002. Abejas euglossinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota colombiana*, 3 (1), pp. 7–118.
- Rebêlo J.M., Garófalo C.A., 1997. Comunidades de machos de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em matas semidecíduas do nordeste do estado de São Paulo. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26 (2), pp. 243–255.
- Roberts D.L., Dixon K.W., 2008. Orchids. *Current Biology*, 18 (8), pp. 324–329.
- Rodello C.M., 2006. *Comparação entre procedimentos de amostragem de espécies flores-tais com raridade geográfica e padrões de distribuição agregado*. Dissertation de Master en Science Forestière, Viçosa, UFV, 88 p.



Rosa-Manzano E., Andrade J.L., Zotz G., Reyes-García C., 2014. Epiphytic orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico – Species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209 (2), pp. 100-109.

Roubik D.W., Hanson P.E., 2004. *Abejas de orquideas de la America Tropical, Biología y guía de campo*. 1^{re} éd. Costa Rica, INBio, 370 p.

Ruiz-Cordova J.P., Toledo-Hernández V.H., Flores-Palacios A., 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209 (8), pp. 375-384.

Singer R.B., 2003. *Orquideas Brasileiras e Abelhas*. Disponible sur Internet: <http://www.webbee.org.br/singer/index.htm> [Consulté le 08/02/2015].

Stefanello D., Fernandes-Bulhão C., Martins S.V., 2009. Síndromes de dispersão de sementes em três trechos de vegetação ciliar (nascente, meio e foz) ao longo do rio Pindaíba, MT. *Revista Árvore*, 33 (6), pp. 1051–1061.

Uehara-Prado M., Garófalo C.A., 2006. Small-scale elevational variation in the abundance of *Eufriesea violacea* (Blanchard)(Hymenoptera: Apidae). *Neotropical Entomology*, 35 (4), pp. 446–451.

Venables W.N., Ripley B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth. New York, Springer.

Wilcock C., Neiland R., 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *TRENDS in Plant Science*, 7 (6), pp. 270-277.



ANNEXE

Annexe 1: Inventaire adaptatif en *cluster* de *D. pendula* le long d'un gradient altitudinal au Parnaso, Teresópolis, RJ, Brésil. Le *cluster* représente le nombre total d'unités inventoriées par point et le réseau est le nombre d'unités du *cluster* avec le critère d'inclusion (présence de *D. pendula*)

| Altitude | Cluster | Réseau | Abondance |
|----------|---------|--------|-----------|
| 940 | 5 | 1 | 4 |
| 940 | 11 | 3 | 11 |
| 940 | 5 | 1 | 4 |
| 950 | 11 | 3 | 17 |
| 970 | 5 | 1 | 3 |
| 1030 | 5 | 1 | 3 |
| 1050 | 5 | 1 | 3 |
| 1050 | 8 | 2 | 6 |
| 1050 | 13 | 4 | 20 |
| 1060 | 10 | 3 | 22 |
| 1060 | 15 | 5 | 29 |
| 1115 | 5 | 1 | 1 |
| 1130 | 8 | 2 | 6 |
| 1130 | 5 | 1 | 2 |
| 1140 | 5 | 1 | 1 |
| Total | 116 | 30 | 132 |

Annexe 2: Sélection de modèles selon le critère AIC du Test 1, GLM de loi binomial et lien probit (n=30), package MASS et fonction stepAIC. Analyse de la fréquence de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées.

| Modèle | AIC | Déviance résiduelle | Delta AIC |
|--|-------|---------------------|-----------|
| Nul: Fréquence ~ 1 | 83,1 | 81,1 | 9 |
| Fréquence ~ Altitude + Distance avec fructifiant + ((DHP + H)^2) | 78,8 | 66,8 | 4,7 |
| Fréquence ~ Altitude + Distance avec fructifiant + DHP + H | 77,9 | 67,9 | 3,8 |
| Fréquence ~ Altitude + Distance avec fructifiant + DHP | 75,97 | 67,97 | 1,87 |
| Fréquence ~ Altitude + Distance avec fructifiant | 74,1 | 68,1 | 0 |
| Fréquence ~ Distance avec fructifiant | 74,1 | 70,1 | 0 |

Annexe 3: Sélection de modèles selon le critère AIC du Test 3, GLM de loi Poisson et lien log (n=30), package MASS et fonction stepAIC. Analyse de l'abondance de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées.

| Modèle | AIC | Déviance résiduelle | Delta AIC |
|--------------------------------------|-------|---------------------|-----------|
| Nul: Abondance ~ 1 | 153,4 | 57,3 | 0 |
| Abondance ~ Altitude + ((DHP + H)^2) | 159,7 | 55,5 | 6,3 |
| Abondance ~ DHP + H + DHP:H | 157,9 | 55,7 | 4,5 |
| Abondance ~ DHP + H | 156,6 | 56,5 | 3,2 |
| Abondance ~ H | 154,8 | 56,7 | 1,4 |

Annexe 4: Sélection de modèles selon le critère AIC du Test 4, GLM de loi Poisson et lien log (n=132), package MASS et fonction stepAIC. Analyse de la ramification de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées. Subdivision des phorophytes adaptée du modèle de Johansson (1974), (I) tronc et première fourche; (II) houppier interne; (III) houppier externe.

| Modèle | AIC | Déviante résiduelle | Delta AIC |
|----------------------------------|-------|---------------------|-----------|
| Nulo: Ramificação ~ 1 | 153,4 | 57,3 | 0 |
| Ramificação ~ Altitude + Posição | 159,7 | 55,5 | 6,3 |
| Ramificação ~ Altitude | 157,9 | 55,7 | 4,5 |

Annexe 5: Sélection de modèles selon le critère AIC du Test 5, GLM de loi Poisson et lien log (n=132), package MASS et fonction stepAIC. Analyse de la floraison de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées.

| Modèle | AIC | Déviante résiduelle | Delta AIC |
|--|-------|---------------------|-----------|
| Nul: Floraison ~ 1 | 173,9 | 171,9 | 43,4 |
| Floraison ~ Altitude + Ramification + Position | 135,8 | 125,8 | 5,3 |
| Floraison ~ Altitude + Ramification | 132,4 | 126,4 | 1,9 |
| Floraison ~ Ramification | 130,5 | 126,5 | 0 |

Annexe 6: Sélection de modèles selon le critère AIC du Test 6, GLM de loi Poisson et lien log (n=85), package MASS et fonction stepAIC. Analyse de la fructification de *Dichaea pendula* au Parnaso et variables indépendantes considérées.

| Modèle | AIC | Déviante résiduelle | Delta AIC |
|---|-------|---------------------|-----------|
| Nul: Fructification ~ 1 | 290,5 | 198,7 | 41,1 |
| Fructification ~ Altitude + Ramification + Position | 251,4 | 151,6 | 2 |
| Fructification ~ Altitude + Ramification | 249,4 | 153,6 | 0 |
| Fructification ~ Ramification | 284,2 | 190,4 | 34,8 |

Annexe 7: Analyse de la déviante des GLMs sélectionnés pour le Test 1, analyse de la fréquence de *Dichaea pendula* au Parnaso, modèles de loi binomial et lien probit.

| | Variable | Deviance Resid. | Df | P |
|-------|----------|-----------------|----|-------|
| GLM 1 | Altitude | 10.2 | 88 | <0.05 |
| | Distance | 2.80 | 87 | 0.09 |
| GLM 2 | Distance | 10.998 | 88 | <0.05 |
| | Altitude | 1.98 | 87 | 0.16 |
| | DHP | 0.16 | 86 | 0.69 |
| GLM 3 | Distance | 10.998 | 88 | <0.05 |

Annexe 8: Analyse de la déviante du GLM sélectionné pour le Test 4, analyse de la ramification de *Dichaea pendula* au Parnaso, modèle de loi Poisson et lien log. Subdivision des phorophytes adaptée du modèle de Johansson (1974), (I) tronc et première fourche; (II) houppier interne; (III) houppier externe.

| | Variable | Deviance Resid. | Df | P |
|-------|----------|-----------------|-----|-------|
| GLM 5 | Altitude | 27.1 | 130 | <0.05 |
| | Position | 32.4 | 128 | <0.05 |

Annexe 9: Analyse de la déviance des GLMs sélectionnés pour le Test 5, analyse de la floraison de *Dichaea pendula* au Parnaso, modèles de loi binomial et lien probit.

| | Variable | Deviance Resid. | Df | <i>P</i> |
|-------|--------------|-----------------|-----|----------|
| GLM 6 | Altitude | 0.15 | 130 | 0.697 |
| | Ramification | 45.4 | 129 | <0.05 |
| GLM 7 | Ramification | 45.4 | 130 | <0.05 |

Annexe 10: Analyse de la déviance du GLM sélectionné pour le Test 6, analyse de la fructification de *Dichaea pendula* au Parnaso, modèle de loi Poisson et lien log.

| | Variable | Deviance Resid. | Df | <i>P</i> |
|-------|--------------|-----------------|----|----------|
| GLM 8 | Altitude | 8.26 | 83 | <0.05 |
| | Ramification | 36.80 | 82 | <0.05 |

Annexe 11: Liste des symboles et abréviations par ordre d'apparition:

JBRJ: Jardin Botanique de Rio de Janeiro

Parnaso: Parc National de la Serra dos Órgãos

ICMBio: Institut Chico Mendes de Conservation de la Biodiversité

DHP: Diamètre à Hauteur de Poitrine

SRT: Single Rope Tecnic

DRT: Double Rope Tecnic

GLM: Generalized Linear Model

AIC: Critère d'Information Akaike

Dr: Déviance résiduelle