

L'activité de butinage des Apoïdes sauvages (*Hymenoptera Apoidea*) sur les fleurs de maïs à Yaoundé (Cameroun) et réflexions sur la pollinisation des graminées tropicales

Fernand-Nestor Tchuenguem Fohouo ⁽¹⁾, Jean Messi ⁽²⁾, Alain Pauly ⁽³⁾

⁽¹⁾ Faculté des Sciences. Université de Ngaoundéré. B.P. 454. Ngaoundéré (Cameroun).

⁽²⁾ Laboratoire de Zoologie. Université de Yaoundé 1. B.P. 812. Yaoundé (Cameroun).

⁽³⁾ Département d'Entomologie. Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Rue Vautier, 29. B-1000 Bruxelles ; collaborateur à l'Unité de Zoologie générale et appliquée. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Passage des Déportés, 2 B-5030 Gembloux. E-mail : sbre@sciencesnaturelles.be

Reçu le 16 mars 2001, accepté 17 mars 2002.

À Nkolbisson (Yaoundé, Cameroun), en mai 1991, les inflorescences de maïs (*Zea mays* L. ; Poaceae) ont été prospectées en vue de l'étude de l'activité de récolte du pollen par cinq espèces d'abeilles sauvages : un Apidae Meliponinae (*Dactylurina staudingeri*) et quatre Halictidae Nomiinae (*Lipotriches andrei*, *L. langi*, *L. notabilis* et *Leuconomia granulata*). Chacun de ces Apoïdes montre une bonne attirance vis-à-vis du pollen de maïs. Le plus grand nombre d'abeilles butinant simultanément sur une panicule varie de un chez *D. staudingeri* à quatre chez *L. andrei* et *L. notabilis*. En général, les abeilles butinent le maïs pendant toute la journée et tout au long de la période de floraison mais leurs visites sont plus nombreuses dans la matinée et pendant la période de forte floraison. La durée médiane d'une visite d'épillet mâle varie de 1 seconde chez *D. staudingeri* à 7 secondes chez *L. andrei*. Ces divers Apoïdes développent un comportement très élaboré lors de la récolte du pollen de maïs. *D. staudingeri* semble toutefois moins adaptée à la morphologie florale de cette Poaceae par rapport aux *Lipotriches*. Lorsque ces abeilles butinent le maïs, elles sont fidèles aux fleurs de cette plante, malgré la présence d'autres espèces végétales en fleurs à proximité de la culture. Les abeilles étudiées ont un impact positif sur les rendements en grains du maïs, qui s'explique par une action complémentaire de celle bien connue du vent. Le rôle est indirect puisque les abeilles visitent rarement les stigmates. Il s'explique par le fait que les abeilles très abondantes sur les panicules secouent les anthères, provoquant ainsi la libération du pollen dans l'air même en l'absence de vent. L'influence des Apoïdes sauvages sur l'augmentation des rendements est estimée à 3 % tandis que celle de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) est estimée à 21 % dans cette localité. Les auteurs passent aussi en revue la littérature existante sur la pollinisation des graminées tropicales cultivées et des Poaceae en général par différentes espèces d'abeilles. On recommande, pour une meilleure gestion intégrée des exploitations de maïs au Cameroun, de préserver les sites de nidification des *Lipotriches* aux abords des cultures et d'éviter les traitements pesticides pendant la période de floraison lorsqu'ils ne se justifient pas.

Mots-clés. *Zea mays*, Poaceae, pollinisation, entomophilie, anémogamie, Meliponinae, *Lipotriches*, Halictidae, biodiversité agricole, Cameroun.

The gathering activity of wild bees on flowers of maize at Yaoundé (Cameroon) and further considerations on pollination of the tropical Gramineae. At Nkolbisson (Yaoundé, Cameroon), in May 1991, flowers of maize (*Zea mays* L.; Poaceae) were observed for the study of pollen gathering by five different species of wild bees: one Apidae Meliponinae (*Dactylurina staudingeri*) and four Halictidae Nomiinae (*Lipotriches andrei*, *L. langi*, *L. notabilis* and *Leuconomia granulata*). Each of these Apoïdes is well attracted by pollen of maize. The larger number of bees foraging at the same time on a panicle varies from one with *D. staudingeri* to four with *L. andrei* and *L. notabilis*. Generally, bees forage maize during the whole day and during the full flowering period but visits are more numerous in the morning and during the period of intense flowering. Median duration of a visit on a male spikelet varies from 1 sec with *D. staudingeri* to 7 sec with *L. andrei*. These Apoïdes have an elaborated behaviour when gathering pollen of maize. *D. staudingeri* however seems less adapted to the floral morphology of Poaceae comparing with *Lipotriches*. When foraging maize, all these bees are regular visitors to flowers of this plant, even in the presence of other flower species in the vicinity of the crop. Bees studied have a positive impact on the yield of grains due to a complementary action with the well known one of the wind. The influence is indirect

as the bees are seldom visiting the stigmata. The explanation is that when the bees are very common on the panicles they shake the anthers, inducing the release of pollen grains in the atmosphere even in the days without wind. The part of wild bees in the increase of yields is estimated to 3% while the one of the domestic bees (*Apis mellifera*) is estimated to 21% in that locality. The authors are reviewing existing literature on grass crop pollination and on Poaceae in general by various species of bees. For a better integrated crop management of maize in Cameroon, it is suggested to conserve the nesting sites of *Lipotriches* in surrounding areas of crops and to avoid unjustified use of pesticides during the flowering period.

Keywords. *Zea mays*, Poaceae, pollination, entomophily, anemogamy, Meliponinae, Halictidae, *Lipotriches*, agricultural biodiversity, Cameroon.

1. INTRODUCTION

Dans la plupart des monographies (Mac Leod, 1894 ; Vallardir, 1964 ; Free, 1970 ; Faegri, van der Pijl, 1971 ; Proctor, Yeo, 1973 ; McGregor S., 1976 ; Pesson, Louveaux, 1984, entre autres), il est communément admis que la pollinisation des Graminées s'effectue par l'intermédiaire du vent (anémogamie). En effet, leur pollen très fin, lisse et sec est parfaitement adapté à ce mode de transport. De plus, les inflorescences n'ont sélectionné au cours de leur évolution aucune couleur ou architecture florale adaptée aux abeilles. Si cela se vérifie pour les espèces de régions tempérées, cela semble démenti pour celles des régions tropicales. La relation entre les abeilles et les graminées tropicales est intéressante à étudier d'un point de vue agronomique puisque, faut-il le rappeler, plusieurs d'entre elles servent de base à l'alimentation des populations africaines et asiatiques : le riz, le maïs, le sorgho, le mil, sans oublier la canne à sucre.

Aux États-Unis, quelques observations sur des espèces cultivées d'origine tropicale ont déjà été citées dans la littérature. Le mil ("pearl millet", *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) est butiné par l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.), des bourdons (*Bombus impatiens* Cresson) et des halictes (*Dialictus pilosus* Smith) qui interviennent dans la pollinisation croisée (Leuck, Burton, 1966). Le maïs (*Zea mays* L.) et son butinage par l'abeille domestique ont souvent fait l'objet de recherches aux États-Unis, non à cause de la pollinisation croisée (les abeilles interviendraient peu puisqu'elles ne butinent que les inflorescences mâles), mais parce qu'on a fréquemment signalé des cas d'empoisonnement massif des abeilles domestiques qui butinent le maïs traité aux pesticides et que ce problème est difficile à résoudre (Flottum *et al.*, 1983). Ce même problème a aussi été soulevé pour la canne à sucre en Jamaïque (Metcalf, 1967). Dans d'autres pays du monde, on a observé un butinage actif des abeilles domestiques sur le maïs : en Thaïlande (Phaya Tavong, 1985), en Éthiopie (Fichtl, Adi, 1994).

Dans les régions tropicales, il semble que la pollinisation des graminées sauvages ou cultivées par les abeilles soit un phénomène commun. Cela s'explique peut-être par l'existence d'immenses zones de savanes où le tapis graminéen constitue la

principale, voire l'unique ressource en pollen pour les abeilles en saison où les autres ressources florales se font rares. La majorité des espèces d'un genre d'abeilles sauvages encore peu connu, le genre *Lipotriches* Gerstaecker, leur sont même complètement inféodées. Des abeilles sauvages (ou Apoïdes) de quelques genres seulement ont été observées sur les graminées partout sous les tropiques. Hole (1911) rapporte que *Andropogon monticola* Schult est fréquemment visité aux Indes par des abeilles (non déterminées) collectant du pollen. Davis et Richards (1933) décrivent un cas intéressant d'une espèce de *Pariana* butinée par les *Melipona* en Guyane Britannique. Jaeger (1951, 1954, 1976) observe à l'aurore de véritables amas grouillant d'abeilles sur le "petit mil" (*Pennisetum americanum*) et diverses graminées dans la région de Kita au Mali. Smith (1957) en Afrique Orientale et Gadbin (1980) au Tchad trouvent fréquemment du pollen de graminées dans le miel. Enfin, l'étude la plus complète est sans doute celle de Bogdan (1960) qui donne une liste de 52 graminées du Kenya butinées par l'abeille domestique et par une petite abeille sauvage qu'il identifie comme *Nomia* sp. (probablement s'agit-il d'une ou plusieurs espèces actuellement classées dans le genre *Lipotriches*). Hirashima (1961) signale comme d'un grand intérêt qu'une nouvelle espèce d'abeille du Japon (*Rhopalomelissa esakii* Hirashima = *Lipotriches esakii*, comb. nov.) soit un grand butineur des inflorescences de riz (*Oryza sativa* L.), alors que cette plante est typiquement anémophile. Michener (1969) observe que les adultes de *Rhopalomelissa* sp. (= *Lipotriches*) collectent volontiers le pollen des herbes et sont les butineurs les plus communs sur le maïs ("corn") à Bamenda au Cameroun. Au Gabon, l'un d'entre nous (Pauly, 1998) a observé 34 espèces de graminées dont 21 étaient butinées par 11 espèces différentes de *Lipotriches*. En Côte d'Ivoire un sorgho sauvage (*Sorghum bicolor* (L.) Moench. subsp. *arundinaceum*) est butiné par *Lipotriches langi* (Cockerell) vers 11 heures de la matinée et au Burkina-Faso le maïs est butiné par *Lipotriches rubella* (Smith) (**Figure 6**) (Pauly, 1984). À Madagascar, on trouve 4 espèces de *Lipotriches* très abondantes sur les graminées et notamment sur le riz (Pauly *et al.*, 2001), ainsi qu'une espèce d'un autre

genre (*Halictonomia decemmaculata* (Friese)) monolectique sur cette famille de plante (Pauly, 1991).

Le maïs est d'origine mexicaine (Valdeyron, 1984) et c'est une céréale d'une grande importance alimentaire et économique dans les sociétés humaines. Comme les autres Poacées, il ne produit pas de nectar (McGregor, 1976) et, selon plusieurs auteurs dont Vallardir (1964) et Zandonella (1984), son pollen se prête mal à la récolte par les insectes, du fait qu'il est très pulvérulent. Ceci justifie en partie la rareté (sauf aux USA) des recherches menées sur les relations entre le maïs et les insectes floricoles, malgré la forte expansion mondiale de cette culture.

Pour une gestion optimale des plantations de maïs et de l'environnement en général, il est indispensable de bien maîtriser la connaissance des vecteurs de pollen. En effet, du fait que les insectes anthophiles sont d'intéressants pollinisateurs de nombreuses plantes, ils méritent d'être protégés (notamment contre une utilisation irréfléchie des pesticides) ; or cette protection ne peut être efficace que si leur écologie est bien connue (notamment pour ne pas traiter aux pesticides pendant les heures de butinage). C'est dans cette optique que nous effectuons, depuis 1989, l'étude des relations maïs-insectes floricoles au Cameroun. Cette étude concerne la collecte du pollen de *Zea mays* par cinq espèces d'abeilles sauvages, dans la région de Yaoundé : *Dactylurina staudingeri* (Gribodo), *Lipotriches andrei* (Vachal), *Lipotriches langi* (Cockerell), *Lipotriches notabilis* (Schletterer) et *Leuconomia granulata* (Vachal). Nous présentons, pour chacun de ces Hyménoptères, la fréquence et la durée des visites, l'abondance des butineurs, l'aire et la période journalière d'activité, la durée des visites, l'étho-écologie du butinage. Les résultats de cette étude concernant l'abeille "domestique" africaine (*Apis mellifera adansonii* Latreille) ont déjà été publiés dans une note précédente (Messi, Tchuenguem Fohouo, 1998).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été faites dans le quartier Nkolbisson à Yaoundé. Cette région est soumise à un régime climatique de type équatorial guinéen, caractérisé par l'existence de quatre saisons annuelles : deux saisons sèches (une petite et une grande) alternant avec deux saisons des pluies dont les maxima mensuels sont bien marqués, atteignant 210 à 310 mm (mai) pendant la petite saison des pluies et plus de 380 mm (septembre) pendant la grande saison. Les observations ont été réalisées en mai 1991, pendant la petite saison des pluies.

Le champ expérimental avait une superficie de 270 m² environ. Pendant la période d'observation, d'autres espèces végétales situées à proximité du maïs

étaient attractives pour les Apoïdes étudiés. Parmi ces plantes, nous citerons

- deux Poacées : *Brachiara jubata* Fig. & De Not, *Cynodon dactylon* (L.) Pers. ;
- une Malvacée : *Sida rhombifolia* L. ;
- une Acanthacée : *Asystasia gangetica* T. Anders.

La variété de maïs était CMS 8507 Cx caractérisée par un endosperme blanc, un cycle de 112 jours avec la floraison femelle survenant le 53^e jour après le semis, une haute résistance au stress. Les semences provenaient de l'Institut de la Recherche Agricole pour le Développement (IRAD) de Nkolbisson.

Le maïs était semé en lignes sur 12 billons, avec trois lignes par billon et deux grains par poquet. L'espacement était de 50 cm sur les lignes et 40 cm entre les lignes. Les billons mesuraient chacun 5 à 8 m de longueur sur 1,10 à 1,80 m de largeur. Les abeilles sauvages observées sur *Zea mays* provenaient des nids naturellement présents dans l'environnement. Une semaine avant la floraison, huit parcelles d'environ 40 pieds de maïs chacune avaient été sélectionnées et leurs plantes étiquetées.

Les relevés étaient faits tous les jours, pendant toute la période de floraison du maïs, du 9 au 31 mai, suivant les horaires ci-après : 7h–8h, 9h–10h, 11h–12h, 13h–14h, 15h–16h, 17h–18h. Nous passons une fois sur chaque plante étiquetée et pour chacune de ces périodes journalières. À chaque passage, nous comptons les visites d'insectes sur les panicules ; pour les Apoïdes nous avons également enregistré divers paramètres liés à la récolte du pollen : durée des visites par épillet mâle, comportement de butinage, abondance des butineurs par plante, influence de la faune et de la flore concurrentes, effet de quelques facteurs climatologiques.

Pendant la période d'observation, les spécimens d'Apoïdes étaient capturés au filet fauchoir.

Le traitement statistique est fait à l'aide de deux tests : Student (t) et coefficient de corrélation (r).

L'étude fine du pollen et des appareils collecteurs des abeilles a été réalisée à l'aide du microscope électronique à balayage de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Les espèces sauvages d'abeilles ont été identifiées par comparaison avec les collections de la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Unité de Zoologie générale et appliquée.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Abondance et fréquence des visites

Du 9 au 31 mai 1991, 7232 visites de 35 espèces d'insectes ont été comptées sur les 288 panicules de *Z. mays*. Le **tableau 1** donne l'abondance et la

Tableau 1. Abondance (a) et fréquence (f) des visites de divers insectes sur les panicules du maïs — *Abundance (a) and frequency of visits (f) of diverse insects on the panicles of maize.*

| Insectes | nv | a (%) | nj | f (%) |
|---|-------------|------------|-----------|-------|
| <i>D. staudingeri</i> | 122 | 1,69 | 9 | 39,1 |
| <i>L. andrei</i> | 825 | 11,41 | 23 | 100 |
| <i>L. langi</i> | 104 | 1,44 | 14 | 60,9 |
| <i>L. notabilis</i> | 224 | 3,10 | 21 | 91,3 |
| <i>Le. granulata</i> | 134 | 1,85 | 8 | 34,8 |
| Autres insectes (30 espèces), inclus <i>Apis mellifera</i> | 5823 | 80,52 | 23 | 100 |
| Total | 7232 | 100 | 23 | |

nv = nombre de visites sur 288 panicules en 23 jours ; a = $nv/7232 \times 100$; nj = nombre de jours de présence de l'insecte pendant 23 jours d'observation ; f = $nj/23 \times 100$.

fréquence des visites de chacun des Apoïdes considérés. Il ressort de ce tableau que parmi ces Abeilles, *L. andrei* a le plus fort pourcentage des visites (11,41 % du nombre total des visites d'insectes) et la plus grande fréquence (100 % du nombre total des jours d'observation) ; *L. langi* a le plus faible pourcentage des visites (1,44 %), *Le. granulata* la plus faible fréquence (34,8 %). L'abondance et la fréquence élevées des visites de *L. andrei* sont sans doute liées à la grande dépendance de cette abeille vis-à-vis du pollen de graminées. Nous avons d'ailleurs mis en évidence l'existence d'une corrélation positive et significative entre le nombre de panicules porteuses d'épillets ouverts et le nombre de visites de *L. langi* ($r=0,73$; $n=23$; $P<0,001$). Le faible pourcentage des visites de *D. staudingeri* s'explique partiellement par le fait qu'au niveau d'un pied de maïs porteur d'épillets mâles ouverts, cette mélipeone récolte le pollen de préférence sur les feuilles (75 à 80 % des visites : Tchuenguem Fohouo, 1993) ; elle aurait beaucoup de difficultés pour extraire le pollen des anthères du maïs. L'abeille "domestique" africaine (*Apis mellifera adansonii*) est aussi très fréquente sur le maïs (environ 5 fois plus nombreuse que les autres Apoïdes sauvages dans cette localité). Son activité et son impact sur les rendements ont déjà fait l'objet d'une thèse séparée (Tchuenguem Fohouo, 1993) et d'une publication (Messi, Tchuenguem Fohouo, 1998).

3.2. Abondance des butineurs

Les plus grands nombres d'individus récoltant le pollen simultanément sur une panicule de *Z. mays* sont de 1, 2 et 4, pour *D. staudingeri*, *L. langi* ou *Le. granulata* et *L. andrei* ou *L. notabilis* respectivement.

3.3. Aire de butinage

Nous avons identifié un nid de *L. andrei* et un nid de *Le. granulata* dans notre plantation. Pour chacun de ces Nomiinae, les plantes situées à moins de 10 m du nid étaient plus fréquemment visitées que les autres plantes. Des butineuses de *L. langi*, *L. andrei* et *L. notabilis* qui arrivaient au champ par un côté repartaient par ce même côté, probablement celui où se trouvait leur nid. *D. staudingeri* récoltait généralement le pollen sur des plantes bien déterminées ; en outre, pendant leurs voyages de butinage, les ouvrières de cette mélipeone empruntaient une "piste aérienne" qui survolait d'autres pieds de maïs. Ainsi, l'aire de butinage est liée à la proximité du nid ; elle semble également liée à la localisation donnée par les éclairceuses et à la reconnaissance des plantes préalablement visitées.

Les travaux de Roubik (1989) montrent que les mélipeones marquent les sources de nourriture intéressantes à l'aide des phéromones sécrétées par les glandes mandibulaires ; d'après ce même auteur, ces substances, qui sont déposées sur la végétation, sont également utilisées pour marquer les pistes allant du nid aux aires de butinage. Ce phénomène augmente l'efficacité du butinage ; il expliquerait le comportement de *D. staudingeri*.

3.4. Période journalière d'activité

Le **tableau 2** donne le pourcentage des visites de chaque Apoïde pendant chacune des périodes journalières d'observation. Il ressort de ce tableau que :

- la période et les pics journaliers d'activité varient avec les Apoïdes

D. staudingeri : 9h–14h ; pic : 11h–12h

L. andrei : 7h–16h ; pic : 11h–12h

L. langi : 9h–18h ; pics : 11h–12h et 17h–18h

L. notabilis : 7h–16h ; pic : 9h–10h

Le. granulata : 7h–16h ; pics : 7h–8h et 13h–14h.

Le décalage des pics de visites de certains Apoïdes serait une adaptation permettant à chacun d'eux de limiter l'effet de la concurrence lors de la récolte du pollen de *Z. mays*.

Tableau 2. Distribution journalière des pourcentages de visites des différents Apoïdes sur les panicules de maïs — *Daily distribution of the percentage of the visits of the different Apoïds on the panicles of maize.*

| Apoïdes | Périodes journalières (heures) | | | | | |
|-----------------------|--------------------------------|------|-------|-------|-------|-------|
| | 7–8 | 9–10 | 11–12 | 13–14 | 15–16 | 17–18 |
| <i>D. staudingeri</i> | | 36,1 | 62,3 | 1,6 | | |
| <i>L. andrei</i> | 7,8 | 30,6 | 40,0 | 18,1 | 3,7 | |
| <i>L. langi</i> | | 34,6 | 45,2 | 10,6 | | 9,6 |
| <i>L. notabilis</i> | 1,8 | 64,7 | 26,3 | 6,7 | 0,5 | |
| <i>Le. granulata</i> | 24,6 | 3,7 | 18,7 | 24,7 | | |

- pour chacun des Apoïdes, l'activité est plus importante dans la matinée ; ceci se comprend aisément, la disponibilité du pollen au niveau des anthères du maïs étant plus élevée pendant cette période journalière.

En général sous les tropiques les Apoidea récoltent le pollen de préférence dans la matinée (Roubik, 1989). Au Gabon, l'un d'entre nous a également noté que les *Lipotriches*, l'abeille "domestique" et des mélipones (*Meliponula oyani* (Darchen), *Meliponula togoensis* (Stadelman)) butinent le maïs de préférence dans la matinée vers 11 heures (Pauly, 1998).

Il est intéressant de noter que ces heures ne correspondent pas avec ce qui a été observé chez les autres graminées, en particulier les espèces sauvages (Pauly, 1998) mais aussi le petit mil et le sorgho (Jaeger, 1954) : en effet celles-ci sont toujours visitées dès la pointe du jour, avant même le lever du soleil, lorsque les plantes sont encore couvertes de rosée. Les abeilles s'emparent alors du pollen des anthères fraîchement épanouies et déhiscentes. Dès que le soleil réchauffe l'atmosphère et provoque l'évaporation de la rosée, les abeilles se retirent une à une, chargées de leur butin, et finissent par disparaître complètement des inflorescences pour revenir le lendemain matin à la même heure (entre 6h et 7h30).

3.5. Durée des visites

La durée moyenne d'une visite par épillet mâle varie de 3,46 s chez *D. staudingeri* à 16,1 s chez *L. langi* (Tableau 3). La comparaison deux à deux des durées moyennes du tableau 3 montre que la différence est :

- significative entre *D. staudingeri* et *L. andrei* ($t=4,98$; $P<0.001$), *D. staudingeri* et *L. langi* ($t=4,07$; $P<0.001$), *L. andrei* et *L. notabilis* ($t=4,75$; $P<0.001$), *L. langi* et *L. notabilis* ($t=3,61$; $P<0.001$), *L. andrei* et *L. langi* ($t=2,74$; $P<0.01$) ;
- non significative entre *D. staudingeri* et *L. notabilis* ($t=0,57$; $P>0,05$).

Tableau 3. Durée des visites de divers Apoïdes sur un épillet de maïs — *Length of the visits of diverse Apoïds on a spikelet of maize.*

| Apoïdes | n | Durée d'une visite (secondes) | | | | |
|-----------------------|----|-------------------------------|------------|---------|------|------|
| | | moyenne | écart-type | médiane | mini | maxi |
| <i>D. staudingeri</i> | 41 | 3,46 | 4,45 | 1 | 1 | 22 |
| <i>L. andrei</i> | 96 | 16,10 | 23,90 | 7 | 1 | 130 |
| <i>L. langi</i> | 57 | 8,72 | 8,55 | 5 | 1 | 41 |
| <i>L. notabilis</i> | 65 | 4,38 | 5,95 | 2 | 1 | 29 |

n = nombre de visites chronométrées ; mini = minimum ; maxi = maximum

Mais si l'on considère plutôt la médiane de ces valeurs, les *Lipotriches* se classent avec une durée de 7, 5 et 2 secondes respectivement pour *L. andrei*, *L. langi*, *L. notabilis* et seulement 1 seconde pour *D. staudingeri*.

Il semble que la durée médiane d'une visite augmente avec le degré de spécialisation de l'abeille. En effet, il faut noter que les *Lipotriches* sont des abeilles spécialisées pour la récolte du pollen de graminées alors que pour les *Dactylurina* cette récolte est occasionnelle.

Les durées les plus élevées sont enregistrées dans la matinée, au moment où la disponibilité du pollen de maïs est maximale. À de tels moments, un *Lipotriches* peut obtenir sa charge pollinique en visitant un faible nombre d'épillets.

La durée des visites n'a pas été étudiée chez *Leuconomia granulata*.

3.6. Éthologie du butinage

La façon de récolter le pollen du maïs varie avec les Apoïdes.

Dactylurina staudingeri [Apidae Meliponinae]. Sur une panicule, *D. staudingeri* (Figure 5, p. 98) ne recherche le pollen qu'au niveau des épillets entièrement ouverts. Sur un tel épillet, une seule étamine est généralement visitée. Pour cela, la butineuse s'accroche à l'extrémité distale de l'anthère (à l'aide des mandibules et pattes prothoraciques) et en expulse le pollen dont une fraction se verse sur son tégument ; cette fraction est ensuite rassemblée et accumulée dans les corbeilles des pattes métathoraciques. Le passage d'un épillet à un autre est fréquent. La quantité de pollen expulsé d'une anthère est faible, par rapport à ce qui s'observe chez les Halictidae. De plus, *D. staudingeri* se recouvre d'une faible couche de pollen, son tégument ayant peu de soies qui peuvent retenir les grains de pollen. Cette abeille aurait ainsi beaucoup de difficultés pour récolter le pollen au niveau des anthères ; ceci expliquerait le fait que *D. staudingeri* passe généralement de la panicule aux feuilles où se fait l'essentiel de sa récolte de pollen ; en effet, après le début de l'épanouissement des étamines de *Z. mays*, la face supérieure des feuilles est recouverte de pollen, déposé principalement par les insectes, le vent et la gravité. Certaines butineuses de *D. staudingeri* paraissent ne récolter que ce "pollen des feuilles" et semblent être fidèles à une feuille ; nous avons noté, plusieurs fois par jour et pendant quatre jours de suite, qu'une feuille était sélectivement visitée par *D. staudingeri* pour le pollen. À Nkongmeyos (Yaoundé), en avril 1991, nous avons remarqué que *Meliponula erythra* ramassait le pollen versé sur les feuilles de *Z. mays* ; à Campo (Sud-

Cameroun), en novembre 1991, nous avons observé un comportement similaire chez *Meliponula togoensis* ; la pilosité du tégument de ces deux dernières Mélipones est semblable à celle de *D. staudingeri*. Ainsi, la récolte du pollen versé sur les feuilles du maïs serait caractéristique des Mélipones.

Dans la nature, les Mélipones ne sont pas spécialisées pour la récolte du pollen de graminées. Ce sont des animaux polylectiques : on les trouve sur de nombreuses familles de fleurs selon les opportunités.

Le genre *Lipotriches* [Halictidae Nomiinae]. La plupart des espèces de ce genre qui compte au moins 58 espèces répertoriées en Afrique (Pauly, 1990 et en préparation) sont de vrais spécialistes de la récolte du pollen de graminées. Trois espèces ont été observées à Nkolbisson : *L. andrei* (Figures 2 et 3, p. 98), *L. langi* (Figure 7) et *L. notabilis* (espèce proche de *L. rubella*, figure 6). Sur une panicule, les *Lipotriches* ne recherchent le pollen que sur les épillets entièrement ouverts. Le comportement de récolte est commun à toutes les espèces. L'individu s'accroche à la base des anthères (à l'aide des mandibules et des pattes antérieures), la face ventrale du thorax et de l'abdomen étant tournée vers le haut, en position concave. Ainsi, le pollen expulsé par la vibration des sacs polliniques est partiellement retenu par le sternum et la face ventrale de l'abdomen, puis rassemblé et entassé dans les brosses et les soies collectrices des pattes postérieures (Figures 14 et 15). Ces soies sont spécialisées chez les *Lipotriches* : l'extrémité est effilée en "fouet" (Figure 16). Chez *L. langi* et chez *L. notabilis*, les trois étamines d'un épillet (Figure 8) sont visitées au même instant ; chez les autres *Lipotriches*, plus petits, une seule étamine est généralement visitée. Lors d'un voyage de butinage, un Halictidae peut arrêter la récolte du pollen au niveau des anthères, puis descendre sur une feuille pour y prolonger l'amassage du pollen récolté, enfin, remonter sur la panicule pour y continuer la récolte. Ce comportement s'expliquerait par le fait que les Halictidae n'humidifient pas le pollen récolté (Roubik, 1989 ; Jacob-Remacle, 1990) ; ils limiteraient les déperditions du pollen transporté. Toutefois, dans le cas des *Lipotriches*, cette hypothèse mérite d'être vérifiée. En effet, on observe au microscope électronique une fine couche adhérente sur les grains de pollen (Figure 17) qui leur permet de s'amalgamer entre eux et autour des soies. Cette substance liquide pourrait être appliquée par l'insecte lorsqu'il manipule les anthères avec ses mandibules. Elle pourrait provenir de régurgitations buccales. L'insecte pourrait peut-être aussi se servir de la rosée pour agglutiner le pollen, ce qui expliquerait la synchronisation entre l'heure d'ouverture des anthères, la présence de rosée et les visites exclusives des abeilles aux heures matinales.

Le rythme de collecte du pollen serait relié à celui de sa présentation. Il est apparemment collecté par la technique du "buzzing" (vibration), le bruissement provoqué par les *Lipotriches* étant parfaitement audible et la forme de déhiscence des anthères vues au microscope électronique l'illustre bien : chaque anthère s'ouvre à l'extrémité par un "pore" (Figure 9). Il est possible aussi que dans certains cas les anthères soient mordues par les mandibules puisque certains grains de pollen observés au microscope électronique sur les brosses des abeilles ont une forme "cabossée" comme les grains immatures (Figures 10 et 11). Un examen à fort grossissement des grains de pollen sortant naturellement par les pores des anthères matures démontre que ceux-ci ont une surface granuleuse parfaitement propre et démunie de toute substance adhérente avant leur manipulation par les *Lipotriches* (Figures 12 et 13).

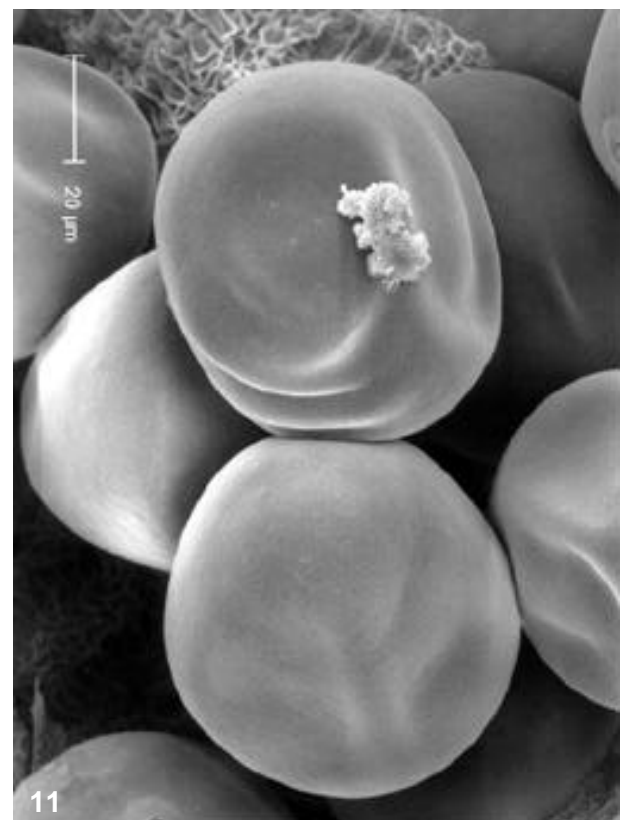
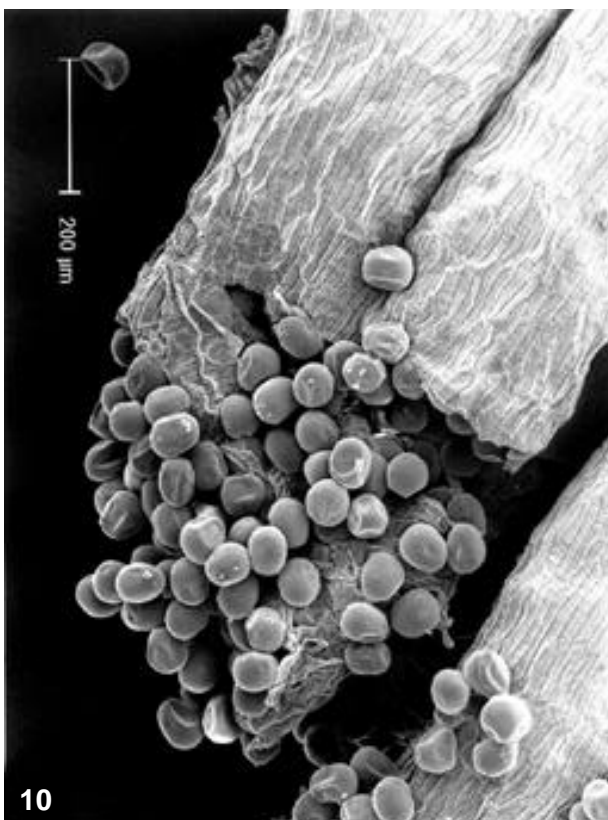
Le genre *Leuconomia* Pauly [Halictidae Nomiinae]. Le comportement de butinage de *Le. granulata* (Figure 4) n'a pas spécialement été étudié au Cameroun. Sa présence sur le maïs est d'ailleurs probablement à considérer comme une opportunité dans cette localité et non comme une spécialisation. En effet les données que l'on possède d'autres pays en Afrique indiquent que le genre et en particulier cette espèce butine de nombreuses autres familles de plantes. Sa préférence irait plutôt vers les Fabaceae (Pauly, 2000) et notamment l'arachide parmi les plantes cultivées. Les soies de l'appareil collecteur ont d'ailleurs une morphologie différente de celles du genre *Lipotriches*.

3.7. Écologie du butinage

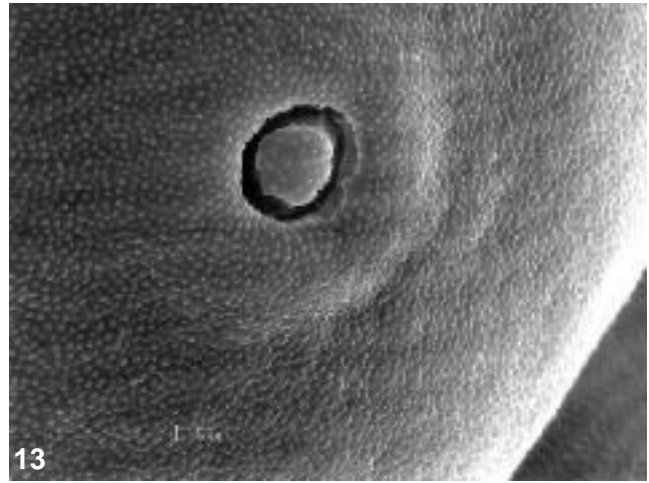
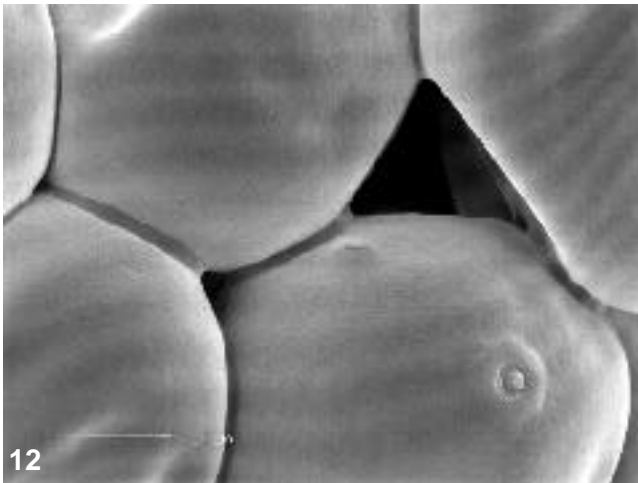
Action de la faune concurrente. Les visites d'Apoïdes récolteurs de pollen sont interrompues par d'autres insectes. L'auteur de l'interruption peut être un récolteur de pollen (Apoïde, Syrphide) ou un prédateur (*Camponotus flavomarginatus* Mayr, Anisoptère, *Mantis religiosa* L.). Les interruptions surviennent habituellement à la suite des collisions entre individus ; elles provoquent des pertes de pollen transporté et la réduction de la durée de certaines visites. Ceci oblige les Apoïdes à visiter un plus grand nombre d'inflorescences ou de plantes lors des voyages de butinage.

Influence de la flore avoisinante. Pendant la période d'observation, les fleurs de plusieurs autres espèces végétales situées à proximité de nos plantes étaient visitées par *L. andrei* ou *L. notabilis*, pour leur pollen (po) ou leur nectar (ne) :

- *L. andrei* : *Brachiaria jubata* (po) [Poaceae],
Cynodon dactylon (po) [Poaceae] ;



Figures 8–11. Épillet de maïs et son pollen. 8 : Épillet mâle ; 9 : Extrémité des anthères avec l'ouverture apicale ; 10 : Anthère coupée montrant le pollen ; 11 : Pollen — *Spikelet of maize and its pollen*. 8: *Male spikelet*; 9: *Tip of the anthers with apical opening*; 10: *Cut anther exposing pollen*; 11: *Pollen*.



Figures 12–13. Pollen de maïs sortant des anthères. 12 : Surface propre des grains montrant une fine granulation ; 13 : Pore ; — *Pollen of maize falling from anthers.* 12: *Clean surface of the pollen showing a close granulation;* 13: *Pore.*

– *L. notabilis* : *Brachiaria jubata* (po) [Poaceae],
Sida rhombifolia (ne+po) [Malvaceae], *Asystasia*
gangetica (ne) [Acanthaceae].

Chez ces deux *Lipotriches*, les butineuses passaient rarement d'une plante avoisinante à *Z. mays* ou *vice versa*. *D. staudingeri*, *L. langi* et *Le. granulata* n'ont pas été observées sur la flore avoisinante. Les divers Apoïdes étudiés sont ainsi fidèles aux fleurs de *Z. mays*. Le pollen de maïs pourrait être la source majeure de leur alimentation.

Influence de quelques facteurs climatologiques.

Des pluies intenses étaient survenues pendant deux matinées et un après-midi, des vents forts pendant deux journées. Au cours des autres journées, le temps était généralement calme, frais et ensoleillé.

L'activité des Apoïdes était dans l'ensemble plus importante lors des matinées fraîches, calmes et faiblement ensoleillées. Durant cette période de la journée, le taux d'humidité du pollen de *Z. mays* est maximum (McGregor, 1976), ce qui est favorable à l'agglutination de ses grains et à sa récolte par les abeilles. Ceci expliquerait en partie le fait que les taux de visites les plus élevés sont enregistrés dans la matinée pour les divers Apoïdes. Les visites d'abeilles persistent par temps de fines pluies (ce qui favoriserait l'humidification du pollen pour son adhérence) et cessent lors des fortes pluies. Les vents violents sont à l'origine de certaines interruptions de visites.

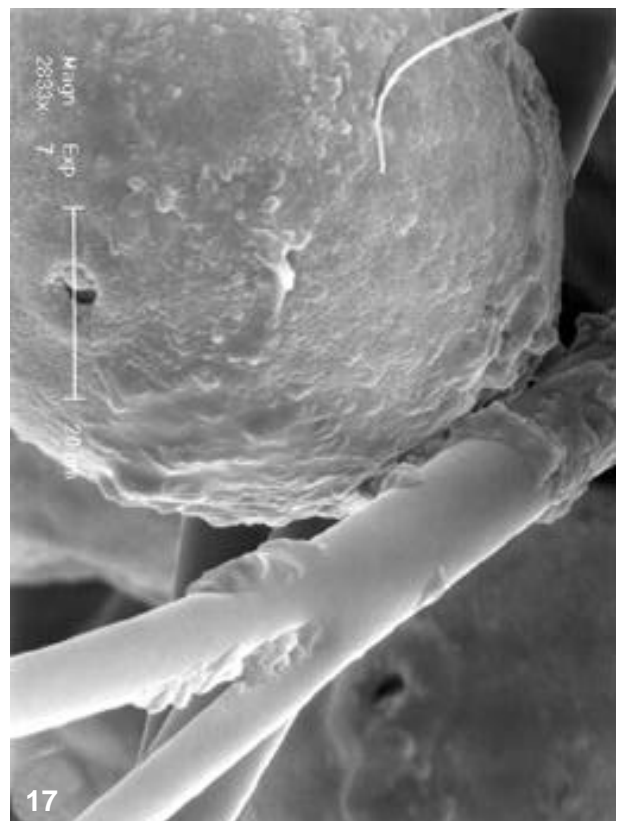
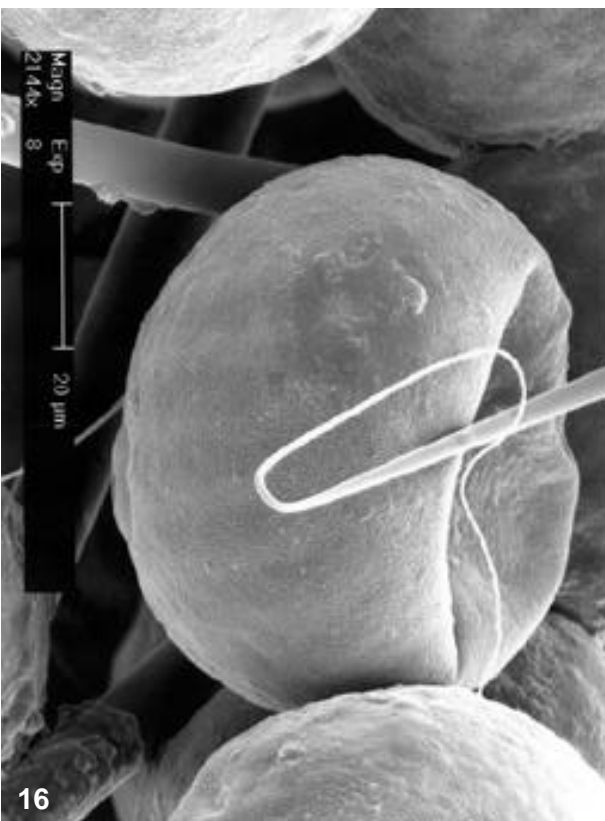
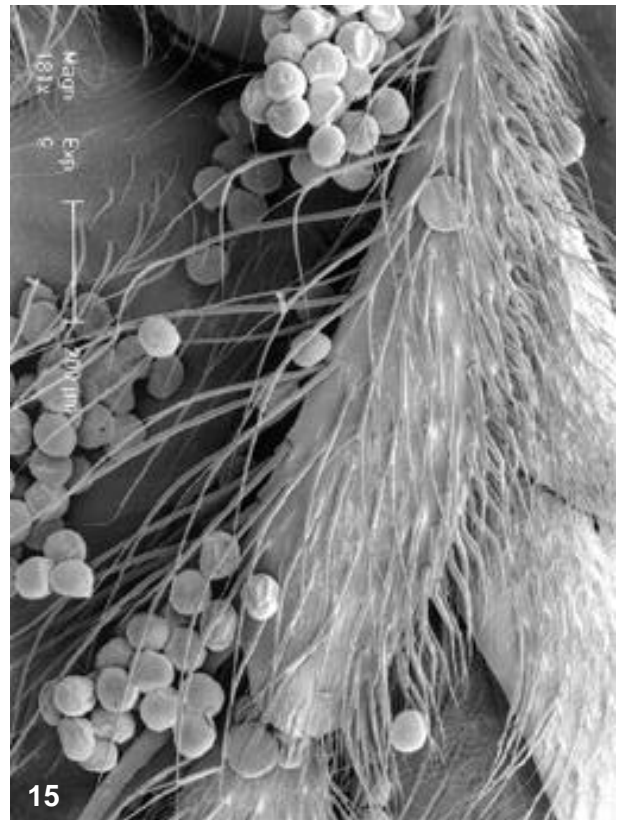
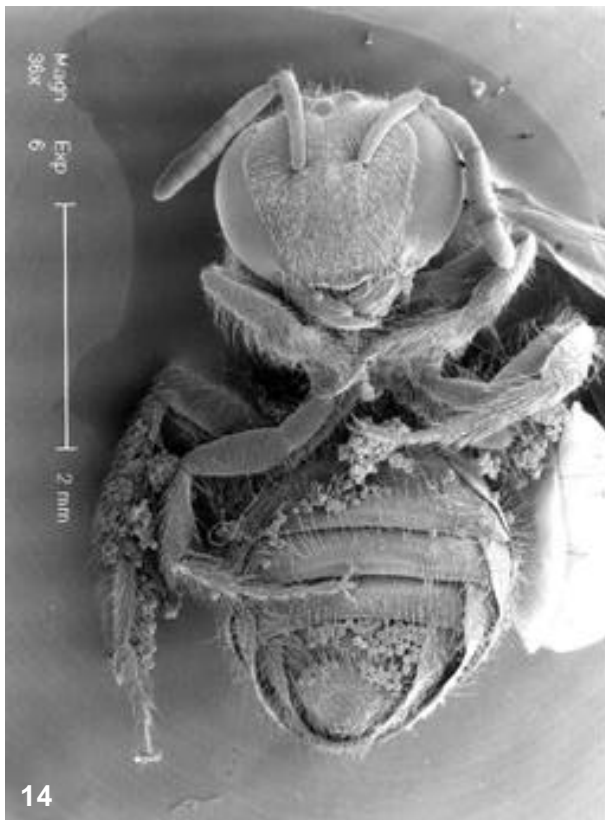
3.8. Impact de l'activité des Apoïdes sur la pollinisation du maïs.

Pendant leur activité dans les champs de maïs, chacun des Apoïdes étudiés transporte le pollen des anthères aux stigmates réceptifs, même si les visites aux épis

sont rares (moins de 1 % des visites de chaque abeille) ; de ce fait, ils interviennent positivement et directement sur la pollinisation. Au cours des visites de panicules, les abeilles secouent celles-ci et favorisent l'ouverture des anthères, provoquant la libération du pollen dans l'air. Une partie du pollen libéré au voisinage d'une panicule provient fréquemment de celui transporté par ces insectes. Une fraction du pollen libéré dans l'air par l'action des abeilles est transportée essentiellement par le vent et la gravité jusqu'aux stigmates ; par conséquent, ces hyménoptères jouent un rôle positif et indirect sur la pollinisation. Ceci se comprend aisément puisque l'autogamie et l'allogamie existent chez le maïs. De plus l'activité de ces abeilles est plus intense dans la matinée, période optimale de maturation des étamines et de réceptivité des stigmates du maïs. Ces faits sont favorables à une charge optimale du pollen sur les stigmates devant conduire à une fécondation efficace, gage d'un bon rendement en grains.

En comparant les rendements des pieds de maïs isolés des insectes à ceux des plants non isolés, une augmentation significative de 31,51 % et 16,42 % de la densité des grains par épi due à tous les insectes anthophiles (incluant l'abeille "domestique" *Apis mellifera adansonii*) a été enregistrée respectivement en 1989 et 1991 (Tchuenguem Fohouo, 1993). En fonction du pourcentage spécifique de visites, l'influence sur le rendement dû aux Apoïdes sauvages serait estimée à 3 % dans cette localité mais pourrait être plus importante en cas d'absence de l'abeille "domestique". L'influence de *Apis mellifera* seulement sur l'augmentation des rendements en grains avait été estimée à 21,5 % par Messi et Tchuenguem Fohouo (1998).

À noter enfin à titre d'information que pour d'autres graminées comme le mil, on a pu vérifier expérimentalement l'efficacité des abeilles comme



Figures 14–17. Abeilles du genre *Lipotriches* et pollen de maïs collecté. 14 : *Lipotriches andrei*, face ventrale montrant les grains de pollen récoltés ; 15 : Tibia postérieur de *L. andrei* ; 16 : Fouet à l'extrémité d'une soie des tibias postérieurs de *L. andrei* ; 17 : Grain de pollen de maïs agglutiné sur une soie de *Lipotriches* — *Bees of genus Lipotriches and pollen of maize collected.* 14: *Lipotriches andrei* ventral faces showing the pollen grains collected; 15: Hind tibia of *L. andrei*; 16: Whip at the end of a seta on the hind tibia of *L. andrei*; 17: Pollen grain of maize adhering on a seta of *Lipotriches*.

agents de la fécondation croisée. Ainsi Leuck et Burton (1966) capturent des abeilles sur des inflorescences produisant du pollen puis les relâchent dans des enclos contenant une variété mâle stérile du mil. C'est seulement dans les enclos où les abeilles ont été relâchées que l'on constate une production de graines, ce qui prouve que les abeilles ont transporté un pollen viable et l'ont placé sur les stigmates de telle sorte que la fécondation en a résulté.

4. RECOMMANDATIONS ET CONCLUSIONS

De manière générale, cette étude amène quelques réflexions pour une meilleure gestion intégrée des exploitations de maïs ou des autres graminées cultivées en Afrique, ainsi que sur les modes de pollinisation des graminées tropicales.

- Par leur activité de butinage, les abeilles optimisent les possibilités de pollinisation des graminées par un rôle direct ou indirect en secouant les inflorescences. Les espèces du genre *Lipotriches* sont mieux adaptées à la collecte du pollen de graminées que les autres genres d'Apoidea. Les cultivateurs de maïs auraient intérêt à identifier et protéger les sites de nidification des *Lipotriches* dans les plantations et leurs environs ou préserver des bandes de sol dénudé incultes aux abords des cultures pour favoriser la nidification de ces abeilles sauvages. Il faut noter qu'aux États-Unis une autre espèce d'abeille sauvage de la même sous-famille des Nomiinae, *Nomia melanderi*, favorise tellement la production des champs semenciers de luzerne (plante fourragère) qu'elle a été implantée artificiellement à proximité des cultures et fait ainsi l'objet de ce qu'on appelle la "pollinisation dirigée" (Johansen *et al.*, 1978 ; Wichelns *et al.*, 1992).
- Les graminées tropicales cultivées sont fortement visitées par l'abeille "domestique" et les Apoïdes

sauvages et il faut en tenir compte lors de la programmation des traitements pesticides : choix des pesticides les moins toxiques pour les abeilles, traitement en dehors des périodes de floraison ou si vraiment nécessaire en dehors des pics d'activité de ces agents pollinisateurs utiles. Le **tableau 4** résume les traitements pesticides en pratique sur maïs au Cameroun. Pour être moins nocifs vis-à-vis des pollinisateurs, les traitements devraient être évités le matin. La décision d'intervention devrait faire l'objet d'une lutte intégrée pour limiter les traitements intempestifs lorsque le seuil de nocivité des ravageurs n'est pas atteint.

- Lors des expérimentations de croisements extensifs en stations expérimentales, il faut prendre en considération non seulement l'action du vent (barrières) mais aussi l'activité des Apoïdes vecteurs de pollen si l'on essaye de maintenir une lignée génétiquement pure dans un champ de production semencière.
- Les observations concernant les graminées sauvages de l'Afrique sont à poursuivre : pourrait-on parler réellement d'entomogamie chez certaines espèces ou seulement d'entomophilie ?

Remerciements

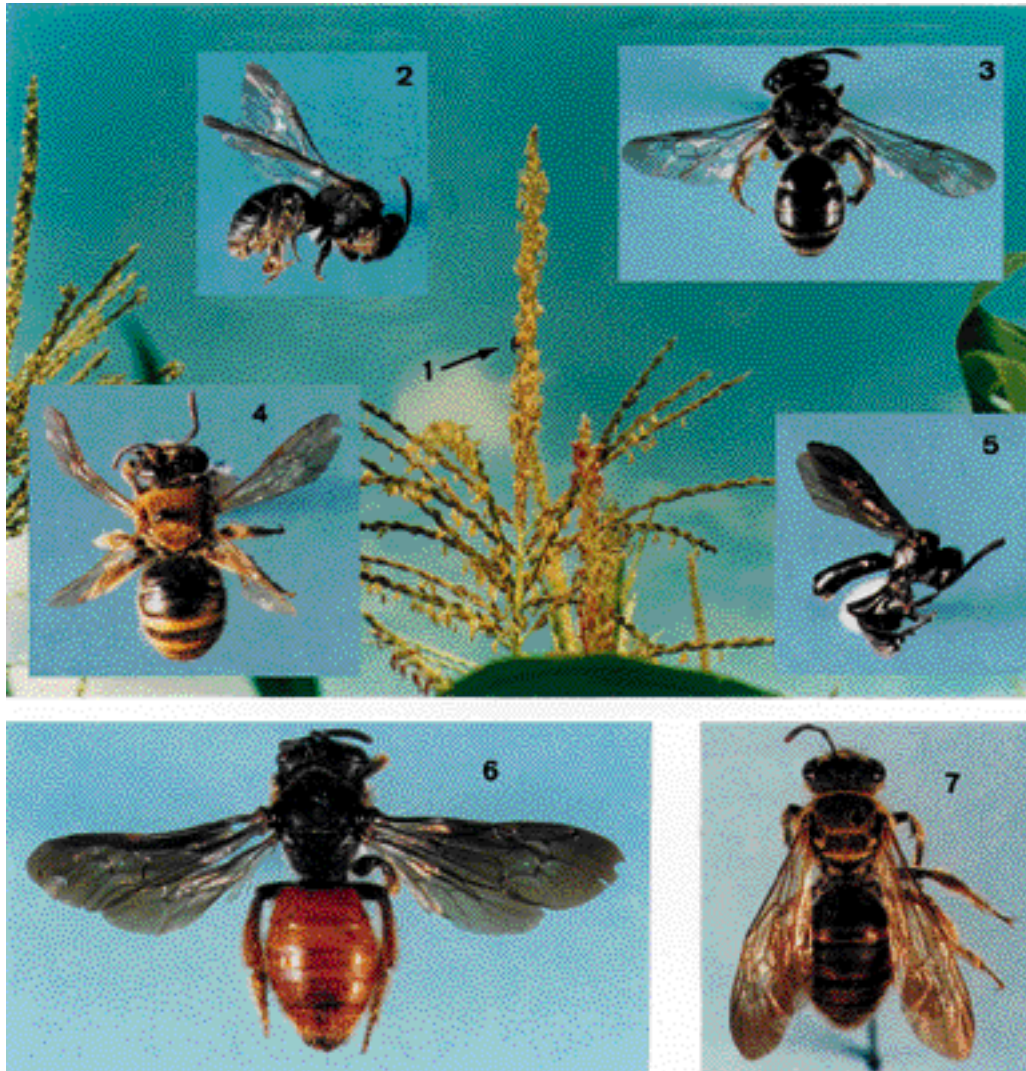
Nous exprimons notre gratitude aux Dr BA. Nkongmeneck et L. Zapfak de l'Université de Yaoundé I pour la détermination des espèces végétales. Nous remercions vivement M. J. Cillis (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique) pour la réalisation des photographies au microscope électronique. Les *Lipotriches* ont pu être étudiés et déterminés grâce aux collections de référence conservées à la Faculté universitaire des Sciences agronomiques à Gembloux (Prof. Ch. Gaspar). Enfin, nous remercions le Prof. P. Rasmont (Université de Mons Hainaut) pour ses commentaires sur le manuscrit.

Tableau 4. Traitements pesticides sur maïs au Cameroun — *Pesticide applications on maize in Cameroon.*

| Étapes d'intervention | Produits utilisés | Matières actives |
|-------------------------|---|-----------------------|
| Traitement des semences | Thioral | heptachlore + thirame |
| Traitement du sol | Bastion 10 G (au moment du semis, contre les nématodes) | carbofuran |
| Traitement fongicide | Kocide 101 (3 semaines après le semis, contre le charbon des épis) | hydroxyde de cuivre |
| Traitement anti-termite | Termitox | lindane |
| Traitement insecticide | Cypercal 200 EC (au moment de la floraison, contre les foreurs de tige, les insectes suceurs qui détruisent les fleurs, les chenilles qui rongent les feuilles) | cyperméthrine |

Bibliographie

- Bogdan AV. (1960). Grass pollination by bees in Kenya. *Proc. Linn. Soc. Lond.* **173**, p. 57–61.
- Davis TAW., Richards PW. (1933). The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. Part 1. *J. Ecol.* **21**, p. 350–384.
- Faegri K., van der Pijl L. (1971). *The principles of pollination ecology*. Oxford, UK: Pergamon Press, 291 p.
- Fichtl R., Adi A. (1994). *Honeybee flora of Ethiopia*. Weikersheim, Germany: Margraf Verlag, 510 p.
- Flottum PK., Erickson EH., Hanny JR., Hanny BJ. (1983). The honey bee - sweet corn relationship. *Am. Bee J.* **123** (4), p. 293–299.
- Free JB. (1970). *Insect pollination of crops*. London & New York: Academic Press, 544 p.
- Gadbin C. (1980). Les plantes utilisées par les abeilles au Tchad méridional. *Apidologie* **1**, p. 217–254.
- Hirashima Y. (1961). Monographic study of the subfamily Nomiinae of Japan (Hymenoptera, Apoidea). *Acta Hymenopt. Tokyo* **1** (3), p. 241–303.
- Hole RS. (1911). On some Indian forest grasses and their ecology. *Indian Forest Mem.* **1**, p. 1–126.
- Jacob-Remacle A. (1990). *Abeilles sauvages et pollinisation*. Unité de Zoologie générale et appliquée, Fac. Sci. Agron. Gembloux (ed), 40 p.
- Jaeger P. (1951). Note provisoire sur l'observation d'un cas d'entomophilie chez une Graminée (*Pennisetum typhoideum* Rich.). *Notes afr.* **52**, p. 98–99.
- Jaeger P. (1954). Observation de quelques cas d'entomophilie chez des Graminées tropicales. *C. R. Hebd. Séance Acad. Sci. Paris* **239**, p. 1147–1148.
- Jaeger P. (1976). Les rapports mutuels entre fleurs et insectes. In Grassé P., *Traité de Zoologie, Insectes* **8** (4), p. 677–798.
- Johansen CA., Mayer DF., Eves JD. (1978). Biology and management of the alkali bee, *Nomia melanderi* Cockerell (Hymenoptera : Halictidae). *Melanderia* **28**, p. 25–33.
- Leuck DB., Burton GW. (1966). Pollination of pearl millet by insects. *J. Econ. Entomol.* **59**, p. 1308–1309.
- Mac Leod J. (1894). *Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen*. Gent, Belgium: J. Vuylsteke, 694 p.
- McGregor SE. (1976). Insect pollination of cultivated crop plants. *Agricultural Handbook*, **496** Agricultural Research Services, U.S., 411 p.
- Messi J., Tchuenguem Fohouo FN. (1998). Activité d'*Apis mellifera* L. (Hymenoptera ; Apidae) sur les inflorescences de *Zea mays* L. (Poaceae) et ses conséquences sur les rendements en grains à Yaoundé (Cameroun). *Ann. Fac. Sci. Univ. Yaoundé I, série Sci. Nat. et Vie* **34** (2), p. 217–222.
- Metcalf JR. (1967). Experiments to assess the extent of honeybee poisoning by malathion in Jamaica. *J. apic. Res.* **6** (1), p. 45–58.
- Michener CD. (1969). Notes on the nests and life histories of some African Halictid bees with description of a new species. *Trans. Am. Entomol. Soc.* **94**, p. 473–497.
- Pauly A. (1984). Mission entomologique en Afrique occidentale (1979-80) : renseignements éco-biologiques concernant les Hyménoptères. *Notes Faun. Gembloux* **11**, 43 p.
- Pauly A. (1990). Classification des Nomiinae africains. *Ann. Sci. Zool. Tervuren* **261**, 206 p.
- Pauly A. (1991). Classification des Halictidae de Madagascar. II. Nomiinae (Hymenoptera Apoidea). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)* **26** (3), p. 287–321.
- Pauly A. (1998). Hymenoptera Apoidea du Gabon. *Ann. Sci. Zool. Tervuren* **282**, 121 p.
- Pauly A. (2000). Classification des Nomiinae africains. Le genre *Leuconomia* Pauly, 1980. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Entomol.* **70**, p. 165–188.
- Pauly A., Brooks RW., Nilsson LA., Pesenko YA., Eardley CD., Terzo M., Griswold T., Schwarz M., Patiny S., Munzinger J., Barbier Y. (2001). Hymenoptera Apoidea de Madagascar et des îles voisines. *Ann. Sci. Zool. Tervuren* **286**, 390 p., 16 pl.
- Pesson P., Louveaux J. (éds) (1984). *Pollinisation et productions végétales*. Paris : INRA, 663 p.
- Phaya Tavong (1985). Gathering corn pollen behaviour of honeybee (*Apis mellifera* L.) and pollen grain distribution. *M.S. Thesis, Kasesot Univ., Bangkok*, 144 p.
- Proctor M., Yeo P. (1973). *The pollination of flowers*. London: Collins, 418 p.
- Roubik DW. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge, UK: University Press Cambridge, 514 p.
- Smith FG. (1957). Bee botany in East Africa. *E. Afr. Agric. J.* **23**, p. 119–126.
- Tchuenguem Fohouo FN. (1993). *Activité des insectes anthophiles et son impact sur les rendements de deux plantes cultivées au Cameroun : Zea mays LINNE (Gramineae) et Arachis hypogaea LINNE (Papilionaceae)*. Thèse, Départ. Biol. Physiol. Anim., Univ. Yaoundé 1, 133 p.
- Valdeyron G. (1984). Production de semences pour quelques plantes de grandes cultures : céréales, graminées fourragères, betterave à sucre. In Pesson P., Louveaux J. (éds). *Pollinisation et productions végétales*. Paris : INRA, p. 143–159.
- Vallardir F. (1964). *Encyclopédie du monde végétal*. Paris : Lidis., Tome I, 568 p.
- Wichelns D., Weaver TF., Brooks PM. (1992). Estimating the impact of alkali bees on the yield and acreage of alfalfa seed. *J. Prod. Agric.* **5**, p. 512–518.
- Zandonella P. (1984). Transport du pollen par les agents physiques : anémogamie et hydrogamie. In Pesson P., Louveaux J. (eds.). *Pollinisation et productions végétales*. Paris : INRA, p. 91–95.



Figures 1–7. Les Apoidea (femelles) butineurs du pollen de maïs. 1 : Inflorescence mâle de maïs avec un butineur (*Lipotriches notabilis*) en position recourbée pour la technique de récolte par vibration (“buzzing”) ; 2–3 : *Lipotriches andrei* en vue latérale et dorsale ; 4 : *Leuconomia granulata* ; 5 : *Dactylurina staudingeri* ; 6 : *Lipotriches rubella* (espèce voisine du *L. notabilis*) ; 7 : *Lipotriches langi* — The Apoidea (females) gathering pollen from maize. 1: Male inflorescence of maize with a *Lipotriches notabilis* in curved position collecting pollen by buzzing technique; 2–3: *Lipotriches andrei* in lateral and dorsal views; 4: *Leuconomia granulata*; 5: *Dactylurina staudingeri*; 6: *Lipotriches rubella* (species similar to *L. notabilis*); 7: *Lipotriches langi*.