HAL
open science

Écologie de l'abeille, Apis mellifera unicolor Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche mélissopalynologique

Tsiory Mampionona Rasoloarijao

To cite this version:

Tsiory Mampionona Rasoloarijao. Écologie de l'abeille, Apis mellifera unicolor Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche mélissopalynologique. Sciences agricoles. Université de la Réunion, 2018. Français. NNT : 2018LARE0043 . tel-02076367

HAL Id: tel-02076367

https://theses.hal.science/tel-02076367v1

Submitted on 22 Mar 2019

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.

Université de La Réunion

École Doctorale Sciences Technologies et Santé

Et

Université d'Antananarivo

École Doctorale Sciences de la Vie et de l'Environnement

Thèse en cotutelle pour l'obtention de diplôme de doctorat en Sciences

Écologie de l'abeille, *Apis mellifera unicolor* Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche mélissopalynologique

Présentée et soutenue publiquement le 14 novembre 2018

par **RASOLOARIJAO Tsiory Mampionona**

Directeurs de thèse :

DELATTE Hélène, Chercheur, H.D.R., CIRAD

RAMAVOVOLOLONA Perle, Professeur titulaire, Université d'Antananarivo

Encadrantes de thèse :

CLEMENCET Johanna, Maître de Conférences, Université de La Réunion

RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA Zanajaoarimanana, Maître de Conférences, Université d'Antananarivo

Membre du Jury :

STRASBERG Dominique, Professeur, H.D.R., Université de La Réunion **Président**

FLORENS Vincent, Maitre de Conférences, H.D.R., Université de Maurice **Rapporteur**

FARAMALALA Miadana Harisoa, Professeur titulaire, H.D.R., Université d'Antananarivo **Rapporteur**

RAVELOSON RAVAOMANARIVO Lala Harivelo, Maître de Conférences, H.D.R., Université d'Antananarivo **Examinateur**

GRARD Pierre, Chercheur, CIRAD **Examinateur**

« Cette thèse a reçu le soutien financier de la Région Réunion et de l'Union Européenne – Fonds européen de développement régional (FEDER), dans le cadre du Programme Opérationnel européen INTERREG V – 2014-2020 »

UNION EUROPEENNE

REGION REUNION
www.regionreunion.com

Pôle Recherche
Écoles doctorales

LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e) Rasoloarijao Tsiory Mampionona en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel antiplagiat.

Fait à Saint-Denis le 14/10/2018

Signature :

Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de ces droits.
En conséquence, chaque utilisateur doit :
- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux
Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.
L'article 444-1 du Code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».
L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (…) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 3353 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.
Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage…) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur…) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.

RÉSUMÉ

Les écosystèmes forestiers naturels du Sud-Ouest de l'océan Indien (SOOI) sont fortement impactés par la déforestation et font face à de nombreuses invasions biologiques pouvant altérer leur processus, en particulier les interactions de type plantes-pollinisateur. C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse, décrivant les relations entre un pollinisateur généraliste indigène : *Apis mellifera unicolor* et la flore de deux écosystèmes de Ranomafana : RA et de Mare Longue : ML.

La description palynologique de 135 espèces issues de 52 familles de plantes mellifères de la formation de RA, a fait ressortir les caractères spécifiques des pollens liés à une pollinisation entomophile. Dans un second temps, des suivis phénologiques mensuels de 131 espèces (90% d'indigènes) à RA et 120 espèces (53% d'exotiques) à ML ont permis d'identifier et d'estimer les ressources florales disponibles. Pendant un an, l'analyse mensuelle des miels et pollens collectés a permis de dresser l'inventaire des ressources florales réellement exploitées. Les espèces indigènes ont été significativement plus butinées que les espèces exotiques, malgré une diversité de ressources exotiques supérieures à celles des indigènes (ML).

Le comportement de butinage de l'abeille sur le genre *Weinmannia* a été analysé sur la base de 104 h de vidéo (*W. bojeriana* et *W. rutenbergii* à Madagascar, et *W. tinctoria* à La Réunion). Les fleurs ont été visitées par un cortège de pollinisateurs potentiels : coléoptères, diptères, lépidoptères et autres hyménoptères. *A. m. unicolor* était le visiteur le plus fréquent à Madagascar.

L'ensemble de ces résultats a permis de confirmer le comportement généraliste d'*A. m. unicolor*, avec toutefois une préférence forte et significative pour les espèces florales indigènes des strates arborées et arbustives et permet d'émettre des hypothèses sur la complexité des interactions entre l'abeille et les écosystèmes du hotspot de biodiversité SOOI.

Mot-clés : *Apis mellifera unicolor*, pollen, miel, comportement de butinage, flore indigène, forêt dense humide de moyenne altitude.

ABSTRACT

The natural forest ecosystems of the Southwest Indian Ocean (SOOI) have been strongly impacted by deforestation and face many biological invasions that are alter their balance, particularly plant-pollinator interactions. It is in this context that this thesis is set, describing the relations between an indigenous general pollinator: *Apis mellifera unicolor* and the flora of two ecosystems of Madagascar (Ranomafana: RA) and Reunion (Mare Longue: ML).

The palynological description of 135 species from 52 families of melliferous plants from the RA formation, highlighted the specific criteria of pollens associated with entomophilous pollination. In a second time, monthly phenological monitoring of 131 species (90% native) to RA and 120 species (53% exotic) to ML allowed to identify and estimate the available floral resources. During one year, the monthly analysis of honeys and pollen collected enabled an inventory of the floral resources actually exploited. Native species were significantly more visited than exotic species, despite a diversity of exotic resources superior to that of the natives (ML).

The foraging behaviour of the honeybee on the genus *Weinmannia* was analysed on the basis of 104 hours of video (*W. bojeriana* and *W. rutenbergii* in Madagascar, and *W. tinctoria* in Reunion Island). The flowers were visited by many potential pollinators: Coleoptera, Diptera, Lepidoptera and other Hymenoptera. *A. m. unicolor* was the most frequent visitor to the two species from Madagascar.

The results confirmed the generalist behaviour of *A. m. unicolor*, with, however, a strong and significant preference for native floral species of tree and shrub strata and makes it possible to speculate on the important place of this bee in the ecosystems of the SOOI biodiversity hotspot.

Keywords: *Apis mellifera unicolor*, pollen, honey, foraging behaviour, native flora, tropical rainforest.

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier mes rapporteurs Faramalala Miadana Harisoa et Florens Vincent d'avoir bien voulu accepter d'apporter un regard critique à mon travail de recherche ainsi que mes examinateurs Strasberg Dominique, Raveloson Ravaomanarivo Lala Harivelo et Grard Pierre pour la discussion constructive et enrichissante lors de la soutenance. Par ailleurs, je tiens à remercier chaleureusement Delatte Hélène et Ramavovololona Perle mes codirecteurs, pour leurs encadrements sans faille tout au long de ma thèse. Je vous remercie aussi pour votre disponibilité et les conseils qui m'ont aidé à ordonner mes idées et à être le plus efficace possible tout au long de ces trois années. De même pour mes encadreurs Clemencet Johanna et Ralalaharisoa-Ramamonjisoa, Zanajaoarimanana pour leurs encadrements, leur efficacité et les corrections pertinentes aussi bien sur les articles que le manuscrit de la thèse. Sans elles, je n'aurais jamais pu réaliser ce travail. Je remercie aussi Rajeriarison Charlotte, un des membres de mon comité de thèse, d'avoir accompagné mon travail à travers mes comités de thèse et conseils utiles qui m'ont aidé à bien structurer mon travail.

J'exprime ma gratitude à la Région Réunion pour le financement qu'elle m'a accordé pour la réalisation de mes travaux de thèse. De même pour la Direction du Centre de Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) rattaché à l'unité mixte de recherche Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical (UMR PVBMT), pour l'aide financier et technique apporté durant toute la durée de mes travaux.

Je tiens également à remercier l'École doctorale Sciences de la Vie et de l'Environnement de l'Université d'Antananarivo et l'École doctorale Sciences, Technologies et Santé de l'Université de La Réunion de m'avoir permis de réaliser cette thèse.

Mes vifs remerciements vont aussi à la direction du Pôle Protection de Plantes (3P), dirigée par Reynaud Bernard, et tous les membres du personnel du 3P, qui ont été d'un grand soutien pour la réalisation de cette étude. Ainsi que le département de Biologie et Écologie Végétales de l'Université d'Antananarivo, dirigé par Radanielina Tendro, et tous mes professeurs pour avoir partagé leurs connaissances durant mes années universitaires. Aussi, je présente ma reconnaissance à la Faculté de Science et Technologies de l'Université de La Réunion, sans qui je n'aurai pu faire cette thèse.

Merci à toutes les personnes qui ont participé aux travaux de laboratoire en particulier Lebreton Gérard et qui ont aussi beaucoup contribué pour les travaux sur terrain. Chiroleu Fréderic et Doizy Anna pour leur contribution à l'analyse statistique. Cédric Leperlier, Géraldine Angebault, pour leur travail utile dans l'analyse des échantillons de pelotes de pollen et des miels de Mare Longue. À Andrianjafy Herilanto Alain, Andriamananjara Nasolotafika Mahary et Andriamahery Yvan, qui m'ont accompagné à Ranomafana, et qui ont été d'un grand aide durant la totalité des travaux sur terrain.

À tous mes amis et tous les thésards(e)s pour leur soutien et les moments de détente qui m'ont fait décompresser pendant ma thèse.

Et le meilleur pour la fin, un grand merci à l'ensemble de ma famille surtout ma mère, mon père et mes frères pour leur soutien, l'encouragement, et qui ont supporté mon éloignement durant mon séjour à La Réunion.

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES ILLUSTRATIONS DU CONTEXTE GÉNÉRAL ET DISCUSSION GÉNÉRALE viii
A. Table des figures viii
B. Liste des tableaux x
INTRODUCTION GÉNÉRALE 1
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE 2
A. Contexte géographique et climatique des îles de Madagascar et de La Réunion 2
B. Écosystèmes forestiers existant à Madagascar et à La Réunion 4
I. Formations forestières à Madagascar 5
II. Formations forestières à La Réunion 8
C. Zone d'étude 9
I. Ranomafana, zone d'étude à Madagascar 9
II. Mare Longue, zone d'étude à La Réunion 9
III. Le genre *Weinmannia* 10
D. L'abeille mellifère 11
I. Taxonomie de l'abeille 11
II. Eusocialité et cycle de vie de l'abeille 12
E. La communication sociale entre les abeilles pour partager les informations pour les besoins de la colonie 13
I. La communication chimique 13
II. La danse frétillante et les interactions trophallactiques 14
F. Ressources exploitées par l'abeille mellifère 15
I. Nectar et miellat comme source d'énergie 15
II. Pollen, indispensable à la vie des abeilles 16
III. Autres substances 18
G. Interaction plantes-pollinisateurs 18
I. Adaptation des fleurs pour attirer les abeilles pollinisatrices 19
II. Anatomie de l'abeille montrant son adaptation aux récoltes des réserves alimentaires 20
H. *Apis mellifera unicolor* à Madagascar 21
I. Mélissopalynologie 22
I. Analyses mélissopalynologiques 22
II. Détermination des pollens 23
OBJECTIFS ET PROBLÉMATIQUE 26
CHAPITRE I: Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera unicolor* in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar * 27
A. Introduction 29
B. Materials and methods 30
I. Area of sampling 30
II. Sample collection 30

III. Laboratory Sample Processing 30
IV. Pollen Description 30
C. Results 30
I. Pollen Description 30
II. Symmetry and Form 30
III. Shape 37
IV. Dimensions 37
V. Apertures 37
VI. Exine 37
VII. Pollen type 37
D. Discussion 38
I. Pollen Morphology regarding pollination 38
II. Pollen dispersal unit and exine ornamentation 38
III. Size of pollen grains 38
IV. Aperture type 38
E. Conclusions 39
F. References 39
CHAPITRE II et III : Comportement de butinage d'une sous-espèce indigène de la lignée africaine d'abeilles domestiques (*Apis mellifera unicolor* Latreille) dans une formation forestière tropicale humide à la Réunion (le cas de Mare Longue) et à Madagascar (le cas de Ranomafana) 57
CHAPITRE II: Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Reunion Island 59
A. Introduction 60
B. Materials and methods 61
I. Study site 61
II. Survey of resource diversity 61
III. Pollen and honey sampling 62
IV. Honey analysis 62
V. Pollen identification 63
VI. Statistical analysis 63
C. Results 64
I. Analyses of flora 64
II. Pollen analysis 66
D. Discussion 69
E. Conclusion 74
F. Appendix 74
CHAPITRE III: Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille.) in a tropical rainforest of Madagascar 75
A. Introduction 75
B. Materials and Methods 76
I. Study site and apiary set up 76
II. Study of the diversity of available resources 76
III. Honey sampling 77
IV. Honey analysis 77
V. Identification of pollen grains 78

VI. Pollen analysis of the preparations 78
VII. Statistical analysis 78
C. Results 79
I. Analyses of flora 79
II. Honey analysis 79
D. Discussion 81
E. Appendix 85
CHAPITRE IV : Activité de butinage d'*Apis mellifera unicolor* et autres visiteurs sur les fleurs du genre *Weinmannia* à Madagascar et La Réunion 86
A. Introduction 88
B. Materials and methods 89
I. Study areas 89
II. Studied species 90
III. Data set 90
C. Results 91
I. Presence of honeybees depending on weather conditions 91
II. Presence of honeybees according to the number of inflorescences considered 92
III. Hourly presence of *Apis mellifera* depending on weather conditions 92
IV. Daily distribution of other visitors 93
D. Discussion 94
DISCUSSION GÉNÉRALE 97
A. Les ressources floristiques disponibles au sein de l'aire de butinage des deux ruchers 97
B. Les ressources mellifères exploitées par l'abeille dans les paysages forestiers étudiés 100
CONCLUSION ET PERSPECTIVES 107
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 111
PUBLICATIONS 133
CONGRES : 134

TABLE DES ILLUSTRATIONS DU CONTEXTE GÉNÉRAL ET DISCUSSION GÉNÉRALE

A. Table des figures

FIGURE 1. CARTE DE DISTRIBUTION DES 35 ZONES "HOTSPOTS DE BIODIVERSITE" DANS LE MONDE. SOURCE : CONSERVATION INTERNATIONAL AND MITTERMEIER ET AL. (2011) 1

FIGURE 2. CUMUL ANNUEL DE PRECIPITATION (MM) A MADAGASCAR. SOURCE : METEO MADAGASCAR..... 3

FIGURE 3. REPRESENTATION DE LA TEMPERATURE MOYENNE ANNUELLE A MADAGASCAR (°C). SOURCE : METEO MADAGASCAR. 3

FIGURE 4. CARTE DE LA PLUVIOMETRIE ANNUELLE MOYENNE (MM) A LA REUNION. SOURCE METEO FRANCE..... 3

FIGURE 5. CARTE DET LA TEMPERATURE ANNUELLE MOYENNE (°C) A LA REUNION. SOURCE METEO FRANCE. 3

FIGURE 6. PHOTOGRAPHIE DE FLEURS DE PLANTES EMBLEMATIQUES DE MADAGASCAR..... 4

FIGURE 7. CARTE DES VEGETATIONS PRIMAIRES DE MADAGASCAR (DU PUY AND MOAT 1996). 5

FIGURE 8. CARTE DE LA DEFORESTATION DE MADAGASCAR, ET PRESENTATION DE L'EVOLUTION DES COUVERTURES FORESTIERES ENTRE 1950 ET 2014 (VIEILLEDENT ET AL. 2018)..... 6

FIGURE 9. CARTE DE VEGETATION ACTUELLE DE L'ILE DE LA REUNION. SOURCE : CARTE DE VEGETATION (UNIVERSITE REUNION – UMR CIRAD UNIVERSITE, PVBMT, 2003). CONTOUR DU DOMAINE FORESTIER ONF 2016..... 7

FIGURE 10. PHOTOGRAPHIE DE FLEURS DE QUELQUES PLANTES CONSTITUANT LES FORMATIONS FORESTIERES DE LA REUNION. 8

FIGURE 11. LOCALISATION DU RUCHER PRES DU PARC NATIONAL DE RANOMAFANA - MADAGASCAR. SOURCE SAPM 2016/BD 500 FTM. MODIFICATION ARCGIS 10..... 9

FIGURE 12. LOCALISATION DE MARE LONGUE PAR RAPPORT A L'ILE DE LA REUNION. SOURCE : PARC NATIONAL DE LA REUNION 2015..... 9

FIGURE 13. CARTE MONTRANT LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES GENRES DE LA FAMILLE DES CUNONIACEAE (BARNES ET AL. 2001)..... 10

FIGURE 14. PHYLOGRAMME DES CLADES CORRESPONDANT A CHAQUE SECTION DU GENRE *WEINMANNIA* (BRADFORD 2002)..... 10

FIGURE 15. A) PHYLOGENIE DES APIDAE : LA SOUS-FAMILLE (1 A 4). B) HISTOGRAMME INDIQUANT LE NOMBRE D'ESPECES DECRITES POUR CHAQUE GROUPE. EN ROUGE, POSITION PHYLOGENETIQUE DE L'ABEILLE *A. MELLIFERA*. SOURCE : MODIFIE D'APRES (DANFORTH ET AL. 2013)..... 11

FIGURE 16. PHYLOGENIE REPRESENTANT LES TROIS CLADES D'*APIS*. MODIFIER D'APRES HAN ET AL. (2012). 11

FIGURE 17. AIRE D'ORIGINE DES ESPECES DU GENRE *APIS* DANS LE MONDE.SOURCE : (LEHEBEL-PERON 2014). 12

FIGURE 18. CARTE DE LA DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DES 28 SOUS-ESPECES RECONNUES D'*A. MELLIFERA* DANS SON AIRE DE REPARTITION NATURELLE AVEC INDICATION DE LA REPARTITION DES LIGNEES EVOLUTIVES A, C, M, O ET DU SOUS-GROUPE Z (SOUS-LIGNEE AFRICAINE, MAIS DIVERGENTE DES 4 LIGNEES EVOLUTIVES AU NIVEAU NUCLEAIRE). FOND DE CARTE : OPEN LAYER LANDSCAPE. SOURCE : TECHER (2015). 12

FIGURE 19. LE POLYETHISME D'AGE (ADAPTE D'APRES SEELEY (1982)). EN ABSCISSE L'AGE DE L'OUVRIERE. EN ORDONNEE, LA PROBABILITE D'EFFECTUER UNE TACHE A UN AGE DONNE. PLUS L'ABEILLE VIEILLIT, PLUS ELLE AUGMENTE LA FREQUENCE DES TACHES EN PERIPHERIE DU NID, PUIS A L'EXTERIEUR DE LA RUCHE. SOURCE : DECHAUME-MONCHARMONT (2003). 13
FIGURE 20. LOCALISATION DE GLANDES A PHEROMONES CHEZ L'ABEILLE *APIS MELLIFERA*. MODIFIE D'APRES TANZARELLA (2005)... 14
FIGURE 21. COMMUNICATION PAR LA DANSE EN HUIT CHEZ L'ABEILLE. [A] QUAND LA SOURCE EST ELOIGNEE, LA DANSE PREND UNE FORME DE FAUCILLE ET ENFIN ACQUIERT UNE STRUCTURE TYPIQUE EN HUIT, ADAPTEE D'APRES VON FRISCH (1967). [B] COMMUNICATION TACTILE ET AUDITIVE ENTRE UNE DANSEUSE ET QUATRE SUIVEUSES A L'INTERIEUR DE LA COLONIE SUR LES CADRES VERTICAUX (BADIOU-BENETEAU ET AL. 2013). [C] LE CODAGE DE LA DIRECTION, ADAPTE D'APRES (SCHMID-HEMPEL ET AL. 1985). L'ANGLE ENTRE L'AXE DU HUIT ET LA VERTICALE LORS DE LA DANSE, CORRESPOND A L'ANGLE ENTRE LA DIRECTION DE LA SOURCE ET L'AZIMUT DU SOLEIL. SOURCE : DECHAUME-MONCHARMONT (2003)..... 14
FIGURE 22. *APIS MELLIFERA UNICOLOR* (LATREILLE, 1804). **A.** OUVRIERE EN VUE DORSALE. **B.** AILE ANTERIEURE ET POSTERIEURE DROITE. **C.** SYSTEME DE COUPLAGE DE L'AILE ANTERIEURE. **D.** OUVRIERE EN VUE DORSALE. **E.** OUVRIERE EN VUE LATERALE. **F.** THORAX ET TETE EN VUE LATERALE. **G.** TETE EN VUE LATERALE. **H.** PIECES BUCCALES AVEC LE PROBOSCIS. **I.** TETE VUE DE FACE. **J.** OCELLES. **K.** CORBEILLE SUR PATTE ANTERIEURE. **L.** PEIGNE (PHOTOGRAPHIES : FRANCK ANTOINE, CIRAD). 20
FIGURE 23. EMPLACEMENT DES 6 ECHANTILLONS ETUDIES DANS LES DIFFERENTS DOMAINES PHYTOGEOGRAPHIQUES DE MADAGASCAR, D'APRES (WHITE 1983). 1 A 6, DIAGRAMMES POLLINIQUES DES MIELS (LES RESULTATS SONT EXPRIMES EN POURCENTAGES RELATIFS PAR RAPPORT AU NOMBRE TOTAL DE POLLENS COMPTES). SOURCE : RALALAHARISOA-RAMAMONJISOA ET AL. (1996). 21
FIGURE 24. DESCRIPTION GENERALE D'UN GRAIN DE POLLEN ET STRATIFICATION DE L'EXINE. 23
FIGURE 25. PRINCIPAUX TYPES D'APERTURE DES GRAINS DE POLLEN. 23
FIGURE 26. BANQUE DE POLLEN NUMERIQUE DES TAXONS MELLIFERES DE MADAGASCAR GERE SOUS L'INTERFACE PL@NTNET. 24
FIGURE 27. LAMES DE REFERENCE DES POLLENS DES TAXONS MELLIFERES DE MADAGASCAR ET DE LA REUNION. 24
FIGURE 28. POLARITE DES GRAINS DE POLLEN. GAUCHE : ISOPOLAIRE, DROITE : HETEROPOLAIRE. SOURCE GRANT-DOWNTON (2009). 25
FIGURE 29. ARRANGEMENT DES APERTURES SUIVANT LES LOIS DE FISCHER (ILLUSTRATION DU HAUT) ET DE GARSIDE (ILLUSTRATION DU BAS). SOURCE GRANT-DOWNTON (2009). 25
FIGURE 30. PRINCIPALE FORME DE POLLEN EN RAPPORT AVEC LES MESURES DE L'AXE POLAIRE P ET L'AXE EQUATORIAL E. GAUCHE : LONGIAXE, MILIEU : SPHEROÏDALE, DROITE : BREVIAXE. 25
FIGURE 31. STRATIFICATION DE LA PAROI DE GRAIN DE POLLEN. PK : POLLENKITT. 25
FIGURE 32. PRINCIPAUX TYPES D'ORNEMENTATION DE L'EXINE DES GRAINS DE POLLEN. 25
FIGURE 33. MESURES EFFECTUEES SUR LES DIFFERENTS ELEMENTS D'UN GRAIN DE POLLEN. 25
FIGURE 34. FORMATION VEGETALE DE RANOMAFANA OU LES COLLECTES DE POLLENS ONT ETE REALISEES. 27
FIGURE 35. BORNE DE DEBUT DU PARC NATIONAL DE RANOMAFANA. 27
FIGURE 36. *APHLOIA THEIFORMIS*, AVEC ABEILLE BUTINANT, FORET DE MARE LONGUE. 27

FIGURE 37. PROPORTION DE PLANTES NON INDIGENES (EN ROUGE) ET INDIGENES (VERT) PAR RAPPORT AUX RESSOURCES EN POLLEN RECOLTEES PAR LES ABEILLES MELLIFERES, PAR DATE AU RUCHER DE LA MARE LONGUE : DANS LES PELOTES DE POLLEN (PREMIERE BARRE D'HISTOGRAMME DE CHAQUE DATE), DETECTEES DANS DES ECHANTILLONS DE MIEL COLONNE (SECONDE BARRE D'HISTOGRAMME), ET DETECTE DANS LES PLANTES A FLEURS EN TROISIEME. LA QUANTITE DE TYPES DE POLLEN EST INDIQUEE PAR LA LETTRE (N) EN HAUT DE LA FIGURE. "*" INDIQUE LA PREDOMINANCE SIGNIFICATIVE DES ESPECES INDIGENES SUR LES ESPECES NON INDIGENES. 57

FIGURE 38: REPRESENTATION DU RESEAU TROPHIQUE D'*APIS MELLIFERA UNICOLOR* A RANOMAFANA - MADAGASCAR ET MARE LONGUE - LA REUNION. 102

FIGURE 39: PHOTOGRAPHIE DES FLEURS DES 10 ESPECES LES PLUS BUTINEES PAR L'ABEILLE A RANOMAFANA ET MARE LONGUE. A) *MICRONYCHIA TSIRAMIRAMY* (ANACARDIACEAE), B) *SCHINUS TEREBENTHIFOLIUS* (ANACARDIACEAE), C) APHLOIA THEIFORMIS (APHLOIACEAE), D) *PLECTRANTHUS HEXAPHYLLUS* (LAMIACEAE), E) *WEINMANNIA BOJERIANA* (CUNONIACEAE), F) *WEINMANIA TINCTORIA* (CUNONIACEAE), G) *CORDEMOYA INTEGRIFOLIA* (EUPHORBIACEAE), H) *EUCALYPTUS ROBUSTA* (MYRTACEAE), I) SYZYGIUM JAMBOS (MYRTACEAE), J) *SYZYGIUM PHILLYREIFOLIUM* (MYRTACEAE). 104

B. Liste des tableaux

TABLEAU 1. LES 28 SOUS-ESPECES D'*APIS MELLIFERA* DECRITES ET VALIDES SUR LA BASE DE CRITERES MORPHOLOGIQUES ET INDICATION DE LEUR APPARTENANCE A UNE LIGNEE EVOLUTIVE (A : AFRICAINES, M ET C : EUROPEENNES ET O : ORIENTALE) OU SOUS-GROUPE Z (SOUS-LIGNEE A) SUR LA BASE D'ANALYSES MORPHOMETRIQUES, DE L'ADN MITOCHONDRIAL OU DU GENOME. SOURCE : TECHER (2015) (SELON RUTTNER (1988), ENGEL (1999), SHEPPARD AND MEIXNER (2003), ILYASOV ET AL. (2011) ET MEIXNER ET AL. (2011)). 15

TABLEAU 2. RECUEIL SUR LES DISTANCES MINIMALES ET MAXIMALES PARCOURUES PAR QUELQUES SOUS-ESPECES D'*APIS MELLIFERA*, BUTINANT POUR RECOLTER LES RESSOURCES NECESSAIRES A LA COLONIE EN FONCTION DU PAYSAGE, LA FORCE DE LA COLONIE ET LE MOIS. D'APRES ABOU-SHAARA (2014)..... 16

TABLEAU 3: LISTE DES TAXONS PRESENTS SUR LES SITES DE RANOMAFANA ET MARE LONGUE. 99

TABLEAU 4: TAXONS COMMUNS ENTRE LES ECHANTILLONS DE MIELS DE RANOMAFANA ET LES ECHANTILLONS DE MIELS ET PELOTES DE MARE LONGUE. 101

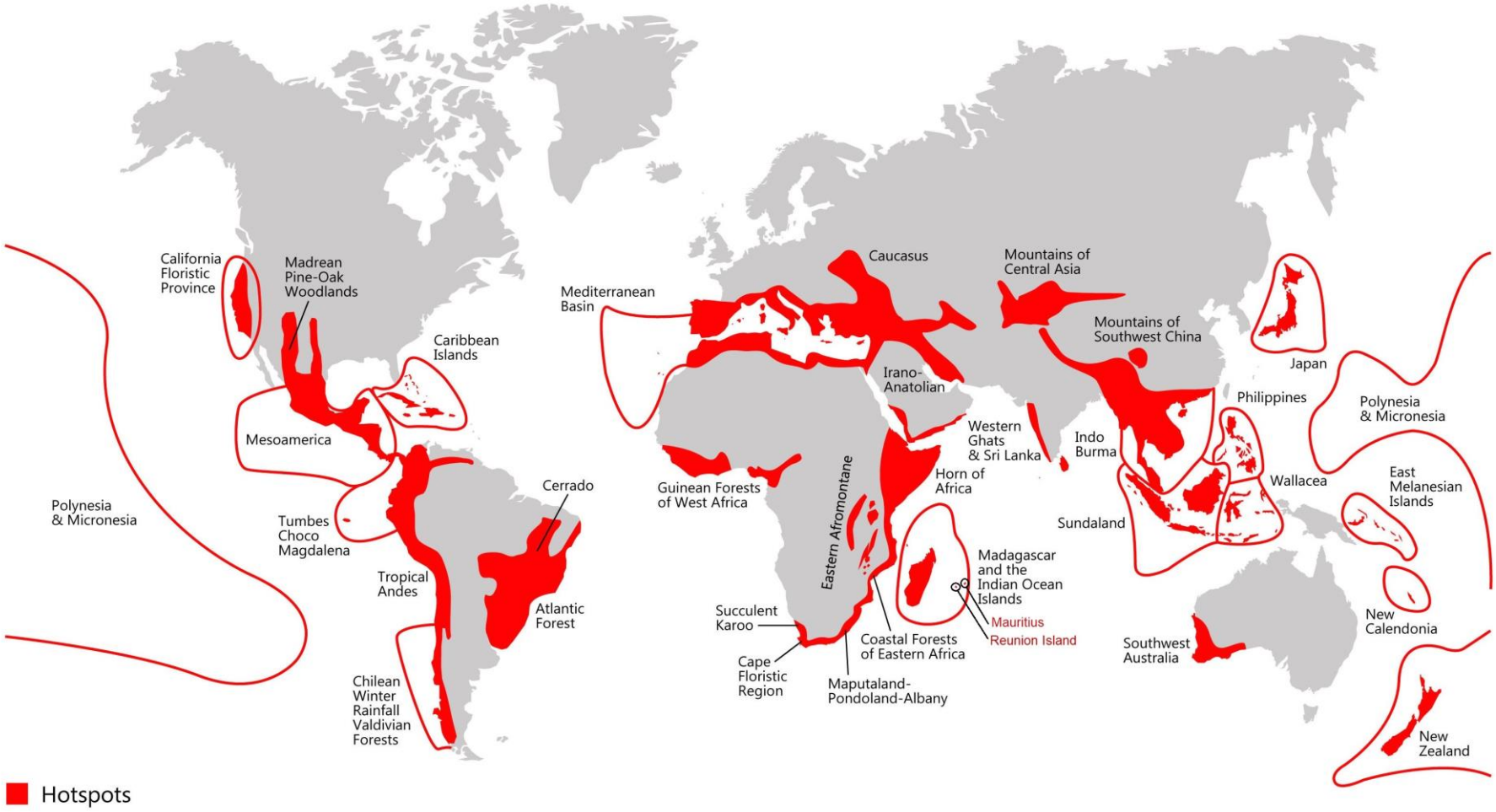


Figure 1. Carte de distribution des 35 zones "hotspots de biodiversité" dans le monde. Source : Conservation International and Mittermeier et al. (2011)

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La biodiversité n'est pas uniformément répartie sur la surface de la Terre. Les zones classées hotspots de biodiversité sont les zones où il y a le plus de biodiversité avec une concentration exceptionnelle d'espèces et des taux d'endémisme élevés sont souvent menacées (Figure 1) (Myers *et al.* 2000, Mittermeier *et al.* 2011, Zachos and Habel 2011, Noss *et al.* 2015).

Le Sud-Ouest de l'océan Indien, dont Madagascar et La Réunion font partie, est catégorisé comme hotspots de biodiversité, car présente plus de 1500 espèces endémiques recensées, mais ayant perdu plus de 70% de l'habitat d'origine (Myers *et al.* 2000, Mittermeier *et al.* 2011, Zachos and Habel 2011, Noss *et al.* 2015).

La flore indigène exceptionnelle existant dans cette zone, surtout les Angiospermes, a besoin de pollinisateurs pour assurer la reproduction. Dans cette étude, le terme « indigène » regroupe les espèces natives et endémiques d'une localité. L'interaction, de nature mutuelle, entre les plantes et les pollinisateurs ont un rôle fonctionnel important dans les écosystèmes terrestres et sont à la base de plusieurs services écosystémiques tel que la pollinisation. Un service écosystémique est défini comme étant des services vitaux ou utiles aux autres espèces provenant des organismes qui agissent dans leur écosystème (Klein *et al.* 2007). La pollinisation est un des principaux services écosystémiques apportés par la recherche de nourriture des pollinisateurs. Parmi les vecteurs de la pollinisation, les plus efficaces sont les animaux pollinisateurs. Le plus important du point de vue de nombre d'espèces est le groupe des insectes pollinisateurs. Un des insectes pollinisateurs présents nativement dans les îles du Sud-Ouest de l'océan Indien est la sous-espèce d'abeilles *Apis mellifera unicolor* (Ruttner 1988, Techer *et al.* 2017). Les abeilles font partie des pollinisateurs généralistes les plus efficaces (Ricketts *et al.* 2008, Henry *et al.* 2015). Les abeilles visitent les fleurs pour se nourrir de nectar et de pollen, ce qui conduit dans la plupart des cas à la pollinisation des fleurs butinées (Winston 1991). Ces ressources sont essentielles pour la santé de l'abeille en apportant notamment les sucres, les protéines, les lipides et les vitamines (Winston 1991, Pernal and Currie 1998, Pernal and Currie 2001, Di Pasquale *et al.* 2013). La collecte de pollens, pour l'alimentation des larves, par les butineuses et son stockage dans la ruche est sous l'influence de la disponibilité des ressources florales dans l'aire de butinage des colonies (Free 1963, Lobreau-Callen 1986, Lobreau-Callen *et al.* 1989, Lobreau-Callen and Damblon 1994, Cook *et al.* 2003, Slaa *et al.* 2003, Andrada and Tellería 2005, Avni *et al.* 2009, Meixner *et al.* 2011, Stanley and Stout 2014).

Les ressources florales nécessaires à l'alimentation de l'abeille varient dans le temps et dans l'espace, en fonction du climat, du paysage, et de la phénologie des plantes (Cook *et al.* 2003, Andrada and Tellería 2005, Bilisik *et al.* 2008, Avni *et al.* 2009, Dimou and Thrasyvoulou 2009, Joshi and Joshi 2010, Mattu *et al.* 2012, Tan *et al.* 2012).

Pour comprendre l'interaction entre l'abeille mellifère native de Madagascar et de la Réunion : *Apis mellifera unicolor* et son environnement direct, des études ont été effectuées durant cette thèse. Afin de connaitre le choix des ressources exploitées, tel que le pollen et le nectar, par l'abeille parmi les fleurs disponibles dans deux écosystèmes forestiers de la zone du Sud-Ouest de l'océan Indien qui sont Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (La Réunion) et l'étude du comportement de butinage d'*A. m. unicolor* sur un genre de plante (*Weinmannia*) native de la zone du Sud-Ouest de l'océan Indien.

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

A. Contexte géographique et climatique des îles de Madagascar et de La Réunion

L'individualisation de Madagascar résulte de l'éclatement au Mésozoïque moyen (vers 165 M d'années) du supercontinent de Gondwana (qui regroupait aussi l'Afrique, les Seychelles, le Dekkan, l'Australie, l'Antarctique, et une partie de l'Amérique du Sud) (Battistini and Richard-Vindard 2013). L'île de Madagascar se situe actuellement à 300 km de la côte du Mozambique, de ce fait Madagascar n'est pas une dépendance de l'Afrique sur le plan biogéographique (Battistini and Richard-Vindard 2013). Madagascar est située au sud de l'équateur, dans l'océan Indien entre 43°20' et 50°50' de longitude Est et entre 11°50' et 25°30' de latitude Sud. Cette île est la cinquième au monde en superficie (587 000 km²) après l'Australie, le Groenland, la Nouvelle-Guinée et Bornéo. La diversité géographique de Madagascar fait qu'elle est un véritable petit continent, avec une diversité de milieux naturels exceptionnels (Battistini and Richard-Vindard 2013).

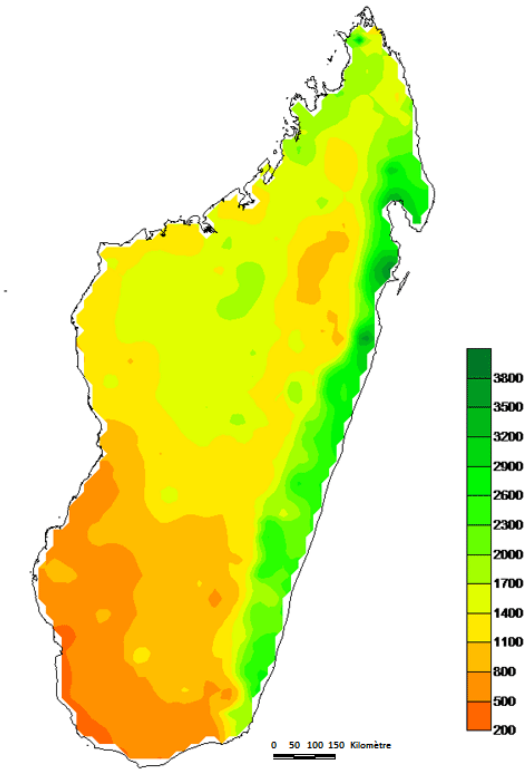


Figure 2. Cumul annuel de précipitation (mm) à Madagascar. Source : Météo Madagascar.

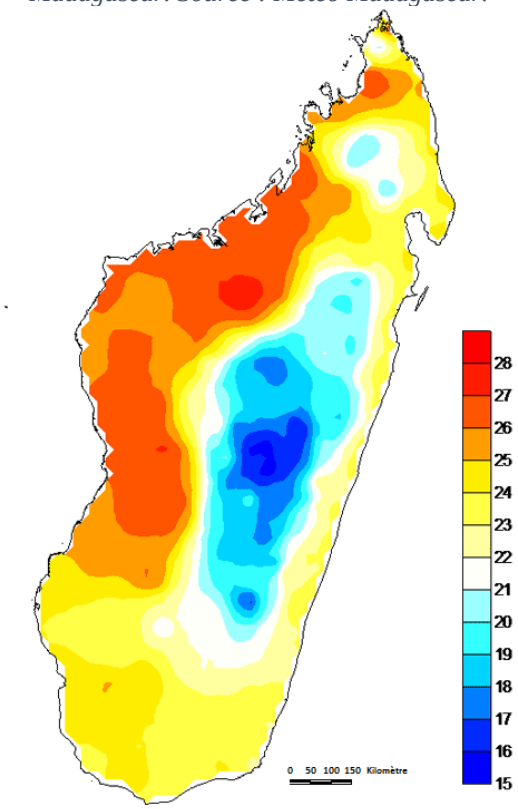


Figure 3. Représentation de la température moyenne annuelle à Madagascar (°C). Source : Météo Madagascar.

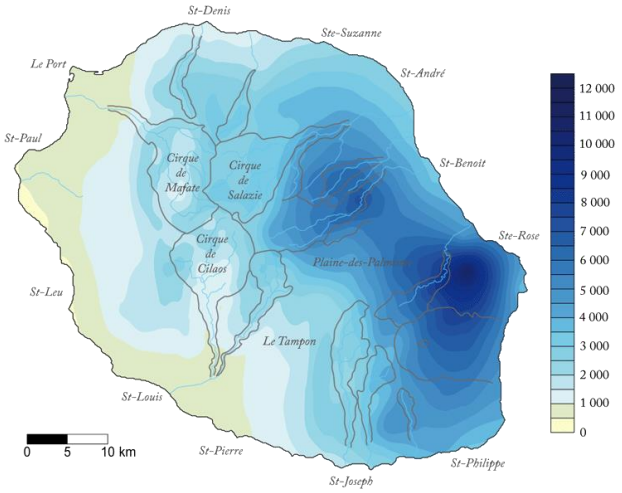


Figure 4. Carte de la pluviométrie annuelle moyenne (mm) à la Réunion. Source Météo France.

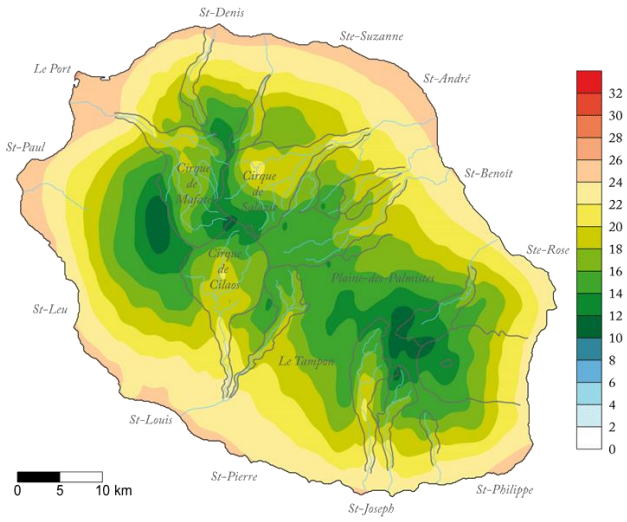


Figure 5. Carte det la température annuelle moyenne (°C) à la Réunion. Source Météo France..

Madagascar présente une structure géologique, géographique et hydraulique dissymétrique opposant l'Est et l'Ouest. L'Est et le Centre sont surtout constitués par un socle cristallin, marqué du plan orographique par des métamorphismes, des plissements et des failles ; la descente est brutale vers l'océan Indien. Le Centre a des reliefs complexes avec divers paysages. L'Ouest, de nature sédimentaire, forme une plate-forme inclinée progressivement vers le canal de Mozambique. Cette dissymétrie orographique fait que les fleuves les plus longs se localisent sur la côte Ouest et sur la côte Est on observe des fleuves courts, mais nombreux. Ces deux parties présentent aussi des dissymétries au niveau du climat : le versant oriental, exposé à l'alizé du Sud-Est véhiculant des masses d'air tièdes et humides, reçoit les plus fortes précipitations (2 000 à 4 000 mm par an). L'alizé en heurtant les sommets orientaux, le phénomène de foehn se produit et il en résulte une pluviométrie moins abondante vers l'Ouest et le Sud-Ouest, jusqu'à la semi-aridité de la région de Tuléar et de l'Extrême-Sud (500 mm) (Figure 2). Madagascar ne possède pas de très hautes montagnes, mais de Hautes Terres, avec des climats tropicaux d'altitude de type montagnard avec des pluviométries entre 1600 mm et 800 mm, et des sommets de 2876 m au Tsaratanana dans le nord de l'île, 2658 m dans l'Andringitra dans le centre sud et 2643 m dans 1'Ankaratra au sud de Tananarive. Vu la grande taille de Madagascar qui couvre plusieurs degrés en latitude (15) et longitude (7), on observe une véritable mosaïque de climats, et la température moyenne annuelle varie de 27°C dans le Nord littoral à 24°C dans le Sud. Sur les Hautes Terres, des températures moyennes annuelles de 16 °C sont enregistrées. Et la dissymétrie entre l'Est et l'Ouest fait que le versant occidental est plus chaud que le versant oriental avec une différence de 1,5 à 2 °C dans les températures moyennes annuelles à latitude égale (Figure 3).

De nombreuses îles entourent Madagascar dont l'archipel des Mascareignes, à l'Est, qui est constitué de trois îles volcaniques : La Réunion, Maurice et Rodrigues (Figure 1). La Réunion est de forme elliptique (75 km sur 55 km) avec un relief montagneux et un massif ancien formé par le Piton des Neiges culminant à 3069 m, qui est défoncé en trois grands cirques : Cilaos, Salazie, et Mafate. La partie Sud-Est est le siège du volcanisme actif avec le massif de la Fournaise qui évolue au fur et à mesure de la répartition des coulées récentes. L'île de La Réunion présente un climat tropical et une forte dissymétrie pluviométrique. La région orientale, soumise à l'action directe de l'alizé est humide, elle reçoit des pluies assez bien réparties sur toute l'année avec 3 à 10 m/an. La région occidentale, subissant l'action de la mousson en été, se caractérise par un climat plus sec avec une pluviométrie annuelle irrégulière et inférieure à 2 m/an (Figure 4).

a. Adansonia rubrostipa - Malvaceae

b. Aerangis citrata - Orchidaceae

c. Dypsis lutescens - *Arecaceae*

d. Harungana madagascariensis - *Clusiaceae*

e. Weinmannia rutenbergi - *Cunoniaceae*

f. Citrus guranthium - *Rutaceae*

g. Impatiens bisaccata - Balsaminaceae

h. Phyllarthron articulatum - Bignoniaceae

Figure 6. Photographie de fleurs de plantes emblématiques de Madagascar.

Au voisinage de la mer, la température moyenne annuelle peut monter à plus de 26 °C, car la température augmente au fur et à mesure que l'on descend en altitude (Figure 5).
Ces diversités de milieux naturels avec des variétés géomorphologiques et climatiques à Madagascar et La Réunion ont contribué à la diversification intense des lignées de plante et d'animaux expliquant le taux d'endémisme local élevé.

B. Écosystèmes forestiers existant à Madagascar et à La Réunion

Madagascar a une grande originalité de sa flore et de sa faune. Et l'existence d'une variété de milieux a favorisé la différenciation des espèces. Madagascar possède une potentialité biologique énorme sur le plan floristique, car le pays abrite environ 12.000 espèces de plantes (Dejardin *et al.* 1973, Schatz *et al.* 1996) avec des taux d'endémisme allant jusqu'à 83% dans l'ensemble, et jusqu'à 96% d'endémisme dans la flore (Morat and Lowry 1993, Phillipson 1994, Schatz 2002, Goodman and Benstead 2005, Phillipson *et al.* 2006). Sur les 160 à 180 familles reconnues à Madagascar, 5 familles y sont entièrement endémiques (Callmander *et al.* 2011). La diversification est extraordinaire à l'exemple du genre *Adansonia* (Malvaceae) (Figure 6a) qui compte 6 espèces endémiques parmi les 8 espèces mondialement connues. Cette diversité est aussi observée chez le genre *Diospyros* (Ebenaceae) représenté par 100 espèces soit 20% de la diversité des espèces mondiales. Nous pouvons aussi citer la famille des Orchidaceae (Figure 6b) dont le nombre d'espèces est estimé entre 1000 – 1500 avec 58% d'endémicité, et la famille des Arecaceae (Figure 6c) qui comptent 171 espèces dont 166 endémiques (Ganzhorn *et al.* 2001, Goodman and Benstead 2005).
Selon Strasberg *et al.* (2005) et le Conservatoire Botanique National de Mascarin (2017), la Réunion compte 150 espèces d'arbres, 500 espèces de plantes à fleurs dont 30 % sont endémiques de l'île. Le nombre d'espèces de fougères s'élève à 240 dont 12% sont endémiques de la Réunion.
L'île de Madagascar et l'île de La Réunion ont une formation forestière naturelle de type "forêt dense humide sempervirente" dans leur partie Est et de type "forêt dense sèche" dans leur partie Ouest (Schatz et al. 1996, Strasberg et al. 2005).

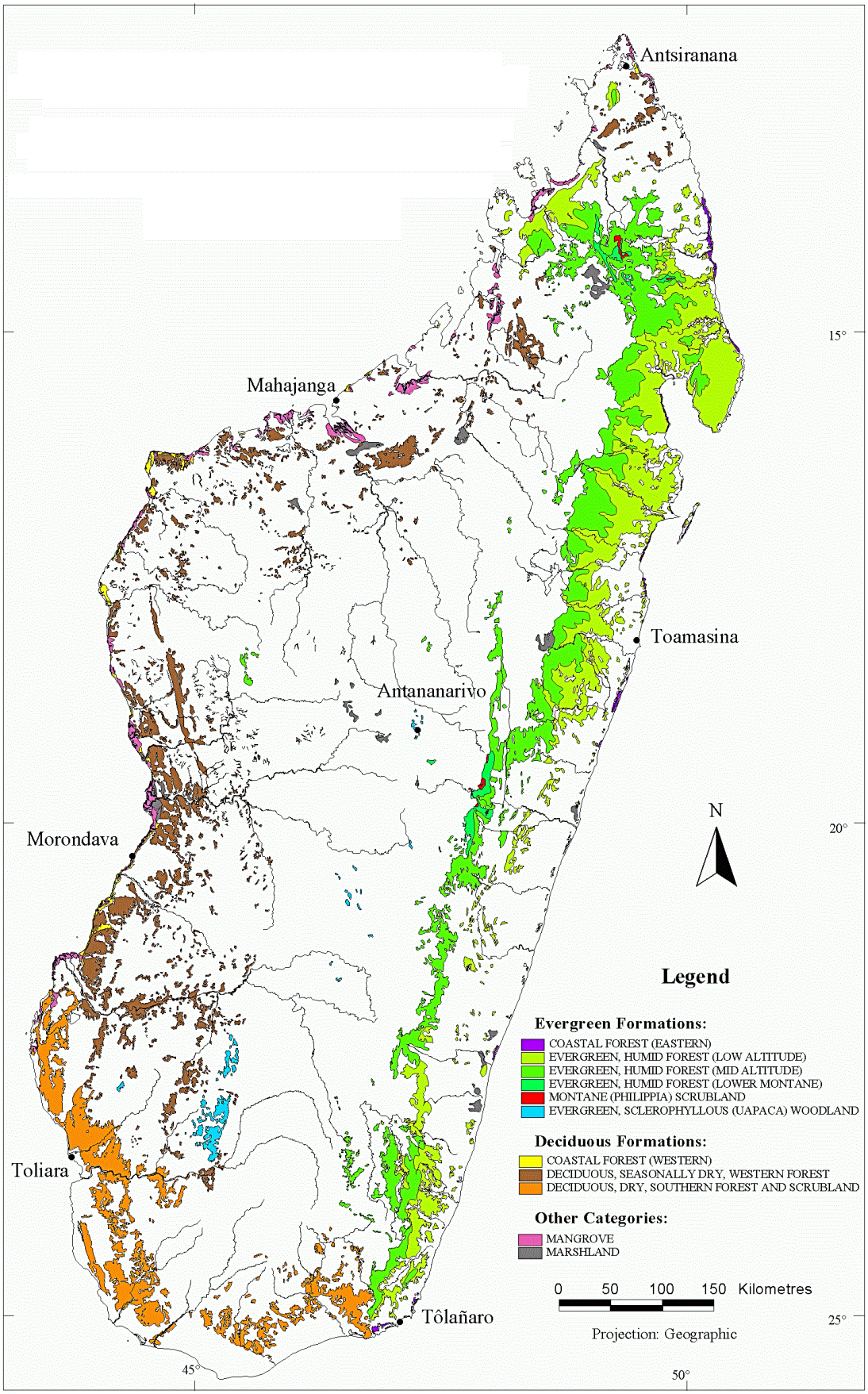


Figure 7. Carte des végétations primaires de Madagascar (Du Puy and Moat 1996).

I. Formations forestières à Madagascar

D'après Perrier de la Bâthie (1921), Humbert and Cours-Darne (1965), Koechlin *et al.* (1974), White (1983) et Faramalala (1995), la Grande île est subdivisée en deux Régions phytogéographiques, la Région Orientale et la Région Occidentale. La Région Orientale est subdivisée en quatre (4) domaines : le Domaine de l'Est, le Domaine du Sambirano, le Domaine du Centre et le Domaine des Hautes Montagnes. La Région Occidentale en deux (2) domaines : le Domaine de l'Ouest et le Domaine du Sud (Figure 7).

La Région Orientale comporte différentes formations humides :

- Forêt dense humide sempervirente de basse altitude et littorale, qui recouvre de façon régulière la côte Est de Madagascar sur une altitude inférieure à 800 m. La canopée est formée d'arbres de 25 à 30 m de haut. Les arbres de cette formation sont tous sempervirents. Cette formation est très riche en espèces de plante avec des variations en fonction des localisations. Les familles les mieux représentées sont les Euphorbiaceae, Rubiaceae, Araliaceae, Ebenaceae, Sapindaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Elaeocarpaceae, Lauraceae, Guttiferae, Myrtaceae, Malpighiaceae, Monimiaceae, Flacourtiaceae, Loganiaceae, Proteaceae et Fabaceae. *Ravenala madagascariensis* et différentes espèces de *Dracaena* sont aussi bien représentées dans les plus hautes strates de la forêt. On observe une abondance de lianes comme *Ochlandra capitata* (Bambusoideae), et une large collection de plantes épiphytes comme *Asplenium nidus, Vittaria elongata, Oleandra articulata* et *Platycerium*. À partir de 200 m d'altitude, les Arecaceae sont mieux représentées avec le genre *Dypsis* et *Neophloga*.

L'arrivée de l'Homme a fait que cette formation est entrecoupée par des cultures, ou des repousses de la forêt primaire en forêt secondaire humide de basse altitude ou Savoka. Le Savoka couvre une surface égale à plus de la moitié de la forêt primaire, et a une physionomie particulière correspondant à chaque espèce dominante comme le savoka à *Ravenala madagascariensis*, savoka à *Harungana madagascariensis* (Figure 6d) ou savoka à *Trema orientalis*. La dégradation de la forêt secondaire, par le feux ou pâturage, conduit à l'installation de formation graminéenne sous forme de steppe ou de prairie. Cette formation occupe de grands espaces sur les Hautes Terres centrales (Figure 8).

- Forêt dense humide de montagne, qui a une richesse spécifique aussi importante que la forêt dense humide sempervirente de basse altitude et littorale. La canopée ne dépasse pas 25 m.

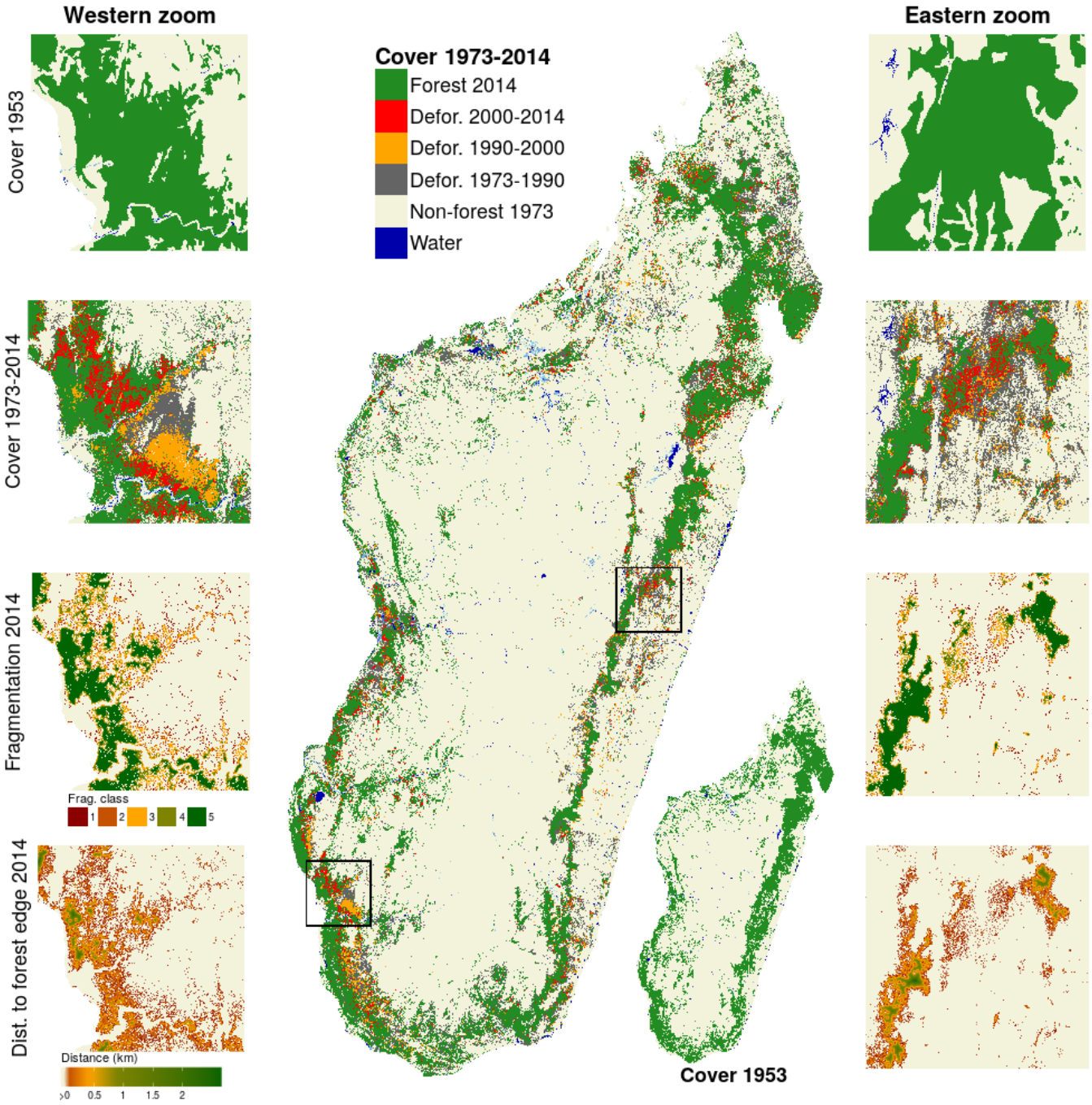


Figure 8. Carte de la déforestation de Madagascar, et présentation de l'évolution des couvertures forestières entre 1950 et 2014 (Vieilledent et al. *2018).*

Comparés à ceux de basse altitude, les arbres constituant la canopée de cette forêt ont des feuilles sclérophylles. On observe aussi une abondance d'épiphytes surtout les mousses. La strate herbacée est plus développée surtout entre 800 et 1300 m d'altitude. Cette strate est constituée de Labiatae, Acanthaceae, Gramineae et des genres *Impatiens, Ajuga, Plantago, Cardamine, Alchemilla, Rubus, Vaccinium, Ranunculus, Sanicula, Cerastium, Hydrocotyle* et *Viola*. Les espèces constituant la canopée sont les genres : *Tambourissa, Weinmannia, Symphonia, Pandanus, Dombeya, Dilobeia, Dalbergia, Canarium, Vernonia, Diospyros, Eugenia, Protorhus, Grewia, Brachylaena, Schefflera* et *Cuphocarpus*. La strate arbustive est surtout composée de Rubiaceae, Myrsinaceae et des Compositae. Les lianes sont abondantes et appartenant surtout aux Rubiaceae, Compositae et Bambusoideae.

- Forêt sclérophylle des montagnes se trouve en haute altitude entre 1300 et 2000 m. La canopée est plus ouverte et est composée d'arbres de 10 à 15 m de haut dont *Apodocephala, Arundinaria, Centauropsis, Clerodendrum, Cussonia, Dombeya, Faurea, Heteromorpha, Ilex, Myrica, Neodypsis, Nuxia, Psychotria, Ocotea, Podocarpus, Symphonia, Schefflera, Weinmannia, Vaccinium, Ochlandra* et *Vernonia*. Les strates de ce type de forêt sont difficilement distinguables, car les arbres ont beaucoup de branches qui chevauchent la strate inférieure. Les feuilles des arbres constituant la canopée sont petites et xérophiles. La strate inférieure est constituée de Bryophyte et de lichens avec des populations denses et on observe des épiphytes tels que des Orchidées. Les espèces les plus caractéristiques de ce type de forêt sont *Dicoryphe viticoides, Tina isoneura, Alberta minor, Rhus tarantana* et *Ascarinopsis coursii*. Un type particulier de forêt sclérophylle est la forêt de Tapia, qui se trouve à moins de 1600 m d'altitude sur le versant Ouest des Hautes Terres Centrales. Cette forêt est sujette à des feux fréquents et est remplacée par des formations secondaires herbeuses. L'espèce caractéristique est *Uapaca bojeri* (Tapia) souvent associé à deux espèces de Sarcolaenaceae : *Leptolaena paucifolia, L. bojerana* et à *Asteropeia densiflora* (…). La canopée de cette forêt ne dépasse pas 12 m. On n'observe que très rarement d'épiphytes et la strate inférieure est constituée de plantes éricoïdes : *Agarista, Alberta, Brachylaena, Conyza, Dicoma, Dodonaea, Enterospermum, Faurea, Helichrysum, Psiadia, Protorhus, Rhus, Schefflera, Vaccinium*; *Vernonia et Weinmannia*, et il n'y a pas de Bryophytes.

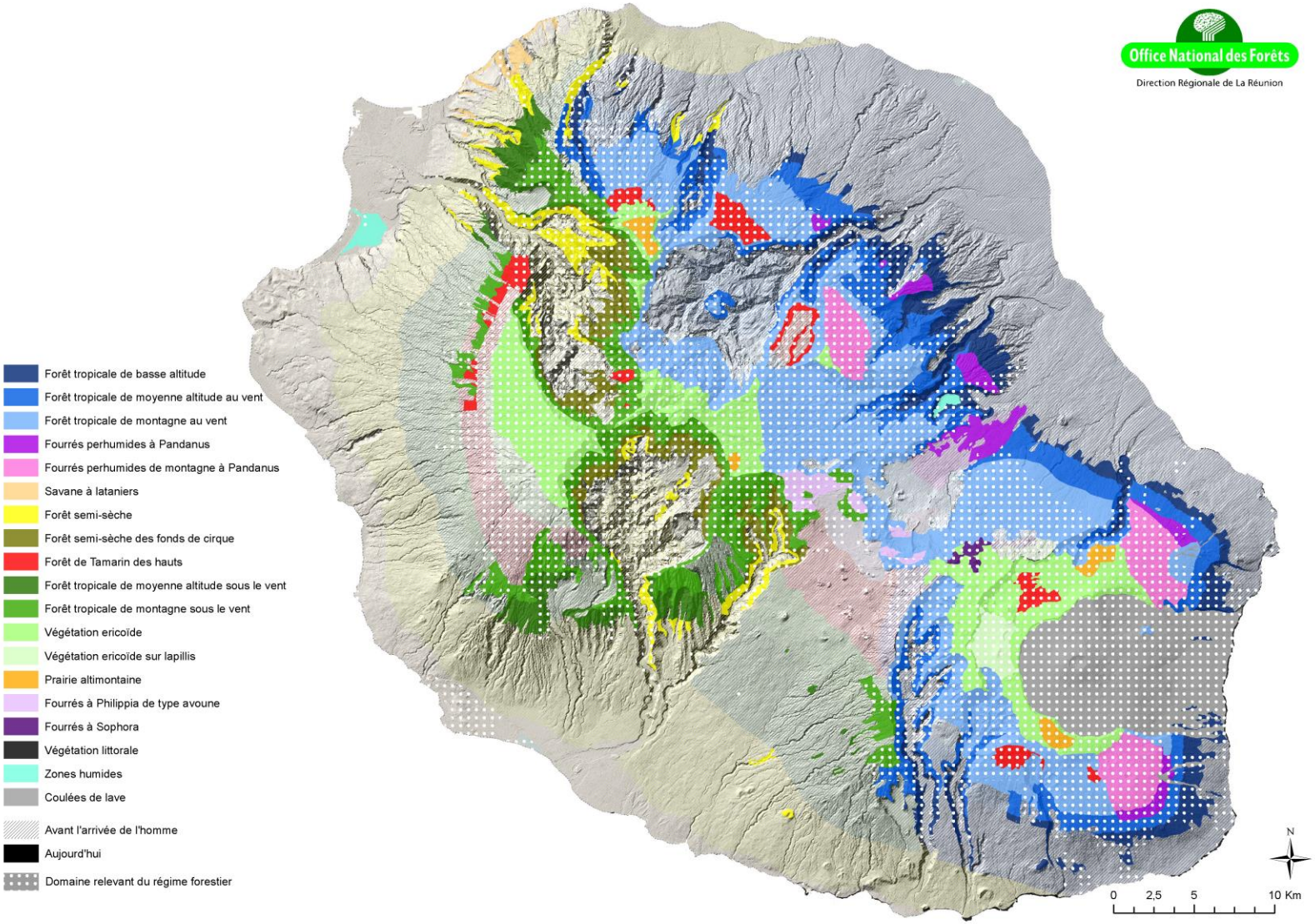


Figure 9. Carte de végétation actuelle de l'île de La Réunion. Source : carte de végétation (Université Réunion – UMR Cirad Université, PVBMT, 2003). Contour du domaine forestier ONF 2016.

- Les fourrés de montagne, se trouvant à plus de 2000m d'altitude. Cette formation est seulement constituée d'une seule strate de 6 m de haut. Toutes les espèces sont éricoïdes et à feuilles persistantes telles qu'*Erica* et *Vaccinium*. Les familles des Asteraceae, Fabaceae, Gentianaceae, Labiacae, Melastomataceae et Rubiaceae sont bien représentées dans ce type de formation.

La Région Occidentale comporte trois formations :

- Forêt sèche caducifoliée de l'Ouest, qui se trouve au-dessous de 800 m d'altitude et dans le Sud-Ouest. Ce type de formation a moins de richesse spécifique et moins dense que la Région Orientale. La canopée est à 12 - 15 m de haut, mais des individus peuvent des fois atteindre 25 m. Les lianes sont abondantes et la strate arbustive est très développée. Les genres *Adansonia, Dalbergia, Kalanchoe* et *Plectranthus* sont les plus caractéristiques de cette formation végétale. On observe trois types de forêts en fonction du type de sol : i) sur argile latéritique : constitué d'arbre du genre *Cordyla, Dalbergia, Givotia, Ravensara, Stereospermum,* et *Xylia,* de liane du genre *Combretum, Dichapetalum, Landolphia, Salacia* et *Tetraceae,* la strate inférieure est dominée par les familles des Rubiaceae, Euphorbiaceae et Fabaceae. ii) sur terre sablonneuse : les strates de cette forêt ne sont pas distinctes, mais les espèces les plus caractéristiques sont *Adansonia grandidieri, Chlorophora greveana, Euphorbia enterophoran, Flacourtia indica, Hernandia voyroni, Protorhus deflexa, Securinega seyrigii, Tamarindus indica* et. iii) sur plateaux calcaires : ce type a une stature plus basse que les deux premiers, les arbres et arbustes sont composés du genre *Acacia, Adansonia, Albizia, Bathiaea, Delonix, Diospyros, Protorhus* et *Sideroxylon,* et la plus basse strate est formée par les familles d'Acanthaceae, Passifloraceae et Fabaceae.
- Fourré sec caducifolié appartenant au Domaine du Sud qui est la partie la plus sèche de Madagascar. La hauteur des plantes de ce type de formation ne dépasse pas 2 m de haut avec des émergents de 8 à 10 m. Les espèces caractéristiques de ce type de formation appartiennent à la famille des Didiereaceae avec 12 espèces et les espèces du genre *Euphorbia*.
- Les Savannes couvrent 80% de la surface de la Région Occidentale de Madagascar. Dans le Nord-Ouest, *Aristida rufescens* est l'espèce majoritaire de la formation graminéenne, dans le Sud-Ouest c'est l'espèce *A. confesta*. On rencontre d'autres graminées telle que *Heteropogon contortus, Hyparrhenia rufa, H. schimperi, H. cymbaria, Hyperthelia dissolute, Loudetia simplex, L. fulfolia, Panicum maximum, Themeda quadrivalvis* et *Trinbus*.

a. Cordomoya integrifolia – Euphorbiaceae

b. Syzygium cordemoyi - Myrtaceae

c. Phyllanthus phillyreifolium - Phyllanthaceae

d. Dodonea viscosa - Sapindaceae

e. Claoxylon glandulosum - Euphorbiaceae

d. Pleurostylia pachyphloea - Celastraceae

Figure 10. Photographie de fleurs de quelques plantes constituant les formations forestières de La Réunion.

II. Formation forestière à La Réunion

Les écosystèmes forestiers naturels de la Réunion comprennent environ 47 000 ha de forêts primaires, 34 000 ha de forêts dites dégradées. Une grande partie des formations végétales originelles sont menacées par les espèces introduites. Elles sont réparties en fonction des zones climatiques naturelles et secondaires d'après les études de Rivals (1952), Susplugas (1969), Cadet (1980) et Strasberg *et al.* (2005) (Figure 9).

1. Formations forestières naturelles

Les formations naturelles sont constituées de forêts relativement sèches hétérogènes de basse altitude couvrant la base des pentes occidentales de l'île de 700 à 800 m d'altitude. Les espèces caractéristiques de cette zone sont *Fernelia buxifolia, Poupartia borbonica* et *Scolopia heterophylla*.

Il y a aussi la forêt humide hétérogène de basse altitude couvrant les parties les plus chaudes et humides de l'île, présente dans la partie au vent du bord de mer jusque vers 500 m d'altitude. On y trouve une abondance particulière de certaines espèces comme *Cordeomoya integrifolia* (Figure 10a), *Maillardia borbonica* (Figure 10h), *Phyllanthus phillyreifolium* (Figure 10c) et *Syzygium cordemoyi* (Figure 10b).

La forêt humide hétérogène de moyenne altitude se trouve entre 600 et 900 m d'altitude au vent et 750 et 1 100 m sous le vent. On y trouve une abondance particulière de certaines espèces comme *Cordeomoya integrifolia*, *Maillardia borbonica*, *Phyllanthus phillyreifolius* et *Syzygium cordemoyi*.

La forêt de piédmont des cirques sous le vent se trouve dans les zones de moyenne altitude. On y trouve des espèces des secteurs à climatologie différente tels que *Claoxylon glandulosum* (Figure 10e), *Dodonaea viscosa* (Figure 10d), *Melicope obtusifolia* var. *arborea, Pleurostylia pachyphloea* (Figure 10d) et *Psiadia dentala*.

Les formations végétales de montagne sont les formations les mieux conservées de la Réunion. Cette formation apparait entre 800 m (Sud-Est) et 1200 m (Nord-Ouest) pour disparaître respectivement entre 1600 m et 2000 m. D'après Cadet (1980), elles peuvent être comparées aux formations montagnardes africaines et malgaches.

La végétation éricoïde d'altitude couvre 1/5 de la superficie de l'île, située entre 1600 m et 2000 m d'altitude, elle se trouve sous deux faciès les fourrés éricoïdes altimontaines constitués de plusieurs arbustes ou arbrisseaux dont *Erica reunionensis, Phylica nitida* et *Stoebe passeroïdes*.

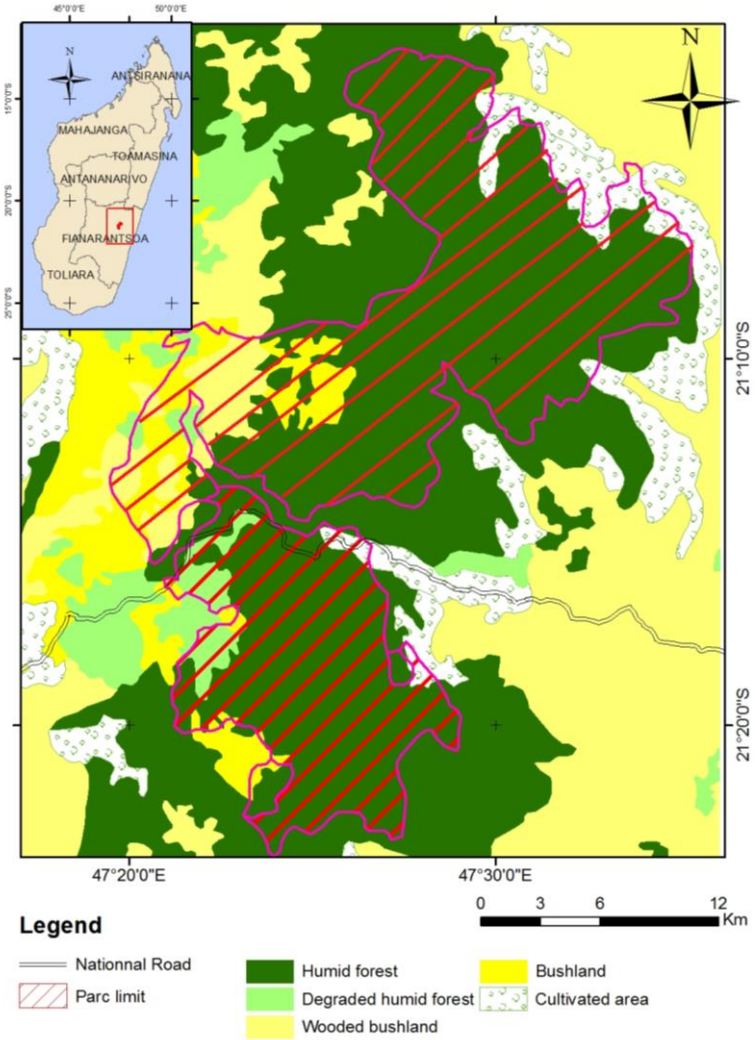


Figure 11. Localisation du rucher près du Parc National de Ranomafana - Madagascar. Source SAPM 2016/BD 500 FTM. Modification ArcGis 10.

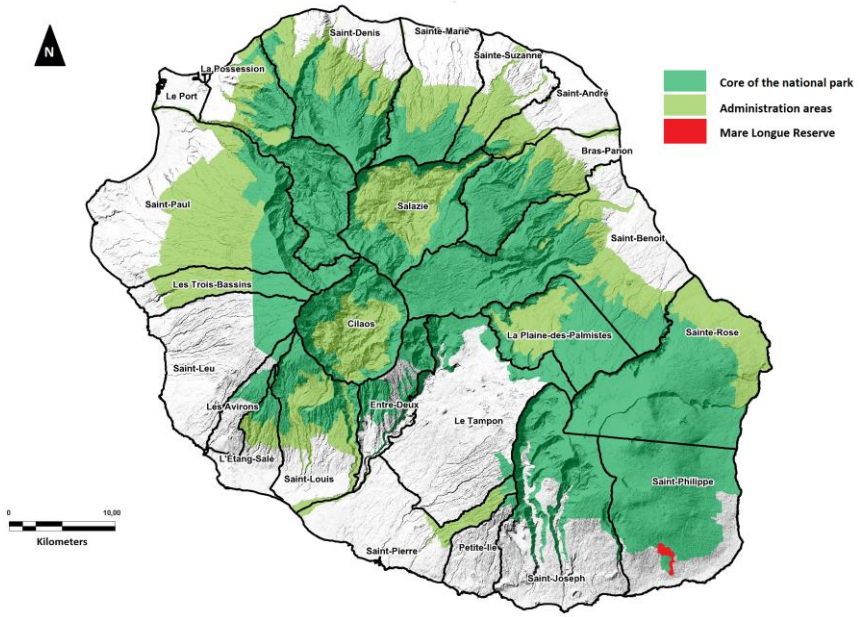


Figure 12. Localisation de Mare Longue par rapport à l'île de La Réunion. Source : Parc National de La Réunion 2015.

La prairie altimontaine présente localement des artères de tourbières d'altitude. Les espèces principales sont des Poaceae dont *Festuca borbonica*, *Agrostis salaziensis* et des Cyperaceae.

2. Formations forestières secondaires

Les formations secondaires sont constituées de savanes couvrant les régions sèches, les larges fonds de vallée, les éboulis en pente douce et les ravines. Des fourrés à *Leucaena leucocephala* et à *Litsea glutinosa* se retrouvent en région sèche. Des fourrés à *Syzygium jambos* et à *Psidium cattleianum* constituent des formations denses en zone humide à partir de 900-1000 m d'altitude au vent (Girard and Sígala 1991).

C. Zone d'étude

Parmi les formations existant à Madagascar et à La Réunion, Ranomafana et Mare Longue, ont été choisies, car elles présentent des caractéristiques comparables du point de vue du climat, de l'altitude, l'exposition aux vents dominants et les types de formation existant dans ces milieux.

I. Ranomafana, zone d'étude à Madagascar

Ranomafana se situe dans la partie Sud-Est de Madagascar entre le 47°18'- 47°37' Est et le 21°02'- 21°25' Sud à une altitude entre 400 et 1500 m (Figure 11). Les formations existantes sont la forêt dense humide de moyenne altitude de la série à Myristicaceae et *Anthostema* se trouvant à 400 - 800 m d'altitude, la forêt dense humide de moyenne altitude de la série à *Tambourissa* et *Weinmannia* à 800 - 1300 m et la forêt à mousse et lichens des hautes altitudes à plus de 1300 m d'altitude. La strate arborée est représentée par plusieurs familles dont Apocynaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Arecaceae, Ebenaceae, Cunoniaceae, Malvaceae. Les taxons présents à Ranomafana sont représentés à 85 % de plantes endémiques ou indigènes (Ganzhorn *et al.* 2001, Goodman and Razafindratsita 2001).

II. Mare Longue, zone d'étude à La Réunion

Mare Longue se situe dans le Sud-Est de La Réunion sur les flancs du Piton de La Fournaise entre le 21°20'95 Sud et le 55°44'64 Est (Figure 12). Cette réserve constitue l'une des dernières reliques de végétation naturelle de basse altitude intacte des Mascareignes. Il s'agit d'une forêt qui s'étend de 150 m au-dessus du niveau de la mer jusqu'à 800 m d'altitude sur une surface totale de 68 ha (Nercessian *et al.* 1996). La végétation se développe sur un sol basaltique âgé de 500 ans (Lénat 1990). La formation végétale existante est une forêt humide de basse altitude (Strasberg 1996, Strasberg *et al.* 2005).

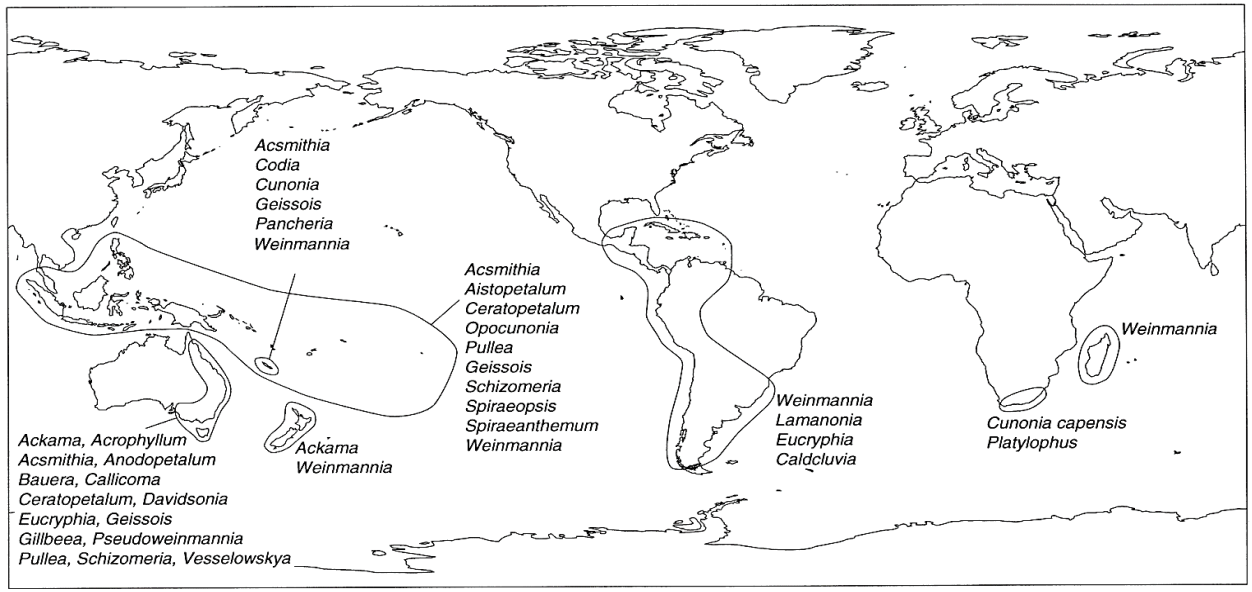


Figure 13. Carte montrant la répartition géographique des genres de la famille des Cunoniaceae (Barnes et al. 2001).

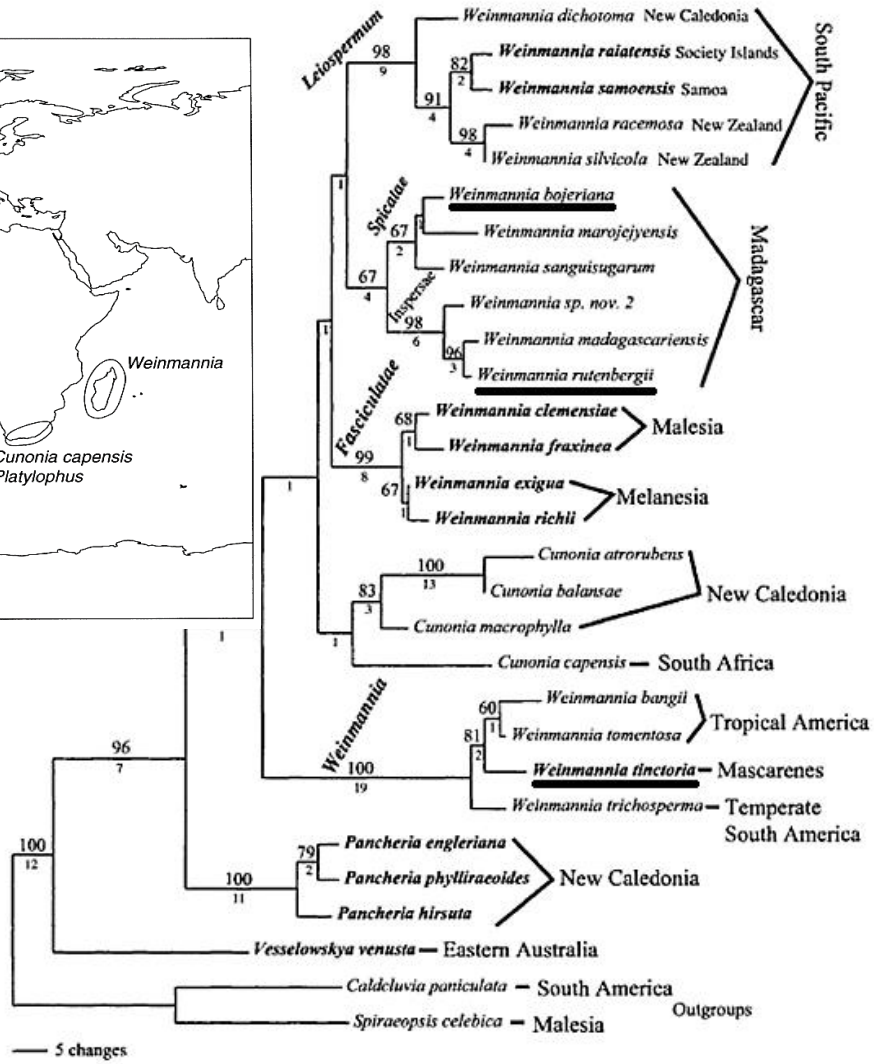


Figure 14. Phylogramme des clades correspondant à chaque section du genre Weinmannia *(Bradford 2002).*

III. Le genre *Weinmannia*

Un des composants clés des formations forestières de Ranomafana et présent à Mare Longue est le genre *Weinmannia*, ce genre appartient à la famille des Cunoniaceae qui compte 26 genres et 300 espèces (Angiosperm Phylogeny Group 1998). La distribution de *Weinmannia* dans le monde va des régions tempérées jusqu'aux régions tropicales, des Amériques, de la région du Sud-Ouest de l'océan Indien, des régions du Sud du Pacifique, de Polynésie et de Malaisie (Figure 13)(Bradford 1998, Bradford and Hopkins 1998, Bradford 2001). Mais ce genre est absent en Afrique et en Australie (Barnes *et al.* 2001). Le genre *Weinmannia* est subdivisé en cinq sections, *Fasciculatae* (Asie du Sud-Est et Mélanésie), *Inspersae* et *Spicatae* (Madagascar), *Leiospermum* (Mélanésie et Polynésie) et *Weinmannia* (Amérique latine et Îles Mascareignes). Les sections sont limitées à des régions géographiques propres à chacune (Pillon 2008). Les espèces de Madagascar forment un clade monophylétique d'après les analyses moléculaires et l'analyse de la morphologie (Figure 14). *Weinmannia* est représenté par l'espèce *W. tinctoria* (sect. *Weinmannia*). Ce dernier a des fleurs dioïques. Cette espèce croit entre 800 et 1700 m d'altitude sur la côte Ouest et entre et 400 et 1200 m à l'Est de La Réunion (Tassin *et al.* 2004). Les espèces de ce genre constituent la strate arborée et la canopée des forêts denses humides d'altitude. Ce genre, compte plus de 40 espèces à Madagascar et une espèce dans les Mascareignes (Bradford 1998, Bradford 2001, Bradford 2002).

Les espèces les plus répandues à Ranomafana sont *Weinmannia bojeriana* et *W. rutenbergii*.

- *Weinmannia bojeriana* est un arbre très répandu sur les hautes terres de Madagascar. Les feuilles de cette espèce sont pubescentes, unifoliolées, de taille moyenne, avec un pétiole plus court et des nervures proéminentes avec des fleurs regroupées le long de l'axe de la pointe couvrant le rachis (Bradford 2001).

- *Weinmannia rutenbergii* est une espèce très commune à Madagascar en raison de sa capacité à coloniser des zones présentant une gamme remarquable de conditions édaphiques et climatiques (Bradford 2001). Cette espèce montre un dimorphisme foliaire en fonction des conditions du milieu. La plupart des formes montagnardes sont arbustives avec de petites feuilles, alors que les formes de plaine et les arbres sous couvert ont des feuilles beaucoup plus grandes (Bradford 2001). *W. rutenbergii* a une feuille généralement à cinq folioles ou plus.

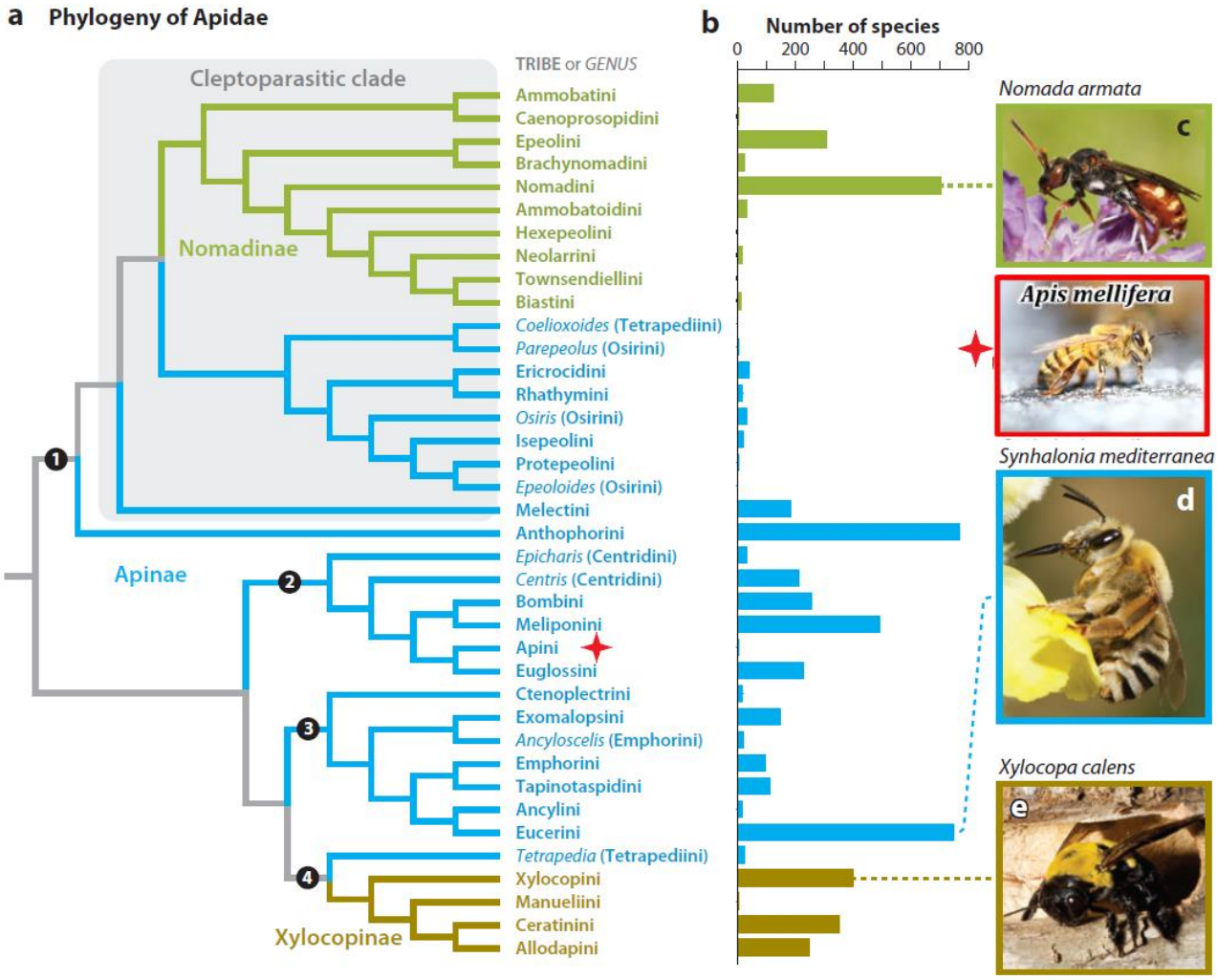


Figure 15. a) Phylogénie des Apidae : la sous-famille (1 à 4). b) Histogramme indiquant le nombre d'espèces décrites pour chaque groupe. En rouge, position phylogénétique de l'abeille A. mellifera. Source : modifié d'après (Danforth et al. 2013).

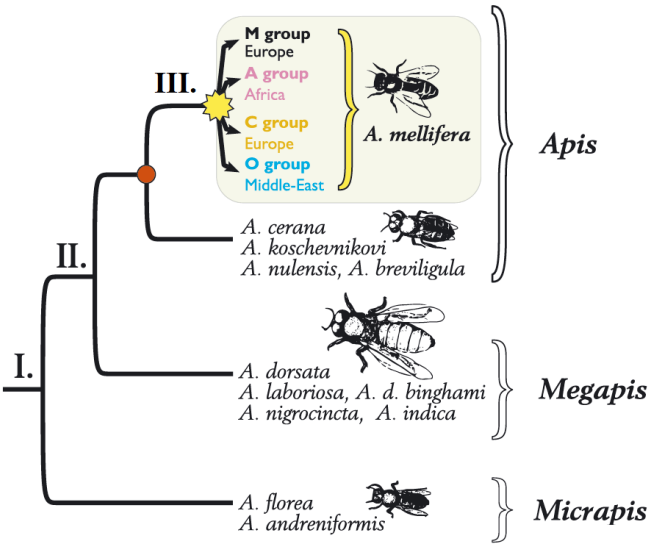


*Figure 16. Phylogénie représentant les trois clades d'*Apis*. Modifier d'après Han et al. (2012).*

D. L'abeille mellifère

À Madagascar et à La Réunion, l'abeille est présente naturellement dans ces écosystèmes (Ruttner 1988, Techer *et al.* 2017) . La taxonomie, le mode de communication, les ressources exploitées par l'abeille sont détaillés dans les parties qui suivent.

I. Taxonomie de l'abeille

Les abeilles mellifères appartiennent à l'ordre des Hyménoptères et à la section des Aculeata où les individus femelles possèdent des dards (Michener 1974, Michener 2000). Dans cette section se trouve la superfamille des Apoidae qui regroupe les abeilles et guêpes solitaires (Brothers 1999). Cette superfamille est subdivisée en 6 familles dont les Apidae (Michener 1944) (Figure 15). Les Apidae sont caractérisées par la présence de la corbicula à la surface externe des pattes postérieures des femelles, permettant le transport du matériel de construction des ruches et du pollen (Winston and Michener 1977). Dans cette famille, la sous-famille des Apinae regroupe les abeilles dites « vraies », abeilles sociales lesquelles sont subdivisées en 19 tribus dont celle des Apini (Michener 1944, Michener 2000).

Les abeilles mellifères appartiennent au genre *Apis* (Winston and Michener 1977), qui contient dix espèces (Figure 16) dont *Apis mellifera*, celle ayant l'aire de répartition la plus large, dont l'Afrique, le Moyen-Orient, l'Europe et une partie de l'Asie de l'Ouest (Michener 1944, Ruttner 1988, Engel 1999, De la Rúa *et al.* 2009) (Figure 17). Les descriptions morphologiques, génétiques, la répartition biogéographique et le comportement ont permis le classement de 31 sous-espèces à ce jour, dont 28 ont été validées (Tableau 1) (Ruttner 1988, Sheppard and Meixner 2003, Meixner *et al.* 2011) (Figure 18). Cette espèce s'est adaptée à plusieurs habitats en raison de sa plasticité écologique, allant des oasis du désert africain (Shaibi *et al.* 2008) aux montagnes alpines (Le Conte and Navajas 2008) aux dômes volcaniques éthiopiens (Meixner *et al.* 2011) aux bordures de la toundra (Toullec 2008) les forêts tropicales africaines (Fletcher 1978, Hepburn and Radloff 2013) ou encore de nombreuses îles océaniques tempérées (De la Rúa *et al.* 1998, De La Rúa *et al.* 2001, De La Rúa *et al.* 2006, Carreck 2008) et tropicales (Franck *et al.* 2001, Rasolofoarivao *et al.* 2015).

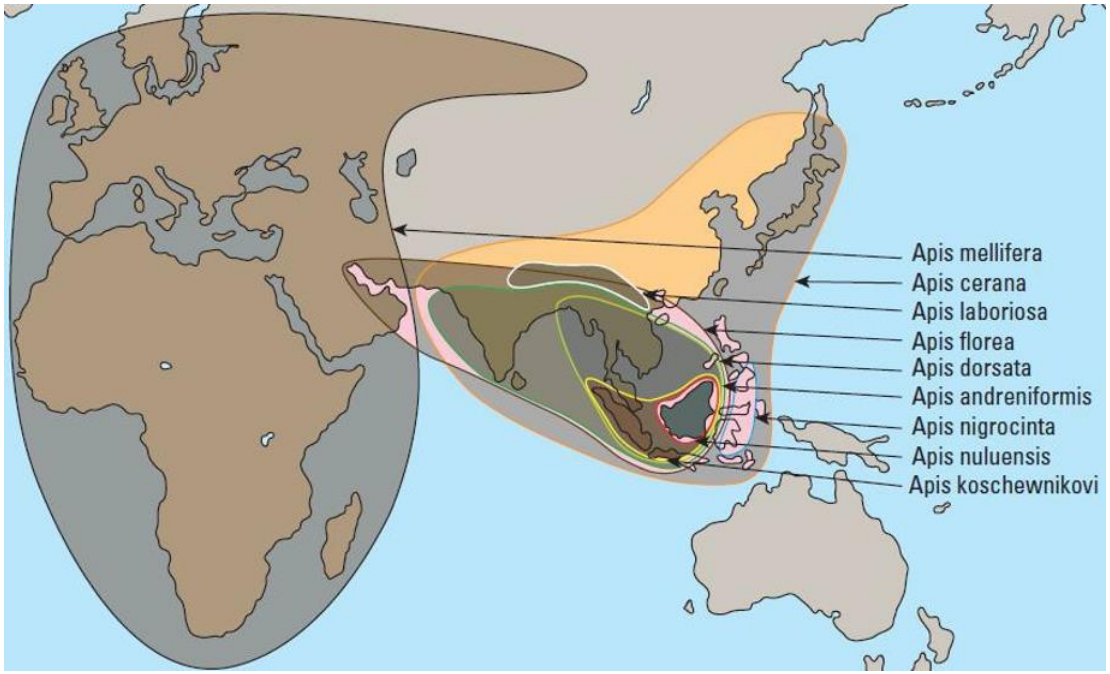


Figure 17. Aire d'origine des espèces du genre Apis *dans le monde.Source : (Lehébel-Péron 2014).*

*Figure 18. Carte de la distribution géographique des 28 sous-espèces reconnues d'*A. mellifera *dans son aire de répartition naturelle avec indication de la répartition des lignées évolutives A, C, M, O et du sous-groupe Z (sous-lignée africaine, mais divergente des 4 lignées évolutives au niveau nucléaire). Fond de carte : Open Layer Landscape. Source : Techer (2015).*

Cette adaptabilité est la conséquence directe de l'éloignement géographique, l'alternance des périodes de glaciations et de réchauffement climatiques conduisant à l'isolement géographique des populations et à la sous-spéciation (Ruttner *et al.* 1978). Toutefois, l'isolement reproducteur entre les différentes sous-espèces n'est pas effectif, car il n'y a pas assez de différences morphologiques entre elles.

Comme exemple d'adaptation locale, le cas de l'Ouest de l'Europe est à citer, car *A. m. mellifera* et *A. m. iberiensis* (Engel 1999) se seraient différenciées naturellement par l'action des Pyrénées qui agit comme une barrière géographique restreignant les échanges entre les populations (De la Rúa *et al.* 1998, De La Rúa *et al.* 2001). La sous-espèce *A. m. unicolor* est originaire de Madagascar (Ruttner 1988) et est présente dans les autres îles de l'océan Indien dont La Réunion (Techer 2012).

II. Eusocialité et cycle de vie de l'abeille

L'évolution de l'abeille *Apis mellifera* a mené vers un système de vie sociale avancé qui est l'eusocialité (Michener 1974, Sheppard and Meixner 2003). L'eusocialité est régie par un soin coopératif au couvain, un chevauchement des générations, une spécialisation de la reproduction limitée à la reine (Wilson 1971, Bourke 1997) ainsi que l'existence de castes d'individus ayant des cycles de vie et des fonctions différentes au sein de la colonie. On distingue trois castes : les mâles, la reine et les ouvrières. Les individus mâles sont en général issus d'œufs non fécondés donc ils sont haploïdes. La fonction des mâles est la reproduction (Rothenbuhler 1957, Michener 1974). Ils meurent après l'accouplement à la suite du déchirement de leur appareil reproducteur (Oster and Wilson 1978).

Les individus femelles sont issus d'œufs fécondés et sont séparés en deux castes : les ouvrières et les reines (Rothenbuhler 1957). La reine est la femelle fertile qui pond les œufs. Les ouvrières, généralement stériles, s'occupent des larves et des juvéniles, de rassembler et transformer la nourriture, la construction des nids, et la défense de la colonie (Michener 1974). La différenciation entre reine et ouvrières se fait généralement pendant le développement post-embryonnaire, et est régulée par un nourrissage différentiel des larves (Haydak 1970). Jusqu'au troisième jour de développement, toutes les larves sont nourries par les nourrices à la gelée royale produite par les glandes hypopharyngiennes des nourrices. Les larves destinées à être reines seront encore nourries par cette gelée jusqu'au huitième jour. Les larves destinées à être ouvrières seront par contre nourries avec du pollen, du miel et des sécrétions glandulaires (Barchuk *et al.* 2007).

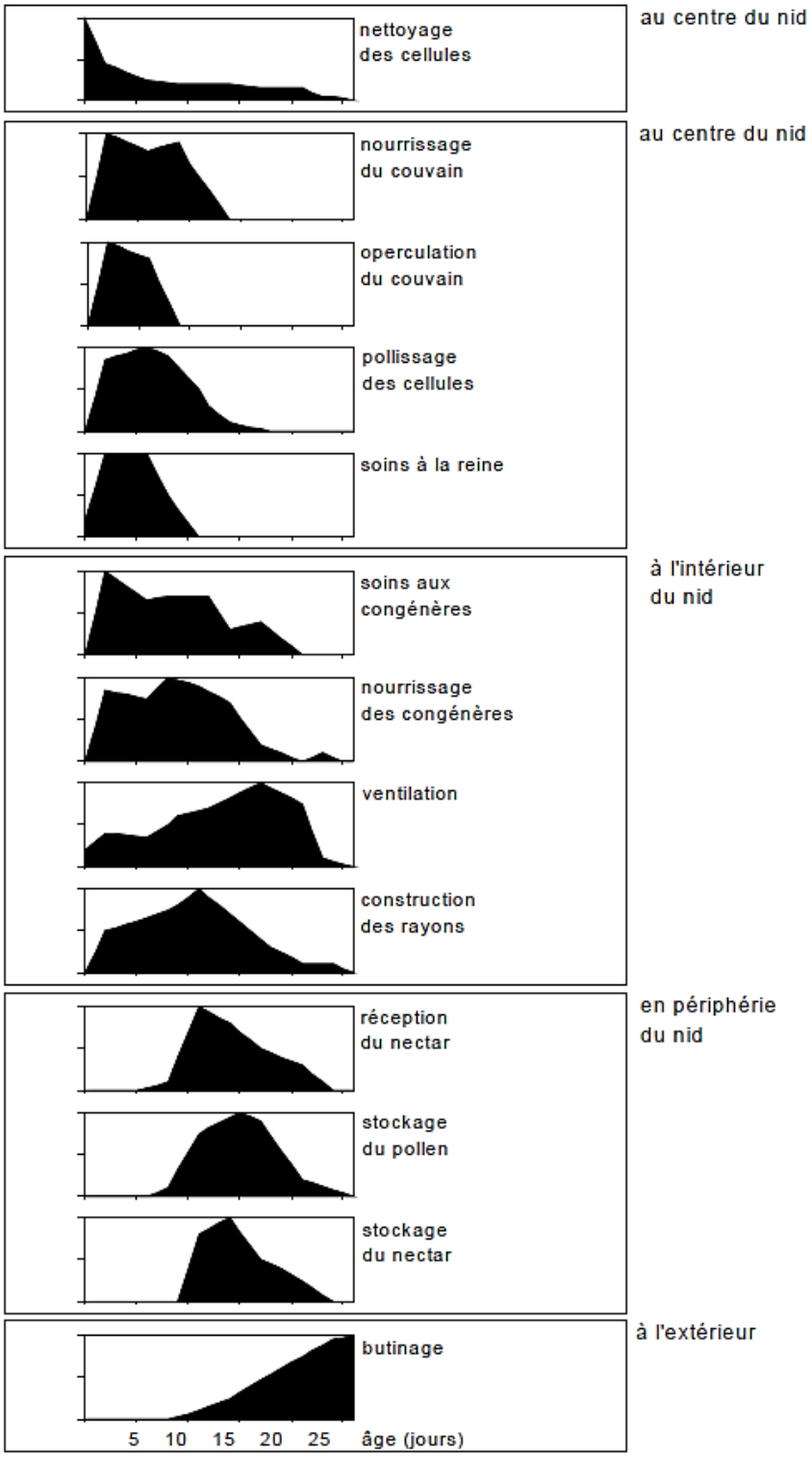


Figure 19. Le polyéthisme d'âge (adapté d'après Seeley (1982)). En abscisse l'âge de l'ouvrière. En ordonnée, la probabilité d'effectuer une tâche à un âge donné. Plus l'abeille vieillit, plus elle augmente la fréquence des tâches en périphérie du nid, puis à l'extérieur de la ruche. Source : Dechaume-Moncharmont (2003).

La reine s'envolera pour sa fécondation 16 jours après l'éclosion. Les ouvrières passent par plusieurs stades jusqu'aux vingt unièmes jours où elles débutent leur activité de butinage (Von Frisch 1967). Les ouvrières sont soumises à un polyéthisme ou partagent des tâches et la réalisation de plusieurs tâches de manière simultanée, qui rend les tâches plus efficaces que si elles étaient accomplies de manière séquentielle par des individus non spécialisés (Karsai and Wenzel 1998, Sendova-Franks and Franks 1999). Chez l'abeille, le mécanisme de régulation du polyéthisme est lié à l'âge des ouvrières (Seeley 1982) (Figure 19).

E. La communication sociale entre les abeilles pour partager les informations pour les besoins de la colonie

Pour interagir avec son environnement direct, les abeilles partagent les informations nécessaires à la survie de la colonie au moyen de la communication. Chez l'abeille, le terme de communication sociale fait référence aux échanges de signaux entre individus d'une même colonie pour faire un bilan des réserves disponibles dans les rayons, des besoins de la colonie et de la production de nectar ou de pollen (Wilson 1971). Le mode de communication des abeilles peut être classé en trois, le premier reposant sur les signaux chimiques (les phéromones), le deuxième repose sur les signaux vibratoires (les danses, les émissions sonores) et le troisième a lieu lors des interactions trophallactiques (Dechaume-Moncharmont 2003).

I. La communication chimique

Les abeilles sont capables de répondre à différents signaux chimiques, dont l'odeur florale complexe (Laloi *et al.* 1999) et de s'orienter par rapport à ces indices olfactifs (Wilson 1971). De plus, l'odeur des fleurs peut être véhiculée par la cuticule cireuse des ouvrières travaillant sur les mêmes espèces florales et leur permet de se reconnaitre à l'intérieur de la ruche (Von Frisch 1967, Gil and Farina 2003). Le possible recrutement d'abeille inactive et la communication de l'existence d'une source de nectar par le simple moyen des odeurs florales que les ouvrières véhiculent sont démontrés par certains auteurs (Wenner *et al.* 1969, Wenner and Wells 1990). Mais la communication chimique la plus courante chez les abeilles est celle reposant sur les signaux phéromonaux. Les glandes productrices des phéromones sont nombreuses, parmi lesquelles on peut citer les glandes mandibulaires, tarsales, tergales, de Koschevnikov.

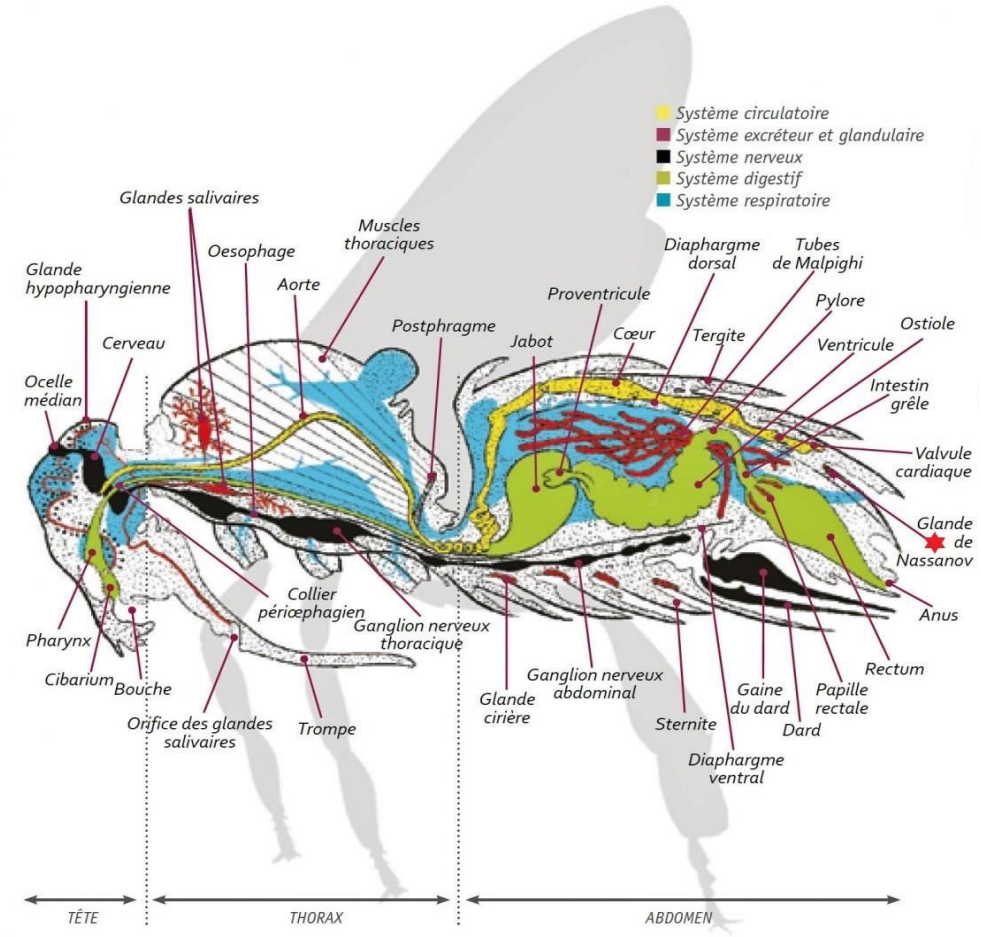


Figure 20. Localisation de glandes à phéromones chez l'abeille Apis mellifera. *Modifié d'après Tanzarella (2005).*

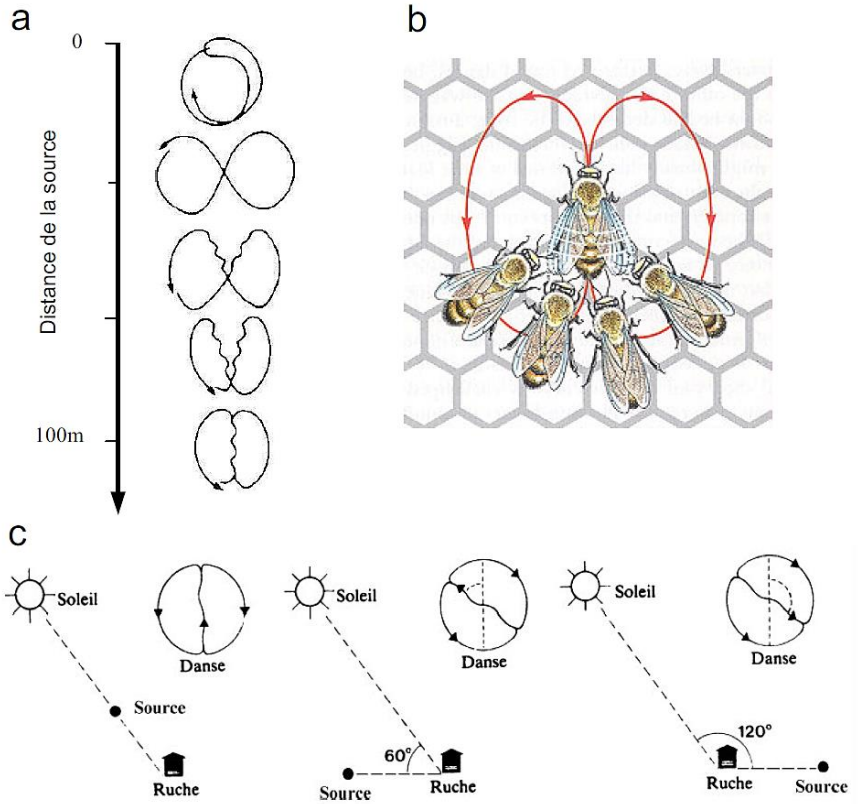


Figure 21. Communication par la danse en huit chez l'abeille. [a] Quand la source est éloignée, la danse prend une forme de faucille et enfin acquiert une structure typique en huit, adaptée d'après Von Frisch (1967). [b] Communication tactile et auditive entre une danseuse et quatre suiveuses à l'intérieur de la colonie sur les cadres verticaux (Badiou-Bénéteau et al. 2013). [c] Le codage de la direction, adapté d'après (Schmid-Hempel et al. 1985). L'angle entre l'axe du huit et la verticale lors de la danse, correspond à l'angle entre la direction de la source et l'azimut du soleil. Source : Dechaume-Moncharmont (2003).

Les phéromones sont de nature chimique souvent complexe et peuvent comporter plusieurs dizaines de composés et ceci en réponse à la diversité des activités sociales chez l'abeille. La reine par exemple exerce un contrôle très puissant sur les ouvrières, et ses signaux jouent souvent un rôle inhibiteur comme dans le développement ovarien ou l'essaimage. Au contraire, les phéromones émises par les ouvrières sont de nature incitatrice et agissent lors de l'orientation et de la défense (Dechaume-Moncharmont 2003, Howard and Blomquist 2005).

L'une des phéromones les plus importantes est celle impliquée dans le butinage ou phéromone de Nassonov. Cette dernière est sécrétée par une glande située au niveau de la membrane intersegmentaire, entre le sixième et le septième segment abdominal des ouvrières (Figure 20). Elle est composée essentiellement des terpénoïdes volatils, géraniol, acide géranique et citral (Boch and Shearer 1962, Cassier and Lensky 1994). Cette phéromone est absente chez les mâles et la reine (Ribbands 1955). La phéromone de Nassanov oriente les butineuses vers une source de nourriture de bonne profitabilité et stimule leur atterrissage sur la fleur (Free 1995). L'antagoniste de cette phéromone est la phéromone de marque répulsive ou 2-heptanone qui permet aux butineuses de reconnaître et d'éviter les fleurs récemment visitées. Ce marquage leur évite de revenir sur une fleur peu profitable et limite les coûts en énergie et en temps associés à la visite de cette fleur (Free and Williams 1983, Lughadha and Proença 1996, Météo-France 2015). Cette phéromone est produite par les glandes mandibulaires (Salguero-Faría and Ackerman 1999, Mitchell *et al.* 2017).

II. La danse frétillante et les interactions trophallactiques

Ce mode de communication est largement compris et son mécanisme a été décrit par les travaux de Von Frisch (1967) (Figure 21). La danse frétillante renseigne ses congénères sur la direction, la distance et la qualité de la ressource (Von Frisch 1967, Seeley 1992, Waddington *et al.* 1998, Afik *et al.* 2008). La présence d'une source de nourriture (nectar, pollen) proche de la ruche est indiquée par la danse en rond ou « round dance » effectuée à l'intérieur de la ruche sur les rayons de cire. La danse dite « en huit » ou frétillante est réalisée lorsque les ressources sont plus éloignées. Cette danse est orientée (barre du huit) en fonction de l'angle construit par rapport à un axe qualifié d'origine reliant la ruche au soleil et un axe reliant la ruche à la position de la ressource butinée (Von Frisch 1967).

Les mesures des paramètres géographiques et sensoriels des ressources disponibles dans l'aire de butinage des abeilles sont nécessaires à leurs activités de butinage.

*Tableau 1. Les 28 sous-espèces d'*Apis mellifera *décrites et valides sur la base de critères morphologiques et indication de leur appartenance à une lignée évolutive (A : africaines, M et C : européennes et O : orientale) ou sous-groupe Z (sous-lignée A) sur la base d'analyses morphométriques, de l'ADN mitochondrial ou du génome.* Source *: Techer (2015) (selon Ruttner (1988), Engel (1999), Sheppard and Meixner (2003), Ilyasov et al. (2011) et Meixner et al. (2011)).*

Descripteur		Morphologie	ADNmt	SNPs
Afrique tropicale				
A. m. andansonii	(Latreille, 1804)	A	A	A
A. m. capensisi	(Eschscholtz, 1822)	A	A	A
A. m. jemenitica	(Ruttner, 1976)	A	A/Y/Z	-
A. m. lamarckii	(Cockerell, 1906)	A	Z	A
A. m. litorea	(Smith, 1961)	A	A	A
A. m. monticola	(Smith, 1961)	A	A	-
A. m. scutellata	(Lepeletier de Saint Fargeau, 1836)	A	A	-
A. m. unicolor	(Latreille, 1804)	A	A	A
Afrique du Nord-Est				
A. m. intermissa	(Maa, 1953)	M	A	A
A. m. sahariensis	(Baldensperger, 1932)	M/A	A	-
A. m. sinensis	(Meixner et al., 2011)	A	A/Y	-
Ouest de la Méditérannée				
A. m. iberiensis	(Skorikov, 1929; renamed by Engel 1999)	M	M/A	M
A. m. mellifera	(Linnaeus, 1758)	M	M	M
Méditérannée centrale – Europe du Sud-Ouest				
A. m. carnica	(Pollmann, 1879)	C	C	C
A. m. carpatica	(Foti et al., 1965)	-	-	-
A. m. cecropia	(Kiesenwetter, 1860)	C	C	-
A. m. ligustica	(Spinola, 1806)	C	C/M	C
A. m. macedonia	(Ruttner, 1988)	C	C	-
A. m. ruttneri	(Sheppard et al., 1997)	M/A	A	-
A. m. siciliana	(Grassi, 1881)	C/A	A	-
Moyen-Orient				
A. m. adami	(Ruttner, 1975)	C/O	C	-
A. m. anatoliaca	(Maa, 1953)	O	C/Z	O
A. m. caucasia	(Pollmann, 1889)	O	C	O
A. m. cypria	(Pollmann, 1879)	C	C/Z	-
A. m. meda	(Skorikov, 1929)	O	Z	-
A. m. remipes	(Gerstäcker, 1862)	O	-	-
A. m. syriaca	(Skorikov, 1929)	A/O	Z	O
Asie Centrale				
A. m. pomonella	(Sheppard et Meixner 2003)	O	C/Z	O

La ration énergétique nécessaire à la récolte d'une ressource ciblée, telle que la manipulation sur les fleurs, au vol de fleurs en fleurs, et le retour chargé à la ruche, est estimé à l'avance par l'abeille butineuse avant de recruter d'autre abeille inactive (Marden and Waddington 1981, Seeley *et al.* 1991, Waddington *et al.* 1994). Ainsi la découverte de ressources d'intérêt pour la colonie à un coût énergétique raisonnable régule les stratégies de butinage des abeilles. La butineuse peut donc parcourir une distance pouvant varier de quelques mètres à plusieurs kilomètres en fonction du type de ressources recherchées, de la saison et du paysage (Visscher *et al.* 1996, Beekman and Ratnieks 2000, Steffan-Dewenter and Kuhn 2003) (Tableau 2).
Des études ont démontré que les informations transmises dans la ruche, par les communications par les danses, concernent presque exclusivement des sources hautement profitables (Seeley and Towne 1992, Seeley 2014). Les sources de nourriture de qualité intermédiaire sont transmises dans les ruches par une communication « non-dansée » résultant de l'interaction des abeilles par trophallaxie. La trophallaxie est un échange direct de nourriture de "bouche-à-bouche" entre ouvrières, ou entre une ouvrière et la reine (Korst and Velthuis 1982, Farina and Grüter 2009). Ces interactions trophallactiques permettent à des butineuses encore inactives et en attente d'informations sur une source de nourriture potentielle de goûter au nectar ramené par une abeille ayant butiné (Michelsen *et al.* 1986), et permets d'améliorer la coordination entre les ouvrières (Farina 1996, Farina 2000, Hart and Ratnieks 2001).

F. Ressources exploitées par l'abeille mellifère

I. Nectar et miellat comme source d'énergie

Le nectar est la principale source utilisée par les abeilles pour produire du miel. La colonie a besoin d'environ 80 kg de miel par an en milieu tempéré (Winston 1991) à 180 kg dans les milieux tropicaux. La consommation journalière d'une abeille adulte est de 4 mg de sucres au minimum pour survivre (Barker and Lehner 1974, Hrassnigg and Crailsheim 2005), mais la quantité optimum pour fournir toute l'ATP nécessaire aux tâches journalières est de 11 mg de matière sèche de sucre par jour (Huang *et al.* 1998). De même, Mao *et al.* (2013) ont déterminé que le miel pouvait contenir certaines substances telles que l'acide p-coumarique qui favorise l'immunocompétence des individus adultes (Alaux *et al.* 2010).

*Tableau 2. Recueil sur les distances minimales et maximales parcourues par quelques sous-espèces d'*Apis mellifera*, butinant pour récolter les ressources nécessaires à la colonie en fonction du paysage, la force de la colonie et le mois. D'après Abou-Shaara (2014).*

Espèce	Distance (m)	Déterminant	Auteur
A. m. carnica	1743	Paysage simple	Steffan-Dewenter and Kuhn (2003)
	1543.4	Paysage complexe	
A. m. mellifera	670	Colonie faible en juillet	Beekman *et al.* (2004)
	1430	Colonie faible en août	
	620	Colonie forte en juillet	
	2850	Colonie forte en août	
A. mellifera	2000	Désert (collecte d'eau)	Visscher *et al.* (1996)
A. mellifera	45 à 5983	Colonie moyenne	Hagler *et al.* (2011)

Les larves ont besoin d'un apport en sucres (fructose et sucrose) de l'ordre de 18 % dans les 3 premiers jours du développement larvaire et ensuite de 45 % dans les deux derniers jours (Rortais *et al.* 2005). Le nectar à l'origine des miels est un mélange chimique complexe (Lüttge 1977) ; constitué de 40 à 70% d'eau ; de sucres dont la proportion dans la matière sèche variant en fonction des plantes entre 90 et 99% (Lüttge 1977, Vear *et al.* 1990) ; ainsi que d'autres substances (0.03% à 10% de la matière sèche) telles que des acides aminés, des protéines, des lipides, des minéraux, des vitamines, des substances aromatiques et des corps non identifiés (Lüttge 1977, Vear *et al.* 1990). Les sucres constitutifs du nectar constituant les miels sont le glucose α et β, le fructose et le saccharose (Vear *et al.* 1990) et dont les proportions relatives sont propres à chaque espèce végétale (Adler 2000, De la Barrera and Nobel 2004).

Le nectar se présente sous forme de liquide sucré, qui est sécrété par les glandes dites nectarifères présentes sur les fleurs des plantes (Pacini *et al.* 2003, Seeley 2014). Pour produire 100 g de miel, l'abeille butineuse doit visiter un nombre considérable de fleurs d'environ un million (Ioirish 1968, Iojris 1971). Le miel est ensuite maturé afin de finaliser la transformation des sucres et de diminuer la teneur en eau (Chauvin 1968). Cette maturation dure entre 1 à 3 jours à une température d'environ 35 °C maintenus par les abeilles, et une ventilation assurée par un mouvement rapide des ailes des ouvrières pour amener la teneur en humidité à environ 18% (Chauvin 1968). Lorsque le miel est mature, les abeilles cirières operculent l'alvéole à l'aide d'une fine couche de cire, imperméable à l'air, ce qui permet une longue conservation du miel. Les quantités de miel stockées par une colonie en milieu naturel, dans les alvéoles des cadres, sont en moyenne de 60 kg par an (Seeley 2014).

Certains miels ont pour source sucrée le miellat qui est une excrétion d'insectes hémiptères parasites vivant sur les plantes telles que les pucerons, les cochenilles ou les cicadelles (Roubik 1992, Clément 2015). La composition du nectar est différente de celle du miellat qui se rapproche de celle de la sève végétale (Mecellem and Bachir Bey 2017). Mais de retour à la ruche, les abeilles ouvrières transforment les deux de la même manière en miel sous l'effet des différents enzymes sécrétés par les ouvrières dont l'invertase, la diastase et le glucose oxidase de leur salive (Doner 1977, Human and Nicolson 2008).

II. Pollen, indispensable à la vie des abeilles

Le pollen est la seule source naturelle de protéines pour les abeilles mellifères (Schmickl and Crailsheim 2001). Une colonie peut collecter jusqu'à 26 kg de pollen par an (Seeley 2014).

Contrairement au miel, très peu de pollen est stocké dans la colonie (Schmickl and Crailsheim 2002). Le pollen est utilisé par les abeilles mélangé au nectar ou au miel et à des sécrétions glandulaires régurgitées pour produire du « bee bread » ou gelées des ouvrières, notamment pour nourrir les larves ouvrières (Herbert *et al.* 1978, Ellis and Hayes 2009). Ce mélange possède une valeur nutritive supérieure à celle du pollen fraîchement récolté (Cremonz *et al.* 1998), avec un contenu en protéines plus élevé que la gelée royale (Rembold and Dietz 1966). Ce changement de qualité est attribué aux microorganismes, principalement aux bactéries *Bacillus* spp. (Gilliam 1997).

La viabilité des grains de pollen et le contenu en protéines varient beaucoup en fonction des espèces de plantes butinées et des régions, de 2,5 à 61% de la masse sèche (Cane and Buchmann 2000, Avni *et al.* 2009, Odoux *et al.* 2012, de Arruda *et al.* 2013). En raison de ces variations et des besoins de la colonie, les butineuses peuvent collecter du pollen de différentes sources florales et avoir des préférences pour certains pollens (Steffan-Dewenter and Kuhn 2003).

De manière générale, les abeilles mellifères ont besoin d'ingérer une dizaine d'acides aminés essentiels à leur alimentation, dont la leucine, l'isoleucine, la valine et la proline (Groot 1953, Cook *et al.* 2003). Une ouvrière consomme en moyenne 3,4 à 4,3 mg de pollen par jour, avec un pic de consommation au stade nourrice (Crailsheim *et al.* 1992). Grâce au pollen, elles sont aussi capables de stocker de grandes concentrations de lipoprotéine ou vitellogénine dans l'hémolymphe qui leur permet de survivre plusieurs jours uniquement sur les réserves de glucides fournies par le nectar. La vitellogénine est impliquée dans le déclenchement de l'activité de butinage, la longévité et l'hivernage des ouvrières (Amdam and Omholt 2003).

L'ingestion de pollen est nécessaire chez les jeunes adultes pour la maturation des muscles de vol (Hersch *et al.* 1978, Micheu *et al.* 2000), pour le développement des ovaires (Duchateau and Velthuis 1989) notamment pour le développement des glandes hypopharyngiennes (Crailsheim and Stolberg 1989). Chez les nourrices, celles-ci sont développées et elles possèdent l'équipement enzymatique nécessaire à la transformation des protéines dérivées du pollen en une nourriture de haute qualité pour les larves, leur permettant une croissance rapide (Moritz and Crailsheim 1987).

Pour élever une larve, 25 à 37,5 mg de protéines (ou 125 à 187,5 mg de pollen) sont nécessaires (Hrassnigg and Crailsheim 2005). Ces apports permettent d'éviter des déficiences telles que la réduction de la durée de vie et de la masse sèche (Eishchen *et al.* 1982), ou encore de la taille des ailes et du corps (Daly *et al.* 1995).

III. Autres substances

Cependant, d'autres substances sont nécessaires à l'entretien de la colonie tel que l'eau, pour la régulation de la température interne de la ruche et pour la préparation de la nourriture des larves (Seeley 2014), et la résine d'arbre qui est mélangée à la cire produite par les ouvrières pour produire la propolis utilisée pour la construction de la ruche (Ghisalberti 1979, Burdock 1998, Bankova *et al.* 2000).

G. Interaction plantes-pollinisateurs

Le fonctionnement et la diversification de ces écosystèmes, naturels ou non, ne peuvent se faire sans l'interaction plante-pollinisateur. Cette interaction conduit à la reproduction des plantes, dont les Angiospermes, qui sont majoritaires dans les écosystèmes à Madagascar et à La Réunion. Cette reproduction se traduit par le transport des grains de pollen depuis les étamines jusqu'au stigmate du pistil. La pollinisation se divise en deux types : l'autopollinisation et la pollinisation croisée. L'autopollinisation est la pollinisation s'effectuant au sein de fleurs d'une même plante. La pollinisation croisée s'effectue par le transfert du pollen d'une plante à un autre individu de même espèce. Selon les variations de structure de la fleur chez les Angiospermes, l'autopollinisation est possible entre deux organes reproducteurs d'une même fleur chez les hermaphrodites ou fleur possédant l'ensemble des pièces florales, et entre deux fleurs d'une même plante, cas des monoïques où les fleurs unisexuées sont portées par un même individu. La pollinisation croisée est obligatoire chez les plantes dioïques ou plantes avec seulement des fleurs mâles ou femelles sur un individu, mais s'observe aussi chez les hermaphrodites et monoïques. La pollinisation croisée favorise la diversification génétique dans la lignée (Nabors 2008). Pour assurer ces transferts, les fleurs de ces plantes ont adopté différentes stratégies qui nécessitent l'intervention des vecteurs de la pollinisation, car contrairement aux animaux les plantes sont incapables de se mouvoir.

Il existe différents modes de pollinisation : l'anémophilie ou anémogamie lorsque le transport du pollen est assuré par le vent, l'hydrophilie ou le transport de pollen par l'eau ne se trouve généralement que chez les plantes aquatiques totalement immergées (Demalsy and Feller-Demalsy 1990), et enfin la zoïdophilie où la pollinisation est assurée par des animaux (insectes, oiseaux, chauve-souris, mollusques gastéropodes).

La pollinisation par des animaux est un des principaux services écosystémiques apportés par la recherche de nourriture des pollinisateurs. La pollinisation entomophile par l'abeille mellifère *Apis mellifera unicolor* L est celle considérée dans cette étude.

La conséquence de cette interaction mutuelle entre plantes et pollinisateurs est multiple. Cette association ne peut se faire sans contrainte, car pour répondre aux besoins mutuels les deux entités doivent s'adapter induisant à l'évolution de ces organismes. Et chacun est susceptible d'influencer le développement et l'évolution d'un autre.

Les plantes ont ainsi acquis des structures anatomiques qui fournissent de la nourriture aux pollinisateurs. En retour, les pollinisateurs assurent la reproduction des plantes. Ces adaptations aux divers vecteurs de pollinisation résultent d'une convergence d'un ensemble de traits floraux sélectionnés au cours de l'évolution chez des espèces végétales ou syndrome de pollinisation, appelé aussi syndrome floral (Proctor *et al.* 1996, Faegri and Van der Pijl 2013).

I. Adaptation des fleurs pour attirer les abeilles pollinisatrices

Les plantes entomophiles ont développé des caractéristiques pour attirer leurs pollinisateurs que ce soit la couleur, la forme, la taille, et le parfum de leurs fleurs. Certaines plantes ont de grosses fleurs, relativement peu nombreuses, mais très visibles (Vaissière 2002). Pour d'autres, comme chez les Apiaceae (Umbelliferae) ou les Rosaceae, les fleurs sont discrètes, de petite taille, mais regroupées en inflorescence (Erbar and Leins 1997).

L'attraction passe aussi par le parfum de fleur, car les récepteurs olfactifs situés sur les antennes des abeilles y sont sensibles. Le parfum unique de chaque fleur est dû à l'association de plusieurs molécules odorantes (Borg-Karlson *et al.* 1993, Knudsen *et al.* 2006).

Le stimulus provoqué par l'odeur des fleurs semble être le premier élément qui favorise le choix de l'abeille pour une ressource, qu'elle soit nectarifère ou pollenifères (Schmidt 1982, Pernal and Currie 2002, Cook *et al.* 2005, Mačukanović-Jocić *et al.* 2011, Arenas and Farina 2012).Ce parfum est reconnu par les abeilles, et est assimilé à la présence de nectar, de pollen ou de cires odorantes qui sont les récompenses des pollinisateurs (Sazima *et al.* 1993, Knudsen *et al.* 2006, Hentrich *et al.* 2007). La perception de ces récompenses permet de fidéliser le pollinisateur à une espèce florale (Hill *et al.* 1997).

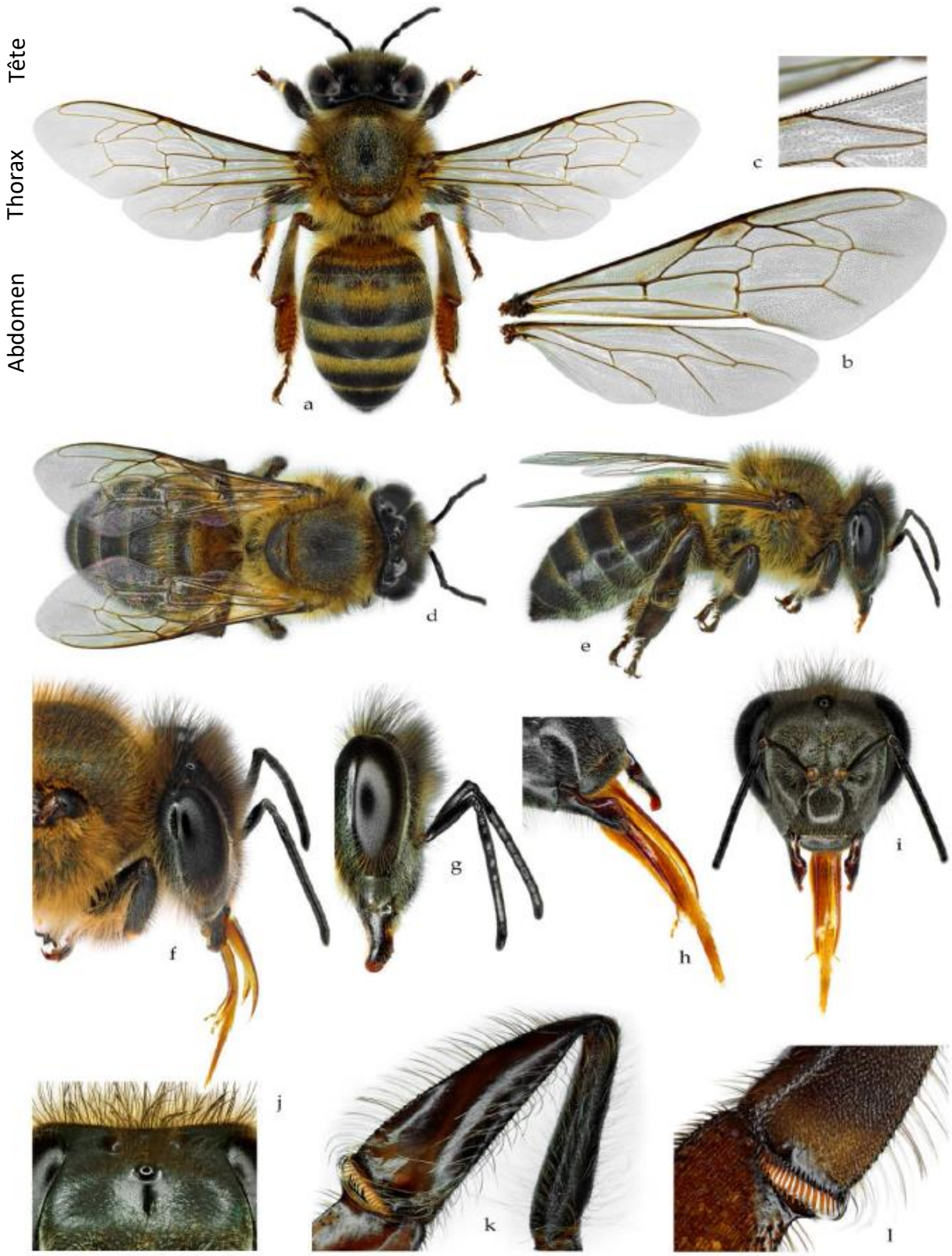


*Figure 22. Apis mellifera unicolor (Latreille, 1804). **a.** ouvrière en vue dorsale. **b.** aile antérieure et postérieure droite. **c.** système de couplage de l'aile antérieure. **d.** ouvrière en vue dorsale. **e.** ouvrière en vue latérale. **f.** Thorax et tête en vue latérale. **g.** tête en vue latérale. **h.** pièces buccales avec le proboscis. **i.** tête vue de face. **j.** ocelles. **k.** corbeille sur patte antérieure. **l.** peigne (photographies : Franck Antoine, CIRAD).*

Comme les abeilles ne voient que trois couleurs : le jaune, le violet/bleu, et l'ultraviolet, de nombreuses fleurs sauvages ont adopté les couleurs jaunes ou bleues pour mieux attirer les abeilles (Knudsen *et al.* 2006). La capacité des abeilles à voir l'ultraviolet leur permet de voir des motifs, des stries, des taches situées au centre de la fleur, tout près des étamines et du pistil, servant de guide nectarifère aux abeilles, et les attire au plus près des nectaires (Barth and Biederman-Thorson 1985). Les fleurs présentant ce type de guide auront de meilleures chances d'être visitées par un insecte, et d'attirer les pollinisateurs depuis de longue ou moyenne distance (Knudsen *et al.* 2006).

La couleur, la forme, l'odeur, mais aussi les intensités de contrastes permettent à l'abeille de repérer leurs fleurs dans la végétation par la spécificité de leurs organes sensoriels (Lehrer and Bischof 1995). Au niveau de leurs structures reproductrices, le ratio pollen-ovule des fleurs entomophiles a été réduit par rapport aux plantes anémophiles, car la dispersion du pollen est orientée. Ils sont ornementés et recouverts de pollenkitt pour pouvoir adhérer au corps des abeilles (Culley *et al.* 2002). La morphologie du grain de pollen est l'une des caractéristiques qui aident les abeilles à choisir les plantes à butiner. Que ce soit la forme, la taille, l'aperture ou l'ornementation, ces caractères pourraient favoriser le transfert de pollen sur les pattes des abeilles et sur les stigmates des fleurs (Free 1993, Vaissière and Vinson 1994, Fluri *et al.* 2001). Les espèces entomophiles ont des grains de pollen de taille moyenne ou grande et offrent beaucoup plus de nutriment pour les abeilles (Simpson and Neff 1983, Peng *et al.* 1985), la présence d'ornementation sur leur paroi joue un rôle dans le partage des charges électrostatiques et servent à attacher les grains de pollen aux pattes des insectes (Erickson and Buchmann 1983, Chaloner 1986, Vaknin *et al.* 2000) et la présence d'apertures ou zone de la digestion des grains de pollen commence (Stanley and Linskens 1974, Peng *et al.* 1985).

II. Anatomie de l'abeille montrant son adaptation aux récoltes des réserves alimentaires

L'abeille mellifère est un pollinisateur très efficace parmi les insectes pollinisateurs (Ricketts *et al.* 2008, Henry *et al.* 2015). Les abeilles mellifères présentent un corps s'adaptant à une large diversité de plantes à fleurs d'où leur appellation généraliste ou polylectiques (Dötterl and Vereecken 2010, Danforth *et al.* 2013). Les pièces buccales des abeilles mellifères sont principalement caractérisées par des mandibules et des maxilles et un labium qui forment le proboscis (Figure 22h).

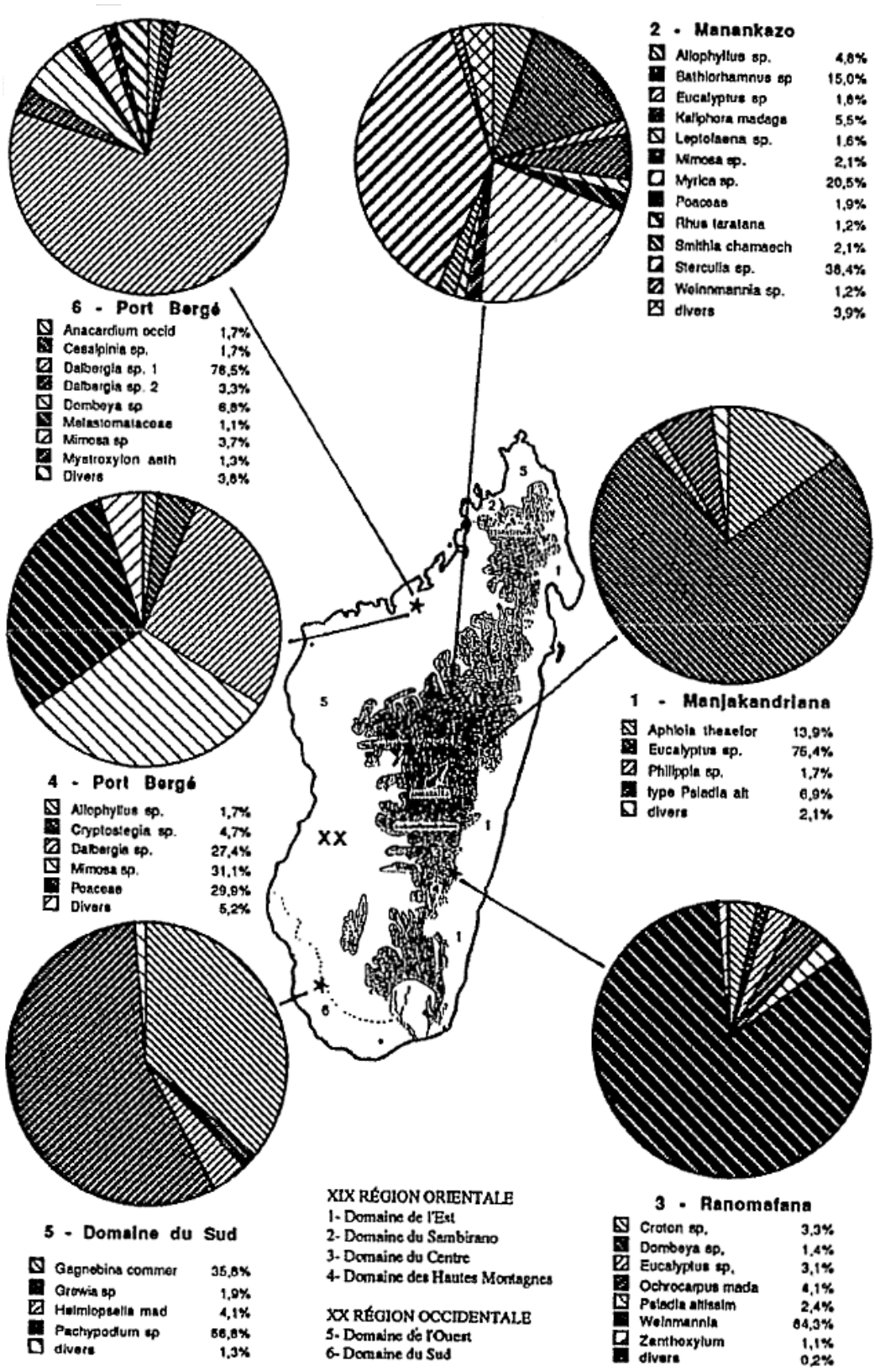


Figure 23. Emplacement des 6 échantillons étudiés dans les différents domaines phytogéographiques de Madagascar, d'après (White 1983). 1 à 6, diagrammes polliniques des miels (les résultats sont exprimés en pourcentages relatifs par rapport au nombre total de pollens comptés). Source : Ralalaharisoa-Ramamonjisoa et al. (1996).

La fonction de ce proboscis est le prélèvement des fluides tels que le nectar, le miel ou encore l'eau, et aussi l'échange entre ouvrières de substances comme la nourriture ou phéromones informatives (Michener 1974).

Le transport actif de pollen, chez les abeilles, se fait à l'aide d'une corbeille (corbicula) qui se situe sur la face externe des pattes postérieures de la femelle ouvrière (Figure 22k). Le dépôt de pollen se fait à l'aide des pattes intermédiaires (Michener 1974). De même, l'abeille montre une efficacité importante pour la pollinisation de différents types de fleurs, elle est donc un pollinisateur généraliste (Vaissière 2002). Son corps permet à l'abeille d'accéder à la fleur visitée et de se frotter sur les anthères premièrement puis sur le stigmate secondairement. Les soies sur son corps retiennent les grains de pollen libérés.

De plus, elle présente une certaine fidélité à une espèce de plante afin que le pollen transporté soit compatible avec la partie femelle de la deuxième fleur visitée (Grant 1950). Le voyage fleurs-rucher est donc généralement une activité de butinage monospécifique, et l'abeille ne change de ressource que lorsque la précédente s'est amenuisée (Maurizio 1953, Louveaux 1958, Pesson and Louveaux 1984, Giurfa and Núñez 1992, Greggers and Menzel 1993). Enfin, l'abeille a un temps de transport assez court, car elle visite plusieurs fleurs d'une même espèce avant de retourner à la colonie. Ceci conduit à un meilleur taux de germination des grains de pollen de 30 à 80% (Degrandi-Hoffman *et al.* 1986, Nepi and Pacini 1993), car les pollens sont encore vivants lorsqu'ils sont mis en contact avec le stigmate.

H. *Apis mellifera unicolor* à Madagascar

La sous-espèce, *A. m. unicolor* est une sous-espèce insulaire endémique de Madagascar, des Mascareignes et des Comores (Ruttner 1988). Au sein du genre *Apis*, *A. m. unicolor* est la plus petite du point de vue de la taille (Ruttner 1988). Elle a une couleur uniforme d'un noir profond et un proboscis court de 5,67 mm. Ses ailes antérieures sont longues par rapport à son corps, et sont de teinte foncée (Figure 22). Cette sous-espèce est présente partout dans l'île de Madagascar, quels que soient le biotope (forêt ou savane), le climat (sec ou humide) et la topographie (altitude ou plaine). Signalé par différents auteurs, dont Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* (1996) deux écotypes ont été décrits (Figure 23) : l'un se développe à basse altitude, et a un comportement comme une abeille tropicale décrit comme très agressif avec une tendance marquée à la désertion ; l'autre présent sur les Hauts-Plateaux a un comportement proche des abeilles européennes, c'est-à-dire plus douces et plus faciles pour l'élevage.

Mais, quel que soit l'écotype et le climat, cette sous-espèce butine de préférence les strates arborescentes et arbustives avec le plus souvent des inflorescences denses composées de petites fleurs de teintes claires et à odeur agréable (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996). Elles ne butinent les strates herbacées que lorsque les ligneux n'offrent plus assez de ressources (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996). Le comportement de butinage de cette abeille endémique semble être différent selon les types de végétation.

Les abeilles se trouvant sur les Hauts-Plateaux, là où il y a un climat plus humide et une biomasse florale plus importante, sélectionnent un nombre limité de taxons (12 à 31) pour les miels (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa 1992). Les abeilles se trouvant sur les côtes Ouest et Sud, dont le climat est plus sec et la biomasse florale moins importante, récoltent l'ensemble de la flore disponible soit 17 à 20 taxons (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996).

I. Mélissopalynologie

La palynologie est l'étude des grains de pollen et les spores libérées par les plantes (Erdtman 1966). Elle se situe à l'interface de nombreuses disciplines dont la botanique, la géologie, la géographie et l'archéologie. La palynostratigraphie est une des disciplines en palynologie, elle permet de reconstituer le climat et les paysages botaniques dans les temps anciens par l'analyse des pollens contenus dans les sédiments (Whitaker 1984). Elle aide aussi dans les recherches pétrolières (Al-Ameri *et al.* 2001). L'analyse de la composition pollinique de l'atmosphère ou aéropalynologie a des applications en écologie, en estimation de la production agricole d'une région et à l'estimation des risques sanitaires (Besancenot 1989). La branche de la palynologie qui nous intéresse ici est celle qui étudie les pollens des miels et des pelotes ou la « mélissopalynologie » (Louveaux *et al.* 1978).

I. Analyses mélissopalynologiques

La mélissopalynologie se présente comme un outil qui permet d'étudier les pollens des plantes se trouvant dans les miels ou les réserves de pollen ramenés par les abeilles dans les ruches. Par un examen microscopique des pollens dans les échantillons de miels, il est possible de donner des informations sur leur origine géographique et leur origine botanique. La détermination de l'origine géographique et botanique peut être faite sur tous les miels extraits par centrifugation ou égouttage, qui sont des techniques évitant l'enrichissement ou l'appauvrissement secondaire en pollen des miels (Louveaux *et al.* 1978).

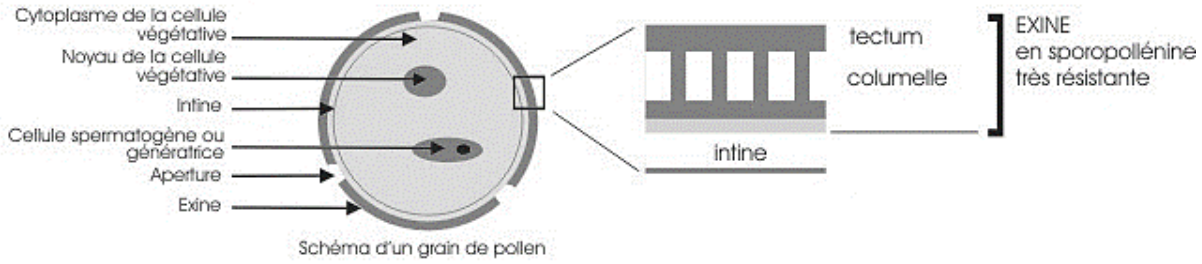


Figure 24. Description générale d'un grain de pollen et stratification de l'Exine.

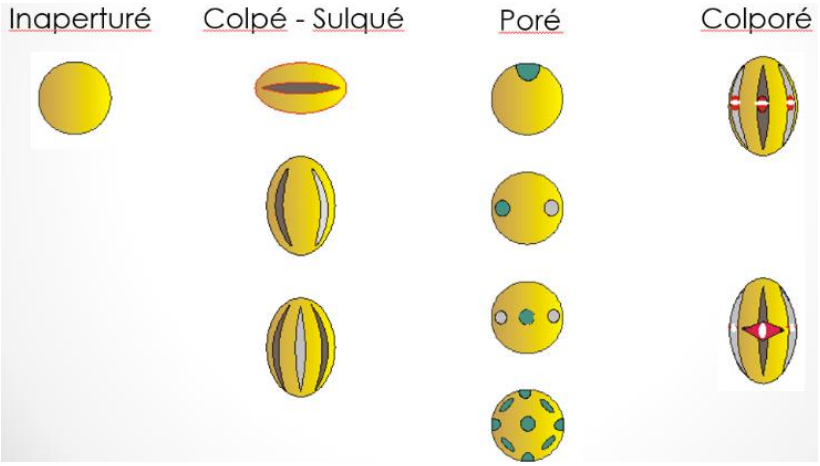


Figure 25. Principaux types d'aperture des grains de pollen.

Les résultats sont donnés sous forme de spectre pollinique, représentant les pourcentages de chaque type de pollens rencontrés ou fréquence relative par rapport au nombre total de pollens comptés dans les échantillons de miels. La dominance d'un pollen d'une plante avec une fréquence relative de plus de 45% dans le miel permet d'affirmer que le miel est « monofloral », car provient principalement du nectar de la plante (Louveaux *et al.* 1978, Von Der Ohe *et al.* 2004). Au contraire, un miel « polyfloral » ou de « mille fleurs » proviennent de différentes sources de nectar, car il n'y a pas de taxon dominant (Maurizio and Louveaux 1967).

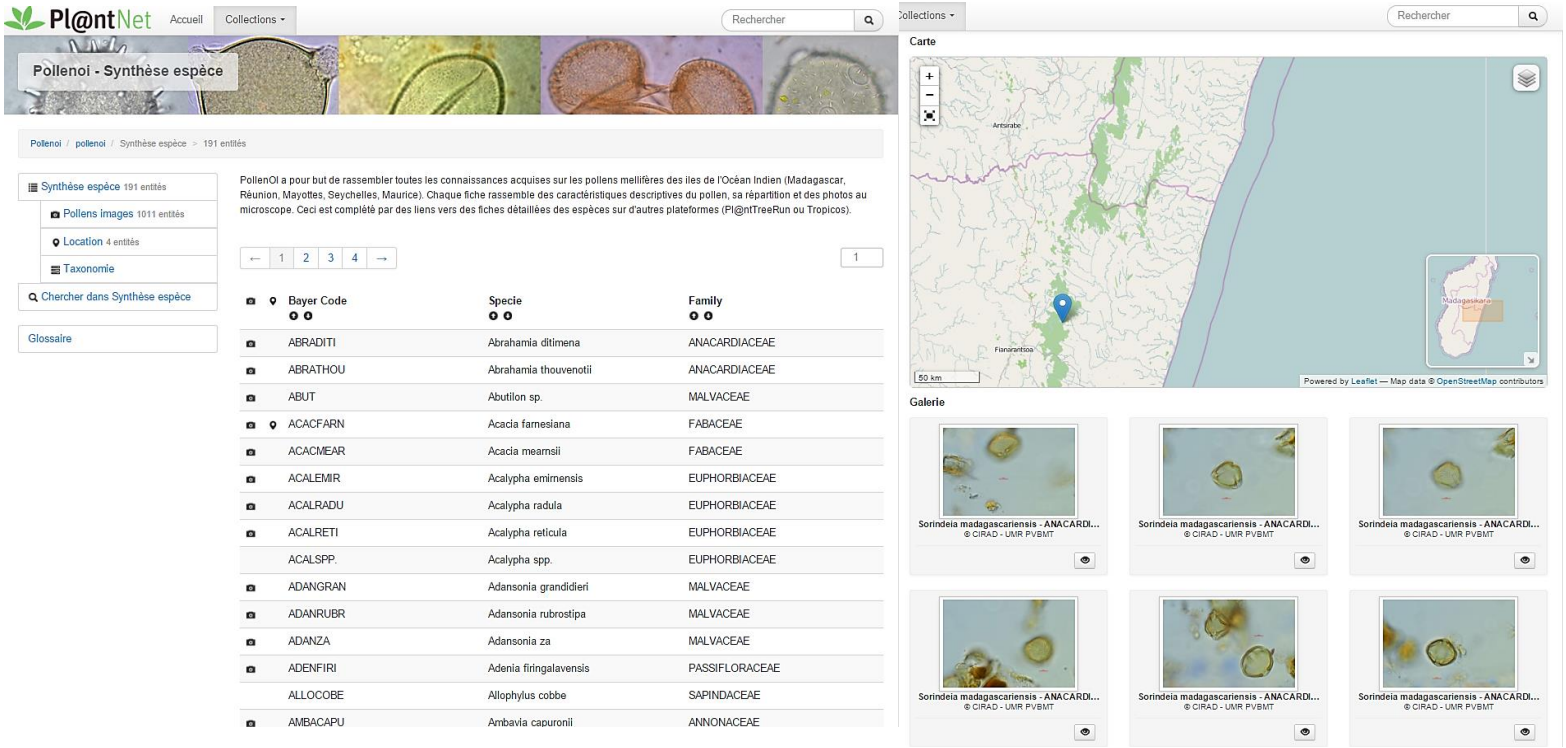
Dans la plupart des cas, l'apparition de combinaisons de pollens bien déterminés, avec une fréquence d'apparition supérieure à 50%, permet de localiser l'origine géographique des miels. Dans quelques cas relativement rares, l'origine géographique peut être reconnue grâce à des taxons endémiques d'une région déterminée (Louveaux *et al.* 1978, Von Der Ohe *et al.* 2004). Par ailleurs, les pollens récoltés par les abeilles pour la confection de pelote de pollen peuvent être étudiés par l'utilisation de trappes à pollen. Cette analyse permet d'obtenir de précieux renseignements sur le comportement de butinage de l'abeille par rapport à la flore disponible et les besoins de la colonie.

Toutes ces analyses sont rendues possibles par la particularité de la paroi des grains de pollen qui sont dotés d'une enveloppe protectrice ou exine. Cette enveloppe est constituée de plusieurs couches, et est extrêmement résistante, car constituée de sporopollénine (Figure 24). Autre particularité de cette paroi est l'existence des formes très variées, et permettent de classer les pollens selon leur type (Figure 25).

II. Détermination des pollens

Les déterminations des pollens présents dans les miels sont faites à partir d'observation au microscope des préparations de miels à différents grossissements. Ces analyses sont forcément de précision variable. Des atlas et des lames de référence de niveau national ou international sont nécessaires aux déterminations (Figure 26-Figure 27). La dénomination botanique ou le nom latin de famille, genre ou espèce utilisée permet de désigner un pollen dans son sens le plus étroit. La description des pollens est faite suivant la terminologie de Punt *et al.* (2007).

Figure 26. Banque de pollen numérique des taxons mellifères de Madagascar géré sous l'interface Pl@ntNet.



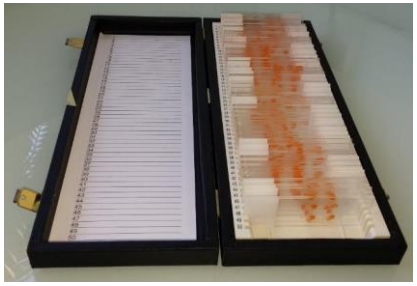


Figure 27. Lames de référence des pollens des taxons mellifères de Madagascar et de la Réunion.

L’identification des pollens repose sur la description des caractères morphologiques, tels que la forme et la symétrie des pollens, les divers caractères de l'aperture, la structure et l'ornementation de l'exine.

1. La forme et symétrie

Le pollen mature produit après méiose reste uni en permanence ou se désunit partiellement ou complètement. Dans ce dernier cas, l'unité de dispersion est un grain de pollen unique ou monade. Si les grains de pollen post-méiotiques restent unis, il en résulte des dyades (une combinaison rare), des tetrades ou des polyades (massulae, pollinia) (Wodehouse 1937).

a. Pollen simple ou monade

La forme du pollen est directement liée à la polarité du pollen. La polarité est déterminée par l’orientation spatiale de la microspore dans la tétrade, ou par déduction de la distribution des apertures ou d'autres caractéristiques (Daydon Jackson 1928, Punt *et al.* 2007). L’axe polaire P est une ligne droite entre les pôles distal et proximal d'un grain de pollen ou d'une spore. L’axe équatorial E est perpendiculaire à l’axe polaire. Par conséquent, le plan équatorial divise le grain de pollen en une moitié proximale et une moitié distale. Les grains de pollen isopolaires ont des pôles proximaux et distaux identiques, l'équateur est donc un plan de symétrie. Dans les grains de pollen hétéropolaires, les moitiés proximales et distales sont différentes (Figure 28) (Punt *et al.* 2007). La forme de pollen fait référence au rapport P / E : le rapport entre la longueur de l'axe polaire (P) et l’axe équatoriale (E). Les grains de pollens sphéroïdaux (ou isodiamétriques) ont un axe polaire P plus ou moins égal à l’axe équatorial E. Les grains de pollen dont l'axe polaire P est plus long que l’axe équatorial E sont les longiaxes. Les grains dont l'axe polaire P est plus court que l’axe équatorial E sont décrits comme bréviaxes (Figure 30).

b. Polyade

Les différents arrangements des quatre microspores à l’intérieur des tétrades dépendent du type simultané ou successif de cytokinèse et le type de formation de paroi intersporale (Wodehouse 1937). La disposition spatiale des microspores après cytokinèse simultanée est généralement une tétrade tétraédrique. L'arrangement spatial des microspores après cytokinèse successive peut aussi conduire à différents types de tétrades planaire (tétragonal, linéaire, en forme de T) ou non-planaire (décussé ou tétraédrique) (Wodehouse 1937).

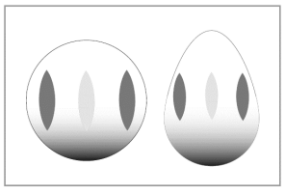


Figure 28. Polarité des grains de pollen. Gauche : isopolaire, droite : hétéropolaire. Source Grant-Downton (2009).

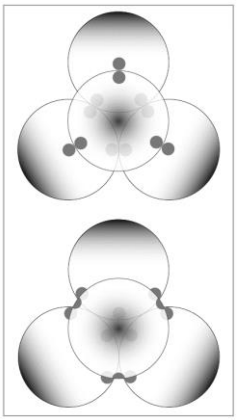


Figure 29. Arrangement des apertures suivant les lois de Fischer (illustration du haut) et de Garside (illustration du bas). Source Grant-Downton (2009).

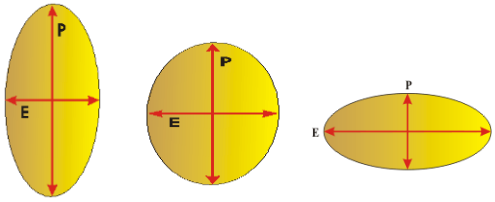


Figure 30. Principale forme de pollen en rapport avec les mesures de l'axe polaire P et l'axe équatorial E. gauche : longiaxe, milieu : sphéroïdale, droite : bréviaxe.

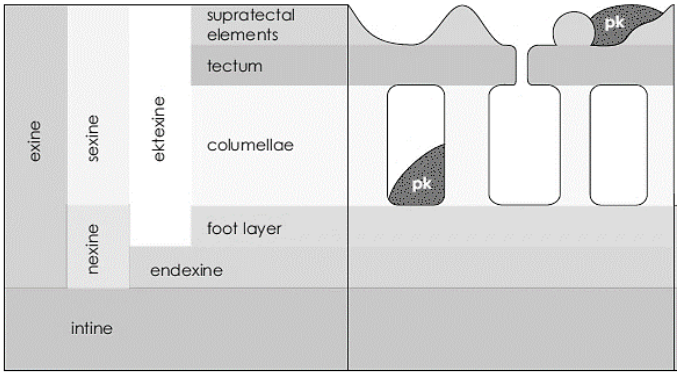


Figure 31. Stratification de la paroi de grain de pollen. pk : Pollenkitt.

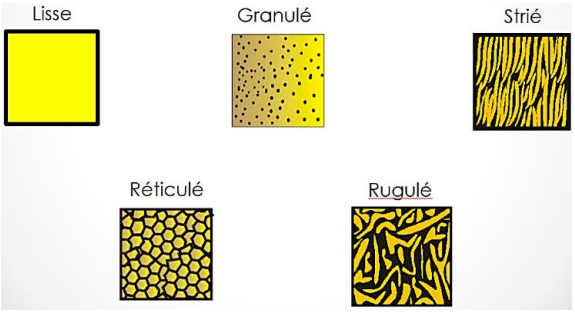


Figure 32. Principaux types d'ornementation de l'exine des grains de pollen.

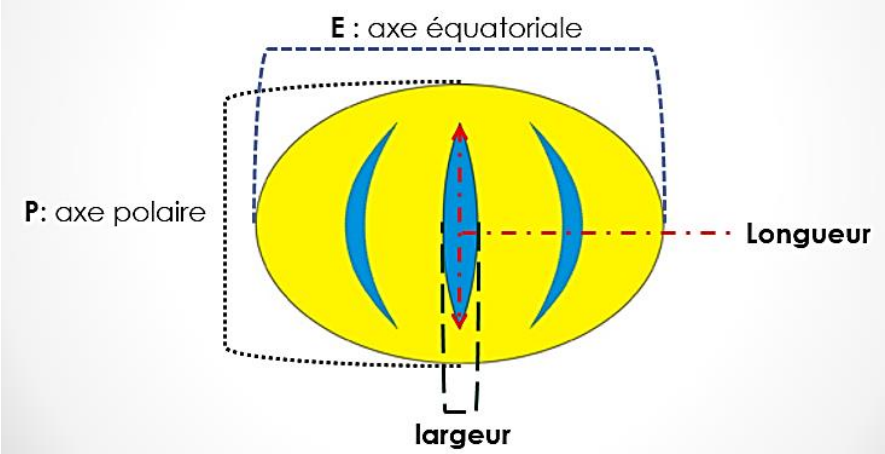


Figure 33. Mesures effectuées sur les différents éléments d'un grain de pollen.

2. Aperture ou zone germinale

Une aperture est une région de la paroi du pollen qui diffère de manière significative du reste de la paroi par sa morphologie et/ou son anatomie, et correspondent à des zones de moindre résistance, due à l'amincissement ou à la disparition même de l'exine et permettant généralement l'émission du tube pollinique (Erdtman 1953). Elles jouent aussi un rôle dans l'harmonomegathie qui consiste à favoriser les changements de volume du grain de pollen (Wodehouse 1937). Dans les grains de pollen à trois apertures, deux types de diaphragmes se produisent après cytokinèse simultanée sur les tétrades tétraédriques non permanentes ou permanentes.

La loi de Fischer fait référence à l'arrangement le plus fréquent où les ouvertures forment des paires en six points dans la tétrade (par exemple, les Ericaceae qui sont des tétrades permanentes). La loi de Garside fait référence à la disposition inhabituelle des ouvertures où elles forment des groupes de trois à quatre points dans la tétrade, exemples des Proteaceae, tétrades non permanentes (Figure 29) (Chaloner 1970).

L'aperture peut être simple, se présentant sous forme allongée (sillon ou colpus) ou sous forme isodiamétrique (pore) (Figure 25). L'aperture peut être aussi complexes (colporé), composés d'une superposition d'apertures extérieures, l'ectoaperture (colpus), et intérieur, l'endoaperture (porus) (Figure 25). Le nombre d'apertures équatoriales est indiqué par des préfixes di-, tri-, tetra-, penta- ou hexa-. Lorsqu'il n'y a pas d'aperture, le grain de pollen est appelé inaperturé (Furness and Rudall 2004).

3. Structure de l'exine et ornementation de l'exine

En général, l'exine est constituée de deux couches : une endexine interne et une ectexine externe. L'ectexine est subdivisée en plusieurs couches dont le tectum, les columelles et le foot layer (Figure 31). L'ornementation de l'exine présente différentes sculptures observables au microscope photonique ou électronique dont les principaux types sont (Figure 32) : exine réticulée : un motif de type réseau constitué de lumière dont le mur est inférieur au diamètre des mailles. Exine striée : motif constitué d'éléments parallèles séparés par des rainures. Exine perforée : surface piquée, diamètre des creux < 1,0 µm. Exine échinulée : ornementation comprenant des épines de plus de 1 µm. Exine lisse : sans motif distinguable. La mesure des différents éléments du grain de pollen, dont l'épaisseur de l'exine, est aussi nécessaire pour la détermination des pollens (Figure 33). Elle est effectuée sur au moins 10 grains de pollen.

OBJECTIFS ET PROBLÉMATIQUE

Au terme de cette analyse bibliographique, il est évident que l'interaction plantes-abeilles est un sujet complexe. L'interaction est dépendante des besoins de la colonie sur le plan des nutriments, et de l'attractivité des espèces, qui ont adopté des traits floraux et des ressources de qualité variable pour l'abeille. L'objectif général de cette thèse a été d'étudier l'interaction de l'abeille *Apis mellifera unicolor* avec les plantes présentes dans les formations forestières de Madagascar et de La Réunion et d'essayer d'en déduire les comportements de butinage de cette sous-espèce d'abeille. Ces formations contiennent une grande variété de plantes dont certaines sont endémiques à chaque localité, et dont l'abeille est l'un des plus fréquents visiteurs. Une multitude d'espèces de plantes peut donc interagir avec l'abeille vu le caractère généraliste de ce pollinisateur. Ainsi pour mieux comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes il semble important d'étudier les espèces butinées par l'abeille.

Pour faciliter l'étude des plantes entrant en interaction avec l'abeille, une base de données des plantes mellifères des zones d'étude a été constituée. La récolte de fleurs et la description des pollens de chaque espèce peuvent aider à identifier les espèces butinées par l'abeille, et peuvent aussi aider à comprendre la préférence de l'abeille à travers les caractéristiques morphologiques des pollens des plantes étudiés (Chapitre 1).

Pour identifier les plantes en interaction avec l'abeille, nous avons réalisé des analyses d'échantillons de pelotes de pollens et de miels reflétant la diversité pollinique dans les 2 zones d'étude. Le pollen collecté par l'abeille bien que résultant d'un choix sélectif permet d'évaluer la diversité des espèces choisies pour les vols de butinage dans les zones d'étude. Ces données permettent donc de comprendre le comportement de butinage de l'abeille par rapport à l'attraction des plantes de la zone, et d'identifier les taxons qui ont les fortes relations avec l'abeille, ce qui indique l'impact de l'abeille dans la dynamique des écosystèmes en tant que pollinisateur potentiel des fleurs visitées (Chapitre 2 et 3).

Pour mieux cerner ce comportement de butinage d'*A. m. unicolor*, une étude sur un genre natif des deux zones qui est *Weinmannia* a été réalisée. Les observations entreprises aident à voir les paramètres influençant les visites des pollinisateurs. Ce qui renseigne sur l'attractivité des fleurs de ces espèces et l'adaptation des fleurs à leurs visiteurs. Cette étude permet aussi de mieux interpréter le choix de l'abeille et la place qu'elle tient dans les écosystèmes naturels vis-à-vis de la compétition qui peut exister entre les pollinisateurs (Chapitre 4).

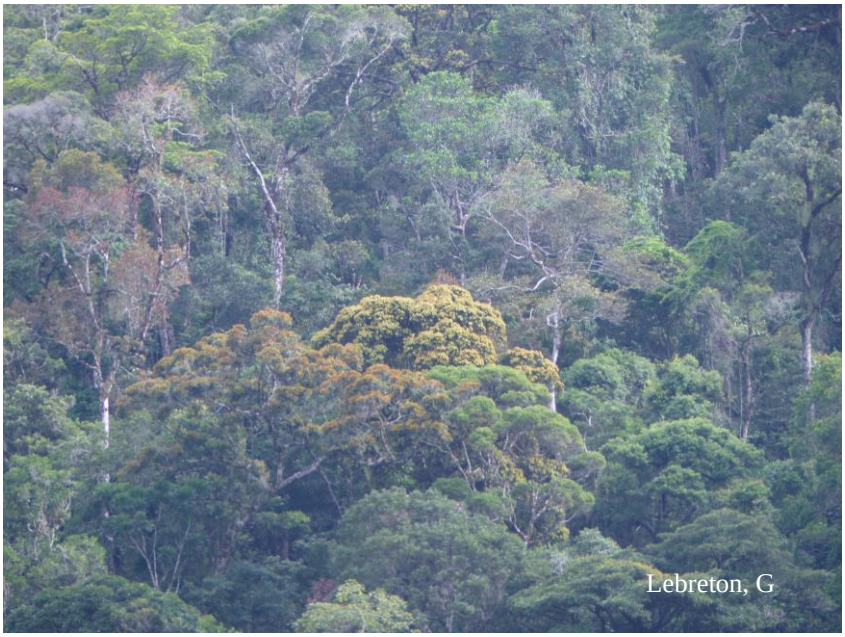


Figure 34. Formation végétale de Ranomafana où les collectes de pollens ont été réalisées.

Figure 35. Borne de début du parc national de Ranomafana.

Figure 36. Aphloia theiformis*, avec abeille butinant, forêt de Mare Longue.*

CHAPITRE I: Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera unicolor* in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar

Dans ce premier chapitre de résultats, nous avons étudié la morphologie des pollens des plantes mellifères collectés à Madagascar. Madagascar, île continente de la zone Sud-Ouest de l'océan Indien, haut lieu de biodiversité, dénombre peu de collections de référence de pollen à ce jour. L'étude morphologique des caractères des pollens tels que leur forme d'ornementation et leur dimension peuvent être corrélées à leur mode de pollinisation.

Ainsi, l'objectif principal de cette étude a été d'étudier la morphologie du pollen des plantes à fleurs visitées par les abeilles mellifères dans une forêt tropicale humide du sud-est de Madagascar (Parc national de Ranomafana - Fianarantsoa) (Figure 34 - Figure 35).

Des échantillons de 135 espèces appartenant à 105 genres et 52 familles ont été traités, en utilisant la méthode standard d'acétolyse. Des lames de pollen de référence de ces plantes mellifères ont été montées. Ces grains de pollen ont ensuite été photographiés et mesurés au microscope optique.

Les 135 espèces collectées comprennent 54 arbres, 47 arbustes, 21 herbes, 12 lianes et un épiphyte, parmi lesquels 85 taxons sont endémiques, 46 indigènes et 4 exotiques. Les caractéristiques morphologiques du pollen de 106 espèces sont décrites ici pour la première fois. Sachant que cette sous-espèce d'abeille a évolué à Madagascar et y est endémique, certains des taxons de plantes endémiques ont probablement du co-évoluer avec ce pollinisateur (Figure 36). La morphologie du grain de pollen est l'une des caractéristiques qui rentreraient dans les critères de choix des ressources florales à butiner par l'abeille. Les caractères de forme, de taille, d'aperture ou d'ornementation ont été décrits dans la littérature comme favorisant le transfert de pollens sur les pattes des abeilles et sur les stigmates des fleurs. Dans notre étude, nous avons montré que certaines de ces caractéristiques de pollens sont retrouvées dans les pollens considérés comme mellifères dans notre échantillonnage (donnée obtenue dans la littérature, soient lors des collectes en forêt où il a été observé des abeilles butinant sur ces fleurs).

Ainsi, les caractéristiques que nous avons pu mettre en avant sont :

- Des grains de pollen de taille moyenne à grande (98% ont des tailles allant de 10 à 100 µm). En effet, la grande taille des pollens est souvent considérée comme un critère lié à l'abondance des nutriments pour l'insecte.

- La présence d'ornementation sur leur paroi (richement ornementés ici et que nous avons pu séparer en 6 classes). La présence d'ornementation sur un pollen a été décrite dans la littérature comme probablement liée au rôle dans le partage des charges électrostatiques et nous pourrions penser que cela pourrait servir à attacher les grains de pollen aux pattes des insectes.
- Le dernier critère est la présence d'apertures. Ce critère favorisant la digestibilité des grains de pollen.

  Les implications de la morphologie des grains de pollen et leur adaptation à une pollinisation par l'abeille ont été plus amplement discutées

Article publié* : Tsiory Mampionona Rasoloarijao, Perle Ramavovololona, Ralalaharisoa Ramamonjisoa, Johanna Clemencet, Gérard Lebreton & Hélène Delatte (2018): Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera unicolor* in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar, Palynology, DOI: 10.1080/01916122.2018.1443980.

PALYNOLOGY, 2018
https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1443980

Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera unicolor* in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar

Tsiory Mampionona Rasoloarijao[a,b], Perle Ramavovololona[a], Ralalaharisoa Ramamonjisoa[a], Johanna Clemencet[c], Gerard Lebreton[b] and Helene Delatte[b]

[a]Universite d'Antananarivo, Departement de Biologie et Ecologie Vegetales, Laboratoire de Palynologie Appliquee, Madagascar, BP 906, Antananarivo, 101, Madagascar; [b]CIRAD, UMR PVBMT, Saint Pierre, La Reunion 97410 France; [c]Universite de la Reunion, UMR PVBMT, Av Rene Cassin, Saint Denis, La Reunion 97715, France

ABSTRACT

The morphological diversity of pollen brings important information on the taxonomy of plants present in past and current ecosystems. Regarding the rich biodiversity and the large number of endemic plant species on the island of Madagascar, pollen reference collections are still scarce for this part of the world. The main objective of this study was to conduct a preliminary investigation of pollen morphology of flowering plants visited by honeybees in a tropical rainforest of the south-east part of Madagascar during 2014 to 2015 (Ranomafana National Park – Fianarantsoa). Samples of 135 species belonging to 105 genera and 52 families were processed, employing the standard acetolysis method. Pollen reference slides of these melliferous plants were mounted. These pollen grains were then photographed and measured using light microscopy. The 135 collected species include 54 trees, 47 shrubs, 21 herbs, 12 lianas and one epiphyte, among which 85 taxa are endemic, 46 indigenous and four exotic. Pollen morphological characteristics of 106 species (85% endemic) are described here for the first time. Since these endemic plant taxa have co-evolved with the endemic honeybee of Madagascar, *Apis mellifera unicolor*, the implications of the pollen grain morphology for plants–pollinator co-evolution are discussed.

KEYWORDS
pollen types; pollen description; tropical flora; palynology; honeybee; photomicrograph

A. Introduction

Hotspots of biodiversity were defined by Myers and colleagues (Myers et al. 2000) as areas featuring exceptional concentrations of endemic species and experiencing exceptional loss of habitat. Madagascar, situated in the Indian Ocean, is considered part of one of the main hotspots of biodiversity among the 25 described worldwide. Indeed, protected areas of Madagascar have a high concentration of endemic species with 80 to 90% of endemic plant species among the 13,000 estimated, distributed on a surface of more than 2 million hectares (Randrianandianina et al. 2003). Among those plants, 161 genera of trees and shrubs are endemic to Madagascar. The flora of Madagascar has seven endemic plant families: Asteropeiaceae, Didymelaceae, Kaliphoraceae, Melanophyllaceae, Physenaceae, Sarcolaenaceae and Sphaerosepalaceae (Schatz 2001).

The rainforest of Ranomafana National Park (Fianarantsoa) is one of the most interesting protected areas of Madagascar, containing 85% of endemic plant species (Petchey & Gaston 2002; Goodman & Benstead 2005; Petchey & Gaston 2006; Ministère de l'Environnement et des Forêts and UNEP 2010). Furthermore, the park is part of a United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Natural World Heritage Site because of its richness of flora and fauna (UNESCO 2017).

Maintaining this unique biodiversity can be achieved through the interaction between plants and pollinators. Among them, the honeybee (*Apis mellifera* L.) is a primary pollinator for various plants. Indeed, when harvesting nectar (water and carbohydrate) or pollen grains (containing all of the proteins, lipids, vitamins and minerals necessary for the development of larvae and adults), honeybees often pollinate the foraged flowers (Lobreau-Callen et al. 1986); they are considered generalist pollinators since they can pollinate various types of flowers (Klein et al. 2007; Kratochwil et al. 2009). *Apis mellifera unicolor* Latreille 1804 is the endemic honeybee subspecies of Madagascar (Ruttner 1988). Since 2009, this endemic honeybee has been under threat from the expansion of the ectoparasitic mite *Varroa destructor* Anderson & Trueman (Rasolofoarivao et al. 2013). In this context, a better knowledge of the interactions between this generalist pollinator and the endemic flora of Ranomafana is crucial to appreciate its role in the maintenance of the plant biodiversity of the forest. Melissopalynology contributes to the knowledge of the relations existing between the honeybee and pollen of plants (Louveaux et al. 1970). Morphological characters of pollen such as ornamentation shape and dimensions are correlated with their mode of pollination (Peng et al. 1985; Lobreau-Callen & Coutin 1987; Iwanami et al. 1988; Vaissière & Vinson 1994; Fluri et al. 2001).

The aim of this study is to contribute to the knowledge of potentially melliferous plants as honeybee resources in Ranomafana National Park, by studying the morphology of these pollen grains, which will ensure availability of the reference material for future pollen/botanical research.

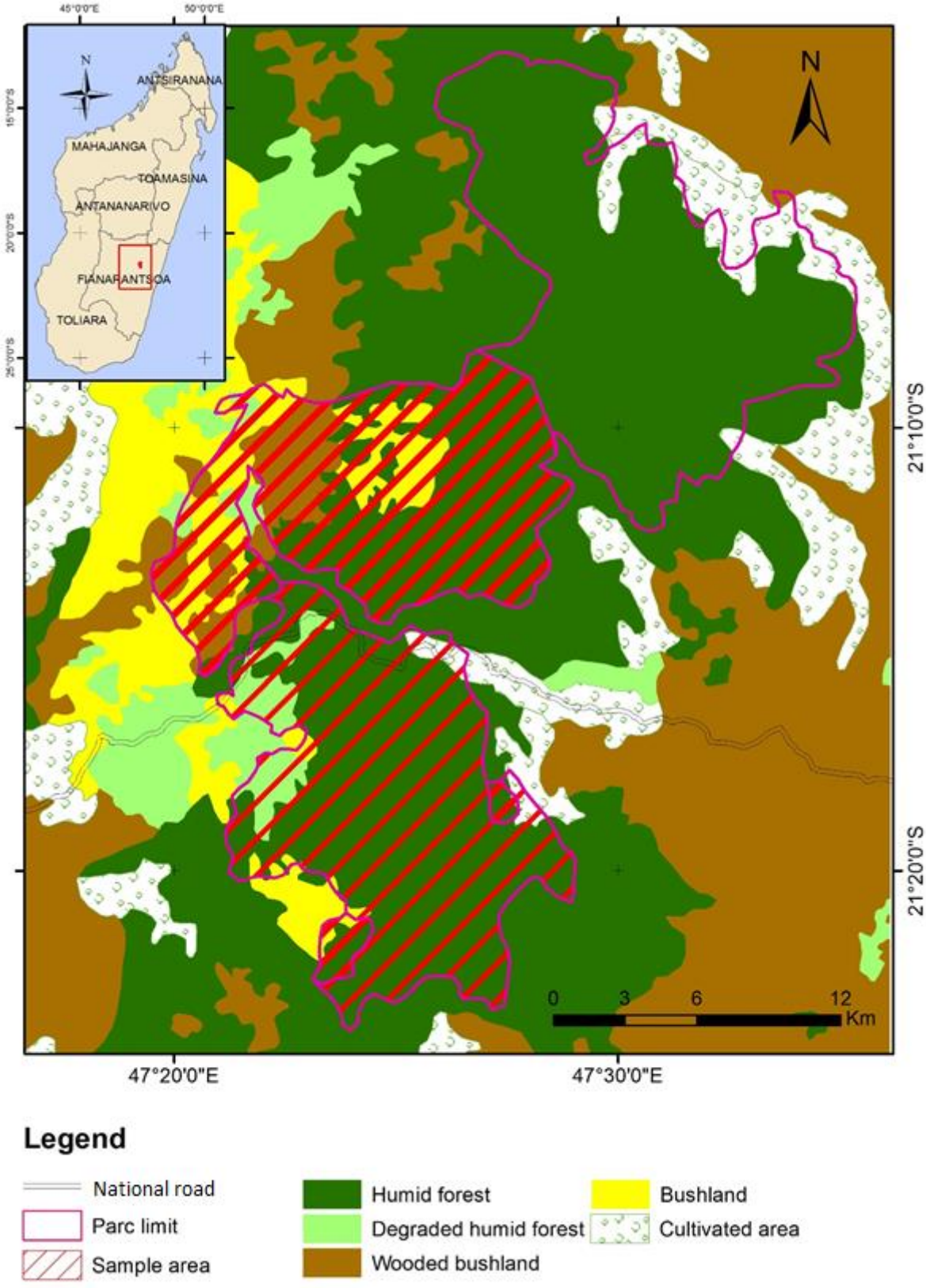


Figure 1. Location of the Ranomafana National Park and vegetation map (source BD 500 FTM MAEPSAGE). Modification ArcGis 10.

B. Materials and methods

I. Area of sampling

The rainforest of Ranomafana National Park (Fianarantsoa Region) is situated in the south-east part of Madagascar (E4718'–E4737' and S2102'–S2225'). This national park has a surface area of 43,500 ha of humid forest (mid-altitude rainforest) and annual rainfall ranging from 1700 to 4300 mm. For ease of accessibility, this study took place in the southern part of the park (Figure 1). The study area includes a primary forest (65% of the area), a secondary forest (about 10% of the area), grasslands, roadsides and open ground vegetation. The primary forest is a rainforest of average altitude (800– 1300 m) dominated by Tambourissa Sonn. (Monimiaceae) and *Weinmannia* L. (Cunoniaceae) (Humbert 1955). In the primary forest, the main tree species belong to the families Apocynaceae, Arecaceae, Cunoniaceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae and Rubiaceae (Allorge 2008). The secondary forest is the result of the degradation or modification of the primary forest. The main taxa are juvenile taxa of the primary forest, such as Hypericaceae – *Harungana* madagascarinsis Lam. ex. Poir. or Ulmaceae – *Trema orientalis* (L.) Blume (Allorge 2008).

II. Sample collection

In order to describe melliferous pollen grains, a list of 98 melliferous species existing in Ranomafana National Park was established based on a literature survey (see Supplementary Appendix Table 1, column 'Literature'). In December 2014 and April 2015, pollen grains were sampled from those plants. For plant species from the list that were not collected (no buds at collection time), pollen grains were collected from the herbarium of Tsimbazaza (TAN, sub department of the Flora Department at Tsimbazaza Botanical and Zoological Park – PBZT, Antananarivo 101, Madagascar). In addition to this, direct observations were made during two field missions (4 hours per day during 2 months) to identify new taxa visited by honeybees. Plants were all identified to the species level, at the TAN. Species names and status were checked online in the Catalogue of the Vascular Plants of Madagascar (Missouri Botanical Garden 2017). Samples of fresh flower buds and dried flower specimens from the TAN herbarium were preserved in 90% alcohol for further investigation.

III. Laboratory Sample Processing

Samples were processed employing the standard acetolysis extraction method (Erdtman 1952). Finally, the material was kept in 50% glycerin solution with a drop of phenol for better conservation. Reference samples of slide-mounted extracted pollen grains are preserved in two sites, at the reference collections of Centre de cooperation internationale en recherche agronomique pour le developpement (CIRAD), Unite mixte de recherche (UMR), Peuplements vegetaux et bio-agresseurs en milieu tropical (PVBMT) (Pole de protection des plantes (3P), Saint-Pierre, La Reunion) and at the University of Antananarivo (Laboratory of Palynology, Madagascar).

IV. Pollen Description

Each species was observed under a light microscope at X1000 magnification (Nikon Eclipse Ni) and formal morphological description was performed using several criteria: shape, symmetry, dimensions of the pollen grain, type of apertures, and exine characters such as structure and sculpture. The terminology of Punt et al. (2007) was used to describe the observed pollen grains. For each species, 10 pollen grains were measured (to the nearest 1 mm).

C. Results

Among the 98 potentially melliferous plants previously inventoried, flowers of 73 taxa were collected at Ranomafana National Park in December 2014 and April 2015; the remaining 25 flower buds were collected in the TAN herbarium. In addition, 37 other taxa visited by honeybees during fieldwork (December 2014 and April 2015) were collected and added to the list. A total of 135 plants including 85 endemics, 46 indigenous and four exotic species were identified as potentially melliferous (Supplementary Appendix Table 1). They include 54 species of trees, 47 shrubs, 21 herbs, 12 lianas and one epiphyte. These taxa are distributed in 52 families, and 105 genera. The most represented families are the Rubiaceae with 13 genera and 21 species and the Fabaceae with seven genera and seven species. The least represented are Gentianaceae, Onagraceae, Phytolaccaceae, Piperaceae, Rhamnaceae, Salicaceae, Ulmaceae and Vitaceae, each represented by one species.

I. Pollen Description

Pollen of all taxa identified as potentially melliferous were studied and described. One hundred and six pollen species are newly described, 85% of which are endemic (Table 1). About 97% (132 species) of the studied pollen are monads. Polyads were encountered in only three species: *Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm. – Fabaceae (Plate 5, figure 1), *Craspidospermum verticillatum* Bojer ex. A. DC. – Apocynaceae (Plate 14, figures 18–21), and *Mimosa pudica* L. – Fabaceae (Plate 5, figures 23–26).

II. Symmetry and Form

Out of the 135 species, 133 are isopolar spheroidal, prolate or oblate pollen. Heteropolar pollen were only encountered in Arecaceae – *Dypsis noronha* ex. Mart. spp. (Plate 2) and Asparagaceae – *Dracaena reflexa* Lam. (Plate 2, figures 40–43). Three distinct pollen shape classes were recognised in polar view: (1) circular or elliptic, for more than 63% of species (86), such as Rubiaceae – *Ixora reducta* Drake ex. Guedes (Plate 10, figures 13–16) or Zingiberaceae – *Aulotandra trigonocarpa* Gagnep. (Plate 13, figures 17–18); (2) angular for 38 species, for example in Myrtaceae – *Syzyguim* P. Browne ex. Gaertn. spp. (Plate 7) or in Sapindaceae – *Saldinia* A. Rich. ex. DC. spp. (Plate 12, figures 32–41); and (3) lobed for eight species, for example in Euphorbiaceae – *Antidesma petiolare* var. madagascariense Tul. (Plate 15, figures 19–22) or in Vitaceae – *Cissus comosa* Desc. (Plate 13, figures 13–16)

Table 1. Morphological description of pollen sampled in Ranomafana National Park.

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
T063	Acanthaceae	*Hygrophila anisocalyx* Benoist	Monads	Suboblate to oblate-spheroidal	Circular to polylobate	Elliptic to circular	Heterocolporate (2 colporate + 8 pseudocolpate)	Scabrate to micro-reticulate with clava	57.11 (59.5) 60.02	59.69 (61) 60.05	3.00	Plate 1, figures 1–4	Furness 1994
T125	Acanthaceae	*Hypoestes microphylla* Baker	Monads	Prolate	Lobate to subcircular	Elliptic	Heterocolporate (3 colporate + 6 pseudocolpate)	Reticulate (double)	86.7 (92.6) 98.91	84.27 (90.23) 97.81	8.00	Plate 1, figures 5–8	Al-Hakimi *et al.* 2015
T112	Acanthaceae	*Mimulopsis catatii* Benoist	Monads	Prolate	Circular	Elliptic	Heterocolporate (3 colporate + 6 pseudocolpate)	Reticulate (double)	62.57 (62.6) 62.80	49.70 (50.78) 51.18	5.00	Plate 1, figures 9–12	Scotland 1993
T102	Anacardiaceae	*Micronychia macrophylla* H. Perrier	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Micro-reticulate	66.70 (74.8) 76.48	61.72 (64.21) 65.38	4.00	Plate 1, figures 13–16	Rasoarimalala et al. 1982
T158	Apocynaceae	*Allamanda cathartica* L.	Monads	Prolate or subcircular	Subcircular to triangular	Elliptic or circular	3 colporate	Psilate to scabrate	52.70 (56.48) 62.60	57.57 (76.25) 82.95	3.00	Plate 2, figures 1–2	Chatterjee et al. 2014
T117	Apocynaceae	*Carissa spinarum* Lodd. ex. A. DC.	Monads	Spheroidal or oblate	Circular or lobate	Circular or elliptic	3 colporate	Rugulate	19.46 (21.59) 23.47	28.67 (29.58) 32.08	3.00	Plate 2, figures 3–6	El Ghazali 1993
T054	Apocynaceae	*Mascarenhasia arborescens* A. DC.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular to elliptic	Circular to elliptic	3 porate	Scabrate	36.83 (41.9) 46.85	39.05 (46.63) 49.13	4.00	Plate 2, figures 7–10	
T009	Apocynaceae	*Plectaneia thouarsii* Roem. & Schult.	Monads	Suboblate to irregular spheroidal	Circular	Subcircular	1–3 porate	Scabrate to rugulate	18.08 (24.19) 26.46	20.12 (23.13) 26.02	2.00	Plate 2, figures 11–14	
T113	Araliaceae	*Polyscias fraxinifolia* (Baker) R. Vig.	Monads	Prolate to spheroidal	Subtriangular	Elliptic to circular	3 colporate	Granulate	34.06 (36.14) 38.41	33.81 (37.16) 41.05	4.00	Plate 2, figures 15–18	Straka et al. 1967
T045	Araliaceae	*Polyscias madagascariensis* (Seem.) Harms	Monads	Prolate to spheroidal	Subtriangular	Elliptic to circular	3 colporate	Granulate	24.17 (25.93) 27.16	14.49 (15.42) 17.23	4.00	Plate 2, figures 25–28	Straka et al. 1967
T147	Araliaceae	*Polyscias ornifolia* J.R. Forst. & G. Forst.	Monads	Prolate to spheroidal	Subtriangular	Elliptic to circular	3 colporate	Granulate	26.46 (26.61) 27.59	26.02 (26.78) 28.23	4.00	Plate 2, figures 19–24	Straka et al. 1967
T082	Araliaceae	*Schefflera monophylla* (Baker) Bernardi	Monads	Prolate to spheroidal	Triangular to circular	Elliptic	3 colporate	Granulate or reticulate	23.76 (24.16) 24.97	19.66 (21.72) 22.80	4.00	Plate 2, figures 29–32	Straka et al. 1967
T047	Arecaceae	*Dypsis bosseri* J. Dransf.	Monads	Bilateral	Elliptic	Subcircular	1 colpate	Scabrate to finely granulate	24.52 (28.35) 31.06	24.52 (27.14) 31.06	3.00	Plate 2, figures 33–36	Straka & Friedrich 1984
T111	Arecaceae	*Dypsis linearis* Jum.	Monads	Bilateral	Elliptic	Subcircular	1 colpate	Scabrate to finely granulate	21.11 (25.37) 27.03	22.15 (23.97) 26.86	3.00	Plate 2, figures 37–39	Straka & Friedrich 1984
T156	Asparagaceae	*Dracaena reflexa* Lam.	Monads	Bilateral	Subcircular	Subcircular	1 colpate	Psilate or granulate	50.18 (55.13) 58.52	38.64 (38.97) 40.08	4.00	Plate 2, figures 40–43	Straka & Friedrich 1984
T068	Asteraceae	*Apodocephala pauciflora* Baker	Monads	Oblate spheroidal to prolate	Circular	Elliptic to circular	3 colporate	Echinate	33.80 (34.81) 42.67	33.62 (34.17) 42.56	11.00	Plate 3, figures 1–4	
T006	Asteraceae	*Emilia integrifolia* Baker	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Echinate	30.12 (32.79) 35.21	27.45 (36.12) 38.54	6.00	Plate 3, figures 5–8	Adedeji 2005
T150	Asteraceae	*Helichrysum retrorsum* DC	Monads	Oblate spheroidal to prolate	Circular	Elliptic to circular	3 colporate	Echinate	18.15 (20.14) 21.49	18.15 (20.14) 21.49	2.00	Plate 3, figures 9–12	Punt et al. 2003
T010	Asteraceae	*Lactuca indica* L.	Monads	Spheroidal	Triangular to hexagonal	Circular to subsubcircular	3–4 colporate	Fenestrate and echinate	32.70 (33.76) 45.21	33.18 (34.12) 46.09	9.00	Plate 3, figures 13–16	Osman 2006
T017	Balsaminaceae	*Impatiens baronii* Baker	Monads	Oblate	Tetragonal to elliptic	Elliptic	3–4 porate	Reticulate	50.84 (57.26) 59.03	27.04 (28.71) 32.68	3.00	Plate 3, figures 23–25	Straka & Simon 1967
T123	Begoniaceae	*Begonia comorensis* A. DC. ex. Warb.	Monads	Prolate	Circular	Elliptic	3 colporate	Striate or rugulate	14.21 (15.09) 16.59	12.01 (12.07) 12.43	2.00	Plate 3, figures 17–22	
T103	Bignoniaceae	*Colea floribunda* Bojer ex. Lindl.	Monads	Prolate	Circular	Elliptic	3 colpate, syncolpate	Rugulo-striate	25.71 (28.17) 31.05	31.08 (32.04) 33.13	2.00	Plate 3, figures 26–28	
T138	Buddlejaceae	*Buddleja axillaris* Willd. ex. Roem. & Schult.	Monads	Oblate	Triangular, angulaperturate	Ellliptic	3 porate or composite aperture	Reticulate	21.94 (22.13) 23.81	33.38 (35.76) 39.18	4.00	Plate 3, figures 29–34	Hansen et al. 1984
T090	Clusiaceae	*Garcinia asterandra* Jum. & H. Perrier	Monads	Spheroidal to oblate	Angular to circular	Elliptic or circular	3 colporate	Fossulate to scabrate	31.08 (32.14) 34.39	21.92 (21.97) 23.85	4.00	Plate 3, figures 35–38	Xi 1979
T076	Clusiaceae		Monads				5–6 colporate	Psilate to scabrate			4.00		Xi 1979

(*continued*)

Table 1. (*Continued*)

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
		Garcinia cerasifer (H. Perrier) P.F. Stevens		Spheroidal to oblate	Angular to circular	Elliptic or circular			20.44 (21.39) 23.94	21.53 (24.35) 26.83		Plate 3, figures 39–40	
T048	Connaraceae	*Rourea acuminata* Hook. f.	Monads	Oblate or prolate	Circulare or angulaperturate	Elliptic to circular	3–4 porate	Psilate or scabrate	12.73 (17.43) 19.03	14.89 (18.21) 19.84	2.00	Plate 4, figures 1–4	Straka & Friedrich 1988
T110	Cucurbitaceae	*Raphidiocystis brachypoda* Baker	Monads	Oblate or subcircular	Circular to lobate	Circular to elliptic	3–4 colporoidate	Reticulate	69.91 (70.52) 72.65	69.20 (70.4) 71.67	5.00	Plate 4, figures 5–8	
T180	Erhytroxylaceae	*Erythroxylum sphaeranthum* H. Perrier	Monads	Prolate	Angular to lobate	Elliptic	3 colporate	Reticulate	28.85 (31.63) 35.91	31.32 (35.97) 38.83	2.00	Plate 4, figures 9–14	
T176	Euphorbiaceae	*Acalypha indica* L.	Monads	Oblate to oblate spheroidal	Circular	Elliptic to circular	3 – 5 colporate or colpate	Scabrate to rugulate	15.50 (16.34) 16.98	15.50 (16.34) 16.98	2.00	Plate 4, figures 15–18	Bonnefille & Riollet 1980
T101	Euphorbiaceae	*Croton fianarantsoae* Leandri	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Inaperturate	Croton pattern	58.51 (61.8) 64.18	60.36 (66.14) 67.72	5.00	Plate 4, figures 19–20	Punt 1962
T165	Euphorbiaceae	*Manihot esculenta* Crantz	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Inaperturate	Croton pattern	109.41 (107.23) 115.66	109.41 (107.23) 115.66	12.0	Plate 4, figures 21–22	Punt 1962
T091	Fabaceae	*Abrus precatorius* L.	Monads	Prolate to spheroidal	Circular	Elliptic	3 colpororate	Reticulate (homobrochate)	39.31 (40.16) 43.16	33.19 (38.23) 39.57	3.00	Plate 4, figures 23–26	El Ghazali 1993
T018	Fabaceae	*Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm.	Polyads	Compressed biconvexe disc	Tetrad plan	Elliptic	8 porate	Scabrate	113.76 (115.04) 117.85	113.76 (115.04) 117.85	2.00	Plate 5, figure 1	El Ghazali 1993
T151	Fabaceae	*Cajanus cajan* (L.) Huth	Monads	Prolate or spheroidal	Triangular	Elliptic or circular	3 colporate	Reticulate (heterobrochate)	23.38 (28.44) 31.63	19.52 (20.36) 26.66	2.00	Plate 5, figures 2–6	
T128	Fabaceae	*Dalbergia baronii* Baker	Monads	Oblate to oblate-spheroidal	Semi-angular	Circular	3 colporate	Psilate	18.29 (19.92) 21.60	21.70 (23.68) 25.87	3.00	Plate 5, figures 7–10	El Ghazali 1993
T071	Fabaceae	*Mimosa pudica* L.	Polyads	Tetrade tetrahedral	Subcircular	Elliptic	3–4 porate	Psilate	11.41 (17.43) 21.52	11.41 (17.43) 21.52	1.00	Plate 5, figures 23–26	
T142	Fabaceae	*Tephrosia candida* DC.	Monads	Prolate to spheroidal	Circular	Subcircular	3 colporate	Foveolate-reticulate	25.11 (26.48) 32.47	24.66 (28.07) 28.64	3.00	Plate 5, figures 11–16	Perveen & Qaiser 1998
T149	Fabaceae	*Vigna gazensis* Baker f.	Monads	Suboblate to spheroidal	Convex. triangular to circular	Elliptic to circular	3 porate	Reticulate	41.77 (41.87) 42.12	41.45 (44.82) 46.02	3.00	Plate 5, figures 17–22	Ohashi & Takahashi 1981
T088	Gentianaceae	*Anthocleista amplexicaulis* Baker	Monads	Spheroidal	Circular or triangular	Elliptic or circular	3–4 porate	Reticulate	29.80 (31.34) 32.58	29.55 (31.78) 33.01	2.00	Plate 5, figures 27–29	
T016	Hypericaceae	*Harungana madagascariensis* Lam. ex. Poir.	Monads	Oblate spheroidal or prolate	Triangular, rarely circular	Elliptic to circular	3–4 colporate	Reticulate to scabrate	14.22 (16.96) 18.92	13.22 (14.31) 16.47	1.00	Plate 5, figures 30–34	Nnamani & Nwosu 2012
T059	Hypericaceae	*Psorospermum androsaemifolium* var. 1 Baker	Monads	Oblate to prolate	Triangular or circular	Elliptic or circular	3 colporate	Psilate or scabrate	16.82 (25.75) 26.81	16.14 (24.06) 25.37	3.00	Plate 5, figures 35–40	
T080	Hypericaceae	*Psorospermum androsaemifolium* var. 2 Baker	Monads	Oblate to prolate	Triangular or circular	Elliptic or circular	rarely 3 colporate	Reticulate	37.45 (38.63) 39.41	28.97 (30.62) 31.25	3.00	Plate 5, figures 41–44	
T173	Lamiaceae	*Ocimum gratissimum* L.	Monads	Oblate	Circular or hexagonal	Elliptic	6 colpate	Reticulate and verrucate	33.29 (34.21) 36.03	44.16 (45.11) 48.73	4.00	Plate 6, figures 1–4	
T119	Lamiaceae	*Plectranthus hexaphyllus* Baker	Monads	Subprolate or prolate	Circular to lobate	Elliptic	6 colpate	Reticulate (heterobrochate)	33.23 (36.64) 42.85	40.59 (46.26) 52.09	3.00	Plate 6, figures 5–8	
T153	Lamiaceae	*Plectranthus persoonii* L.	Monads	Oblate	Circular or hexagonal	Elliptic	6 colpate	Reticulate	27.39 (28.69) 31.60	22.51 (24.71) 27.62	3.00	Plate 5, figures 45–48	
T044	Lamiaceae	*Premna corymbosa* Rottler & Willd.	Monads	Spheroidal or prolate	Circular or triangular	Circular or elliptic	3 colporate	Rugulate to rugulo-reticulate	20.29 (26.15) 29.27	17.92 (24.73) 26.89	3.00	Plate 6, figures 9–12	
T019	Loranthaceae	*Bakerella clavata* (Desr.) Balle	Monads	Oblate	Elliptic or circular	Elliptic	3 colporate	Psilate	21.26 (23.31) 29.61	58.02 (61.26) 63.21	2.00	Plate 6, figures 13–15	
T093	Malvaceae	*Dombeya stipulacea* Baill.	Monads	Spheroidal or suboblate	Circular	Circular	3 colporate	Rugulate and echinate-perforate	54.46 (61.75) 65.32	53.78 (54.32) 59.78	8.00	Plate 6, figures 16–18	Hamdy & Shamso 2010

(*continued*)

Table 1. (*Continued*)

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
T157	Malvaceae	*Hibiscus lasiococcus* Baill.	Monads	Spheroidal or suboblate	Circular	Circular	3 colporate	Echinate-scabrate	167.78 (168.41) 173.59	167.78 (168.41) 173.59	29.00	Plate 6, figures 19–21	El Ghazali 1993
T126	Malvaceae	*Urena lobata* L.	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Periporate	Echinate	168.89 (172.32) 182.36	168.89 (172.32) 197.81	13.00	Plate 6, figures 1–2	
T026	Melastomataceae	*Dichaetanthera oblongifolia* Baker	Monads	Subprolate	Hexalobate	Elliptic	Heterocolporate (3 colporate and 3 pseudocolpate)	Scabrate or rugulate	16.75 (22.38) 24.66	12.81 (15.86) 16.89	2.00	Plate 7, figures 3–6	Kubitzki 1965
T046	Melastomataceae	*Dionycha bojeri* Naudin	Monads	Spheroidal to prolate	Circular	Elliptique or circular	Heteroaperturate (3 colporate+3 colpate or 3 colporoidate + 3 colpate)	Scabrate	16.21 (22.30) 22.38	12.99 (15.37) 16.37	2.00	Plate 7, figures 7–10	Kubitzki 1965
T015	Melastomataceae	*Medinilla humbertiana* H. Perrier	Monads	Spheroidal to prolate	Circular	Elliptic or circular	Heteroaperturate (3 colporate + 3 colpate or 3 colporoidate + 3 colpate)	Scabrate	14.39 (16.64) 16.59	11.26 (15.09) 14.61	2.00	Plate 7, figures 15–18	Kubitzki 1965
T014	Melastomataceae	*Medinilla humblotii* Cogn.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular	Elliptic or circular	Heteroaperturate (3 colporate + 3 colpate or 3 colporoidate + 3 colpate)	Scabrate	16.91 (20.41) 21.03	15.45 (16.25) 19.63	2.00	Plate 7, figures 11–14	Kubitzki 1965
T172	Myrtaceae	*Eucalyptus robusta* Sm.	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Scabrate	23.37 (24.36) 26.43	14.67 (15.23) 18.66	2.00	Plate 7, figures 24–27	Chen & Shen 1990
T022	Myrtaceae	*Eugenia hovarum* H. Perrier	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Scabrate	10.41 (14.81) 16.23	17.62 (19.47) 23.15	1.00	Plate 8, figures 1–3	Van Wyk & Dedekind 1985
T178	Myrtaceae	*Syzygium condensatum* (Baker) Labat & G.E. Schatz	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Scabrate	9.40 (11.58) 12.76	16.92 (17.24) 21.82	2.00	Plate 8, figures 4–7	El Ghazali 1993
T135	Myrtaceae	*Syzygium jambos* (L.) Alston	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Scabrate	13.67 (14.28) 15.25	22.00 (22.12) 22.26	2.00	Plate 8, figures 8–11	El Ghazali 1993
T124	Myrtaceae	*Syzygium phillyreifolium* (Baker) Labat & G.E. Schatz	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Scabrate	13.52 (23.16) 23.29	14.39 (23.79) 24.59	2.00	Plate 8, figures 28–30	El Ghazali 1993
T136	Onagraceae	*Ludwigia octovalvis* (Jacq.) P.H. Raven	Monads or polyads	Spheroidal	Circular to triangular	Elliptic to circular	3 porate or 3 colporate	Psilate	85.63 (87.24) 91.30	45.45 (52.79) 56.18	4.00	Plate 8, figures 12–13	
T163	Phyllanthaceae	*Thecacoris madagascariensis* A. Juss.	Monads	Prolate	Circular	Elliptic	3 colporate	Rugulate	41.33 (46.64) 48.82	25.13 (29.31) 31.46	3.00	Plate 8, figures 14–17	Gosling et al. 2013
T057	Phyllanthaceae	*Wielandia mimosoides* Petra Hoffm. & McPherson	Monads	Oblate spheroidal to subprolate	Subcircular	Elliptic to circular	3 colporate	Scabrate to rugulate	32.47 (37.09) 39.15	28.81 (31.35) 32.85	3.00	Plate 8, figures 18–21	Punt 1987
T164	Phytolaccaceae	*Phytolacca dodecandra* L'Hér.	Monads	Suboblate to spheroidal	Subcircular	Elliptic	3 colporate	Echinate	29.16 (32.18) 34.86	32.12 (35.94) 37.94	3.00	Plate 8, figures 22–27	Palazzesi et al. 2007
T037	Piperaceae	*Piper umbellatum* L.	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	1 colpate	Rugulate	13.89 (15.78) 19.23	13.89 (17.63) 19.23	2.00	Plate 8, figures 28–30	Straka 1966
T154	Polygonaceae	*Polygonum mite* Schrank	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Periporate	Reticulate	34.68 (36.24) 38.28	34.68 (36.24) 38.28	7.00	Plate 8, figures 31–33	Straka & Friedrich 1988
T008	Primulaceae	*Maesa lanceolata* Forssk.	Monads	Oblate to spheroidal or prolate	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Scabrate or rarely psilate	18.77 (20.64) 24.28	15.38 (17.13) 21.63	2.00	Plate 8, figures 34–36	Straka et al. 1967
T097	Primulaceae	*Oncostemum botryoides* Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Scabrate or rarely psilate	31.10–36.08	27.88–34.49	4.00	Plate 8, figures 37–40	Straka et al. 1967
T032	Primulaceae	*Oncostemum brevipedatum* Mez	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Rugulate to reticulate	25.78 (26.32) 29.35	24.39 (25.71) 27.09	3.00	Plate 9, figures 1–4	Straka et al. 1967
T169	Primulaceae	*Oncostemum microphyllum* Mez	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Scabrate or rarely psilate	18.02 (20.37) 23.01	21.08 (24.83) 26.60	2.00	Plate 9, figures 13–18	Straka et al. 1967
T107	Primulaceae	*Oncostemum nervosum* Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Rugulate or scabrate or reticulate	54.70 (61.23) 67.65	33.35 (35.76) 39.73	5.00	Plate 9, figures 9–12	Straka et al. 1967

(*continued*)

Table 1. (*Continued*)

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
T056	Primulaceae	*Oncostemum palmiforme* H. Perrier	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Rugulate or scabrate or reticulate	18.05 (20.38) 23.06	16.99 (18.24) 22.04	2.00	Plate 9, figures 5–8	Straka et al. 1967
T043	Rhamnaceae	*Gouania phillipsonii* Buerki	Monads	Oblate to spheroidal	Triangular, angulaperturate	Elliptic or circular	3–4 colporate	Psilate to scabrate	22.61 (23.71) 26.83	26.32 (29.57) 33.45	3.00	Plate 9, figures 19–22	Perveen & Qaiser 2005
T166	Rosaceae	*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to subtriangular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Psilate or scabrate	27.49 (30.28) 31.42	29.04 (31.63) 33.26	2.00	Plate 9, figures 23–26	Straka & Friedrich 1988
T004	Rosaceae	*Rubus rosifolius* Sm.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to subtriangular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Psilate or scabrate	12.36 (16.37) 19.82	12.35 (14.41) 16.08	2.00	Plate 9, figures 27–28	Straka & Friedrich 1988
T092	Rubiaceae	*Alberta magna* E. Mey.	Monads	Oblate to prolate	Circular to triangular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Areola or aegative reticulum	31.91 (34.08) 35.94	28.58 (29.45) 33.42	3.00	Plate 9, figures 29–31	Keraudren Aymonin et al. 1969
T070	Rubiaceae	*Bremeria landia* (Poir.) Razafim. & Alejandro	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 porate	Psilate to scabrate	17.65 (18.20) 21.06	21.49 (22.86) 24.33	1.00	Plate 9, figures 32–35	
T023	Rubiaceae	*Chassalia catatii* Bremek	Monads	Suboblate	Circular	Subcircular	3–4 colporate	Reticulate	40.12 (43.52) 49.28	51.85 (52.03) 59.71	5.00	Plate 9, figures 36–37	Jones & Pearce 2015
T042	Rubiaceae	*Danais microcarpa* Baker	Monads	Prolate	Circular to angular	Elliptic or circular	3 colporate	Reticulate	14.40 (16.46) 24.95	12.88 (14.28) 21.34	3.00	Plate 9, figures 38–41	Keraudren Aymonin et al. 1969
T134	Rubiaceae	*Danais pubescens* Baker	Monads	Prolate	Circular to angular	Elliptic or circular	3 colporate	Reticulate	12.66 (17.67) 20.45	11.95 (16.43) 19.24	2.00	Plate 9, figures 42–45	Keraudren Aymonin et al. 1969
T060	Rubiaceae	*Gaertnera brevipedicellata* Malcomber & A.P. Davis	Monads	Oblate to spheroidal	Trilobate	Circular to elliptic	2–3 colpate	Reticulate	28.34 (32.08) 33.49	38.66 (39.67) 42.31	4.00	Plate 10, figures 1–4	Keraudren Aymonin et al. 1969
T001	Rubiaceae	*Gaertnera macrostipula* Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Trilobate	Circular to elliptic	2–3 colpate	Reticulate	45.29 (48.12) 52.78	56.56 (57.46) 62.45	2.00	Plate 10, figures 5–8	Keraudren Aymonin et al. 1969
T012	Rubiaceae	*Gaertnera phyllostachya* Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Trilobate	Circular to elliptic	2–3 colpate	Reticulate	52.85 (54.89) 58.63	65.95 (70.25) 71.59	5.00	Plate 10, figures 9–12	Keraudren Aymonin et al. 1969
T052	Rubiaceae	*Ixora reducta* Drake ex. Guédès	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Reticulate	23.08 (24.65) 26.33	22.58 (23.87) 24.56	2.00	Plate 10, figures 13–16	Keraudren Aymonin et al. 1969
T030	Rubiaceae	*Mussaenda arcuata* Lam. ex. Poir.	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	5 colporate	Psilate	17.96 (19.76) 23.31	20.12 (23.47) 28.73	3.00	Plate 10, figures 17–20	El Ghazali 1993
T118	Rubiaceae	*Pauridiantha paucinervis* (Hiern) Bremek.	Monads	Oblate or spheroidal	Circular to lobate	Circular or elliptic	3 colporate	Rugulate-reticulate	16.66 (17.85) 21.28	18.39 (19.21) 23.47	3.00	Plate 10, figures 21–24	Ntore, et al. 2003
T035	Rubiaceae	*Psychotria assimilis* Bremek.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	37.65 (39.62) 43.52	28.91 (32.54) 35.02	3.00	Plate 10, figures 25–28	Keraudren Aymonin et al. 1969
T020	Rubiaceae	*Psychotria decaryi* Bremek.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	33.59 (34.68) 38.65	35.25 (37.26) 40.46	4.00	Plate 11, figures 1–5	Keraudren Aymonin et al. 1969
T011	Rubiaceae	*Psychotria humbertii* Bremek.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	51.18 (52.46) 56.27	47.69 (48.37) 51.06	5.00	Plate 11, figures 6–9	Keraudren Aymonin et al. 1969
T024	Rubiaceae	*Psychotria macrochlamys* A.P. Davis & Govaerts	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	45.62 (46.28) 50.68	56.86 (57.45) 62.18	3.00	Plate 11, figures 10–12	Keraudren Aymonin et al. 1969
T002	Rubiaceae	*Psychotria reducta* var. 1 Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	30.09 (32.47) 35.47	35.36 (37.18) 39.78	6.00	Plate 11, figures 13–16	Keraudren Aymonin et al. 1969
T081	Rubiaceae	*Psychotria reducta* var. 2 Baker	Monads	Oblate to spheroidal	Circular or angular or irregular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate	52.66 (54.68) 59.64	60.01 (62.71) 64.97	4.00	Plate 11, figures 17–19	Keraudren Aymonin et al. 1969
T034	Rubiaceae	*Sabicea diversifolia* Pers.	Monads	Oblate	Circular or angular	Elliptic or circular	3 colpate or 3 porate	Scabrate or psilate	45.75 (47.53) 52.56	51.83 (52.74) 62.61	3.00	Plate 11, figures 20–22	Keraudren Aymonin et al. 1969

(*continued*)

Table 1. (*Continued*)

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
T036	Rubiaceae	*Saldinia axillaris* (Lam. ex. Poir.) Bremek.	Monads	Prolate	Triangular to subcircular	Elliptic	3 colporate	Rugulate or reticulate	36.69 (42.17) 46.60	28.71 (28.96) 33.62	3.00	Plate 12, figures 1–3	
T029	Rubiaceae	*Saldinia myrtilloides* Bremek.	Monads	Prolate	Triangular to subcircular	Elliptic	3 colporate	Striato-reticulate	30.88 (32.18) 34.52	25.95 (26.34) 29.07	3.00	Plate 12, figures 4–7	
T050	Rubiaceae	*Tarenna spiranthera* (Drake) Homolle	Monads	Oblate	Circular or triangular	Elliptic or subcircular	3–4 colporate	Reticulate	20.69 (22.48) 25.61	22.18 (24.53) 26.04	3.00	Plate 12, figures 8–11	Keraudren Aymonin et al. 1969
T179	Rutaceae	*Citrus aurantium* L.	Monads	Prolate	Triangular to subcircular	Elliptic to circular	3–4 colporate	Striate	24.67 (25.78) 27.21	23.51 (24.57) 25.60	3.00	Plate 12, figures 12–16	Lobreau-Callen et al. 1975
T146	Rutaceae	*Toddalia asiatica* (L.) Lam.	Monads	Prolate	Triangular to subcircular	Elliptic to circular	3–4 colporate	Striato-reticulate	21.61 (21.82) 22.35	18.04 (18.24) 18.86	4.00	Plate 12, figures 17–21	Lobreau-Callen et al. 1975
T105	Rutaceae	*Zanthoxylum madagascariense* Baker	Monads	Prolate	Triangular to subcircular	Elliptic to circular	3–4 colporate	Striate	19.65 (22.15) 23.08	18.62 (19.37) 21.78	3.00	Plate 12, figures 22–26	Lobreau-Callen et al. 1975
T099	Salicaceae	*Homalium axillare* (Lam.) Benth.	Monads	Spheroidal to prolate	Subtriangular	Elliptic or circular	3 colporate	Reticulate	29.73 (30.43) 32.07	19.76 (20.12) 24.35	2.00	Plate 12, figures 27–31	
T055	Sapindaceae	*Allophylus cobbe* (L.) Raeusch.	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3 porate	Psilate to scabrate or reticulate	16.42 (23.62) 24.52	22.77 (24.51) 28.41	3.00	Plate 12, figures 32–35	El Ghazali 1993
T148	Sapindaceae	*Tina striata* Radlk.	Monads	Oblate or spheroidal	Triangular or circular	Elliptic	3–4 colporate, parasyncolpate	Rugulate	11.55 (15.42) 16.86	25.23 (25.87) 26.55	3.00	Plate 12, figures 36–41	Vary *et al.* 2011
T174	Solanaceae	*Brunfelsia pauciflora* (Cham. & Schltdl.) Benth.	Monads	Prolate	Circular or trilobate	Elliptic	3 colporate	Rugulate to striate	24.94 (26.57) 30.57	23.69 (24.94) 30.14	3.00	Plate 12, figures 42–45	Rao & Ling 1974
T140	Solanaceae	*Solanum mauritianum* Scop	Monads	Prolate-spheroidal	Semi-angular	Elliptic	3 colporate	Scabrate or psilate	23.63 (25.64) 27.58	23.83 (24.75) 26.76	2.00	Plate 12, figures 46–49	El Ghazali 1993
T040	Solanaceae	*Solanum torvum* Sw.	Monads	Prolate-apheroidal	Semi-angular	Elliptic	3–4 colporate	Scabrate or psilate	26.61 (29.85) 34.19	24.16 (28.45) 31.58	2.00	Plate 12, figures 50–53	El Ghazali 1993
T144	Ulmaceae	*Trema orientalis* (L.) Blume	Monads	Oblate	Circular	Elliptic	2 porate	Psilate	20.90 (22.64) 26.79	20.85 (21.87) 29.18	2.00	Plate 13, figures 1–4	Bonnefille et al. 1993
T108	Verbenaceae	*Clerodendrum micans* Gürke	Monads	Subprolate or prolate	Circular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate-rugulate	51.67 (52.56) 57.49	58.99 (59.03) 59.50	4.00	Plate 13, figures 5–8	Lienau et al. 1986
T109	Verbenaceae	*Clerodendrum petunioides* Baker	Monads	Subprolate or prolate	Circular	Elliptic or circular	3–4 colporate	Reticulate-rugulate	62.74 (79.41) 83.02	59.41 (78.23) 82.36	9.00	Plate 13, figures 9–12	Lienau et al. 1986
T083	Vitaceae	*Cissus comosa* Desc.	Monads	Subprolate or prolate	Trilobate	Elliptic	3 colporate	Fossulate	70.57 (72.21) 73.52	42.66 (52.46) 56.23	4.00	Plate 13, figures 13–16	Straka, Simon 1967
T155	Zingiberaceae	*Aulotandra trigonocarpa* Gagnep.	Monads	Spheroidal to oblate	Circular	Circular to elliptic	23 colpate, syncolpate, meridionosulcus	Psilate to scabrate	80.51 (85.30) 87.06	80.51 (86.44) 90.12	5.00	Plate 13, figures 17–18	Larsen et al. 1998
T095	Zingiberaceae	*Hedychium coronarium* J. Koenig	Monads	Spheroidal or elliptic	Circular	Circular	Inaperturate	Psilate or verrucate	23.56 (24.78) 26.94	23.43 (23.91) 25.69	3.00	Plate 13, figures 19–20	Straka & Friedrich 1984
H1	Anacardiaceae	*Abrahamia ditimena* Randrianasolo & Lowry	Monads	Spheroidal to prolate	Subangular to circular	Elliptic or circular	3 colporate	Psilate to striato-reticulate	27.00 (27.32) 27.50	23.00 (24.13) 24.50	2.00	Plate 14, figures 1–4	
H2	Anacardiaceae	*Abrahamia thouvenotii* Randrianasolo & Lowry	Monads	Spheroidal to prolate	Subangular to circular	Elliptic or circular	3 colporate	Psilate or striato-reticulate	26.90 (27.41) 27.50	29.24 (29.72) 30.00	3.00	Plate 14, figures 5–7	
H4	Anacardiaceae	*Micronychia tsiramiramy* H. Perrier	Monads	Spheroidal to prolate	Subangular to circular	Elliptic or circular	3 colporate	Striato-reticulate	46.50 (46.74) 47.20	38.50 (38.78) 39.75	3.00	Plate 14, figures 8–11	Rasoarimalala et al. 1982
H6	Anacardiaceae	*Rhus thouarsii* (Engl.) H. Perrier	Monads	Prolate	Angular	Elliptic	3 colporate	Striato-reticulate	36.50 (36.51) 37.50	32.00 (32.45) 32.90	3.00	Plate 14, figures 12–13	Rasoarimalala et al. 1982
H8	Annonaceae	*Ambavia capuronii* (Cavaco & Keraudren) LeThomas	Monads	Oblate	Elliptic to irregular	Circular to elliptic	3 colporate	Reticulate	27.60 (28.74) 29.00	25.00 (25.06) 26.00	2.00	Plate 14, figures 14–17	Straka & Friedrich 1988
H12	Apocynaceae	*Craspidospermum verticillatum* Bojer ex. A. DC.	Polyads	Tetrad tetragonal	Elliptic to circular	Elliptic	3–4 pororate per grain pollen	Psilate to scabrate	70.50 (71.46) 72.00	70.50 (71.43) 72.00	2.00	Plate 14, figures 18–21	Lienau et al. 1986

(*continued*)

Table 1. (*Continued*)

ID	Family	Species	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb type	Equatorial view	Aperture type	Exine ornementation	Polar view (μm)	Equatorial view (μm)	Exine thickness (μm)	Illustration	Ref.
H30	Aquifoliaceae	*Ilex. mitis* (L.) Radlk	Monads	Subspheroidal to prolate	Lobate to angular	Elliptic	3 colporoidate	Clavate to capitate	28.50 (29.62) 30.00	29.00 (31.08) 32.00	4.00	Plate 14, figures 22–25	Rasoarimalala et al. 1982
H13	Araliaceae	*Polyscias fraxinifolia* (Baker) R.Vig.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to angular	Elliptic to rhombic	3 colporate	Psilate to scabrate or reticulate	29.70 (30.18) 30.40	25.50 (26.89) 27.60	3.00	Plate 14, figures 26–29	Straka et al. 1967
H15	Araliaceae	*Polyscias ornifolia* (Baker) Harms	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to angular	Elliptic to rhombic	3 colporate	Psilate to scabrate or reticulate	32.74 (33.50) 36.74	28.00 (29.50) 30.62	3.00	Plate 14, figures 30–32	
H17	Arecaceae	*Ravenea madagascariensis* Becc.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular	Elliptic or circular	1 porate	Echinate	29.00 (30.50) 31.00	32.5 (33.00) 34.00	5.00	Plate 15, figures 1–2	Straka & Friedrich 1984
H31	Asteraceae	*Distephanus garnierianus* Klatt	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Echinate	29.50 (30.24) 30.71	29.50 (30.24) 30.71	6.00	Plate 15, figures 3–6	Ranaivoandriamanantena 2014
H3	Bignoniceae	*Rhodocolea racemosa* (Lam.) H. Perrier	Monads	Oblate	Subcircular to lobate	Elliptic to rhombic	3 colporate	Psilate to scabrate	36.62 (37.43) 37.58	40.44 (43.21) 42.00	3.00	Plate 15, figures 7–8	Lienau et al. 1986
H33	Clusiaceae	*Symphonia microphylla* Benth. & Hook. f. ex. Vesque	Monads	Oblate to spheroidal	Circular to angular	Elliptic to circular	4–6 pororate	Psilate	79.50 (80.14) 81.43	79.51 (80.17) 80.86	9.00	Plate 15, figures 9–12	
H7	Ebenaceae	*Diospyros gracilipes* Hiern	Monads	Prolate	Angular to lobate	Elliptic	3 colporate	Psilate	44.23 (45.28) 46.00	36.62 (37.52) 37.86	3.00	Plate 15, figures 13–14	
H38	Euphorbiaceae	*Macaranga alnifolia* Baker	Monads	Prolate	Lobate	Elliptic	3 colporate	Reticulate	27.48 (28.97) 31.56	16.19 (18.63) 19.58	2.00	Plate 15, figures 19–22	
H39	Euphorbiaceae	*Antidesma petiolare* var. madagascariense Tul.	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Inaperturate	Clavate - crotonoide	42.33 (45.18) 46.74	42.33 (45.18) 46.74	5.00	Plate 15, figures 23–24	Carreira et al. 1996
H11	Euphorbiaceae	*Croton macrobuxus* Baill.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular	Circular to elliptic	3 colporate	Psilate to scabrate	22.55 (23.09) 23.87	20.12 (21.43) 21.50	2.00	Plate 15, figures 15–18	Takahashi et al. 2000
H41	Icacinaceae	*Cassinopsis madagascariensis* Baill.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular to angular	Circular to elliptic	3 colporoidate	Reticulate	17.50 (18.41) 21.13	17.63 (18.22) 21.76	1.00	Plate 15, figures 25–26	Rasoarimalala et al. 1982
H21	Lauraceae	*Ocotea racemosa* (Danguy) Kosterm.	Monads	Oblate to spheroidal	Circular	Circular to elliptic	3 colporate	Striate	23.49 (24.56) 26.52	21.42 (22.03) 23.48	2.00	Plate 15, figures 27–28	Straka & Friedrich 1988
H42	Elaocarpaceae	*Sloanea rhodantha* (Baker) Capuron	Monads	Oblate to prolate	Angular	Elliptic to circular	3 colporoidate	Psilate to scabrate	20.19 (21.37) 22.13	23.54 (24.51) 25.93	2.00	Plate 15, figures 29–32	Straka & Simon 1967
H43	Meliaceae	*Malleastrum schatzii* J.-F. Leroy & Lescot	Monads	Oblate to prolate	Angular	Elliptic	3–4 colporate	Psilate to scabrate	34.28 (33.27) 35.54	31.35 (32.42) 33.61	3.00	Plate 15, figures 33–34	Lobreau-Callen I 1975
H46	Ochnaceae	*Ouratea obtusifolia* (Lam.) Gilg	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to angular	Circular to elliptic	3 colporate	Psilate to scabrate	18.91 (19.52) 21.38	18.31 (19.47) 21.67	3.00	Plate 15, figures 35–38	
H47	Pittosporaceae	*Pittosporum verticillatum* Bojer	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to angular	Circular to elliptic	4 colporate	Psilate to scabrate	29.84 (31.28) 32.07	26.64 (25.42) 28.45	1.00	Plate 15, figures 39–42	Straka & Friedrich 1988
H48	Pittosporaceae	*Pittosporum polyspermum* Tul.	Monads	Spheroidal to prolate	Circular to angular	Circular to elliptic	5 colporate	Psilate to scabrate	28.27 (19.56) 30.74	28.27 (19.56) 30.74	2.00	Plate 15, figures 33–35	Straka & Friedrich 1988
H27	Proteaceae	*Dilobeia thouarsii* Roem. & Schult.	Monads	Oblate	Circular to angular	Elliptic	3–4 porate	Scabrate	17.42 (18.72) 20.50	27.67 (28.63) 31.16	4.00	Plate 15, figures 36–37	Straka 1966

III. Shape

Three distinct pollen shape classes were also recognised in equatorial view: (1) elliptic oblate for 57 species, for example in Proteaceae – *Dilobeia thouarsii* Roem. & Schult. (Plate 14, figures 36–37), in Rubiacae – Bremeria landia (Poir.) Razafim. & Alejandro (Plate 9, figures 32–35) or in Sapindaceae – *Allophylus cobbe* (L.) Raeusch. (Plate 12, figures 32–35); (2) elliptic prolate for 40 species, for example in Acanthaceae – *Hypoestes microphylla* Baker (Plate 1, figures 5–8), in Phyllanthaceae – *Thecacoris madagascariensis* A. Juss. (Plate 8, figures 14–17) or in Solanaceae – *Brunfelsia pauciflora* (Cham. & Schltdl.) Benth. (Plate 12, figures 42–45); and (3) circular for 38 species, for example in Arecaceae – *Ravenea madagascariensis* Becc. (Plate 15, figures 1–2), in Melastomataceae – *Dionycha bojeri* Naudin (Plate 7, figures 7–10) or in Piperaceae – *Piper umbellatum* L.(Plate 8, figures 28–30).

IV. Dimensions

The size of pollen grains observed varied from very small in Myrtaceae – *Syzygium condensatum* (Baker) Labat & G.E. Schatz (Plate 7, figures 4–7: 9.40 µm) to very large in Malvaceae – *Urena lobata* L. (Plate 7, figures 1–2: 197.81 µm). The majority of the observed pollen grains (98%) had dimensions between 10 and 100 µm.

V. Apertures

The pollen apertures were observed to be (1) colporate in 88 species, for example in Asteraceae – *Apodocephala pauciflora* Baker (Plate 3, figures 1–4), in Erythoxylaceae – *Erythroxylum sphaeranthum* H. Perrier (Plate 4, figures 9–14) or in Fabaceae – *Abrus precatorius* L. (Plate 4, figures 23–26); (2) porate in 18 species, for example in Apocynaceae – *Mascarenhasia arborescens* A. DC. (Plate 2, figures 7–10), in Fabaceae – *Vigna gazensis* Baker f. (Plate 5, figures 17–22) or in Malvaceae – *Urena lobata* (Plate 7, figures 1–2); (3) colpate in 13 species, for example in Arecaceae – *Dypsis* spp. (Plate 2), Lamiaceae – *Plectranthus* L'Her. spp. (Plate 6) or Rubiaceae – *Gaertnera* spp. (Plate 10); (4) heterocolporate in Melastomataceae with six species, for example in *Dichaetanthera oblongifolia* Baker (Plate 7, figures 3–6), *Dionycha bojeri* (Plate 7, figures 7–10) or *Medinilla* Gaudich. spp. (Plate 7); (5) colporoidate in four taxa, Aquifoliaceae – *Ilex. mitis* (L.) Radlk (Plate 14, figures 22–25), Cucurbitaceae – Raphidiocystis brachypoda Baker (Plate 4, figures 5–8), Elaeocarpaceae – *Sloanea rhodantha* (Baker) Capuron (Plate 15, figures 29–32) and Icacinaceae – *Cassinopsis madagascariensis* Baill. (Plate 15, figures 25–26); and (6) inaperturate in four taxa, Euphorbiaceae – *Croton fianarantsoae* Leandri (Plate 4, figures 19–20), *Croton macrobuxus* Baill. (Plate 15, figures 23–24), *Manihot esculenta* Crantz (Plate 4, figures 21–22) and Zingiberaceae – *Hedychium coronarium* J. Koenig (Plate 13, figures 19–20).

VI. Exine

1. Ornamentation

The exine can be richly ornamented; in the present sampling six different types of ornamentation were observed: (1) more or less psilate (psilate, scabrate, fossulate and areolate) for 59 species, for example in Arecaceae – *Dypsis* spp. (Plate 2), Myrtaceae – *Syzygium condensatum* (Plate 8, figures 4–7), or Piperaceae – *Piper umbellatum* (Plate 8, figures 28–30); (2) reticulate for 38 species, for example in Acanthaceae – *Mimulopsis catatii* Benoist (Plate 1, figures 9–12), Buddlejiaceae – *Buddleja axillaris* Willd. ex. Roem. & Schult. (Plate 3, figures 29–34) or Lamiaceae – *Impatiens baronii* Baker (Plate 3, figures 23–25); (3) rugulate for 13 species, for example in Bignoniaceae – *Colea floribunda* Bojer ex. Lindl. (Plate 3, figures 26–28), Phyllanthaceae – *Thecacoris madagascariensis* (Plate 8, figures 14–17) or Piperaceae – *Piper umbellatum* (Plate 8, figures 28–30); (4) echinate for nine species, for example in Asteraceae – *Emilia integrifolia* Baker (Plate 3, figures 5–8), Malvaceae – *Dombeya stipulacea* Baill. (Plate 6, figures 16–18) or Zingiberaceae – *Helichrysum retrorsum* DC (Plate 3, figures 9–12); (5) striate for eight species, for example in Anacardiaceae – *Micronychia tsiramiramy* H. Perrier (Plate 14, figures 8–11), Lauraceae – *Ocotea racemosa* (Danguy) Kosterm. (Plate 15, figures 27–28) or Rutaceae – *Citrus aurantium* L. (Plate 12, figures 12–16); and (6) croton pattern in three species of Euphorbiaceae – *Croton fianarantsoae* (Plate 4, figures 19–20), *Croton macrobuxus* (Plate 15, figures 23–24) and *Manihot esculenta* (Plate 4, figures 21–22).

2. Thickness

The thickness of the exine varied between 1 µm for Hypericaceae – *Harungana madagascariensis* (Plate 5, figure 30–34), Fabaceae – *Mimosa pudica* (Plate 5, figures 23–26), Myrtaceae – *Eugenia hovarum* (Plate 8, figures 1–3) and 29 mm including the spines, for Malvaceae – *Hibiscus lasiococcus* Baill. (Plate 6, figures 19–21).

VII. Pollen type

In some plant families, morphological pollen characteristics are described as constant and typical, such as those found in Lamiaceae (3–6-colporate pollen, oblate or prolate and exine reticulate), Melastomataceae (pollen prolate, heterocolpate and exine scabrate) and Myrtaceae (oblate, angulaperturate, colporate, oblate, psilate or scabrate). In other families, variations of pollen characters were observed at the species or genus level, such as in Acanthaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae and Rubiaceae. Noticeable variations within species themselves were detected, especially for *Ludwiga octovalis* (Jacq.) P.H. Raven (Plate 8, figures 12–13) where pollen grains were monad or polyad types.

D. Discussion

The main aim of the present study was to conduct palynological research on potentially melliferous plants in Ranomafana rainforest. Thus, the contribution of this work including the description of 106 new species is of great use for future research.

In addition to a first list of 98 plants known as melliferous in the literature, 37 additional plants were observed to be visited by honeybees in Ranomafana forest and were added to this study. Nevertheless, based on visual observation of honeybee foraging behaviour only, the polleniferous species could not be differentiated from the nectariferous species. Flower characteristics are known to influence the foraging behaviour of honeybees, some of which are listed here: the colour and flower volatile, the floral symmetry, the shape or form, pigmentation patterns, the presence of nectar guides, stamens, the flower petal microtexture, the odour of pollen, or the nutritional value of pollen or nectar (Free 1970; Stanley & Linskens 1974; Gould 1985; Lehrer 1991; Backhaus 1993; Lamb & Wells 1995; Petrikin & Wells 1995; Menzel et al. 1997; Cook et al. 2003; Parachnowitsch & Kessler 2010; Klatt et al. 2013). The influence of other pollen characteristics, such as pollen morphology, moisture content, pollenkitt, number of grains, electrostatic charges, pH and age of pollen, is even less well-known (Baker & Baker 1979; Schmidt 1982; Erickson & Buchmann 1983; Simpson & Neff 1983; Shaw 1990; Vaissiere & Vinson 1994).

According to the results of this study, following the preliminary list and direct field observations, the potentially nectariferous/polleniferous taxa are well represented by trees and shrubs with 101 species belonging to various families such as Asteraceae, Anacardiaceae, Acanthaceae, Araliaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Rutaceae and Solanaceae. This flora is mostly represented by endemics (63%) or indigenous (35%) species. And most of these species (85%) belong to the primary formation. In the study area, where there are many endemic and indigenous species, the preference of the honeybee seems to be turning towards these resources. The floristic list of Ranomafana consists of more than 490 species distributed in 155 families (Ralahiarimirana et al. 2011; Ranaivoandriamanantena 2014; Tropical Ecology 2017). The number of species harvested in our study is 135, which represents 28% of the listed taxa. The rest of the taxa were flowerless, or flowers were not accessible (due to the height of the trees) or not visited by the honeybee (*Tambourissa*, *Ficus*) during our study.

I. Pollen Morphology regarding pollination

The morphology of pollen is one of the characteristics that help honeybees choose plants to forage (Peng et al. 1985; LobreauCallen & Coutin 1987; Iwanami et al. 1988; Vaissiere & Vinson 1994; Fluri et al. 2001). The morphology of pollen includes the shape and size of the pollen, the aperture types and the exine characters.

II. Pollen dispersal unit and exine ornamentation

In this study polyad pollen are represented only by four species; this pollen type is known to be found in entomophilus taxa (Cruden 2000).

The majority of pollen studied were monads (97%); this type of pollen is a common character for both entomophilus taxa and anemophilous taxa (Erickson & Buchmann 1983; Chaloner 1986). However, in 56% of the studied species, the monads were combined with rich ornamentation. These characters have an entomophilus tendency because of the ornamentations that may play a role in electrostatic charge sharing, and serve to attach pollen grains to insect legs (Erickson & Buchmann 1983; Chaloner 1986; Vaknin et al. 2000). On the other hand, the ornamentation of the exine can help to distribute the pollen load to the honeybee legs or stigma (Erickson & Buchmann 1983; Chaloner 1986; LobreauCallen & Coutin 1987; Iwanami et al. 1988; Vaissiere & Vinson 1994). The remaining observed species with more or less psilate exine might be visited by honeybees for their nectar.

The majority of pollen studied were isopolar spheroidal, prolate or oblate (95%). The symmetry and shape do not seem to play a major role in preferences of forage sources for honeybees as they collect pollen from a wide variety of floral sources with different symmetry and shape (Baker & Baker 1979; Erickson & Buchmann 1983; Boelter & Wilson 1984; Doreen & Jay 1984; Chaloner 1986; Iwanami et al. 1988; Free 1993; Vaissiere & Vinson 1994).

III. Size of pollen grains

In this present study, the sizes of pollen grain are between 5 and 200 µm. This range of size of pollen grain provides greater food value for honeybees (Simpson & Neff 1983) because the nutrient content of pollen grains is largely confined to the protoplasm (Peng et al. 1985), so the larger it is, the greater the nutrient content will be. Furthermore honeybees need visual or tactile cues offered by this size of particle to collect pollen (Wodehouse 1933; Michener et al. 1978; Roberts & Vallespir 1978; Baker & Baker 1979; Thorp 1979; Simpson & Neff 1983; Vaissiere & Vinson 1994).

A thickness of more than 1 µm of the pollen outer wall, measured as the exine, was observed in 98% of the species studied. This peculiar characteristic can also physically interfere with the aggregation process of the pollen foraged by honeybees, thus allowing grains to be harvested and attached to insect legs (Erickson & Buchmann 1983; Chaloner 1986; Vaissiere & Vinson 1994; Fluri et al. 2001).

IV. Aperture type

Most of the observed species (95%) of this study were colporate, colporoidate and porate, characters observed in eudicots such as Anacardiaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Primulaceae or Rubiaceae, which have an advanced pollination mode. The presence of apertures (colpus or porus) can have impacts on the preference of honeybees while foraging, as the apertures, which are a thinning of exine, provide an area where digestion begins (Stanley & Linskens 1974; Peng et al. 1985).

This study also supplies some additional knowledge on the morphology of pollen which have already been studied elsewhere. Particularities of pollen morphology were observed in some taxa, such as for *Acalypha indica* L. Euphorbiaceae, with its exine sculpture appearing to be scabrate or rugulate in our study, whereas it was described by Bonnefille & Riollet (1980) as psilate in East Africa. Similarly, the *Harungana madagascariensis* pollen was found to be prolate or spheroidal in our study, while Nnamani & Nwosu (2012) described it as oblate to spheroidal in Nigeria. These variations could be a geographical indicator at the varietal level.

E. Conclusions

This study allowed us to establish a list of potentially nectariferous or/and polleniferous plants present in the Ranomafana National Park in the sampled months, and ensure availability of the reference material on detailed pollen morphology. In total, 105 genera were found in the sampled area during the two seasons (December and April). This study of pollen grains is very important for botanical studies for documenting the taxa in the area (Ranomafana National Park).

The pollen morphology is also useful to identify pollen present in pellets on honeybee legs or in honey samples in order to determine the botanical and geographical origin of honey. The characteristics of the studied pollen showed the characters favouring pollination and foraging by the honeybee. Whether it is the shape, the size, the aperture or the ornamentation, these characters could favour the transfer of pollen grains to the legs of honeybees and on stigmas of flowers.

All of the species observed in this study present one or more characters expected in entomophilus pollination, such as medium or large size of the pollen grain, the presence of ornamentation in the exine, the distinct shape of pollen grains or the presence of apertures. This work supplements investigations already published on taxa used by honeybees, and it provides new knowledge about the palynological description of species for this region. To draw a more complete picture of polleniferous flora found at Ranomafana, further investigation is required in different seasons, and also deeper exploration of the role of the honeybee as a potential pollinator of this flora.

Acknowledgements

We thank the National Park of Ranomafana for authorising sampling for the purposes of this study. This work is part of the PhD of Tsiory Mampionona Rasoloarijao, recipient of a grant from Region Reunion. This work was funded by CIRAD, the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD), and Region Reunion.

Funding

This work was funded by the European Agricultural Fund for Rural Development; Region Reunion; Centre de Cooperation Internationale en Recherche Agronomique pour le Developpement.

Notes on contributors

TSIORY MAMPIONONA RASOLOARIJAO obtained his MSc from the Department of Biology and Plant Ecology at the University of Antananarivo. He is currently pursuing a PhD between the University of Reunion (France) and the University of Antananarivo (Madagascar) on plant–pollinator interactions in the area of the south-west part of the Indian Ocean.

PERLE RAMAVOVOLOLONA is a professor the University of Antananarivo. In 1986 she obtained her PhD in aeropalynology from the University of Antananarivo and began specialising in palynology and immunoallergy in 1998. Her main research interests are the palynology and the ecology of Madagascar.

RALALAHARISOA RAMAMONJISOA is an assistant professor at the University of Antananarivo. She received her PhD in 1992 from the University of Antananarivo. Her main research interests are in melissopalynology.

JOHANNA CLEMENCET is an assistant professor at The University of Reunion. Her work focuses on evolutionary biology in insular environments, with a particular interest in *Apis mellifera unicolor* in the south-west Indian Ocean islands and its interactions with the biotic environment (flora and fauna).

GERARD LEBRETON is an engineer at the French Agricultural Research Centre for International Development (CIRAD), in the UMR PVBMT unit, based in Reunion. He obtained his MSc at the EPHE of Paris in botany, and has recently specialised in palynology.

HEL ENE DELATTE is a researcher at the French Agricultural Research Centre for International Development (CIRAD). She obtained her PhD from the University of Wageningen (The Netherlands), and her HDR (authority to supervise research) diploma from the University of Reunion. Her main research interests are focused on evolutionary biology and ecology in insular environments. She is currently the head of the department of insular ecology of the unit UMR PVBMT, based in Reunion.

F. References

Adedeji O. 2005. Pollen morphology of the three species of the genus Emilia Cass.(Asteraceae) from Nigeria. Thaiszia – Journal of Botany 15:1–9.

Al-Hakimi AS, Maideen H, Latiff A. 2015. Pollen and seed morphology of Rhinacanthus nees and Hypoestes sol. ex. R. Br. (Acanthaceae) of Yemen. Sains Malaysiana 44:7–15.

Allorge L. 2008. Plantes de Madagascar: atlas. Paris: Eugene-Ulmer.

Backhaus W. 1993. Color vision and color choice behaviour of the honey bee. Apidologie 24:309–331.

Baker HG, Baker I. 1979. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. American Journal of Botany 66:591–600.

Boelter A, Wilson W. 1984. Attempts to condition the pollen preference of honey bees [Apis mellifera, behaviour]. American Bee Journal 124:609–610.

Bonnefille R, Buchet G, Friis I, Kelbessa E, Mohammed M. 1993. Modern pollen rain on an altitudinal range of forests and woodlands in South West Ethiopia. Opera Botanica 121:71–84.

Bonnefille R, Riollet G, editors. 1980. Pollens de savanes d'Afrique orientale. Paris: CNRS.

Carreira LMM, De Souza Secco R, Barth OM. 1996. Pollen morphology of the lianescent species of the genus Croton (Euphorbiaceae). Grana 35: 74–78.

Chaloner WG. 1986. Elecrostatic forces in insect pollination and their significance in exine ornament. Linnean Society Symposium Series No 12. London (UK): Academic Press; p. 103–108.

Chatterjee R, Sarkar S, Rao GN. 2014. Pollen morphology and palynotaxonomical studies of common garden plants of apocynaceae, In Kolkata, West Bengal, India. International Journal of Environment 3:109–116.

Chen S-H, Shen C. 1990. An ultrastructural study of Formosan Honey Pollen (I). Taiwania 35:221–239.

Cook SM, Awmack CS, Murray DA, Williams IH. 2003. Are honey bees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition? Ecology Entomology 28:622–627.

Cruden RW. 2000. Pollen grains: why so many? Pollen and pollination. Vienna (Austria): Springer; p. 143–165.

Doreen, Jay C. 1984. Observations of honeybees on Chinese gooseberries ('kiwifruit') in New Zealand. Bee World 65:155–166. El Ghazali GE. 1993. A study on the pollen flora of Sudan. Review of Palaeobotany and Palynology 76:99–345.

Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. GFF 74:526–527.

Erickson EH, Buchmann SL. 1983. Electrostatics and pollination. In: Jones CE, Little RJ, editors. Handbook of experimental pollination biology. New York: Van Nostrand Reinhold Inc.; p. 173–184.

Fluri P, Pickhardt A, Cottier V, Charriere J-D. 2001. La pollinisation des plantes a fleurs par les abeilles-Biologie, Ecologie, Economie. Agroscope Liebefelf-Poiseux, Centre de Recherche Apicole. 27p.

Free J. 1970. Effect of flower shapes and nectar guides on the behaviour of foraging honeybees. Behaviour 37:269–285.

Free J. 1993. Insect pollination of crops. London (UK): Academic Press. Ed. 2).

Furness C. A.. 1994. The pollen morphology of Hygrophila and Brillantaisia (Acanthaceae: Ruellieae). Acta botanica gallica 141:267–278.

Goodman SM, Benstead JP. 2005. Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. Oryx 39:73–77.

Gosling WD, Miller CS, Livingstone DA. 2013. Atlas of the tropical West African pollen flora. Review of Palaeobotany and Palynology 199:1–135.

Gould JL. 1985. How bees remember flower shapes. Science 227:1492–1495.

Hamdy R, Shamso E. 2010. Pollen Morphology of Sterculiaceae (s. str.) in Egypt and its Taxonomic Significance. Egyptian Journal of Botany 50:103–117.

Hansen BC, Wright HE, Bradbury JP. 1984. Pollen studies in the Junin area, central Peruvian Andes. Geological Society of America Bulletin 95:1454–1465.

Humbert H. 1955. Les territoires phytogeographiques de Madagascar. Annee Biologique 31: 439–448.

Iwanami Y, Sasakuma T, Yamada Y. 1988. Pollen: illustrations and scanning electronmicrographs. Tokyo (Japan): Kodansha.

Jones SE, Pearce KG. 2015. A pollen morphology study from the Kelabit Highlands of Sarawak, Malaysian Borneo. Palynology 39:150–204.

Keraudren-Aymonin M, Straka H, Simon A. 1969. Palynologia madagassica et mascarenica. Stuttgart (Germany): Steiner-Verl. Wiesbaden.

Klatt BK, Burmeister C, Westphal C, Tscharntke T, von Fragstein M. 2013. Flower volatile, crop varieties and bee responses. PLoS One 8:e72724.

Klein AM, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proc Royal Soc B: Biological Sciences 274:303.

Kratochwil A, Beil M, Schwabe A. 2009. Complex. structure of pollinatorplant interaction-webs: random, nested, with gradients or modules? Apidologie 40:634–650.

Kubitzki K. 1965. In: Spores Pe, editor. Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam; p. 147–154, Vol. VII.

Lamb JM, Wells H. 1995. Honey bee (Apis mellifera) use of flower form in making foraging choices. Journal of the Kansas Entomological Society 68:388–398.

Larsen K, Lock J, Maas H, Maas P. 1998. Zingiberaceae. Flowering Plants¢ Monocotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer; p. 474–495. Lehrer M. 1991. Bees which turn back and look. Naturwissenschaften 78:274–276.

Lienau K, Straka H, Friedrich B. 1986. Palynologia madagassica et mascarenica, Fam. 167–181. Trop Subtrop Pflanzenwelt 55:1–158.

Lobreau-Callen D, Coutin R. 1987. Ressources florales exploitees par quelques Apo€ıdes des zones cultivees en savane arboree senegalaise durant la saison des pluies. Agronomie 7:231–246.

Lobreau-Callen D, Darchen R, Le Thomas A. 1986. Apport de la palynologie a la connaissance des relations abeilles/plantes en savanes arborees du Togo et du Benin. Apidologie 17:279–306.

Lobreau Callen D, Oltmann O, Straka H. 1975. Palynologia madagassica et mascarenica. Fam99-110 Pollen Spores 17:11–57.

Louveaux J, Maurizio A, Vorwohl G. 1970. Methods of Melissopalynology: International Commission for BEE Botany of IUBS. Bee World 51: 125–138.

Menzel R, Gumbert A, Kunze J, Shmida A, Vorobyev M. 1997. Pollinators' strategies in finding flowers. Israel Journal of Plant Sciences 45:141–156.

Michener CD, Winston ML, Jander R. 1978. Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. University of Kansas Science Bulletin 51:575–601.

Ministere de l'Environnement et des For^ets M, UNEP. 2010. Quatrieme Rapport National de la Convention sur la Diversite Biologique. MEF Antananarivo: MEF.

Missouri Botanical Garden. 2017. Tropicos®. [accessed]. http://www.tropicos.org/Home.aspx.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853–858.

Nnamani C, Nwosu M. 2012. Pollen morphology of some members of the Nigerian clusiaceae and its taxonomic significance. Journal of Pharmaceutical and Biological Sciences 3:14–19.

Ntore S, De Block P, Huysmans S, Robbrecht E, Dessein S. 2003. Two new species from Gabon show the need to reduce Commitheca to the synonymy of Pauridiantha (Rubiaceae, Pauridiantheae). Botanical Journal of the Linnean Society 141:105–117.

Ohashi H, Takahashi H. 1981. Pollen morphology ofVigna angularis (Leguminosae). Journal of Plant Research 94:177–180.

Osman AK. 2006. Pollen types of the Egyptian species of tribe Lactuceae (subfamily Cichorioideae-Compositae). Acta Botanica Croatica 65: 161–180.

Palazzesi L, Pujana RR, Burrieza HP, Steinhardt AP. 2007. Pollen grain morphology of selected allergenic species native to Southern South America. Journal of the Torrey Botanical Society 134:527–533.

Parachnowitsch AL, Kessler A. 2010. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in Penstemon digitalis. New Phytologist 188:393–402.

Peng YS, Nasr ME, Marston JM, Fang Y. 1985. The digestion of dandelion pollen by adult worker honeybees. Physiological Entomology 10:75–82. Perveen A, Qaiser M. 1998. Pollen Flora of Pakistan-VIII Leguminosae (subfamily: Papilionoideae). Turkish Journal of Botany 22:73–92.

Perveen A, Qaiser M. 2005. Pollen flora of Pakistan-XLIV. Rhamnaceae. Pakistan Journal of Botany 37:195.

Petchey OL, Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecol Lett 5:402–411.

Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters 9:741–758.

Petrikin J, Wells H. 1995. Honey bee (Apis mellifera) use of flower pigment patterns in making foraging choices. Journal of the Kansas Entomological Society 68:377–387.

Punt W. 1962. Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. Plant Biology 7:1–116.

Punt W. 1987. A survey of pollen morphology in Euphorbiaceae with special reference to Phyllanthus. Botanical Journal of the Linnean Society 94:127–142.

Punt W, Blackmore S, Hoen P, Stafford P. 2003. The northwest European pollen flora Vol. 121. Amsterdam: Elsevier.

Punt W, Hoen P, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. Review of Palaeobotany and Palynology 143:1–81.

Ralahiarimirana JE, Razafimahaimodison JC, Razafitsiafajato A, Razafindraibe JG. 2011. Suivi ecologique de la vegetation dans les six plots implantes dans le parc national de ranomafana, Recensements 2011. French: TEAM Madagascar.

Ranaivoandriamanantena TT. 2014. Traits fonctionnels des especes les plus utilisees et impact potentiel de leur prelevement sur les services ecosystemiques dans le parc national de Ranomafana. Antananarivo (Madagascar): University of Antananarivo.

Randrianandianina B, Andriamahaly L, Harisoa F, Nicoll M. 2003. The role of the protected areas in the management of the island's biodiversity. In: Goodman SMB, editor. The natural history of Madagascar. Chicago: Chicago Press; p. 1423–1437.

Rao A, Ling LF. 1974. Pollen morphology of certain tropical plants. Reinwardtia 9:153–176.

Rasoarimalala L, Albers F, Straka H. 1982. Palynologia Madagassica et Mascarenica: fam. 112-119. Pollen Spores 24:65–91.

Rasolofoarivao H, Clemencet J, Ravaomanarivo LHR, Razafindrazaka D, Reynaud B, Delatte H. 2013. Spread and strain determination of Varroa destructor (Acari: Varroidae) in Madagascar since its first report in 2010. Experimental and Applied Acarology 60:521–530.

Roberts RB, Vallespir SR. 1978. Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). Annals of the Entomological Society of America 71:619–627.

Ruttner F. 1988. Biogeography and taxonomy of honeybees. SpringerVerlag; p. 284.

Schatz G. 2001. Flore generique des arbres de Madagascar, Royal Botanical Garden, Kew and Missouri Botanical Garden. Grande Bretagne: The Crowmwell Press Ltd.

Schmidt J. 1982. Pollen foraging preferences of honey bees [Apis mellifera]. Southwest Entomol 7:255–259.

Scotland RW. 1993. Pollen morphology of contortae (Acanthaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 111:471–504.

Shaw DE. 1990. The incidental collection of fungal spores by bees and the collection of spores in lieu of pollen. Bee World 71:158–176.

Simpson B, Neff J. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. In: CE Jones RL, editor. Handbook of experimental pollination biology. New York: Van Nostrand Reinhold; p. 277–293.

Stanley RG, Linskens HF. 1974. Pollen: biology biochemistry management. New York (Berlin): Springer-Verlag & Heidelberg.

Straka H. 1966. Spores Pe, editor. Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam 122–125. Vol. IX. Stuttgart (Germany): Steiner-Verl. Wiesbaden.

Straka H, Friedrich B. 1984. Palynologia Madagassica et Mascarenica: fam. 17-49: gymnospermae et monocotyledones. Akad Wiss Lit Mainz MathNaturwiss Klasse, Trop Subtrop Pflanzenwelt 49:5–89.

Straka H, Friedrich B. 1988. Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familier 65 bis 97. Trop Subtrop Pflanzenwelt 61:5–117.

Straka H, Simon A, Cerceau-Larrival MT. 1967. Spores Pe, editor. Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 155-166. 1967 ed. Vol. Vol. IX (3). Pollen et Spores. Stuttgart (Germany): Steiner-Verl. Wiesbaden.

Takahashi M, Nowicke JW, Webster GL, Orli SS, Yankowski S. 2000. Pollen morphology, exine structure, and systematics of Acalyphoideae (Euphorbiaceae), part 3: Tribes Epiprineae (Epiprinus, Symphyllia, Adenochlaena, Cleidiocarpon, Koilodepas, Cladogynos, Cephalocrotonopsis, Cephalocroton, Cephalomappa), Adelieae (Adelia, Crotonogynopsis, Enriquebeltrania, Lasiocroton, Leucocroton), Alchorneae (Orfilea, Alchornea, Coelebogyne, Aparisthmium, Bocquillonia, Conceveiba, Gavarretia), Acalypheae pro parte (Ricinus, Adriana, Mercurialis, Leidesia, Dysopsis, Wetria, Cleidion, Sampantaea, Macaranga). Review of Palaeobotany and Palynology 110:1–66.

Thorp RW. 1979. Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. Annals of the Missouri Botanical Garden 66:788–812.

Tropical Ecology, Assessment and Monitoring Madagascar. 2017. [updated 2017; accessed]. http://www.teamnetwork.org/site/ranomafana.

UNESCO. 2017. Natural World Heritage Site of UNESCO. [accessed]. http://whc.unesco.org.

Vaissiere BE, Vinson SB. 1994. Pollen morphology and its effect on pollenl collection by honey bees, Apis Mellifera L.(Hymenoptera: Apidae), with special Reference to Upland Cotton, Gossypium Hirsutum L.(Malvaceae). Grana 33:128–138.

Vaknin Y, Gan-Mor S, Bechar A, Ronen B, Eisikowitch D. 2000. The role of electrostatic forces in pollination [journal article]. Plant Systematics and Evolution 222:133–142.

Van Wyk A, Dedekind I. 1985. The genus Eugenia (Myrtaceae) in southern Africa: morphology and taxonomic value of pollen. South African Journal of Botany 51:371–378.

Vary LB, Sakai AK, Weller SG. 2011. Morphological and functional sex. expression in the Malagasy endemic Tina striata (Sapindaceae). American Journal of Botany 98:1040–1048.

Wodehouse R. 1933. Preparation of pollen for microscopic examination. Bulletin of the Torrey Botanical Club 60:417–421.

Xi Y. 1979. Pollen morphology of Guttiferae in China. Acta Botanica Sinica 21:36–41.

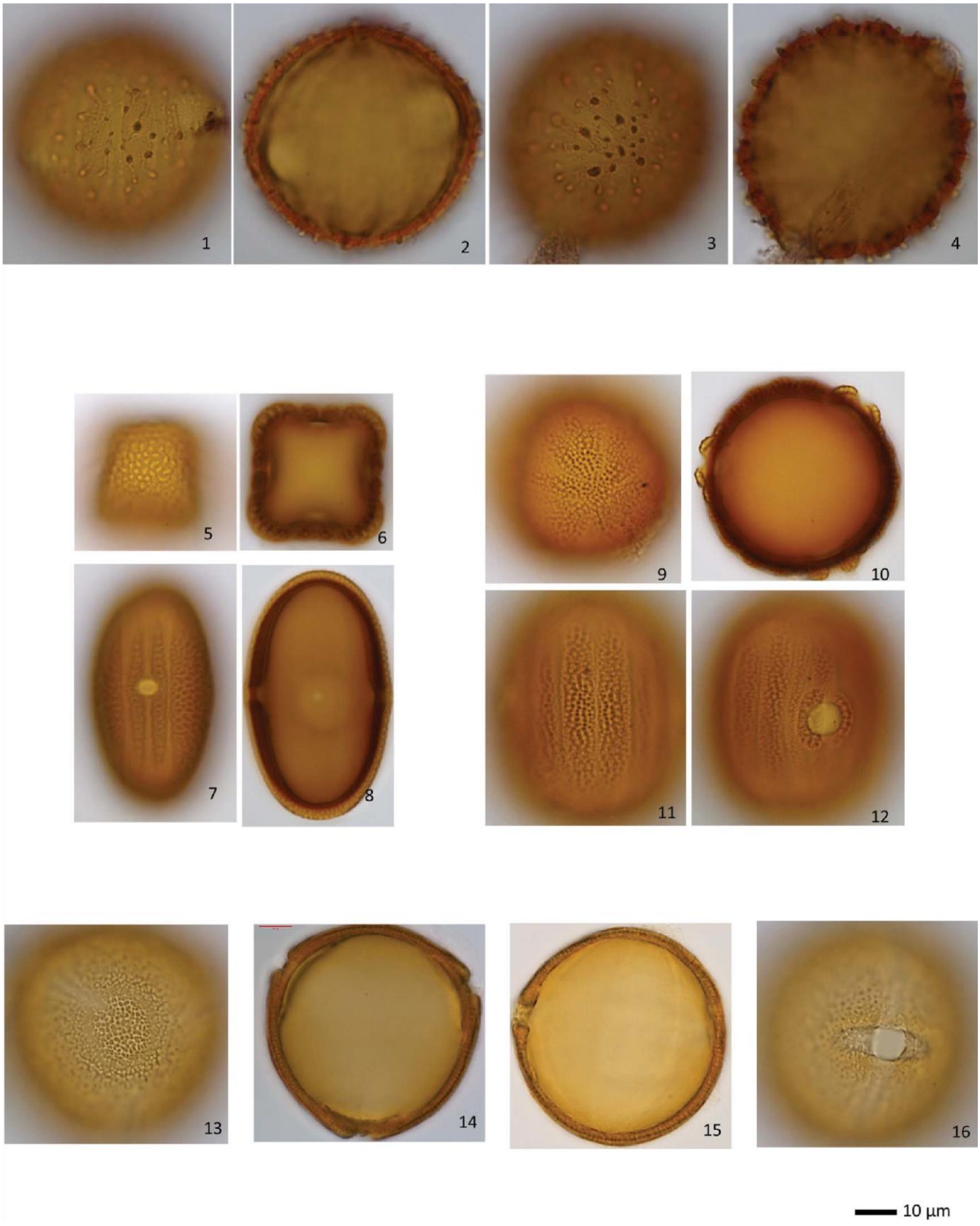


Plate 1. ACANTHACEAE: Figures 1–4. *Hygrophila anisocalyx*. Figures 5–8. *Hypoestes microphylla*. Figures 9–12. *Mimulopsis catatii*. ANACARDIACEAE: Figures 13–16. *Micronychia macrophylla*. X1000.

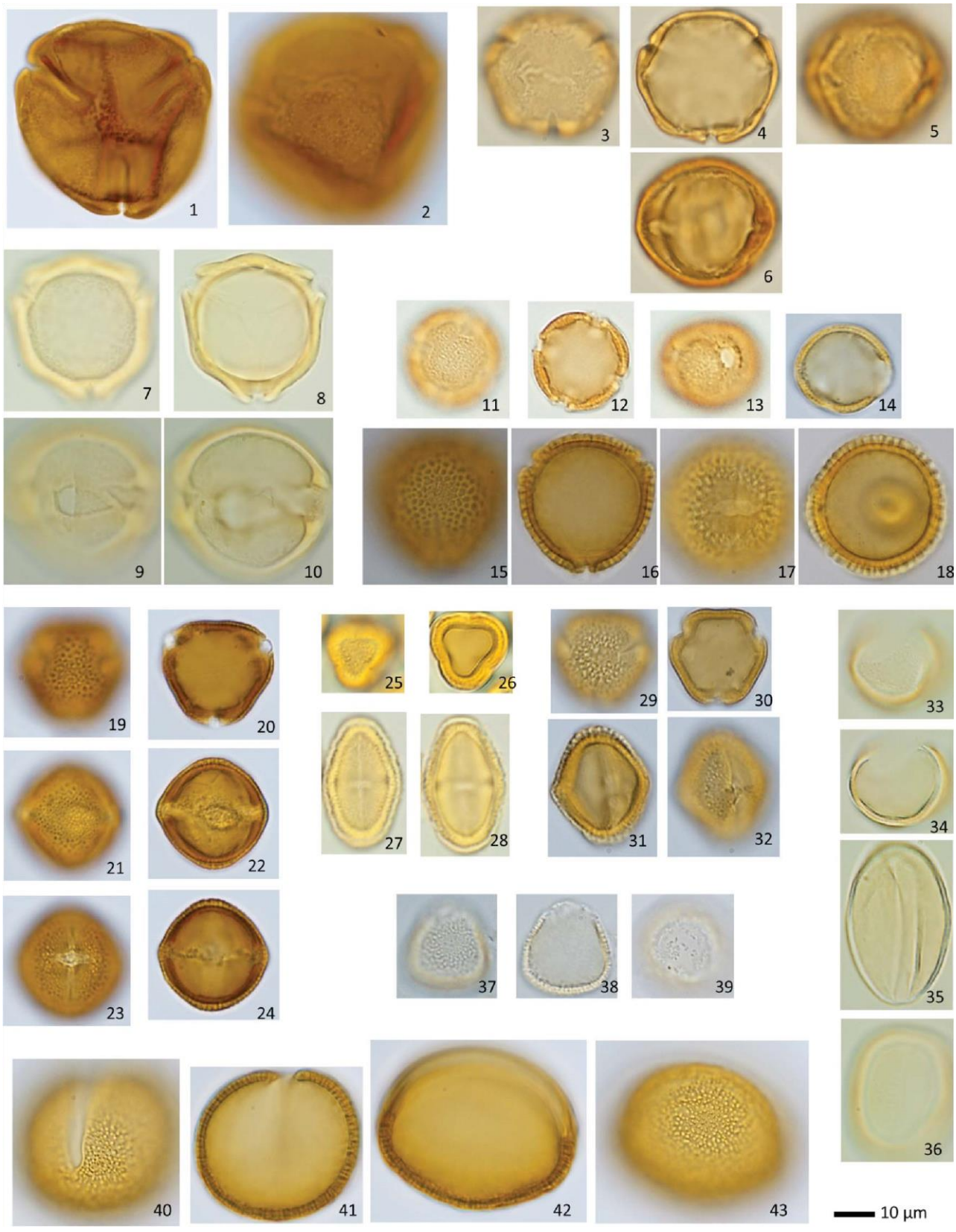


Plate 2. APOCYNACEAE: Figures 1–2. *Allamanda cathartica*. Figures 3–6. *Carissa spinarum*. Figures 7–10. *Mascarenhasia arborescens*. Figures 11–14. *Plectaneia thouarsii*. ARALIACEAE: Figures 15–18. *Polyscias fraxinifolia*. Figures 19–24. *Polyscias ornifolia*. Figures 25–28. *Polyscias madagascariensis*. Figures 29–32. *Schefflera monophylla*. ARECACEAE: Figures 33–36. *Dypsis bosseri*. Figures 37–39. *Dypsis linearis*. ASPARAGACEAE: Figures 40–43. *Dracaena reflexa* X1000.

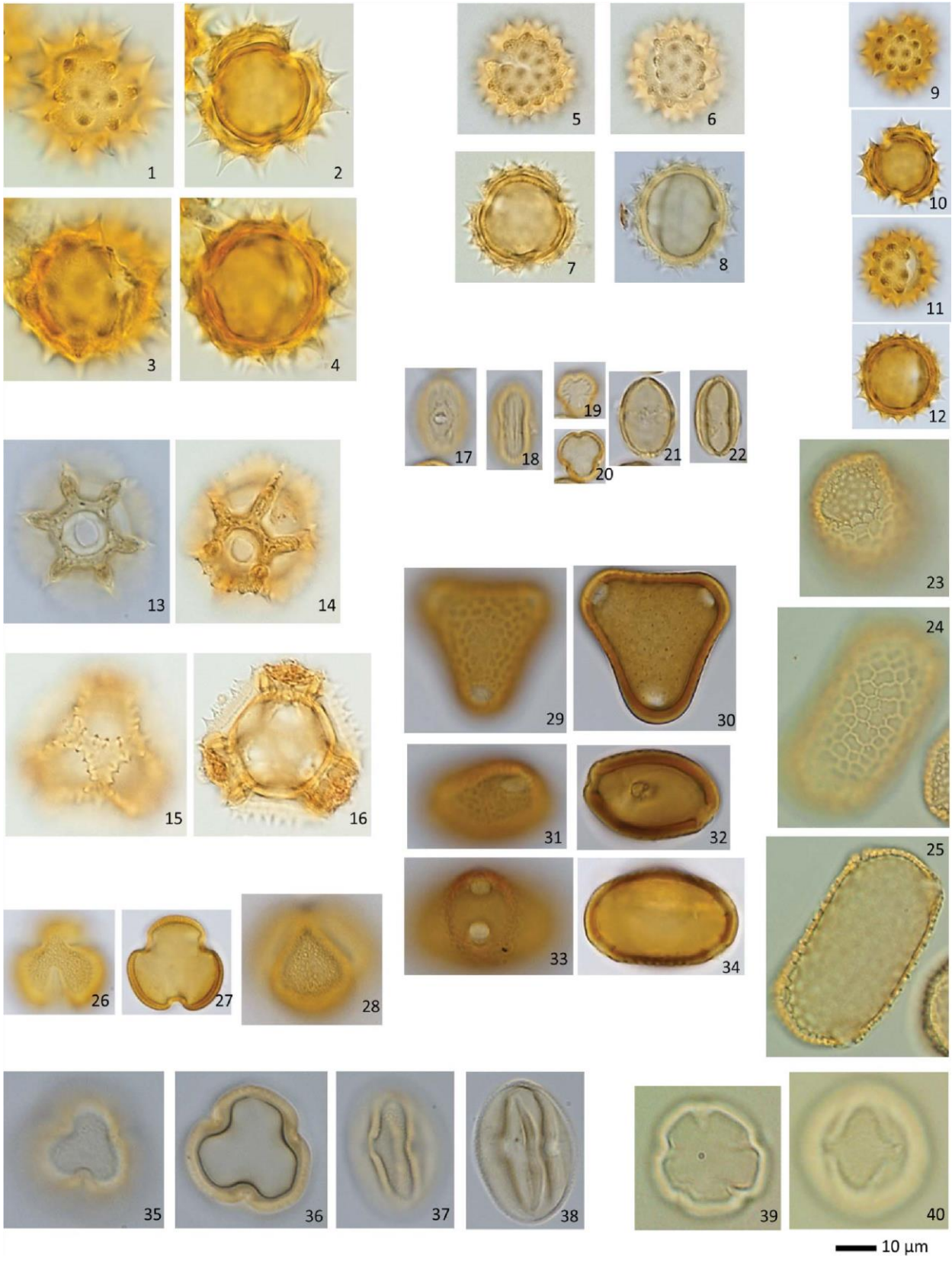


Plate 3. ASTERACEAE: Figures 1–4. *Apodocephala pauciflora*. Figures 5–8. *Emilia integrifolia*. Figures 9–12. *Helichrysum retrorsum*. Figures 13–16. *Lactuca indica*. BEGONIACEAE: Figures 17–22. *Begonia comorensis*. BALSAMINACEAE: Figures 23–25. *Impatiens baronii*. BIGNONIACEAE: Figures 26–28. *Colea floribunda*. BUDDLEJACEAE: Figures 9–34. *Buddleja axillaris* 2. CLUSIACEAE: Figures 35–38. *Garcinia asterandra*. Figures 39–40. *Garcinia cerasifer*. X1000.

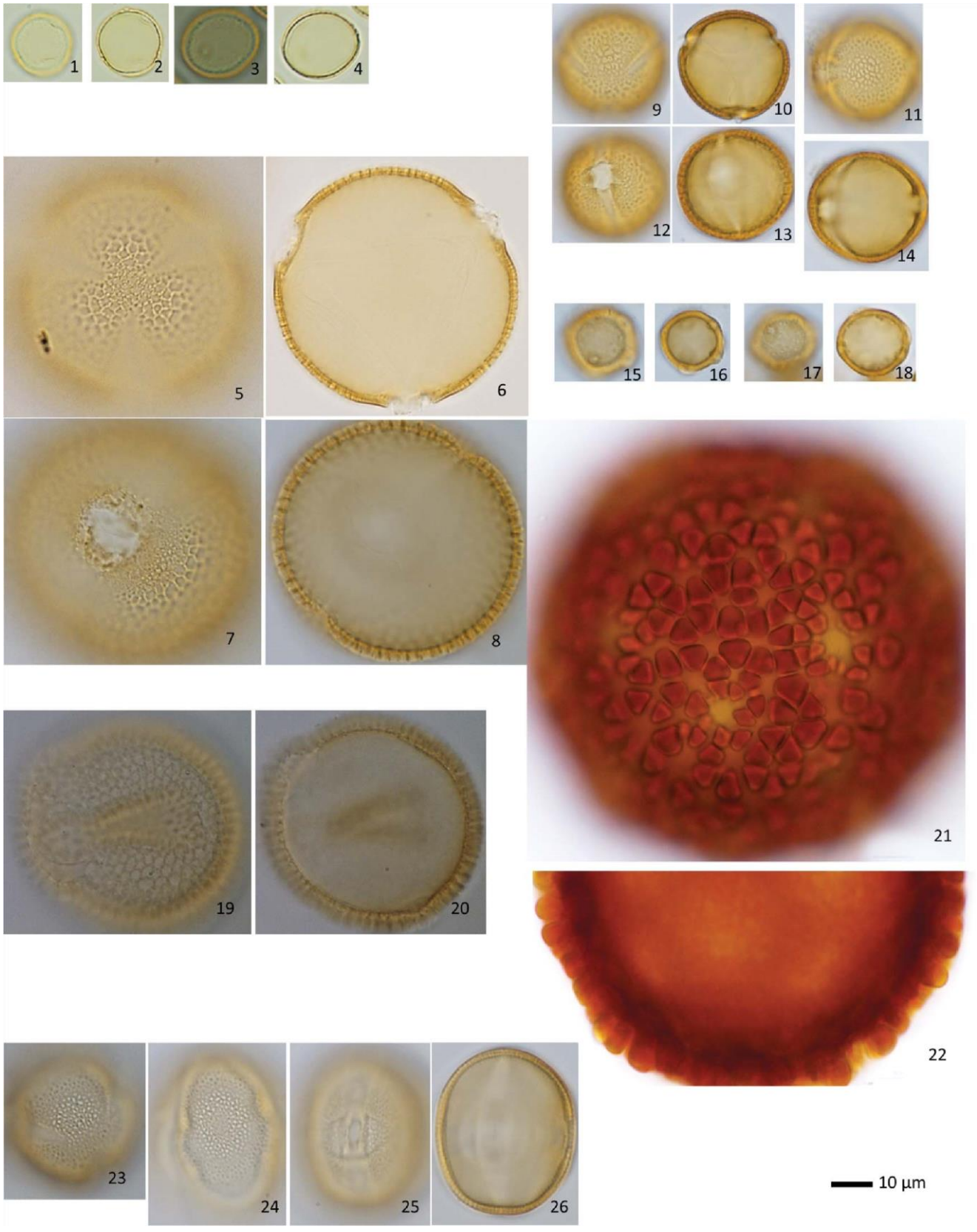


Plate 4. CONNARACEAE: Figures 1–4. *Rourea acuminata*. CUCURBITACEAE: Figures 5–8. *Raphidiocystis brachypoda*. ERHYTROXYLACEAE: Figures 9–14. *Erythroxylum sphaeranthum*. EUPHORBIACEAE: Figures 15–18. *Acalypha indica*. Figures 19–20. *Croton fianarantsoae*. Figures 21–22. *Manihot esculenta*. FABACEAE: Figures 23–26. *Abrus precatorius*. X1000.

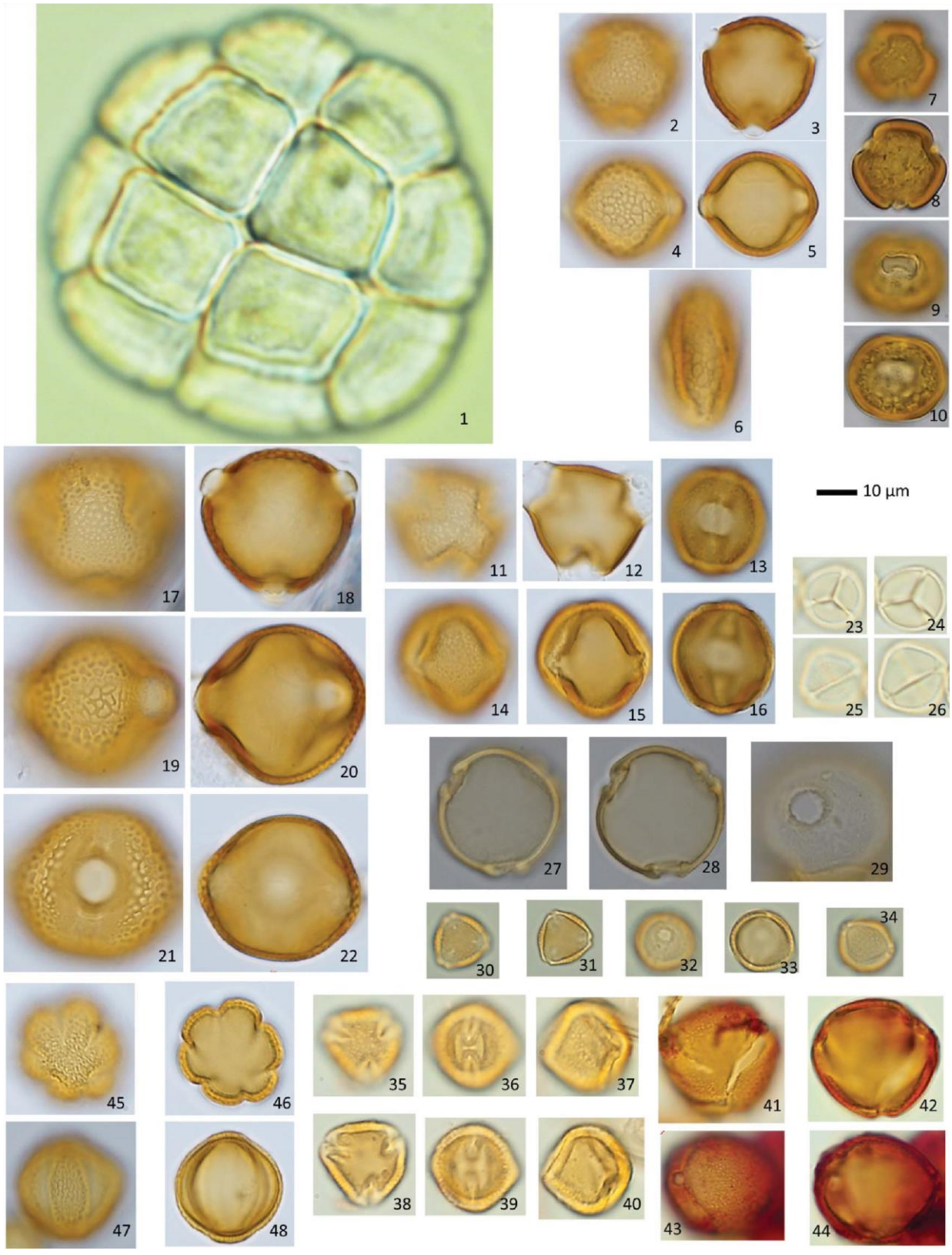


Plate 5. FABACEAE: Figure 1. *Albizia gummifera*. Figures 2–6. *Cajanus cajan*. Figures 7–10. *Dalbergia baronii*. Figures 11–16. *Tephrosia candida*. Figures 17–22. *Vigna gazensis*. Figures 23–26. *Mimosa pudica*. GENTIANACEAE: Figures 27–29. *Anthocleista amplexicaulis*. HYPERICACEAE: Figures 30–34. *Harungana madagascariensis*. Figures 35–40. *Psorospermum androsaemifolium* var. 1. Figures 41–44. *Psorospermum androsaemifolium* var. 2. LAMIACEAE: Figures 45–48. *Plectranthus persoonii*. X1000.

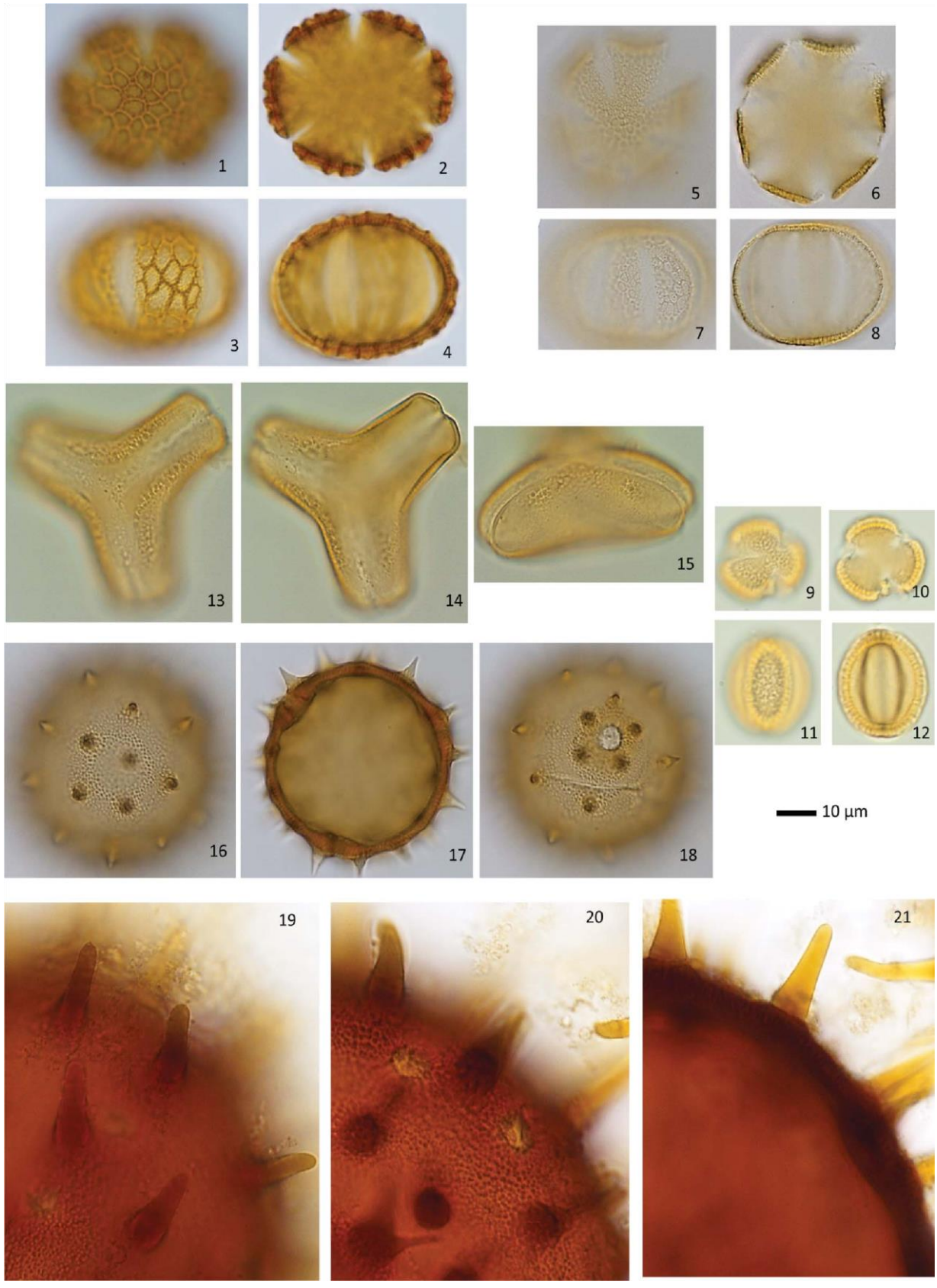


Plate 6. LAMIACEAE: Figures 1–4. *Ocimum gratissimum*. Figures 5–8. *Plectranthus hexaphyllus*. Figures 9–12. *Premna corymbosa*. LORANTHACEAE: Figures 13–15. *Bakerella clavata*. MALVACEAE: Figures 16–18. *Dombeya stipulacea*. Figures 19–21. *Hibiscus lasiococcus*. X1000.

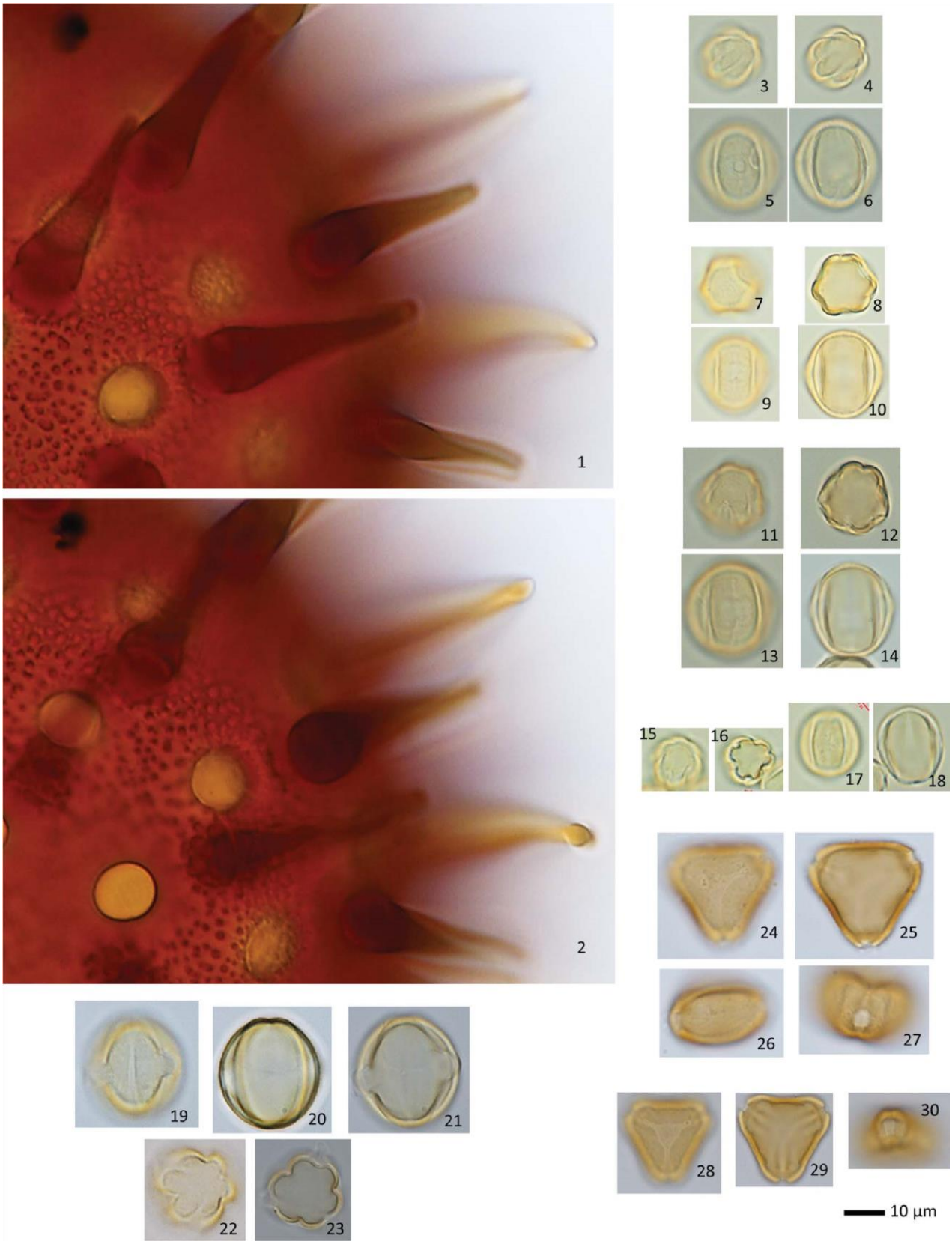


Plate 7. MALVACEAE: Figures 1–2. *Urena lobata*. MELASTOMATACEAE: Figures 3–6. *Dichaetanthera oblongifolia*. Figures 7–10. *Dionycha bojeri*. Figures 11–14. *Medinilla humblotii*. Figures 15–18. *Medinilla humbertiana*. Figures 19–23. *Tristema mauritianum*. MYRTACEAE: Figures 24–27. *Eucalyptus robusta*. Figures 28–30. *Syzygium phillyreifolium*. X1000.

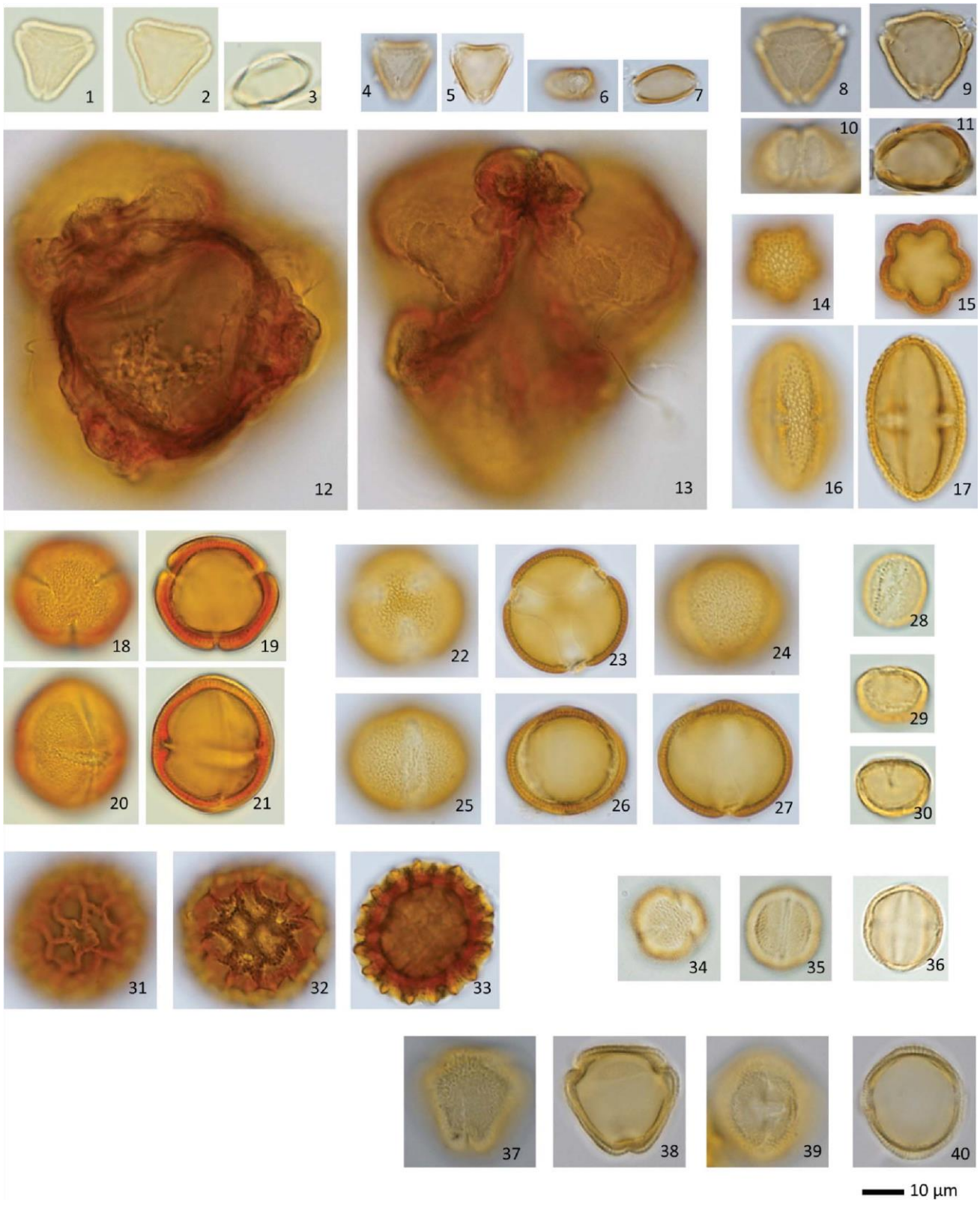


Plate 8. MYRTACEAE: Figures 1–3. *Eugenia hovarum*. Figures 4–7. *Syzygium condensatum*. Figures 8–11. *Syzygium jambos*. ONAGRACEAE: Figures 12–13. *Ludwigia octovalvis*. PHYLLANTHACEAE: Figures 14–17. *Thecacoris* madagasciariensis. Figures 18–21. *Wielandia mimosoides*. PHYTOLACCACEAE: Figures 22–27. *Phytolacca dodecandra*. PIPERACEAE: Figures 28–30. *Piper umbellatum*. POLYGONACEAE: Figures 31–33. *Polygonum mite*. PRIMULACEAE: Figures 34–36. *Maesa lanceolata*. PRIMULACEAE: Figures 37–40. *Oncostemum botryoides*. X1000.

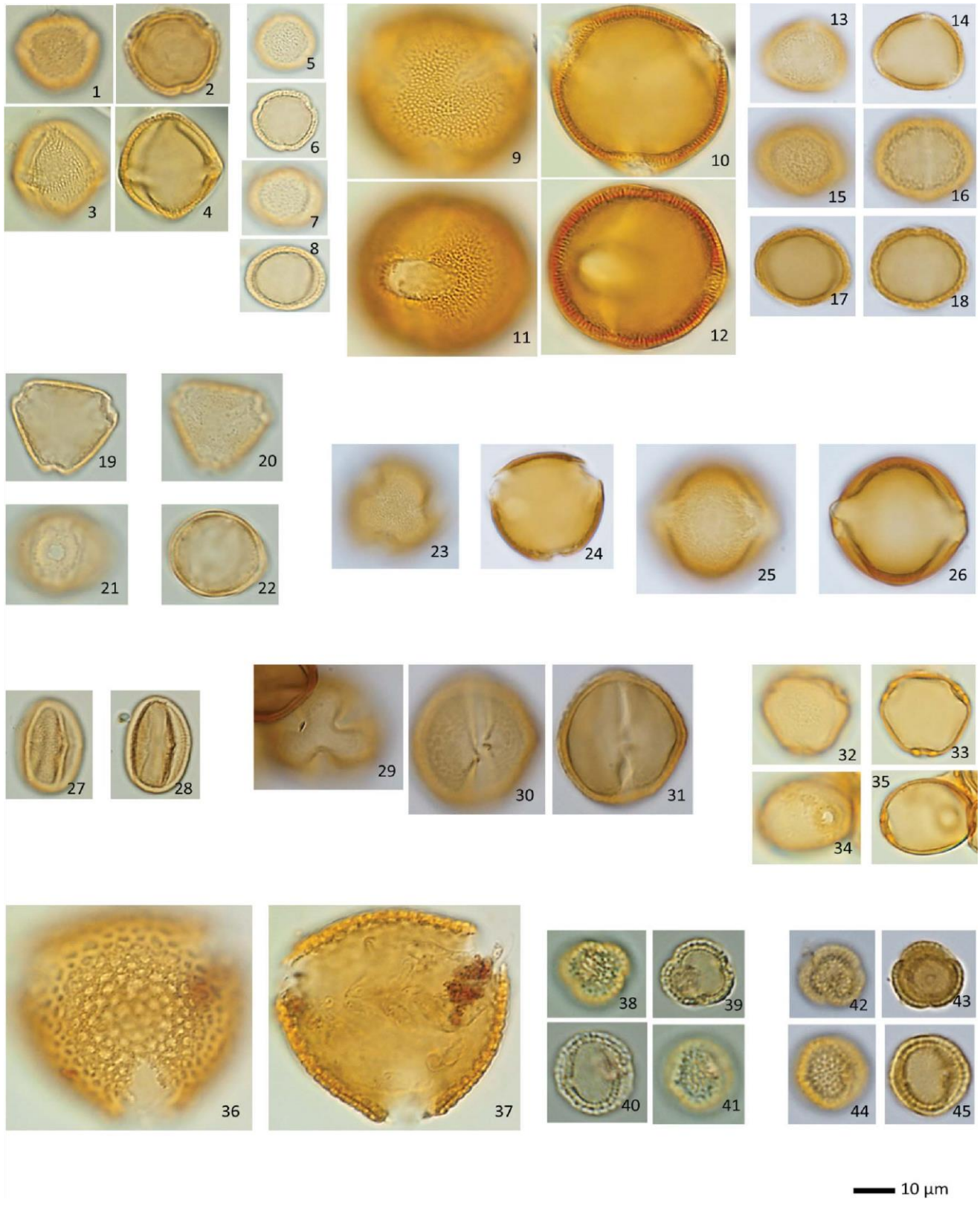


Plate 9. PRIMULACEAE: Figures 1–4. *Oncostemum brevipedatum*. Figures 5–8. *Oncostemum palmiforme*. Figures 9–12. *Oncostemum nevosum*. Figures 13–18. *Oncostemum microphyllum*. RHAMNACEAE: Figures 19–22. *Gouania phillipsonii*. ROSACEAE: Figures 23–26. *Eriobotrya japonica*. Figures 27–28. *Rubus rosifolius*. RUBIACEAE: Figures 29– 31. *Alberta magna*. Figures 32–35. *Bremeria landia*. Figures 36–37. *Chassalia catatii*. Figures 38–41. *Danais microcarpa*. Figures 42–45. *Danais pubescens*. X1000.

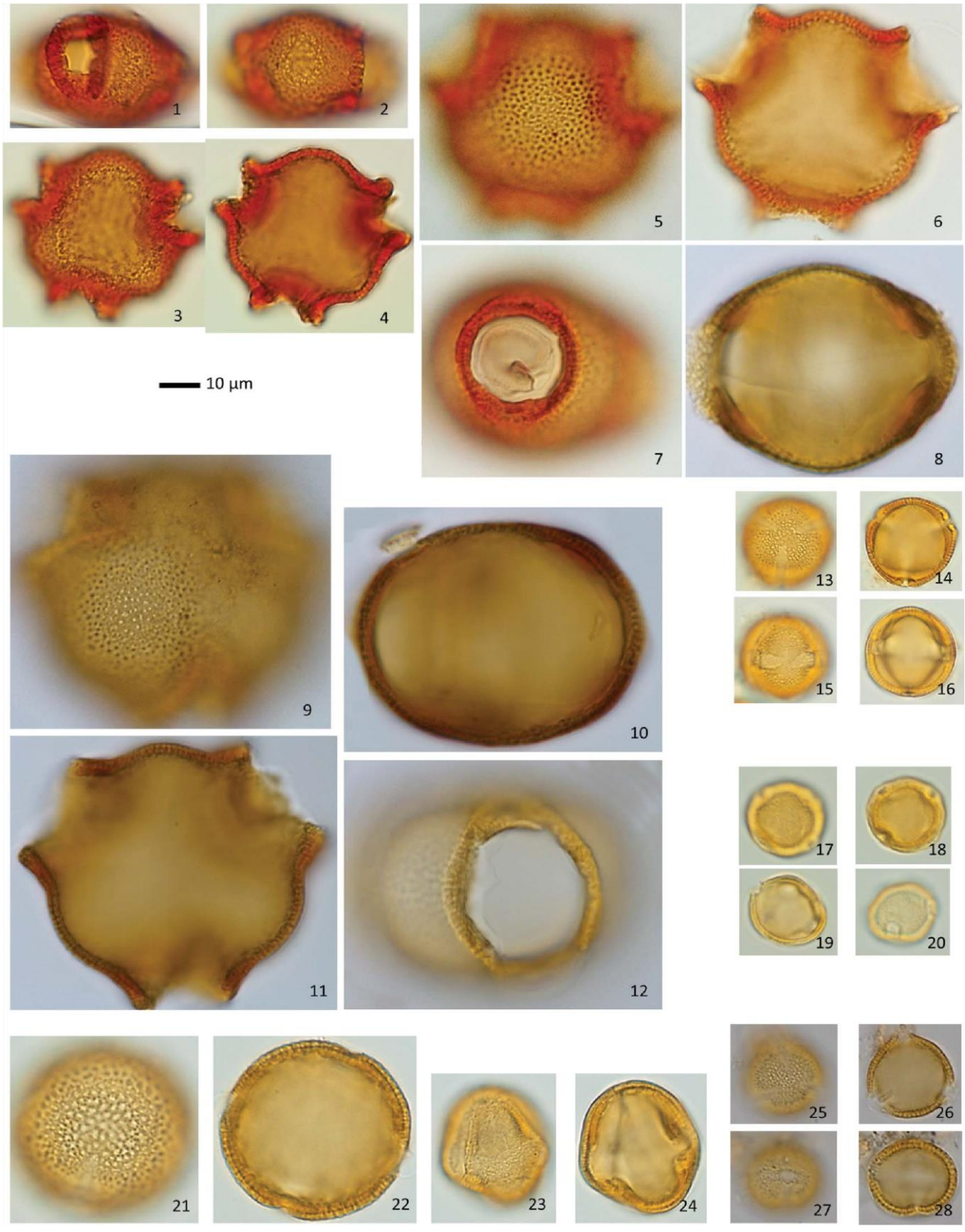


Plate 10. RUBIACEAE: Figures 1–4. *Gaertnera brevipedicellata*. Figures 5–8. *Gaertnera macrostipula*. Figures 9–12. *Gaertnera phyllostachya*. Figures 13–16. *Ixora reducta*. Figures 17–20. *Mussaenda arcuata.* Figures 21–24. *Pauridiantha paucinervis*. Figures 25–28. *Psychotria assimilis*. X1000.

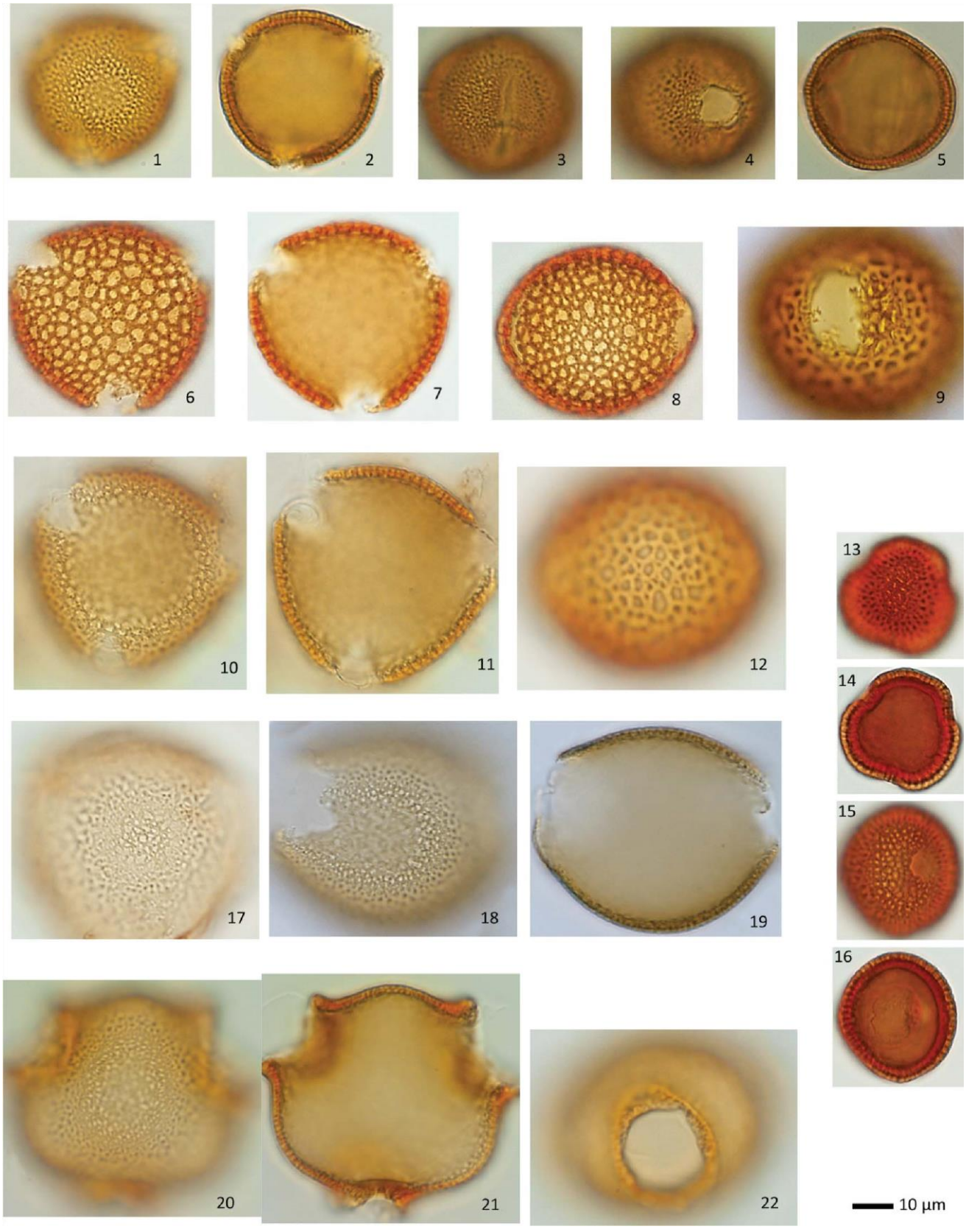


Plate 11. RUBIACEAE: Figures 1–5. *Psychotria decaryi*. Figures 6–9. *Psychotria humbertii*. Figures 10–12. *Psychotria macrochlamys*. Figures 13–16. *Psychotria reducta* var. 1. Figures 17–19. *Psychotria reducta* var. 2. Figures 20–22. *Sabicea diversifolia*. X1000.

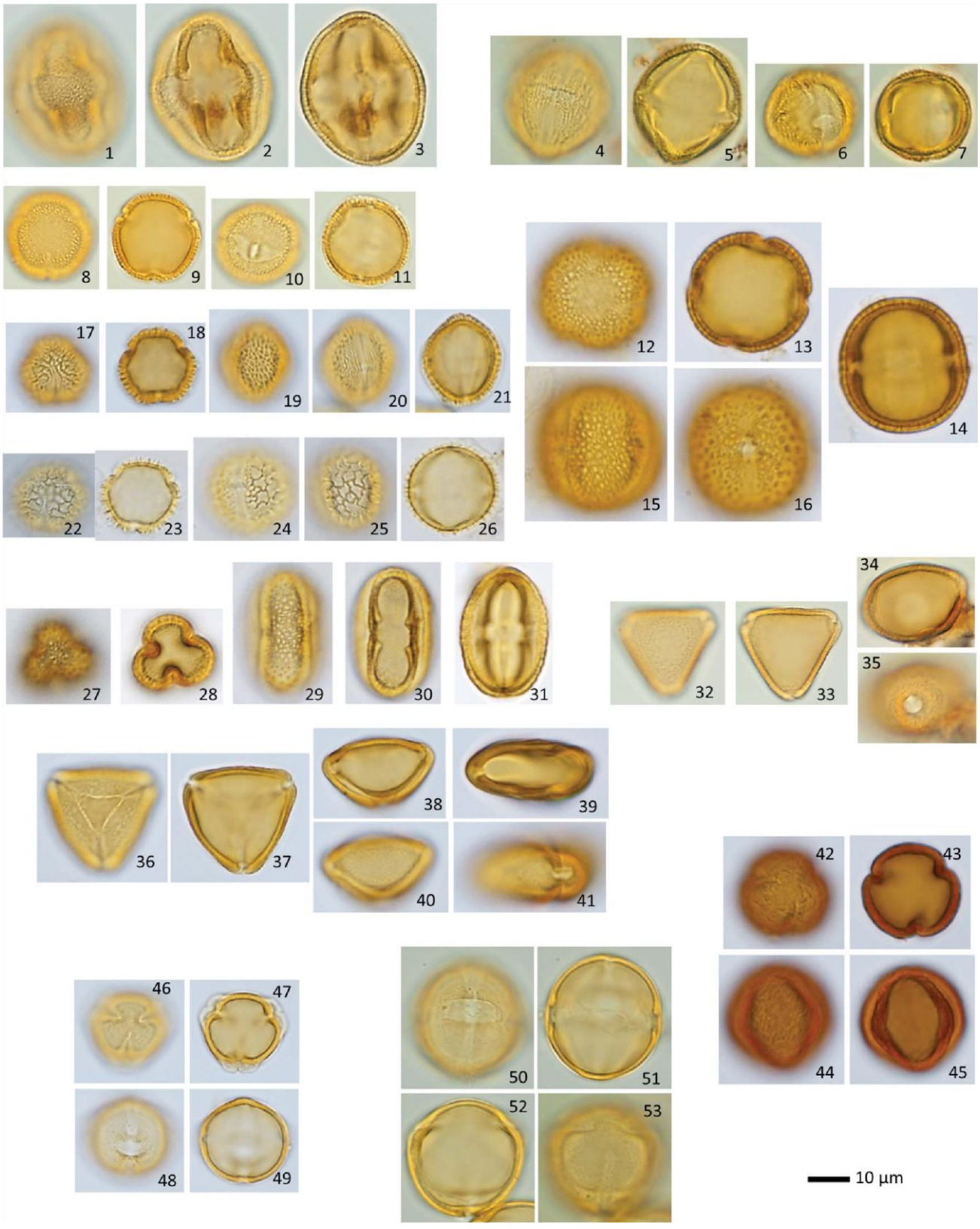


Plate 12. RUBIACEAE: Figures 1–3. *Saldinia axillaris*. Figures 4–7. *Saldinia myrtilloides*. Figures 8–11. *Tarenna spiranthera*. RUTACEAE: Figures 12–16. *Citrus aurantium*. Figures 17–21. *Toddalia asiatica*. Figures 22–26. *Zanthoxylum madagascariense*. SALICACEAE: Figures 27–31. *Homalium axillare*. SAPINDACEAE:Figures 32–35. *Allophylus cobbe*. Figures 36–41. *Tina striata*. SOLANACEAE: Figures 42–45. *Brunfelsia pauciflora*. Figures 46–49. *Solanum mauritianum*. Figures 50–53. *Solanum torvum*. X1000.

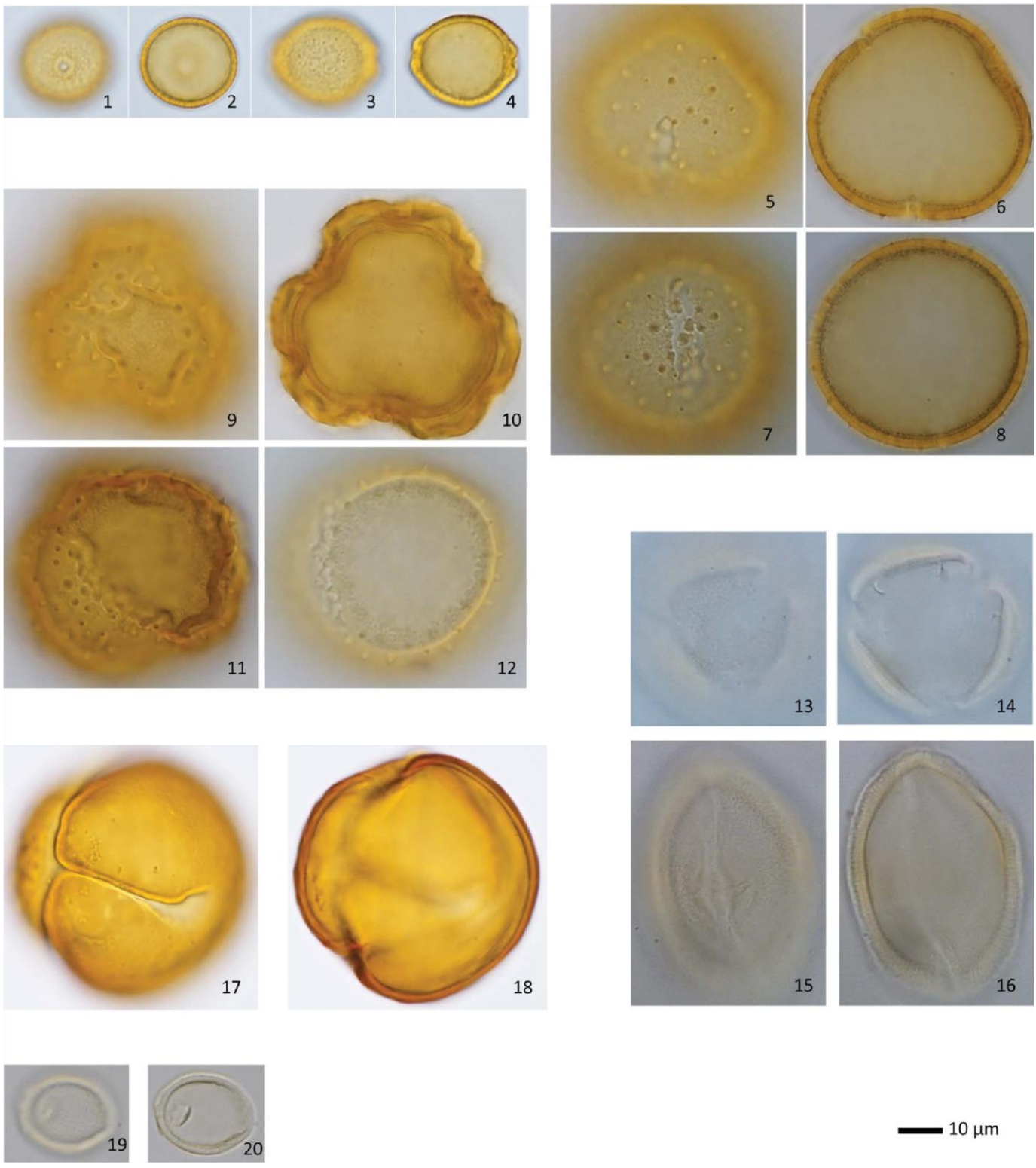


Plate 13. ULMACEAE: Figures 1–4. *Trema orientalis*. VERBENACEAE: Figures 5–8. *Clerodendrum micans*. Figures 9–12. *Clerodendrum petunioides*. VITACEAE: Figures 13–16. *Cissus comosa*. ZINGIBERACEAE: Figures 17–18. *Aulotandra trigonocarpa*. Figures 19–20. *Hedychium coronarium*. X1000.

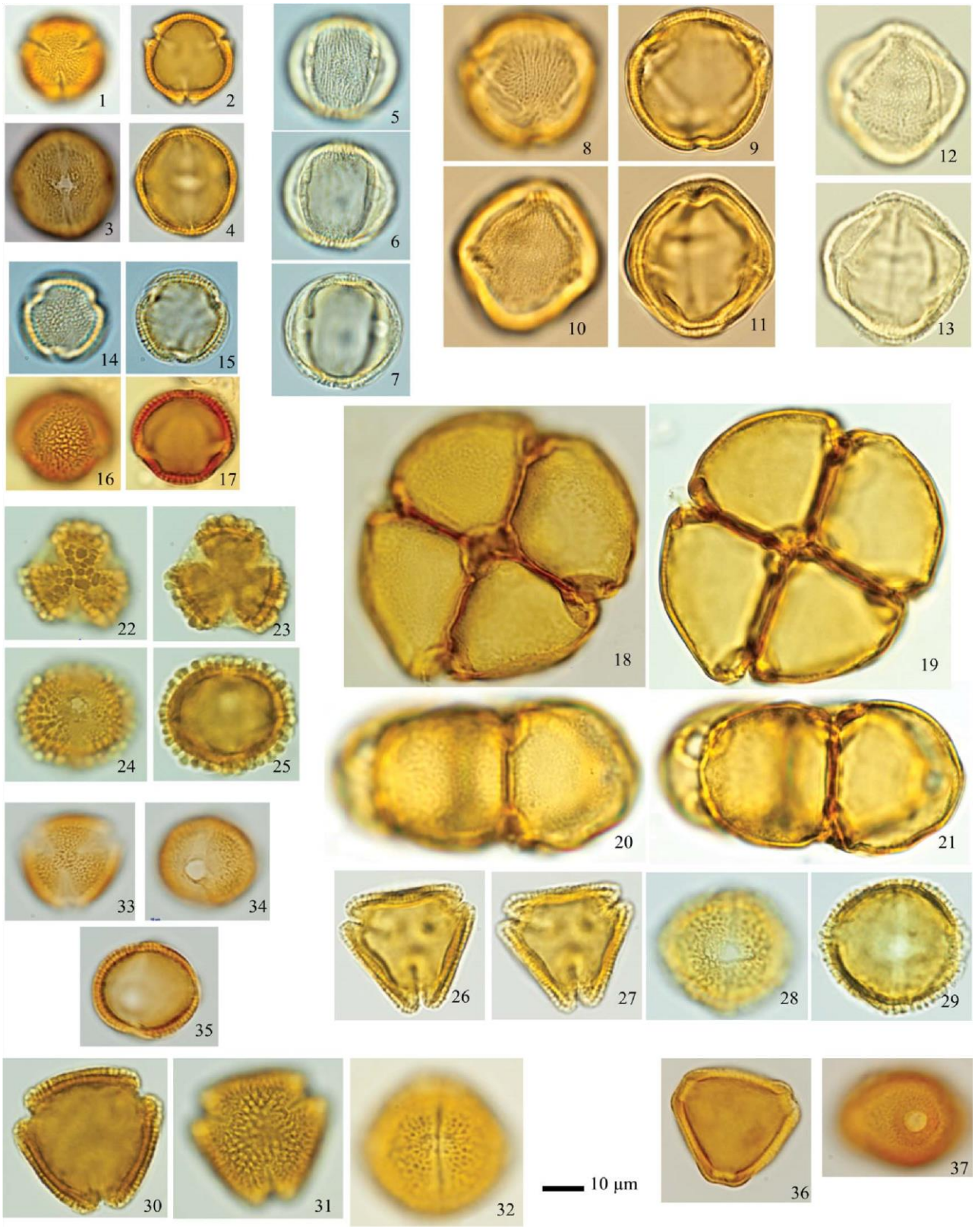


Plate 14. ANACARDIACEAE: Figures 1–4. *Abrahamaia ditimena*. Figures 5–7. *Abrahamaia thouvenotii*. Figures 8–11. *Micronychia tsiramiramy*. Figures 12–13. *Rhus thouarsii*. ANNONACEAE: Figures 14–17. *Ambavia capuronii*. APOCYNACEAE: Figures 18–21. *Craspidospermum verticillatum*. AQUIFOLIACEAE: Figures 22–25. *Ilex. mitis*. ARALIACEAE: Figures 26–29. *Polyscias fraxinifolia*. Figures 30–32. *Polyscias ornifolia*. PITTOSPORACEAE: Figures 33–35. *Pittosporum verticillatum*. PROTEACEAE: Figures 36–37. *Dilobeia thouarsii*. X1000.

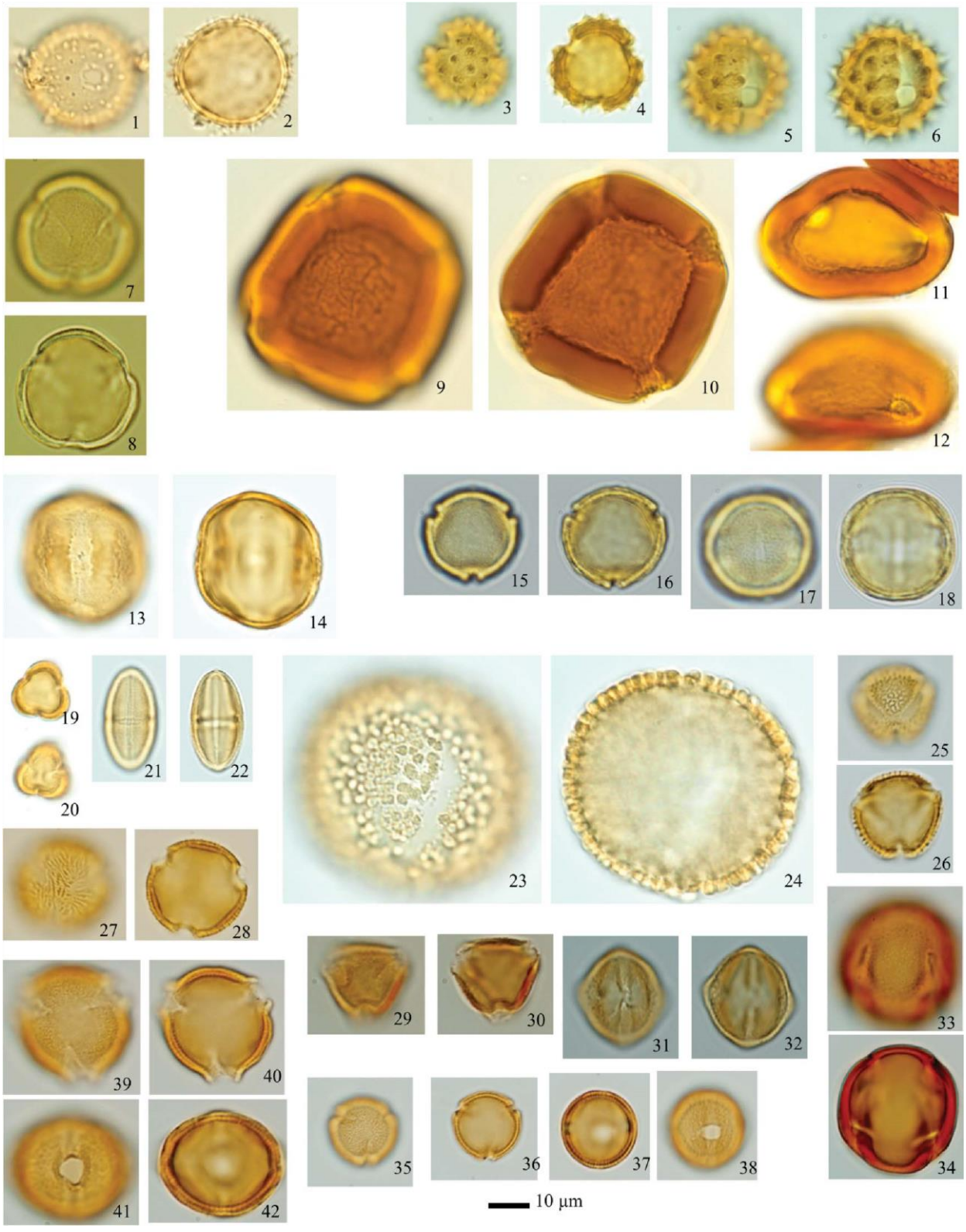


Plate 15. ARECACEAE: Figures 1–2. *Ravenea madagascariensis*. ASTERACEAE: Figures 3–6. *Distephanus garnierianus*. BIGNONICEAE: Figures 7–8. *Rhodocolea racem*osa. CLUSIACEAE: Figures 9–12. *Symphonia microphylla*. EBENACEAE: Figures 13–14. *Diospyros gracilipes*. EUPHORBIACEAE: Figures 15–18. *Macaranga alnifolia*. Figures 19–22. *Antidesma petiolare*. Figures 23–24. *Croton macrobuxus*. ICACINACEAE: Figures 25–26. *Cassinopsis madagascariensis*. LAURACEAE: Figures 27–28. *Ocotea racemosa*. ELAEOCARPACEAE: Figures 29–32. Sloanea rhodontha. MELIACEAE: Figures 33–34. *Malleastrum schatzii*. OCHNACEAE: Figures 35–38. *Ouratea obtusifolia*. PITTOSPORACEAE: Figures 39–42. *Pittosporum polyspermum*. X1000.

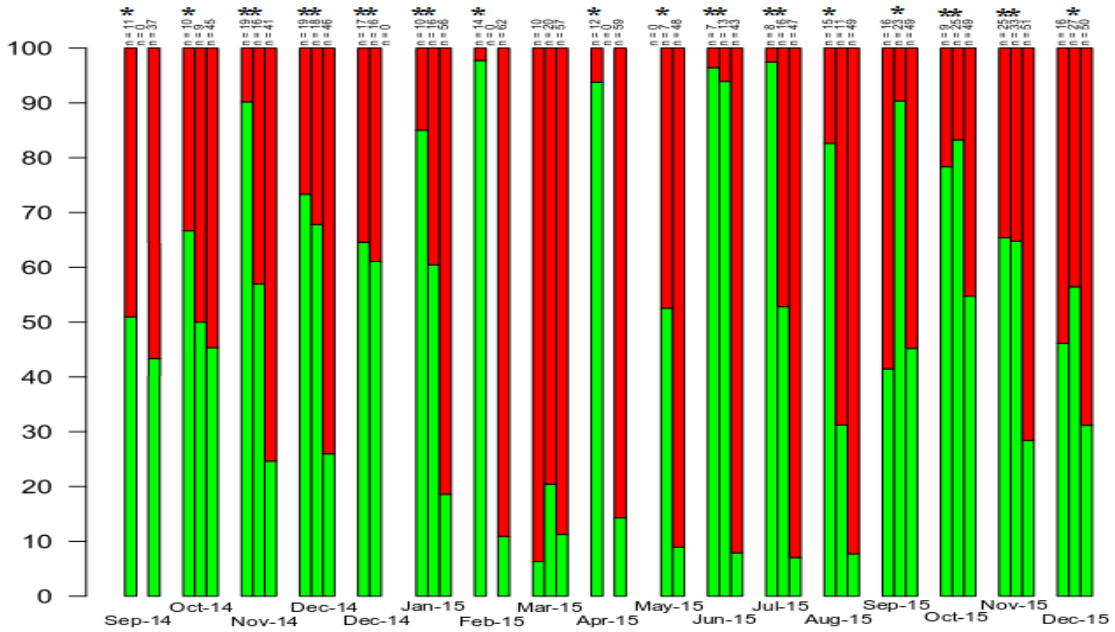


Figure 37. Proportion de plantes non indigènes (en rouge) et indigènes (vert) par rapport aux ressources en pollen récoltées par les abeilles mellifères, par date au rucher de la Mare longue : dans les pelotes de pollen (première barre d'histogramme de chaque date), détectées dans des échantillons de miel colonne (seconde barre d'histogramme), et détecté dans les plantes à fleurs en troisième. La quantité de types de pollen est indiquée par la lettre (n) en haut de la figure. "" Indique la prédominance significative des espèces indigènes sur les espèces non indigènes.*

CHAPITRE II et III : Comportement de butinage d'une sous-espèce indigène de la lignée africaine d'abeilles domestiques (*Apis mellifera unicolor* Latreille) dans une formation forestière tropicale humide à la Réunion (le cas de Mare Longue) et à Madagascar (le cas de Ranomafana)

Les chapitres II et III regroupent les résultats des interactions entre la sous-espèce d'abeille indigène de lignée A, de la zone Sud-Ouest de l'océan Indien : *A. m. unicolor* et la flore indigène de deux formations forestières tropicales ombrophiles des îles de la Réunion et de Madagascar. Pour ce faire, deux études de suivi floristique et des collectes de nectar et de pollen par l'abeille sur les deux sites ont été réalisées.

À la Réunion ce suivi a été mené pendant 16 mois. Mensuellement, les pelotes de pollen provenant de ruches situées en cœur de la forêt indigène de Mare Longue ont été collectés et analysés (située au sud-ouest de l'île). Au cours de la même période, nous avons également analysé le miel produit mensuellement en utilisant des analyses de mélissopalynologie. La phénologie des plantes a aussi été évaluée mensuellement sur 15 transects situés à un kilomètre des ruches. Au total, 14 172 individus de plantes ont été étudiées.

73 types de pollen différents ont été identifiés dans le miel et/ou dans les pelotes de pollen provenant de 38 familles de plantes. Dans les pelotes de pollen, en moyenne, 14 types de pollen ont été observés par mois et 18 mensuellement dans les miels. Pour la majorité des récoltes (13 mois), le pollen des plantes indigènes est dominant dans les pelotes de pollen collectées par les abeilles. Pendant 11 des 16 mois, le nombre de pollens d'espèces indigènes était dominant dans les échantillons de miel, malgré la dominance de la biomasse florale des espèces végétales non indigènes à la plupart des dates suivies. Ces résultats suggèrent qu'*A. m. unicolor* à La Réunion préfère les espèces indigènes lors d'un vol de recherche de nourriture, que ce soit pour le pollen ou pour le nectar, ceci malgré l'abondance de ressources florales exotiques dominantes (Figure 37). De plus, lors des vols de butinage, nous avons pu observer qu'*A. m. unicolor* préfère les strates d'arbres et d'arbustes indigènes et cela pourrait impliquer le fait que cette abeille pourrait jouer un rôle important dans la pollinisation de la flore indigène de cette forêt.

À Madagascar, le suivi a été menée pendant12 mois après les inventaires et les collectes de plantes mellifères mentionnées dans le Chapiter I. Durant cette période, des échantillons de miel ont été collectés mensuellement (8 des 12 mois) à partir d'un rucher installé en lisière de la forêt primaire de Ranomafana. Les miels ont été analysés en utilisant la méthode mélissopalynologique. Les pelotes de pollens ont été collectées à l'aide des trappes à pollens, placées à l'entrée des ruches, laissées durant 24h/mois sur chaque ruche.

La phénologie des plantes a été suivie mensuellement durant 12 mois sur 10 transects dans un rayon de 500 m au tour du rucher. L'abondance de floraison de 131 espèces de plantes appartenant à 106 genres et 52 familles dont 92% indigènes a été suivie. Cette liste de plantes est considérée comme représentative de la diversité des ressources florales présentes autour du rucher.

L'analyse des pollens dans les miels a permis d'établir une liste des plantes exploitées par l'abeille domestique dans la zone, avec 77 espèces butinées appartenant à 33 familles et 58 genres avec un taux de 91% appartenant à des taxons indigènes. 16 à 48 types polliniques ont été rencontrés dans les échantillons de miels.

Comme à la Réunion une nette préférence de visite a été observée pour les espèces de la strate des arbres et des arbustes.

*Le Chapitre 2 a été soumis pour publication: Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* L.) in a tropical rainforest of Reunion Island. Rasoloarijao T.M., Clemencet J, Lebreton G., Ramavovololona P, Ramamonjisoa Ralalaharisoa J., Riviere E. Delatte H.

CHAPITRE II: Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Reunion Island

Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Reunion Island

Rasoloarijao T.M.[1, 2, 3¶], Clemencet J[3¶], Lebreton G.[2¶], Ramavovololona P[1&], Ramamonjisoa Ralalaharisoa J.[1&], Riviere E.[2&], Delatte H.[2]*

1 Université d'Antananarivo – Département de Biologie et Ecologie Végétales – Laboratoire de Palynologie appliquée – Madagascar, BP 906, Antananarivo, 101, Madagascar.
2 CIRAD, UMR PVBMT, Saint Pierre, La Réunion 97410 France
3 Université de la Réunion, UMR PVBMT, Av René Cassin, Saint Denis, La Réunion 97715– France

* Corresponding author
E-mail: helene.delatte@cirad.fr

[¶]These authors contributed equally to this work.
[&]These authors also contributed equally to this work.

Abstract

The honeybee *Apis mellifera* L. is native to various regions of the globe including the tropical islands of the South-West Indian Ocean, a renowned biodiversity hotspot. The interaction between the indigenous flora and indigenous honeybee subspecies *A. m. unicolor* is crucial for the conservation and management of this biodiversity. The aim of this study was to investigate the interaction between *A. m. unicolor* and the native flora in one of the island's tropical rainforests. We analysed pollen pellets from hives located in a native forest near Mare Longue (in the east of the island) over 16 months. During the same period, we also analysed the honey produced using melissopalynology. The phenology of flowering plants was evaluated along 15 transects located within 1 kilometre of the hives. A total of 14 172 individuals' plants were identified and studied during the survey. 73 different pollen types were identified in honey and/or in pollen pellets from 38 plant families. In the pollen pellets, on average, 13 pollen types were observed per month. In 13 of the 16 months, native taxa were dominant in pollen pellets collected by honeybees. For 11 of the 16 months, the native species were the most present in the honey samples, despite the dominance in floral biomass (abundance x floral recouvrement) of the non-native plant species in most samples. These results suggest *A. m. unicolor* in Reunion Island prefer native species during a foraging flight whether for pollen or for nectar. *Apis. m. unicolor* prefers native tree and shrub strata and could play a major role in the pollination of native flora.

Keyword: *Apis mellifera unicolor,* Melissopalynology, foraging behaviour, native flora, Reunion Island.

A. Introduction

Insect pollinators are essential for most of the world's ecosystems, both in temperate and tropical zones (Baker *et al.* 1968, Michener 2000). Flowering plants or angiosperms provide resources to the pollinator they use to grow and reproduce, and plants in turn profit from insect pollination, which enhances or facilitates sexual reproduction and genetic recombination. This mutually beneficial relationship (mutualism) linking pollinators and flowers has led to a coevolution and diversity of the species (Crepet 1984, Michener 2000).

Of these insect pollinators, Apoidea (Hymenoptera) including honeybee (*Apis mellifera* L.) have an intimate relationship with wild flowers or crop plants as general pollinators (Potts *et al.* 2010, Faegri and Van der Pijl 2013). The morphology of honeybees (branchy hair on the body) and their foraging loyalty to plant species make them particularly effective and precise vectors of pollen (Michener 2000, Vaissière 2002).

The diet of honeybees consists of nectar and pollen (Winston 1991). This loyalty to plant resources accentuates the relation between plants and honeybees. Pollen grains from different plant species vary greatly in protein, lipid, carbohydrate, vitamin and mineral content (Di Pasquale *et al.* 2013). Nectar sugar varies in type and concentration (Winston 1991). Pollen diversity and quantity are known to affect disease tolerance and longevity in honeybees (Standifer 1967, Hanley *et al.* 2008, Mao *et al.* 2013).

Apis mellifera is considered native to Africa, the Middle East, Europe and parts of Western Asia (Sheppard and Meixner 2003, De la Rúa *et al.* 2009). This species is divided into 31 subspecies (Sheppard and Meixner 2003, Alqarni *et al.* 2011) using morphometric criteria with more than 90 morphological descriptions identified (Engel 1999).

Apis mellifera unicolor Latreille (1804) was described as endemic to Madagascar (Ruttner 1988). This endemic subspecies has a specific relationship with the native flora whatever the season (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996). This attractiveness of native species has also been observed in other areas of the world (Michener 2000) particularly in tropical Africa (Lobreau-Callen and Damblon 1994).

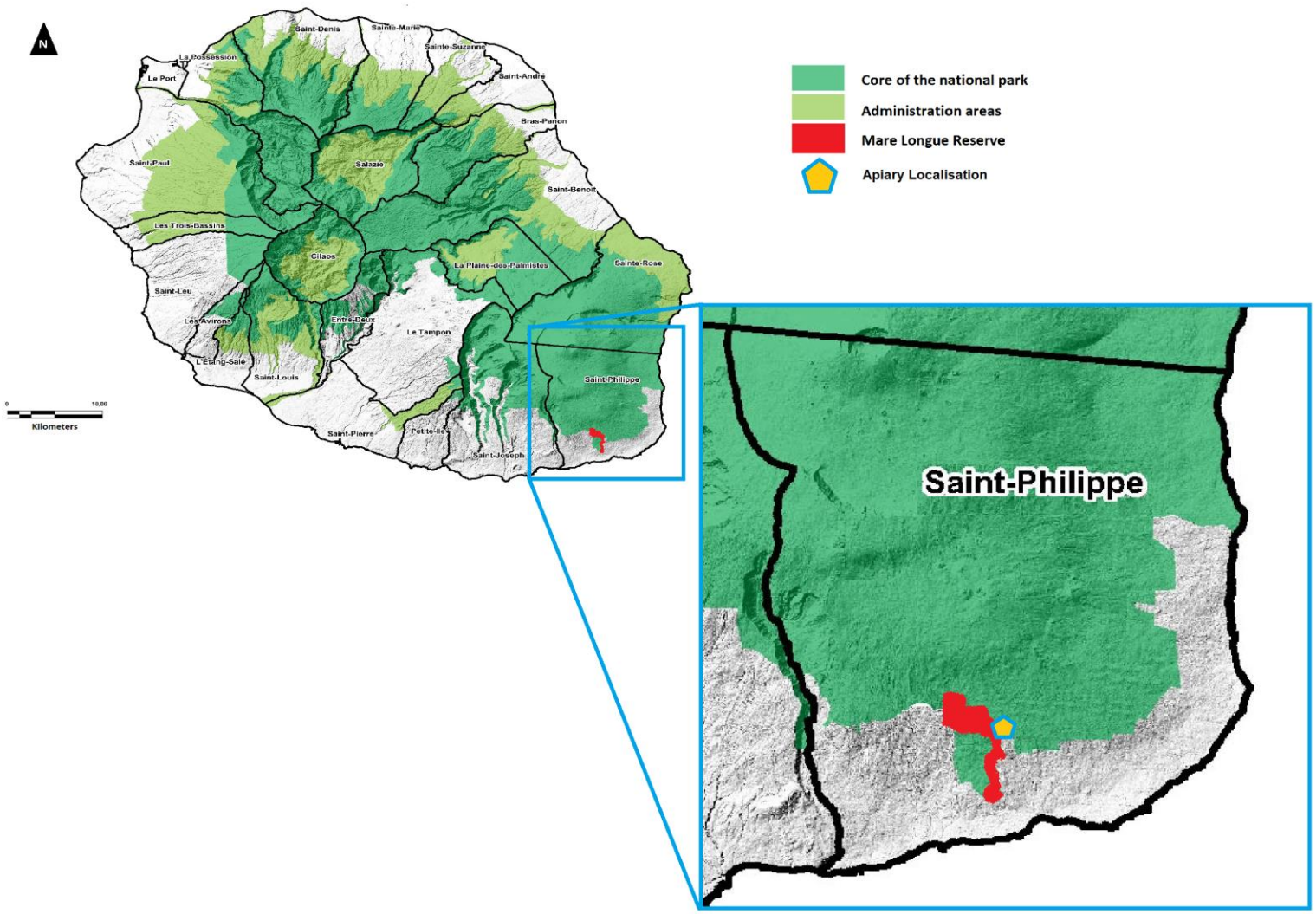


Fig. 1. Location of the apiary in the study area Mare Longue Natural Reserve in south east of Reunion Island (Indian Ocean). Modified following Parc national de la Réunion, 2015: https://habiter-la-reunion.re/le-parc-national-de-la-reunion/ (Base map: BDAlti © IGN).

In Reunion Island, located 900 km east of Madagascar, the honeybee *A. m. unicolor* is considered as indigenous (Techer *et al.* 2017). This island has a tropical climate with two main seasons. The summer (October to March) is prone to heavy rain and hurricanes. The mild winter (April to September) is cooler and drier. The tropical climate and the isolation have given rise to a high diversity of vegetation as well as a high rate of endemism (Strasberg 1996, Strasberg *et al.* 2005). One part of the biodiversity hotspot is threatened by human activity (Myers *et al.* 2000). Nevertheless, the Mare Longue Natural Reserve contains the largest species diversity in the island (Tassin *et al.* 2004). It includes trees, shrubs, herbaceous undergrowth and epiphytes (liana, orchids), most of which are unique to the Mascarenes. For this reason, this forest was categorised as a UNESCO World Heritage Site in 2010. The climax forest in Mare Longue is a 'lowland rainforest' by Strasberg (1996). However, this unique flora is facing severe threats, including from invasive alien species (Macdonald *et al.* 1991). As a result, like all natural habitats in Reunion, this area has become highly fragmented (Strasberg *et al.* 2005). In present vegetation native and non-native species coexist.

To better assess the interaction of this flora with *A. m. unicolor* in one of the island's last remaining native forests, diversity or phenology must be understood in order to study the resources used by honeybees (Brothers 1999, Villanueva-Gutiérrez 2002, Roubik *et al.* 2005, Villanueva-Gutiérrez *et al.* 2015). The pollen and nectar sources for the honeybee were studied over 16 months on an apiary located on the edge of the forest. This allowed us to assess the relationship between the native flora and native honeybee *A. m. unicolor*.

B. Materials and methods

I. Study site

The study was carried out on the edge of the Mare Longue Natural Reserve in south-east Reunion Island (21°20' 95 S and 55°44' 64 E) (Fig. 1).

II. Survey of resource diversity

The diversity of the available floral resources was assessed monthly by standard sampling procedures on 15 linear transects (50 m x 10 m), situated at a maximum of 1 km around the experimental beehives. These transects were identified by GPS and assessed over the whole study (16 months). When the experiment started in 2014, plant species diversity, abundance of each species and an estimation of the coverage of each of those species within each transect was assessed, as follows:

Abundance was noted on a scale of 1 to 5, of which 1 corresponds to 1-10 individuals, 2 to 10-25 individuals, 3 to 25-50 individuals, 4 to 50-100 individuals and 5 to more than 100 individuals. Species cover was estimated using a percentage at each stratum of the vegetation (herbaceous stratum, shrub stratum, tree stratum).

Then, every month, the phenology of each species was noted as follows: 0: flowerless, 1: 1% to 25% of the plants flowering, 2: 25% to 50%, 3: 50% to 75% and 4: very abundant flowering in more than 75% of the plants. The available floral biomass index was obtained by the product between this phenology index and the abundance of plants. Species richness was established by a botanist specialised in the flora of the island.

III. Pollen and honey sampling

In order to compare the available floral resources to the resources foraged by honeybees, a 16-month survey of six hives was conducted coupled to the estimation and the composition of floral resource availability. From September 2014 to December 2015, the six hives were sampled monthly for pollen pellets and honey. As far as possible, the evaluation of floral resources was done on the same dates.

Pollen traps described by Smith and Adie (1963) and Louveaux (1958) were inserted at the entrance of the hives and left for 24 hours. For each hive, pellets harvested the same day were pooled and counted by colour. Honeybees from a hive can harvest more than three colours. The colours can be nuanced or totally different. Ten percent of the pellets of each colour was mounted on slides with fuchsine to facilitate observation and the identification under a light microscope.

To keep the integrity of the hives, on several dates we did not harvest, honey; no samples of honey were taken on 09/09/2014, 24/02/2015 and 21/04/2015. Similarly, on 19/05/2015, we were not able to collect pollen pellets due to heavy rains. Furthermore, a phenology assessment was not carried out on one date: 31/12/2014.

IV. Honey analysis

Honey is a complex product containing several elements including pollen grains. The pollen analysis of honeys relies on the identification and counting of the pollen grains contained in a determined quantity of honey samples. Some physico-chemical treatments are required before pollen analysis to separate pollen grains. For this study, the treatment used follows the guidelines of the International Honey Commission (Louveaux *et al.* 1978, Bogdanov *et al.* 1999, Von Der Ohe *et al.* 2004) and the acetolyse method (Erdtman 1960).

One slide preparation with glycerine phenol was made for each honey sample (one from each hive and each date). For this study, 10 g of honey was extracted per hive and date and observed. The analysis has two phases: 1) a systematic recognition of pollen types present; 2) counting. Systematic recognition is performed using a microscope at x600 magnification and the identification of the type of pollen is made at x1000 in oil immersion under a light microscope. Counting is done at x400 magnification. Because of the heterogeneity of the distribution of pollen grains in the preparation, counting was carried out on different areas of the preparation along the lines of the upper and lower edges, the lines of the upper and lower quarter and the median line.

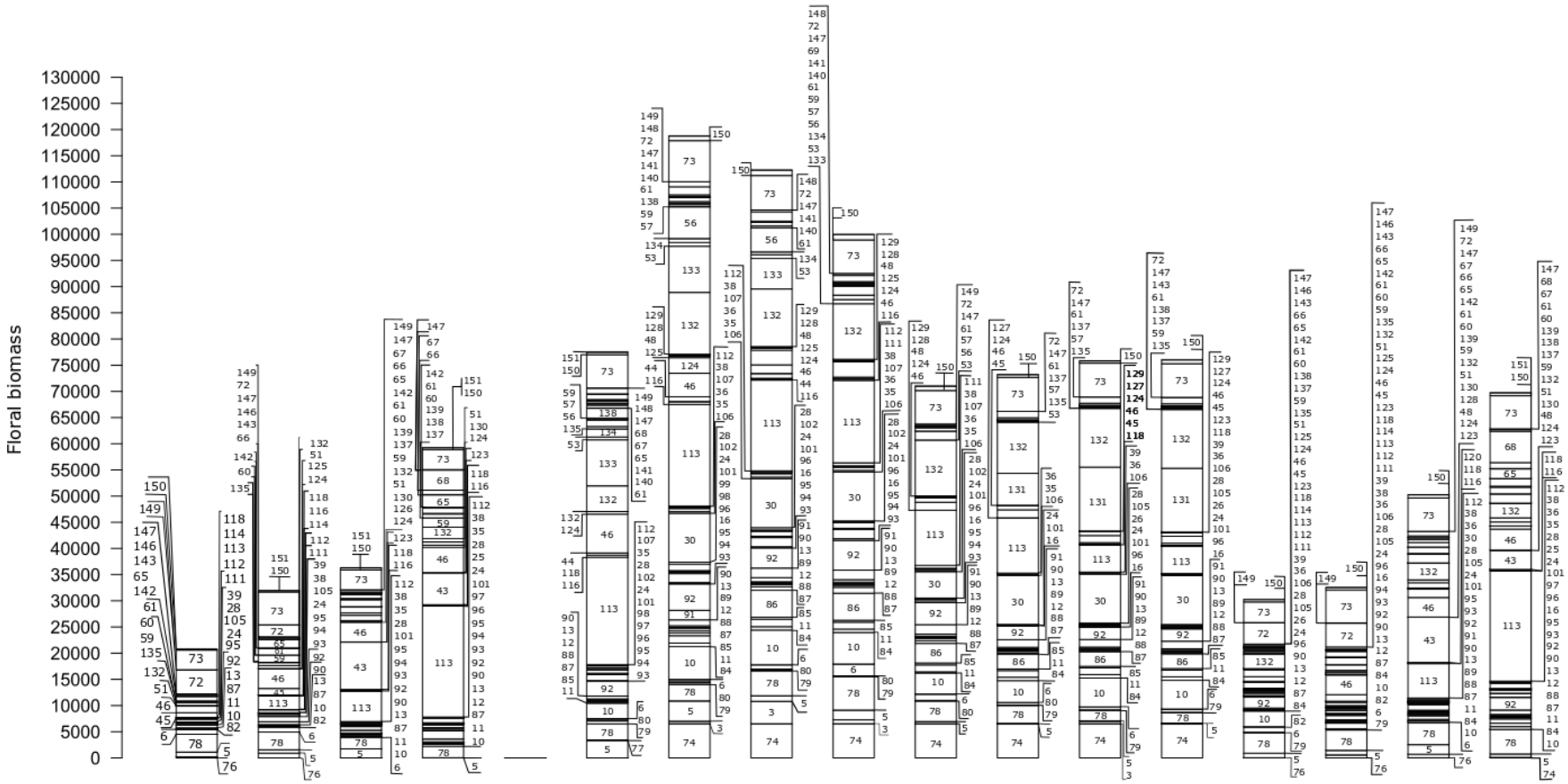
V. Pollen identification

Pollen found in honey samples and pollen pellets were identified with a light microscope (Nikon ® Eclipse Ni) at x1000 magnification with a Nikon® DS-Fi2 high-definition colour camera head. NIS-ELEMENT BR (version 4.2) software was used to acquire measurements of the pollen grains.

Every pellet of pollen was mounted with basic fuchsine. These colours pollen grains to help identification during microscopic analysis. Pollen grains were identified using comparisons with the pollen reference collection housed at CIRAD UMR PVBMT (3P, Saint-Pierre, Reunion Island) and at the University of Antananarivo (Laboratory of palynology, Madagascar), using additional pollen atlases (Association des Palynologues de Langue Française 1974, Bonnefille and Riollet 1980) and a pollen description of melliferous flora of the Natural forest of Ranomafana – Madagascar (Rasoloarijao *et al.* 2018). The terminology used for the description of pollen in this study followed Punt *et al.* (2007).

VI. Statistical analysis

Graphical representations and all statistical analyses were performed using R version 3.1.1 software (Team 2008). In order to compare the quantities of pollen pellets harvested on different dates and from different hives, comparisons of parametric averages using ANOVA and Student’s t-tests were performed. Shannon (D) Diversity indexes were calculated using R version 3.1.1 software to compare the number of species in each sample, taking into account their relative frequency, as well as for flowering species at each date. Comparisons of these indexes were made between dates, for samples of pollen pellets and honey using ANOVA and Student tests. Comparisons of proportions (prop.test) were made between different dates to compare the floral biomass of native and non-native species in pollen, honey and plant species in flowering.



Date:	Sep-14	Oct-14	Nov-14	Dec-14	Jan-15	Jan-15	Feb-15	Mar-15	Apr-15	Mai-15	Jun-15	Jul-15	Aug-15	Sep-15	Oct-15	Nov-15	Dec-15
Shannon diversity index (D):	2.01	2.09	2.04	2.05		2.30	2.69	2.76	2.64	2.52	2.41	2.33	2.32	2.44	2.07	2.31	2.22
Number of pollen type:	38	46	42	46		56	63	58	60	48	43	47	49	50	50	51	50

Fig. 2. Total biomass index per date of the vegetation using the floral biomass in the studied area (numbers refer to the species name in Appendix 2). The differences observed in the Shannon diversity index (D) were significantly different between the dates (Student, t: ttest = 38.628, df = 15, p-value < 2.2e-16). Floral biomass = Abundance x Floral recovery. The number of the species flowering in the study area (number of available pollen type) is specified for each date.

These proportions were then compared to the floral biomass proportions at each of the dates considered using a binomial test (binom.test). Comparisons of proportions (binom.test) were performed on four so-called 'dominant' types within each hive for each of the dates, in order to determine if these were different to the other types present in the pollen pellets and honey samples. Proportion comparisons (prop.test) were then performed on these four dominant types to assess the difference in abundance of the honey samples in each hive. A status-level analysis was also performed using the proportion comparison (prop.test). The Bonferroni correction was used to counteract the problem of multiple comparisons.

C. Results

I. Analyses of flora

A phenological study of the vegetation evaluated the flowering period and the relative flower biomass available as a potential resource for honeybees in the area (Fig. 2). Overall transects, there were 120 species from 62 families and 106 genera. Within those 120 species, 25 species never bloomed during the 16 months of the study. The non-native flora was represented by 64 species and the native taxa by 56 species. Dominant families were Asteraceae (12 species), Rubiaceae (8 species) and Myrtaceae (6 species). Two taxa were not identified to species level: *Mimosa* sp. L. —Fabaceae and *Sida* sp. L. —Malvaceae. Additional data collected by Eric Rivière in the Mare Longue Natural Reserve between 2001 to 2005 on phenological monitoring of native plants, internal studies by Maxime Jacquot (UMR PVBMT), and data from the studies by Cadet and Figier (1985) and Triolo (2009) were compiled in Appendix 1 where information on the floristic list present in the study area and the flowering periods of other taxa can be found. The results after the additional data give a floristic list of 256 species, 200 genera and 80 families.

The abundance of each taxon present in the 15 transects was noted during the study (Appendix). A total of 14 172 plants were identified during the survey. Of the 120 taxa considered in our study, nine taxa correspond to the most abundant plants in our study area, representing 43% of individual plants: *Clidemia hirta* Griseb. – Melastomataceae with 1250 individuals (non-native), *Psidium cattleianum* Sabine – Myrtaceae (1003 individuals, non-native), *Piper borbonense* (Miq.) C. DC. – Piperaceae (849 individuals, native), *Impatiens flaccida* Arn. – Balsaminaceae (602 individuals, non-native), *Stenotaphrum dimidiatum* (L.) Brongn. – Poaceae

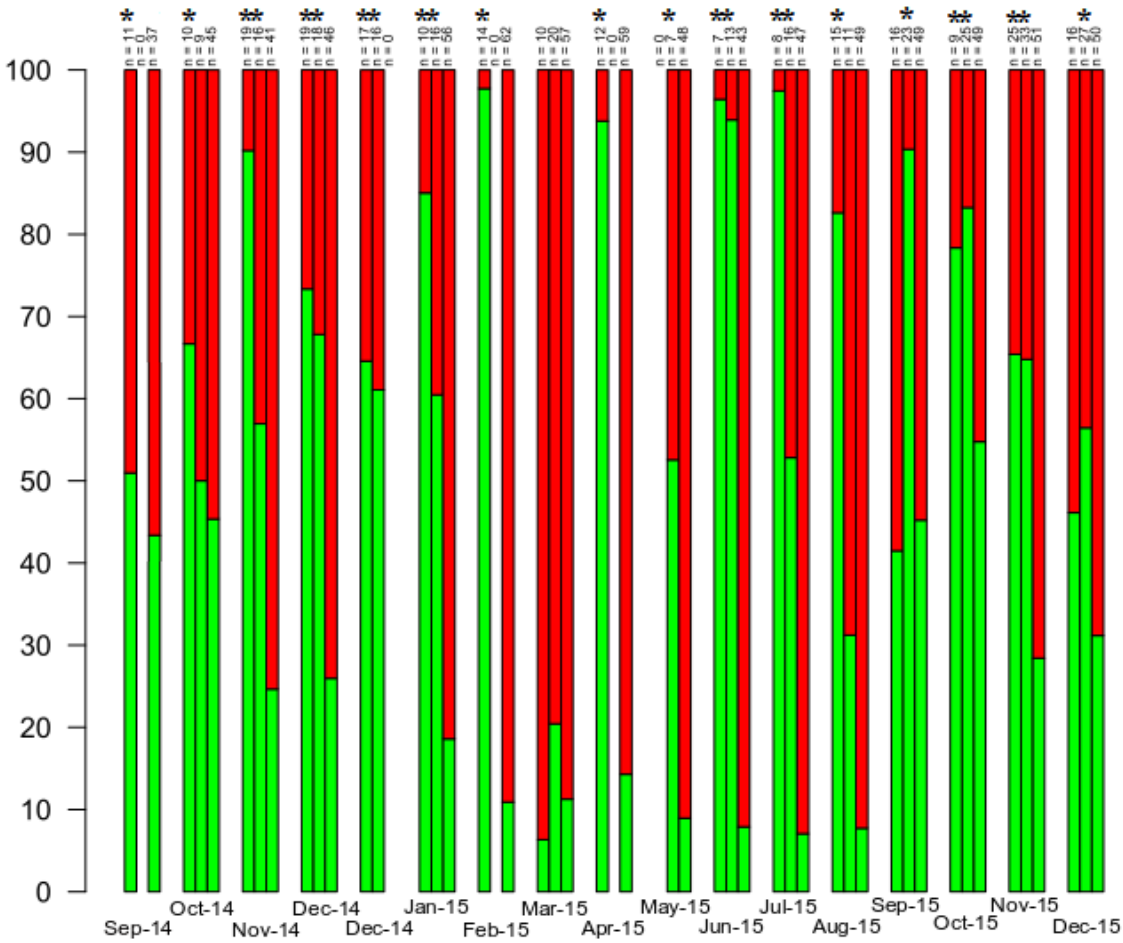


Fig. 3. Proportion of non-native (in red) and native (green) plants to pollen resources collected by honeybees per date at Mare longue apiary: directly via pollen pellets in the first column, detected in honey samples in the second column, and the detected in flowering plant in the third column. The proportions of native species were significantly different between the pollen pellets and honey samples (binom.test: p-value <0.0039), except December 2014. The third column presents the composition of the available floral biomass at the corresponding dates on the study site. At each of the dates the proportions of native species were significantly different from those of the non-native species for honey samples (prop.test: p-value < 2.2e-16), and for the pollen pellets samples (prop.test: p-value < 2.2e-16). The number of pollen type is indicating by the letter (n) in the top of the figure. "" indicate the dominance of native species between the proportion of native and non-native species.*

(548 individuals, non-native), *Ardisia crenata* Sims – Primulaceae (535 individuals, non-native), *Chassalia corallioides* (Cordem.) Verdc. – Rubiaceae (528 individuals, native), *Labourdonnaisia calophylloides* Bojer – Sapotaceae (400 individuals, native), *Stachytarpheta jamaicensis* (L.) Vahl – Verbenaceae (395 individuals, non-native).

The diversity of native taxa was superior in the tree and shrub strata whereas in the herbaceous stratum non-native flora was dominant. The evaluation of floral honeybee resources allowed us to identify 30 native and 16 non-native trees. The 5 most abundant were *Chassalia corallioides*, *Gaertnera vaginata*, *Mimusops balata* (Aubl.) C.F. Gaertn. (Sapotaceae), *Syzygium jambos*, *Doratoxylon apetalum* (Poir.) Radlk. (Sapindaceae) (Fig. 2 and Appendix 1).

In all transects, the maximum specific richness of flowering plants was recorded in February 2015 (62 taxa, 33 families) while the minimum was recorded in September 2014 (37 taxa, 27 families) (Fig. 2). The number of flowering genera varies from 37 in September 2014 to 106 in March 2015. On average, plant diversity by transect, evaluated using the Shannon index, was 3,242 (minimum = 2,009 for September 2014 and maximum = 3,379 for February 2015).

Non-native floral biomass indexes varied between 7,733 (September 2015) and 105,539 (February 2015), while those of native flora ranged from 5,351 (July 2015) to 21,662 (December 2015). Except in September 2014 and October 2015, the non-native floral indexes were always higher than the native ones. A total of 13 species (3 natives and 10 non-natives) flowered during the evaluation period (Fig. 3).

The floral biomass in the area studied were dominated by the herbaceous stratum especially the non-native species (n = 11 species), Appendix 1. During the study period, in all transects, 14 species (11 non-natives, 3 natives) dominated with 67% of the floral biomass, the most dominant were *C. hirta* (Fb = 163,944, non-native), *L. camara* (Fb = 93,485, non-native), *Euphorbia hirta* L. – Euphorbiaceae (Fb = 61,139, non-native), and *A. salicifolia* (Fb = 56,373, native). Of these species, six were flowering during the totality of study period: *A. conyzoides*, *A. theiformis*, *C. hirta*, *I. flaccida*, *L. camara* and *S. jambos*.

Table..1. List of the taxa presents in pollen pellets and/or honeys, their status (according to the floral atlas of the Mascarenes and CBNM website https://mascarine.cbnm.org/) and description of pollen grains.

n°	family	genus	species	author	status	pollen unit	symmetry	polar view	equatorial view	aperture	exine	honey	pollen pellet
1	Acanthaceae	*Hypoestes*	*phyllostachya*	Baker	e	monad	Isopolar	circular	oblate to prolate	Tricolporate	reticulate	x	
2	Anacardiaceae	*Poupartia*	*borbonica*	J.F. Gmel.	i	monad	Isopolar	lobate	prolate	Tricolporate	striate		x
3	Anacardiaceae	*Schinus*	*terebenthifolius*	Raddi	e	monad	Isopolar	lobate	prolate	Tricolporate	striate	x	x
4	Annonaceae	*Annona*	*muricata*	L.	e	polyad	heteropolar	bilateral	spheroidal	monocolpate	psilate		x
5	Aphloiaceae	*Aphloia*	*theiformis*	(Vahl) Benn.	i	monad	Isopolar	circular	prolate	Tricolporate	reticulate	x	x
6	Araliaceae	*Polyscias*	*repanda*	(DC.) Baker	i	monad	Isopolar	angular	spheroidal to prolate	Tricolporate	scabrate		x
7	Arecaceae	*Aiphanes*	*horrida*	(Jacq.) Burret	i	monad	heteropolar	bilateral	elliptic	monocolpate	perforate	x	
8	Arecaceae	*Colocasia*	*esculenta*	(L.) Schott	e	monad	heteropolar	bilateral	elliptic	monocolpate	psilate		x
9	Arecaceae	*Hyophorbe*	*indica*	Gaertn.	i	monad	heteropolar	bilateral	elliptic	monocolpate	psilate	x	x
10	Asteraceae	*Ageratum*	*conyzoides*	L.	e	monad	Isopolar	circular	spheroidal	tetracolporate to tricolporate	echinate		x
11	Asteraceae	*Bidens*	*pilosa*	L.	e	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	echinate		x
12	Asteraceae	*Erigeron*	*karvinskianus*	DC.	e	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	echinate		x
13	Asteraceae	*Hubertia*	*ambavilla*	Bory	i	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	echinate	x	
14	Asteraceae	*Taraxacum*	*officinale*	F.H. Wigg.	e	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	echinate, fenestrate	x	x
15	Bignoniaceae	*Tecoma*	*stans*	(L.) Juss. ex Kunth	e	monad	Isopolar	subcircular	prolate	Tricolporate	reticulate		x
16	Cannabaceae	*Trema*	*orientalis*	(L.) Blume	e	monad	Isopolar	subcircular	subspheroidal	Diporate	psilate	x	
17	Casuarinaceae	*Casuarina*	*equisetifolia*	L.	e	monad	Isopolar	subcircular	oblate	Triporate	scabrate	x	x
18	Celastraceae	*Cassine*	*orientalis*	Jacq.	i	monad	Isopolar	lobate	oblate to prolate	tricolporoidate	psilate	x	
19	Commelinaceae	*Commelina*	*diffusa*	Burm. f.	e	monad	heteropolar	elliptic	convexo-concave	Monocolpate	granulate	x	x
20	Cucurbitaceae	*Luffa*	*acutangula*	(L.) Roxb.	e	monad	Isopolar	angular	spheroidal	Tricolporate	reticulate		x
21	Cucurbitaceae	*Momordica*	*charantia*	L.	e	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	Tricolporate	reticulate	x	
22	Cucurbitaceae	*Sechium*	*edule*	Sechium	e	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	polycolpate 8 to 9	verrucate	x	x
23	Cucurbitaceae	*Trichosanthes*	*cucumerina*	L.	e	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	Triporate	verrucate	x	x
24	Cunoniaceae	*Weinmannia*	*tinctoria*	Sm.	i	monad	Isopolar	subcircular	subspheroidal	Tricolporate	scabrate	x	

n°	family	genus	species	author	status	pollen unit	symmetry	polar view	equatorial view	aperture	exine	honey	pollen pellet
25	Cyperaceae	*Machaerina*	*iridifolia*	(Bory) T. Koyama	i	monad	heteropolar	subcircular	elliptic	Monoporate	granulate		x
26	Ericaceae	*Erica*	*arborescens*	(Willd.) E.G.H. Oliv.	i	polyad	heteropolar	tetrad	tetrad	Tricolporate	scabrate	x	x
27	Euphorbiaceae	*Claoxylon*	*glandulosum*	Boivin ex Baill.	i	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	pentacolporate to tricolporate	granulate	x	
28	Euphorbiaceae	*Cordemoya*	*integrifolia*	(Willd.) Baill.	i	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	granulate	x	x
29	Euphorbiaceae	*Croton*	*bonplandianus*	Baill.	e	monad	Apolar	circular	spheroidal	Inaperturate	clavate	x	
30	Euphorbiaceae	*Euphorbia*	*hirta*	L.	e	monad	Isopolar	subcircular	subspheroidal	tetracolporate to tricolporate	reticulate	x	
31	Fabaceae	*Acacia*	*mearnsii*	De Wild.	e	polyad	heteropolar	angular	elliptic	tetracolporate to tricolporate	psilate	x	
32	Fabaceae	*Bauhinia*	*variegata*	L.	e	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	Tricolporate	striate	x	
33	Fabaceae	*Cassia*	*fistula*	L.	e	monad	Isopolar	circular	prolate	Tricolporate	scabrate	x	x
34	Fabaceae	*Centrosema*	*pubescens*	Benth.	e	monad	Isopolar	angular	subspheroidal	Tricolporate	reticulate		x
35	Fabaceae	*Desmodium*	*intortum*	(Mill.) Urb.	e	monad	Isopolar	angular	subspheroidal	Tricolporate	rugulate		x
36	Fabaceae	*Mimosa*	*pudica*	L.	e	polyad	heteropolar	tetrad	tetrad	Tricolporate	scabrate	x	
37	Iridaceae	*Iris*	*domestica*	(L.) Goldblatt & Mabb.	e	monad	heteropolar	elliptic	spheroidal	Monocolpate	scabrate	x	
38	Lauraceae	*Litsea*	*glutinosa*	(Lour.) C.B. Rob.	e	monad	Apolar	circular	spheroidal	Inaperturate	microspinose		x
39	Malvaceae	*Dombeya*	*cilliata*	Cordem.	i	monad	Isopolar	circular	spheroidal	Tricolporate	echinate	x	x
40	Meliaceae	*Khaya*	*senegalensis*	(Desr.) A. Juss.	i	monad	Isopolar	circular	subspheroidal	tetracolporate	scabrate	x	x
41	Myrtaceae	*Eucalyptus*	*tereticornis*	Sm.	e	monad	Isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate	x	x
42	Myrtaceae	*Eugenia*	*buxifolia*	Lam.	i	monad	Isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate		x
43	Myrtaceae	*Psidium*	*cattleianum*	Sabine	e	monad	isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate	x	x
44	Myrtaceae	*Psiloxylon*	*mauritianum*	(Bouton ex Hook. f.) Baill.	i	monad	isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate		x
45	Myrtaceae	*Syzygium*	*cymosum*	(Lam.) DC.	i	monad	isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate	x	
46	Myrtaceae	*Syzygium*	*jambos*	(L.) Alston	e	monad	isopolar	angular	oblate	tetracolporate to tricolporate	psilate	x	x
47	Pandanaceae	*Pandanus*	*purpurascens*	Thouars	i	monad	heteropolar	circular	prolate	Monoporate	echinate	x	
48	Passifloraceae	*Passiflora*	*foetida*	L.	e	monad	isopolar	circular	oblate	Hexacolpate	reticulate	x	x
49	Phyllanthaceae	*Antidesma*	*madagascariense*	Lam.	i	monad	isopolar	lobate	prolate	Tricolporate	reticulate	x	
50	Phyllanthaceae	*Phyllanthus*	*phillyreifolius*	Poir.	e	monad	isopolar	lobate	prolate	Tricolporate	reticulate	x	

n°	family	genus	species	author	status	pollen unit	symmetry	polar view	equatorial view	aperture	exine	honey	pollen pellet
51	Pittosporaceae	*Pittosporum*	*senacia*	Putt.	i	monad	isopolar	circular	prolate	Tricolporate	reticulate	x	
52	Plantaginaceae	*Plantago*	*lanceolata*	L.	e	monad	isopolar	circular	spheroidal	polyporate 8 to 14	verrucate		x
53	Polygonaceae	*Persicaria*	*senegalensis*	(Meisn.) Soják	e	monad	isopolar	circular	spheroidal	Polyporate	scabrate		x
54	Polygonaceae	*Rumex*	*crispus*	L.	e	monad	isopolar	circular	spheroidal	tetracolporate to tricolporate	reticulate	x	x
55	Proteaceae	*Grevillea*	*robusta*	A. Cunn. ex R. Br.	e	monad	isopolar	angular	oblate	Triporate	scabrate		x
56	Rosaceae	*Rubus*	*alceifolius*	Poir.	e	monad	isopolar	circular	prolate	Tricolporate	psilate to striate	x	
57	Rosaceae	*Rubus*	*fraxinifolius*	Poir.	e	monad	isopolar	circular	prolate	Tricolporate	psilate to striate	x	x
58	Rosaceae	*Rubus*	*rosifolius*	Sm.	e	monad	isopolar	circular	prolate	Tricolporate	psilate to striate	x	
59	Rubiaceae	*Antirhea*	*borbonica*	J.F. Gmel.	i	monad	isopolar	subcircular	subspheroidal	Tricolporate	reticulate	x	x
60	Rubiaceae	*Danais*	*fragrans*	(Comm. ex Lam.) Pers.	i	monad	isopolar	subcircular	prolate	Tricolporate	reticulate	x	
61	Rubiaceae	*Gaertnera*	*vaginata*	Poir.	i	monad	isopolar	subcircular	prolate	Tricolporate	reticulate	x	x
62	Rutaceae	*Toddalia*	*asiatica*	(L.) Lam.	i	monad	isopolar	subcircular	prolate	Tricolporate	reticulate		x
63	Rutaceae	*Zanthoxylum*	*heterophyllum*	Sm.	i	monad	isopolar	angular	prolate	Tricolporate	reticulate	x	x
64	Sapindaceae	*Allophylus*	*borbonicus*	(J.F. Gmel.) F. Friedmann	i	monad	isopolar	angular	prolate	tetracolporate to tricolporate	rugulo-reticulate	x	
65	Sapindaceae	*Doratoxylon*	*apetalum*	(Poir.) Radlk.	i	monad	isopolar	angular	prolate	tetracolporate to tricolporate	rugulo-reticulate	x	
66	Sapindaceae	*Molinaea*	*alternifolia*	Willd.	i	monad	isopolar	angular	prolate	tetracolporate to tricolporate	rugulo-reticulate	x	
67	Sapotaceae	*Labourdonnaisia*	*calophylloides*	Bojer	i	monad	isopolar	angular	subspheroidal	pentacolporate to tetracolporate	scabrate	x	x
68	Sapotaceae	*Mimusops*	*balata*	(Aubl.) C.F. Gaertn.	i	monad	isopolar	angular	prolate	pentacolporate to tetracolporate	psilate	x	x
69	Sapotaceae	*Sideroxylon*	*borbonicum*	A. DC.	i	monad	isopolar	angular	subspheroidal	tetracolporate	scabrate	x	
70	Solanaceae	*Solanum*	*mauritianum*	Scop.	e	monad	isopolar	angular	prolate	Tricolporate	scabrate	x	x
71	Solanaceae	*Solanum*	*torvum*	Sw.	e	monad	isopolar	angular	prolate	Tricolporate	scabrate		x
72	Stilbaceae	*Nuxia*	*verticillata*	Lam.	i	monad	isopolar	subcircular	oblate	Tricolporate	psilate	x	x
73	Verbenaceae	*Lantana*	*camara*	L.	e	monad	isopolar	subcircular	spheroidal	Tricolporate	psilate	x	

II. Pollen analysis

Table..1 gives a list of the taxa present in pollen pellets and honey with a synthetic description of each pollen grain and the status of the species. During the survey, a total of 73 pollen types identified to species levels (belonging to 38 families) were collected by honeybees and found in pollen pellets and/or honey samples. The most frequent plant families were Fabaceae and Myrtaceae with six species, then Asteraceae with five species. Four species belonged each to Cucurbitaceae and Euphorbiaceae. The 38 families were represented by 69 genera with one species each, except for *Rubus* L. with three species and *Solanum* L. and *Syzygium* P. Browne ex Gaertn. with two species. Of the 73 species identified as pollen suppliers, 40 (55%) were non-native and 33 species (45%) were native to Reunion Island.

Of the 73 species harvested by honeybees, 24 were found both in pollen pellets and honey samples, 13 of which were non-native and 11 native taxa (Table..1). Non-native taxa predominated overall. In the pollen pellets, 46 species were identified, of which 28 were non-native species and 18 native species. In honey samples, 53 species were found, of which 27 were non-native species and 26 native species (Fig. 4).

Conversely, only 42 of the 73 species found in honey and pollen pellet samples were observed in the transect within a radius of 1 km from the hives. Of the 46 species observed in pollen pellets (Fig. 5), 17 species were not found in the transect and 18 species out of 53 in honey were not observed in the transect.

For the honey samples, all hives combined, we harvested an average of 18 species on each date according to the pollen recovered in the samples (Fig. 4). Similarly, an average of 14 species were observed per sample date in pollen pellets. The maximum number of pollen pellets harvested was in December 2014 with 24,369 pollen pellets and the minimum was in June 2015 with 1,102 pellets (Fig. 5). Only 0.01% (n = 119) of the pollen pellets harvested by honeybees in the study period in all hives had two pollen types or taxa in the same pellet (*Psidium catleianum* Sabine – Myrtaceae, *L calophylloides*, *Grevillea robusta* A. Cunn. ex R. Br. – Proteaceae, *A. theiformis).*

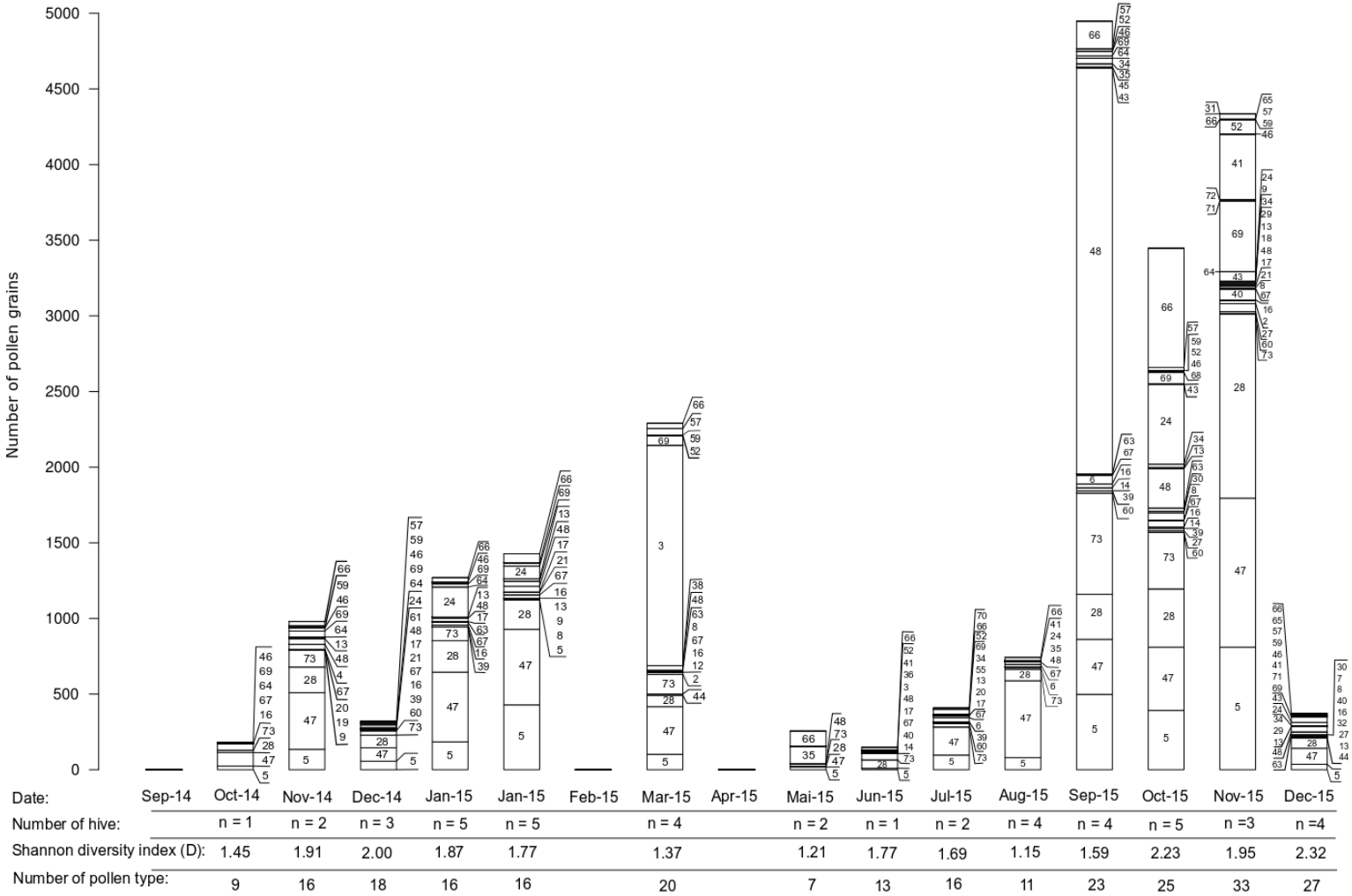


Fig. 4. Total number of pollen grains in honey samples in Mare Longue during the study (September 2014 to December 2015). For each date (September 14 to December 15) the number of hives analysed (number of hive), the contribution of pollen types (numbers refer to the species name in Appendix 2), the Shannon diversity index (D) and the number of the species harvested by honeybees (number of pollen types) are given. The differences observed in the honey samples (D) were not significantly different between dates (ANOVA, Df = 13, F value = 1.709, Pr (>F) = 0.109). The diversity of the pollen types is significantly different from that of the flowering species at each of the dates (Student: t: ttest: = -5.7734, df = 20.783, p-value = 1.031e-05).

The total amount of pollen grains collected from all hives on a given date varied between 2.46 g (August 2015) and 61.64g (December 2014) with a standard deviation of 19.89. The weight varied considerably depending on the date and the number of hives harvested. The quantity of pollen pellets harvested was not significantly different between dates (ANOVA, Df = 1, F value = 2.212, Pr (>F) = 0.142), but significantly different between hives (ANOVA, Df = 5, F value = 3.386, Pr (>F) = 0.009).

Within pollen taxa harvested, *A. theiformis* (native) was the only species harvested during the entire survey (Appendix). In this study, species flowering over a long period were also the most harvested including *Cordemoya integrifolia* (Willd.) Baill. – Euphorbiaceae (native), *Pandanus purpurascens* Thouars – Pandanaceae (native) and *Syzygium jambos* (L.) Alston – Myrtaceae (non-native).

Of the 46 taxa harvested by honeybees for their pollen, only 10 species were observed in the all hives sampled: *A. theiformis, Taraxacum officinale* F.H. Wigg. – Asteraceae, *C. integrifolia, Cassia fistula* L. - Fabaceae, *Dombeya cilliata* Cordem. – Malvaceae, *Eucalyptus tereticornis* Sm. – Myrtaceae, *S. jambos, P. purpurascens, Gaertnera vaginata* Poir. - Rubiaceae and *L. calophylloides* (Fig. 5).

For the entire study period, the number of pollen grains counted in honey samples varied from 148 to 4,948 grains in September 2015 and June 2015, respectively. The diversity of pollen types varied from seven in May 2015 to 33 species in November 2015.

Pollen diversity (Shannon index) was not significantly different between sampling dates (ANOVA, Df = 13, F value = 1.709, Pr (>F) = 0.109), and not significantly different between hives (ANOVA, Df = 1, F value = 0.502, Pr (>F) = 0.483). The maximum amount of pollen grains observed in honey samples was from September 2015 to November 2015 with an average of 4,244±733.9 pollen grains from a total of 43 species.

The diversity (Shannon index) of taxa observed was not significantly different between pollen pellets and honey samples for each of the dates (Student t-test = 1.589, df = 26.04, p-value = 0.1242). However, the quantity of pollen types found in honey was nevertheless still higher than in pollen pellets. Of all samples, two plant species had been harvested on every sample date of the study: *A. theiformis* and *N. verticilata*. Some species with a high floral biomass were not harvested by honeybees (either honey or pollen pellets) such as *C. hirta, L. camara* and *A. salicifolia*.

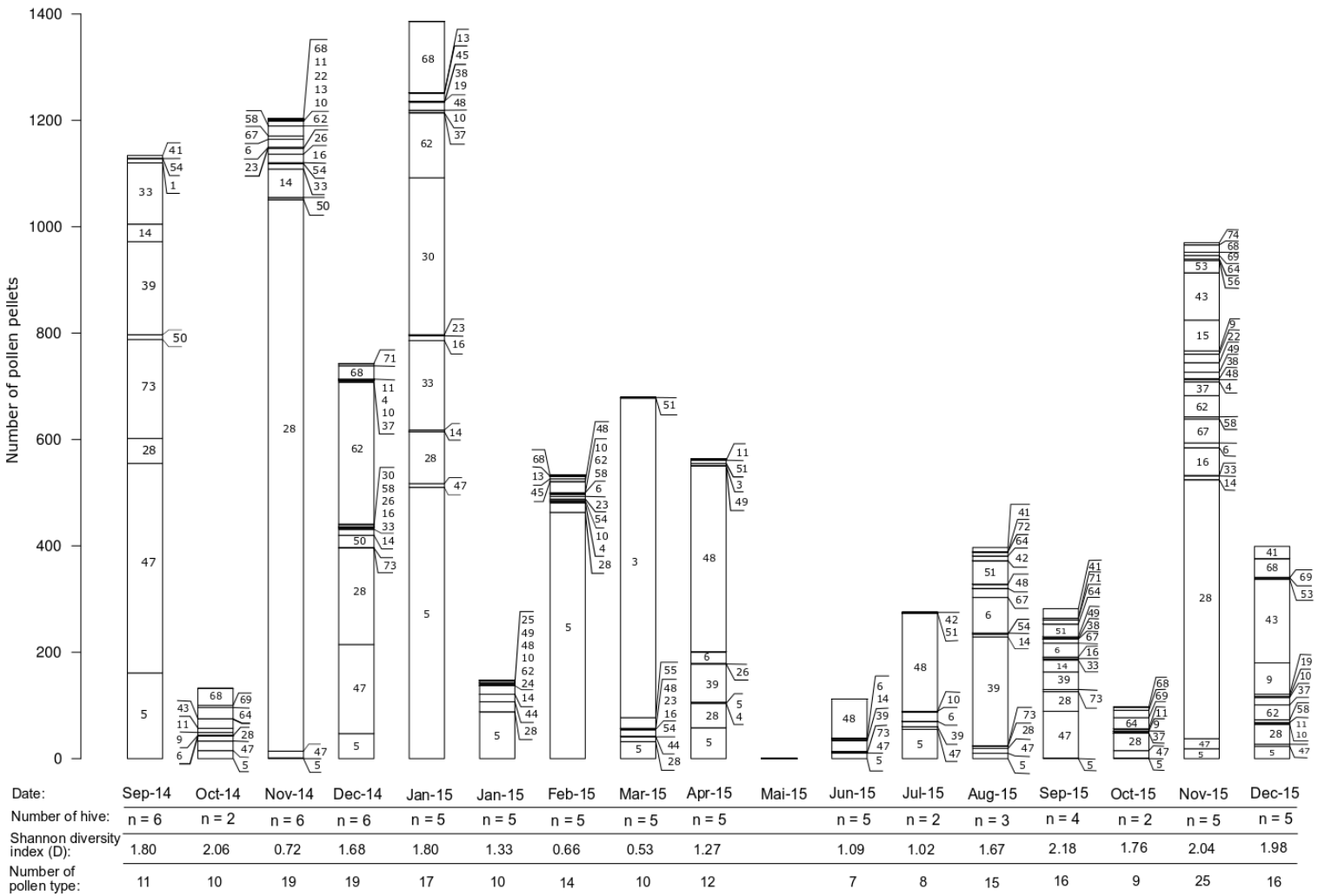


Fig. 5. Survey of pollen pellets collected by honeybees (per date) at the Mare Longue apiary. For each date (September 14 to December 15) the number of hives analysed (number of hives), the contribution of pollen types (numbers refer to the species name in Appendix 2), the Shannon diversity index (D) and the number of the species harvested by honeybees (number of pollen types) are given. The diversity of pollen types is significantly different between dates (ANOVA, Df = 15, F value = 5.93, Pr (>F) = 4.51e-07). The diversity of the pollen types is significantly different from that of the flowering species at each of the dates (Student: t: ttest: = -5.7734, df = 20.783, p-value = 1.031e-05).

Three pollen types (*A. theiformis*, *C. integrifolia*, *S. jambos*) dominated the pollen pellets and the honey samples during the study, although these proportions varied between dates.

For the honey samples, the dominant taxa on a given date, (e.g. *A. theiformis*, *C. integrifolia* and *S. jambos*) (Exact binomial test: p-value < 2.2e-16) found in one hive were always present in at least 75% of the hives sampled at the date. However, the dominant pollen type in one hive was not always the dominant pollen in the other hives on the same date. Nevertheless, some exceptions were observed in honey samples such as *S. jambos* which was dominant in all hives in November 2014, January 2015 and August 2015. Two species were dominant but not found in the other hives sampled on the same date: *S. terebinthifolius* was dominant in hive 1 in March 2015 but not found in the other hives sampled for this date, *W. tinctoria* was dominant in October 2015 but not found in the other hives.

In pollen pellet samples, the dominant pollen (*A. theiformis*, *C. integrifolia* and *S. jambos*) appears to be present in significantly greater amounts than other pollen types for each hive (Exact binomial test: p-value < 2.2e-16). Between hives the amounts of pollen reported for these species were significantly different (prop.test: p-value < 2.2e-16). In addition, the proportions found for each dominant pollen type was different between pollen and honey for each date (binom.test: p-value < 0.0019 for *A. theiformis*, p-value < 0.0045 for *C. integrifolia* and p-value < 3.963e-05 for *S. jambos*). Nonetheless, total floral biomass of these four dominant taxa was only 10.07% of the total floral biomass for the entire study period.

The proportion of native species varied significantly in pollen samples (prop.test: χ -squared = 481.67, df = 15, p-value < 2.2e-16). Native species were present in significantly different proportions between pollen pellets and floral biomass for each of the sample dates (binom.test: p-value < 0.0201 on each date). On 13 of the 16 dates, native species were found in higher proportions in pollen pellets than non-native species. On 10 of the 13 sample dates, native pollen was more abundant (prop.test: p-value < 2.2e-16), whereas the non-native floral biomass contained more species than natives (prop.test: p-value < 2.2e-16) (Fig. 2). In the honey samples, proportions of native species varied significantly between dates (prop.test: χ-squared = 221.98, df = 13, p-value < 2.2e-16). On each sample date, the proportion of native species was significantly different from non-native species in honey samples (prop.test: p-value < 2.2e-16). For 11 of the 14 dates, native species were present in honey samples in higher proportions than non-native species (prop.test: p-value < 2.2e-16) (Fig. 3). Proportions of native species are significantly different between pollen samples and honey samples on each date (binom.test: p-value < 0.0039), except for 31/12/14 (p-value = 0.1576).

D. Discussion

The plant formation in Mare Longue offered various sources of flowers for honeybees with the coexistence of native and non-native taxa. 256 plant species were recorded in the Mare Longue area (3 km in radius) (Appendix 1). In the present study, 120 of those taxa (14 172 individuals) were monitored monthly to catalogue their floral biomass. These monthly observations allowed us to record 49 flowering species on average per sampling date (with a Shannon index of D = 3,242 on average).

Compared with the relative richness of the flora, there was a relative paucity in the pollen spectra of the honey and pollen pellets collected by honeybees during the study (with diversity D = 1,159 on average) with 16 species on average per sampling date (18 species on average for honey and 14 species on average in pollen pellets). In total, over 16 months, 73 species were found in pollen pellets and honey samples. On our site, the number of plants harvested for honey per sampling period ranged between 7 to 33 plant species and 7 to 25 for pollen pellets. Inversely, the period of maximum number of harvested plants (November 2015) did not correspond to the period of maximum number of flowering plants (February 2015). A limited number of species harvested by honeybees compared to the available resources in the environment was also mentioned by various authors (Free 1963, Lobreau-Callen 1986, Lobreau-Callen *et al.* 1989, Lobreau-Callen and Damblon 1994, Cook *et al.* 2003, Andrada and Tellería 2005, Avni *et al.* 2009). Thus, *Apis mellifera unicolor* seems to have a similar preference behaviour during foraging related to the diversity of visited resources as other subspecies of *Apis mellifera.*

The diversity of species harvested showed the generalist nature of *Apis mellifera*. However, pollen diversity was slightly higher in honey samples than in pollen pellets with 53 for honey and 46 for pellets. The species highly harvested in both honey and pollen pellets were similar: *Aphloia theiformis*, *Cordemoya integrifolia*, *Syzygium jambos*. This suggested that honeybees harvest plants for nectar and pollen. On the other hand, honeybees could be more selective for pollen resources where the nutritive characteristics of pollen grains were more important or the resources near the hives were enough for the needs of the colony (Pernal and Currie 2001, Calis *et al.* 2002, Weidenmüller and Tautz 2002, De la Barrera and Nobel 2004, Neupane and Thapa 2005, Hoover *et al.* 2006, Wang *et al.* 2010, Yaser *et al.* 2012).

This honeybee activity throughout the year was possibly due to the succession of flowering species through the season of the year in our study site. Foraging tasks is governed by many factors and detailed studies of these factors are needed. Pollen was harvested in relatively high quantities throughout our study. This suggests a permanent need for pollen for colonies in this tropical ecosystem where eggs are laid continuously (Winston *et al.* 1979, Van der Blom *et al.* 1994). However, a decrease in the total amount of pollen pellets collected was observed in January 2015, during which month heavy rainfall was also recorded ((Météo-France 2015), data not shown), suggesting that the foraging activity of *A. m. unicolor* was affected by environmental conditions such as rainfall or temperature. This situation has previously been observed for *Apis mellifera* in other regions (Diaz-Losada *et al.* 1998, Le Conte and Navajas 2008, Abou-Shaara *et al.* 2012, Gebremedhn *et al.* 2013, Reddy *et al.* 2013). During *Syzygium jambos* flowering, (a tree indigenous to the Malay Archipelago), honeybees actively exploited them. This non-native plant is attractive to honeybees because of the significant reward (Garnery *et al.* 1992): it produces nectar in large quantities and contains 20 to 30% sucrose (Salguero-Faría and Ackerman 1999), and the entomophilous pollen type of this plant is an abundant and valuable resource for foragers (Lughadha and Proença 1996). *Syzygium jambos* was observed in various honey types in Bangladesh (Saha 2003), Thailand (Chantaranothai and Parnell 1994), Colombia (Obregón *et al.* 2013). This observation confirms the attractiveness of these plant species wherever the locality.

Moreover, on all dates, despite a high diversity of flower resources, the proportions of three pollen types (*S. jambos, A. theiformis* and *C. integrifolia)* were much higher than other types within the honey and pollen pellet samples. The first three species flowered over the entire study and was harvested by the different colonies in the hives sampled, while their floral biomass has never been reported as dominant on the transects monitored except *S. jambos.* This suggests that the dominance of these pollen types in honey and pollen pellet samples was not simply the result of the high abundance of floral resources at the site, but also a greater attraction of the honeybee to these species. Danforth *et al.* (2013) in Honduras and Ruttner *et al.* (1978) in Colombia, related the same trends in a monofloral honey of *S. jambos.*

Herbaceous plant species were most abundant in our study area, especially the species in the Asteraceae family. Nevertheless, pollen grains of these species were found in relatively low proportion in honey and pollen pellets. The variation in pollen spectra according to the seasons gave an image of the succession of the flowering plants around the hive.

These results also support the studies on African bees and honeybees which showed a foraging behaviour determined by their biotope (Wilson 1971, Lobreau-Callen 1986, Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996) and the choice of resources corresponding to each subspecies of honeybees (Winston and Katz 1982, Lobreau-Callen and Damblon 1994, Pankiw 2003, Scott Schneider *et al.* 2004).

The pollen spectra of honey and pollen pellets showed species found in most of the samples: *A. theiformis*, *C. integrifolia*, *Dombeya ciliate*, *Erica arborescens* (Willd.) E.G.H. Oliv. (Ericaceae), *Eucalyptus tereticornis, Nuxia verticillata, Pandanus purpurascens, Polyscias repanda* (DC.) Baker (Araliaceae), *Psiloxylon mauritianum* (Bouton ex Hook. f.) Baill. (Myrtaceae), *S. jambos, Trema orientalis, Zanthoxylum heterophyllum.* These plants were visited for both nectar and pollen harvesting. These species belong to a tree or shrub stratum of the vegetation and flowered much during study period. Regardless of the plant formations around the hive, secondary forest or reforestation, honeybees favour nectar and pollen on higher strata of vegetation (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996). It is only when species in the tree stratum no longer offer enough nectar sources and pollen, and the herbaceous stratum was flowering abundantly that the honeybee foraged this lowest stratum. This foraging preference in function of the specific position of one flower relative to another was also mentioned by Mattu *et al.* (2012) where honeybees prefer apple branches in the middle of trees rather than higher or lower ones. *A. m. unicolor* in Reunion Island presents a similar foraging strategy to social or solitary bees studied in other regions: honeybees favour nectar and pollen on the higher vegetation stratums (Frankie 1975, Frankie *et al.* 1983, Lobreau-Callen *et al.* 1989, Lobreau-Callen and Damblon 1994, Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996, Roubik *et al.* 2005, Yedomonhan *et al.* 2009, Odoux *et al.* 2012).

Additionally, honey samples also contained pollen grains from *Trema orientalis* (L.) Blume (Cannabaceae) which is an anemophilous plants. Five of the six hives harvested contained pollen from this species. However, on any given date, only one or two hives contained this species in the honey sample. Its presence in honey may be due to pollen contamination of reserves in alveoli or to compensate for the low diversity of flowering plants. This species was collected during its maximum flowering periods. It may be explained by the tendency of honeybees to pick up everything that is pulverulent (Louveaux 1958, Pernal and Currie 2001, Kitaoka and Nieh 2009). The proportion of anemophilous pollen can vary from 9% to 71% following the habitability of the environment for the honeybee and the availability of potential pollen source (O'Neal and Waller 1984).

The floral morphology of several foraged trees and shrubs in our studies was similar: small, light-coloured flowers with free petals clustered in dense inflorescences and had many stamens. This was the case for *Weinmannia tinctoria, Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae) or *A. theiformis,* which has small flowers with free petals inserted below the edge of the nectariferous disc and many stamens. Thus, it seems that floral morphology plays an important role in attracting honeybees. The choice of flower species by honeybees could be linked to the characteristics of its nectar: quantity and quality are both important for honeybees (Pernal and Currie 1998, Schmickl and Crailsheim 2004). Nectar with more than 20% sucrose was considered attractive to honeybees (Petanidou 2005, Nicolson 2011).

In contrast, several species of this region were absent in the honey and pollen pellet samples studied. For example, in the tree stratum, high floral biomass was recorded for *Agarista salicifolia, Diospyros borbonica* I. Richardson (Ebenaceae), *Homalium paniculatum* (Lam.) Benth. (Salicaceae) or *Terminalia benzoin* L. f. (Combretaceae). *Agarista salicifolia* produces grayanotoxin, which can cause intoxication if swallowed. This species is harvested by honeybees in North America and Europe producing a 'mad honey', which has light hallucinogenic effects (Jansen *et al.* 2012, Cho *et al.* 2014, Freney *et al.* 2014). Nevertheless, pollen from this species was not detected during the survey in Reunion Island.

In the herbaceous stratum a few taxa were also absent in the honey and pollen samples despite there being a large number of individual and a high floral biomass. Species include the non-native *Clidemia hirta, Impatiens flaccida* and *Lantana camara*. *Clidemia hirta* is the most invasive species in Reunion Island underbrush (Mandon-Dalger *et al.* 2004, Tassin *et al.* 2006, Brondeau and Triolo 2007). *Lantana camara* is also considered to be one of the ten most noxious weeds in the world (Sharma *et al.* 1988, Ghisalberti 2000) and is a shrub that is highly invasive in many countries (Taylor *et al.* 2012) including in Reunion Island. *Apis. m. unicolor* does not seem to favour these resources despite their high floral biomass, and is probably not a good pollinator of these invasive alien species.

In terms of harvesting space, of the 73 pollen types identified in honey and pollen samples, 42 species were present in the floristic surveys carried out within a 1 km radius from the apiary. However, other non-observed taxa during the floristic surveys were present in the study area within a 3 km radius. Pollen types harvested in larger quantities by *A. m. unicolor* were also close to hives. This can be explained by the hypothesis of energy spent during foraging flights because harvesting honeybees maximise efficiency by minimising calories expended but maximising resources harvested (Schmid-Hempel *et al.* 1985).

The hypothesis based on optical flow (Esch and Burns 1996) is essential for distance calculation (Abou-Shaara 2014) and attraction to one resource (Kevan *et al.* 2001). Much work has focused on honeybee foraging distances (Visscher *et al.* 1996, Steffan-Dewenter and Kuhn 2003), and Beekman *et al.* (2004) showed that colonies seem to favour foraging distances between 620 m to 2850 m from their hive, depending on resource availability. But this foraging distance can reach 5983 m (Hagler *et al.* 2011) due to quality and quantity of floral resources present on a site (Beekman and Ratnieks 2000). This choice of behaviour follows optimisation strategies by maximising or choosing an alternative resource with the best reward/cost ratio, and matching or choosing one resource which is more efficient than another (Emlen 1966, MacArthur and Pianka 1966, Pyke *et al.* 1977, Pyke 1984).

The proportion of native and non-native species present in honey and pollen pellets was significantly different. In 13 of the 16 sampling dates for pollen and in 12 of the 14 dates in honey samples, native species were more abundant than non-native species even if the non-native floral resource was more abundant than the native floral resource in 14 dates of the 16 sample dates surveyed. For a given date when native species were dominant in the pollen samples, they were also dominant in honey samples. These results suggest the preference of *A. m. unicolor* in Reunion Island for native resources during a foraging flight whether for pollen or for nectar.

This preference and the floral constancy were also reflected in the analysis of the pollen samples. The results revealed that 99.99% of the pellets harvested by honeybees contained one flower species per pellet, corresponding to one species harvested per foraging flight. Similar results were observed at different times of the day in studies made on other European subspecies (Free 1963, Slaa *et al.* 2003, Stanley and Stout 2014). This floral constancy was possible due to the ability of the workers of *A. mellifera* to quickly memorise floral characteristics such as colour, shape and odours of quality food sources required by the colony (Menzel 1999, Riley *et al.* 2005, Grüter and Farina 2009, Grüter *et al.* 2010). This floral constancy makes honeybees a good pollinator and the subspecies *A. m. unicolor*, which prefers native species over more abundant non-native species, plays a crucial role as a pollinator in the indigenous forests of Reunion Island.

Therefore, a follow-up to this study is needed to improve the understanding of the behaviour of *A. m. unicolor*. Both intrinsic and extrinsic factors affect foraging activity. The maturity of the queen is one factor; a colony with a mated queen may have less foraging activity with a high pollen collection than a colony with a virgin queen (Free *et al.* 1985).

The foraging activity has also been shown to be affected by the colony strength and brood rearing activity (Amdam *et al.* 2009, Abou-Shaara *et al.* 2013). The type of hive also has an impact on foraging activity (Abou-Shaara *et al.* 2013). Infection with diseases and parasites such as viruses, *Nosema* sp. or *Varrao destructor* may impact the ability of foragers to return to their colonies or increase time to return (Kralj and Fuchs 2006, Kralj and Fuchs 2010). Agricultural pesticides can also affect the behaviour of the honeybee due to the sub-lethal stress (Mitchell *et al.* 2017) and residue in honey in Reunion Island (Badiou-Bénéteau *et al.* 2013).

E. Conclusion

Pollen analysis of pellets and honey made it possible to establish a partial inventory of plant and honeybee interaction in the natural reserve of Mare Longue. 73 taxa distributed over 38 families and 69 genera were identified during the pollen analyses. The pollen spectra of honey and pellets reflect the flora found near the hive, but it also shows honeybees selecting plants from which they harvested nectar and pollen grains. The most actively visited species belong to the tree and shrub strata, especially the native taxa, despite the dominance of flower biomass from non-native taxa.

The harvesting behaviour of *A. m. unicolor* in Reunion Island can be affected by many factors linked to the honeybee colony and plant characteristics including, inflorescence, flower colour, free petals and the ambient environment.

Acknowledgements

We would like to express our sincere thanks to Cédric Leperlier, Géraldine Angebault, Maurane Lebon and Marianne Duployer (CIRAD, UMR PVBMT, Saint Pierre, La Réunion 97410 France) for their helpful work in the analysis of pollen pellets and honey. We thank the National Park of La Réunion for the authorisation of sampling for the purposes of this study. This work is part of the PhD of Tsiory Mampionona Rasoloarijao: a recipient of a grant from Région Réunion. This work was funded by CIRAD, the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD), and Région Réunion.

F. Appendix

Appendix 1. Phenological monitoring in the study area (1 km radius near the apiary) during 16 months (September 2014 to December 2015). St: Status, Ab: abundance, Fb: floral biomass.
Phenology intensity: 0: flowerless ☐,1: 1% to 25% of the plants flowering ☐, 2: 25% to 50% ☐, 3: 50% to 75%.☐, and 4: than 75% of the plants ☐ .

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Acanthaceae	*Asystasia gangetica*	e	200	45826	-																2014-2015
Acanthaceae	*Hypoestes phyllostachya*	e			P																floristic list
Acanthaceae	*Justicia gendarussa*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Acanthaceae	*Ruellia brevifolia*	e	111	0																	2014-2015
Acanthaceae	*Strobilanthes hamiltoniana*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Amaranthaceae	*Cyathula prostrata*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Anacardiaceae	*Mangifera indica*	e	11	2372																	2014-2015
Anacardiaceae	*Poupartia borbonica*	i									H								H		floristic list
Anacardiaceae	*Schinus terebinthifolia*	e	177	6010							H P	P		H							2014-2015
Annonaceae	*Annona muricata*	e	5,5				H	P											P		floristic list
Annonaceae	*Xylopia richardii*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Aphloiaceae	*Aphloia theiformis*	i	153	18357	P	H P	H P	H P	H P	P	H P	P	H	H P	H P	H P	H P	H P	H P	H P	2014-2015
Apiaceae	*Centella asiatica*	e	110	112																	2014-2015
Apocynaceae	*Agarista salicifolia*	i	137																		2014-2015
Apocynaceae	*Ochrosia borbonica*	i	16,5	1705																	2014-2015
Apocynaceae	*Secamone dilapidans*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Apocynaceae	*Secamone volubilis*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Apocynaceae	*Tabernaemontana mauritiana*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Apocynaceae	*Tabernaemontana persicariifolia*	i	16,5	826																	2014-2015
Apocynaceae	*Trichosandra borbonica*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Araceae	*Alocasia portei*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Araceae	*Colocasia esculenta*	e	34								H							H	H	H	floristic list
Araceae	*Zantedeschia aethiopica*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Araliaceae	*Polyscias aemiliguineae*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Araliaceae	*Polyscias coriacea*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Araliaceae	*Polyscias repanda*	i	72,5	11198		P	P			P				P	H P	H P	H P		P		2014-2015
Arecaceae	*Acanthophoenix crinita*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Arecaceae	*Acanthophoenix rubra*	i			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Arecaceae	*Aiphanes horrida*	i																		H	floristic list
Arecaceae	*Cocos nucifera*	e	5,5	0	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Arecaceae	*Hyophorbe indica*	i				P												P	H P	P	2001-2005
Asparagaceae	*Asparagus densiflorus*	e			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Asparagaceae	*Cordyline mauritiana*	i	5,5	156																	2014-2015
Asparagaceae	*Dracaena reflexa*	i	5,5																		2014-2015
Asteraceae	*Ageratina riparia*	e	11	5633																	2014-2015
Asteraceae	*Ageratum conyzoides*	e	455	45828			P	P	P	P					P					P	2014-2015
Asteraceae	*Ambrosia sp.*	nd			_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Asteraceae	*Bidens pilosa*	e	300	10821		P	P	P	P			P						P			2014-2015

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Asteraceae	*Conyza sumatrensis*	e	180,5	2775																	2001-2005
Asteraceae	*Crassocephalum crepidioides*	e	75	22500																	2014-2015
Asteraceae	*Elephantopus mollis*	e	105,5	4521																	2014-2015
Asteraceae	*Emilia sonchifolia*	e	155,5	2488																	2014-2015
Asteraceae	*Erigeron karvinskianus*	e	37,5	1579							H										2014-2015
Asteraceae	*Galinsoga parviflora*	e	100	1351																	2014-2015
Asteraceae	*Gymnanthemum fimbrilliferum*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asteraceae	*Hubertia ambavilla*	i	55	2574			H P	H P	H	P					H		H	H	H	H	2014-2015
Asteraceae	*Humbertacalia tomentosa*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asteraceae	*Hypochaeris radicata*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asteraceae	*Lapsana communis*	e	218	6835																	2014-2015
Asteraceae	*Montanoa hibiscifolia*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asteraceae	*Psiadia laurifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Asteraceae	*Pterocypsela indica*	e	35	11787																	2014-2015
Asteraceae	*Taraxacum officinale*	e			P		P	P	P	P				H P		P	H P	H	P	P	
Asteraceae	*Youngia japonica*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Balsaminaceae	*Impatiens flaccida*	e	601,5	39270																	2014-2015
Begoniaceae	*Begonia cucullata*	e	27,5	1339																	2014-2015
Begoniaceae	*Begonia salaziensis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Begoniaceae	*Begonia ulmifolia*	e	11	546																	2014-2015
Bignoniaceae	*Tecoma stans*	e																	P		floristic list
Boraginaceae	*Tournefortia acuminata*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Brassicaceae	*Cardamine africana*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Campanulaceae	*Berenice arguta*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Campanulaceae	*Hippobroma longiflora*	e	305	8267																	2014-2015
Cannabaceae	*Trema orientalis*	e	11	1174		H	H P	H P	H		H P						H P	H	H P	H	2014-2015
Caryophyllaceae	*Drymaria cordata*	e	11	927																	2014-2015
Casuarinaceae	*Casuarina equisetifolia*	i						H	H					H	H				H		floristic list
Celastraceae	*Elaeodendron orientale*	i																	H		floristic list
Clusiaceae	*Calophyllum tacamahaca*	i	50,5	1135																	2014-2015
Combretaceae	*Terminalia benzoin*	i	16,5	78																	2014-2015
Combretaceae	*Terminalia catappa*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Commelinaceae	*Commelina benghalensis*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Commelinaceae	*Commelina diffusa*	e	5,5	226				p												p	2014-2015
Connaraceae	*Cnestis glabra*	i	122	0																	2014-2015
Convolvulaceae	*Ipomoea indica*	e	5,5	688																	2014-2015
Convolvulaceae	*Ipomoea pes-caprae*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Convolvulaceae	*Merremia sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cucurbitaceae	*Luffa acutangula*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cucurbitaceae	*Momordica charantia*	i						H	H										H		floristic list
Cucurbitaceae	*Sechium edule*	e					P												P		floristic list
Cucurbitaceae	*Trichosanthes cucumerina*	e					P	P		P	P	P									floristic list
Cunoniaceae	*Weinmannia tinctoria*	i	38,5	6468				H	H							H		H	H	H	2014-2015
Cyperaceae	*Carex borbonica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cyperaceae	*Carex wahlenbergiana*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Cyperaceae	*Cyperus sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cyperaceae	*Machaerina iridifolia*	i	141	225					P												2014-2015
Cyperaceae	*Scleria sieberi*	i	48,5	528																	2014-2015
Ebenaceae	*Diospyros borbonica*	i																			2001-2005
Ebenaceae	*Diospyros digyna*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ericaceae	*Erica arborescens*	i	5,5	337			H P	P				P									2014-2015
Ericaceae	*Erica reunionensis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Erythroxylaceae	*Erythroxylum laurifolium*	i	27,5	1105																	2014-2015
Euphorbiaceae	*Acalypha integrifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Euphorbiaceae	*Acalypha sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Euphorbiaceae	*Claoxylon glandulosum*	i																H	H	H	floristic list
Euphorbiaceae	*Codiaeum variegatum*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Euphorbiaceae	*Cordemoya integrifolia*	i	22	2101	p	H P	H P	H P	H P	P	H P	P	H	H		H P	H P	H P	H P	H P	2014-2015
Euphorbiaceae	*Croton bonplandianus*	e															H		H	H	floristic list
Euphorbiaceae	*Drypetes caustica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Euphorbiaceae	*Euphorbia hirta*	e	175	61138				P										H		H	2014-2015
Euphorbiaceae	*Phyllanthus phillyreifolius*	e	187,5	2062							P	P									
Fabaceae	*Acacia mearnsii*	e																	H		floristic list
Fabaceae	*Adenanthera pavonina*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Bauhinia variegata*	e							H											H	floristic list
Fabaceae	*Cassia fistula*	e			P		P	P									P		P	P	floristic list
Fabaceae	*Centrosema pubescens*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Crotalaria sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Desmodium intortum*	e	137,5	4578									H				H				2014-2015
Fabaceae	*Desmodium repandum*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Desmodium sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Erythrina corallodendron*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fabaceae	*Mimosa pudica*	e	11	1662										H							2014-2015
Fabaceae	*Mimosa sp.*	n	11	195																	2001-2005
Fabaceae	*Strongylodon lucidus*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hernandiaceae	*Hernandia mascarenensis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hydrangeaceae	*Hydrangea macrophylla*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hypoxidaceae	*Hypoxis angustifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Iridaceae	*Crocosmia sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Iridaceae	*Iris domestica*	e						P										P	P	P	floristic list
Lamiaceae	*Prunella vulgaris*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lauraceae	*Cinnamomum camphora*	e	5,5	0																	2014-2015
Lauraceae	*Litsea glutinosa*	e	115	1547				P			H						P		P		2014-2015
Lauraceae	*Ocotea obtusata*	i	39,5	0																	2014-2015
Lauraceae	*Persea americana*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Loganiaceae	*Geniostoma borbonicum*	i	5,5																		2014-2015
Malpighiaceae	*Hiptage benghalensis*	e	16,5	2552																	2014-2015
Malvaceae	*Dombeya ciliata*	i	5,5	273	P		H	H	H			P		P	H P	P	H P	H			2014-2015
Malvaceae	*Dombeya elegans*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Malvaceae	*Hibiscus boryanus*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Malvaceae	*Sida sp.*	e	5,5	615																	2014-2015
Melastomataceae	*Clidemia hirta*	e	1250	163943																	2014-2015
Melastomataceae	*Medinilla loranthoides*	i	5,5	156																	2014-2015
Melastomataceae	*Memecylon confusum*	i	16,5	0																	2001-2005
Melastomataceae	*Tristemma mauritianum*	e	51,5	2424																	2014-2015
Meliaceae	*Khaya senegalensis*	e	5,5											H					H	H	floristic list
Meliaceae	*Turraea cadetii*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Meliaceae	*Turraea obovata*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Meliaceae	*Turraea thouvenotii*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Monimiaceae	*Monimia rotundifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Monimiaceae	*Tambourissa elliptica*	i	5,5	0																	2014-2015
Moraceae	*Artocarpus altilis*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Moraceae	*Artocarpus heterophyllus*	e	22	702																	2014-2015
Moraceae	*Ficus densifolia*	i	5,5	0																	2014-2015
Moraceae	*Ficus lateriflora*	i	49,5	39																	2014-2015
Moraceae	*Ficus mauritiana*	i	66	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2014-2015
Moraceae	*Ficus reflexa*	i	16,5																		2001-2005
Moraceae	*Ficus rubra*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Moraceae	*Maillardia borbonica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrtaceae	*Callistemon sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrtaceae	*Eucalyptus sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrtaceae	*Eucalyptus tereticornis*	e			P			P						H		H P	P		H P	H P	floristic list
Myrtaceae	*Eugenia brasiliensis*	e	5,5	0											P	P					floristic list
Myrtaceae	*Psidium cattleianum*	e	1002,5	27380		P												H	H P	H P	2014-2015
Myrtaceae	*Psiloxylon mauritianum*	i	28,5	2226				P	P	P	H P	P								H	2001-2005
Myrtaceae	*Syzygium borbonicum*	i	88	273																	2014-2015
Myrtaceae	*Syzygium cordemoyi*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrtaceae	*Syzygium cumini*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrtaceae	*Syzygium cymosum*	i	73,5	5014		H	H	H			H						H	H	H	H	2014-2015
Myrtaceae	*Syzygium jambos*	e	233	45985	P	H P	H P	H P	H		H		H	P	H P	H P	H P	H P	H P	H P	2014-2015
Oleaceae	*Chionanthus broomeanus*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oleaceae	*Ligustrum ovalifolium*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Onagraceae	*Fuchsia boliviana*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Onagraceae	*Ludwigia octovalvis*	e	108	15247																	2014-2015
Orchidaceae	*Vanilla planifolia*	e	27,5	187																	2014-2015
Oxalidaceae	*Oxalis corniculata*	e	11	117																	2014-2015
Pandanaceae	*Pandanus montanus*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pandanaceae	*Pandanus purpurascens*	i	159,5	0			H	H P	H P	P	H P	P	H	H P	P	H P	H	H	H P	H	floristic list
Pandanaceae	*Pandanus utilis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Passifloraceae	*Passiflora edulis*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Passifloraceae	*Passiflora foetida*	e	5,5	601					P			P							P		2014-2015
Passifloraceae	*Passiflora suberosa*	e	5,5	195																	2014-2015
Phyllanthaceae	*Antidesma madagascariense*	i	5,5		P		P	P	H												floristic list
Phyllanthaceae	*Phyllanthus amarus*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Phyllanthaceae	*Phyllanthus casticum*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Phyllanthaceae	*Phyllanthus phillyreifolius*	e									P	P			P	P	P				2001-2005
Phytolaccaceae	*Phytolacca americana*	e	5,5	828																	2014-2015
Pinaceae	*Pinus pinaster*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Piperaceae	*Peperomia borbonensis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Piperaceae	*Peperomia elliptica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Piperaceae	*Peperomia portulacoides*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Piperaceae	*Piper borbonense*	i	848,5	3388																	2014-2015
Pittosporaceae	*Pittosporum senacia*	i	213	3396							H			H	H		H	H	H		2014-2015
Plantaginaceae	*Plantago lanceolata*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Isachne mauritiana*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Ischaemum fasciculatum*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Oplismenus burmanni*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Oplismenus compositus*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Saccharum officinarum*	e	200	30468																	2014-2015
Poaceae	*Setaria barbata*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Poaceae	*Stenotaphrum dimidiatum*	e	547,5	24292																	2014-2015
Poaceae	*Zoysia matrella*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Polygonaceae	*Persicaria senegalensis*	e	48,5	4560	P	P			P	P						P					2014-2015
Polygonaceae	*Polygonum sp.*	nd			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Polygonaceae	*Rumex crispus*	e									P				H						floristic list
Primulaceae	*Ardisia crenata*	e	535	2877																	2014-2015
Primulaceae	*Badula barthesia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Primulaceae	*Badula borbonica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Primulaceae	*Badula grammisticta*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Primulaceae	*Lysimachia mauritiana*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Proteaceae	*Grevillea robusta*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ranunculaceae	*Clematis mauritiana*	i	22	1735																	2014-2015
Rosaceae	*Eriobotrya japonica*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rosaceae	*Potentilla indica*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rosaceae	*Rosa indica*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rosaceae	*Rubus alceifolius*	e	190	14217			H				H						H	H	H	H	2014-2015
Rosaceae	*Rubus fraxinifolius*	e	11	498			P	P		P									P	P	2014-2015
Rosaceae	*Rubus rosifolius*	e	5,5	0			H	H			H							H	H	H	floristic list
Rubiaceae	*Antirhea borbonica*	i	239,5	9953				H							H		H	H	H		2014-2015
Rubiaceae	*Bertiera borbonica*	i	22	996																	2014-2015
Rubiaceae	*Bertiera rufa*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rubiaceae	*Chassalia corallioides*	i	528	4445,5																	2014-2015
Rubiaceae	*Chassalia gaertneroides*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rubiaceae	*Coffea liberica*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rubiaceae	*Coffea mauritiana*	i	16,5	459																	2014-2015
Rubiaceae	*Danais fragrans*	i	16,5	312				H													2014-2015
Rubiaceae	*Fernelia buxifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rubiaceae	*Gaertnera vaginata*	i	296,5	9482			P	P	P	P									P	P	2014-2015
Rubiaceae	*Mussaenda arcuata*	i	22	984																	2001-2005
Rubiaceae	*Mussaenda landia*	i	44	2107																	2001-2005

Family	Species	St	Ab	Fb	09/14	10/14	11/14	12/14	01/15	02/15	03/15	04/15	05/15	06/15	07/15	08/15	09/15	10/15	11/15	12/15	survey
Rubiaceae	*Myonima obovata*	i																			2001-2005
Rubiaceae	*Psathura borbonica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutaceae	*Citrus aurantium*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutaceae	*Citrus limon*	e	22	420																	2014-2015
Rutaceae	*Citrus reticulata*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutaceae	*Melicope borbonica*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutaceae	*Melicope obtusifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutaceae	*Toddalia asiatica*	i	11	0				H			H						H	H		H	2014-2015
Rutaceae	*Zanthoxylum heterophyllum*	i	11	0		H P	H	H								P	H P	P	H P		2001-2005
Salicaceae	*Casearia coriacea*	i	11	195																	2014-2015
Salicaceae	*Flacourtia jangomas*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Salicaceae	*Homalium paniculatum*	i	116,5																		2001-2005
Salicaceae	*Scolopia heterophylla*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Santalaceae	*Viscum triflorum*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sapindaceae	*Allophylus borbonicus*	i																	H	H	2001-2005
Sapindaceae	*Doratoxylon apetalum*	i	193	845			H	H	H		H		H	H	H	H	H	H	H	H	2014-2015
Sapindaceae	*Litchi sinensis*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sapindaceae	*Molinaea alternifolia*	i	138,5	1107		H	H P	H	H		H			H	H	H P	H P	H	H P		2014-2015
Sapotaceae	*Labourdonnaisia calophylloides*	i	400	2950		P	P	P		P								H P	H P	P	2014-2015
Sapotaceae	*Mimusops balata*	i	261	10875		H P	H	H	H		H				H		H	H P	H P	H P	2001-2005
Sapotaceae	*Sideroxylon borbonicum*	i	22	187											H						2001-2005
Sapotaceae	*Sideroxylon majus*	i	6	0																	2014-2015
Smilacaceae	*Smilax anceps*	i	22	838																	2014-2015
Solanaceae	*Solanum mauritianum*	e	27,5	3494				P											H	H	2014-2015
Solanaceae	*Solanum torvum*	e														P					floristic list
Stilbaceae	*Nuxia verticillata*	i	121	23533	P	H	H	H P	H		H	P	H	H P	H	H P	H P	H	H	H	2014-2015
Urticaceae	*Boehmeria macrophylla*	e	92,5	3384																	2014-2015
Urticaceae	*Boehmeria penduliflora*	e	38,5	1287																	2014-2015
Urticaceae	*Elatostema fagifolium*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Urticaceae	*Pilea sessilifolia*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Urticaceae	*Procris pedunculata*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Verbenaceae	*Lantana camara*	e	156	93485																	2014-2015
Verbenaceae	*Stachytarpheta jamaicensis*	e	395	9161																	2014-2015
Verbenaceae	*Stachytarpheta urticifolia*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Vitaceae	*Leea guineensis*	i			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Zingiberaceae	*Elettaria cardamomum*	i	27,5	195																	2014-2015
Zingiberaceae	*Hedychium gardnerianum*	e			–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Appendix 2. Correspondences pollen types found – scientific names of the species in phenological survey, in honey and pollen pellet samples. Status: e: non-native, i: native, nd: not determined.

Id	Family	*Genera*	*Species*	Author	Status
1	Acanthaceae	*Hypoestes*	*phyllostachya*	Baker	e
2	Anacardiaceae	*Poupartia*	*borbonica*	J.F. Gmel.	i
3	Anacardiaceae	*Schinus*	*terebenthifolius*	Raddi	e
4	Annonaceae	*Annona*	*muricata*	L.	e
5	Aphloiaceae	*Aphloia*	*theiformis*	(Vahl) Benn.	i
6	Araliaceae	*Polyscias*	*repanda*	(DC.) Baker	i
7	Arecaceae	*Aiphanes*	*horrida*	(Jacq.) Burret	i
8	Arecaceae	*Colocasia*	*esculenta*	(L.) Schott	e
9	Arecaceae	*Hyophorbe*	*indica*	Gaertn.	i
10	Asteraceae	*Ageratum*	*conyzoides*	L.	e
11	Asteraceae	*Bidens*	*pilosa*	L.	e
12	Asteraceae	*Erigeron*	*karvinskianus*	DC.	e
13	Asteraceae	*Hubertia*	*ambavilla*	Bory	i
14	Asteraceae	*Taraxacum*	*officinale*	F.H. Wigg.	e
15	Bignoniaceae	*Tecoma*	*stans*	(L.) Juss. ex Kunth	e
16	Cannabaceae	*Trema*	*orientalis*	(L.) Blume	e
17	Casuarinaceae	*Casuarina*	*equisetifolia*	L.	e
18	Celastraceae	*Elaeodendron*	*orientale*	Jacq.	i
19	Commelinaceae	*Commelina*	*diffusa*	Burm. f.	e
20	Cucurbitaceae	*Luffa*	*acutangula*	(L.) Roxb.	e
21	Cucurbitaceae	*Momordica*	*charantia*	L.	e
22	Cucurbitaceae	*Sechium*	*edule*	Sechium	e
23	Cucurbitaceae	*Trichosanthes*	*cucumerina*	L.	e
24	Cunoniaceae	*Weinmannia*	*tinctoria*	Sm.	i
25	Cyperaceae	*Machaerina*	*iridifolia*	(Bory) T. Koyama	i
26	Ericaceae	*Erica*	*arborescens*	(Willd.) E.G.H. Oliv.	i
27	Euphorbiaceae	*Claoxylon*	*glandulosum*	Boivin ex Baill.	i
28	Euphorbiaceae	*Cordemoya*	*integrifolia*	(Willd.) Baill.	i
29	Euphorbiaceae	*Croton*	*bonplandianus*	Baill.	e
30	Euphorbiaceae	*Euphorbia*	*hirta*	L.	e
31	Fabaceae	*Acacia*	*mearnsii*	De Wild.	e
32	Fabaceae	*Bauhinia*	*variegata*	L.	e
33	Fabaceae	*Cassia*	*fistula*	L.	e
34	Fabaceae	*Centrosema*	*pubescens*	Benth.	e
35	Fabaceae	*Desmodium*	*intortum*	(Mill.) Urb.	e
36	Fabaceae	*Mimosa*	*pudica*	L.	e
37	Iridaceae	*Iris*	*domestica*	(L.) Goldblatt & Mabb.	e
38	Lauraceae	*Litsea*	*glutinosa*	(Lour.) C.B. Rob.	e
39	Malvaceae	*Dombeya*	*cilliata*	Cordem.	i
40	Meliaceae	*Khaya*	*senegalensis*	(Desr.) A. Juss.	i
41	Myrtaceae	*Eucalyptus*	*tereticornis*	Sm.	e
42	Myrtaceae	*Eugenia*	*buxifolia*	Lam.	i
43	Myrtaceae	*Psidium*	*cattleianum*	Sabine	e
44	Myrtaceae	*Psiloxylon*	*mauritianum*	(Bouton ex Hook. f.) Baill.	i
45	Myrtaceae	*Syzygium*	*cymosum*	(Lam.) DC.	i
46	Myrtaceae	*Syzygium*	*jambos*	(L.) Alston	e
47	Pandanaceae	*Pandanus*	*purpurascens*	Thouars	i
48	Passifloraceae	*Passiflora*	*foetida*	L.	e
49	Phyllanthaceae	*Antidesma*	*madagascariense*	Lam.	i
50	Phyllanthaceae	*Phyllanthus*	*phillyreifolius*	Poir.	e
51	Pittosporaceae	*Pittosporum*	*senacia*	Putt.	i
52	Plantaginaceae	*Plantago*	*lanceolata*	L.	e
53	Polygonaceae	*Persicaria*	*senegalensis*	(Meisn.) Soják	e
54	Polygonaceae	*Rumex*	*crispus*	L.	e
55	Proteaceae	*Grevillea*	*robusta*	A. Cunn. ex R. Br.	e
56	Rosaceae	*Rubus*	*alceifolius*	Poir.	e

Id	Family	*Genera*	*Species*	Author	Status
57	Rosaceae	*Rubus*	*fraxinifolius*	Poir.	e
58	Rosaceae	*Rubus*	*rosifolius*	Sm.	e
59	Rubiaceae	*Antirhea*	*borbonica*	J.F. Gmel.	i
60	Rubiaceae	*Danais*	*fragrans*	(Comm. ex Lam.) Pers.	i
61	Rubiaceae	*Gaertnera*	*vaginata*	Poir.	i
62	Rutaceae	*Toddalia*	*asiatica*	(L.) Lam.	i
63	Rutaceae	*Zanthoxylum*	*heterophyllum*	Sm.	i
64	Sapindaceae	*Allophylus*	*borbonicus*	(J.F. Gmel.) F. Friedmann	i
65	Sapindaceae	*Doratoxylon*	*apetalum*	(Poir.) Radlk.	i
66	Sapindaceae	*Molinaea*	*alternifolia*	Willd.	i
67	Sapotaceae	*Labourdonnaisia*	*calophylloides*	Bojer	i
68	Sapotaceae	*Mimusops*	*balata*	(Aubl.) C.F. Gaertn.	i
69	Sapotaceae	*Sideroxylon*	*borbonicum*	A. DC.	i
70	Solanaceae	*Solanum*	*mauritianum*	Scop.	e
71	Solanaceae	*Solanum*	*torvum*	Sw.	e
72	Stilbaceae	*Nuxia*	*verticillata*	Lam.	i
73	Verbenaceae	*Lantana*	*camara*	L.	e
74	Acanthaceae	*Asystasia*	*gangetica*	(L.) T. Anderson	e
75	Acanthaceae	*Ruellia*	*brevifolia*	(Pohl) C. Ezcurra	e
76	Anacardiaceae	*Mangifera*	*indica*	L.	e
77	Apiaceae	*Centella*	*asiatica*	(L.) Urb.	e
78	Ericaceae	*Agarista*	*salicifolia*	(Comm. ex Lam.) G. Don	i
79	Apocynaceae	*Ochrosia*	*borbonica*	J.F. Gmel.	i
80	Apocynaceae	*Tabernaemontana*	*persicariifolia*	Jacq.	i
81	Arecaceae	*Cocos*	*nucifera*	L.	e
82	Asparagaceae	*Cordyline*	*mauritiana*	(Lam.) J.F. Macbr.	i
83	Asparagaceae	*Dracaena*	*reflexa*	Lam.	i
84	Asteraceae	*Ageratina*	*riparia*	(Regel) R.M. King & H. Rob.	e
85	Asteraceae	*Conyza*	*sumatrensis*	(Retz.) E. Walker	e
86	Asteraceae	*Crassocephalum*	*crepidioides*	(Benth.) S. Moore	e
87	Asteraceae	*Elephantopus*	*mollis*	Kunth	e
88	Asteraceae	*Emilia*	*sonchifolia*	(L.) DC.	e
89	Asteraceae	*Galinsoga*	*parviflora*	Cav.	e
90	Asteraceae	*Lapsana*	*communis*	L.	e
91	Asteraceae	*Pterocypsela*	*indica*	(L.) C. Shih	e
92	Balsaminaceae	*Impatiens*	*flaccida*	Arn.	e
93	Begoniaceae	*Begonia*	*cucullata*	Willd.	e
94	Begoniaceae	*Begonia*	*ulmifolia*	Willd.	e
95	Campanulaceae	*Hippobroma*	*longiflora*	(L.) G. Don	e
96	Caryophyllaceae	*Drymaria*	*cordata*	(L.) Willd. ex Schult.	e
97	Clusiaceae	*Calophyllum*	*tacamahaca*	Willd.	i
98	Commelinaceae	*Commelina*	*diffusa*	Burm. f.	e
99	Combretaceae	*Terminalia*	*benzoin*	L. f.	i
100	Connaraceae	*Cnestis*	*glabra*	Lam.	i
101	Convolvulaceae	*Ipomoea*	*indica*	(Burm.) Merr.	e
102	Cyperaceae	*Scleria*	*sieberi*	(Sieber) Nees	i
103	Ebenaceae	*Diospyros*	*borbonica*	I. Richardson	i
104	Ebenaceae	*Diospyros*	*digyna*	Jacq.	e
105	Erythroxylaceae	*Erythroxylum*	*laurifolium*	Lam.	i
106	Euphorbiaceae	*Phyllanthus*	*phillyreifolius*	Poir.	e
107	Fabaceae	*Mimosa*	*sp.*	L.	nd
108	Lauraceae	*Cinnamomum*	*camphora*	(L.) J. Presl	e
109	Lauraceae	*Ocotea*	*obtusata*	(Nees) Kosterm.	i
110	Loganiaceae	*Geniostoma*	*borbonicum*	(Lam.) Spreng.	i
111	Malpighiaceae	*Hiptage*	*benghalensis*	(L.) Kurz	e
112	Malvaceae	*Sida*	*sp.*	L.	e
113	Melastomataceae	*Clidemia*	*hirta*	(L.) D. Don	e
114	Melastomataceae	*Medinilla*	*loranthoides*	Naudin	i
115	Melastomataceae	*Memecylon*	*confusum*	Blume	i

Id	Family	*Genera*	*Species*	Author	Status
116	Melastomataceae	*Tristemma*	*mauritianum*	J.F. Gmel.	e
117	Monimiaceae	*Tambourissa*	*elliptica*	(Tul.) A. DC.	i
118	Moraceae	*Artocarpus*	*heterophyllus*	Lam.	e
119	Moraceae	*Ficus*	*densifolia*	Miq.	i
120	Moraceae	*Ficus*	*lateriflora*	Vahl	i
121	Moraceae	*Ficus*	*mauritiana*	Lam.	i
122	Moraceae	*Ficus*	*reflexa*	Thunb.	i
123	Myrtaceae	*Syzygium*	*borbonicum*	J. Guého & A.J.	i
124	Onagraceae	*Ludwigia*	*octovalvis*	(Jacq.) P.H. Raven	e
125	Orchidaceae	*Sp*	*Sp*		nd
126	Orchidaceae	*Vanilla*	*planifolia*	Andrews	e
127	Oxalidaceae	*Oxalis*	*corniculata*	L.	e
128	Passifloraceae	*Passiflora*	*suberosa*	L.	e
129	Phytolaccaceae	*Phytolacca*	*americana*	L.	e
130	Piperaceae	*Piper*	*borbonense*	(Miq.) C. DC.	i
131	Poaceae	*Saccharum*	*officinarum*	L.	e
132	Poaceae	*Sp*	*Sp*		nd
133	Poaceae	*Stenotaphrum*	*dimidiatum*	(L.) Brongn.	e
134	Primulaceae	*Ardisia*	*crenata*	Sims	e
135	Ranunculaceae	*Clematis*	*mauritiana*	Lam.	i
136	Rosaceae	*Rubus*	*rosifolius*	Sm.	e
137	Rubiaceae	*Bertiera*	*borbonica*	A. Rich. ex DC.	i
138	Rubiaceae	*Chassalia*	*corallioides*	(Cordem.) Verdc.	i
139	Rubiaceae	*Coffea*	*mauritiana*	Lam.	i
140	Rubiaceae	*Mussaenda*	*arcuata*	Lam. ex Poir.	i
141	Rubiaceae	*Mussaenda*	*landia*	Poir.	i
142	Rutaceae	*Citrus*	*limon*	(L.) Osbeck	e
143	Salicaceae	*Casearia*	*coriacea*	Vent.	i
144	Salicaceae	*Homalium*	*paniculatum*	(Lam.) Benth.	i
145	Sapotaceae	*Sideroxylon*	*majus*	(C.F. Gaertn.) Baehni	i
146	Smilacaceae	*Smilax*	*anceps*	Willd.	i
147	Solanaceae	*Solanum*	*mauritianum*	Scop.	e
148	Urticaceae	*Boehmeria*	*macrophylla*	Hornem.	e
149	Urticaceae	*Boehmeria*	*penduliflora*	Wedd. ex D.G. Long	e
150	Verbenaceae	*Stachytarpheta*	*jamaicensis*	(L.) Vahl	e
151	Zingiberaceae	*Elettaria*	*cardamomum*	(L.) Maton	e

CHAPITRE III: Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille.) in a tropical rainforest of Madagascar (Ranomafana)

A. Introduction

Madagascar is known in the world for its unique and high biodiversity. The majority of the plant species that it shelters is endemic, corresponding to 96% of the trees and shrubs of the continental island (Schatz 2002, Goodman and Benstead 2005). This situation has allowed it to be ranked among the 17 “megadiverse” countries, according to the classification of the United Nations Environment World Conservation Monitoring Center (UNEP-WCMC). These countries host 70% of the species in the world and are therefore considered as the richest in the world in terms of biological diversity.

Ranomafana situated in the Southeast of Madagascar has high concentration of endemic species with 85% of endemic plants (Goodman and Razafindratsita 2001). Different types of primary plant formations such as lowland rainforest (600-800 m), dense moist middle-altitude rainforest (800-1400 m), bamboo forest and swamp forest cover this zone, over an area of 406 km². This exceptional natural rainforest is facing many threats particularly the slash-and-burn farming or "tavy" and wood cutting for domestic or industrial purposes, causing deforestation (Peters 1998, Sarrasin 2013). To face these situations, the national park of Ranomafana has been created, in 1991, to safeguard biological diversity and conserve natural areas.

The close relation between plants and their pollinators, especially the entomofauna, ensures maintaining the reproduction of the plant species in its ecosystem. One of these insects’ pollinators is the honeybee *Apis mellifera* L. including the subspecies *Apis mellifera unicolor* Latreille 1804 which is the sole endemic honeybee of Madagascar (Ruttner 1988) of the African lineage (Rasolofoarivao *et al.* 2015). The anatomy of the honeybee is adapted to pollen and nectar harvesting (Maurizio *et al.* 1975, Gould 2018). This characteristic often leads to the pollination of the visited flowers; the honeybee is thus considered as a general pollinator (Vaissière 2002, Kratochwil *et al.* 2009). The relation of the honeybee with the plants is considered as an example of coevolution and mutualism (Frankie 1975, Wojtaszek 2013).

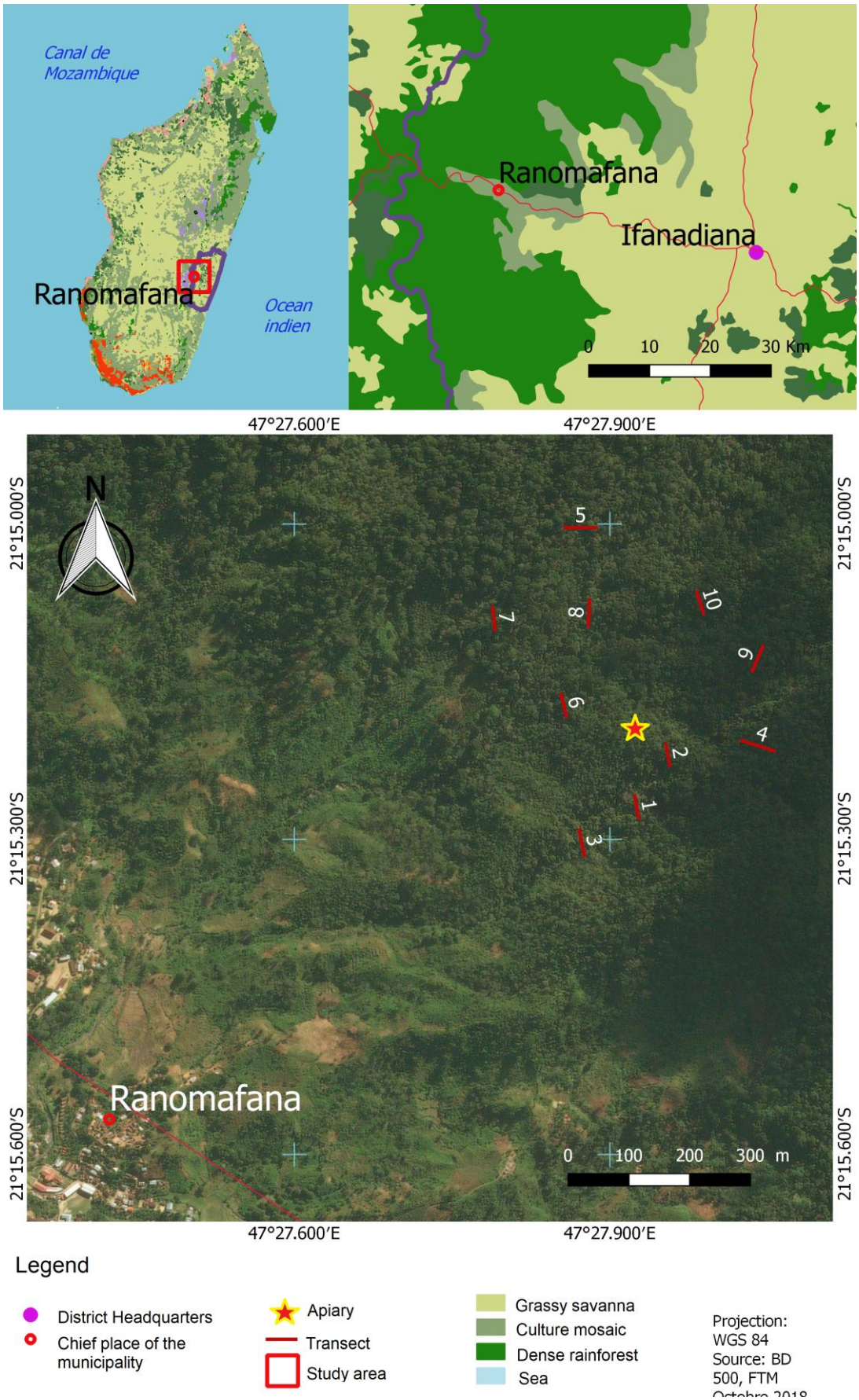


Figure. 1. Localisation of the study area and the National Park of Ranomafana in the South East of Madagascar. Source: SAPM 2016/BT 500 FTM.

The study of the foraging behaviour of the honeybee *A. m. unicolor* was made by Ralalaharisoa-Ramamonjisoa (1992) in two regions of the Highlands of Madagascar; which showed the close relationship between the endemic honeybee and the vegetation types. Despite this existing relationship, few studies were undertaken on honeybees foraging behaviour in the other region of Madagascar such as Ranomafana national park, which was included in 2007 in the Atsinanana rainforests World Heritage site of the United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). An initial study was made in this region on the melliferous and polleniferous plants (Rasoloarijao *et al.* 2018). However, the role of the interaction between plants and pollinators in the dynamics of this ecosystem is still poorly understood. One way to evaluate the foraging behaviour and the interaction between honeybees and plants would be the analysis of pollen harvest and honeys.

Knowledge of the apicultural flora is also important for management and conservation programs. The implementation of integrated development activities is needed to support the setting aside of the park. However, the ecological processes and biological diversity of this region are important economic assets. The protection of natural ecosystems enables the maintenance of primary ecological functions, such as the gradual and continuous restitution of water and it avoids problems such as silting of rice fields or road subsidence. Beekeeping is a traditional activity that could be valued in the Ranomafana National Park. Honey is used for food and medicinal purposes of the population near the park. For the development of beekeeping, it seems essential to have basic data such as knowledge of melliferous and polleniferous plants.

The purpose of this study was to provide the reference information on plants visited by honeybees, and the foraging behaviour of a tropical endemic honeybee subspecies (*A. m. unicolor*) in its ecosystem toward nectar (Appendix. 2) and pollen sources (Appendix. 4).

B. Materials and Methods

I. Study site and apiary set up

The Ranomafana National Park has an area of 43,500 ha and its undisturbed primary forests are refuges for wildlife. The study site is composed of different plant formations mainly primary forests, secondary forests and cultivated areas. An apiary composed of 6 hives (type Dadant) were placed in this area for 12 months (Figure. 1).

II. Study of the diversity of available resources

The diversity of available resources was assessed along 10 transects of 50 m long and 10 m wide in the study area around the apiary during November 2016 to September 2017 (Figure. 1).

On each transects, the abundance of each plant species was graded on a scale of 1 to 5 where 1, 2, 3, 4 and 5 corresponded to 1 to 10 individuals, 10 to 25 individuals, 25 to 50 individuals, 50 to 100 individuals and +100 individuals, respectively. The species cover was estimated using a percentage of the vegetation stage (herbaceous stratum, shrub stratum, tree stratum).

Every month on each transects, plant phenology was noted as follows: 0: flowerless, 1: 1% to 25% of the flowering plants, 2: 25% to 50%, 3: 50% to 75% and 5: very strong flowering in + 75 % of plants such as in Rasoloarijao et al. (submitted, Chapter 2). The product between the phenology index and the abundance of plants obtained the available floral biomass index.

These surveys on the same 10 transects were undertaken for 11 months (October 2016 to September 2017).

III. Honey sampling

To keep hives healthy, honey samples were harvested only when more than 50% of the honey cells were capped on a frame. Due to the unevenness of the strength of the colonies and the availability of nectar resources, it was not possible to harvest all the hives at the same time. Besides, the destructive action of the *Varroa destructor* mite caused the collapse of more than half of the hives. The decimated hives had been replaced by new hives. All samples were extracted by dripping frames containing honey. At each operation, we previously removed the pollen cells so that their contents did not mix with honey, 150 ml of honey were saved for pollen analyses in the laboratory.

IV. Honey analysis

Physicochemical treatments of honey, and identification of pollen grains were processed in the laboratory. These treatments consist of two main operations: the elimination of sugars and acetolysis, which greatly facilitate the determination of pollen grains. All treatments were performed on 10 g of honey per sample (Louveaux *et al.* 1978, Von Der Ohe *et al.* 2004). For this study, the treatment used follows the guidelines of the International Honey Commission (Louveaux *et al.* 1978, Bogdanov *et al.* 1999, Von Der Ohe *et al.* 2004) and the acetolyse according to (Erdtman 1960) method. The pollen grains obtained from each honey samples were mounted in phenol glycerine of the order of 10 times the volume of the pollen mixture. 50 µl of the mixture was mounted between slide and cover slip (24 x 50 mm) and observed under the light microscope.

V. Identification of pollen grains

1. Identification of pollen grains

For identification, the pollen grains were observed under a microscope with the objective of x 1000 immersion magnification, while counting was conducted at x 600 magnification. The terminology of Punt *et al.* (2007) was used for the description of pollen grains.

The pollen of honey was identified by comparison with the reference collections made by Rasoloarijao *et al.* (2018) and other collections existing in the Palynology laboratory of the University of Antananarivo. Many books and publications have also been used to help in the determination (Association des Palynologues de Langue Française 1974, Bonnefille and Riollet 1980, Straka and Friedrich 1984).

The measurements of the polar axis (P) and the equatorial axis (E) of the pollen were carried out on 15 to 30 grains of pollen for each species to be able to calculate the average and improve the pollen determination.

2. Level of determination

The level of determination achieved was not always the same. However, most pollen could be determined to genus levels and sometimes to species level. However, we stopped at the family level when the pollen characters were homogeneous and the phenology data did not bring precision.

VI. Pollen analysis of the preparations

The identification and the counting of pollen grains, with the relative frequencies of each species (Louveaux *et al.* 1978) was made to give a good representation of the existing taxa in the preparations. According to Vergeron (1964), it was necessary to count 1200 pollen to have a suitable existing taxa representation in a honey preparation.

Due to the heterogeneity of the distribution of the pollen grains of the preparations, the counting was carried out in the different zones of the preparation: line of the quarter, the middle and the edge of the preparation until no new taxon no longer appears.

VII. Statistical analysis

Graphical representations and all statistical analysis were performed using R version 3.1.1 software (Team 2008). Shannon (D) Diversity indexes were used to compare the number of species in each sample, taking into account their relative frequency, as well as for flowering species at each date. Comparisons of these indexes were made between dates, using Student tests and between the diversity of flowering species and the species harvested by honeybees.

C. Results

I. Analyses of flora

Overall in the transects, 131 species from 106 genera and 52 families were observed in flowering during study periods. The native taxa were largely dominating in this survey with 92 percent of the taxa (119 native species vs. only 12 non-native species). The dominant families were Rubiaceae with 17 species, Asteraceae with 13 species and Euphorbiaceae with 9 species. The plant list of the species seen along the transect followed and their flowering period was illustrated in the Appendix. 1. This plant list was dominated by tree and shrub plants with 87 species, followed by herbaceous taxa with 31 species, and 13 liana species. The liana species were represented by native species only.

A total of 1 974 individual's plants were monitored during the survey and the relative flower biomass available as a potential resource for honeybees in the area are presented in the Appendix. 1. During the 11 months of monitoring, the tree or shrub stratum was the most available resource with a floral biomass of 24 784, followed by herbaceous strata with a floral biomass Fb = 10 327 and Fb = 2 170 for the liana species. Ten species represents 55% of the floral biomass (Fb = 20 588.25) recorded during the period of study with three herbaceous plants and seven tree species, and they are all native species.

The period with the maximum floral biomass was in September 2017 with Fb = 11 263, and the minimum was in May 2017 with Fb = 421. The period with the maximum diversity of flowering species was in September 2017 with 59 species recorded. The period with the minimum diversity of flowering species was in May 2017 with 11 species recorded. On average, 26 species were flowering per date in the study area. The differences observed in the Shannon diversity index (D) were significantly different between the dates (Student, p-value = 7.935 e-09).

II. Honey analysis

A total of 15 honey samples have been collected during the survey (Appendix. 2). The list of taxa presents in the honey samples and the number of pollen grains of each species are given in Table. 1. During the 8 months of sampling, 77 pollen types, belonging to 33 families have been isolated from honey samples. However, ten pollen types (corresponding to at least 10 species) could not be identified.

The month with the maximum diversity of species harvested was January 2017 with 48 species (from 4 samples) and the month with the minimum species harvested was April 2017 with 16 species from 1 sample (Table. 1, Appendix. 2). On average 20 species were observed in the honey sample were 20 species. The diversity of species observed in honey samples were not significantly different from the diversity of species in the floral biomass (Student, p-value = 0.070). Nevertheless, 27 species found in the honey samples were not recorded in the transects but present in the zone of Ranomafana National Park.

Among 77 pollen types observed, 61 correspond to native species. The majority (66%) of those native species belongs to the tree or shrub stratum. The non-native species were represented by 6 tree or shrub species (Table. 1). Among the 10 species mostly harvested during the whole period of the study, seven belonged to the tree and shrub stratum with only one non-native species (*Eucalyptus robusta* Sm. - Myrtaceae).

Five species have a relative frequency superior at 45%: *Plectranthus hexaphyllus* Baker (Lamiaceae) native species, in four samples with 54% to 90% of the species found, *Eucalyptus robusta* Sm.(Myrtaceae) non-native species, in two samples with 49% and 71% of the species found, *Weinmannia bojeriana* Tul. (Cunoniaceae) native species, with 62%, *Micronychia tsiramiramy* H. Perrier (Anacardiaceae) native species, in one sample with 52% and *Syzygium phillyreifolium* (Baker) Labat & G.E. Schatz. (Myrtaceae) native species, in one sample with 46% of the species found (Appendix. 2).

Plectranthus hexaphyllus and *Eucalyptus robusta* were not present in the followed transects but present in the zone of Ranomafana National Park. *Micronychia tsiramiramy* was present in the transects. Only, *Syzygium phillyreifolium* (Fb = 1875) and *Weinmannia bojeriana* (Fb = 1006.25) have a high floral biomass in the transects.

The quantity of pollen grains in the 10 g of honey samples varied from 2 677 pollen grains in February 2017 to 17 856 pollen grains in January 2017. The month with the maximum diversity was also the month with the maximum number of pollen grains harvested.

The taxa the most harvested was *Plectranthus hexaphyllus* Baker (Lamiaceae), a native species, with a total of 15 378 pollen grains counted (maximum in January 2017, n = 13 054).

Table. 1: List of species harvested by honeybees in honey samples from Ranomafana – Madagascar during 8 months of study (October 2016 to April 2017 and October 2017) and the succinct pollen description of each species identified. For each species, identification number (ID), status (i: native taxa, e: non-native taxa), plant form (t: tree, h: herbs, l: liana), main pollen characteristics, mean size along polar (P) and equatorial (E) axis with the average size in "(…)", Exine thickness in µm, and the relative frequency of each species per month is given.

ID	Family	Species	Status	Plant form	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb types	Equatorial view	Aperture type	Exine ornamentation	P (µm)	E (µm)	Exine thick	oct-16	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	oct-17
4	Anacardiaceae	*Micronychia tsiramiramy* H. Perrier	i	t	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Reticulate	53.70 (55.48) 61.60	58.57 (77.25) 83.95	3.00	5.52	5.23	32.19	3.19	2.58	2.92	3.38	14.29
122	Apocynaceae	*Alstonia boonei* De Wild.	e	t	Monads	Spheroidal or Oblate	Circular or Lobate	Circular or Elliptic	3 colporate	Rugulate	19.50 (22.00) 23.50	28.00 (29.50) 32.00	3.00		0.74						
123	Apocynaceae	*Plectaneia thouarsii* Roem. & Schult.	i	l	Monads	Suboblate to Spheroidal	Circular	SubCircular	1-2-3 porate	Scabrate to Rugulate	19.00 (25.00) 27.00	20.00 (23.00) 26.00	2.00				0.11				
7	Aquifoliaceae	*Ilex mitis* (L.) Radlk.	i	t	Monads	Suboblate to Prolate	Lobate or Angulate	Elliptic	3 colporoidate	Clavate	26.00 (29.00) 32.00	25.00 (28.00) 30.50	3.50	0.88	0.44	0.22			1.38	2.85	0.37
124	Araliaceae	*Schefflera monophylla* (Baker) Bernardi	i	t	Monads	Prolate to Spheroidal	Triangular to Circular	Elliptic	3 colporate	Granulate or Reticulate	23.76 (24.16) 24.97	19.66 (21.72) 22.80	4.00				0.13				
125	Arecaceae	*Elaeis guineensis* Jacq.	i	t	Monads	Bilateral	Elliptic	SubCircular	1 colpate, trichotome	Vermiculate to micro-reticulate	28.00 (37.50) 43.50	19.00 (31.00) 39.00	2.00	1.65	0.18	0.75	0.13	2.19	0.97		
13	Asteraceae	*Ageratum conyzoides* L.	i	h	Monads	Suboblate	Circular	Spheroidal	4-3 colporate	Echinate	25.00 (27.00) 30.00	26.00 (28.00) 31.00	3.00		0.57	0.46	0.22				5.96
126	Asteraceae	*Apodocephala pauciflora* Baker	i	h	Monads	Oblate spheroidal to Prolate	Circular	Elliptic to Circular	3 colporate	Echinate	33.00 (34.00) 42.00	33.00 (34.00) 42.00	11.00	0.46							
16	Asteraceae	*Bidens pilosa* L.	i	h	Monads	Spheroidal	Circular	Spheroidal	3 colporate	Echinate	21.00 (22.50) 24.00	22.00 (23.00) 25.00	3.00	3.83					0.15		
14	Asteraceae	*Brachylaena merana* (Baker) Humbert	i	h	Monads	Subprolate	Lobate to Circular	SubCircular	4-3 colporate	Echinate	38.00 (44.00) 46.00	33.50 (40.00) 45.00	4.00	3.50							
15	Asteraceae	*Brachylaena ramiflora* (DC.) Humbert	i	h	Monads	Subprolate	Lobate to Circular	SubCircular	4-3 colporate	Echinate	35.00 (42.00) 44.00	32.50 (38.00) 43.00	3.50						1.23		
18	Asteraceae	*Distephanus garnierianus* (Klatt) H. Rob. & B. Kahn	i	t	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Fenestrate, Echinate	50.50 (52.50) 53.5	50.50 (52.50) 53.5	11.50		17.18						
20	Asteraceae	*Emilia citrina* DC.	i	h	Monads	Subprolate	Lobate to Circular	Elliptic	3 colporate	Echinate	22.50 (24.00) 26.50	18.50 (20.00) 24.00	12.50						11.88	0.98	
21	Asteraceae	*Gymnanthemum appendiculatum* (Less.) H. Rob.	i	t	Monads	Spheroidal	Lobate to Circular	Circular	4 colporate	Echinate	49.50 (52.50) 53.50	49.50 (52.50) 53.50	12.00		1.65	1.54	0.85				

ID	Family	Species	Status	Plant form	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb types	Equatorial view	Aperture type	Exine ornamentation	P (µm)	E (µm)	Exine thick	oct-16	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	oct-17
22	Asteraceae	*Helichrysum* faradifani Scott Elliot	i	h	Monads	Spheroidal	Circular	Elliptic to Circular	3 colporate	Echinate	19.00 (20.50) 22.50	19.00 (20.50) 22.50	4.00	13.37	0.97	2.78	0.41	0.54	5.75	5.25	5.95
127	Asteraceae	*Helichrysum retrorsum* DC	i	h	Monads	Spheroidal	Circular	Elliptic to Circular	3 colporate	Echinate	19.50 (21.50) 23.50	19.50 (21.50) 23.50	4.00			3.88	0.54				
23	Asteraceae	*Mikania capensis* DC.	i	h	Monads	Spheroidal or Oblate	Lobate	Elliptic to Circular	3 colporate	Echinate	21.50 (23.00) 23.50	21.50 (23.00) 23.50	4.00		7.41						
26	Asteraceae	*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.	i	h	Monads	Subprolate	Triangular to Hexagonal	Circular to Subcircular	3-4 colporate	Fenestrate and Echinate	33.50 (34.50) 45.50	32.00 (33.50) 44.50	9.00	0.59		0.22	0.56	0.22	0.37	0.16	0.82
128	Cannabaceae	*Trema orientalis* (L.) Blume	i	t	Monads	Subprolate	Circular	Subspheroidal	2- porate	Psilate	16.00 (19.00) 20.00	15.00 (17.50) 21.00	1.50	0.48	0.66	1.89	0.41	8.76	9.68	8.96	3.65
33	Cunoniaceae	*Weinmannia bojeriana* Tul.	i	t	Monads	Subprolate	Circular to Angular	Elliptic	3 colporate	Reticulate	10.00 (11.00) 13.50	10.50 (12.00) 14.00	1.00	13.62	27.39	19.95					14.35
34	Cunoniaceae	*Weinmannia rutenbergii* Engl.	i	t	Monads	Suboblate	Circular to Angular	Elliptic	3 colporate	Reticulate	11.00 (12.50) 14.50	12.50 (13.50) 15.50	1.00				6.93	3.20	11.13	13.32	
129	Cyperaceae	*Cyperus niveus* Retz.	i	h	Monads	Bilateral	Subcircular	Elliptic	1- porate	Granulate	19.00 (23.00) 25.00	24.00 (26.00) 28.50	2.00	0.59	0.26	0.20			0.64		
130	Ericaceae	*Vacciniumsecundiflorum* Hook.	i	t	Polyads	Heteropolar	Tetrad	Tetrad	3- colporate	Scabrate	30.00	30.00	2.50			0.92	0.56				
37	Euphorbiaceae	*Acalypha emirnensis* Baill.	i	h	Monads	Oblate to Spheroidal	Circular	Elliptic to Circular	3-5 colporate or colpate	Scabrate to Rugulate	15.00 (16.50) 17.50	15.50 (16.34) 16.98	2.00			0.18					
40	Euphorbiaceae	*Croton fianarantsoae* Leandri	i	t	Monads	Suboblate	Circular	Circular	Inaperturate	Croton pattern	58.51 (61.8) 64.18	60.36 (66.14) 67.72	5.00	0.54	0.59	0.34	0.17		0.19		
41	Euphorbiaceae	*Macaranga boutonioides* Baill.	i	t	Monads	Subprolate	Subcircular	Circular	3 colporate	Scabrate	21.00 (22.00) 23.00	19.00 (20.00) 23.00	2.00								0.79
43	Euphorbiaceae	*Macaranga myriolepida* Baker	i	t	Monads	Suboblate	Subcircular	Circular	3 colporate	Scabrate	15.00 (19.00) 20.50	16.00 (21.00) 22.00	2.00		3.79	0.74	1.44				
131	Euphorbiaceae	*Macaranga sphaerophylla* Baker	i	t	Monads	Suboblate	Subcircular	Circular	3- colporate	Scabrate	19.00 (21.50) 23.00	21.50 (22.00) 24.00	2.00							0.77	
46	Fabaceae	*Acacia dealbata* Link	i	t	Polyads	Compressed biconvexe disc	Tetrad Plan	Elliptic	4-3 colporate	Psilate	89.50 (100.00) 107.00	89.50 (100.00) 107.00	2.00	0.43							
132	Fabaceae	*Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm.	i	t	Polyads	Compressed biconvexe disc	Tetrad Plan	Elliptic	8 porate	Scabrate	113.76 (115.04) 117.85	113.76 (115.04) 117.85	2.00			0.92	0.11	0.19			
133	Fabaceae	*Dalbergia chapelieri* Baill.	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Subangular	Circular	3 colporate	Psilate	18.50 (20.00) 22.50	21.50 (25.50) 27.00	3.00		0.15						

ID	Family	Species	Status	Plant form	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb types	Equatorial view	Aperture type	Exine ornamentation	P (µm)	E (µm)	Exine thick	oct-16	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	oct-17
47	Fabaceae	*Desmodium adscendens* (Sw.) DC.	i	h	Monads	Spheroidal	Angular	Subspheroidal	3 colporate	rugulate	15.00 (16.00) 17.00	15.00 (16.00) 17.00	1.00			0.37					1.25
134	Fabaceae	*Mimosa pudica* L.	i	h	Polyads	Tetrade tetrahedral	Subcircular	Elliptic	3 - 4 porate	Psilate	11.41 (17.43) 21.52	11.41 (17.43) 21.52	1.00				0.11				
50	Gentianaceae	*Anthocleista amplexicaulis* Baker	i	t	Monads	Subprolate	Circular or Triangular	Elliptic or Circular	3 - 4 porate	Reticulate	29.80 (31.34) 32.58	29.55 (31.78) 33.01	2.00			0.37	0.25				
53	Hypericaceae	*Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir.	i	t	Monads	Oblate spheroidal or Prolate	Triangular, rarely Circular	Elliptic to Circular	3 - 4 colporate	Reticulate to Scabrate	14.22 (16.96) 18.92	13.22 (14.31) 16.47	1.00		2.95	1.30	0.44				
135	Lamiaceae	*Plectranthus hexaphyllus* Baker	i	h	Monads	SubProlate or Prolate	Circular to Lobate	Elliptic	6 colpate	Reticulate (heterobrochate)	33.23 (36.64) 42.85	40.59 (46.26) 52.09	3.00				73.18	9.82	3.74	1.74	16.34
58	Loranthaceae	*Bakerella clavata* (Desr.) Balle	i	l	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3 colporate	Psilate	37.00 (38.00) 40.00	21.00 (23.00) 25.00	2.00		0.12	0.91	0.21	0.16			0.49
59	Malvaceae	*Dombeya acerifolia* Baker	i	t	Monads	SubProlate or Prolate	Circular	Circular	3 colporate	Rugulate and Echinate-Perforate	56.50 (63.50) 67.50	56.50 (63.50) 67.50	8.00		2.63		0.11	0.19			
60	Malvaceae	*Dombeya stipulacea* Baill.	i	t	Monads	SubProlate or Prolate	Circular	Circular	3 colporate	Rugulate and Echinate-Perforate	54.46 (61.75) 65.32	53.78 (54.32) 59.78	8.00	0.71		1.17					
136	Rubiaceae	*Gaertnera phyllostachya* Baker	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Circular to Elliptic	Elliptic	4 colporate	Reticulate	28.00 (29.00) 32.00	30.50 (35.50) 40.00	3.00	0.12	0.22	0.23			0.26		
137	Malvaceae	*Triumfetta rhomboidea* Jacq.	i	t	Monads	Prolate	Lobate	Elliptic	3 colporate	Reticulate	29.00 (32.50) 35.50	16.50 (19.00) 22.50	3.00		0.89						
62	Malvaceae	*Urena lobata* L.	i	h	Monads	Spheroidal	Circular	Circular	Periporate	Echinate	168.89 (172.32) 182.36	168.89 (172.32) 197.81	13.00		2.67						
138	Melastomataceae	*Tristemma mauritianum* J.F. Gmel.	i	h	Monads	Prolate	Angular	Circular to Elliptic	3 colporate	Striate	16.00 (18.00) 20.00	15.00 (16.00) 17.50	2.00		0.24	0.81					
153	Meliaceae	*Malleastrum schatzii* J.-F. Leroy & Lescot	i	t	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3-4 colporate	Psilate	24.00 (25.50) 28.50	22.50 (21.00) 27.00	4.00		0.44		0.56				
154	Myrtaceae	*Eugenia louvelii* H. Perrier	i	t	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 - 4 colporate, Parasyncolpate	Scabrate	10.00 (14.00) 16.00	17.50 (19.50) 23.50	1.00								2.23
140	Myrtaceae	*Eucalyptus robusta* Sm.	e	t	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 - 4 colporate, Parasyncolpate	Scabrate	23.37 (24.36) 26.43	14.67 (15.23) 18.66	2.00	48.13	5.40		0.85	7.65		11.92	
67	Myrtaceae	*Psidium cattleianum* Sabine	e	t	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 - 4 colporate, Parasyncolpate	Scabrate	13.50 (14.50) 15.50	22.00 (22.00) 22.00	2.00			0.44	0.27				

ID	Family	Species	Status	Plant form	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb types	Equatorial view	Aperture type	Exine ornamentation	P (µm)	E (µm)	Exine thick	oct-16	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	oct-17
70	Myrtaceae	*Syzygium phillyreifolium* (Baker) Labat & G.E. Schatz	i	t	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 - 4 colporate, Parasyncolpate	Scabrate	13.52 (23.16) 23.29	14.39 (23.79) 24.59	2.00				2.13	0.98	11.57	48.49	
68	Myrtaceae	*Syzygium condensatum* (Baker) Labat & G.E. Schatz	i	t	Monads	Oblate	Triangular	Elliptic	3 - 4 colporate, Parasyncolpate	Scabrate	9.40 (11.58) 12.76	16.92 (17.24) 21.82	2.00		1.56	9.66	0.39				27.54
141	Pinaceae	*Pinus sylvestris* L.	e	t	Monads	Bilateral	Subcircular	Saccate	1 porate	Perforate	51.00 (53.00) 56.00	100.00 (105.00) 112.00	4.00					0.18			2.23
76	Poaceae	*Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf	i	h	Monads	Subprolate	Circular	Subcircular	1 porate	Psilate	43.00 (54.00) 61.00	45.50 (61.00) 70.50	3.00	0.59	0.22	0.15	0.73			2.79	0.72
77	Poaceae	*Panicum aequinerve* Nees	i	h	Monads	Suboblate	Circular	Subcircular	1 porate	Psilate	30.00 (35.00) 42.50	35.50 (41.00) 50.50	3.00			0.23			1.83		0.56
81	Primulaceae	*Oncostemum nervosum* Baker	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Circular or Subtriangular	Elliptic or Circular	3 colporate	Rugulate or Scabrate or Reticulate	54.70 (61.23) 67.65	33.35 (35.76) 39.73	5.00				4.36				
142	Proteaceae	*Dilobeia thouarsii* Roem. & Schult.	i	t	Monads	Oblate	Circular to Angular	Elliptic	3-4 porate	Scabrate	17.50 (18.50) 26.00	27.50 (30.00) 35.50	4.00		0.15	0.20	0.15	0.87			
143	Proteaceae	*Grevillea robusta* A. Cunn. ex R. Br.	e	t	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3 porate	Scabrate	26.00 (27.50) 29.00	40.00 (42.50) 48.00	3.00	2.34	0.15	0.81	0.15				
144	Putranjivaceae	Drypetes *madagascariensis* (Lam.) Humbert & Leandri	i	t	Monads	Prolate	Subcircular to Lobate	Elliptic	3 colporate	Reticulate	42.00 (45.00) 51.50	22.00 (24.50) 28.00	4.00		0.15	0.81	0.11				
90	Rubiaceae	*Chassalia ternifolia* (Baker) Bremek.	i	t	Monads	Suboblate	Circular	Subcircular	3 - 4 colporate	Reticulate	40.00 (43.00) 49.00	51.50 (52.00) 59.50	5.00	0.26			0.34				
96	Rubiaceae	*Gaertnera macrostipula* Baker	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Trilobate	Circular to Elliptic	2 - 3 colpate	Reticulate	52.85 (54.89) 58.63	65.95 (70.25) 71.59	5.00		0.38	0.35	0.73				
102	Rubiaceae	*Psychotria decaryi* Bremek.	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Circular or Angular or irregular	Elliptic or Circular	3 - 4 colporate	Reticulate	33.59 (34.68) 38.65	35.25 (37.26) 40.46	4.00				0.45				
101	Rubiaceae	*Psychotria polyphylla* Bremek.	i	t	Monads	Oblate to Spheroidal	Circular or Angular or irregular	Elliptic or Circular	3 - 4 colporate	Reticulate	52.50 (54.50) 59.50	60.50 (62.50) 64.50	4.00		0.15						
145	Salicaceae	*Homalium oppositifolium* (Tul.) Baill.	i	t	Monads	Spheroidal to Prolate	Subtriangular	Elliptic or Circular	3 colporate	Reticulate	22.50 (26.50) 29.00	15.50 (20.00) 25.00	2.00		0.12	0.52					
108	Sapindaceae	*Allophylus cobbe* (L.) Raeusch.	i	t	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3 porate	Psilate to Scabrate or Reticulate	16.42 (23.62) 24.52	22.77 (24.51) 28.41	3.00		1.91	0.18	0.34		0.15	0.16	1.45
110	Sapindaceae	*Litchi sinensis* Sonn.	e	t	Monads	Oblate or Spheroidal	Triangular or Circular	Elliptic	3 colporate	Striato-reticulate	14.00 (17.00) 20.00	24.00 (25.00) 26.50	3.00	2.73	3.99	6.51	2.78		19.42		1.34

ID	Family	Species	Status	Plant form	Pollen dispersal unit	Pollen shape	Amb types	Equatorial view	Aperture type	Exine ornamentation	P (µm)	E (µm)	Exine thick	oct-16	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	oct-17
146	Sapotaceae	*Chrysophyllum boivinianum* (Pierre) Baehni	i	t	Monads	Prolate	Subcircular	Elliptic	5-4 colporate	Scabrate	32.00 (34.50) 36.50	24.00 (26.00) 29.00	3.00			0.63	0.62	0.13			
147	Sapotaceae	*Fancherea thouvenotii* Lecomte	i	t	Monads	Prolate	Subcircular	Elliptic	5-4 colporate	Scabrate	41.00 (44.50) 51.50	28.00 (30.00) 39.00	3.00		0.15	0.37	0.22	0.18			
148	Solanaceae	*Datura stramonium* L.	i	t	Monads	Subspheroidal	Circular	Circular	3 colporate	Striato-reticulate	32.50 (34.00) 38.00	32.50 (34.00) 38.00	4.00			0.37	0.22				
149	Strelitziaceae	*Ravenala madagascariensis* Sonn.	i	t	Monads	Spheroidal to Prolate	Circular	Circular	Inaperturate	Psilate	111 (112) 115	111 (112) 115	8.00		5.72	0.78	0.58	0.36		0.13	
156	Type Rutaceae	Type 11	nd	nd	Monads	Suboblate	Angular ro Circular	Elliptic	3 colporate	Striato-reticulate	40.00 (42.00) 45.00	43.00 (46.50) 49.50	3.00	0.17	6.33		0.13				
158	Type Fabaceae	Type 12	nd	nd	Monads	Prolate	Subcircular	Elliptic	3 colporate	Scabrate	15.00 (23.50) 24.50	22.50 (24.50) 28.50	3.00	0.65	0.45						
166	Type Poaceae	Type 2	nd	nd	Monads	Subprolate	Circular	Subcircular	1 porate	Psilate	52.00 (58.00) 67.00	55.50 (62.00) 68.50	3.00	0.14	0.52	0.56	0.34			2.68	
173	Type Poaceae	Type 26	nd	nd	Monads	Subprolate	Circular	Subcircular	1 porate	Psilate	100.00 (104.00) 111.00	100.00 (104.00) 111.00	3.00	0.12		0.28	0.62		0.15	0.18	0.21
177	Type Proteaceae	Type 3	nd	nd	Monads	Oblate	Angular	Elliptic	3 - 4 colporate	Reticulate	20.00 (22.00) 26.50	31.00 (33.00) 25.50	2.50						0.37		
178	Asteraceae	Type *Psiadia altissima* (DC.) Drake	nd	nd	Monads	Prolate to Spheroidal	Lobate	Elliptic	3 colporate	Echinate	18.00 (19.00) 20.00	15.00 (19.00) 22.00	8.00	0.35		11.14	0.22				
179	Type Rosaceae	Type 4-1	nd	nd	Monads	Prolate to Spheroidal	Circular	Elliptic	3 colporate	Striate to Rugulate	24.00 (28.00) 30.00	23.00 (23.50) 26.50	2.00		0.12		0.11				
182	Type Rubiaceae	Type 7	nd	nd	Monads	Prolate to Spheroidal	Angular	Elliptic	3 - 4 colporate	Reticulate	32.00 (34.50) 37.50	26.50 (29.00) 32.00	3.00	0.75	0.89		0.17		0.11		
183	Type Rubiaceae	Type 8	nd	nd	Monads	Prolate to Spheroidal	Circular to Angular	Elliptic	3 - 4 colporate	Scabrate	14.00 (16.50) 19.50	12.50 (14.00) 17.00	2.00		0.44		0.11				
184	Type Euphorbiacee	Type 9	nd	nd	Monads	Prolate to Spheroidal	Subcircular to Lobate	Elliptic	3 - 4 colporate	Reticulte	31.50 (33.50) 34.50	30.00 (31.00) 32.50	2.00				0.22				
										Number of pollen grains per month				**6890**	**13549**	**11083**	**17856**	**5537**	**2677**	**3785**	**9875**
										Number of species present in 10 g of honey				**26**	**42**	**41**	**48**	**17**	**21**	**16**	**19**
										Number of samples				**1**	**2**	**4**	**4**	**1**	**1**	**1**	**1**

The second most harvested was *Eucalyptus robusta*, a non-native species, with 9 809 pollen grains (maximum in February 2017, n = 3 912), and the third most harvested flower was *Weinmannia bojeriana* Tul. (Cunoniaceae), a native species, with 8 239 pollen grains (maximum in November 2016, n = 3 711).

In four dates, *Plectranthus hexaphyllus* was the main floral origin of the honey sampled, with more than 45 percent of the pollen grains of this species present in each sample. *Eucalyptus robusta* was the dominant pollen in two samples. *Micronychia tsiramiramy* H. Perrier (Anacardiaceae), *Syzygium condensatum* (Baker) Labat & G.E. Schatz (Myrtaceae) and *Weinmannia bojeriana* were also the dominant pollen in one sample each. These honey samples were therefore considered as monofloral honey (Appendix. 2).

D. Discussion

During this study, 131 plant species from 106 genera and 52 families were monitored during 11 months in Ranomafana National Park (Appendix. 1). This plant list was only a portion of the flora existing in the Ranomafana national park which comprise over 490 different species (White *et al.* 1995, Phillipson *et al.* 2006, King *et al.* 2013). In comparison to a previous study (Chapter 2) in Mare Longue – Reunion Island, with 120 species from 62 families and 106 genera monitored in the transects, the two sites have comparable number of species studied. 39 families, 49 genera and 17 species were common to the two localities. These results indicated the same affiliation of the flora in the two localities.

Out of the species studied in Ranomafana, 77 were visited by honeybees for their nectar resources and were subsequently found in the honey samples. The proportion of species harvested (59 %) compared to the diversity of species in age to flowering in the study area were similar to the study in Reunion Island with 58 % (Chapter 2). Compared to the diversity of flora in the plant formations studied, the number of species harvested found in honey samples were quite similar, with 18 and 28 species on average per month in Reunion Island and Madagascar, respectively. *Apis m. unicolor* therefore exploits the same range of species, for their nectar diet in the two regions where this subspecies is native.

The number of plant species foraged for their nectars reflected the generalist behaviour of *A. m. unicolor* in those tropical ecosystems, and a preference behaviour because foragers use only part of the available florals resources in the area. This behaviour had also been demonstrated for several other subspecies in various environments (Menzel *et al.* 1993, Singaravelan *et al.* 2005).

The pollen spectra of the honey samples reflected the diversity of species in the study area (p-value = 0.070). The diversity of native species represents [79-91%] of the species identified in Ranomafana honey samples, and 66% of these species belonging to the tree or shrub strata. In quantitative terms, the pollens of these species correspond to 82% of the pollen found in these samples. The honeybees *A. m. unicolor* seem to exploit all the flower resources available around the hives, and the foraging behaviour of the workers depends on the biotopes existing near the hives. This result was the same as found in a precedent study made by Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* (1996) for the foraging behaviour of *A. m. unicolor* in various regions of Madagascar.

The family mostly harvested in honey samples was Asteraceae with 14 species and 11 genera. A species, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg, was found in the samples from the two areas studied. Besides, when considering results obtained from both honey samples and pollen pellets from Reunion Island, two other species of this family were harvested in the two regions (*Ageratum conyzoides* L. and *Bidens pilosa* L.). These two species are native to Madagascar but non-natives to Reunion Island. The second mostly harvested family in honey samples was Fabaceae with 8 species and 7 genera. In this family, *Mimosa pudica* L. was the species present in the two islands, native to Madagascar but non-native to Reunion Island.

Considering the pollen pellet results from Reunion Island, two genera were also observed, *Desmodium* and *Acacia*. The species from Madagascar (*A. dealbata* Link, *D. adscendens* (Sw.) DC.) are native to this island, while the species from Reunion Island (*A. mearnsii* De Wild., *D. intortum* (Mill.) Urb.) are non-native. The third most represented family was Myrtaceae with eight species and five genera. *Psidium cattleianum* Sabine was found in the two areas. This species is non-native to the two islands.

If the pollen pellets in Reunion Island were also considered, two genera *Eugenia* and *Syzygium* were common to the two regions. *Eugenia* was represented by one species in each island and *Syzygium* was represented by two species in each island. The species harvested by honeybees in the two areas studied have the comparable diversity at the family and genus levels. Some species were harvested for the pollen resources in Mare Longue but harvested for the nectar resources in Ranomafana. These results suggest the interaction and coadaptation of these families, genera or species with *A. m. unicolor* in Ranomafana and in Mare Longue and the preference of this subspecies to these taxa.

About half of the honey samples (56%) were monofloral honeys, meaning that the nectar was dominated by one species with more than 45% of the species present in each sample (Louveaux *et al.* 1978). These results imply that the workers of *A. m. unicolor* in Ranomafana have a preference and a behaviour that favours the flower constancy. This foraging behaviour is the result of the ability of *A. mellifera* workers to quickly memorise floral characteristics such as colour, shape and odours of quality food sources required by the colony (Menzel 1999, Riley *et al.* 2005, Grüter and Farina 2009, Grüter *et al.* 2010). The monofloral honey of *Plectranthus hexaphyllus* and *Micronychia tsiramiramy* were firstly described in this study (Appendix. 3). The genera of *Eucalyptus*, *Syzygium* and *Weinmannia* were also found in the honey samples of various studies (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa 1992, Ralimanana 1994, Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996, Carrière *et al.* 2008, Ramamonjisoa Ralalaharisoa *et al.* 2012, Rasoloarijao *et al.* 2015) and in other countries (Suryanarayana *et al.* 1981, Allen *et al.* 1991, Horn and Aira 1997, Martos *et al.* 2000, Serrano *et al.* 2004, Senanayake 2006, Castro-Vázquez *et al.* 2009, Venkatesan 2011, Ramanujam *et al.* 2013). These results suggest the attractiveness of these species whatever the quantity of flowers, the distance between the colony and the resources, whatever country is considered.

One species dominant in the honey samples from Mare Longue, *Aphloia theiformis* (Vahl) Benn. (Aphloiaceae), was present in the plant formation of the two locality but not found in the honey samples from Ranomafana. This species was descripted by Ralimanana (1994) as present in the honey samples from Ranomafana but not dominant. It has a low floral biomass (Fb = 31.25) in the zone near the apiary which could diminish the attractiveness of this species.

The study area, 1 km radius around the apiary, was within a complex landscape composed by a primary forest with three strata and a canopy at more than 25 m, a secondary forest resulting by the degradation of the first formation, and cultivated areas. Out of these plant formations, the honeybee harvested a diversity of species which were not significantly different to the floral biomass (Student, p-value = 0.070). Twenty-four species detected in the homey samples were not found in the transects during this study but these species were present in Ranomafana. So the workers found sufficient floral resources near the apiary but can fly to more than 1 km to harvest the species needed to their diet. The range of foraging distance of *A. m. unicolor* in our study area was the same as found in other subspecies of *A. mellifera* studied by Hagler *et al.* (2011) (45 m to 5983 m), by Beekman *et al.* (2004) for *A. m. mellifera* (620 to 2 850 m), and 1543.4 m for *A. m. carnica* in complex landscapes (Steffan-Dewenter and Kuhn 2003).

The morphology of the pollen grain of species found in the honey samples in this study have some characteristics of the pollen of the entomophilous plants. The pollen grain for more than 90% of the described species was monad type, medium or big size (5 to 200 µ), 3 or 4 apertures (colporate, colpate or porate) and ornamented (rugulate, reticulate, striate or echinate). These morphologies were already described as attractive for honeybees and bees (Baker and Baker 1979, Erickson and Buchmann 1983, Simpson and Neff 1983, Boelter and Wilson 1984, Doreen and Jay 1984, Peng *et al.* 1985, Chaloner 1986, Lobreau-Callen and Coutin 1987, Iwanami *et al.* 1988, Free 1993, Vaissière and Vinson 1994, Vaknin *et al.* 2000, Fluri *et al.* 2001, Rasoloarijao *et al.* 2018).

In conclusion, this study allowed to establish a partial inventory of plant and honeybee interaction in the endemic rainforest of Ranomafana national park. However, the pollen analysis allowed to establish a list of the plants exploited by the honeybee in the experimental area with 77 species belonging to 33 families and 58 genera. The pollen spectra of the honey samples represented the plant formation near the hives with the majority belonging to the native species and the tree or shrub stratum. The foraging behaviour of *A. m. unicolor* in their native region, Madagascar, were the same if compared to other regions like Reunion Island where it is also native, and for other subspecies in various regions of the globe. Nevertheless, these results are not exhaustive due to the limited number of samples that we had. Further study is needed to complete the results found in this current study with more hives sampled and for a longer period to better understand the foraging behaviour of *A. m. unicolor*.

Acknowledgements

We would like to express our sincere thanks to Andriamahery Yvan, Andrianjafy Herilanto Alain and Andriamananjara Nasolotafika Mahary (University of Antananarivo, Madagascar), for their helpful works on the analysis of pollen pellets and honeys. We thank the National Park of Ranomafana for the authorisation of sampling for the purposes of this study. This work is part of the PhD of Tsiory Mampionona Rasoloarijao recipient of a grant from Région Réunion. This work was funded by CIRAD, the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD), and Région Réunion.

E. Appendix

Appendix. 1: Phenological study of the flora, in an area of 500 m radius around the hives in Ranomafana –Madagascar during 11 months (November 2016 to September 2017). For each species, identification number (ID), status (i: native taxa, e: non-native taxa), plant form (t: tree, h: herbs, l: liana). The intensity of flowering is given as follows: 1: 1% to 25% of the individuals in flowering, 2: 25% to 50%, 3: 50% to 75% and 5: very strong in + 75 % of the individuals in flowering.

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
1	Acanthaceae	*Hypoestes microphylla Baker*	i	h	74	3850				4	3		4	4	3	4	4
2	Acanthaceae	*Ruellia cyanea (Nees) T. Anderson*	i	t	11	156,25									3		4
3	Anacardiaceae	*Abrahamia ditimena Randrianasolo & Lowry*	i	t	6	70,25								2			2
4	Anacardiaceae	*Micronychia tsiramiramy H. Perrier*	i	t	11	289						2	2	4			2
5	Annonaceae	*Xylopia buxifolia Baill.*	i	t	11	25,25								1			
6	Aphloiaceae	*Aphloia theiformis (Vahl) Benn.*	i	t	6	31,25	1	2									
151	Apocynaceae	*Carissa spinarum L.*	i	t	17	69											2
152	Apocynaceae	*Landolphia myrtifolia (Poir.) Markgr.*	i	l	6	31			2								
7	Aquifoliaceae	*Ilex mitis (L.) Radlk.*	i	t	11	93,75											3
8	Araliaceae	*Polyscias fraxinifolia (Baker) R. Vig.*	i	t	11	18,75											1
9	Araliaceae	*Polyscias ornifolia J.R. Forst. & G. Forst.*	i	t	6	187,5			2	2	2	3					3
10	Arecaceae	*Dypsis bosseri J. Dransf.*	i	t	6	156,25	2									2	2
11	Asparagaceae	*Dracaena reflexa Lam.*	i	t	18	18,75			1								
12	Asphodelaceae	*Dianella ensifolia (L.) DC.*	i	h	6	93,75										2	2
13	Asteraceae	*Ageratum conyzoides L.*	i	h	6	1062,5					2			4	2	2	2
16	Asteraceae	*Bidens pilosa L.*	i	h	6	93,75										2	2
14	Asteraceae	*Brachylaena merana (Baker) Humbert*	i	h	17	18,75										1	
15	Asteraceae	*Brachylaena ramiflora (DC.) Humbert*	i	h	6	50										1	2
18	Asteraceae	*Distephanus garnierianus (Klatt) H. Rob. & B. Kahn*	i	t	6	93,75										3	
19	Asteraceae	*Elephantopus scaber L.*	i	h	35	31,25								2			
20	Asteraceae	*Emilia citrina DC.*	i	h	11	93,75					2				2		2

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
185	Asteraceae	*Galinsoga parviflora Cav.*	i	h	6	13										3	
21	Asteraceae	*Gymnanthemum appendiculatum (Less.) H. Rob.*	i	t	6	801	2	2	3		1					3	4
22	Asteraceae	*Helichrysum faradifani Scott Elliot*	i	h	6	62,5										3	
23	Asteraceae	*Mikania capensis DC.*	i	h	6	112,5									1	2	2
24	Asteraceae	*Psiadia altissima (DC.) Drake*	i	h	6	13					1						
26	Asteraceae	*Taraxacum officinale F.H. Wigg.*	i	h	6	31,25										2	
186	Cannelaceae	*Cinnamosma fragrans Baill.*	i	t	6	31											4
27	Calophyllaceae	*Calophyllum milvum P.F. Stevens*	i	t	6	906,25	4										
28	Cardiopteridaceae	*Leptaulus citroides Baill.*	i	t	6	31,25											2
29	Clusiaceae	*Garcinia aphanophlebia Baker*	i	t	6	31,25								2			
30	Clusiaceae	*Garcinia ceracifer (H. Perrier) P.F. Stevens*	i	t	6	31			1								
31	Clusiaceae	*Garcinia tsaratananensis P. Sweeney & Z.S. Rogers*	i	t	22	18,75			1								
187	Clusiaceae	*Mammea sessiliflora Planch. & Triana*	i	t	6	31								2			4
32	Clusiaceae	*Symphonia gymnoclada Benth. & Hook. f. ex Vesque*	i	t	28	31,25											2
150	Commelinaceae	*Commelina madagasmadagascarica C.B. Clarke*	i	h	11	31									2	2	2
33	Cunoniaceae	*Weinmannia bojeriana Tul.*	i	t	17	1006,25					2	4	2				
34	Cunoniaceae	*Weinmannia rutenbergii Engl.*	i	t	28	914	4								4	2	3
78	Cyperaceae	*Cyperus niveus Retz.*	i	h	11	406,25									2	3	4
35	Ebenaceae	*Diospyros gracilipes Hiern*	i	t	6	281,25			4	2							
188	Ebenaceae	*Diospyros kaki Thunb.*	e	t	6	62,5			4								
36	Erythroxylaceae	*Erythroxylum sphaeranthum H. Perrier*	i	t	6	68,75								3			
37	Euphorbiaceae	*Acalypha emirnensis Baill.*	i	h	40	425,5	3				1				3		3
38	Euphorbiaceae	*Acalypha filiformis Poir.*	i	l	11	156,25	3	3	2								
39	Euphorbiaceae	*Amyrea humbertii Leandri*	i	t	46	31,25			2								
40	Euphorbiaceae	*Croton fianarantsoae Leandri*	i	t	6	62,5										1	2
189	Euphorbiaceae	*Croton mongue Baill.*	i	t	6	13										1	

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
41	Euphorbiaceae	*Macaranga boutonioides Baill.*	i	t	17	2925										4	4
42	Euphorbiaceae	*Macaranga cuspidata Boivin ex Baill.*	i	t	6	62,5										3	
43	Euphorbiaceae	*Macaranga myriolepida Baker*	i	t	18	2500								4	2	3	4
44	Euphorbiaceae	*Macaranga sphaerophylla Baker*	i	t	11	187,5											3
45	Fabaceae	*Abrus aureus R. Vig.*	i	h	6	100,25				3	1						
46	Fabaceae	*Acacia dealbata Link*	i	t	6	93,75										2	3
132	Fabaceae	*Albizia gummifera (J.F. Gmel.) C.A. Sm.*	i	t	6	187,5						3					
47	Fabaceae	*Desmodium adscendens (Sw.) DC.*	i	h	6	187,5								3			
48	Fabaceae	*Strongylodon craveniae Baron & Baker*	i	l	33	31,25		2									
49	Flagellariaceae	*Flagellaria indica L.*	i	l	11	31,25	2										
50	Gentianaceae	*Anthocleista amplexicaulis Baker*	i	t	6	13			1								
51	Gentianaceae	*Tachiadenus longflous Griseb.*	i	t	6	31,25										2	
52	Gesneriaceae	*Streptocarpus andohahelensis Humbert*	i	h	6	131,5		1		3	2	2					
53	Hypericaceae	*Harungana madagascariensis Lam. ex Poir.*	i	t	22	1012,75				4	4			4			
190	Lauraceae	*Cinnamomum verum J. Presl*	e	t	6	93,75			4	4					1		
54	Lauraceae	*Cryptocarya thouvenotii (Danguy) Kosterm.*	i	t	11	1850			4	4				2			
55	Lauraceae	*Ocotea auriculiformis Kosterm.*	i	t	11	187,5								3			
56	Lauraceae	*Ocotea grayi van der Werff*	i	t	11	406,25								4			2
57	Lauraceae	*Persea americana Mill.*	e	t	6	81,25										1	2
191	Asphodelaceae	*Dianella ensifolia (L.) DC.*	i	h	6	62,5										3	4
58	Loranthaceae	*Bakerella clavata (Desr.) Balle*	i	l	93	475,25	3	3	3			1	2	3			
59	Malvaceae	*Dombeya acerifolia Baker*	i	t	6	187,5										3	3
61	Malvaceae	*Dombeya dichotomopsis Hochr.*	i	t	17	312,5									4	3	2
60	Malvaceae	*Dombeya stipulacea Baill.*	i	t	6	375						4	3	3			2
192	Malvaceae	*Sida rhombifolia L.*	i	t	6	93,75						3	3				
62	Malvaceae	*Urena lobata L.*	i	h	6	93,75									2	2	2
63	Melastomataceae	*Clidemia hirta (L.) D. Don*	e	h	6	356,75					3	2	2	2		3	2

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
64	Melastomataceae	*Dionycha bojeri Naudin*	i	t	6	125								2	2		2
65	Monimiaceae	*Tambourissa thouvenotii Danguy*	i	t	6	18,75			1								
66	Moraceae	*Artocarpus heterophyllus Lam.*	e	t	6	31,25										2	
67	Myrtaceae	*Psidium cattleianum Sabine*	e	t	6	81,25											2
68	Myrtaceae	*Syzygium condensatum (Baker) Labat & G.E. Schatz*	i	t	6	375					2	2		4	2	2	
69	Myrtaceae	*Syzygium jambos (L.) Alston*	i	t	6	187,5								3			
70	Myrtaceae	*Syzygium phillyreifolium (Baker) Labat & G.E.*	i	t	6	1875				4	4			4			2
71	Oleaceae	*Jasminum kitchingii Baker*	i	l	38	31,25											2
72	Oleaceae	*Noronhia gracilipes H. Perrier*	i	t	40	13		1									
73	Passifloraceae	*Adenia firingalavensis (Drake ex Jum.) Harms*	i	l	11	62,5			2						1		
74	Passifloraceae	*Passiflora edulis Sims*	i	l	22	37,75		1								2	
75	Phyllanthaceae	*Bridelia tulasneana Baill.*	i	t	6	187,5					3						
76	Poaceae	*Hyparrhenia rufa (Nees) Stapf*	i	h	22	2343,75								4			
77	Poaceae	*Panicum aequinerve Nees*	i	h	17	312,5					4						
79	Podocarpaceae	*Podocarpus madagascariensis Baker*	i	t	28	31,25										2	
82	Primulaceae	*Oncostemum botryoides Baker*	i	t	6	225,25		4	1								
80	Primulaceae	*Oncostemum leprosum Mez*	i	t	29	100,75								2			2
81	Primulaceae	*Oncostemum nervosum Baker*	i	t	6	225,75	1	1	1	3				2			3
83	Ranunculaceae	*Clematis mauritiana Lam.*	i	l	6	31,25									2		
84	Rhamnaceae	*Gouania phillipsonii Buerki*	i	l	6	250											4
85	Rosaceae	*Fragaria vesca L.*	i	h	6	31,25										2	
86	Rosaceae	*Prunus persica (L.) Batsch*	e	t	17	31,25										2	
87	Rosaceae	*Rubus adenotrichos Schltdl.*	e	h	6	93,75								2	2	2	
88	Rubiaceae	*Alberta magna E. Mey.*	i	t	38	6,5			1								
89	Rubiaceae	*Bremeria erectiloba (Wernham) Razafim. & Alejandro*	i	t	35	156,25											3
90	Rubiaceae	*Chassalia ternifolia (Baker) Bremek.*	i	t	11	31,25				2							
91	Rubiaceae	*Coffea arabica L.*	e	t	6	93,75					2					2	2

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
92	Rubiaceae	*Danais ligustrifolia Baker*	i	l	110	268,75			2	2			2	2	2		
93	Rubiaceae	*Danais rhamnifolia Baker*	i	l	22	287,75	2			2		4					
94	Rubiaceae	*Diodella sarmentosa (Sw.) Bacigalupo & E.L. Cabral*	i	h	17	62,5											2
95	Rubiaceae	*Gaertnera macrostipula Baker*	i	t	61	2163	1		1					4		4	4
96	Rubiaceae	*Gaertnera phyllostachia Baker*	i	t	6	156,25	3	3									
97	Rubiaceae	*Mussaenda arcuata Lam. ex Poir.*	i	l	17	231,75			2	1	2		2	3			
98	Rubiaceae	*Pauridiantha paucinervis (Hiern) Bremek.*	i	t	73	419,5	4	3	3								
99	Rubiaceae	*Peponidium micranthum (Baker) A.P. Davis & Razafim.*	i	t	44	13					1						
102	Rubiaceae	*Psychotria decaryi Bremek.*	i	t	11	19,5		1	1								
103	Rubiaceae	*Psychotria humbertii Bremek.*	i	t	11	131,25						2					3
100	Rubiaceae	*Psychotria onivensis Bremek.) A.P. Davis & Govaerts*	i	t	22	93,75								3			
101	Rubiaceae	*Psychotria polyphylla Bremek.*	i	t	6	113,25	2		1	3							
104	Rubiaceae	*Saldinia subacuminata Bremek.*	i	t	6	31,25			2								
105	Rutaceae	*Citrus reticulata Blanco*	i	t	18	93,75										2	2
106	Rutaceae	*Toddalia asiatica (L.) Lam.*	i	t	6	500									4	4	
107	Rutaceae	*Zanthoxylum madagascariensis Baker*	i	t	6	31,25									2		
108	Sapindaceae	*Allophylus cobbe (L.) Raeusch.*	i	t	33	31,25				2							
109	Sapindaceae	*Dodonaea angustifolia L. f.*	e	h	11	237,5								1	2	3	
110	Sapindaceae	*Litchi sinensis Sonn.*	e	t	6	164								2	2	2	2
111	Sapindaceae	*Macphersonia cauliflora Radlk.*	i	t	22	50							1				2
112	Sapindaceae	*Tina striata Radlk.*	i	t	6	162,5								3			
113	Sapotaceae	*Sideroxylon betsimisarakum Lecomte*	i	t	6	56,5								1			2
114	Scrophulariaceae	*Buddleja madagascariensis Lam.*	i	t	6	93,75										2	2
115	Smilacaceae	*Smilax anceps Willd.*	i	l	55	312,5										2	2
116	Solanaceae	*Datura stramonium L.*	i	t	11	31,25								2			
117	Solanaceae	*Solanum mauritianum Scop*	i	t	6	125									2	2	2
118	Solanaceae	*Solanum torvum Sw.*	i	t	6	62,5											2

Id	Family	Species	Status	Plant type	Abundance	Floral bioma	nov-16	dec-16	jan-17	feb-17	mar-17	apr-17	may-17	jun-17	jul-17	aug-17	sep-17
119	Urticaceae	*Elatostema goudotianum Wedd.*	i	t	6	433	1	2	1	1							4
120	Verbenaceae	*Lantana camara L.*	e	t	6	300	2	2	1	2	2		2	2		2	2
121	Zingiberaceae	*Aframomum angustifolium (Sonn.) K. Schum.*	i	h	6	6,5	1										
						Number of flowering species	**18**	**15**	**28**	**18**	**20**	**12**	**11**	**36**	**24**	**46**	**59**
						Floral biomass per month	**1964**	**761**	**1874**	**3244**	**1789**	**1507**	**421**	**9120**	**2168**	**3388**	**11263**

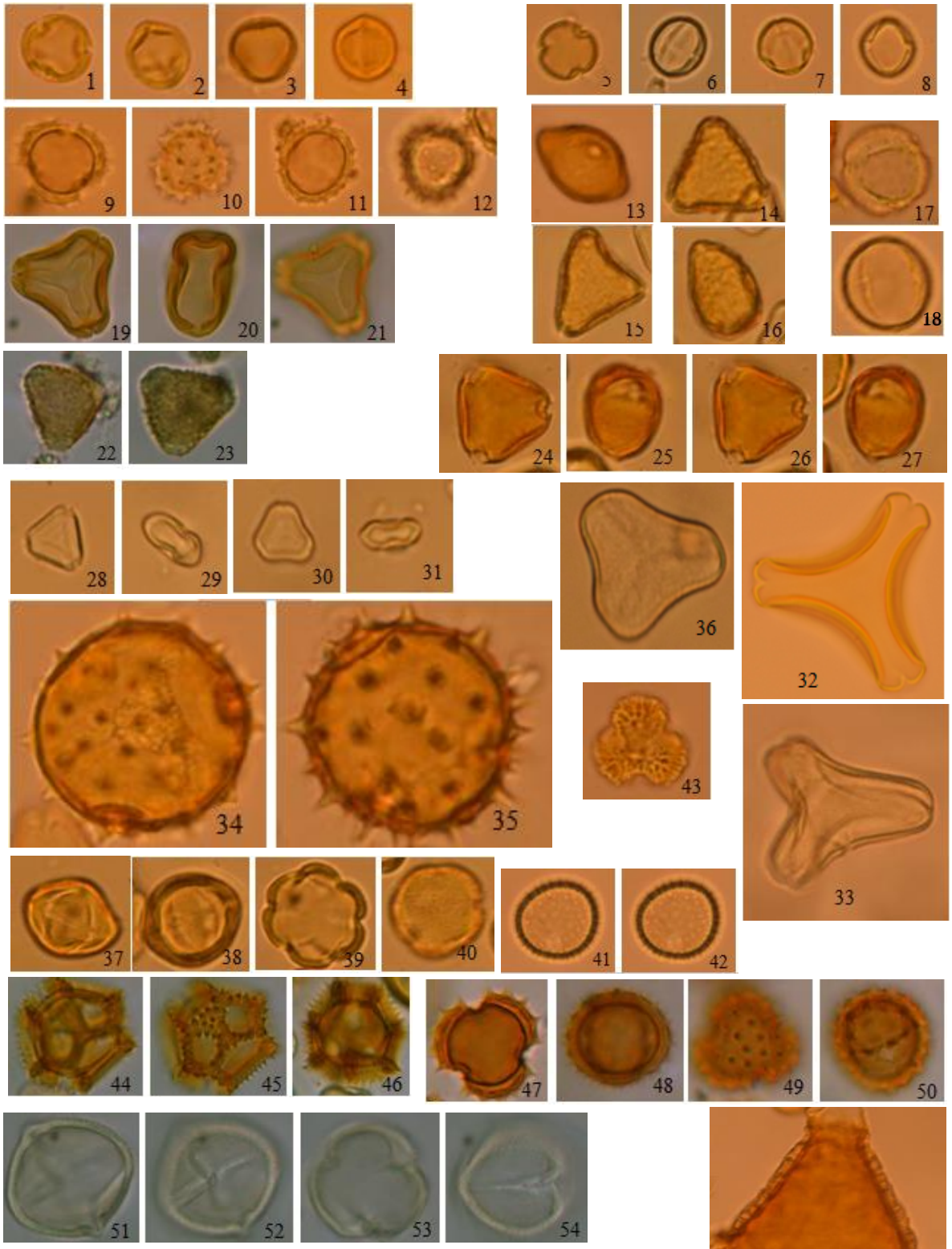
Appendix. 2: Pollen spectra of the honey samples (10 g) from Ranomafana. For each species, identification number (ID), status (i: native taxa, e: non-native taxa), plant form (t: tree, h: herbs, l: liana). The class of the species are given as followed: D (dominant pollen with frequency > 45%), A (accompaniment pollen, 16%<frequency <45%, Is (Isolate pollen, 3<fr<15%, R (rare pollen, fr<3%). The date of sampling: 1: 18 October 2016, 2: 08 November 2016, 3: 23 November 2016, 4: 09 December 2016, 5: 09 December 2016, 6: 14 December 2016, 7: 28 December 2016,8: 18 January 2017, 9: 18 January 2017, 10: 18 January 2017, 11: 20 January 2017, 12: 21 February 2017, 13: 02 March 2017, 14: 19 April 2017, 15: 13 October 2017.

Id	family	species	status	plant type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
4	Anacardiaceae	Micronychia tsiramiramy H. Perrier	i	t	Is	Is		A	**D**	A	Is	Is	R	Is	R	R	Is	Is	Is
122	Apocynaceae	Alstonia boonei De Wild.	e	t		R													
123	Apocynaceae	Plectaneia thouarsii Roem. & Schult.	i	l															Is
7	Aquifoliaceae	Ilex mitis (L.) Radlk.	i	t	R		R				R						R	R	R
124	Araliaceae	Schefflera monophylla (Baker) Bernardi	i	t									R						
125	Arecaceae	Elaeis guineensis Jacq.	i	t	R		R		R		R	R	R	R	R	R	R		
13	Asteraceae	Ageratum conyzoides L.	i	h			R			R	R				R				Is
126	Asteraceae	Apodocephala pauciflora Baker	i	h	R														
16	Asteraceae	Bidens pilosa L.	i	h	Is												R		
14	Asteraceae	Brachylaena merana (Baker) Humbert	i	h	Is														
15	Asteraceae	Brachylaena ramiflora (DC.) Humbert	i	h													R		
18	Asteraceae	Distephanus garnierianus (Klatt) H. Rob. & B. Kahn	i	t		A	R												
20	Asteraceae	Emilia citrina DC.	i	h													Is	R	
21	Asteraceae	Gymnanthemum appendiculatum (Less.) H. Rob.	i	t		R	R	R	Is			R	R						
22	Asteraceae	Helichrysum faradifani Scott Elliot	i	h	Is		Is			Is	Is		R	R		R	Is	Is	Is
127	Asteraceae	Helichrysum retrorsum DC	i	h				Is	Is					R					
23	Asteraceae	Mikania capensis DC.	i	h			A												
26	Asteraceae	Taraxacum officinale F.H. Wigg.	i	h	R				R				R			R	R	R	R
128	Cannabaceae	Trema orientalis (L.) Blume	i	t	R		R			R	Is			Is	R	Is	Is	Is	Is
33	Cunoniaceae	Weinmannia bojeriana Tul.	i	t	Is	A	Is	**D**	Is	Is	Is								Is
34	Cunoniaceae	Weinmannia rutenbergii Engl.	i	t									Is	Is	Is	Is	Is	Is	
129	Cyperaceae	Cyperus niveus Retz.	i	h	R		R				R						R		
130	Ericaceae	Vaccinium secundiflorum Hook.	i	t						R			R						
37	Euphorbiaceae	Acalypha emirnensis Baill.	i	h						R									

Id	family	species	status	plant type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
40	Euphorbiaceae	Croton fianarantsoae Leandri	i	t	R	R	R	R	R			R	R		R		R		
41	Euphorbiaceae	Macaranga boutonioides Baill.	i	t															R
43	Euphorbiaceae	Macaranga myriolepida Baker	i	t		Is	Is				Is	Is		R					
44	Euphorbiaceae	Macaranga sphaerophylla Baker	i	t														R	
46	Fabaceae	Acacia dealbata Link	i	t	R														
132	Fabaceae	Albizia gummifera (J.F. Gmel.) C.A. Sm.	i	t					R					R	R	R			
133	Fabaceae	Dalbergia chapelieri Baill.	i	t		R													
47	Fabaceae	Desmodium adscendens (Sw.) DC.	i	h						R									R
134	Fabaceae	Mimosa pudica L.	i	h										R					
50	Gentianaceae	Anthocleista amplexicaulis Baker	i	t					R			R	R						
53	Hypericaceae	Harungana madagascariensis Lam. ex Poir.	i	t		Is		R	R			R	R	R					
135	Lamiaceae	Plectranthus hexaphyllus Baker	i	h								**D**	**D**	**D**	**D**	Is	Is	R	A
58	Loranthaceae	Bakerella clavata (Desr.) Balle	i	l		R		R	R	R		R	R	R	R	R			R
59	Malvaceae	Dombeya acerifolia Baker	i	t		Is									R	R			
60	Malvaceae	Dombeya stipulacea Baill.	i	t	R			R		R	R								
136	Rubiaceae	Gaertnera phyllostachya Baker	i	t	R						R						R		
137	Malvaceae	Triumfetta rhomboidea Jacq.	i	t		R		R	R										
62	Malvaceae	Urena lobata L.	i	h			Is												R
138	Melastomataceae	Tristemma mauritianum J.F. Gmel.	i	h		R		R	Is										
153	Meliaceae	Malleastrum schatzii J.-F. Leroy & Lescot	i	t		R						R		R	R				
154	Myrtaceae	Eugenia louvelii H. Perrier	i	t															R
140	Myrtaceae	Eucalyptus robusta Sm.	e	t	**D**		A							R		**D**		Is	
67	Myrtaceae	Psidium cattleianum Sabine	e	t				R		R				Is	R				
70	Myrtaceae	Syzygium phillyreifolium Labat & G.E. Schatz	i	t								R	Is	R		R	Is	**D**	
68	Myrtaceae	Syzygium condensatum (Baker) Labat & G.E. Schatz	i	t		R		R			A	R							A
141	Pinaceae	Pinus sylvestris L.	e	t												R			
76	Poaceae	Hyparrhenia rufa (Nees) Stapf	i	h	R		R				R	R			R			R	R
77	Poaceae	Panicum aequinerve Nees	i	h						R	R						R		R
81	Primulaceae	Oncostemum nervosum Baker	i	t						R			Is						

Id	family	species	status	plant type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
143	Proteaceae	Dilobeia thouarsii Roem. & Schult.	e	t	R	R		R	R				R						
142	Proteaceae	Grevillea robusta A. Cunn. ex R. Br.	i	t			R			R	R			R	R	R			
144	Putranjivaceae	Drypetes madagascariensis Humbert & Leandri	i	t			R	R	R										
90	Rubiaceae	Chassalia ternifolia (Baker) Bremek.	i	t	R							R	R						
96	Rubiaceae	Gaertnera macrostipula Baker	i	t		R	R	R	R			R	R						
102	Rubiaceae	Psychotria decaryi Bremek.	i	t									R						
101	Rubiaceae	Psychotria polyphylla Bremek.	i	t		R													
145	Salicaceae	Homalium oppositifolium (Tul.) Baill.	i	t						R				R	R	R			
108	Sapindaceae	Allophylus cobbe (L.) Raeusch.	i	t		R				R			R				R	R	R
110	Sapindaceae	Litchi sinensis Sonn.	e	t	R	R	Is		Is	R	Is	R		Is	R		A		R
145	Sapotaceae	Chrysophyllum boivinianum (Pierre) Baehni	i	t				R	R	A				R					
146	Sapotaceae	Fancherea thouvenotii Lecomte	i	t		R		R				R	R			R			
116	Solanaceae	Datura stramonium L.	i	t					R	R									
148	Strelitziaceae	Ravenala madagascariensis Sonn.	i	t		Is	R	R	R	R	R	R	R		R	R		R	
156	Type Rutaceae	Type 11	nd	nd	R		Is								R				
158	Type Fabaceae	Type 12	nd	nd	R		R	R											
166	Type Poaceae	Type 2	nd	nd	R		R	R			Is			R				Is	
173	Type Poaceae	Type 26	nd	nd	R						R				R		R	R	R
177	Type Proteaceae	Type 3	nd	nd													R		
178	Asteraceae	Type Psiadia altissima (DC.) Drake	nd	nd	R			R		A	R				R				
179	Type Rosaceae	Type 4-1	nd	nd			R							R					
182	Type Rubiaceae	Type 7	nd	nd	R		R							R			R		
183	Type Rubiaceae	Type 8	nd	nd			R							R					
184	Type Euphorbiacee	Type 9	nd	nd										R					
		number of species			**26**	**22**	**26**	**18**	**20**	**20**	**20**	**18**	**22**	**22**	**21**	**17**	**21**	**16**	**20**
		quantity of pollen grains			**6744**	**9461**	**3155**	**2486**	**3682**	**2103**	**2317**	**5715**	**5780**	**1810**	**4479**	**5537**	**2732**	**3988**	**9655**
		shannon diversity			**1.764**	**1.932**	**2.016**	**1.307**	**1.738**	**1.376**	**2.103**	**0.791**	**1.420**	**1.624**	**0.431**	**1.127**	**2.207**	**1.718**	**2.126**

Appendix. 3: Plate of the main pollen types

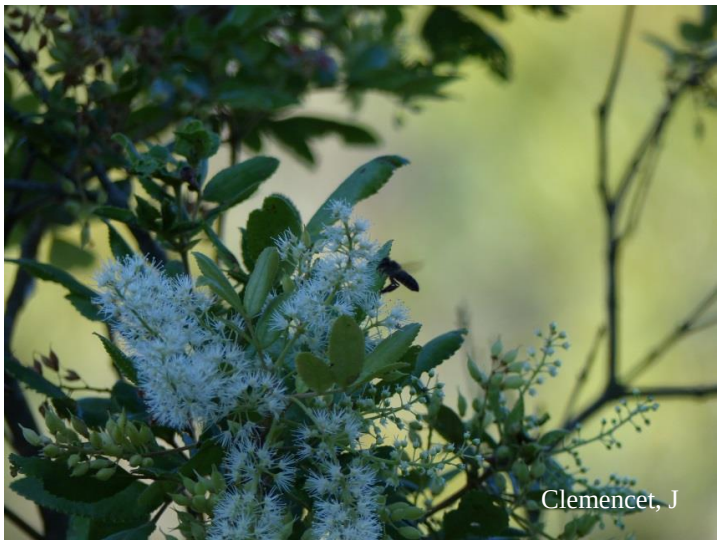


1,2,3,4 Macaranga myriolepida ; 5,6,7,8 Weinmannia bojeriana ; 9,10,11,12 Helichrysum faradifani ; 13,14,15,16 Allophylus cobbe ; 17,18 Brachylaena merana;. 19,20,21 Eucalyptus robusta ; 22,23 Harungana madagascariensis ; 24,25,26,27 Litchi chineinsis ; 28,29,30,31 Syzygium phillyreifolium ; 32,33 Bakerella clavata ; 34,35 Dombeya acerifolia ; 36 Elaeis guineensis ; 37,38,39,40 Plectranthus thouarsii ; 41,42 Ravenala madagascariensis ; 43 Ilex mitis ; 44,45,46 Taraxacum officinale ;47,48,49,50 Psiadia altisima ; 51,52,53,54 Micronychia tsiramiramy ; 55 Gevellea banksia.

10µm

Appendix. 4: Pollen spectra of the pellets samples) from Ranomafana. For each species, identification number (ID), status (i: native taxa, e: non-native taxa), plant form (t: tree, h: herbs, l: liana)

Species	Family	Status	Plant type	Number
Ageratum conyzoides	Asteraceae	i	h	1443
Aphloia theiformis	Aphloiaceae	i	t	328
Bakerella clavata	Loranthaceae	i	l	2206
Bidens pilosa	Asteraceae	i	h	1030
Brachylaena merana	Asteraceae	i	h	92
Buddleja axillaris	Loranthaceae	i	t	12
Cannarium madagascariensis	Burseraceae	i	t	154
Cyprus niveus	Cyperaceae	i	h	26
Datura stramonium	Solanaceae	i	t	570
Distephanus garnierianus	Asteraceae	i	h	37
Dombeya acerifolia	Malvaceae	i	t	576
Dombeya dichotomopsis	Malvaceae	i	t	225
Elaeis guineensis	Arecaceae	i	t	826
Elephantopus scaber	Asteraceae	i	h	120
Emilia citrina	Asteraceae	i	h	1144
Emilia intergriolia	Asteraceae	i	h	23
Galinsoga parviflora	Asteraceae	i	h	77
Gymnanthemum appendiculatum	Asteraceae	i	t	611
Helichrysum faradifani	Asteraceae	i	h	885
Homalium oppositifolium	Salicaceae	i	t	126
Hygrophila anisocalyx	Acanthaceae	i	h	26
Macaranga boutonioides	Euphorbiaceae	i	t	62
Macaranga myriolepida	Euphorbiaceae	i	t	128
Merremia medium	Convolvulaceae	i	h	346
Mikania capensis	Asteraceae	i	h	2
Mimosa pudica	Fabaceae	i	h	590
Pandanus leptopodus	Pandanaceae	i	t	57
Panicum aequinerve	Poaceae	i	h	40
Plectranthus thouarsii	Apocynaceae	i	l	544
Psiadia altissima	Asteraceae	i	h	3
Psorospermum androsaemifolium	Hypericaceae	i	t	30
Syzygium condensatum	Myrtaceae	i	t	128
Syzygium phillyreifolium	Myrtaceae	i	t	749
Taraxacum officinale	Asteraceae	i	h	23
Trema orientalis	Cannabaceae	i	t	146
Weinmannia bojeriana	Cunoniaceae	i	t	248
Weinmannia rutenbergii	Cunoniaceae	i	t	100
	20			**13 733**

a) 

b)

c)

*Fig 1: Photographie de butineuses d'*Apis mellifera unicolor *visitant des inflorescences of a)* Weinmannia bojeriana *in Ranomafana – Madagascar, b)* Weinmannia rutenbergii *à Ranomafana – Madagascar and c)* Weinmannia tinctoria *à Reunion Island.*

CHAPITRE IV: The flower-visiting behaviour of the native honeybee *Apis mellifera unicolor* on the native plant genus *Weinmannia* (Cunoniaceae) in Madagascar and Reunion Islands

Cette partie est centrée sur l'étude de l'interaction entre la sous-espèce *Apis mellifera unicolor* (considérée pollinisateur généraliste) et des espèces de plantes à fleurs du genre *Weinmannia*, toutes étant natives du hotspots de biodiversité du Sud-Ouest de l'océan Indien. L'objectif principal était d'identifier et évaluer l'abondance des différents visiteurs des fleurs de deux espèces endémiques de Madagascar *W. bojeriana* et *W.* rutenbergii, et d'une espèce endémique des Mascareignes, *W. tinctoria* à La Réunion (Fig 1). Afin d'identifier finement les différents visiteurs des fleurs des trois espèces de *Weinmannia*, nous avons procédé à des enregistrements vidéo d'inflorescences matures, du lever au coucher du soleil (plus de 104 heures au total, séquences de 10 min toutes les heures). Ces études *in situ* se sont déroulées dans la forêt de Ranomafana à Madagsacar (en janvier, juillet et aout 2017) et sur le site de Notre Dame de La Paix à La Réunion (de janvier à mars 2017).

L'analyse des 623 enregistrements vidéo a permis d'identifier un total de 3 979 visiteurs, appartenant aux ordres des Hyménoptères, Coléoptères, Diptères et Lépidoptères (*W. bojeriana* : 1 281 visiteurs en 35,5 h d'observation ; *W. rutenbergii* : 1,345 visiteurs en 30,3 h d'observation et *W. tinctoria :* 1 293 visiteurs en 38 h d'observation). À elle seule *Apis mellifera unicolor* représente 63 % des visites observées (n = 2 513). À Madagascar les ouvrières d'*A. meliferra unicolor* ont montré une forte activité tout au long de la journée, en revanche à La Réunion la présence sur les inflorescences a été plus forte pendant les trois à cinq heures après l'aurore. Par ailleurs, les résultats confirment que les conditions climatiques peuvent affecter la présence des butineuses sur les inflorescences, par temps nuageux il a été observé significativement moins d'abeilles sur les espèces *W. bojeriana* à Madagascar et *W. tinctoria* à La Réunion (*W. rutenbergii* n'ayant pas été observée par temps nuageux).

L'analyse quantitative des différents types de visiteurs au cours de la journée ainsi que l'analyse fine des interactions entre visiteurs n'ont pu être achevées pour la soumission de ce chapitre de thèse, mais le seront a posteriori afin de soumettre ce chapitre sous forme d'un article scientifique.

Le comportement de butinage des abeilles fera l'objet d'une analyse fine (temps de résidence sur une fleur, sur l'inflorescence, recrutement …), l'utilisation et le partage des ressources par les différentes espèces au cours de la journée sera approfondi pour chacune des espèces végétales.

L'ensemble des premiers résultats suggère que les espèces de *Weinmannia* étudiées sont des ressources florales de choix, non seulement pour l'abeille, mais aussi pour de nombreuses espèces et participent ainsi au maintien de la biodiversité des différentes d'espèces d'insectes dans les écosystèmes forestiers étudiés.

*Le Chapitre 4 en cours de finalisation: The flower-visiting behaviour of the native honeybee *Apis mellifera unicolor* on the native plant genus *Weinmannia* (Cunoniaceae) in Madagascar and Reunion Islands. Rasoloarijao T.M., Clemencet J, Lebreton G., Ramavovololona P, Ramamonjisoa Ralalaharisoa J., Riviere E. Delatte H.

A. Introduction

The family of Cunoniaceae R. Br (Oxalidales) (Angiosperm Phylogeny Group 1998) contains about 26 genera subdivided in 300 species present in wet tropical and cool temperate forests (Bradford 2002). With 150 species, *Weinmannia* is the largest and most widely distributed genus of Cunoniaceae, occurring in the Americas, the West Indian Ocean Islands, Madagascar, Polynesia, Malesia, and the South Pacific (Bradford 1998, Bradford and Hopkins 1998, Bradford 2001), but absent from continental Africa and Australia (Barnes *et al.* 2001). Half of the species belonging to this genus occur in tropical America and a quarter are endemics in Madagascar (Bradford 1998). This genus has five sections: *Fasciculatae* (Southeast Asia and Melanesia), *Inspersae* (Madagascar), *Leiospermum* (Melanesia and Polynesia), *Spicatae* (Madagascar) and *Weinmannia* (Latin America and Mascarene Islands), with each one largely restricted to a particular geographic region (Pillon 2008). *Weinmannia* is one of the woody species mostly present in the canopy and shrub stratum of those natural forests. Morphologically, *Weinmannia* differs from other genera in Cunoniaceae by the presence of hairs on the seeds (Bradford 1998). The Malagasy taxa (sect. *Inspersae and Spicatae*) form a monophyletic clade after molecular phylogenetic analyses using Chloroplast DNA sequences and morphology (Bradford 2001, Bradford and Barnes 2001, Bradford 2002). Malagasy *Weinmannia* has the richest variety of inflorescence architecture (Bradford 1998, Bradford 2002), and is the only genus of Cunoniaceae present in Madagascar (Schatz *et al.* 1996). The species belonging to *Weinmannia* (sect. *Inspersae* and *Spicatae*) are sympatric and common in middle to upper elevation montane forests of Madagascar (Humbert and Cours-Darne 1965). The Mascarene species is represented by one species, *Weinmannia tinctoria* (sect. *Weinmannia*). This species is distinguished by being dioecious with monosexual flowers (Bradford 1998, Bradford 2002). In Reunion Island, this species occur between 400 and 1200 m elevation on the East Coast and between 800 and 1700 m on the West Coast (Tassin *et al.* 2004).

The dispersal and the sexual reproduction of this species like the other flowering plants need a vector of pollination. During their evolution, the native plants have constantly improved their reproductive strategies to match the evolution of their pollinators and vice versa.

These co-evolution mechanisms have established close relationships between flowering plants and pollinators (Chapman 1998, Grimaldi 1999, Danforth *et al.* 2006). The most efficient and numerous pollinators are the Insects (Abrol 2012, Bommarco *et al.* 2013, Barbir *et al.* 2015, Potts *et al.* 2016). One of these insects pollinator is the honeybee *Apis mellifera* L. Apoidae. The honeybee is a generalist pollinator and has an impact on the pollination of native flora which includes effects on pollen dispersal and thus patterns of seeds set and genetic structure of plant populations (Vaughton 1992, Gross 2001, Dötterl and Vereecken 2010, Danforth *et al.* 2013, Giannini *et al.* 2015). This species has a large distribution area, including the South-Western Islands of Indian Ocean, including Madagascar and Reunion Island, where the speciation process had led to the subspecies *Apis mellifera unicolor* Latreille 1804 (Michener 1944, Ruttner 1988, Engel 1999, Sheppard and Meixner 2003, De la Rúa *et al.* 2009). This subspecies, belonging to the African evolutionary lineage, is native to the region (Techer *et al.* 2017). Interactions of the honeybee *A. m. unicolor* with *Weinmannia* species have been indirectly detected, by the analysis of honey samples, in Madagascar and Reunion Island (Ralalaharisoa-Ramamonjisoa *et al.* 1996) and in chapters 2 and 3.

In this study, the interactions between the native flora, represented by three species of *Weinmannia*, with the native honeybee *A. m. unicolor* was investigated during the flowering periods of each species in Madagascar and Reunion Island. The objective of this experiment was to study the flower visitors of *Weinmannia* species. Diversity, abundance, and frequency of the different visitors throughout the day were assessed with regards to weather conditions.

B. Materials and methods

I. Study areas

Two sites were chosen, one in Madagascar and the other in Reunion Island. In Madagascar, the study was carried out in the rainforest of Ranomafana National Park (Fianarantsoa Region), situated in the South-East part of Madagascar (S 21°13’ – S 21°16’ and E 47°24’ – E 47°27’). The study area includes a primary forest (65 % of the area), a secondary forest (about 10% of the area), grasslands, roadsides and open ground vegetation. Due to accessibility constraints,

this study took place along a botanical trail in the southern part of the park, at an elevation between 800 and 1300 m. In Reunion Island, the study was carried out in the forest of Notre Dame de la Paix (centred on S 21°15'50 and E 55°35'50), located near the town of Tampon. This forest has a dominance of native species, is a well-preserved environment, and belongs to the mesothermic hygrophil series (Cadet 1980) The Weinmannia individuals observed were located around the botanical trail, at an altitude of around 1700 m.

II. Studied species

In this study, three *Weinmannia* species were followed, two endemics to Madagascar: *W. bojeriana* Tul. and *W. rutenbergii* Engl., and one endemic to Reunion and Mauritius Islands: *W. tinctoria* Sm.

Weinmannia bojeriana and *W. rutenbergii* can reach 30 m high and 1 m in diameter at breast height (Dickison 1975), and their flowers are hermaphrodites with a white sepal and fragrant. *Weinmannia tinctoria* is a tree that can reach up to 20 metres in height and 1 m in diameter at breast height (Bosser *et al.* 1997). The white flowers are grouped into inflorescences and fragrant (Bosser *et al.* 1997). Their flowers are dioecious with monosexual flowers.

III. Data set

The study was conducted from the 23 to the 26th of January 2017 for *W. rutenbergii* and from July the 27th to August the 10th, of 2017, for *W. bojeriana* in Madagascar, and from January the 10th to March the 7th, of 2017, in Reunion Island, during the flowering period of the studied species. Visitors of *Weinmannia* flowers were recorded with a digital video camera (Canon EOS 800D) so that identification and counting could be done later by different observers. The video camera and observers were at the maximum possible distance to minimise observer effects on visitor behaviours. The study was conducted *via* the repetition of videos of *Weinmannia* inflorescences. Films lasting 10 minutes were made every hour, from 6 am to 5 pm, at a fixed time and a fixed place. For each filmed tree, we thus obtained a repetition of 10 films of 10 minutes per day. Due to changing weather conditions throughout the day, it had not always been possible to perform all repeats.

For each video-record, the number of inflorescences filmed was counted. Each new visitor was counted, identified to the order level, its “occupation time” (time spent on the inflorescences) and number of passages from one inflorescence to another were noted.

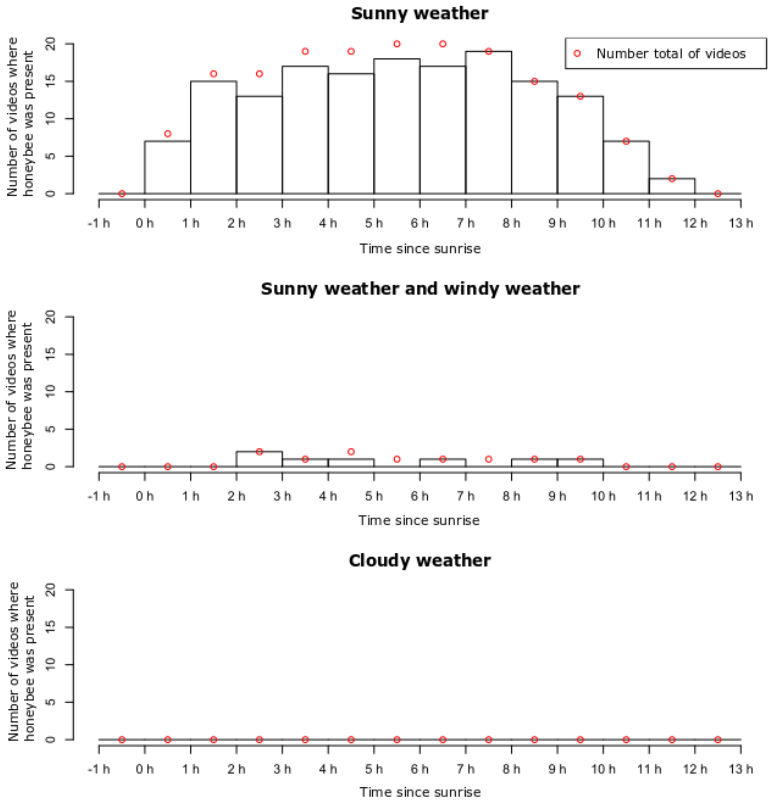


Fig 2: Histogram of the number of videos, for Weinmannia bojeriana*, where the presence of one or more honeybee is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

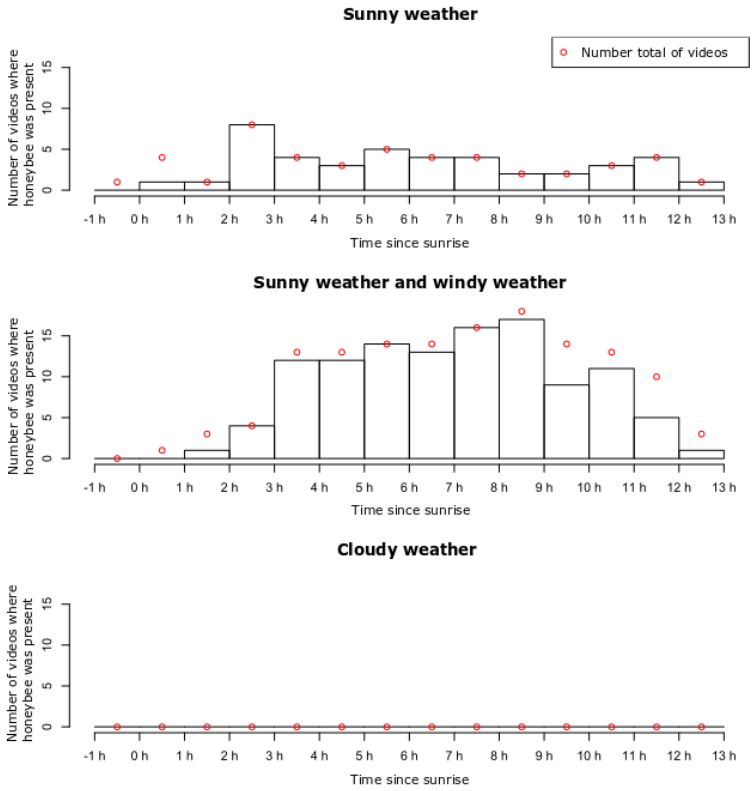


Fig 3: Histogram of the number of videos, for Weinmannia rutenbergii*, where the presence of one or more honeybees is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

To test for a potential effect of the weather conditions on the flower-visiting behaviour, the abiotic environment was categorised on a scale of 1 to 3 (1: sunny weather, 2: sunny and windy, 3: cloudy weather). To check the different conditions explaining the presence of honeybees, a Fisher test was performed (non-parametric equivalent of the chi-square test) using R (version 3.1.1). In this first version of the manuscript, rather than focusing on the number of visitors, as a first step, we studied the evolution of the presence of the visitors (at least one individual observed on the inflorescences during the 10 min of video-record) during the day and depending on the weather conditions.

C. Results

Out of the 26 days of observation (*W. bojeriana* 13 days; *W. rutenbergii* 4 days and *W.* tinctoria 9 days), a total of 74 individual plants were followed with 33 individual plants for *W. tinctoria*, 25 individuals for *W. bojeriana* and 18 individuals for *W. rutenbergii.* A total of 104 hours of video were recorded, 38 hours (228 video-recorded) for *W. tinctoria*, 35.5 hours (213 video-recorded) for *W. bojeriana* and 30.3 hours (182 video-recorded) for *W. rutenbergii*. Among the 623 sequences, 319 were recorded in sunny condition, 177 in windy and sunny weather and 127 videos recorded in cloudy weather (Table 1). After the analyses of the video-recorded from the three species, a total of 3 979 visitors were observed (1,293 visitors for *W. tinctoria*, 1,281 for *W. bojeriana*, 1,345 for *W. rutenbergii*), 63 % were honeybees (n = 2 513).

I. Presence of honeybees depending on weather conditions

The presence of the honeybees on the videos may depend on the meteorological conditions during the shooting. A Fisher test was performed on the following contingency tables: absence and presence of honeybees according to weather conditions.

Table 1 : Number of video-records (10 min long) with at least one honeybee and without honeybees according to the weather conditions for Weinmannia bojeriana, W. rutenbergii *and* W. tinctoria.

		W. bojeriana		***W. rutenbergii***		***W. tinctoria***	
Honeybee		**Present**	**Absent**	**Present**	**Absent**	**Present**	**Absent**
Weather	**Sunny**	159	15	42	4	33	66
	Windy	7	32	115	21	6	25
	Cloudy	-	-	-	-	8	90
Total number		213		182		228	
Fischer test		p-value < 2.2e-16		p-value = 0.3259		p-value = 0.0001	

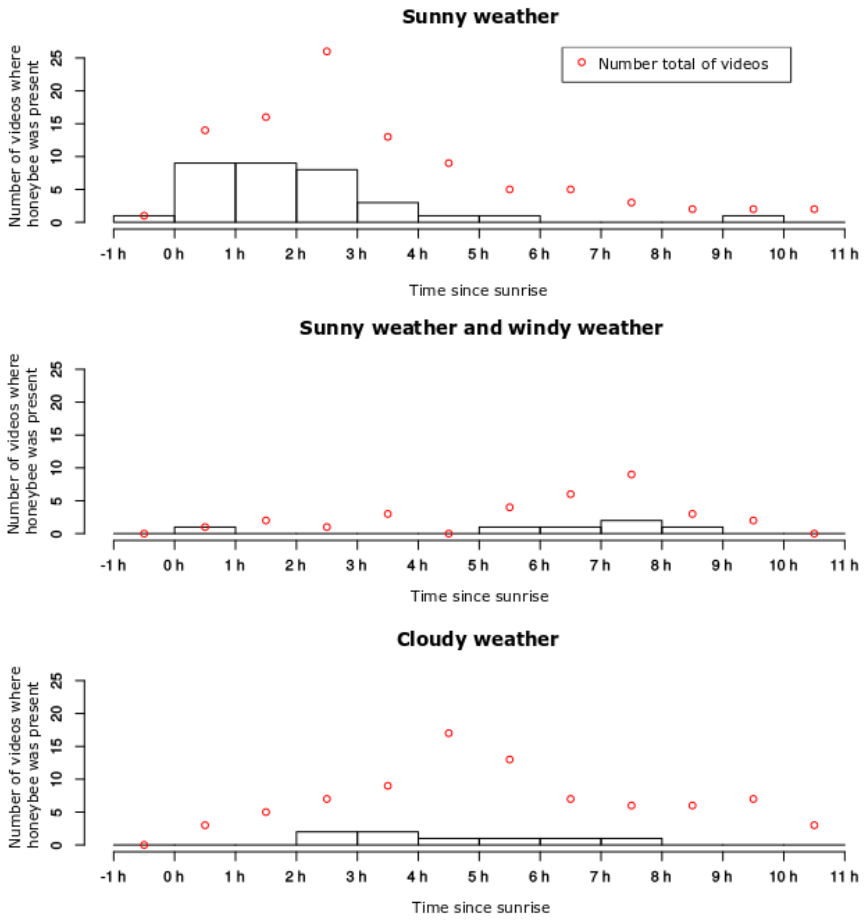


Fig 4: Histogram of the number of videos, for Weinmannia tinctoria, *where the presence of one or more honeybees is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

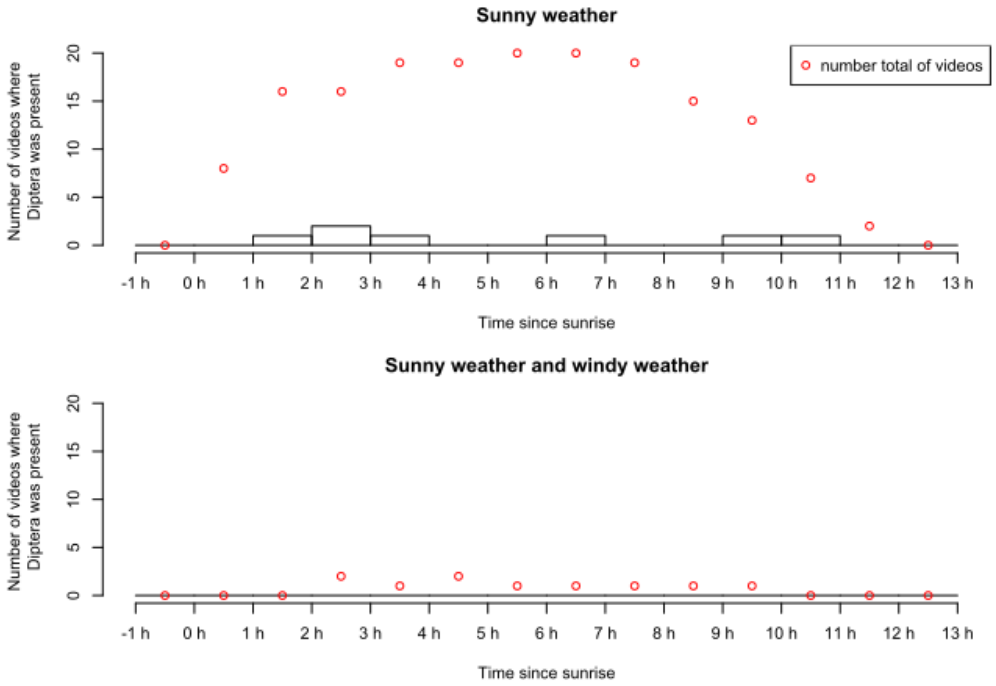


Fig 5: Histogram of the number of videos, for Weinmannia bojeriana, *where the presence of one or more Diptera fly type is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

For *W. bojeriana* and *W. rutenbergii* the sunny weather did not affect significantly the presence of the workers (Fig 2 - Fig 3). The windy condition did not also affect the foraging activity of the honeybees in the two Malagasy species studied. For the observation in *W. tinctoria* it appeared that the sunny weather positively and significantly affected the presence or absence of honeybees (Fig 4).

II. Presence of honeybees according to the number of inflorescences considered.

The distribution of the number of video-recorded (10 min long) with at least one honeybee and without honeybees according to the different classes of the considered inflorescences number is noted in Table 2.

Table 2 : Number of video-records (10 min long) with at least one honeybee and without honeybees according to the number of inflorescence observed for Weinmannia bojeriana, W. rutenbergii *and* W. tinctoria.

		W. bojeriana		***W. rutenbergii***		***W. tinctoria***	
Honeybee		**Present**	**Absent**	**Present**	**Absent**	**Present**	**Absent**
Number of inflorescence	**0-5**					22	118
	5-15	54	15	45	16	8	32
	>15	112	32	112	9	17	31
Total number		213		182		228	
Fischer test		p-value = $3.963e^{-05}$		p-value = 0.001		p-value = 0.011	

The videos with more than 15 inflorescences have a better ratio of presence absence of honeybees depending on the tree observed. This category of a number of inflorescences significantly increased the probability of detecting honeybees on our video.

III. Hourly presence of *Apis mellifera* depending on weather conditions

The following histograms represent the number of videos analysed with presence of honeybees as a function of solar time. For the two species of Madagascar, the number of videos where the presence of one or more honeybees were observed spread over all times from sunrise but a peak of activity was observed at the time of strong sunlight of the day, between the fifth and the eighth hour after sunrise. The proportion of video where honeybees were observed was close to 100% under these conditions.

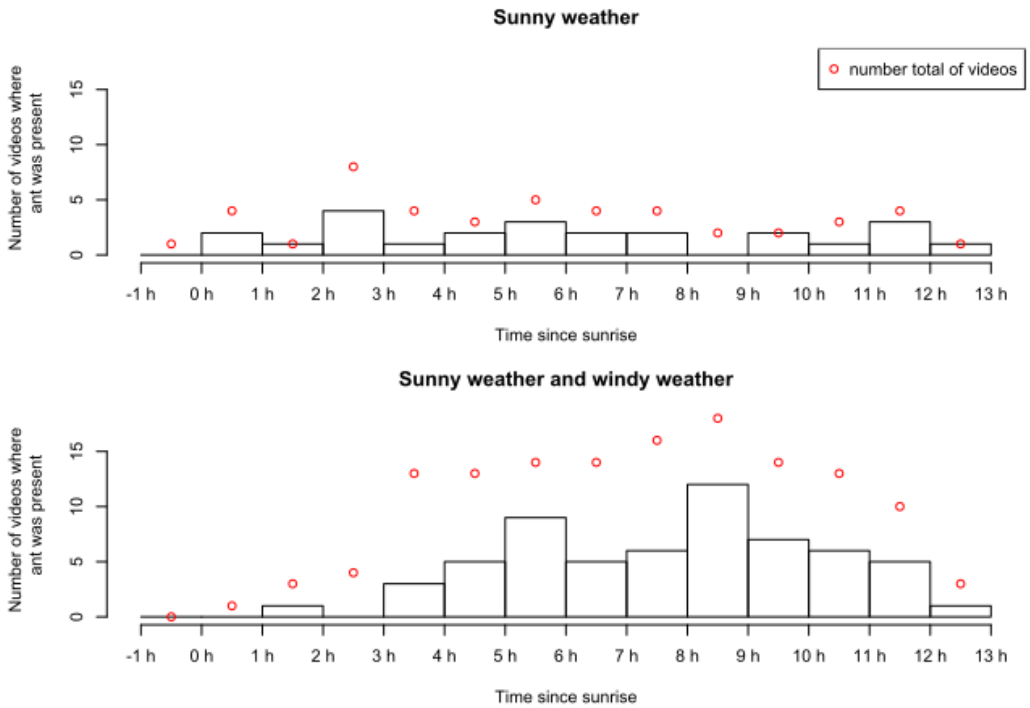


Fig 6: Histogram of the number of videos, for Weinmannia rutenbergii, *where the presence of one or more Hymenoptera is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

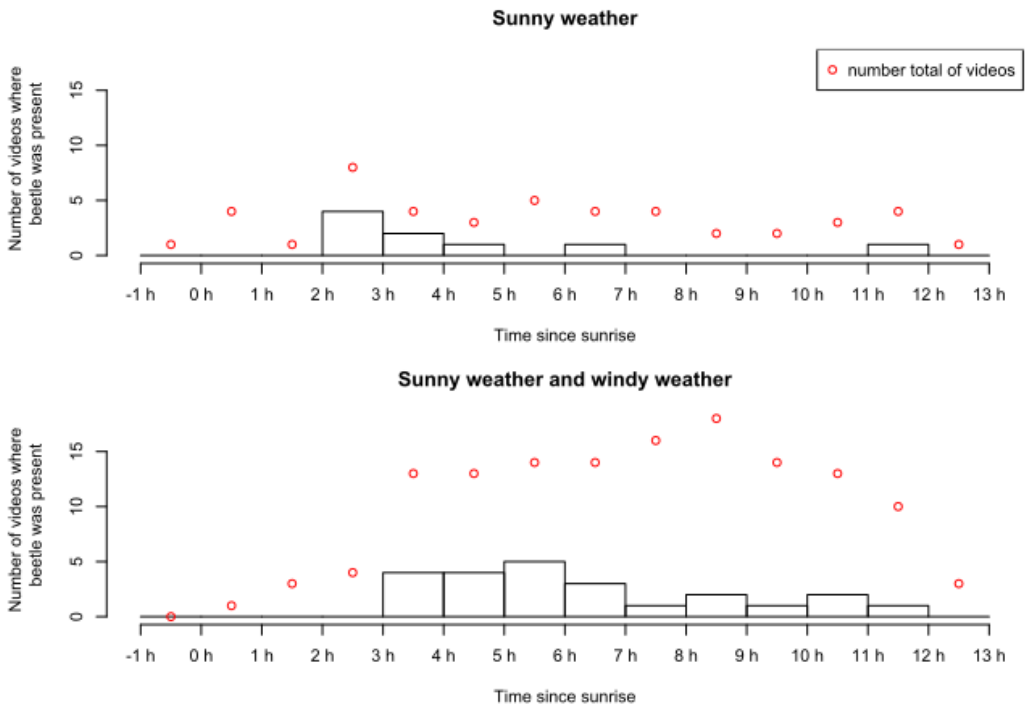


Fig 7: Histogram of the number of videos, for Weinmannia rutenbergii, *where the presence of one or more Coleoptera is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

For the whole weather conditions, 166 videos out of 213 video-recorded were with one or more honeybees for *W. bojeriana*. For *W. rutenbergii*, 157 video out of 182 video-recorded were with one or more honeybees.

In Reunion Island, out of 228 video-recorded, only 47 videos were with one or more honeybees. The presence of honeybees on *W. tinctoria* was most observed when the weather conditions were good (sunny weather). The maximum number of video-recorded with the presence of one or more honeybees was usually at the 0 hours and 4 hours after sunrise. It would still seem that they were more present from sunrise and up to 2 hours after it.

IV. Daily distribution of other visitors

The other visitors, Diptera: Diptera fly type and Syrphidae, Hymenoptera, Coleoptera and Lepidoptera of the three *Weinmannia* species are represented in a diagram showing the number of videos they appear in relation to solar time and the total number of videos taken on each species and in each weather conditions.

In Madagascar, besides honeybees, we observed the presence of four other orders of visitors which were Diptera fly type (Fig 5), Hymenoptera (Fig 6), Coleoptera (Fig 7) and Lepidoptera (Fig 8). The first three categories were observed visiting *W. rutembergii*. Diptera fly type category was only observed visiting *W. bojeriana* (in less than five video-recorded per hour from 1 to 4 hours, and from 6 to 7 hours, and 9 to 11 hours since sunrise). Considering the number of different types of visitors, *W. rutembergii* (n = 4) attracted more visitors than *W. bojeriana* (n = 2). Hymenoptera had a strong interaction with *W. rutembergii* whatever the time and the weather conditions (84 videos out of 182 have at least one Hymenoptera visitors). Contrary to Hymenoptera, Coleoptera and Lepidoptera were much rarer and present in only 21% and 4% of the video-recorded, respectively. For *W. bojeriana*, Diptera fly type was present in 4% of the video-recorded.

In Reunion Island, two categories of visitors were observed on *W. tinctoria*: belonging to the Diptera Order: Diptera fly type (Fig 9) and Syrphidae (Fig 10). On the 10 minutes of each video, Diptera fly type was observed during the totality of the videos with 1109 individuals. Diptera fly type seems not particularly affected by climatic conditions and seems not to prefer a time slot either. Among Diptera, Syrphidae were represented by only 112 individuals. They were present in all-weather conditions and on all-time slots. They did not seem to have a preference for time and weather.

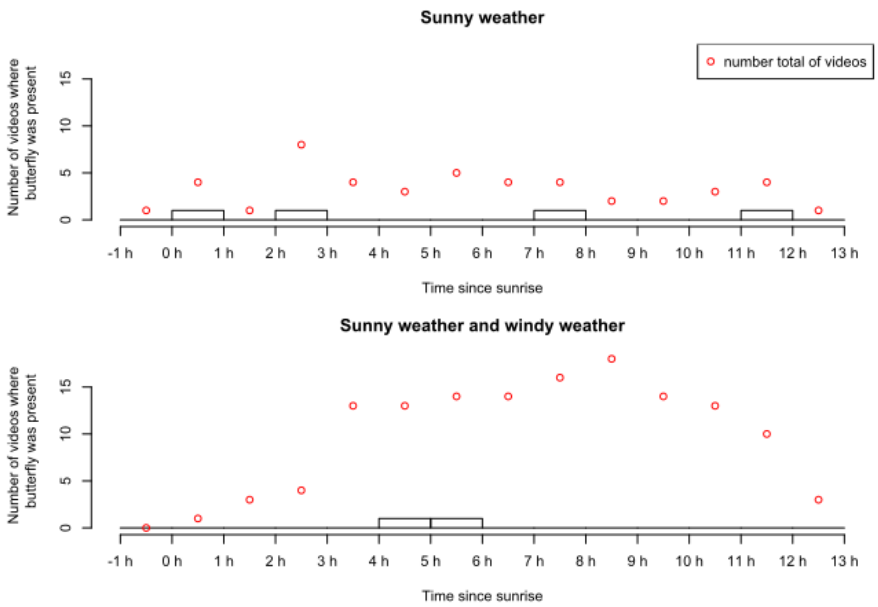


Fig 8: Histogram of the number of videos, for Weinmannia rutenbergii*, where the presence of one or more Lepidoptera is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

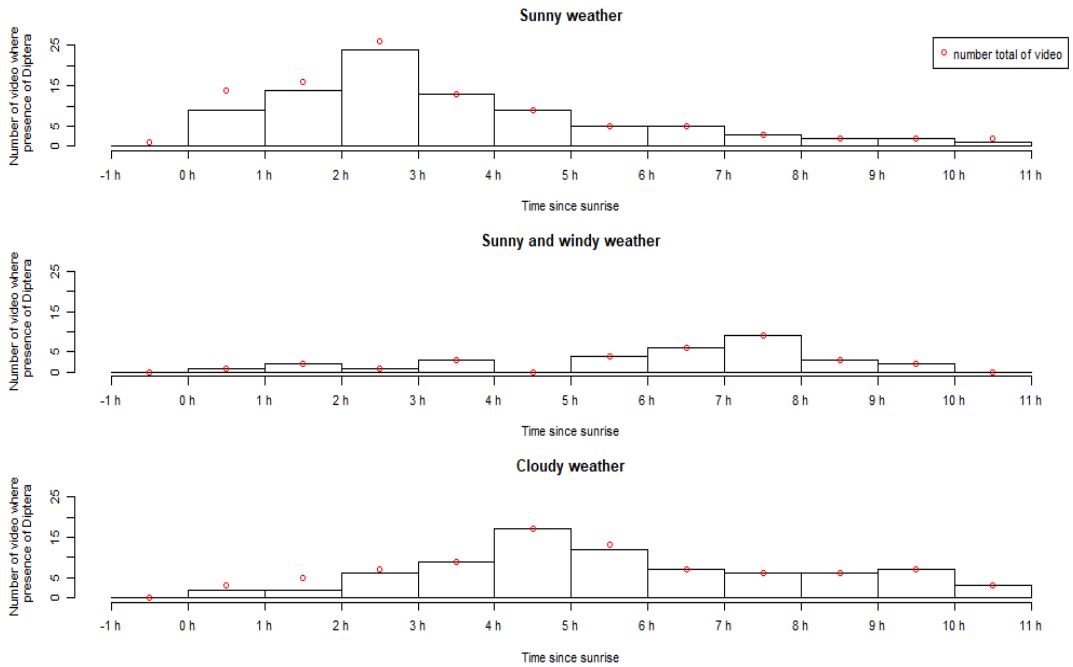


Fig 9: Histogram of the number of videos, for Weinmannia tinctoria*, where the presence of one or more of Diptera fly type in the videos according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

D. Discussion

Our survey of the three *Weinmannia* species showed that the honeybees have two harvesting behaviour on our study: taking nectar and pollen taken on the legs. The species of this genus offers two floral resources (nectar and pollen) both during the rainy (from *W. bojeriana* and *W. tinctoria*) and the dry season (from *W. rutenbergii* and *W. tinctoria*). While the flowering periods of the two species from Madagascar were alternate; in Reunion, the flowering period of *W. tinctoria* was year-round. Regarding our results, these species favoured the maintenance of honeybees, Lepidoptera and Hymenoptera populations in the study areas.

The floral architecture, flowering patterns and morphology of *Weinmannia* were defined and described by various authors (Bernardi 1963, Dickison 1975, Carpenter and Buchanan 1993, Bradford 1998, Bradford *et al.* 1998, Bradford and Hopkins 1998, Florence and Hopkins 1998, Hopkins 1998, Rogers 2002). The various attributes of *Weinmannia* flowers indicate that the species in this genus are melliferous (Dickison 1975, Bradford 1998, Perrott and Armstrong 2000, Rogers 2002), including white, cream or pale pink colour; stamens 8-10, pleasant odour, and the production of small quantities of nectar that is hidden in the basal part of the sepals. Regarding our result, honeybees were the most important potential pollinators in terms of both the number and the frequency of visitation and their morphology was compatible to an efficient pollination (Fig 2 - Fig 4).

Weinmannia has a high reproductive success in natural conditions (Godley 1983, Webb and Simpson 1991, Burrows 1999), it could be related to the fact that these species attract a wide diversity of pollinators, including the honeybee *A. mellifera*, which is well-known for its intensive foraging behaviour (Paton 1993, Steffan-Dewenter and Kuhn 2003, Seeley 2014).

The subspecies *A. m. unicolor* had high constancy and high visitation behaviour towards this genus, confirming that the Malagasy species of *Weinmannia* is an important floral resource for this native honeybee. The workers foraged the flowers of the Malagasy species from sunrise to 10 or 13 hours after sunrise. These results were the same as found in various tropical regions where most colonial or eusocial bees forage for resources throughout the day (from around 06:00-18:00), with peak pollen collection in the morning and peak nectar collection later in the day (Roubik 1992).

In Reunion, a lower activity of honeybee workers on *W. tinctoria* flowers was observed (presence of honeybees on only 21 % of the records).

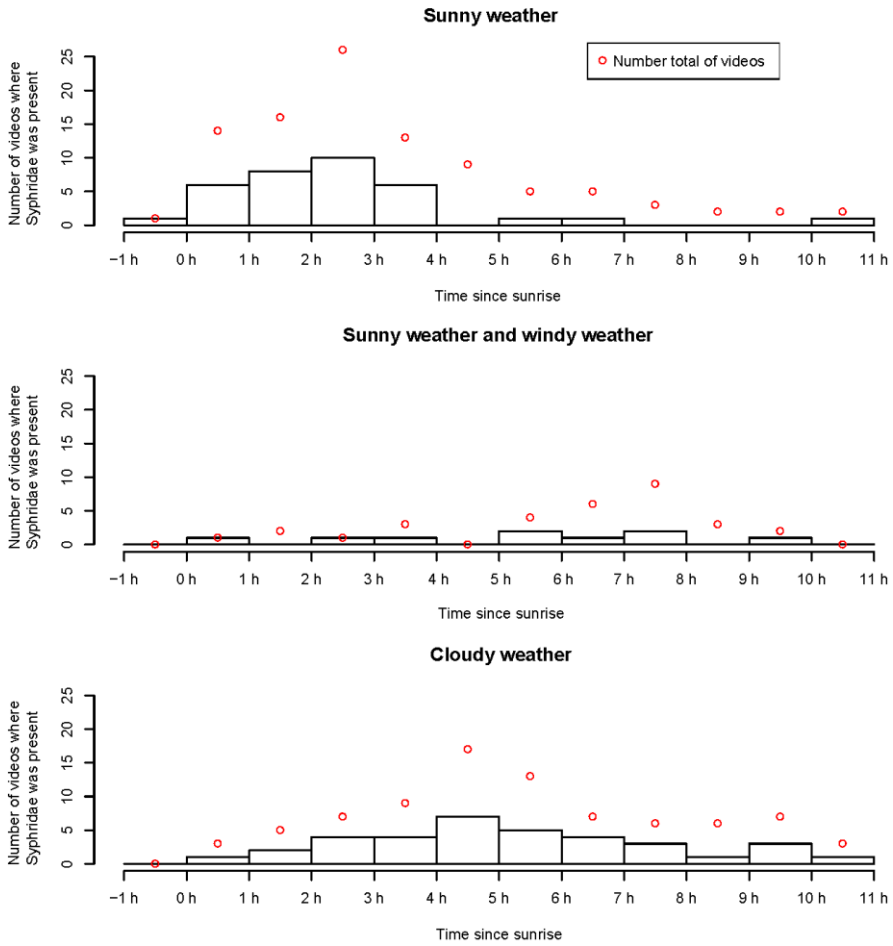


Fig 10: Histogram of the number of videos, for Weinmannia tinctoria, *where the presence of one or more Syphridae is noted, according to the sunrise and by the type of weather conditions. The red dots represent the total number of videos for each type of weather conditions.*

This low attendance could be explained by a minor presence of the species in the studied area and by the competition for the resource (with Diptera: Diptera fly type and Syrphidae, which were common), but especially by an overall insufficient flowering of *W. tinctoria* and therefore less attractive to the honeybees. *Apis m. unicolor* seemed to visit *W. tinctoria* when the weather was sunny and especially at sunrise. One might think that this peak corresponds to a peak of nectar secretion in *W. tinctoria.*

Concerning the other visitors of three species of *Weinmannia*, insects from four different Orders were observed: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera and Lepidoptera. The visitors of *W. rutenbergii* are Lepidoptera and Hymenoptera, and these insects are usually considered as nectar thieves (Machado and Sazima 1987). Majority of Lepidoptera are not considered as good pollinators in tropical areas (Machado and Sazima 1987, Bawa 1990). Lepidoptera are distinguished by their trunk consists of a set of mouthparts very well suited to the harvest of nectar. Hymenoptera are considered as rare pollinators due to brief periods of exposure to pollen (Beattie *et al.* 1984).

One of the visitors of *W. rutenbergii* was the group of Coleoptera, this group was a predominant group of potential pollinators of flowers in tropical rain forests and exhibits a complex and specialised relationship (Gottsberger 1977, Young 1986, Sakai and Inoue 1999, Sakai *et al.* 1999). Adult beetles are distinguished by their rigid forewings forming a hard shell that protects the abdomen and membranous hindwings (Baude *et al.* 2011). Adults consume pollen, and some species have the thorax and head very tapered which allows them to consume nectar easier, and some small species are able to penetrate the closed flowers and have a major role in the pollination of plants (Baude *et al.* 2011).

Dipterans were observed in *W. bojeriana* and *W. tinctoria*. They are an important group of pollinators (Arroyo *et al.* 1982, Johnson and Steiner 2000, Ssymank *et al.* 2008). The large proportion (empirical estimate) of Diptera fly type observed on *W. tinctoria* could be *Neomyia albigena*. This native Muscidae is a consumer of nectar, and carries out its larval stage on animal dung (Skidmore 1985).

The cohabitation of several species of pollinators, observed in this study, may improve pollination efficiency due to the complementarity between their foraging behaviours which add up and the visits of a greater number of individuals increasing the possibility of fertilisation.

And the competition forces pollinators to visit more plant individuals to cover their food needs (Mollier *et al.* 2009). However, *A. mellifera unicolor* is the main visitor regarding the number of individuals in the inflorescence in the Malagasy species and their presence on the flowers of *W. tinctoria*.

In conclusion, *Weinmannia* represents an important food source for the native *A. mellifera unicolor*, as well as for many other insects, by flowering year-round in tropical forests of Madagascar and Reunion Island. The flowers of *Weinmannia* were therefore generalist interactors. The strength of the mutualistic interaction between *A. m. unicolor* and *Weinmannia* is suggested/indicated by the high number of honeybee workers that collected nectar and pollen during the day, and favoured by the relative long period of flowering, the maintenance of a considerable number of inflorescences during the flowering period and the capacity of flowering consecutively. The mutual interaction is mostly important for the diversification, at least for explaining present-day diversity patterns.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette étude vise à mettre en lumière l'interaction de l'abeille *Apis mellifera unicolor* avec les plantes présentes dans les formations forestières de Madagascar et de La Réunion, et d'essayer d'en déduire les comportements de butinage de cette sous-espèce d'abeille. Il s'agit de constater si elle se montre généraliste dans l'utilisation des ressources, en ayant une interaction avec un grand nombre d'espèces de plante, comme observé pour les abeilles des milieux tempérés ou tropicaux (Potts *et al.* 2010, Burkle and Alarcón 2011, Kleinert and Giannini 2012, Giannini *et al.* 2015, Aslan *et al.* 2016) et d'identifier si l'abeille montre néanmoins une préférence pour certaines espèces parmi les espèces présentes dans son environnement direct.

La première étude menée dans le cadre de cette thèse (Chapitre 1) a permis d'obtenir des données sur les ressources mellifères disponibles et leurs descriptions polliniques pour mieux identifier les ressources exploitées dans le paysage forestier de Ranomafana du sud-est de Madagascar. La deuxième étude (Chapitres 2 et 3) réalisée sur deux ruchers situés en paysage forestier en bordure de parcs nationaux de Madagascar et de La Réunion, pendant deux années consécutives pour chaque site, avec un suivi de la phénologie florale et un échantillonnage des produits ramenés à la ruche en continu, a permis d'entrevoir les stratégies de butinage développées par les abeilles dans chacun des deux ruchers. L'importance de ce butinage dans ces biotopes a ensuite été étudiée plus en détail par l'observation des visiteurs, en particulier de l'abeille indigène (*Apis mellifera unicolor*), sur une ressource native d'importance écologique des deux îles, du genre *Weinmannia*. L'ensemble des résultats obtenus et leur complémentarité ont ainsi permis d'identifier les espèces de plantes en interaction avec l'abeille dans les deux zones d'étude et de comprendre la place de l'abeille dans les écosystèmes naturels de Madagascar et de La Réunion.

A. Les ressources floristiques disponibles au sein de l'aire de butinage des deux ruchers

Les études floristiques et de suivis des ressources collectées par l'abeille ont été réalisées selon un même protocole dans les deux formations végétales à Mare Longue (Chapitre 2) et à Ranomafana (Chapitre 3). Sur chaque site, les ruchers ont été placés en bordure de formation forestière naturelle, à proximité d'une formation secondaire résultant de la dégradation de la formation primaire et d'une surface de plantes cultivées ou de cultures afin de rendre pertinente leur comparaison.

Le cortège floristique de ces deux formations végétales, sur leur partie naturelle, est surtout constitué d'arbres tels que *Weinmannia* spp. (Cunoniaceae), *Dombeya* spp. (Malvaceae), *Pandanus* spp. (Pandanaceae) et les espèces de la famille des Monimiaceae (*Monimia* spp., *Tambourissa* spp.), de petits arbres et arbustes tels que *Psiadia* spp. (Asteraceae) et *Melicope* spp. (Rutaceae), et de lianes telles que *Smilax* spp. (Smilacaceae) et les espèces de la famille des Rubiaceae (*Mussaenda* spp., *Danais* spp.).

Les transects linéaires ont permis d'identifier 120 espèces pour le site de Mare Longue et 131 espèces pour le site de Ranomafana sur une zone équivalente de suivi. L'étude initiale faite à Ranomafana, sur plusieurs hectares, a permis de décrire le pollen d'une liste de 135 espèces et 55 familles de plantes potentiellement mellifères et pollenifères de la région de Ranomafana, qui a été établie à partir de recherches bibliographiques (Chapitre 1). Sur les 135 espèces décrites, seules 40 espèces se retrouvent dans le site d'étude près du rucher. Si on compare les deux sites, l'estimation de la biomasse florale cumulée des différents transects (15 à Mare Longue) est bien plus importante sur le site de Mare Longue avec une moyenne de Fb = 64 724 par mois, contre seulement 3 409 sur le site de Ranomafana sur les 10 transects. De premier abord, le nombre de transects de suivi est plus important à Mare Longue avec deux transects dans les champs de culture de canne à sucre. Ce qui augmente l'abondance à Mare Longue avec 14 085 individus contre 1 974 individus à Ranomafana., et d'autre part par la dominance des plantes herbacées à Mare Longue. En effet à Mare Longue, l'abondance d'espèces herbacées exotiques augmente considérablement la biomasse florale, mais n'étant pas ou peu mellifères, sans pour autant augmenter la disponibilité des ressources florales réellement exploitables (cf. Chapitre 2). À elles seules, *Clidemia hirta* – Melastomataceae, *Lantana camara* – Verbenaceae, *Euphorbia hirta* – Euphorbiaceae, *Ageratum conyzoides* – Asteraceae, *Asystasia gangetica* – Acanthaceae, *Impatiens flaccida* – Balsaminaceae et *Saccharum officinarum* - Poaceae) représentent 51 % de la biomasse estimée, mais dominée pat les espèces herbacées.

La formation végétale à Mare Longue est constituée d'arbres de faible hauteur et d'une canopée assez ouverte, et favorise l'installation des plantes herbacées et des plantes épiphytes comme les Orchidaceae, mais aussi les fougères, les lichens et les mousses (de Cordemoy 1895, Cadet 1980, Cadet and Figier 1985, Strasberg 1996, Brondeau and Triolo 2007, Conservatoire Botanique National de Mascarin 2007). Tandis que pour le site de Ranomafana la forêt est dense, de type tropicale humide sempervirente composée de trois strates avec une canopée à plus de 25 m de hauteur (Ranarivelo and Kotozafy 2001, Carrière *et al.* 2007, Ratsimisetra *et al.* 2007),

Tableau 3: Liste des taxons présents sur les sites de Ranomafana et Mare Longue.

Famille	Genre	Espèce	Auteur	Statut Madagascar	Statut Réunion
Acanthaceae	*Hypoestes*				
Acanthaceae	*Ruellia*				
Anacardiaceae					
Annonaceae	*Xylopia*				
Aphloiaceae	*Aphloia*	*theiformis*	(Vahl) Benn.	indigène	indigène
Apocynaceae					
Araliaceae	*Polyscias*				
Arecaceae					
Asparagaceae	*Dracaena*	*reflexa*	Lam.	indigène	indigène
Asteraceae	*Ageratum*	*conyzoides*	L.	indigène	exotique
Asteraceae	*Bidens*	*pilosa*	L.	indigène	exotique
Asteraceae	*Elephantopus*				
Asteraceae	*Emilia*				
Asteraceae	*Gymnanthemum*				
Asteraceae	*Psiadia*				
Asteraceae	*Taraxacum*	*officinale*	F.H. Wigg.	indigène	exotique
Clusiaceae					
Commelinaceae	*Commelina*				
Cunoniaceae	*Weinmannia*				
Cyperaceae	*Cyperus*				
Ebenaceae	*Diospyros*				
Erythroxylaceae	*Erythroxylum*				
Euphorbiaceae	*Acalypha*				
Euphorbiaceae	*Croton*				
Fabaceae	*Acacia*				
Fabaceae	*Desmodium*				
Fabaceae	*Strongylodon*				
Lauraceae	*Ocotea*				
Lauraceae	*Persea*	*americana*	Mill.	exotique	exotique
Malvaceae	*Dombeya*				
Melastomataceae	*Clidemia*	*hirta*	(L.) D. Don	exotique	exotique
Monimiaceae	*Tambourissa*				
Moraceae	*Artocarpus*				
Myrtaceae	*Psidium*	*cattleianum*	Sabine	exotique	exotique
Myrtaceae	*Syzygium*				
Myrtaceae	*Syzygium*	*jambos*	(L.) Alston	indigène	exotique
Oleaceae					
Passifloraceae	*Passiflora*	*edulis*	Sims	indigène	exotique
Phyllanthaceae					
Poaceae					
Primulaceae					
Ranunculaceae	*Clematis*	*mauritiana*	Lam.	indigène	indigène
Rosaceae	*Rubus*				
Rubiaceae	*Chassalia*				
Rubiaceae	*Coffea*				
Rubiaceae	*Danais*				
Rubiaceae	*Gaertnera*				
Rubiaceae	*Mussaenda*	*arcuata*	Lam. ex Poir.	indigène	indigène
Rutaceae	*Citrus*				
Rutaceae	*Toddalia*	*asiatica*	(L.) Lam.	indigène	indigène
Rutaceae	*Zanthoxylum*	*heterophyllum*	Sm.	indigène	indigène
Sapindaceae	*Allophylus*				
Sapindaceae	*Allophylus*				
Sapindaceae	*Litchi*	*sinensis*	Sonn.	exotique	exotique
Sapotaceae	*Sideroxylon*				
Smilacaceae	*Smilax*	*anceps*	Willd.	indigène	indigène
Solanaceae	*Solanum*	*mauritianum*	Scop	indigène	exotique
Urticaceae	*Elatostema*				
Verbenaceae	*Lantana*	*camara*	L.	exotique	exotique
Zingiberaceae					

la dominance des arbres et arbustes est très marquée, et une faible couverture du sous-bois par les herbacées (Goodman and Razafindratsita 2001, Carrière *et al.* 2007).

D'après l'analyse du calendrier phénologique, la disponibilité de fleurs se répartit sur toute l'année avec 49 espèces en fleurs en moyenne par mois pour Mare Longue et de 26 espèces en moyenne pour Ranomafana.

La composition floristique des deux formations présente des similarités avec 39 familles en commun sur les 92 familles inventoriées dans les deux zones d'études. Les familles les mieux représentées sont les Asteraceae et les Rubiaceae avec 25 espèces chacune. Les 37 autres familles sont représentées par une seule espèce chacune. Parmi ces familles identifiées, 49 genres sur les 251 se trouvent aussi dans les deux formations, ainsi que 17 espèces (Tableau 3). Cette ressemblance est le résultat de l'affiliation du peuplement végétal originel de La Réunion qui s'est appuyé sur l'immigration naturelle des flores des zones « continentales » les plus proches, dont Madagascar, l'Afrique de l'Est et l'Asie (Rivals 1952, Conservatoire Botanique National de Mascarin 2007, Thébaud *et al.* 2009, Strijk *et al.* 2012). Cette immigration s'est effectuée de façon passive, lente et sélective par les courants marins, les vents et cyclones, ou encore par les oiseaux (Tryon 1970, Ashton 1992, Hennequin *et al.* 2014). Le processus de spéciation, lié à l'isolement, a conduit ensuite à un taux d'endémisme élevé de l'ordre de 237 espèces endémiques strictes de la Réunion sur les 848 espèces indigènes (Bosser *et al.* 1976 - 2005, Conservatoire Botanique National de Mascarin 2017). L'enrichissement de la flore en plantes exotiques s'est multiplié vers le XVIIe siècle avec l'arrivée de l'Homme. Ces introductions d'origine volontaire ou involontaire ont permis l'installation d'espèces des régions tropicales ou tempérées dont certaines sont devenues des dangers pour la flore locale (Figier and Soulères 1991, Amsellem 2000, Tassin and Rivière 2003, Tassin *et al.* 2006). Ces espèces exotiques sont aussi relativement plus nombreuses à Mare Longue avec 54% d'espèces considérées exotiques. En comparaison, à Ranomafana, les plantes indigènes représentent 90% des espèces inventoriées dans nos transects. La végétation de ces deux localités offre donc une variété de sources potentielles de fleurs pour l'abeille avec la coexistence d'espèces indigènes et exotiques. Comparer ces espèces disponibles et les pollens collectés par les abeilles peut fournir un aperçu des stratégies de butinage des abeilles dans ce type de paysage et permet de mesurer l'importance de ces ressources pour les besoins de la colonie.

B. Les ressources mellifères exploitées par l'abeille dans les paysages forestiers étudiés

Les analyses des pelotes de pollen et des miels prélevés sur les ruchers ont permis de connaître les ressources mellifères exploitées par l'abeille dans les deux localités.

Les analyses polliniques des pelotes et des miels effectués à Mare Longue, ont permis d'identifier 73 types polliniques (identifiés jusqu'à l'espèce), 53 dans les miels et 46 dans les pelotes (24 espèces communes entre miel et pelote), appartenant à 38 familles de plantes, alors que 96 espèces de plantes durant la saison observée étaient en âge de fleurir et ont été observées au moins une fois fleurie. Pour Ranomafana, 77 espèces appartenant à 33 familles ont été identifiées dans les échantillons de miel, sur les 131 espèces observées en âge de fleurir et ont été observées au moins une fois fleurie.

Ces résultats nous permettent de dire que seule une partie des ressources disponibles est réellement exploitée par les butineuses. Il a été observé que 35% (Mare Longue) et 38% (Ranomafana) des espèces en fleurs ont été butinées dans un rayon de 500 m autour du rucher. Ce comportement est le même que chez d'autres sous-espèces d'abeilles (Steffan-Dewenter and Kuhn 2003, Beekman *et al.* 2004).

Le comportement de butinage de l'abeille exprime donc ici des préférences pour une portion d'espèces diverses et variées dans son environnement direct. Ces préférences sont liées aux besoins de la colonie, mais aussi aux capacités morphologiques des butineuses, surtout la longueur du proboscis pour le butinage des fleurs à longues corolles (Waddington and Herbst 1987, Herbertsson *et al.* 2016, Vlašánková *et al.* 2017). De même la qualité et quantité de ressources disponibles, sont un important facteur, mais aussi la capacité des butineuses à être attirées par ces ressources (stimuli visuels et olfactifs), et la distance à la ruche (Pernal and Currie 1998, Pernal and Currie 2001, Pernal and Currie 2002, Abou-Shaara 2014).

Le choix des butineuses pour une fleur est dépendant de la période de floraison de l'espèce et de la gamme de fleurs accessibles sur une période de temps donnée, ainsi que des ressources proposées dans les fleurs.

Tableau 4: Taxons communs entre les échantillons de miels de Ranomafana et les échantillons de miels et pelotes de Mare Longue.

Famille	**Genre**	**Espèce**	**Statut MAD/RUN**	**Madagascar**	**Réunion**	
				Nectar	**Nectar**	**Pollen**
Anacardiaceae				-	-	-
Araliaceae				-	-	-
Arecaceae				-	-	-
Asteraceae	*Ageratum*	*conyzoides*	indigène / exotique	1	-	1
Asteraceae	*Bidens*	*pilosa*	indigène / exotique	1	-	1
Asteraceae	*Taraxacum*	*officinale*	indigène / exotique	1	1	1
Cannabaceae	*Trema*	*orientalis*	indigène / exotique	1	1	-
Cunoniaceae	*Weinmannia*			1	1	-
Ericaceae				-	-	-
Euphorbiaceae	*Croton*			1	1	-
Fabaceae	*Acacia*			-	-	-
Fabaceae	*Desmodium*			-	-	-
Fabaceae	*Mimosa*	*pudica*	indigène / exotique	1	1	-
Malvaceae	*Dombeya*			-	-	-
Meliaceae				-	-	-
Myrtaceae	*Eucalyptus*			1	1	1
Myrtaceae	*Eugenia*			1	-	1
Myrtaceae	*Psidium*	*cattleianum*	exotique / exotique	1	1	1
Myrtaceae	*Syzygium*			1	-	-
Proteaceae	*Grevillea*	*robusta*	exotique / exotique	1	-	1
Rosaceae				-	-	-
Rubiaceae	*Gaertnera*			1	1	1
Rutaceae				-	-	-
Sapindaceae	*Allophylus*			1	1	-
Sapotaceae				-	-	-
Solanaceae				-	-	-

À Mare Longue, 18 espèces en moyenne par mois se retrouvent visitées pour leur nectar (dans les miels) et 13 espèces en moyenne pour leurs ressources en protéines (pollens retrouvés dans les pelotes). À Ranomafana, 28 espèces en moyenne par mois ont été butinées par les abeilles pour le nectar.

Ces résultats confirment également la nature polylectique de cette sous-espèce en butinant et récoltant du nectar et des pollens sur une grande variété de familles de plantes. Mais l'attractivité d'une espèce est aussi régie par plusieurs facteurs, dont sa localisation par rapport à la colonie (Abou-Shaara 2014).

Les plantes en interaction avec *A. m. unicolor* sont pour la plupart des espèces indigènes avec 44% des plantes butinées qui sont indigènes de Mare Longue, et qui représentent 67% des pollens retrouvés dans les miels et 68% des pelotes de pollens. À Ranomafana, la diversité des espèces indigènes représente [79-91%] des espèces identifiées dans les échantillons de miels de Ranomafana. En valeur quantitative, les pollens de ces espèces correspondent à 82% des pollens retrouvés dans ces échantillons. Cette abeille a donc une forte interaction avec la flore locale indigène vu le nombre d'espèces butinées. Et elle a le même comportement envers les fleurs d'un même taxon se trouvant à Ranomafana et à Mare Longue, car la même famille (n=19), le même genre (n=17) ou encore la même espèce (n=8) se trouvent être butinés par l'abeille peu importe la localité. Ces résultats montrent l'attractivité de ces plantes et leur « coadaptation » avec l'abeille (Tableau 4). À Mare Longue, si le nombre d'espèces exotiques butinées est plus important que le nombre d'espèces indigènes pour 87% des dates de suivis (qualitatif), leur contribution relative est cependant plus faible (quantitatif). En effet, pour 81% des dates d'échantillonnage de pelote de pollen et dans 75% des dates d'échantillonnage du miel, les espèces indigènes étaient plus abondantes que les espèces non indigènes. Mais à une date donnée, lorsqu'une espèce indigène était dominante dans les échantillons de pollen, elle était également dominante dans les échantillons de miel. Ces résultats suggèrent la préférence d'*A. m. unicolor* à la Réunion pour les ressources indigènes lors d'un butinage, que ce soit pour le pollen ou pour le nectar.

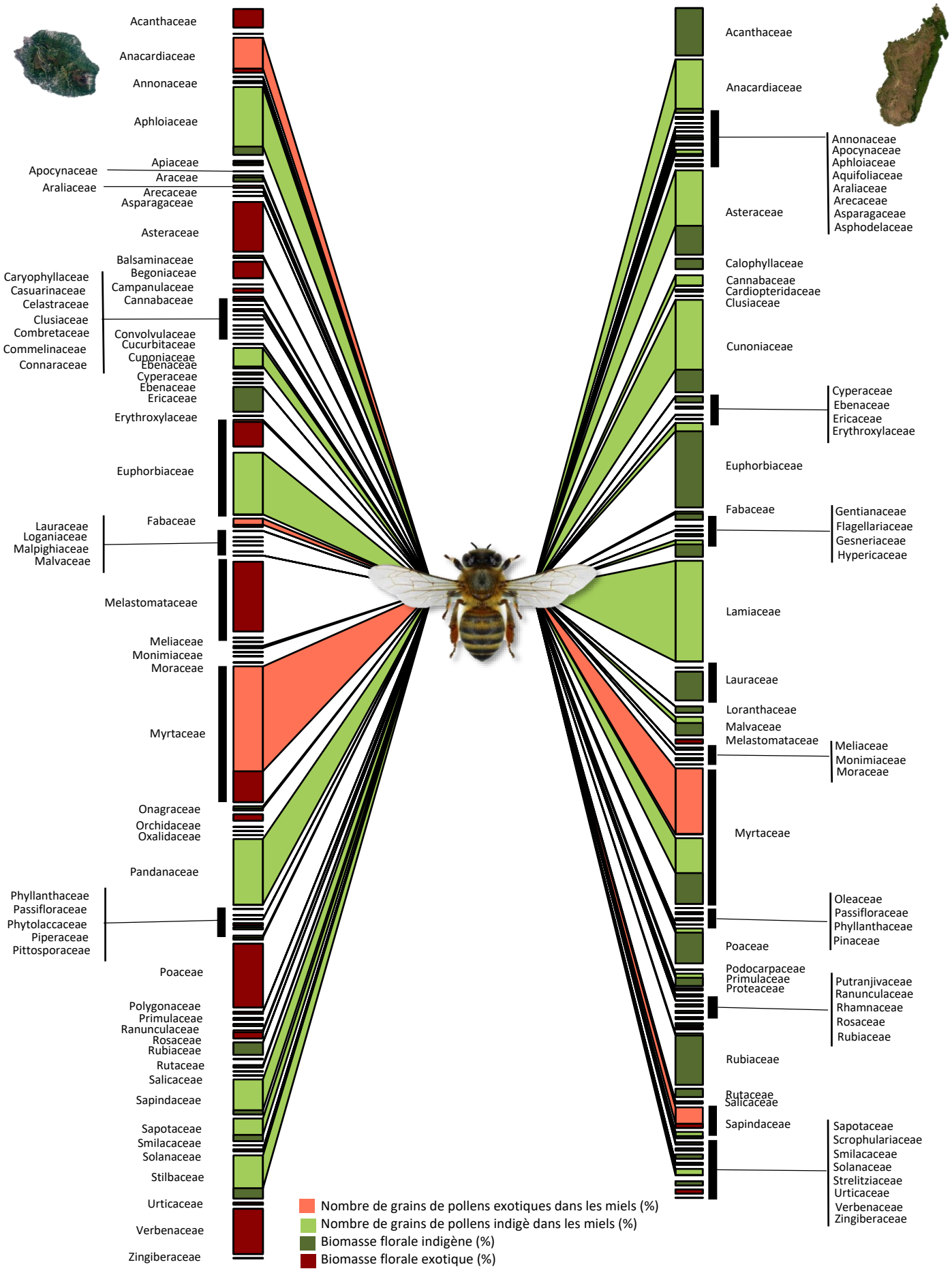


*Figure 38: Représentation du réseau trophique d'*Apis mellifera unicolor *à Ranomafana - Madagascar et Mare Longue - La Réunion.*

L'intensité de butinage de l'abeille n'est pas la même pour toutes les espèces présentes dans son environnement direct. La dominance d'un pollen d'une espèce avec une fréquence relative de plus de 45 % dans les échantillons de miel signifie que cette espèce est la plus butinée et est la source principale de nectar du miel (Louveaux *et al.* 1978). Cinq espèces sont dominantes dans les échantillons de miel de Ranofamana : *Plectranthus hexaphyllus* (Lamiaceae), *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), *Weinmannia bojeriana* (Cunoniaceae), *Micronychia tsiramiramy* (Anacardiaceae) et *Syzygium phillyreifolium* (Myrtaceae). Cinq autres espèces sont dominantes à Mare Longue : *Aphloia theiformis* (Aphloiaceae), *Cordemoya integrifolia* (Euphorbiaceae), *Schinus terebenthifolius* (Anacardiaceae), *Syzygium jambos* (Myrtaceae) et *Weinmania tinctoria* (Cunoniaceae). Ces résultats démontrent la préférence des abeilles pour ces espèces. Ce comportement de butinage est la conséquence de l'habilité des butineuses à identifier et mémoriser une source de nectar riche. L'abeille butineuse évalue à un niveau individuel les variables influençant la profitabilité énergétique d'une source de nectar telle que la distance, l'abondance, la concentration en glucide du nectar, la difficulté de récolte et la direction de la source en rapport avec la force du vent (Seeley *et al.* 1991, Seeley 1992, Seeley and Tovey 1994, Seeley 2014) et à son retour à la ruche, adopte un comportement de recrutement pour attirer d'autres individus sur une ressource profitable (Von Frisch 1967, Seeley 1992, Waddington *et al.* 1998, Afik *et al.* 2008).

L'interaction d'*Apis mellifera unicolor* et la flore des deux sites, durant toute la période d'étude, a été synthétisé sous forme de réseau trophique à double composant permettant de représenter la diversité des taxons entrant en interaction avec l'abeille (Figure 38). En analysant ce réseau, on peut dire que pour Ranomafana, les familles indigènes sont les plus importantes, représentant 90% des familles identifiées, en termes de diversité ; et ces familles ont plus d'interaction avec l'abeille. Parmi les familles identifiées, la famille des Lamiaceae est la plus butinée par l'abeille. L'abeille a donc une très forte interaction avec les Lamiaceae dans cette région ; et exploite l'ensemble des fleurs disponibles. On constate aussi la même réalité chez la famille des Anacardiaceae et des Myrtaceae qui a une très forte interaction avec l'abeille.

Les Myrtaceae ont donc une forte interaction avec l'abeille dans la zone d'étude. Les familles des Asteraceae, des Cannabaceae, des Cunoniaceae et des Sapindaceae ont aussi une forte interaction avec l'abeille.

Pour Mare Longue, la famille des Myrtaceae, dans la majorité des exotiques, qui est la plus butinée par l'abeille ; et elle a aussi la plus forte biomasse florale dans la zone. Cette famille a donc une très forte interaction avec l'abeille. Les familles des Anacardiaceae, Aphloiaceae, Cunoniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Pandanaceae, Sapindaceae, Sapotaceae et des Stilbaceae ont de fortes interactions avec l'abeille dans cette zone. Les familles indigènes représentent 70% des taxons qui ont les plus fortes interactions à Mare Longue.

Si on compare le réseau trophique des deux sites, on observe une diversité des familles à peu près équivalentes avec 66 familles pour Mare Longue et 60 pour Ranomafana. Les familles avec les plus fortes interactions sont au nombre de 9 pour Mare Longue et 7 pour Ranomafana, dont trois et deux familles exotiques respectivement. Parmi ces familles à forte interaction, les familles des Anacardiaceae, Cunoniaceae, Myrtaceae et Sapindaceae sont communes entre les deux îles. Ces familles ont donc le même dégrée d'attraction pour les abeilles quel que soit leurs localisations ; et en parallèle l'abeille a une place importante dans la dynamique des populations de ces familles dans ces deux zones d'étude.

L'évaluation des caractéristiques florales attirant les abeilles butineuses commence par l'appréciation visuelle lors de la phase de vol et en s'approchant de la source, les stimulants chimiques et olfactifs entrent en jeu et se terminent par la récolte (Kevan 1972, Young and Stanton 1990, Dobson 1991, Conner and Rush 1996, Pontin *et al.* 2006, Raine and Chittka 2007, Raguso 2008, Srinivasan 2010, Galizia *et al.* 2011, Dobson 2017).

Une des ressources les plus exploitées par *A. m. unicolor* dans les deux localités est le genre *Weinmannia* (Chapitre 4). Les espèces de ce genre se trouvent être un des composants clés des écosystèmes forestiers des deux îles, car elles font partie des espèces structurantes et caractéristiques des formations végétales de moyenne à haute altitude de Madagascar et La Réunion (Humbert and Cours-Darne 1965, Tassin *et al.* 2004). Les espèces de ce genre offrent des ressources en fleur durant la saison sèche et la saison humide.

On observe aussi un comportement favorisant la constance florale, c'est-à-dire la fidélité à une espèce de fleur donnée, puisque les abeilles butinent fréquemment les fleurs depuis le lever du soleil et jusqu'à 10 à 13 heures après. Ces visites sont supposées être pour la récolte de nectar plus que pour le pollen (Matheson and Reid 2018).

Figure 39: Photographie des fleurs des 10 espèces les plus butinées par l'abeille à Ranomafana et Mare Longue. a) Micronychia tsiramiramy *(Anacardiaceae), b)* Schinus terebenthifolius *(Anacardiaceae), c)* Aphloia theiformis *(Aphloiaceae), d)* Plectranthus hexaphyllus *(Lamiaceae), e)* Weinmannia bojeriana *(Cunoniaceae), f)* Weinmania tinctoria *(Cunoniaceae), g)* Cordemoya integrifolia *(Euphorbiaceae), h)* Eucalyptus robusta *(Myrtaceae), i)* Syzygium jambos *(Myrtaceae), j)* Syzygium phillyreifolium *(Myrtaceae).*

En plus de l'abeille, d'autres visiteurs tels que les coléoptères et les diptères, connus comme étant des pollinisateurs efficaces et généralistes, ont été observés (Gottsberger 1977, Arroyo *et al.* 1982, Young 1986, Sakai and Inoue 1999, Sakai *et al.* 1999, Johnson and Steiner 2000, Ssymank *et al.* 2008). D'autres espèces animales, non observées durant l'étude, pourraient également être des pollinisateurs potentiels vu la diversité d'animaux à Madagascar et à La Réunion comme les sphingidés (Ryckewaert *et al.* 2011), les orthoptères (Micheneau *et al.* 2010) lémuriens, chauve-souris (Kress and Stone 1993, Andriafidison *et al.* 2006), oiseaux (Micheneau *et al.* 2006, Tamon *et al.* 2018), reptiles comme les geckos (Deso *et al.* 2008, Tamon *et al.* 2018) ou d'autres apidés (Tamon *et al.* 2018). L'abondance et la diversité des espèces de pollinisateurs peuvent expliquer le très grand succès de la reproduction de ce genre (Godley 1983, Webb and Simpson 1991, Burrows 1999). La complémentarité entre les comportements de butinage des différents visiteurs améliore la possibilité de pollinisation, car en s'additionnant les visites d'un plus grand nombre d'individus augment la possibilité de fécondation. Et la compétition force les pollinisateurs à visiter plus d'individus de plantes pour couvrir leurs besoins alimentaires (Mollier *et al.* 2009). L'importance des pollinisateurs est d'autant plus importante pour *Weinmannia tinctoria* qui est dioïque pour certains individus donc la reproduction ne peut se faire que par l'intervention d'un vecteur efficace. Ce besoin de pollinisation est important dans les milieux tropicaux, car une large portion des espèces d'arbres sont auto-incompatibles que ce soit les formes monoïques ou dioïques (Bawa 1974, Zapata and Arroyo 1978, Ramirez and Brito 1990, Murawski *et al.* 1994). Les fleurs des espèces du genre *Weinmannia* ont les caractéristiques adaptées aux capacités sensorielles, à la mobilité et à la morphologie des pollinisateurs telles que l'abeille qui a une petite taille, un proboscis court de 5,67 mm, des soies branchues sur le corps favorisant le transport d'une grande quantité de pollen, et dont la visite aboutit à une recombinaison génétique due aux gamètes mâles provenant de différents individus de plantes et favorisant ainsi l'évolution des plantes (Mollier *et al.* 2009). Les caractéristiques des fleurs des 10 espèces les plus butinées par l'abeille pour le nectar présentent une morphologie florale voisine. Les fleurs sont de petite taille, de teinte claire, avec présence de disque nectarifère, et des fleurs regroupées en inflorescences denses. Elles possèdent de nombreuses étamines, généralement à déhiscence longitudinale (Figure 39). C'est le cas de *Weinmannia bojeriana* et *W. tinctoria* qui ont des petites fleurs, à pétales libres insérés au-dessous du disque nectarifère, regroupé en inflorescence axillaire. Chez *Eucalyptus robusta*, *Syzygium phillyreifolium* et *S. jambos* possedent également des fleurs à pétales libres et de nombreuses étamines insérées sur le disque nectarifère.

Chez *Micronychia tsiramiramy* à fleurs regroupées en inflorescence axillaire dense, à sépales libres et de nombreuses étamines et présence de disque nectarifère. Chez *Plectranthus hexaphyllus* à fleurs en inflorescense et des pétales à symétrie bilatérale, présence de disque nectarifère. Chez *Aphloia theiformis, Cordemoya integrifolia* à fleurs monoïques, disposées en inflorescence dense, des sépales circulaires de couleur blanche ou verte, présence d'un disque nectarifère et de nombreuses étamines. Chez *Schinus terebenthifolius* à fleurs sont dioïques, regroupées en inflorescence, des pétales de couleur blanche, et présence d'un disque nectarifère. Ces caractéristiques sont aussi celles associées au syndrome de pollinisation entomophile (Faegri and Van der Pijl 2013). Il apparait ainsi que la morphologie florale peut contribuer à l'attractivité des abeilles. Les fleurs des espèces récoltées par les abeilles, pour le nectar et le pollen, répondent à des critères de couleur, de forme et la présence de substances olfactives indiquant des ressources attractives (Dickison 1975, Bradford 1998, Perrott and Armstrong 2000, Rogers 2002, Pouvreau 2004). Les fleurs ont des couleurs dans un spectre situé entre 300 et 500 mm et l'ultraviolet (Srinivasan and Lehrer 1988, Werner *et al.* 1988, Backhaus 1991, Backhaus 1992, Pouvreau 2004, Avarguès-Weber and Giurfa 2014, De Ibarra *et al.* 2014, Garcia *et al.* 2017). La forme de la fleur, telle que le découpage et l'ornementation de la corolle (Lehrer *et al.* 1995, Meyer *et al.* 2008), les intensités de contraste entre les UV réfléchis par les fleurs de couleur blanche et la végétation par la spécificité des organes sensoriels des abeilles (Lehrer and Bischof 1995) peut aussi influencer l'interaction de celle-ci avec l'abeille. Même si sa perception de la forme de la fleur n'est pas précise, elle lui permet de s'orienter dans un paysage à l'aide des guides visuels.

Ces guides sont des signaux colorés, des zones ne reflétant pas l'ultraviolet, des taches ou stries de teinte contrastée avec le reste des pétales et sont dirigées vers le nectaire (Souchon 1965, Dafni and Kevan 1996). Les parfums des fleurs aident aussi les butineuses à s'orienter vers la source, grâce aux récepteurs olfactifs situés sur les antennes et les pièces buccales des abeilles, lors qu'elles se trouvent à une distance faible de la source (Dietz and Humphreys 1971, Bhagavan and Smith 1997, Pouvreau 2004, Letzkus *et al.* 2006).

Les butineuses marquent aussi les fleurs attractives avec de la phéromone sécrétée par la glande de Nasanov pour orienter ses congénères, ou au contraire marquer une fleur n'offrant plus de nectar par des substances odorantes (Ribbands 1955, Boch and Shearer 1962, Cassier and Lensky 1994, Pierre 2002). Les fleurs les plus attractives pour les butineuses contiennent du nectar en abondance, avec une forte concentration en sucre (30 à 50% de saccharose) (Jamieson and Austin 1956, Waller 1972, Pham-Delègue 1992, Free 1995).

L’expansion des pétales, la production de parfum et la production de nectar atteignent leur maximum à la déhiscence des anthères, ainsi les butineurs reçoivent du pollen mature sur leurs soies (Free 1995).

L’analyse pollinique des pelotes témoigne d’un besoin constant en pollen pour la nutrition des larves issues des œufs pondus continuellement dans les colonies (Chapitre 2). Les colonies d’abeilles ont donc un cycle biologique similaire aux autres espèces d’abeilles en milieux tropicaux (Winston *et al.* 1979, Van der Blom *et al.* 1994). Dans notre étude à Mare Longue, les pelotes ramenées par les butineuses dans les colonies montrent aussi un comportement de préférence et de constance florale, puisque 99,99% des pelotes sont constituées d’une seule espèce végétale. Ce comportement est comparable à d’autres sous-espèces d’abeille en Europe et en milieu tropical (Grant 1950, Free 1963, Chapman 1964, Pankiw 2003, Slaa *et al.* 2003, Köppler *et al.* 2007, Sajwani *et al.* 2014, Stanley and Stout 2014, Wubie *et al.* 2014).

Le récolte de pollen peut être favorisée par l’accessibilité, la transportabilité et la nature spécifiques du pollen tel que la taille, la forme, l’ornementation de l’exine ou la présence d’aperture (Iwanami *et al.* 1988, Vaissière and Vinson 1994, Pernal and Currie 2001). Les études sur les pollens des plantes mellifères de Ranomafana (Rasoloarijao *et al.* 2018), et les pollens présents dans les miels et pelotes de Mare Longue et Ranomafana, ont permis d’esquisser le pollen type des plantes mellifères de ces zones. Le pollen type a une taille moyenne à grande (10 à 200 µm), présente des ornementations et la présence de 2 à 4 apertures. Les grains de pollen dans la gamme de tailles entre 10 et 200 µm fournissent en effet une plus grande valeur nutritive pour les abeilles (Simpson and Neff 1983, Peng *et al.* 1985). Les pollens de type monade avec des ornementations riches favorisent l’agglomération des pollens en pelotes et facilitent le transfert de pollens présents sur le corps de l’abeille vers le stigmate (Erickson and Buchmann 1983, Chaloner 1986, Vaknin *et al.* 2000). Les pollens avec des apertures colpé, colporé ou poré au nombre de deux à quatre sont préférés aux autres, car présentent plus de zones où commence la digestion (Stanley and Linskens 1974, Peng *et al.* 1985). Une quantité suffisante en pollen motive aussi la préférence des abeilles pour une espèce (Schmidt 1982, Schmid-Hempel *et al.* 1985). Un critère non mesuré dans notre étude attirant les abeilles est l’odeur des pollens. L'odeur est mieux appréciée que la couleur et permet aux butineuses de reconnaitre rapidement les sources de qualité (Menzel *et al.* 1993, Pernal and Currie 2002).

Au cours de l'évolution, les espèces végétales fournissant des ressources nutritives de qualité et en quantité, à la colonie, et des signaux distinctifs des autres espèces végétales, ont pu renforcer l'attractivité de leurs fleurs. L'abeille, quant à elle, identifie et mémorise la fleur et sa visite peut aboutir à sa pollinisation.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'étude menée en décembre 2014 et avril 2015 a permis d'établir une liste des plantes potentiellement mellifères à Ranomafana et assurer la disponibilité du matériel de référence présentant la morphologie de pollen détaillée de chaque espèce pouvant être utilisée pour les futurs travaux. Au total 135 espèces appartenant à 105 genres et 56 familles de plantes ont été décrites. Toutes les espèces observées dans cette étude présentent un ou plusieurs caractères susceptibles d'être trouvés sur un pollen de plantes entomophiles, comme une taille moyenne ou grande du grain de pollen, la présence d'ornementation sur l'exine, la forme distincte du grain de pollen ou la présence d'apertures. Ce travail fournit de nouvelles connaissances sur la description palynologique des espèces pour cette région. Cette liste n'est cependant pas exhaustive (28% du total) et nécessite d'être étoffée pour donner une image plus complète de la flore pollenifère de Ranomafana. Pour La Réunion, les travaux sont en cours et pourront aider grandement dans la détermination des pollens des taxons que ce soit pour la mélissopalynologie ou d'autres domaines de recherche.

Les travaux menés à Mare Longue et à Ranomafana ont aussi permis d'établir un inventaire partiel des interactions plantes et abeilles dans les forêts tropicales des deux îles. Une liste contenant 73 espèces, de 69 genres et 38 familles butinées par *A. m. unicolor* a été établie dans la zone d'étude de Mare Longue, tandis que 77 espèces, de 58 genres et 33 familles ont été inventoriées dans les échantillons de miels de Ranomafana. L'analyse des 50 935 pelotes de Ranomafana reste à faire et pourra compléter la liste des taxons d'importance apicole dans la zone. Les espèces identifiées dans les échantillons de miels et de pelotes nous ont permis de dire que les taxons butinés faisaient partie de la formation de plantes près des ruches et la majorité appartient aux espèces indigènes de la strate arborée ou arbustive.

L'étude sur les visiteurs des trois espèces représentant le genre *Weinmannia* à La Réunion et à Ranomafana a permis de mieux caractériser la relation de cette sous-espèce d'abeille native avec des plantes natives.

Les espèces du genre *Weinmannia* sont des sources de nourriture importante pour l'abeille, vu le nombre et la fréquence important des visites par celle-ci, l'abeille a donc une interaction forte avec cette espèce. Toutefois cette espèce est aussi visitée par d'autres espèces d'insectes (des coléoptères, des diptères, des hyménoptères, des lépidoptères). Les données de cette étude sur le comportement de butinage de l'abeille sur le genre *Weinmannia* ont été ici analysées suivant un critère de présence et absence des visiteurs. Toutefois, de nombreuses données permettant de mieux comprendre i) le comportement de butinage de l'abeille (temps de passée sur chaque inflorescence, recrutement au cours de la journée), ii) la place occupée par l'abeille dans ces biotopes et la compétition potentielle entre les différents visiteurs (évolution du nombre de visiteurs au cours de la journée, comportement antagoniste, évitements …) tout en prenant compte le climat, sont disponibles et feront l'objet d'études ultérieures. L'existence de nombreux autres pollinisateurs dans la zone du « hotspot de biodiversité » interagit avec le comportement de butinage de l'abeille et peut conduire à une compétition pour les ressources entre espèces pollinisatrices. Il faudrait donc également les étudier pour mieux comprendre les interactions interspécifiques dans le hotspot de biodiversité du Sud-Ouest de l'océan Indien, avec ces nombreux écosystèmes complexes.

Le comportement de butinage d'*A. m. unicolor* dans la zone d'étude de Ranomafana et de Mare Longue, montre une certaine préférence (quantitative) pour une partie de la flore locale, surtout indigène, parmi lesquelles les familles des Anacardiaceae, Cunoniaceae, Myrtaceae et Sapindaceae, qui ont les plus fortes interactions avec l'abeille dans les deux zones d'études. L'abeille montre aussi une constance florale qui pourrait aboutir à la pollinisation des fleurs visitées. La coévolution plantes-abeilles a pu conduire à la présence des traits floraux bien définis et attractifs pour les butineuses tels qu'une couleur claire et des guides nectarifères, un disque nectarifère dont la localisation est adaptée à la longueur du proboscis de cette sous-espèce, et des pollens facilement accessibles. De l'autre côté, les abeilles se sont adaptées aux fleurs en mémorisant les signaux émis par les fleurs à ressources de qualité et assurant leur pollinisation en compensation des nutriments offerts par les plantes. Cette coadaptation a pu conduire à une diversification des plantes et un maintien des populations d'abeilles dans les biotopes. Pour compléter cette étude, il faudrait étudier en détail la biologie florale, la qualité du nectar, la viabilité des pollens et les composés volatils des espèces les plus butinées, versus celles les moins visitées, par les abeilles afin de mieux cerner les préférences florales de la sous-espèce d'abeille de la région.

Les résultats de cette étude sont utilisables dans le développement de l'apiculture dans la zone vu l'existence de relation étroite entre les formations végétales et les données obtenues des analyses polliniques des miels et des pelotes. L'amélioration de l'apiculture peut être exploitée dans les cadres du développement intégré par un apport continu de revenu aux apiculteurs et de la conservation de la flore surtout indigène mellifère. La connaissance des plantes utilisées de façon intensive par les abeilles permet un choix plus efficace des espèces à replanter pour des bénéfices à la fois économiques et écologiques.

Néanmoins, ces résultats ne sont pas exhaustifs en raison du nombre limité d'échantillons que nous avions. Des études plus approfondies sont nécessaires pour compléter les résultats de cette étude avec un plus grand nombre de ruches échantillonnées et pour une période plus longue afin de mieux comprendre le comportement de butinage d'*A. m. unicolor* et de couvrir une plus grande surface, et du coup avoir une liste plus complète des taxons en interaction avec l'abeille. De même, des analyses physico-chimiques des miels sont nécessaires pour mieux déterminer l'origine exacte des nectars des miels et de quantifier les autres composants du miel tels que les glucides, les acides aminés, les protéines, les lipides, les minéraux, les vitamines, les substances aromatiques et les corps non identifiés qui pourraient nous guider sur la compréhension du choix de l'abeille pour une ressource spécifique. Ces données permettront de mieux caractériser les miels de la zone et de mieux comprendre les besoins de l'abeille en matière de nutriments. Les données sur le pollen des pelotes couplées avec la quantification des protéines et des lipides de chaque espèce aideraient aussi à mieux cerner la nutrition des colonies d'abeilles en fonction de la santé et le cycle biologique de chaque colonie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abou-Shaara, H. (2014). "The foraging behaviour of honey bees, Apis mellifera: a review." Veterinarni Medicina **59**(1).

Abou-Shaara, H.F., A.A. Al-Ghamdi and A.A. Mohamed (2012). "Tolerance of two honey bee races to various temperature and relative humidity gradients." Env. Exp. Biol **10**: 133-138.

Abou-Shaara, H.F., A.A. Al-Ghamdi and A.A. Mohamed (2013). "Honey bee colonies performance enhance by newly modified beehives." Journal of Apicultural Science **57**(2): 45-57.

Abrol, D.P. (2012). "Pollination biology, biodiversity conservation and agricultural production, Dharam P. Abrol."

Adler, L.S. (2000). "The ecological significance of toxic nectar." Oikos **91**(3): 409-420.

Afik, O., A. Dag and S. Shafir (2008). "Honeybee, Apis mellifera, round dance is influenced by trace components of floral nectar." Animal Behaviour **75**(2): 371-377.

Al-Ameri, T., T. Al-Najar and D. Batten (2001). "Palynostratigraphy and palynofacies indications of depositional environments and source potential for hydrocarbons: the mid Cretaceous Nahr Umr and lower Mauddud formations, Iraq." Cretaceous Research **22**(6): 735-742.

Alaux, C., F. Ducloz, D. Crauser and Y. Le Conte (2010). "Diet effects on honeybee immunocompetence." Biology letters: rsbl20090986.

Allen, K., P. Molan and G. Reid (1991). "A survey of the antibacterial activity of some New Zealand honeys." Journal of pharmacy and pharmacology **43**(12): 817-822.

Alqarni, A.S., M.A. Hannan, A.A. Owayss and M.S. Engel (2011). "The indigenous honey bees of Saudi Arabia (Hymenoptera, Apidae, Apis mellifera jemenitica Ruttner): Their natural history and role in beekeeping." ZooKeys(134): 83.

Amdam, G.V. and S.W. Omholt (2003). "The hive bee to forager transition in honeybee colonies: the double repressor hypothesis." Journal of theoretical biology **223**(4): 451-464.

Amdam, G.V., O. Rueppell, M.K. Fondrk, R.E. Page and C.M. Nelson (2009). "The nurse's load: Early-life exposure to brood-rearing affects behavior and lifespan in honey bees (Apis mellifera)." Experimental gerontology **44**(6-7): 467-471.

Amsellem, L. (2000). "Comparaison entre aires d'origine et d'introduction de quelques traits biologiques chez Rubus alceifolius Poir.(Rosaceae), plante envahissante dans les îles de l'Océan Indien."

Andrada, A.C. and M.C. Tellería (2005). "Pollen collected by honey bees (Apis mellifera L.) from south of Caldén district (Argentina): botanical origin and protein content." Grana **44**(2): 115-122.

Andriafidison, D., R.A. Andrianaivoarivelo, O.R. Ramilijaona, M.R. Razanahoera, J. MacKinnon, R.K. Jenkins and P.A. Racey (2006). "Nectarivory by Endemic Malagasy Fruit Bats During the Dry Season 1." Biotropica: The Journal of Biology and Conservation **38**(1): 85-90.

Angiosperm Phylogeny Group (1998). "An ordinal classification for the families of flowering plants." Annals of the Missouri botanical Garden: 531-553.

Arenas, A. and W.M. Farina (2012). "Learned olfactory cues affect pollen-foraging preferences in honeybees, Apis mellifera." Animal Behaviour **83**(4): 1023-1033.

Arroyo, M.T.K., R. Primack and J. Armesto (1982). "Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation." American journal of botany **69**(1): 82-97.

Ashton, P.S. (1992). Species richness in plant communities. Conservation biology, Springer: 3-22.
Aslan, C.E., C.T. Liang, B. Galindo, H. Kimberly and W. Topete (2016). "The role of honey bees as pollinators in natural areas." Natural areas journal **36**(4): 478-488.
Association des Palynologues de Langue Française (1974). Pollen et spores d'Afrique tropicale. Travaux et documents de géographie tropicale, Talence (France),.
Avarguès-Weber, A. and M. Giurfa (2014). "Cognitive components of color vision in honey bees: how conditioning variables modulate color learning and discrimination." Journal of Comparative Physiology A **200**(6): 449-461.
Avni, D., A. Dag and S. Shafir (2009). "Pollen sources for honeybees in Israel: Source, periods of shortage, and influence on population growth." Israel journal of plant sciences **57**(3): 263-275.
Backhaus, W. (1991). "Color opponent coding in the visual system of the honeybee." Vision research **31**(7-8): 1381-1397.
Backhaus, W. (1992). "Color vision in honeybees." Neuroscience & Biobehavioral Reviews **16**(1): 1-12.
Badiou-Bénéteau, A., A. Benneveau, F. Géret, H. Delatte, N. Becker, J. Brunet, B. Reynaud and L. Belzunces (2013). "Honeybee biomarkers as promising tools to monitor environmental quality." Environment international **60**: 31-41.
Baker, H.G. and I. Baker (1979). "Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance." American Journal of Botany **66**(5): 591-600.
Baker, H.G., J. Hurd and D. Paul (1968). "Intrafloral ecology." Annual Review of Entomology **13**(1): 385-414.
Bankova, V.S., S.L. de Castro and M.C. Marcucci (2000). "Propolis: recent advances in chemistry and plant origin." Apidologie **31**(1): 3-15.
Barbir, J., F.R. Badenes‐Pérez, C. Fernández‐Quintanilla and J. Dorado (2015). "The attractiveness of flowering herbaceous plants to bees (Hymenoptera: Apoidea) and hoverflies (Diptera: Syrphidae) in agro‐ecosystems of Central Spain." Agricultural and Forest Entomology **17**(1): 20-28.
Barchuk, A.R., A.S. Cristino, R. Kucharski, L.F. Costa, Z.L. Simões and R. Maleszka (2007). "Molecular determinants of caste differentiation in the highly eusocial honeybee Apis mellifera." BMC developmental biology **7**(1): 70.
Barker, R.J. and Y. Lehner (1974). "Acceptance and sustenance value of naturally occurring sugars fed to newly emerged adult workers of honey bees (Apis mellifera L.)." Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology **187**(2): 277-285.
Barnes, R.W., R.S. Hill and J.C. Bradford (2001). "The history of Cunoniaceae in Australia from macrofossil evidence." Australian Journal of Botany **49**(3): 301-320.
Barth, F.G. and M.A. Biederman-Thorson (1985). Insects and flowers: the biology of a partnership, Princeton University Press Princeton.
Battistini, R. and G. Richard-Vindard (2013). Biogeography and ecology in Madagascar, Springer Science & Business Media.
Baude, M., A. Muratet, C. Fontaine and M. Pellaton (2011). "Plantes et pollinisateurs observés dans les terrains vagues de Seine-Saint-Denis." Observatoire Départemental de la Biodiversité Urbaine (COBU), 65p.
Bawa, K.S. (1974). "Breeding systems of tree species of a lowland tropical community." Evolution **28**(1): 85-92.

Bawa, K.S. (1990). "Plant-pollinator interactions in tropical rain forests." Annual review of Ecology and Systematics **21**(1): 399-422.
Beattie, A.J., C. Turnbull, R.B. Knox and E. Williams (1984). "Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare." American Journal of Botany **71**(3): 421-426.
Beekman, M. and F. Ratnieks (2000). "Long - range foraging by the honey - bee, Apis mellifera L." Functional Ecology **14**(4): 490-496.
Beekman, M., D. Sumpter, N. Seraphides and F. Ratnieks (2004). "Comparing foraging behaviour of small and large honey - bee colonies by decoding waggle dances made by foragers." Functional Ecology **18**(6): 829-835.
Bernardi, L. (1963). "Revision generis Weinmannia. Part II: section simplicifolia." Candollea **18**: 285–384.
Besancenot, J. (1989). "Aéropalynologie et approche bioclimatique des pollinoses." Cahiers de bioclimatologie et biométéorologie humaines **1**: 129-142.
Bhagavan, S. and B.H. Smith (1997). "Olfactory conditioning in the honey bee, Apis mellifera: effects of odor intensity." Physiology & Behavior **61**(1): 107-117.
Bilisik, A., I. Cakmak, A. Bicakci and H. Malyer (2008). "Seasonal variation of collected pollen loads of honeybees (Apis mellifera L. anatoliaca)." Grana **47**(1): 70-77.
Boch, R. and D. Shearer (1962). "Identification of geraniol as the active component in the Nassanoff pheromone of the honey bee." Nature **194**(4829): 704.
Boelter, A. and W. Wilson (1984). "Attempts to condition the pollen preference of honey bees [*Apis mellifera*, behavior]." American Bee Journal **124**: 609–610.
Bogdanov, S., C. Lullmann, B. Mossel, B. D'arcy, H. Russmann, G. Vorwohl, L. Oddo, A. Sabatini, G. Marcazzan and R. Piro (1999). "Honey quality, methods of analysis and international regulatory standards: review of the work of the International Honey Commission." Mitt. Lebensm. Hyg. **90**: 108-125.
Bommarco, R., D. Kleijn and S.G. Potts (2013). "Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security." Trends in ecology & evolution **28**(4): 230-238.
Bonnefille, R. and G. Riollet (1980). Pollens des savanes d'Afrique orientale, CNRS.
Borg-Karlson, A.-K., I. Valterová and L.A. Nilsson (1993). "Volatile compounds from flowers of six species in the family Apiaceae: bouquets for different pollinators?" Phytochemistry **35**(1): 111-119.
Bosser, J., T. Cadet, J. Gueho and W. Marais (1997). "Flore des Mascareignes: La Reunion, Maurice, Rodrigues. Cunoniaceae." Mauritius: The Sugar Industry Research InstituteMauritius.
Bosser, J., T. Cadet, J. Guého and W. Marais (1976 - 2005). Flore des Mascareignes. Flore des Mascareignes. I. d. R. p. l. D. (IRD). Paris, Institut de Recherche pour le Développement (IRD).
Bourke, A.F. (1997). "Sociality and kin selection in insects." Behavioural ecology: an evolutionary approach **4**: 203-227.
Bradford, J.C. (1998). "A cladistic analysis of species groups in Weinmannia (Cunoniaceae) based on morphology and inflorescence architecture." Annals of the Missouri Botanical Garden: 565-593.
Bradford, J.C. (2001). "The application of a cladistic analysis to the classification and identification of Weinmannia (Cunoniaceae) in Madagascar and the Comoro Islands." Adansonia,(Sér. 3) **23**: 237-246.
Bradford, J.C. (2002). "Molecular phylogenetics and morphological evolution in Cunonieae (Cunoniaceae)." Annals of the Missouri Botanical Garden: 491-503.

Bradford, J.C. and R.W. Barnes (2001). "Phylogenetics and classification of Cunoniaceae (Oxalidales) using chloroplast DNA sequences and morphology." Systematic Botany: 354-385.
Bradford, J.C., R.D. Hoogland and H.C.F. Hopkins (1998). "A revision of Weinmannia (Cunoniaceae) in Malesia and the Pacific. 3. New Guinea, Solomon Islands, Vanuatu and Fiji, with notes on the species of Samoa, Rarotonga, New Caledonia and New Zealand." Adansonia **20**(1): 67-106.
Bradford, J.C. and H.C.F. Hopkins (1998). "A revision of Weinmannia (Cunoniaceae) in Malesia and the Pacific. 1. Introduction and an account of the species of Western Malesia, the Lesser Sunda Islands and the Moluccas." Adansonia **20**(1): 5-41.
Brondeau, A. and J. Triolo (2007). Etablir des stratégies de lutte opérationnelles contre les plantes exotiques invasives: Exemples à l'île de La Réunion. Forum des gestionnaires.
Brothers, D.J. (1999). "Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea)." Zoologica Scripta **28**(1‐2): 233-250.
Burdock, G. (1998). "Review of the biological properties and toxicity of bee propolis (propolis)." Food and Chemical toxicology **36**(4): 347-363.
Burkle, L.A. and R. Alarcón (2011). "The future of plant–pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change." American Journal of Botany **98**(3): 528-538.
Burrows, C. (1999). "Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species Beilschmiedia tawa, Dysoxylum spectabile, Griselinia luck/a, and Weinmannia racemosa." New Zealand Journal of Botany **37**(1): 95-105.
Cadet, L.J.T. (1980). "La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique." Saint Denis de la Reunion: Imprimerie Cazal 312p. Illus., maps.. Includes plant lists. Geog **5**.
Cadet, T. and J. Figier (1985). Réserve naturelle de Mare Longue (Saint-Philippe, Reunion). Etude floristique et écologique, Technical report. Réunion University, Réunion, France.
Calis, J.N., W.J. Boot, M.H. Allsopp and M. Beekman (2002). "Getting more than a fair share: nutrition of worker larvae related to social parasitism in the Cape honey bee Apis mellifera capensis." Apidologie **33**(2): 193-202.
Callmander, M.W., P.B. Phillipson, G.E. Schatz, S. Andriambololonera, M. Rabarimanarivo, N. Rakotonirina, J. Raharimampionona, C. Chatelain, L. Gautier and P.P. Lowry (2011). "The endemic and non-endemic vascular flora of Madagascar updated." Plant Ecology and Evolution **144**(2): 121-125.
Cane, J.H. and S.L. Buchmann (2000). "What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny?" Ecological monographs **70**(4): 617-643.
Carpenter, R. and A. Buchanan (1993). "Oligocene leaves, fruit and flowers of the Cunoniaceae from Cethana, Tasmania." Australian Systematic Botany **6**(2): 91-109.
Carreck, N.L. (2008). "Are honey bees (Apis mellifera L.) native to the British Isles?" Journal of Apicultural Research **47**(4): 318-322.
Carrière, S.M., E. Randrianasolo and J. Hennenfent (2008). "Aires protégées et lutte contre les bioinvasions: des objectifs antagonistes? Le cas de Psidium cattleianum Sabine (Myrtaceae) autour du parc national de Ranomafana à Madagascar." VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement **8**(1).
Carrière, S.M., L. Ratsimisetra and R. Edmond (2007). "Le couloir forestier de Fianarantsoa: forêt" primaire" ou forêt des hommes?".

Cassier, P. and Y. Lensky (1994). "The Nassanov gland of the workers of the honeybee (Apis mellifera L.): Ultrastructure and behavioural function of the terpenoid and protein components." Journal of Insect Physiology **40**(7): 577-584.
Castro-Vázquez, L., M. Díaz-Maroto, M. González-Viñas and M. Pérez-Coello (2009). "Differentiation of monofloral citrus, rosemary, eucalyptus, lavender, thyme and heather honeys based on volatile composition and sensory descriptive analysis." Food Chemistry **112**(4): 1022-1030.
Chaloner, W. (1986). Elecrostatic forces in insect pollination and their significance in exine ornament. Linnean Society symposium series, Academic Press.
Chaloner, W.G. (1970). "The evolution of miospore polarity." Geoscience and Man **1**(1): 47-56.
Chantaranothai, P. and J. Parnell (1994). "The breeding biology of some Thai Syzygium species." Tropical Ecology **35**(2): 199-208.
Chapman, G. (1964). "Pollination and the yields of tropical crops: an appraisal." Euphytica **13**(2): 187-197.
Chapman, R. (1998). "Insect-plant Biology. From Physiology to Evolution: LM Schoonhoven, T. Jermy & JJA van Loon, 1998, 409 pp. Chapman & Hall, London. Isbn 0-412-80480-8 (hb) 0-412-58700-9 (pb). Price:£ 70.00 (hb) and£ 29.99 (pb)." Entomologia Experimentalis et Applicata **89**(1): 101-102.
Chauvin, R. (1968). "Traité de biologie de l'abeille."
Cho, H.E., S.Y. Ahn, D.W. Kim, S.H. Woo, S.H. Park, K. Hwang, D.C. Moon and S. Kim (2014). "Development of a liquid chromatography–tandem mass spectrometry method for the determination of Grayanotoxins in rat blood and its application to toxicokinetic study." Biomedical Chromatography **28**(12): 1624-1632.
Clément, H. (2015). Le traité Rustica de l'apiculture, Rustica.
Conner, J.K. and S. Rush (1996). "Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, Raphanus raphanistrum." Oecologia **105**(4): 509-516.
Conservatoire Botanique National de Mascarin (2007). "Index de la flore vasculaire de la Réunion (Trachéophytes): statuts, menaces et protections."
Conservatoire Botanique National de Mascarin. (2017). "CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL CENTRE PERMANENT D'INITIATIVES POUR L'ENVIRONNEMENT MASCARIN." from http://www.cbnm.org/.
Cook, S.M., C.S. Awmack, D.A. Murray and I.H. Williams (2003). "Are honey bees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition?" Ecological Entomology **28**(5): 622-627.
Cook, S.M., J.C. Sandoz, A.P. Martin, D.A. Murray, G.M. Poppy and I.H. Williams (2005). "Could learning of pollen odours by honey bees (Apis mellifera) play a role in their foraging behaviour?" Physiological Entomology **30**(2): 164-174.
Crailsheim, K., L. Schneider, N. Hrassnigg, G. Bühlmann, U. Brosch, R. Gmeinbauer and B. Schöffmann (1992). "Pollen consumption and utilization in worker honeybees (Apis mellifera carnica): dependence on individual age and function." Journal of insect Physiology **38**(6): 409-419.
Crailsheim, K. and E. Stolberg (1989). "Influence of diet, age and colony condition upon intestinal proteolytic activity and size of the hypopharyngeal glands in the honeybee (Apis mellifera L.)." Journal of Insect Physiology **35**(8): 595-602.

Cremonz, T.M., D. De Jong and M.M. Bitondi (1998). "Quantification of hemolymph proteins as a fast method for testing protein diets for honey bees (Hymenoptera: Apidae)." Journal of economic entomology **91**(6): 1284-1289.
Crepet, W.L. (1984). "Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-a-vis angiosperm diversity." Annals of the Missouri Botanical Garden: 607-630.
Culley, T.M., S.G. Weller and A.K. Sakai (2002). "The evolution of wind pollination in angiosperms." Trends in Ecology & Evolution **17**(8): 361-369.
Dafni, A. and P.G. Kevan (1996). "Floral symmetry and nectar guides: ontogenetic constraints from floral development, colour pattern rules and functional significance." Botanical Journal of the Linnean Society **120**(4): 371-377.
Daly, H.V., R.G. Danka, K. Hoelmer, T.E. Rinderer and S.M. Buco (1995). "Honey bee morphometrics: linearity of variables with respect to body size and classification tested with European worker bees reared by varying ratios of nurse bees." Journal of Apicultural Research **34**(3): 129-145.
Danforth, B.N., S. Cardinal, C. Praz, E.A. Almeida and D. Michez (2013). "The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution." Annual review of Entomology **58**: 57-78.
Danforth, B.N., S. Sipes, J. Fang and S.G. Brady (2006). "The history of early bee diversification based on five genes plus morphology." Proceedings of the National Academy of Sciences **103**(41): 15118-15123.
Daydon Jackson, B. (1928). A glossary of botanic terms, ed.
de Arruda, V.A.S., A.A.S. Pereira, A.S. de Freitas, O.M. Barth and L.B. de Almeida-Muradian (2013). "Dried bee pollen: B complex vitamins, physicochemical and botanical composition." Journal of Food Composition and Analysis **29**(2): 100-105.
de Cordemoy, E.J. (1895). Flore de l'île de la Réunion:(phanérogames, cryptogames, vasculaires, muscinées) avec l'indication des propriétés économiques & industrielles des plantes, Libraire des sciences naturelles.
De Ibarra, N.H., M. Vorobyev and R. Menzel (2014). "Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee." Journal of Comparative Physiology A **200**(6): 411-433.
De la Barrera, E. and P.S. Nobel (2004). "Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin." Trends in plant science **9**(2): 65-69.
De La Rúa, P., J. Galián, B.V. Pedersen and J. Serrano (2006). "Molecular characterization and population structure of Apis mellifera from Madeira and the Azores." Apidologie **37**(6): 699-708.
De La Rúa, P., J. Galián, J. Serrano and R. Moritz (2001). "Molecular characterization and population structure of the honeybees from the Balearic islands (Spain)." Apidologie **32**(5): 417-427.
De la Rúa, P., R. Jaffé, R. Dall'Olio, I. Muñoz and J. Serrano (2009). "Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees." Apidologie **40**(3): 263-284.
De la Rúa, P., J. Serrano and J. Galián (1998). "Mitochondrial DNA variability in the Canary Islands honeybees (Apis mellifera L.)." Molecular ecology **7**(11): 1543-1547.
Dechaume-Moncharmont, F.-X. (2003). "Butinage collectif chez l'abeille Apis mellifera L.: étude théorique et expérimentale." Butinage collectif chez l'abeille Apis mellifera L.(2003).

Degrandi-Hoffman, G., R. Hoopingarner and K. Klomparens (1986). "Influence of honey bee (Hymenoptera: Apidae) in-hive pollen transfer on cross-pollination and fruit set in apple." Environmental entomology **15**(3): 723-725.
Dejardin, J., J.-L. Guillaumet and G. Mangenot (1973). "Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires)." Candollea.
Demalsy, P. and M.J. Feller-Demalsy (1990). "Les plantes à graines: structure, biologie, développement." Armand Colin: Paris & Decarie Editeur: Ville Mont-Royal, Quebec **335**.
Deso, G., J.M. Probst, M. Sanchez and I. Ineich (2008). "Phelsuma inexpectata Mertens, 1966 et Phelsuma borbonica Mertens, 1942 (Squamata: Gekkonidae): deux geckos potentiellement pollinisateurs de l'île de La Réunion." Bulletin de la Société herpétologique de France **126**: 9-23.
Di Pasquale, G., M. Salignon, Y. Le Conte, L.P. Belzunces, A. Decourtye, A. Kretzschmar, S. Suchail, J.-L. Brunet and C. Alaux (2013). "Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter?" PloS one **8**(8): e72016.
Diaz - Losada, E., G. Ricciardelli - D'Albore and M.P. Saa - Otero (1998). "The possible use of honeybee pollen loads in characterising vegetation." Grana **37**(3): 155-163.
Dickison, W.C. (1975). "Studies on the floral anatomy of the Cunoniaceae." American Journal of Botany **62**(5): 433-447.
Dietz, A. and W.J. Humphreys (1971). "Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, including sensilla campaniformia." Annals of the Entomological Society of America **64**(4): 919-925.
Dimou, M. and A. Thrasyvoulou (2009). "Pollen analysis of honeybee rectum as a method to record the bee pollen flora of an area." Apidologie **40**(2): 124-133.
Dobson, H. (1991). Analysis of flower and pollen volatiles. Essential oils and waxes, Springer: 231-251.
Dobson, H.E. (2017). Floral volatiles in insect biology. Insect-Plant Interactions (1993), CRC Press: 63-98.
Doner, L.W. (1977). "The sugars of honey—a review." Journal of the Science of Food and Agriculture **28**(5): 443-456.
Doreen and C. Jay (1984). "Observations of honeybees on Chinese gooseberries ('kiwifruit') in New Zealand." Bee world **65**(4): 155-166.
Dötterl, S. and N. Vereecken (2010). "The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions: a review and perspectives." Canadian Journal of Zoology **88**(7): 668-697.
Du Puy, D. and J. Moat (1996). "A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: using GIS to map its distribution and to assess its conservation status." Biogéographie de Madagascar **1996**: 205-218.
Duchateau, M. and H. Velthuis (1989). "Ovarian development and egg laying in workers of Bombus terrestris." Entomologia Experimentalis et Applicata **51**(3): 199-213.
Eishchen, F.A., W.C. Rothenbuhler and J.M. Kulinčević (1982). "Length of life and dry weight of worker honeybees reared in colonies with different worker-larva ratios." Journal of Apicultural Research **21**(1): 19-25.
Ellis, A.M. and G. Hayes (2009). "An evaluation of fresh versus fermented diets for honey bees (Apis mellifera)." Journal of apicultural research **48**(3): 215-216.
Emlen, J.M. (1966). "The role of time and energy in food preference." The American Naturalist **100**(916): 611-617.

Engel, M.S. (1999). "The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; Apis)."
Erbar, C. and P. Leins (1997). "Different patterns of floral development in whorled flowers, exemplified by Apiaceae and Brassicaceae." International Journal of Plant Sciences **158**(S6): S49-S64.
Erdtman, G. (1953). Pollen morphology and plant taxonomy, LWW.
Erdtman, G. (1960). "The acetolysis method-a revised description." Sven Bot Tidskr **54**: 516-564.
Erdtman, G. (1966). "Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. An introduction to palynology I." Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. An introduction to palynology I.
Erickson, E.H. and S.L. Buchmann (1983). Electrostatics and pollination. Handbook of experimental pollination biology. C. E. Jones and R. J. Little. New York, Van Nostrand Reinhold Inc.: 173-184.
Esch, H. and J. Burns (1996). "Distance estimation by foraging honeybees." Journal of Experimental Biology **199**(1): 155-162.
Faegri, K. and L. Van der Pijl (2013). Principles of pollination ecology, Elsevier.
Faramalala, M. (1995). "Formations végétales et domaine forestier national de Madagascar." Conservation International (et al.) **1**.
Farina, W. (2000). "The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee Apis mellifera." Journal of Comparative Physiology A **186**(3): 239-245.
Farina, W. and C. Grüter (2009). "Trophallaxis: a mechanism of information transfer." Food exploitation by social insects: Ecological, behavioral, and theoretical approaches: 183-197.
Farina, W.M. (1996). "Food-exchange by foragers in the hive–a means of communication among honey bees?" Behavioral Ecology and Sociobiology **38**(1): 59-64.
Figier, J. and O. Soulères (1991). "Le problème des exotiques envahissantes." BOIS & FORETS DES TROPIQUES **229**(229): 31-34.
Fletcher, D.J. (1978). "The African bee, Apis mellifera adansonii, in Africa." Annual Review of Entomology **23**(1): 151-171.
Florence, J. and H.C.F. Hopkins (1998). "A revision of Weinmannia (Cunoniaceae) in Malesia and the Pacific. 4. The Society, Marquesas and Austral Islands." Adansonia **20**(1): 107-130.
Fluri, P., A. Pickhardt, V. Cottier and J.-D. Charrière (2001). "La pollinisation des plantes à fleurs par les abeilles-Biologie, Écologie, Économie." Agroscope Liebefelf-Poiseux, Centre de recherche Apicole, 27p.
Franck, P., L. Garnery, A. Loiseau, B. Oldroyd, H. Hepburn, M. Solignac and J.-M. Cornuet (2001). "Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data." Heredity **86**(4): 420.
Frankie, G.W. (1975). "Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution." Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin: 192-209.
Frankie, G.W., W.A. Haber, P. Opler, K. Bawa, C. Jones and R. Little (1983). "Handbook of experimental pollination biology." Handbook of experimental pollination biology.
Free, J. (1963). "The flower constancy of honeybees." The Journal of Animal Ecology: 119-131.
Free, J. (1993). Insect pollination of crops. London, UK, Academic press.
Free, J. (1995). Insect pollination of crops, Academic Press, London, 684pp.
Free, J., A. Ferguson and J. Simpkins (1985). "Influence of virgin queen honeybees (Apis mellifera) on queen rearing and foraging." Physiological entomology **10**(3): 271-274.

Free, J. and I.H. Williams (1983). "Scent-marking of flowers by honeybees." Journal of Apicultural Research **22**(2): 86-90.
Freney, J., A. Doléans-Jordheim and D.D.M. Chanteur (2014). "Les cailles empoisonneuses, le vin au plomb ou le miel qui rend fou!".
Furness, C.A. and P.J. Rudall (2004). "Pollen aperture evolution–a crucial factor for eudicot success?" Trends in plant science **9**(3): 154-158.
Galizia, C.G., D. Eisenhardt and M. Giurfa (2011). Honeybee neurobiology and behavior: a tribute to Randolf Menzel, Springer Science & Business Media.
Ganzhorn, J.U., P.P. Lowry, G.E. Schatz and S. Sommer (2001). "The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out." Oryx **35**(4): 346-348.
Garcia, J.E., Y.-S. Hung, A.D. Greentree, M.G. Rosa, J.A. Endler and A.G. Dyer (2017). "Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli." Proceedings of the National Academy of Sciences **114**(29): 7713-7718.
Garnery, L., J.M. Cornuet and M. Solignac (1992). "Evolutionary history of the honey bee Apis mellifera inferred from mitochondrial DNA analysis." Molecular ecology **1**(3): 145-154.
Gebremedhn, H., Z. Tesfay, G. Murutse and A. Estifanos (2013). "Seasonal honeybee forage availability, swarming, absconding and honey harvesting in Debrekidan and Begasheka Watersheds of Tigray, Northern Ethiopia." Livestock Research for Rural Development **25**(4).
Ghisalberti, E. (1979). "Propolis: a review." Bee world **60**(2): 59-84.
Ghisalberti, E. (2000). "Lantana camara L.(verbenaceae)." Fitoterapia **71**(5): 467-486.
Giannini, T.C., L.A. Garibaldi, A.L. Acosta, J.S. Silva, K.P. Maia, A.M. Saraiva, P.R. Guimarães Jr and A.M. Kleinert (2015). "Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks." PloS one **10**(9): e0137198.
Gil, M. and W. Farina (2003). "Crop scents affect the occurrence of trophallaxis among forager honeybees." Journal of Comparative Physiology A **189**(5): 379-382.
Gilliam, M. (1997). "Identification and roles of non-pathogenic microflora associated with honey bees." FEMS microbiology letters **155**(1): 1-10.
Girard, J.-C. and P. Sígala (1991). "Les principales formations végétales." Bois et forêts des tropiques(229): 15-22.
Giurfa, M. and J.A. Núñez (1992). "Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers." Oecologia **89**(1): 113-117.
Godley, E. (1983). "The fruit in Ackama, Caldcluvia, and Weinmannia (Cunoniaceae)." New Zealand journal of botany **21**(4): 455-456.
Goodman, S.M. and J.P. Benstead (2005). "Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar." Oryx **39**(1): 73-77.
Goodman, S.M. and V.R. Razafindratsita (2001). Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui la relie au Parc National d'Andringitra, Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique.
Gottsberger, G. (1977). Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. Flowering Plants, Springer**:** 211-226.
Gould, J.L. (2018). Specializations in honey bee learning. Neuroethological studies of cognitive and perceptual processes, Routledge**:** 11-30.
Grant-Downton, R. (2009). Pollen terminology. An illustrated handbook, Annals of Botany Company.
Grant, V. (1950). "The flower constancy of bees." The Botanical Review **16**(7): 379-398.

Greggers, U. and R. Menzel (1993). "Memory dynamics and foraging strategies of honeybees." Behavioral Ecology and Sociobiology **32**(1): 17-29.
Grimaldi, D. (1999). "The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous." Annals of the Missouri Botanical Garden: 373-406.
Groot, A.P.d. (1953). "Protein and amino acid requirements of the honeybee (Apis mellifica L.)."
Gross, C. (2001). "The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in Dillwynia juniperina (Fabaceae) in a fragmented ecosystem." Biological conservation **102**(1): 89-95.
Grüter, C. and W.M. Farina (2009). "The honeybee waggle dance: can we follow the steps?" Trends in Ecology & Evolution **24**(5): 242-247.
Grüter, C., E. Leadbeater and F.L. Ratnieks (2010). "Social learning: the importance of copying others." Current Biology **20**(16): R683-R685.
Hagler, J.R., S. Mueller, L.R. Teuber, S.A. Machtley and A. Van Deynze (2011). "Foraging range of honey bees, Apis mellifera, in alfalfa seed production fields." Journal of Insect Science **11**(1).
Han, F., A. Wallberg and M.T. Webster (2012). "From where did the W estern honeybee (A pis mellifera) originate?" Ecology and evolution **2**(8): 1949-1957.
Hanley, M.E., M. Franco, S. Pichon, B. Darvill and D. Goulson (2008). "Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants." Functional Ecology **22**(4): 592-598.
Hart, A.G. and F.L. Ratnieks (2001). "Why do honey-bee (Apis millifera) foragers transfer nectar to several receivers? Information improvement through multiple sampling in a biological system." Behavioral Ecology and Sociobiology **49**(4): 244-250.
Haydak, M.H. (1970). "Honey bee nutrition." Annual review of entomology **15**(1): 143-156.
Hennequin, S., M. Kessler, S. Lindsay and H. Schneider (2014). "Evolutionary patterns in the assembly of fern diversity on the oceanic Mascarene Islands." Journal of Biogeography **41**(9): 1651-1663.
Henry, M., J.F. Odoux, C. Alaux, P. Aupinel, V. Bretagnolle, G. Di Pasquale, F. Requier, O. Rollin and A. Decourtye (2015). "Alimentation des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures." Innovations Agronomiques **53**: 39-47.
Hentrich, H., R. Kaiser and G. Gottsberger (2007). "Floral scent collection at the perfume flowers of Anthurium rubrinervium (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee Aglae caerulea (Euglossini)." Ecotropica **13**: 149-155.
Hepburn, H.R. and S.E. Radloff (2013). Honeybees of Africa, Springer Science & Business Media.
Herbert, J., W. Elton and H. Shimanuki (1978). "Effect of fat soluble vitamins on the brood rearing capabilities of honey bees fed a synthetic diet." Annals of the Entomological Society of America **71**(5): 689-691.
Herbertsson, L., S.A. Lindström, M. Rundlöf, R. Bommarco and H.G. Smith (2016). "Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context." Basic and Applied Ecology **17**(7): 609-616.
Hersch, M., R. Crewe, H. Hepburn, P. Thompson and N. Savage (1978). "Sequential development of glycolytic competence in the muscles of worker honeybees." Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry **61**(3): 427-431.
Hill, P.S., P.H. Wells and H. Wells (1997). "Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour." Animal Behaviour **54**(3): 615-627.

Hoover, S.E., H.A. Higo and M.L. Winston (2006). "Worker honey bee ovary development: seasonal variation and the influence of larval and adult nutrition." Journal of Comparative Physiology B **176**(1): 55.
Hopkins, H.C.F. (1998). "A revision of Weinmannia (Cunoniaceae) in Malesia and the Pacific. 2. Sulawesi and the Philippines." Adansonia **20**(1): 43-66.
Horn, H. and M.J. Aira (1997). "Pollen analysis of honeys from the Los Lagos region of southern Chile." Grana **36**(3): 160-168.
Howard, R.W. and G.J. Blomquist (2005). "Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons." Annu. Rev. Entomol. **50**: 371-393.
Hrassnigg, N. and K. Crailsheim (2005). "Differences in drone and worker physiology in honeybees (Apis mellifera)." Apidologie **36**(2): 255-277.
Huang, Z.-Y., E. Plettner and G. Robinson (1998). "Effects of social environment and worker mandibular glands on endocrine-mediated behavioral development in honey bees." Journal of Comparative Physiology A **183**(2): 143-152.
Human, H. and S.W. Nicolson (2008). "Flower structure and nectar availability in Aloe greatheadii var. davyana: an evaluation of a winter nectar source for honeybees." International Journal of Plant Sciences **169**(2): 263-269.
Humbert, H. and G. Cours-Darne (1965). "Description des types de végétation." Notice de la Carte de Madagascar. H. Humbert & G. Cours Darne (eds.): 46-78.
Ilyasov, R.A., I.A. Kutuev, A.V. Petukhov, A.V. Poskryakov and A.G. Nikolenko (2011). "Phylogenetic relationships of dark European honeybees Apis mellifera mellifera L. from the Russian Ural and West European populations." Journal of Apicultural science **55**(1): 67-76.
Ioirish, N. (1968). Les abeilles, pharmaciennes ailées: par N. Ioïriche, Editions Mir.
Iojris, N.P. (1971). Les Abeilles pharmaciennes ailées, Mir.
Iwanami, Y., T. Sasakuma and Y. Yamada (1988). Pollen: illustrations and scanning electronmicrographs, Kodansha.
Jamieson, C. and G. Austin (1956). Preferences of honeybees for sugar solutions. INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY.
Jansen, S.A., I. Kleerekooper, Z.L. Hofman, I.F. Kappen, A. Stary-Weinzinger and M.A. van der Heyden (2012). "Grayanotoxin poisoning:'mad honey disease'and beyond." Cardiovascular toxicology **12**(3): 208-215.
Johnson, S.D. and K.E. Steiner (2000). "Generalization versus specialization in plant pollination systems." Trends in Ecology & Evolution **15**(4): 140-143.
Joshi, N.C. and P. Joshi (2010). "Foraging behaviour of Apis spp. on apple flowers in a subtropical environment." New York Science Journal **3**(3): 71-76.
Karsai, I. and J.W. Wenzel (1998). "Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequences of colony size." Proceedings of the National Academy of Sciences **95**(15): 8665-8669.
Kevan, P.G. (1972). "Floral colors in the high arctic with reference to insect–flower relations and pollination." Canadian Journal of Botany **50**(11): 2289-2316.
Kevan, P.G., L. Chittka and A.G. Dyer (2001). "Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds." Journal of Experimental Biology **204**(14): 2571-2580.
King, T., H.L. Randrianarimanana, L.H. Rakotonirina, T.H. Mihaminekena, Z.A. Andrianandrasana, M. Ratolojanahary, H.N. Randriahaingo, T. Ratolojanahary, J. Rafalimandimby and A. Bonaventure (2013). "Large-culmed bamboos in Madagascar:

distribution and field identification of the primary food sources of the critically endangered greater bamboo lemur Prolemur simus." Primate Conservation(27): 33-53.
Kitaoka, T. and J. Nieh (2009). "Manuscript in preparation for Behavioral Ecology and Sociobiology Bumble bee pollen foraging regulation: role of pollen quality, storage levels, and odor." Behavioral ecology and sociobiology **63**(4): 501-510.
Klein, A.-M., B.E. Vaissiere, J.H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen and T. Tscharntke (2007). "Importance of pollinators in changing landscapes for world crops." Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **274**(1608): 303-313.
Kleinert, A.d.M.P. and T.C. Giannini (2012). "Generalist bee species on Brazilian bee-plant interaction networks." Psyche: a Journal of Entomology **2012**.
Knudsen, J.T., R. Eriksson, J. Gershenzon and B. Ståhl (2006). "Diversity and distribution of floral scent." The botanical review **72**(1): 1.
Koechlin, J., J.-L. Guillaumet and P. Morat (1974). Flore et végétation de Madagascar.
Köppler, K., G. Vorwohl and N. Koeniger (2007). "Comparison of pollen spectra collected by four different subspecies of the honey bee Apis mellifera." Apidologie **38**(4): 341-353.
Korst, P. and H. Velthuis (1982). "The nature of trophallaxis in honeybees." Insectes Sociaux **29**(2): 209-221.
Kralj, J. and S. Fuchs (2006). "Parasitic Varroa destructor mites influence flight duration and homing ability of infested Apis mellifera foragers." Apidologie **37**(5): 577-587.
Kralj, J. and S. Fuchs (2010). "Nosema sp. influences flight behavior of infected honey bee (Apis mellifera) foragers." Apidologie **41**(1): 21-28.
Kratochwil, A., M. Beil and A. Schwabe (2009). "Complex structure of pollinator-plant interaction-webs: random, nested, with gradients or modules?" Apidologie **40**(6): 634-650.
Kress, W.J. and D.E. Stone (1993). "Morphology and floral biology of Phenakospermum (Strelitziaceae), an arborescent herb of the Neotropics." Biotropica: 290-300.
Laloi, D., B. Roger, M.M. Blight, L.J. Wadhams and M.-H. Pham-Delegue (1999). "Individual learning ability and complex odor recognition in the honey bee, Apis mellifera L." Journal of insect behavior **12**(5): 585-597.
Le Conte, Y. and M. Navajas (2008). "Climate change: impact on honey bee populations and diseases." Revue Scientifique et Technique-Office International des Epizooties **27**(2): 499-510.
Lehébel-Péron, A. (2014). L'abeille noire et la ruche-tronc: approche pluridisciplinaire de l'apiculture traditionnelle cévenole: histoire, diversité et enjeux conservatoires, Université Montpellier II-Sciences et Techniques du Languedoc.
Lehrer, M. and S. Bischof (1995). "Detection of model flowers by honeybees: the role of chromatic and achromatic contrast." Naturwissenschaften **82**(3): 145-147.
Lehrer, M., G.A. Horridge, S. Zhang and R. Gadagkar (1995). "Shape vision in bees: innate preference for flower-like patterns." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **347**(1320): 123-137.
Lénat, J.-F. (1990). Le Volcanisme de la Réunion: monographie, Centre de recherches volcanologiques.
Letzkus, P., W.A. Ribi, J.T. Wood, H. Zhu, S.-W. Zhang and M.V. Srinivasan (2006). "Lateralization of olfaction in the honeybee Apis mellifera." Current Biology **16**(14): 1471-1476.
Lobreau-Callen, D. (1986). Comportement d'Apis mellifera var adansonii dans 2 milieux différents de savane arborée ouest-africaine. Actes Colloq Insectes Soc.
Lobreau-Callen, D. and R. Coutin (1987). "Ressources florales exploitées par quelques Apoïdes des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies." Agronomie **7**(4): 231-246.

Lobreau-Callen, D. and F. Damblon (1994). "Spectre pollinique des miels de l'abeille Apis mellifera L.(Hymenoptera, Apidae) et Zones de Végétations en Afrique Occidental Tropicale et Méditerranéenne." Grana **33**(4-5): 245-253.
Lobreau-Callen, D., R. Darchen, B. Darchen and A. Le Thomas (1989). Plants visited by Apis mellifera adansonii in Gabon and the Ivory Coast. Proceedings of the Fourth International Conference on Apiculture in Tropical Climates, Cairo, Egypt, 6-10 November 1988/hosted by the government of Egypt; convened by the International Bee Research Association, London: International Bee Research Association, 1989.
Louveaux, J. (1958). "Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (Apis mellifica L)." Les Annales de l'Abeille **1**(3): 113-188.
Louveaux, J., A. Maurizio and G. Vorwohl (1978). "Methods of melissopalynology." Bee world **59**(4): 139-157.
Lughadha, E.N. and C. Proença (1996). "A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae)." Annals of the Missouri Botanical Garden: 480-503.
Lüttge, U. (1977). "Nectar composition and membrane transport of sugars and amino acids: a review on the present state of nectar research." Apidologie **8**(4): 305-319.
MacArthur, R.H. and E.R. Pianka (1966). "On optimal use of a patchy environment." The American Naturalist **100**(916): 603-609.
Macdonald, I.A., C. Thébaud, W.A. Strahm and D. Strasberg (1991). "Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean)." Environmental conservation **18**(1): 51-61.
Machado, I.C.S. and M. Sazima (1987). "Estudo comparativo da biologia floral em duas especies invasoras: Ipomoea hederifolia e I. quamoclit (Convolvulaceae).(A comparative study in floral biology of two weed species: Ipomoea hederifolia and Ipomoea quamoclit (Convolvulaceae).)." Rev. Brasil. Biol **47**(1-2): 425-436.
Mačukanović-Jocić, M., Z.D. Stevanović, M. Mladenović and G. Jocić (2011). "Flower morphophysiology of selected Lamiaceae species in relation to pollinator attraction." Journal of Apicultural Research **50**(2): 89-101.
Mandon-Dalger, I., P. Clergeau, J. Tassin, J.-N. Riviere and S. Gatti (2004). "Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island." Journal of tropical ecology **20**(6): 635-642.
Mao, W., M.A. Schuler and M.R. Berenbaum (2013). "Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee Apis mellifera." Proceedings of the National Academy of Sciences: 201303884.
Mao, W., M.A. Schuler and M.R. Berenbaum (2013). "Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee Apis mellifera." Proceedings of the National Academy of Sciences **110**(22): 8842-8846.
Marden, J.H. and K.D. Waddington (1981). "Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers." Physiological Entomology **6**(4): 431-435.
Martos, I., F. Ferreres, L. Yao, B. D'Arcy, N. Caffin and F.A. Tomás-Barberán (2000). "Flavonoids in monospecific Eucalyptus honeys from Australia." Journal of Agricultural and Food Chemistry **48**(10): 4744-4748.
Matheson, A. and M. Reid (2018). Practical Beekeeping in New Zealand: The Definitive Guide, Exisle Publishing.
Mattu, V., H. Raj and M. Thakur (2012). "Foraging behavior of honeybees on apple crop and its variation with altitude in Shimla hills of western Himalaya, India." Int. J. Sci. Nat **3**: 296-301.

Maurizio, A. (1953). Weitere Untersuchungen an Pollenhöschen: Beitrag zur Erfassung der Pollentrachtverhältnisse in verschiedenen Gegenden der Schweiz, HR Sauerländer & Company.
Maurizio, A., H. Duisberg, J. Evenius, E. Focke and G. Vorwohl (1975). "Honey: the origin, harvesting, properties and investigation of honey." Der Honig: Herkunft, Gewinnung, Eigenschaften und Untersuchung des Honigs. Stuttgart, German Federal Republic, Verlag Eugen Ulmer.
Maurizio, A. and J. Louveaux (1967). "Les méthodes et la terminologie en mélissopalynologie." Review of Palaeobotany and Palynology **3**(1): 291-295.
Mecellem, E.H. and M.E. Bachir Bey (2017). "Étude comparative des paramètres physicochimiques et propriétés antioxydantes des produits de la ruche: gelée royale, miel, pollen, propolis et cire d'abeille."
Meixner, M.D., M.A. Leta, N. Koeniger and S. Fuchs (2011). "The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of Apis mellifera—Apis mellifera simensis n. ssp." Apidologie **42**(3): 425-437.
Menzel, R. (1999). "Memory dynamics in the honeybee." Journal of Comparative Physiology A **185**(4): 323-340.
Menzel, R., U. Greggers and M. Hammer (1993). Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. Insect learning, Springer**:** 79-125.
Météo-France. (2015). "Établissement public administratif sous la tutelle du ministère de la Transition écologique et solidaire." from http://www.meteofrance.com/mentions-legales.
Meyer, S., C. Reeb and R. Bosdeveix (2008). "Botanique." Biologie et physiologie végétales, 2è edition, Maloine.
Michelsen, A., W.H. Kirchner and M. Lindauer (1986). "Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, Apis mellifera." Behavioral Ecology and Sociobiology **18**(3): 207-212.
Micheneau, C., J. Fournel and T. Pailler (2006). "Bird pollination in an angraecoid orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean)." Annals of Botany **97**(6): 965-974.
Micheneau, C., J. Fournel, B.H. Warren, S. Hugel, A. Gauvin-Bialecki, T. Pailler, D. Strasberg and M.W. Chase (2010). "Orthoptera, a new order of pollinator." Annals of botany **105**(3): 355-364.
Michener, C.D. (1944). "Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). Bulletin of the AMNH; v. 82, article 6."
Michener, C.D. (1974). The social behavior of the bees: a comparative study, Harvard University Press.
Michener, C.D. (2000). The bees of the world, JHU press.
Micheu, S., K. Crailsheim and B. Leonhard (2000). "Importance of proline and other amino acids during honeybee flight." Amino acids **18**(2): 157-175.
Mitchell, E.A., B. Mulhauser, M. Mulot, A. Mutabazi, G. Glauser and A. Aebi (2017). "A worldwide survey of neonicotinoids in honey." Science **358**(6359): 109-111.
Mittermeier, R.A., W.R. Turner, F.W. Larsen, T.M. Brooks and C. Gascon (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Biodiversity hotspots, Springer**:** 3-22.
Mollier, P., M. Sarazin, I. Savini, B. Vaissière, L. Belzunces and Y. Le Conte (2009). "Le déclin des abeilles, un casse-tête pour la recherche." INRA Magazine, 12p.(2009).
Morat, P. and P. Lowry (1993). Do we really know as much as we think about the flora of the Africa-Madagascar région. Abstracts.
Moritz, B. and K. Crailsheim (1987). "Physiology of protein digestion in the midgut of the honeybee (Apis mellifera L.)." Journal of Insect Physiology **33**(12): 923-931.

Murawski, D.A., B. Dayanandan and K.S. Bawa (1994). "Outcrossing rates of two endemic Shorea species from Sri Lankan tropical rain forests." Biotropica: 23-29.
Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A. Da Fonseca and J. Kent (2000). "Biodiversity hotspots for conservation priorities." Nature **403**(6772): 853-858.
Nabors, M.W. (2008). Biologie végétale: structures, fonctionnement, écologie et biotechnologies, Pearson Education France.
Nepi, M. and E. Pacini (1993). "Pollination, pollen viability and pistil receptivity in Cucurbita pepo." Annals of Botany **72**(6): 527-536.
Nercessian, A., A. Hirn, J.-C. Lépine and M. Sapin (1996). "Internal structure of Piton de la Fournaise volcano from seismic wave propagation and earthquake distribution." Journal of volcanology and geothermal research **70**(3-4): 123-143.
Neupane, K. and R. Thapa (2005). "Pollen collection and brood production by honeybees (Apis mellifera L.) under Chitwan condition of Nepal." Journal of the Institute of Agriculture and Animal Science **26**: 143-148.
Nicolson, S.W. (2011). "Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two." African Zoology **46**(2): 197-204.
Noss, R.F., W.J. Platt, B.A. Sorrie, A.S. Weakley, D.B. Means, J. Costanza and R.K. Peet (2015). "How global biodiversity hotspots may go unrecognized: lessons from the North American Coastal Plain." Diversity and Distributions **21**(2): 236-244.
O'Neal, R.J. and G.D. Waller (1984). "On the pollen harvest by the honey bee (Apis mellifera L.) near Tucson, Arizona (1976-1981)." Desert Plants.
Obregón, D., Á. Rodríguez, F.J. Chamorro and G. Nates-Parra (2013). Botanical origin of pot-honey from Tetragonisca angustula Latreille in Colombia. Pot-Honey, Springer**:** 337-346.
Odoux, J.-F., D. Feuillet, P. Aupinel, Y. Loublier, J.-N. Tasei and C. Mateescu (2012). "Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies." Apidologie **43**(5): 561-575.
Oster, G.F. and E.O. Wilson (1978). Caste and ecology in the social insects, Princeton University Press.
Pacini, E., M. Nepi and J. Vesprini (2003). "Nectar biodiversity: a short review." Plant Systematics and Evolution **238**(1): 7-21.
Pankiw, T. (2003). "Directional change in a suite of foraging behaviors in tropical and temperate evolved honey bees (Apis mellifera L.)." Behavioral ecology and sociobiology **54**(5): 458-464.
Paton, D.C. (1993). "Honeybees in the Australian environment." Bioscience **43**(2): 95-103.
Peng, Y.S., M.E. Nasr, J.M. Marston and Y. Fang (1985). "The digestion of dandelion pollen by adult worker honeybees." Physiological Entomology **10**(1): 75-82.
Pernal, S. and R. Currie (1998). "Nectar quality in open-pollinated, pol CMS hybrid, and dominant SI hybrid oilseed summer rape." Canadian journal of plant science **78**(1): 79-89.
Pernal, S.F. and R.W. Currie (2001). "The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (Apis mellifera L.)." Behavioral Ecology and Sociobiology **51**(1): 53-68.
Pernal, S.F. and R.W. Currie (2002). "Discrimination and preferences for pollen-based cues by foraging honeybees, Apis mellifera L." Animal Behaviour **63**(2): 369-390.
Perrier de la Bâthie, H. (1921). La végétation malgache. Annales du musée colonial de Marseille.
Perrott, J.K. and D.P. Armstrong (2000). "Vegetation composition and phenology of Mokoia Island, and implications for the reintroduced hihi population." New Zealand Journal of Ecology: 19-30.
Pesson, P. and J. Louveaux (1984). Pollinisation et productions végétales, Quae.

Petanidou, T. (2005). "Sugars in Mediterranean floral nectars: an ecological and evolutionary approach." Journal of chemical ecology **31**(5): 1065-1088.
Peters, J. (1998). "Transforming the integrated conservation and development project (ICDP) approach: observations from the Ranomafana National Park Project, Madagascar." Journal of agricultural and environmental ethics **11**(1): 17-47.
Pham-Delègue, M.-H. (1992). Bases comportementales et chimiques de la relation insecte pollinisateur-plante: le modèle Abeille-Tournesol en production de semences hybrides, Paris 6.
Phillipson, P. (1994). "Madagascar." Centres of plant diversity **1**: 271-281.
Phillipson, P., G. Schatz, P. Lowry II and J. Labat (2006). "A catalogue of the vascular plants of Madagascar." African plants: Biodiversity, ecology, phytogeography and taxonomy: 613-627.
Pierre, J. (2002). "Marking of flowers visited by honeybees and bumblebees." Bulletin Technique Apicole (France).
Pillon, Y. (2008). Biodiversité, origine et évolution des Cunoniaceae: implications pour la conservation de la flore de Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie.
Pontin, D., M. Wade, P. Kehrli and S. Wratten (2006). "Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems." Annals of Applied Biology **148**(1): 39-47.
Potts, S.G., J.C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger and W.E. Kunin (2010). "Global pollinator declines: trends, impacts and drivers." Trends in ecology & evolution **25**(6): 345-353.
Potts, S.G., V. Imperatriz-Fonseca, H.T. Ngo, M.A. Aizen, J.C. Biesmeijer, T.D. Breeze, L.V. Dicks, L.A. Garibaldi, R. Hill and J. Settele (2016). "Safeguarding pollinators and their values to human well-being." Nature **540**(7632): 220.
Pouvreau, A. (2004). Les insectes pollinisateurs, Delachaux et Niestlé Paris.
Proctor, M., P. Yeo and A. Lack (1996). The natural history of pollination, HarperCollins Publishers.
Punt, W., P.P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson and A. Le Thomas (2007). "Glossary of pollen and spore terminology." Review of Palaeobotany and Palynology **143**(1-2): 1-81.
Pyke, G.H. (1984). "Optimal foraging theory: a critical review." Annual review of ecology and systematics **15**(1): 523-575.
Pyke, G.H., H.R. Pulliam and E.L. Charnov (1977). "Optimal foraging: a selective review of theory and tests." The quarterly review of biology **52**(2): 137-154.
Raguso, R.A. (2008). "Wake up and smell the roses: the ecology and evolution of floral scent." Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **39**: 549-569.
Raine, N.E. and L. Chittka (2007). "The adaptive significance of sensory bias in a foraging context: floral colour preferences in the bumblebee Bombus terrestris." PLoS One **2**(6): e556.
Ralalaharisoa-Ramamonjisoa, Z. (1992). Etude du comportement de butinage de l'abeille Apis mellifera var. unicolor d'après les analyses polliniques dans la région des hauts-plateaux (Madagascar). Thesis Melissoalynology, Antananarive.
Ralalaharisoa-Ramamonjisoa, Z., H. Ralimananai and D. Lobreau-Callen (1996). "Comportement de butinage d'Apis mellifera var unicolor (Hymenoptera, Apidae) dans divers biotopes." Biogéographie de Madagascar **517**: 522.
Ralimanana, H. (1994). "Contribution a la connaissance de l'apiculture et a la melisso palynologie dans le Parc National de Ranomafana." Memoire de DEA en Science Biologiques, Université d'Antananarivo.

Ramamonjisoa Ralalaharisoa, Z., V.M. Rakotoharinome and V. Porphyre (2012). "Etat des lieux des recherches sur la reconnaissance et la caractérisation des miels de l'océan indien."
Ramanujam, C., P. Reddy and T. Kalpana (2013). "Pollen analysis of apiary honeys from East Godavari district, AP." Journal of the Indian Institute of Science **72**(4): 289.
Ramirez, N. and Y. Brito (1990). "Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos." American Journal of Botany **77**(10): 1260-1271.
Ranarivelo, H.S. and A. Kotozafy (2001). "Chapitre 4. Etude de la structure et la composition floristique de la végétation dans les forêts de basse altitude (< 1000 m) du couloir forestier entre le Parc National (PN) de Ranomafana et le PN d'Andringitra et du PN de Ranomafana." Recherches pour le Développement **1**(7): 47-91.
Rasoloarijao, T.M., Z.R. Ralalaharisoa, P. Ramavovololona and V. Porphyre (2015). "Analyse pollinique des miels des îles de l'Océan Indien." Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux **67**(3): 128-129.
Rasoloarijao, T.M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte (2018). "Pollen morphology of melliferous plants for Apis mellifera unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar." Palynology: 1-29.
Rasolofoarivao, H., J. Clémencet, M.A. Techer, L.H.R. Ravaomanarivo, B. Reynaud and H. Delatte (2015). "Genetic diversity of the endemic honeybee: Apis mellifera unicolor (Hymenoptera: Apidae) in Madagascar." Apidologie **46**(6): 735-747.
Ratsimisetra, L.N., E. Roger and S.M. Carrière (2007). "Etude écologique des formations végétales du nord-ouest du corridor forestier Ranomafana-Andringitra afin de mettre en évidence la typologie et la dynamique spatio-temporelle de ces formations." TOHIRAVINA TOHIRAVINA 2: 184.
Reddy, P.R., A. Verghese and V.V. Rajan (2013). "Potential impact of climate change on honeybees (Apis spp.) and their pollination services." Pest Management in Horticultural Ecosystems **18**(2): 121-127.
Rembold, H. and A. Dietz (1966). "Biologically active substances in royal jelly." Vitamins & Hormones **23**: 359-382.
Ribbands, C.R. (1955). "The Scent Perception of the Honeybee." Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **143**(912): 367-379.
Ricketts, T.H., J. Regetz, I. Steffan‐Dewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdanski, B. Gemmill‐Herren, S.S. Greenleaf, A.M. Klein and M.M. Mayfield (2008). "Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns?" Ecology letters **11**(5): 499-515.
Riley, J.R., U. Greggers, A.D. Smith, D.R. Reynolds and R. Menzel (2005). "The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance." Nature **435**(7039): 205.
Rivals, P. (1952). "Études sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion."
Rogers, Z.S. (2002). "Two new species of Weinmannia (Cunoniaceae: Cunonieae) from southern Ecuador." Sida, Contributions to Botany: 179-187.
Rortais, A., G. Arnold, M.-P. Halm and F. Touffet-Briens (2005). "Modes of honeybees exposure to systemic insecticides: estimated amounts of contaminated pollen and nectar consumed by different categories of bees." Apidologie **36**(1): 71-83.
Rothenbuhler, W.C. (1957). "DIPLOID MALE TISSUE AS NEW EVIDENCE ON SEX DETERMINATION IN HONEY BEES: Apis mellifera L." Journal of Heredity **48**(4): 160-168.
Roubik, D., S. Sakai and A.A.H. Karim (2005). Pollination ecology and the rain forest: Sarawak studies, Springer Science & Business Media.

Roubik, D.W. (1992). Ecology and natural history of tropical bees, Cambridge University Press.
Ruttner, F. (1988). "Biogeography and taxonomy of honeybees Springer." Berlin, Germany.
Ruttner, F., L. Tassencourt and J. Louveaux (1978). "Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of Apis mellifera LI Material and methods." Apidologie **9**(4): 363-381.
Ryckewaert, P., O. Razanamaro, E. Rasoamanana, T. Rakotoarimihaja, P. Ramavovololona and P. Danthu (2011). "Les Sphingidae, probables pollinisateurs des baobabs malgaches." Bois et forêts des tropiques(307): 55-68.
Saha, J. (2003). Beekeeping for rural development. its potentiality and beekeeping against poverty-Bangladesh perspective. Proceedings of the 38th Congress Apimondia, Apimondia.
Sajwani, A., S.A. Farooq and V.M. Bryant (2014). "Studies of bee foraging plants and analysis of pollen pellets from hives in Oman." Palynology **38**(2): 207-223.
Sakai, S. and T. Inoue (1999). "A new pollination system: dung - beetle pollination discovered in Orchidantha inouei (Lowiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia." American Journal of Botany **86**(1): 56-61.
Sakai, S., K. Momose, T. Yumoto, M. Kato and T. Inoue (1999). "Beetle pollination of Shorea parvifolia (section Mutica, Dipterocarpaceae) in a general flowering period in Sarawak, Malaysia." American Journal of Botany **86**(1): 62-69.
Salguero - Faría, J.A. and J.D. Ackerman (1999). "A Nectar Reward: Is More Better? 1." Biotropica **31**(2): 303-311.
Sarrasin, B. (2013). "Ecotourism, poverty and resources management in Ranomafana, Madagascar." Tourism Geographies **15**(1): 3-24.
Sazima, M., S. Vogel, A. Cocucci and G. Hausner (1993). "The perfume flowers ofCyphomandra (Solanaceae): Pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles." Plant Systematics and Evolution **187**(1-4): 51-88.
Schatz, G., P. Lowry, M. Lescot, A. Wolf, S. Andriambololonera, V. Raharimalala and J. Raharimampionona (1996). Conspectus of the vascular plants of Madagascar: a taxonomic and conservation electronic database. The Biodiversity of African Plants, Springer**:** 10-17.
Schatz, G.E. (2002). "Taxonomy and herbaria in service of plant conservation: lessons from Madagascar's endemic families." Annals of the Missouri Botanical Garden: 145-152.
Schmickl, T. and K. Crailsheim (2001). "Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages." Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **187**(7): 541-547.
Schmickl, T. and K. Crailsheim (2002). "How honeybees (Apis mellifera L.) change their broodcare behaviour in response to non-foraging conditions and poor pollen conditions." Behavioral Ecology and Sociobiology **51**(5): 415-425.
Schmickl, T. and K. Crailsheim (2004). "Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply." Apidologie **35**(3): 249-263.
Schmid-Hempel, P., A. Kacelnik and A.I. Houston (1985). "Honeybees maximize efficiency by not filling their crop." Behavioral Ecology and Sociobiology **17**(1): 61-66.
Schmidt, J. (1982). "Pollen foraging preferences of honey bees [Apis mellifera]." Southwest Entomology.
Scott Schneider, S., G. DeGrandi-Hoffman and D.R. Smith (2004). "The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion." Annual Reviews in Entomology **49**(1): 351-376.

Seeley, T.D. (1982). "Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies." Behavioral Ecology and Sociobiology **11**(4): 287-293.
Seeley, T.D. (1992). "The tremble dance of the honey bee: message and meanings." Behavioral Ecology and Sociobiology **31**(6): 375-383.
Seeley, T.D. (2014). Honeybee ecology: a study of adaptation in social life, Princeton University Press.
Seeley, T.D., S. Camazine and J. Sneyd (1991). "Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources." Behavioral Ecology and Sociobiology **28**(4): 277-290.
Seeley, T.D. and C.A. Tovey (1994). "Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collecting and nectar processing in honey bee colonies." Animal Behaviour **47**(2): 311-316.
Seeley, T.D. and W.F. Towne (1992). "Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances?" Behavioral Ecology and Sociobiology **30**(1): 59-69.
Senanayake, M. (2006). A chemical investigation of New Zealand unifloral honeys, The University of Waikato.
Sendova-Franks, A.B. and N.R. Franks (1999). "Self-assembly, self-organization and division of labour." Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences **354**(1388): 1395-1405.
Serrano, S., M. Villarejo, R. Espejo and M. Jodral (2004). "Chemical and physical parameters of Andalusian honey: classification of Citrus and Eucalyptus honeys by discriminant analysis." Food Chemistry **87**(4): 619-625.
Shaibi, T., H. Lattorff and R. Moritz (2008). "A microsatellite DNA toolkit for studying population structure in Apis mellifera." Molecular Ecology Resources **8**(5): 1034-1036.
Sharma, O.P., H.P.S. Makkar and R.K. Dawra (1988). "A review of the noxious plant Lantana camara." Toxicon **26**(11): 975-987.
Sheppard, W.S. and M.D. Meixner (2003). "Apis mellifera pomonella, a new honey bee subspecies from Central Asia." Apidologie **34**(4): 367-375.
Simpson, B. and J. Neff (1983). Evolution and diversity of floral rewards. Handbook of experimental pollination biology. R. L. CE Jones. New York, Van Nostrand Reinhold**:** 277-293.
Singaravelan, N., G. Nee'man, M. Inbar and I. Izhaki (2005). "Feeding responses of free-flying honeybees to secondary compounds mimicking floral nectars." Journal of chemical ecology **31**(12): 2791-2804.
Skidmore, P. (1985). The biology of the Muscidae of the world, Springer Science & Business Media.
Slaa, E.J., J. Wassenberg and J.C. Biesmeijer (2003). "The use of field–based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees." Ecological Entomology **28**(3): 369-379.
Smith, M. and A. Adie (1963). "A new design in pollen traps." Canadian Bee Journal **74**: 4-5.
Souchon, C. (1965). Les insectes et les plantes, Presses universitaires de France.
Srinivasan, M. and M. Lehrer (1988). "Spatial acuity of honeybee vision and its spectral properties." Journal of Comparative Physiology A **162**(2): 159-172.
Srinivasan, M.V. (2010). "Honey bees as a model for vision, perception, and cognition." Annual review of entomology **55**: 267-284.
Ssymank, A., C.A. Kearns, T. Pape and F.C. Thompson (2008). "Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production." Biodiversity **9**(1-2): 86-89.

Standifer, L. (1967). "A comparison of the protein quality of pollens for growth-stimulation of the hypopharyngeal glands and longevity of honey bees, Apis mellifera L.(Hymenoptera: Apidae)." Insectes Sociaux **14**(4): 415-425.
Stanley, D.A. and J.C. Stout (2014). "Pollinator sharing between mass-flowering oilseed rape and co-flowering wild plants: implications for wild plant pollination." Plant ecology **215**(3): 315-325.
Stanley, R.G. and H.F. Linskens (1974). Pollen: biology biochemistry management. New York & Berlin, Springer-Verlag & Heidelberg.
Steffan-Dewenter, I. and A. Kuhn (2003). "Honeybee foraging in differentially structured landscapes." Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **270**(1515): 569-575.
Straka, H. and B. Friedrich (1984). Palynologia Madagassica et Mascarenica 17/49, 17/49. Stuttgart, Steiner-Verl. Wiesbaden.
Strasberg, D. (1996). "Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rain forest plot at La Réunion." Biodiversity and Conservation **5**(7): 825-840.
Strasberg, D. (1996). "Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rain forest plot at La Réunion." Biodiversity & Conservation **5**(7): 825-840.
Strasberg, D., M. Rouget, D.M. Richardson, S. Baret, J. Dupont and R.M. Cowling (2005). "An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities." Biodiversity and conservation **14**(12): 3015-3032.
Strijk, J.S., R.D. Noyes, D. Strasberg, C. Cruaud, F. Gavory, M.W. Chase, R.J. Abbott and C. Thébaud (2012). "In and out of Madagascar: dispersal to peripheral islands, insular speciation and diversification of Indian Ocean daisy trees (Psiadia, Asteraceae)." PloS one **7**(8): e42932.
Suryanarayana, M., T. Seethalakshmi and R. Phadke (1981). Pollen analysis of Indian honeys-1. Honeys from Litchi (Nephelium litchi) and Jamun (Syzygium cumini). Proc. IV Int. Palynol. Conf. Lucknow (1976–77).
Susplugas, P. (1969). Recherches phyto-écologiques sur les savanes de l'île de la Réunion.
Tamon, J.-M., V. Russeil and H. Thomas (2018). "Observations de trois pollinisateurs endémiques et d'un pollinisateur indigène sur les fleurs de Hibiscus boryanus DC. sur l'île de La Réunion (Passeriformes: Zosteropidae; Squamata: Gekkonidae; Hymenoptera: Apidae)." Cahiers scientifiques de l'océan Indien occidental **9**.
Tan, K., S. Yang, Z.-W. Wang, S.E. Radloff and B.P. Oldroyd (2012). "Differences in foraging and broodnest temperature in the honey bees Apis cerana and A. mellifera." Apidologie **43**(6): 618-623.
Tanzarella, S. (2005). Perception et communication chez les animaux, De Boeck Supérieur.
Tassin, J., G. Derroire and J.-N. Rivière (2004). "Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes)." Acta botanica gallica **151**(2): 181-196.
Tassin, J., C. Lavergne, S. Muller, V. Blanfort, S. Baret, T. Le Bourgeois, J. Triolo and J.-N. Rivière (2006). "Bilan des connaissances sur les conséquences écologiques des invasions de plantes a l'île de la Réunion (Archipel des Mascareignes, Océan Indien)."
Tassin, J. and J.-N. Rivière (2003). "Gradient altitudinal de richesse en plantes invasives à l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien)."
Taylor, S., L. Kumar, N. Reid and D.J. Kriticos (2012). "Climate change and the potential distribution of an invasive shrub, Lantana camara L." PloS one **7**(4): e35565.

Team, R.D.C. (2008). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, Foundation for Statistical Computing.
Techer, M.A. (2012). "Diversité et structure génétique de l'abeille# Apis mellifera# à La Réunion."
Techer, M.A., J. Clémencet, C. Simiand, P. Turpin, L. Garnery, B. Reynaud and H. Delatte (2017). "Genetic diversity and differentiation among insular honey bee populations in the southwest Indian Ocean likely reflect old geographical isolation and modern introductions." PloS one **12**(12): e0189234.
Techer, M.v.A.l. (2015). Diversité génétique et phylogéographie de l'abeille Apis mellifera dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien, Université de la Réunion.
Thébaud, C., B. Warren, D. Strasberg and A. Cheke (2009). "Mascarene islands, biology." Atoll Research Bulletin **127**: 1-216.
Toullec, A. (2008). L'abeille noire, Apis mellifera mellifera, historique et sauvegarde.
Triolo, J. (2009). Miels, ruchers et plantes endémiques. L. R. Office National des Forêts. La Réunion**:** 73 pages.
Tryon, R. (1970). "Development and evolution of fern floras of oceanic islands." Biotropica: 76-84.
Vaissière, B. (2002). "Abeilles et pollinisation." COURRIER DE LA NATURE-PARIS-: 24-27.
Vaissière, B.E. and S.B. Vinson (1994). "Pollen morphology and its effect on pollenl collection by honey bees, Apis Mellifera L.(Hymenoptera: Apidae), with special Reference to Upland Cotton, Gossypium Hirsutum L.(Malvaceae)." Grana **33**(3): 128-138.
Vaknin, Y., S. Gan-Mor, A. Bechar, B. Ronen and D. Eisikowitch (2000). "The role of electrostatic forces in pollination." Plant Systematics and Evolution **222**(1): 133-142.
Van der Blom, J., W. Boot and H. Velthuis (1994). "Simultaneous queen raising and egg laying by workers in Africanized honeybee colonies (Apis mellifera L) in Costa Rica." Apidologie **25**(4): 367-374.
Vaughton, G. (1992). "Effectiveness of nectarivorous birds and honeybees as pollinators of Banksia spinulosa (Proteaceae)." Australian Journal of Ecology **17**(1): 43-50.
Vear, F., M. Pham-Delegue, D.T. de Labrouhe, R. Marilleau, Y. Loublier, M. Le Métayer, P. Douault and J. Philippon (1990). "Genetical studies of nectar and pollen production in sunflower." Agronomie **10**(3): 219-231.
Venkatesan, C. (2011). "Melissopalynological studies on mangrove honeys from Sunderbans (Bangladesh) and Little Andaman (India)." Current science **100**(9): 1290.
Vergeron, P. (1964). Interprétation statistique des résultats en matiére d'analyse pollinique des miels. Annales de l'Abeille, EDP Sciences.
Vieilledent, G., C. Grinand, F.A. Rakotomalala, R. Ranaivosoa, J.-R. Rakotoarijaona, T.F. Allnutt and F. Achard (2018). "Combining global tree cover loss data with historical national forest cover maps to look at six decades of deforestation and forest fragmentation in Madagascar." Biological Conservation **222**: 189-197.
Villanueva-Gutiérrez, R. (2002). "Polliniferous plants aud foraging strategles Of Apis mellifera (Hyínenoptera: Apidae) in the Yucatán Peninsula, Mexico." Revista de Biología Tropical **50**(3-4): 1035-1044.
Villanueva-Gutiérrez, R., D.W. Roubik and L. Porter-Bolland (2015). Bee–Plant Interactions: Competition and Phenology of Flowers Visited by Bees. Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula, Springer**:** 131-152.

Visscher, P.K., K. Crailsheim and G. Sherman (1996). "How do honey bees (Apis mellifera) fuel their water foraging flights?" Journal of Insect Physiology **42**(11-12): 1089-1094.
Vlašánková, A., E. Padyšáková, M. Bartoš, X. Mengual, P. Janečková and Š. Janeček (2017). "The nectar spur is not only a simple specialization for long‐proboscid pollinators." New Phytologist **215**(4): 1574-1581.
Von Der Ohe, W., L.P. Oddo, M.L. Piana, M. Morlot and P. Martin (2004). "Harmonized methods of melissopalynology." Apidologie **35**(Suppl. 1): S18-S25.
Von Frisch, K. (1967). "The dance language and orientation of bees."
Waddington, K.D., T.J. Herbert, P.K. Visscher and M.R. Richter (1994). "Comparisons of forager distributions from matched honey bee colonies in suburban environments." Behavioral Ecology and Sociobiology **35**(6): 423-429.
Waddington, K.D. and L.H. Herbst (1987). "Body size and the functional length of the proboscis of honey bees." Florida Entomologist: 124-128.
Waddington, K.D., C.M. Nelson and R.E. Page (1998). "Effects of pollen quality and genotype on the dance of foraging honey bees." Animal Behaviour **56**(1): 35-39.
Waller, G.D. (1972). "Evaluating responses of honey bees to sugar solutions using an artificial-flower feeder." Annals of the Entomological Society of America **65**(4): 857-862.
Wang, Y., N.S. Mutti, K.E. Ihle, A. Siegel, A.G. Dolezal, O. Kaftanoglu and G.V. Amdam (2010). "Down-regulation of honey bee IRS gene biases behavior toward food rich in protein." PLoS genetics **6**(4): e1000896.
Webb, C. and M. Simpson (1991). "Seed morphology in relation to taxonomy in New Zealand species of Weinmannia, Ackama, and the related South American Caldcluvia paniculata (Cunoniaceae)." New Zealand journal of botany **29**(4): 451-453.
Weidenmüller, A. and J. Tautz (2002). "In‐hive behavior of pollen foragers (Apis mellifera) in honey bee colonies under conditions of high and low pollen need." Ethology **108**(3): 205-221.
Wenner, A.M. and P.H. Wells (1990). Anatomy of a controversythe question of a language among bees.
Wenner, A.M., P.H. Wells and D.L. Johnson (1969). "Honey bee recruitment to food sources: olfaction or language?" Science **164**(3875): 84-86.
Werner, A., R. Menzel and C. Wehrhahn (1988). "Color constancy in the honeybee." Journal of Neuroscience **8**(1): 156-159.
Whitaker, M.F. (1984). "The usage of palynostratigraphy and palynofacies in definition of Troll Field geology." Offshore northern seas–reduction of uncertainties by innovative reservoir geomodelling. Norsk Petroleumsforening, Article G **6**.
White, F. (1983). "The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa by F White." Natural Resources Research Report XX, UNESCO, Paris, France.
White, F.J., D.J. Overdorff, E.A. Balko and P.C. Wright (1995). "Distribution of ruffed lemurs (Varecia variegata) in Ranomafana National Park, Madagascar." Folia Primatologica **64**(3): 124-131.
Wilson, E.O. (1971). "The insect societies." The insect societies.
Winston, M.L. (1991). The biology of the honey bee, harvard university press.
Winston, M.L. and S.J. Katz (1982). "Foraging differences between cross-fostered honeybee workers (Apis mellifera) of European and Africanized races." Behavioral Ecology and Sociobiology **10**(2): 125-129.

Winston, M.L. and C.D. Michener (1977). "Dual origin of highly social behavior among bees." Proceedings of the National Academy of Sciences **74**(3): 1135-1137.
Winston, M.L., G.W. Otis and O.R. Taylor Jr (1979). "Absconding behaviour of the Africanized honeybee in South America." Journal of Apicultural Research **18**(2): 85-94.
Wodehouse, R.P. (1937). "Pollen grains: their structure, identification and significance in science and medicine." The Journal of Nervous and Mental Disease **86**(1): 104.
Wojtaszek, J.W. (2013). Sunflowers and Honeybees: A Study of the Mutualistic Relationship from a Biochemical and Morpho-Anatomical Perspective, Texas Woman s University.
Wubie, A., A. Bezabeh and K. Kebede (2014). "Floral phenology and pollen potential of honey bee plants in North East dry land areas of Amhara Region, Ethiopia." IOSR Journal of Agriculture and Veterinary Science (IOSR-JAVS) e-ISSN: 2319-2380.
Yaser, P., G. Ahmad, K. Behnam and L. Sajad (2012). "Effect of diospyros lotus sap nutrition on produce honey in colony of Apis Mellifera."
Yedomonhan, H., M. Tossou, A. Akeogninou, B. Demènou and D. Traore (2009). "Diversité des plantes mellifères de la zone soudano-guinéenne: cas de l'arrondissement de Manigri (Centre-Ouest du Bénin)." International Journal of Biological and Chemical Sciences **3**(2).
Young, H.J. (1986). "Beetle pollination of Dieffenbachia longispatha (Araceae)." American Journal of Botany **73**(6): 931-944.
Young, H.J. and M.L. Stanton (1990). "Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish." Ecology **71**(2): 536-547.
Zachos, F.E. and J.C. Habel (2011). Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas, Springer Science & Business Media.
Zapata, T.R. and M.T.K. Arroyo (1978). "Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela." Biotropica: 221-230.

PUBLICATIONS

- Rasoloarijao, T. M., Z. R. Ralalaharisoa, P. Ramavovololona and V. Porphyre (2015). "Analyse pollinique des miels des îles de l'océan Indien." Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux 67(3): 128-129.
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte (2018). "Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera unicolor* Latreille in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar." Palynology: 1-29.
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. "Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Reunion Island". (article en cours de soumission).
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. "Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of

honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Madagascar". (article en cours de préparation).

- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. " The flower-visiting behaviour of the native honeybee *Apis mellifera unicolor* on the native plant genus *Weinmannia* (Cunoniaceae) in Madagascar and Reunion Islands". (article en cours de préparation).

CONGRES :

- Rasoloarijao T., Lebreton G., Ramavovololona P., Delatte H. Pollen Bank of Ranomafana region (Madagascar). Communication orale. POE 2.10 POCT FED FEDER Biodiversity 2015. La Réunion.
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. Valorisation des miels et des pelotes du parc Ranomafana, Centre-Est de Madagascar. Communication affichée. 6ème édition Rencontre de l'Agroalimentaire en océan Indien QualiReg 2017. Maurice.
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. Étude de la flore mellifère et évaluation du rôle de l'abeille dans les écosystèmes naturels de l'océan Indien : cas de Ranomafana (Madagascar). Communication affichée. Forum de la Recherche 2017. Madagascar.
- Rasoloarijao, T. M., P. Ramavovololona, R. Ramamonjisoa, J. Clemencet, G. Lebreton and H. Delatte. Foraging behaviour of a native subspecies of the African lineage of honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in a tropical rainforest of Reunion Island. Communication affichée. 8th Congress of Apidology EurBee 2018. Belgique.