

## APPORT DE LA PALYNOLOGIE A LA CONNAISSANCE DES RELATIONS ABEILLES/PLANTES EN SAVANES ARBORÉES DU TOGO ET DU BÉNIN

Danielle LOBREAU-CALLEN \*, Roger DARCHEN \*\* et Annick LE THOMAS \*\*\*

\* *Laboratoire de Taxonomie et Ecologie des Flores Tropicales, C.N.R.S.,  
LA 218 et Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.,  
16, rue Buffon, 75005 Paris, France*

\*\* *C.N.R.S., Station Biologique, 24620 Les Eyzies, France*

\*\*\* *Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon, 75005 Paris, France*

### RÉSUMÉ

Une analyse pollinique a été effectuée sur 13 échantillons de miels provenant des régions du Togo et du Bénin où se pratiquent à la fois l'apiculture traditionnelle et l'apiculture par centrifugation ; deux échantillons proviennent de ruches naturelles d'Hypotrigoles. Cette analyse montre, que tout en reflétant la flore de ces régions en saison sèche, le spectre pollinique est très nettement appauvri *Apis* et *Hypotrigoles* visitant un nombre limité de plantes fleuries à cette époque. Le choix restreint de ces abeilles implique plusieurs facteurs complémentaires : la proximité des plantes autour des ruchers traduisant la recherche d'une dépense énergétique minimale, leur production de nectar, leurs structures florales particulièrement attractives et, dans certains cas, la satisfaction de besoins accessoires pour les ruches. Le butinage intense de certaines plantes cheiroptérophiles (*Parkia*) ne semble pas pouvoir s'expliquer par une action pollinisatrice complémentaire mais plutôt par un comportement d'utilisatrices de gommés ou de résines.

### INTRODUCTION

Le rôle des interrelations entre plantes et pollinisateurs dans la dynamique des écosystèmes a été très longtemps négligé, mais depuis quelques années, il est devenu un axe de recherche privilégié en biocoenologie. Les abeilles constituent, en particulier, un des principaux groupes d'insectes visiteurs de plantes. De nombreuses études ont été réalisées sur leur comportement en région tempérée, mais peu de travaux de ce genre existent pour les régions tropicales. On constate, en effet, que très peu d'inventaires des plantes mellifères africaines sont à notre disposition (SMITH, 1957, 1960 ; CRANE *et al.*, 1984), quelques-uns étant strictement régionaux : SOWUMNI, 1976 pour le Nigeria, ou encore LOBREAU-

CALLEN, 1985 ; LOBREAU-CALLEN et COUTIN, 1984 et sous presse, pour le Sénégal. Au Bénin et au Togo, aucune étude de cet ordre n'a été faite jusqu'à présent.

Les récoltes d'un certain nombre d'échantillons de miel provenant d'*Apis mellifera* et *Hypotrigona* sp. <sup>(1)</sup>, effectuées au cours d'une mission dans ces deux pays en 1984, nous ont incités à tenter d'analyser, par la mélisopalynologie, la stratégie de butinage de ces insectes et leur rôle dans la pollinisation de certaines plantes. C'est en effet une méthode globale qui permet, par un seul type d'analyse, celle du pollen extrait des miels, d'avoir une idée d'ensemble sur les rapports abeilles/plantes pour une période précise qui peut être assez longue.

Dans le cas des échantillons que nous analysons, cette méthode est entachée d'imperfection puisque le pollen n'a pu être extrait de miels directement récoltés dans les ruches, en raison du temps trop court passé sur le terrain. Il a été le plus souvent prélevé à partir de miels vendus au bord des routes et dans les villages ; l'échantillonnage est donc imparfait, mais aucun doute ne subsiste en ce qui concerne l'origine de ces miels.

En dépit de ces réserves, cette analyse nous permet d'élargir les connaissances, encore trop sporadiques, sur la flore mellifère africaine et nous conduit à discerner certaines caractéristiques de la stratégie de butinage des abeilles sociales.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes de miels ont été effectuées entre le 2 et le 28 mars, c'est-à-dire à la fin de la saison sèche, époque à laquelle les agriculteurs qui pratiquent une apiculture traditionnelle, font théoriquement leur unique récolte. Le tableau 1 rassemble les données concernant les lieux de provenance de ces miels ainsi que leur type d'extraction.

Les échantillons analysés proviennent de la région centrale du Togo, à Soutouboua et Sokodé, d'où la mission s'est poursuivie vers les secteurs agricoles de Tchaondjo, Tchoidé, Tabindé, Blitta, Lamatessi, Yara Kabyé, Kara et Warengo. Au Bénin, ils ont été collectés dans les savanes du Nord-Ouest ou du Sud-Ouest du Massif d'Atakora, voisins de Natitingou, à Tanguieta, Tanouyou, Boukoumbé et Peporyoyou, vers le Sud-Est, dans la région de Parakou et au Nord vers Kandi (fig. 1). L'échantillonnage est donc limité aux régions du Centre et Centre-Nord des deux pays, c'est-à-dire dans les régions de savanes boisées guinéennes, à l'exception d'un miel provenant de savanes boisées soudanaises (n° 170).

Les analyses portent toutes, au moins sur 10 ml de miels qui ont été traités selon la méthode de la Commission internationale de Botanique apicole décrite par LOUVEAUX *et al.* (1970) et aménagée par divers auteurs (GADBIN, 1980 ; LIEUX, 1980 ; LOBREAU-CALLEN et CALLEN, 1983) afin d'éliminer les sucres, les cires et les protéines, les membranes pectocellulosiques,... Pour cela,

---

(1) Les difficultés d'identification des *Hypotrigona* africains n'ont pas permis de déterminer avec certitude l'espèce à laquelle appartiennent ces abeilles sociales.

TABLE 1. — *Origine des échantillons*  
 TABLE 1. — *Origin of samples*

Nom d'espèce Name of the species	Echantillons de miel (n°) Number of Honey samples	Pays Country	Localité Locality	Type d'extraction Extraction mode
<i>Apis mellifera</i>	161, 162	Bénin Centre	Parakou	Ruches à cadres* Hives
	163, 174	Bénin Centre	Parakou	Ruches à cadres Hives
	178	Bénin Centre	Parakou	Ruches à cadres Hives
	169	Bénin Nord	Kandi	Miels traditionnels** Traditional honeys
	170	Bénin Nord	Manta	Miels traditionnels Traditional honeys
	176	Bénin Nord	Boukourmbé	Miels traditionnels Traditional honeys
	164	Togo Centre	Broukou (Kara)	Ruches à cadres Hives
	175	Togo Centre	Kara	Ruches à cadres Hives
	135	Togo Centre	Kara	Miels traditionnels Traditional honeys
	166	Togo Centre	Tchambata	Miels traditionnels Traditional honeys
	167	Togo Centre	Blitta	Miels traditionnels Traditional honeys
	168	Togo Centre	Sotouboua	Miels traditionnels Traditional honeys
	165	Togo Centre	Sotouboua	Miels traditionnels Traditional honeys
	134	Bénin	Sotouboua	Directe sur ruches naturelles*** Directly collected from natural hives
	171	Togo Centre	Sotouboua	Directe sur ruches naturelles*** Directly collected from natural hives

\* Extraction classique des cadres des ruches par centrifugation.

\*\* Extraction par écrasement de l'ensemble des rayons, chauffage et cuisson des miels mélangés d'eau. Achat dans les villages producteurs.

\*\*\* Ouverture des branches d'arbres abritant la colonie d'abeilles et extraction sélective des miels.

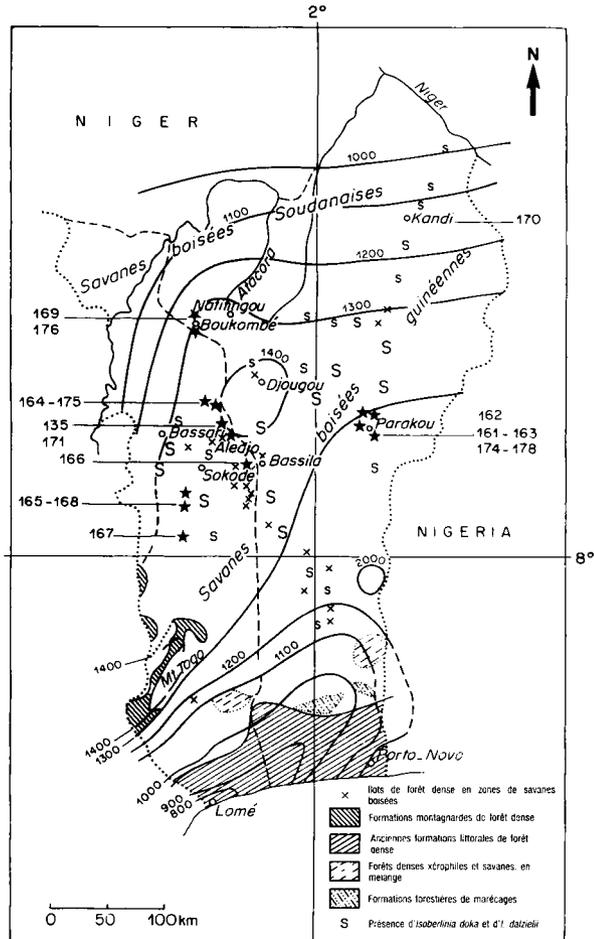


FIG. 1. — Localisation des échantillons de miel récoltés au Togo et au Bénin, en fonction des courbes pluviométriques et des formations forestières, d'après Aubréville, 1937

FIG. 1. — Localization of honey samples collected in Togo and Benin, with respect to pluviometric contours and forest communities, from Aubréville, 1937

les miels sont lessivés par des bains successifs d'eau chaude (50° environ) acidulée avec quelques gouttes de  $H_2SO_4$ , suivis d'autant de centrifugations. Ceux qui contiennent une importante couche de « gel » sont traités avec un détergent puissant (Mucapur) des lipides, des résines naturelles, des mucilages ou des gommes, puis rincés à l'acide chlorhydrique dilué. Lorsque le culot est réduit à une poudre fine, il est traité à l'acide acétique pour éliminer l'eau, puis acétolysé.

L'ensemble des lames est alors exploré afin d'identifier les pollens représentés, puis des comptages sont effectués en prenant des lignes à la périphérie et au centre de la préparation, de telle sorte que les pollens comptés soient représentatifs de l'ensemble de la population palynologique et que toutes les espèces identifiées au préalable soient retrouvées.

On admet communément qu'avec un nombre moyen de 1 200 pollens comptés, les espèces végétales les plus significatives sont recensées dans les miels européens, et que leur pourcentage est donc stable et fiable (VERGERON, 1964). Pour nos analyses, cette méthode de pourcentage stable des grains de pollens représentatifs sur une lame a été adoptée, ce qui entraîne une variation assez grande dans le nombre de pollens comptés par échantillon de miel en fonction de sa composition.







## RÉSULTATS

Les résultats de nos analyses sont exposés dans deux tableaux complémentaires. Le tableau 2 donne, d'une part, le nombre total de grains de pollens comptés dans chaque échantillon de miel, d'autre part le pourcentage de pollens des différents taxons rencontrés et appartenant pour l'ensemble à une vingtaine de familles de Dicotylédones et Monocotylédones. Le total des pourcentages atteint très rarement 100 en raison des très faibles quantités de pollens ( $\epsilon$ ) rencontrés pour certains taxons. Le tableau 3 distingue, dans les différentes familles observées, trois groupes de plantes suivant l'attirance qu'elles exercent sur *Apis mellifera*, compte tenu de la quantité de pollens et de nectar récoltée.

En outre, la comparaison avec les données bibliographiques a permis d'affiner certaines déterminations au niveau spécifique et de faire ressortir les espèces nouvellement signalées dans les miels africains. Ainsi, par exemple, la très grande ressemblance des pollens de *Sapotaceae* et de *Meliaceae*, n'a pas toujours permis de les identifier avec précision dans les comptages, ce qui nous a contraints à les réunir sous un même pourcentage (tabl. 2). Pourtant, si dans la majeure partie des cas, ils peuvent être rapportés à l'espèce *Butyrospermum parkii* (*Sapotaceae*), abondamment représentée dans les savanes étudiées, il n'est pas exclu qu'ils puissent également traduire la présence de *Khaya senegalensis* qui fait partie de la composition floristique de la région et est signalée comme espèce mellifère dans la littérature (CRANE *et al.*, 1984). Certains types polliniques extrêmes peuvent d'ailleurs lui être rapportés.

La présentation de ces tableaux est complétée par l'illustration du pollen des taxons les plus représentatifs provenant des différents miels étudiés (fig. 2 et 3).

Selon les échantillons de miel, on constate, en premier lieu, une grande variation dans la richesse pollinique de chacun d'entre eux (nombre total de grains de pollens comptés, tabl. 2). En dehors de la méthode de comptage qui a été adoptée, on peut s'interroger sur les raisons de ces écarts. Apparemment ils ne semblent absolument pas liés au type de miel étudié (ruches à cadres miels traditionnels ou extraction directe sur ruches naturelles), ni au genre d'abeille butinante (*Apis* ou *Hypotrigena*). La pauvreté absolue en pollens des échantillons 161, 164 et 171 traduit certainement le fait que nous sommes en présence de miels de nectar. En ce qui concerne les autres échantillons, on constate que la présence importante de pollens de *Parkia* est généralement corrélative d'un moins grand nombre de pollens comptés. On peut concevoir dans ce cas que les très grosses polyades de *Parkia*, composées de 32 grains, limitent en quelque sorte le nombre de grains de pollens par rapport à l'espace disponible sur une lame. Si, d'autre part, on examine les variations qui existent dans le nombre de pollens pour des

TABL. 3. — Liste des espèces exploitées par *Apis mellifera*TABL. 3. — Species visited by *Apis mellifera*

Quantité de pollen et de nectar Amounts of pollen and nectar	Noms d'espèces Names of the species	Familles Families	Déjà signalées Previously mentioned
Abondante Abundant	<i>Lannea spp.</i>	<i>Anacardiaceae</i>	X
Abondante Abundant	<i>L. acida</i> A. Rich.		
Abondante Abundant	<i>L. barteri</i> (Oliv.) Engl.		
Abondante Abundant	<i>L. egregia</i> Engl.		
Abondante Abundant	<i>Khaya senegalensis</i> (Desv.) Juss.	<i>Meliaceae</i>	X
Abondante Abundant	<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) Benth.	<i>Leguminosae</i>	X
Abondante Abundant	<i>Butyrospermum parkii</i> Kotschy	<i>Sapotaceae</i>	
Moyenne Medium	<i>Borassus aethiopicum</i> (Mart.) Mart.	<i>Araceae</i>	
Moyenne Medium	<i>Burkea africana</i> Hook	<i>Leguminosae</i>	
Moyenne Medium	<i>Combretum ghazalensis</i> Engl. & Diels	<i>Combretaceae</i>	X
Peu abondante Little	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	<i>Araceae</i>	X
Peu abondante Little	<i>Isoberlinia doka</i> Craib. & Stapf.	<i>Leguminosae</i>	X
Peu abondante Little	<i>Psidium guajava</i> L.	<i>Myrtaceae</i>	X
Peu abondante Little	<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.	<i>Leguminosae</i>	X
Peu abondante Little	<i>Crossopteryx febrifuga</i> Benth.	<i>Rubiaceae</i>	
Peu abondante Little	<i>Blighia sapida</i> Koenig.	<i>Sapindaceae</i>	

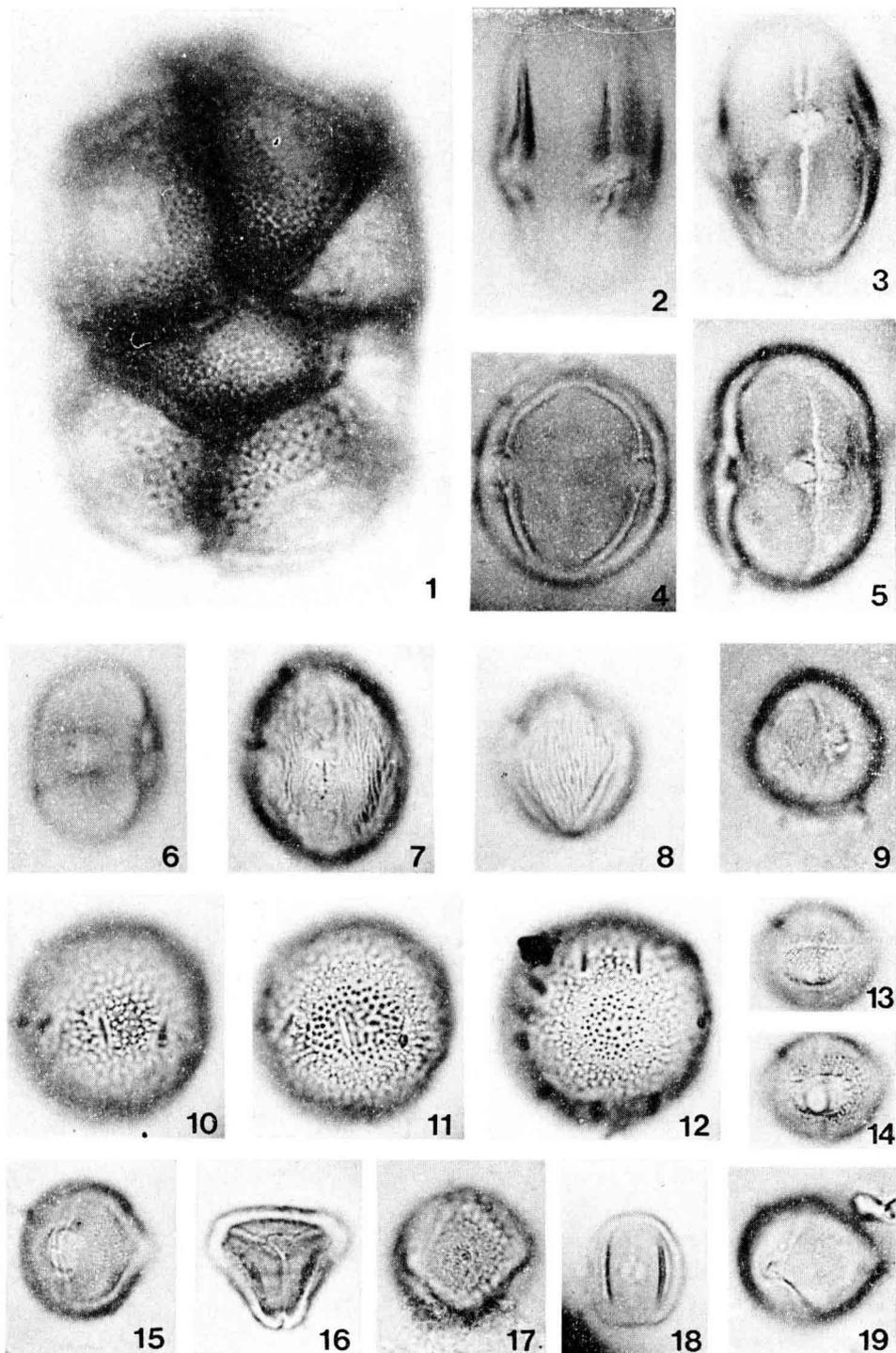


FIG. 2. — (*Gr.*  $\times 1000$ ). — 1, *Parkia biglobosa* (n° 135); 2-3, *Butyrospermum parkii* (n° 135); 4-5-6, *Meliaceae-Sapotaceae* [(4) n° 164, (5) n° 167, (6) n° 135]; 7-8, *Lanea* sp. (n° 135); 9, *Blighia sapida* (n° 171); 10-12, *Borreria octodon* (n° 164); 13-14, *Crossopteryx febrifuga* (n° 135); 15, *Pterocarpus* sp. (n° 174); 16, *Syzygium* sp. (n° 134); 17, *Burkea africana* (n° 164); 18, *Combretaceae* (n° 135); 19, *Burkea africana* (n° 167)

échantillons qui proviennent d'une même localité, par exemple Parakou, on peut penser que les abeilles disposaient d'une quantité variable de plantes fleuries aux alentours de leurs ruchers assez éloignés les uns des autres, ou encore que la qualité des productions offertes par ces fleurs plus ou moins nectarifères les a incitées à récolter plus ou moins de nectar contaminé de pollens. Dans le cas où certains ruchers auraient été proches les uns des autres, la variation du nombre de pollens dans les différents échantillons peut aussi s'expliquer par la compétition entre les abeilles (LOUVEAUX, 1980) qui ne peuvent utiliser, toutes à la fois, les plantes les plus fleuries proches de leur rucher.

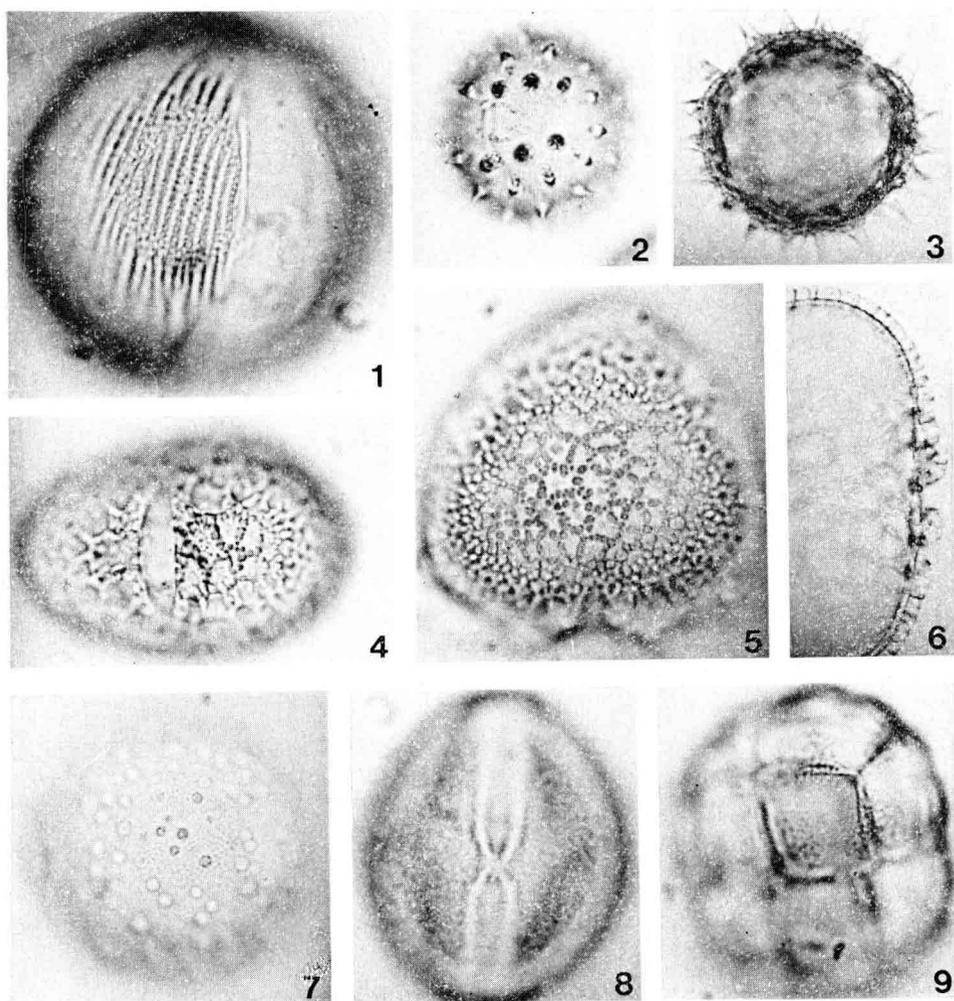


FIG. 3. — (Gr.  $\times 1000$ ). — 1, *Isoberlinia doka* (n° 167); 2-3, cf. *Bidens* sp. (n° 167); 4-6, *Bombax* cf. *costatum* (n° 164); 7, *Borassus* cf. *aethiopicum* (n° 135); 8, *Cassia* sp. (n° 171); 9, *Acacia* sp. (n° 167)

TABLE 4 a. — *Caractères morphologiques et biologiques des espèces dont le pollen est > à 70 % dans les analyses*  
 TABLE 4 a. — *Morphological and biological characters of the species with pollen grains > 70 % in the analyses*

Espèces représentées par un % de pollen supérieur à 70 Species represented by a pollen percent higher than 70	Port de la plante Habit of the plant	Inflo- rescences Inflo- rescence	Sexualité des fleurs Flower sex	Couleur des fleurs Flower colours	Pièces florales particu- lièrement colorées Flower parts highly coloured	Odeurs Fragrances	Structures florales attractives flower structures	Mois de floraison Flowering month	Mellito- phyllie Mellito- phyly	Types principaux de polli- nisation Main kinds of pollination
<i>Anacardiaceae</i> <i>Lannea (acida, barkeri, egregia,...)</i>	A	Racème abondant Abundant raceme	♂ ♀	Jaune ou blanc Yellow or white	P	♂ Odorant Fragrant	Disque nectarière Nectary disk	1-4	+	M
<i>Meliaceae*</i> dont <i>Khaya sp.</i>	A	Panicules abondants Abundant panicles	♂	Blanc White	P		Tube staminal Disque rouge Stamen tube Red disk	7-3 (variable)	+	M
<i>Trichilia sp.</i>	A	Racème Raceme	♂	Vertâtre Greenish				2-6	+	M
<i>Mimosoïdeae</i> <i>Parkia biglobosa</i>	A	Gros capitulé Large head	♂ ♀	Rouge sombre Dark red	E et style longuement exsertes Highly exserted style and E	Odorant Fragrant	Inflo- rescence avec anneau nectarière Inflorescence with nectary ring	12-2	+	C-M
<i>Sapotaceae*</i> <i>Butyrospermum parkii</i>	A	Fascicules ombelli- formes Umbel fascicles	♀	Blanc crème Creamy white	P et staminodes	Odorant Fragrant	Mellifère Style exsert Melliferous exserted style	12-4	+	C-M

\* Le pollen des *Meliaceae* se distingue difficilement de celui des *Sapotaceae*. Les 3 genres (*Khaya*, *Trichilia* et *Butyrospermum*) présents dans ces savanes sont donc envisagés.

TABLE 4 b. — *Caractères morphologiques et biologiques des espèces dont le pollen est de 30 à 70 % dans les analyses*  
 TABL. 4 b. — *Morphological and biological characters of the species with pollen grains 30-70 % in the analysis*

Espèces représentées par un % de pollen entre 30 et 70 Species represented by a pollen percent between 30 and 70	Port de la plante Habit of the plant	Inflo- rescences Inflorescence	Sexualité des fleurs Flower sex	Couleur des fleurs Flower colours	Pièces florales particu- lièrement colorées Flower parts highly coloured	Odeurs Fragrances	Structures florales attractives Attractive flower structures	Mois de floraison Flowering month	Melitto- phille Melittophily	Types principaux de polli- nisation Main kinds of pollination
<i>Arecaeae</i> <i>Borassus aethiopicum</i>	A	♂ épis Spikes	♂ ♀				Nectar riche en sucres Nectar rich in sugars	1-12	+	E
<i>Caesalpinioideae</i> <i>Burkea africana</i>	A	Epis longs Long spikes	♂	Blanc White	P	Pas d'odeur No fragrance		1-4	+	M
<i>Combretaceae**</i> dont <i>Combretum ghaizalensis</i>	A	Epis Spikes	♂	Jaune Yellow	E	Odorant Fragrant	Mellifère Melliferous	11-3	+	M-E
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	A	Epis globuleux Globulous spikes	♂	Jaune Yellow	E			(1-12)	+	E
<i>Pteleopsis suberosa</i>	A	Epis subombel- lifformes Sub-umbel like spikes	♂ ♀	Jaune- blanc Yellow- white	E			12-2	+	E
<i>Guiera senegalensis</i>	A	Epis Spikes	♂	Jaune verdâtre Yellow greenish	E			11-3	+	E

\*\* Le pollen des diverses espèces et genres de *Combretaceae* ne peut généralement pas être distingué. Nous prenons comme exemple ici les plus représentatives des savanes étudiées.

TABLE 4 c. — *Caractères morphologiques et biologiques des espèces dont le pollen est de 5 à 30 % dans les analyses*  
 TABLE 4 c. — *Morphological and biological characters of the species with pollen grains > 5-30 % in the analysis*

Espèces représentées par un % de pollen entre 10 et 30 Species represented by a pollen percent between 10 and 30	Port de la plante Habit of the plant	Inflo- rescences Inflorescence	Sexualité des fleurs Flower sex	Couleur des fleurs Flower colours	Pièces florales particu- lièrement colorées Flower parts highly coloured	Odeurs Fragrances	Structures florales attractives Attractive flower structures	Mois de floraison Flowering month	Mellito- phytie Mellito- phyly	Types principaux de polli- nisation Main kinds of pollination
<i>Araceae</i> <i>Elaeis guineensis</i>	A	♂ épis Spikes	♂ ♀	♂ blanc ♀ brun ♂ White ♀ Brown	Ecaillés Scales	♂ odeur d'anis ♂ anise smelling ♀ moins odorant ♀ less fragrant	Nectar moins sucré dans les ♀ Nectar less sweet in ♀ flowers	1-12	±	E
<i>Asteraceae</i>	H	Capitule Head	♀	Bianc White	P soudés Fused petals	Odorant Fragrant	Nectar au fond du tube Nectar at bottom of tube	9-12	+	M
<i>Bignoniaceae</i> <i>Tecoma sp.</i> (introduit)	A	Corymbe dense Dense corymb	♀	Jaune vif Bright yellow	P soudés Fused petals		Nectar au fond du tube Nectar at bottom of tube Grosses fleurs Large flowers		0	0

TABLE 4 c. — (Suite)  
TABLE 4 c. — (Continued)

Espèces représentées par un % de pollen entre 10 et 30 Species represented by a pollen percent between 10 and 30	Port de la plante Habit of the plant	Inflo- rescences Inflorescence	Sexualité des fleurs Flower sex	Couleur des fleurs Flower colours	Pièces florales particu- lièrement colorées Flower parts highly coloured	Odeurs Fragrances	Structures florales attractives Attractive flower structures	Mois de floraison Flowering month	Mellito- phyte Mellito- phyly pollination	Types principaux de polli- nisation Main kinds of pollination
<i>Caesalpinioideae</i> <i>Isobertinia doka</i>	A	Panicules abondants Abundant panicle	♀	Blanc White	P		E et styles longuement exsertes Highly exserted E and stamens	11-4	+	
<i>Cassia</i> ssp.	A	Panicules abondants	♂	souvent Jaune Often yellow	P	souvent Odorant Often fragrant	Staminodes E + sta- minodes à déhiscence poricide Staminos E + staminos with poricidal dehiscence	Souvent 9-12	0 (?)	M
<i>Myrtaceae</i> <i>Syzygium</i> sp.	A	Cyme terminale	♂	Blanc White	E	Odorant Fragrant	E à glandes apicales E with apical glands	1-2	+	M
<i>Psidium</i> (introduit)	A	Fleurs isolées Isolated flowers	♀	Blanc White	E	Odorant Fragrant			+	M
<i>Papilionoideae</i> <i>Pterocarpus</i> dont <i>P. ericamens</i>	A	Panicule Panicle	♀	Jaune vif Bright yellow	P	Odorant Fragrant	Mellifère Melliferous	12-2	+	M

TABLE 4 c. — (Suite)  
TABLE 4 c. — (Continued)

Espèces représentées par un % de pollen entre 10 et 30 Specis represented by a pollen percent between 10 and 30	Port de la plante Habit of the plant	Inflorescences Inflorescence	Sexualité des fleurs Flower sex	Couleur des fleurs Flower colours	Pièces florales particulièrement colorées Flower parts highly coloured	Odeurs Fragrances	Structures florales attractives Attractive flower structures	Mois de floraison Flowering month	Mellitophilie Mellitophily	Types principaux de pollinisation Main kinds of pollination
<i>Rubiaceae</i> <i>Borreria octodon</i>	H	Glomérule terminal dense Dense terminal cluster	♀	Blanc White	P soudés Fused petals		Nectar au fond du tube Nectar at bottom of tube	11-1 et 4	+	M
<i>Crossopteryx febrifuga</i>	A	Cyme terminale dense Dense terminal cyme	♂	Blanc grisâtre Grayish white	P soudés Fused petals	Odorant Fragrant	Style longuement exserte Highly exerted style	2-5	+	M
<i>Sapindaceae</i> <i>Blighia sapida</i>	A	Racèmes longs Long racemes	♀	Blanc jaune Yellowish white	P	Odorant Fragrant	Disque nectarifère Style plus long que les E Nectary disk longer than exerted E	1-5	+	M

Légende commune aux tableaux 4 a, 4 b, 4 c :

A = arbres ; H = herbacées ; P = pétales ; E = étamines ; M = mellitophilie ; C = cheiropterophilie ; O = ornithophilie ; E = entomophilie.

Legend common to tables 4 a, 4 b, 4 c :

A = trees ; H = herbaceous ; P = petals ; E = stamens ; M = mellitophily ; C = cheiropterophily ; O = ornithophily ; E = entomophily.

Malgré l'incidence du mode de comptage des pollens, le total des pollens comptés pour chaque échantillon permet de montrer globalement que la stratégie de butinage des abeilles peut dépendre de plusieurs facteurs complémentaires : production de fleurs dans l'environnement, qualité de leur production pollinique et nectarifère, compétition entre les abeilles. Cette première constatation générale paraît pouvoir également être soutenue par le caractère très sélectif des plantes récoltées et trouvées dans chaque échantillon (tabl. 2). En effet, si l'on observe les résultats concernant l'ensemble des échantillons de miels d'*Apis*, on constate que les espèces végétales dont le pollen est dominant dans les analyses (> 5 %) représentent un nombre relativement restreint par rapport au nombre de genres identifiés dans les analyses (36) et surtout par rapport à l'ensemble des plantes disponibles en savane à cette époque de l'année (AUBREVILLE, 1950, 1959 ; HUTCHINSON et DALZIEL, 1972 ; ERN, 1984). Au Togo et au Bénin, *Apis mellifera* et *Hypotrigona sp.* n'échappent donc pas à la règle, commune aux espèces européennes, selon laquelle peu d'espèces végétales sont visitées par rapport au nombre de celles qui sont fleuries à une même époque de l'année (LEPPIK, 1957 ; LOUVEAUX, 1958 ; MACLOR, 1974 ; WADDINGTON et HOLDEN, 1977).

D'autre part, si l'on compare les échantillons provenant des ruches à cadres avec les miels d'extraction traditionnelle, on constate qu'ils ont tous une composition floristique très proche avec une diversité pollinique comparable. Tous les pollens proviennent de fleurs nectarifères, à l'exception de ceux de *Cassia* qui sont strictement réservés aux miels d'extraction traditionnelle. Les traces infimes que l'on retrouve dans un seul miel provenant de ruchers modernes (161) peuvent s'expliquer par l'ouverture des cellules à pollens au moment de la centrifugation des rayons. Cette homogénéité qualitative des deux types de miels, montre donc que les abeilles sélectionnent en priorité les fleurs en fonction de leur production nectarifère.

Dans la discussion, nous allons tenter d'analyser plus en détail les raisons bio-écologiques de la stratégie des deux genres d'abeilles : *Apis* et *Hypotrigona* et d'examiner les différences qui apparaissent entre elles.

## DISCUSSION

La flore du Togo et du Bénin est assez bien connue des botanistes, en particulier par les travaux de CHEVALIER, 1920 ; AUBREVILLE, 1937, 1938, 1950, 1959 ; HUTCHINSON et DALZIEL, 1954-1972 ; MOREL, 1983, ERN, 1985). La composition floristique est comparable pour les deux pays dont la plus grande partie est caractérisée par les formations de savanes boisées guinéennes, à aspect de forêts claires, avec des galeries forestières pouvant s'élargir à certains endroits en bande de forêt de type équatorial. Cet aspect très boisé est très largement

dû à la présence de peuplements d'*Isoblerlinia* (*Caesalpinioideae*) qui dominent la région centrale des deux pays dont la pluviométrie annuelle est d'au moins 1 300 mm et où ont été récoltés la plupart des miels analysés.

Quelques autres espèces sociales arborescentes sont caractéristiques de ces savanes, telles qu'*Anogeissus schimperi*, *Daniellia oliveri*, mais surtout *Uapaca somon* (*Euphorbiaceae*) disséminé par taches dans toute l'aire d'*Isoblerlinia* et particulièrement abondante dans la région de Sokodé. Fréquent dans les galeries forestières, *Khaya senegalensis* (*Meliaceae*) domine la savane en individus isolés, dans la région de Parakou. D'autres essences arborescentes sont également très significatives dans cette savane boisée, mais disséminées un peu partout : *Pterocarpus erinaceus* (*Papilionoideae*), *Afzelia africana* (*Caesalpinioideae*), *Ceiba pentandra* (*Bombacaceae*), *Butyrospermum parkii* (*Sapotaceae*) ou encore *Parkia biglobosa* (*Mimosoideae*) typique des savanes soudanaises plus sèches et surtout très commun dans les anciens terrains de culture, *Lophira alata* (*Ochnaceae*), *Monotes kerstingii* (*Dipterocarpaceae*), *Lannea* spp. (*Anacardiaceae*), etc.

Plusieurs grands arbres, relativement abondants dans toutes les savanes où ont été récoltés les échantillons de miel, ont pu être identifiés : *Parkia biglobosa*, *Butyrospermum parkii*, *Pterocarpus erinaceus*, *Afzelia africana* ; moins fréquents : *Pterocarpus* sp., *Tamarindus indica*, *Prosopis africana*, *Entada africana*, *Daniellia oliveri*, *Burkea africana*, *Blighia sapida*. Parmi les arbustes, on a pu noter la présence de plusieurs espèces d'*Acacia*, de *Combretaceae*, *Piliostigma* sp., *Annona senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*. La strate herbacée est dominée par *Bidens* (*Asteraceae*) et *Stachytarpheta* (*Verbenaceae*).

Dans la région de Parakou (Bénin Centre), les floraisons les plus remarquables correspondaient à *Daniellia oliveri*, *Isoblerlinia doka*, *Lannea* sp., *Pterocarpus erinaceus*, *P. santalinoides* et *Syzygium guineense*.

Les régions de latitudes plus élevées où ont été faites certaines récoltes de miels (Boukoumbé) ont une végétation de savanes souvent très dégradée à la suite d'un fort accroissement démographique.

Comparativement à la richesse relative de cette flore dont nous n'avons mentionné que les espèces dominantes, le spectre pollinique des miels étudiés montre une certaine pauvreté. On y retrouve plusieurs espèces caractéristiques de ces régions, mais d'autres en sont totalement absentes, telles qu'*Isoblerlinia*, *Uapaca somon*, *Anogeissus schimperi*, *Monotes kerstingii*, *Lophira alata*, *Daniellia oliveri*, *Piliostigma* dans la strate arborée, ainsi que *Bidens* et *Stachytarpheta* dans la strate herbacée. La flore mellifère du Togo et du Bénin est donc typiquement représentative de ces régions, mais très nettement appauvrie. Cette constatation générale rejoint les remarques que nous avons faites sur les écarts qui existent dans la richesse pollinique des différents échantillons et trouve sans doute en partie son explication dans le champ d'action limité des abeilles.

Cependant cela ne peut suffire à expliquer l'attraction des abeilles pour certaines essences particulières.

### *Apis mellifera*

Quatre familles sont en effet particulièrement recherchées par *Apis* (> 70 % de pollens par rapport à la somme totale des pollens comptés) ; les *Sapotaceae* (*Butyrospermum parkii*), les *Meliaceae* <sup>(2)</sup> (2 espèces de *Khaya* et 2 espèces de *Trichilia*), les *Mimosoideae* (*Parkia biglobosa*) et les *Anacardiaceae* (*Lannea*), la plupart de ces espèces étant connues comme mellifères (tableau 4a).

La sélectivité d'*Apis mellifera* pour ces plantes qui paraissent exercer sur elle une attractivité toute particulière ne peut s'expliquer sans faire intervenir plusieurs facteurs puisque les très forts pourcentages polliniques ne se retrouvent pas systématiquement dans tous les échantillons. En premier lieu, ce sont des espèces dont la période de floraison correspond aux mois précédant les récoltes de miels. D'autre part, ces espèces sont souvent anthrophiles, particulièrement abondantes près des villages, sur les terrains de culture (*Parkia biglobosa*), pouvant constituer des sortes de vergers (*Butyrospermum parkii*, *Khaya senegalensis*). Elles peuvent donc être privilégiées dans l'environnement des nids d'abeilles et des ruchers, au moins dans l'apiculture indigène. Leur morphologie est également caractéristique de l'attractivité constatée chez les abeilles : de larges cimes portant des inflorescences très denses, en ombelles, épis ou gros capitules très fleuris à l'extrémité des rameaux défeuillés (tabl. 4a). Enfin, ces espèces sont connues pour leur production abondante de nectar parfumé (AUBREVILLE, 1950) et riche en saccharose (FAEGRI et VAN DER PIJL, 1979 ; BAKER et BAKER, 1983).

Cependant, le cas de *Parkia* et des *Sapotaceae* pose un problème puisque ce sont des plantes décrites depuis longtemps comme cheiroptérophiles (VAN DER PIJL, 1937 ; VOGEL, 1954, 1969 ; AYENSU, 1974). Les chauve-souris sont attirées par la forte odeur du nectar sécrété en grande quantité à la base du capitule, au niveau des fleurs mâles ou stériles de *Parkia* (BAKER et HARRIS, 1957 ; VOGEL, 1969). Pourtant, AUBREVILLE dès 1950, indique que *Butyrospermum* est mellifère et, après les observations de BAKER et HARRIS (1957) certains auteurs (AYENSU, 1974 ; HOPKINS, 1983-1984) considèrent que les abeilles sont également pollinisatrices des fleurs de *Parkia*. D'autres observations, telles que celles de VOGEL (1954, 1968), VAN DER PIJL (1937) et CARVALHO (1960) montrent, au contraire, que si les abeilles visitent en grand nombre les fleurs de *Parkia*, il ne semble pas

---

(2) Malgré la très grande similitude des pollens de *Sapotaceae* et de *Meliaceae* pour lesquels il existe une série morphologique continue, il a été possible, dans certains cas, de distinguer les types extrêmes et de les identifier sans qu'il soit possible de les différencier systématiquement dans les comptages.

possible qu'elles puissent en assurer la pollinisation. En effet, si les fleurs stériles de la couronne basale s'ouvrent au cours de l'après-midi, les fleurs hermaphrodites protandres ne s'ouvrent pas avant l'obscurité complète. Au début de la nuit, les étamines rouge sombre sont alors fertiles, puis il y a sécrétion de nectar et enfin, au milieu de la nuit les styles s'allongent et les stigmates deviennent réceptifs, ce qui entraîne un changement de couleur de la fleur. Le lendemain matin, les fleurs ne sont plus fertiles, les stigmates n'étant plus réceptifs, mais les abeilles sont cependant attirées en grand nombre par les odeurs et le pollen encore abondant. Les abeilles ne seraient donc pas des agents pollinisateurs de *Parkia*, mais seulement de fortes consommatrices de pollen, comme on peut le voir dans les analyses de miels.

En outre, on remarque que, tous les échantillons qui contiennent du pollen de *Parkia* (quelque soit le pourcentage), renferment une quantité importante de gomme ou mucilage, colorable au soudan III, ce qui indique la présence de lipides. Ces substances ne peuvent provenir du pollen lui-même puisqu'elles sont totalement absentes lorsqu'on traite des pelotes d'abeilles solitaires (LOBREAU-CALLEN, inéd.). Elles ne semblent pas davantage appartenir à un type de sécrétions florales accessoires assurant une fixation supplémentaire du pollen sur les poils des animaux pollinisateurs, telles qu'elles sont décrites par VOGEL (1984) qui ne les mentionne nullement dans les fleurs de *Parkia* (1968). Le nectar de *Parkia*, laiteux et abondant (VAN DER PIJL, 1937 ; JAEGER, 1954) pourrait aussi être la source de ces substances. On sait, en effet, que de nombreuses fleurs de plantes cheiroptérophiles (Bignoniacées, par exemple), renferment des lipides qui donnent un aspect laiteux au nectar, ce qui pourrait laisser penser que le nectar de *Parkia* contient également des lipides. Mais on ne peut concevoir qu'un tel nectar, toujours très liquide, puisse donner, au cours des traitements acides que l'on a pratiqués, des gels comparables à ceux que l'on trouve en abondance dans les échantillons renfermant du pollen de *Parkia*.

En revanche, de nombreuses Mimosacées, dont *Parkia*, produisent sur leur tronc, des gommes ou résines riches en huiles essentielles, colorables au soudan III. Elles pourraient alors être utilisées par les abeilles qui recherchent et stockent la propolis (gomme, résine, huiles essentielles, etc.) pour entretenir leurs ruches. Comme dans la propolis récoltée par les abeilles en Europe, on trouve en effet, déposés à la surface de ces substances accompagnant le pollen de *Parkia*, un petit nombre de grains de pollens d'espèces variées. Ceci pourrait aussi expliquer la présence de pourcentages infimes de pollens de plantes anémogames, tels que *Celtis* ou Graminées, rencontrés dans nos échantillons de miels. D'autre part, l'absence totale de ces substances dans des miels de Haute-Volta contenant un faible pourcentage de pollens de *Parkia* (LOBREAU-CALLEN, 1986), laisse également penser qu'elles n'appartiennent pas au nectar, mais à la propolis que les abeilles ne récolteraient qu'en fonction de leurs besoins.

Sur les plantes cheiroptérophiles, les abeilles ne se comporteraient donc pas en pollinisatrices, mais en fortes consommatrices de nectar, parce qu'il est abondant et riche en saccharose (PETTET, 1977 ; BAKER et BAKER, 1975, 1983) et de pollen pour ses réserves protéiniques et lipidiques, substances qui leur assurent, ainsi qu'aux larves, une importante source énergétique avec des dépenses caloriques restreintes. Dans ce cas, l'équilibre énergétique démontré par HEINRICH et RAVEN (1972) est très facilement assuré. De plus, selon leurs besoins et, sans doute à des époques précises, les abeilles recherchent plus spécialement la propolis pour leurs ruches, comme on le voit sur le *Parkia*.

Moins attractives que ces quatre familles que nous venons d'analyser les *Leguminosae-Caesalpinioideae* (*Burkea*, *Cassia*), les *Combretaceae* et une *Arecaceae* (*Borassus aethiopicum*) sont cependant encore abondamment butinées par les *Apis* (30 à 70 % de pollens). Si elles paraissent très bien adaptées à la pollinisation par les abeilles, soit par leur abondante floraison, leur morphologie florale (tabl. 4b) avec en particulier de nombreuses étamines ou des staminodes produisant dans certains cas (*Cassia*) un petit pollen stérile récolté par les abeilles (MICHENER, 1964 ; BUCHMAN *et al.*, 1981 ; BUCHMAN, 1983 ; MACIOR, 1971, 1974 a, b ; BAKER et HURD, 1968 ; FAEGRI et VAN DER PIJL, 1979), soit par la composition chimique de leur nectar abondant, odorant (AUBREVILLE, 1950) ; et riche en saccharose (BAKER et BAKER, 1975, 1983 ; SOUTHWICK *et al.*, 1981), elles paraissent être légèrement délaissées au bénéfice de plantes plus attractives et plus riches en ressources énergétiques.

Nettement moins recherchés, *Blighia sapida* (*Sapindaceae*), *Bidens* (*Asteraceae*), *Borreria octodon*, *Crossopteryx febrifuga* (*Rubiaceae*), *Psidium*, *Syzygium* (*Myrtaceae*), *Isoberlinia doka* (*Caesalpinioideae*), *Pterocarpus spp.* (*Papilionoideae*) *Elaeis guineensis* (*Arecaceae*) sont représentées par des pourcentages compris entre 10 et 30 % (tabl. 4c). L'odeur particulière de leur nectar souvent assez forte (*Blighia*, odeur d'anis chez *Elaeis*,...), la morphologie de la fleur plutôt adaptée à la pollinisation par les Coléoptères (*Elaeis guineensis* : DESMIER DE CHENON, 1981 ; POUVREAU, 1984) ou plus simplement la distance de ces arbres par rapport aux nids sont autant de raisons qui peuvent être invoquées pour expliquer leur moindre attraction sur les abeilles.

L'absence totale de pollens de *Daniellia oliveri* dans les analyses paraît importante, puisqu'il s'agit d'une espèce commune des savanes boisées soudanaises et soudano-guinéennes surtout dans les pays habités et cultivés et en floraison à cette époque. La préférence qu'elle manifeste pour les terrains humides l'éloignait peut-être davantage des nids à moins qu'il ne s'agisse d'un choix délibéré de la part des abeilles.

Deux seules herbacées sont présentes dans quelques-uns des échantillons analysés : *Bidens sp.* (*Asteraceae*) et *Borreria* (*Rubiaceae*) toujours avec un

pourcentage inférieur à 25 %. La période de floraison des herbacées est pratiquement terminée en décembre, alors qu'elle commence pour un grand nombre d'arbres qui fleurissent pendant toute la saison sèche (novembre-avril). Ce décalage dans la floraison des différentes strates est susceptible d'expliquer la présence presque exclusive de ligneux dans les analyses effectuées qui ne correspondraient donc qu'au butinage des abeilles pendant les 4-5 mois de période sèche précédant la récolte des miels.

### *Hypotrigona* sp.

L'analyse de deux échantillons de miels récupérés dans deux nids d'*Hypotrigona* sp., abeilles sans dard, de petites dimensions, et provenant des régions centrales du Bénin et du Togo, peut aider à mieux comprendre le comportement de butinage d'*Apis mellifera*, sa stratégie, son choix de pollens, les facteurs déterminant en partie l'ampleur du spectre pollinique trouvé dans les miels.

Le tableau récapitulatif des résultats (tabl. 2) montre déjà, que durant la même saison sèche, les Hypotrigones visitent essentiellement des plantes différentes de celles butinées par *Apis* : au Bénin, elles préfèrent *Borassus aethiopicum* (47,7 %) et *Syzygium* (*Myrtaceae*) (34,3 %) et au Togo, les *Sapindaceae* telles *Blighia sapida* (60,0 %).

*Apis* et *Hypotrigona* ne se retrouvent parfois que sur les fleurs des *Leguminosae* (*Parkia*, *Burkea*) et des *Sapotaceae* (*Butyrospermum*), groupées en grosses inflorescences particulièrement nombreuses et où les étamines sont abondantes. Toutefois les pourcentages des récoltes en pollen de ces différents taxons botaniques par *Apis* et *Hypotrigona* sont très différents. Il est impossible pour le moment de savoir s'il y a ou non compétition entre ces deux groupes d'abeilles. Seules, davantage d'observations sur le terrain nous permettraient de comprendre comment s'effectue ce chevauchement. Existe-t-il une agressivité entre les butineuses des différentes espèces d'abeilles ? s'ignorent-elles ? ou bien encore ont-elles adopté des heures différentes de travail comme elles le font avec les chauves-souris, les oiseaux, les papillons (lorsque les sources de récoltes sont communes) ? Ces différences dans le butinage sont-elles fonction de la composition chimique des nectars, soit de diverses espèces botaniques, comme cela a été montré par BAKER (1977, 1978), BAKER et BAKER (1973 à 1983) et SOUTHWICK *et al.* (1983), soit dans les variations des concentrations des différentes substances qui le composent ou de sa concentration globale au cours de la journée (WILLMER, 1980), du développement des étamines, du degré de maturité du pollen ou de la croissance du style et des stigmates ?

L'analyse comparée des miels récoltés par *Apis* et *Hypotrigona* montre seulement qu'*Apis* semble préférer avant tout des fleurs aux nectars très abondants, riches en saccharose et aux pollens avec une abondante couche de

pollencoat lipidique répartie à la surface de l'exine. Les Hypotrigones fréquentent également ces fleurs, mais recherchent avant tout des plantes dont on sait qu'elles renferment des substances à odeurs fortes, peut-être retrouvées dans les nectars (*Blighia*, *Syzygium*), certaines de ces substances (alcaloïdes, lipides, acides aminés, phéno's) étant répulsives pour certains insectes et attractives pour d'autres, surtout lorsqu'elles sont présentes dans les nectars (BAKER et BAKER, 1975, 1983).

L'appétance des Hypotrigones (s.l.) pour les nectars et les pollens de certaines *Sapindaceae* a déjà été mise en évidence dans les régions néotropicales (BAWA, 1977 ; IWAMA et MEHLEM, 1980 ; SOMMEIJER *et al.*, 1983). L'analyse des miels du Togo et du Bénin paraît élargir cette observation à certaines espèces africaines (*Paullinia*, *Blighia sapida*). Les trigones seraient-elles plus particulièrement attirées par des substances communes à plusieurs *Sapindaceae* dont on sait que le nectar de certaines d'entre elles contient des alcaloïdes ou autres substances toxiques (WULFRATH et SPECK ; BAKER et BAKER, 1975) ?

### CONCLUSION

L'analyse des récoltes faites par les insectes est un aspect original de l'étude des phénomènes biologiques et en particulier des interactions plantes/insectes, mais elle a évidemment ses limites dans le domaine de la pollinisation qui doit faire appel à d'autres techniques, en particulier sur le terrain. Néanmoins, cette analyse de miels apporte certains renseignements sur la stratégie des abeilles et cela, en dépit même du faible échantillonnage portant sur du matériel dont les conditions de récoltes ne sont pas toujours suffisamment précises.

La première constatation qui s'impose est l'intérêt que manifestent de façon privilégiée les abeilles pour certaines espèces arborescentes, quelles soient ou non leur pollinisateur. Si, manifestement ces espèces appartiennent à la strate la plus fleurie à l'époque des récoltes analysées, elles ne sont pas les seules et indiquent alors un choix relativement restreint de la part des insectes. Les plantes les plus visitées sont particulièrement fréquentes dans les régions de culture où sont installés les ruchers, non loin des villages, ce qui traduit de la part des abeilles la recherche d'une dépense énergétique minimale. En outre, les fleurs de ces espèces favorisées, généralement de teinte claire (blanche ou jaunâtre), émettent des odeurs attractives et secrètent un nectar abondant et riche en substances recherchées par les abeilles. Sans observation directe, il est difficile de préjuger du rôle pollinisateur qu'elles peuvent jouer sur toutes ces plantes, mais nous avons vu que, dans certains cas où leur action est largement associée à celle des chauves-souris, il est vraisemblable qu'elles soient seulement des utilisatrices et qu'elles n'exercent aucune action dans la pollinisation.

*Reçu pour publication en février 1985.  
Accepté pour publication en juin 1986.*

## REMERCIEMENTS

Le séjour de R. DARCHEN au Bénin et au Togo a été effectué grâce au Fond Européen de Développement qui a entièrement financé sa mission. MM. R. LETOUZEY et J.F. VILLIERS (Muséum) nous ont fait part de leurs observations sur le terrain. La majeure partie des techniques palynologiques a été assurée par N. D'AMICO (E.P.H.E.), les tirages photographiques par T. DEROIN (E.P.H.E.), la carte géographique par le bureau de dessin de l'I.N.R.A., et la dactylographie par J. RAMEAU (C.N.R.S.) et F. JOLIGEON (Muséum).

## ZUSAMMENFASSUNG

### BEITRAG DER POLLENANALYSE ZUR KENNTNIS DER BEZIEHUNGEN ZWISCHEN BIENEN UND PFLANZEN IN DEN WALDSAVANNEN VON TOGO UND BENIN

13 Honigproben aus den Savannen vom Zentrum und Norden von Togo und Benin wurden pollenanalytisch untersucht. In diesem Gebiet wird die Bienenzucht sowohl nach traditionellen wie nach modernen Methoden betrieben. Zwei Proben stammen von natürlichen Nestern von *Hypotrigena*. Diese Analysen haben folgendes ergeben :

— Eine sehr variable Breite des Pollenspektrum in Bezug auf die Quantität der Pollenkörner in den verschiedenen Proben. Diese Unterschiede lassen sich durch die angewandte Zählmethode erklären, durch den hohen Prozentsatz sehr großer Polyaden (mit 32 Körnern) in einigen Proben sowie durch die Ergiebigkeit der Blüten rund um die Bienenvölker, die sich in einem beschränkten Aktionsradius der Bienen ausdrückt.

— Eine beschränkte Bienenflora im Verhältnis zur Gesamtheit der in der Umgebung blühenden Pflanzen, mit einigen Arten, die für Afrika zum ersten Mal festgestellt wurden.

— Eine sehr charakteristische Auslese der Pflanzen, die in großer Zahl befliegen wurden (zwei oder drei per Probe), und zwar wegen ihrer Blütezeit, ihres Charakters als Kulturpflanze, ihrer attraktiven Morphologie und ihrer Produktion von Nektar mit hohem Saccharosegehalt. Diese Auslese ist für *Apis* und *Hypotrigena* verschieden.

— Eine Bevorzugung von baumartigen Trachtpflanzen zur Trockenzeit.

— Eine Attraktivität der Bienen durch gewisse cheiropterophile (Fledermaus-bestäubte) Arten (*Parkia*), auf welchen sie sich als Sammler von Pollen und zusätzlichen Substanzen für den Bedarf im Bienenstock (z.B. Harz) betätigen, und nicht als Bestäuber.

## SUMMARY

### CONTRIBUTION OF PALYNOLOGY TO THE KNOWLEDGE OF BEE-PLANT RELATIONSHIPS IN THE FOREST SAVANNAS OF TOGO AND BENIN

Pollen analysis was conducted on 13 samples of honey collected in the savannas of Central and Northern Togo and the Benin Republic, where beekeeping is practised according to both traditional and modern methods. Two of the samples are from honey combs of *Hypotrigena* sp., collected in the wild. This analysis shows :

— a highly variable breadth of the pollen spectrum as to the quantity of pollen grains within the different samples. These differences were due to the method chosen for counting as well as

to the high percentage of very large polyads (32 pollen grains) found in some samples. The yield of flowers in the neighborhood of the bee hives revealed a restricted area of operation of the bees concerned ;

— a restricted melliferous flora in relation to the flowering representatives of the vegetation of the environment, with some species newly recorded for Africa ;

— a very characteristic selection of plants visited in great number (2 or 3 per sample) because of their flowering periods, their synanthropic character, their attractiveness from the morphological point of view of the insect and, finally, their abundant production of nectar rich in saccharose. The selection was different for *Apis* and *Hypotrigoa* ;

— the preference given by bees to flowering trees during the dry season ;

— an attractiveness to bees of some cheiropterophilous (batpollinated) species (e.g. *Parkia*), which they visit not only as pollinating agents, but in order to gather from them pollen and other substances for various uses in their hive.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBREVILLE A., 1937. — Les forêts du Togo et du Dahomey. *Bull. du Com. Hist. et Scien. de l'A.O.F.*, **20** (1-2), 1-112.
- AUBREVILLE A., 1938. — La forêt coloniale. *Acad. Sci. Coloniales, Annales*, **9**, 244 p., 18 pl.
- AUBREVILLE A., 1950. — *Flore forestière soudano-guinéenne*. A.O.F.-Camerroun-A.E.F. Soc. d'Ed. Géographique Maritimes et Coloniales, Paris, 521 p.
- AUBREVILLE A., 1959. — *Flore forestière de Côte d'Ivoire*. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 3 volumes.
- AYENSU E.A., 1974. — Plant and bat interaction in West Africa. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, **61**, 702-727.
- BAKER H.G., 1977. — Non-Sugar chemical constituents of nectar. *Apidologie*, **8**, 349-356.
- BAKER H.G., 1978. — Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. In : P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman eds., *Tropical Trees as living systems*, Cambridge University Press, Cambridge, 64-68.
- BAKER H.G., BAKER I., 1973. — Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature*, Lond., **241**, 543-545.
- BAKER H.G., BAKER I., 1975. — Studies of nectar constitution and pollinator-plant coevolution. In : L.E. Gilbert & P.H. Raven eds., *Coevolution of animals and plants*, University of Texas Press, Austin, 100-140.
- BAKER H.G., BAKER I., 1983. — A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In : B. Bentley & T. Elias eds., *The biology of nectaries*, Columbia University Press, New York, 126-152.
- BAKER H.G., HARRIS B.J., 1957. — The pollinisation of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. *Evolution*, **11**, 449-460.
- BAKER H.G., HURD P.H., 1968. — Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.*, **13**, 385-414.
- BAWA K.S., 1977. — Reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (*Sapindaceae*). *Evolution*, **31**, 52-63.
- BUCHMAN S.L., 1983. — Buzz pollination in angiosperm. In : C.E. Jones & R.J. Little eds., *Handbook of Experimental Pollination Biology*, 73-113.
- BUCHMAN S.L., BUCHMAN M.D., 1981. — Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (*Melastomataceae* : *Memecylaea*), an oil flower of Panama. *Biotropica*, **13** (2), 7-24. Supplement on reproductive botany.

- BRUNEL J.F., HIEPKO P., SCHOLZ H., 1984. — Flore analytique du Togo, Phanérogames. *Englera*, **4**, 1-751.
- CARVALHO C.T. de, 1960. — Das visitas de Morcegos às Flores. *Anais Acad. Bras. Ciencias*, **32** (3-4), 359-377.
- CHEVALIER A., 1920. — *Exploration botanique de l'A.O. Française*. T. 1, Enumération des plantes, Lechevallier ed., Paris, 798 p.
- CRANE E., 1973. — Honey sources of some tropical and subtropical countries. *Bee Wld.*, **54** (4), 177-186.
- CRANE E., WALKER P., DAY R., 1984. — *Directory of important World honey Sources*. IBRA ed., London.
- DESMIER DE CHENON R., 1981. — *Entomophil pollination of oil palm in West Africa*. Preliminary Research, Intern. Oil Palm Conference, Kuala-Lumpur, Malaysia, 219-319.
- ERN H., 1984. — Les divisions écologiques du Togo. In : Flore analytique du Togo. Phanérogames, Brunel J.F., Hiepkö P., Scholz H. eds. *Englera*, **4**, 9-18.
- FAEGRI K., VAN DER PIJL L., 1979. — *The principles of Pollination ecology*. 3<sup>e</sup> ed., Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 295 p.
- GABBIN C., 1980. — Les plantes utilisées par les abeilles au Tchad méridional. *Apidologie*, **11** (2), 217-254.
- HEINRICH B., RAVEN P.H., 1972. — Energetics and pollination ecology. *Science*, **76**, 597-602.
- HOPKINS H.C., 1983. — The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (*Leguminosae* : *Mimosoideae*) in Africa and Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.*, **87**, 135-167.
- HOPKINS H.C., 1984. — Floral Biology and pollination ecology of the neotropical Species of *Parkia*. *Journ. Ecol.*, **72**, 1-23.
- HUTCHINSON J., DALZIEL J.M., 1954-1972. — *The Flora of West Tropical Africa*, 3 vol.
- IWAMA S., MELHEM T.S., 1979. — The pollen spectrum of the honey of *Tetragonisca angustula* Latreille (*Apidae*, *Meliponinae*). *Apidologie*, **10** (3), 275-295.
- JAEGER P., 1954. — Les aspects actuels du problème de cheiroptérogamie. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, **16**, 796-821.
- LEPPIK E.E., 1957. — Evolutionary relationship between entomophilous plants and anthomophilous insects. *Evolution*, **11**, 466-481.
- LIEUX M., 1980. — Acetolysis applied to microscopical honey analysis. *Grana*, **19**, 57-61.
- LOBREAU-CALLEN D., 1985. — Structure exinique du pollen collecté par les Anthophores du Sénégal. *Bull. Sci. Géol.*, Strasbourg, **38** (1), 99-106.
- LOBREAU-CALLEN D., 1986. — Comportement d'*Apis mellifera* var. *adansonii* dans deux milieux différents de savane arborée ouest-africaine. *Actes Coll. Insectes sociaux*, **3**, 61-71.
- LOBREAU-CALLEN D., CALLEN G., 1983. — Quelle est la composition pollinique d'un miel exotique ? I. *Bull. Soc. Versail. Sci. Nat.*, sér. 4, **9** (4), 70-85 (1982); II, **10** (1), 1-41 (1983).
- LOBREAU-CALLEN D., COUTIN R., 1984. — Pollens et Apoides du Sénégal : pollinisation et comportement. V Symp. Internat. Pollinisation, Versailles, 27-30 sept. 1983. *Les Colloques de l'I.N.R.A.*, **21**, 267-273.
- LOBREAU-CALLEN D., COUTIN R. (sous presse). — Ressources exploitées par quelques Apoides des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies. *Agronomie*.
- LOUVEAUX J., 1958. — Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifera* L.). Thèse Fac. Sc. Univ. Paris, I.N.R.A., 206 p.
- LOUVEAUX J., 1980. — *Les abeilles et leur élevage*. Nouvelle Encyclopédie des Connaissances agricoles. Hachette éd., 235 p.

- LOUVEAUX J., MAURIZIO A., VORWOHL G., 1970. — Commission internationale de Botanique apicole de l'I.U.B.S., les méthodes de méliisso-palynologie. *Apidologie*, **1** (2), 211-227.
- LOUVEAUX J., MAURIZIO A., VORWOHL G., 1978. — Methods of melissopalynology. *Bee World*, **59** (4), 139-157.
- MACIOR L.W., 1971. — Co-evolution of plants and animals-systematic insights from plant-insect interactions. *Taxon*, **20** (1), 17-28.
- MACIOR L.W., 1974 a. — Pollinisation ecology of the front range of the Colorado rocky mountains. *Melandria*, **15**, 1-59.
- MACIOR L.W., 1974 b. — Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insects pollinators. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, **61** (3), 760-769.
- MAURIZIO A., 1968. — La récolte et l'emmagasinage du pollen par les abeilles. *Traité de Biologie de l'Abeille*, III, 168-173, Masson éd.
- MCGREGOR S.E., 1976. — Insect pollination of cultivated crops plants. *Agricultur Handbook*, 496.
- MICHENER C.D., 1962. — An interesting methods of pollen collecting by bee from flowers with tubular anthers. *Rev. Biol. Trop.*, **10** (2), 167-175.
- MOREL J.C., 1983. — *Les arbres et les arbustes des savanes ouest-africaines*. (Document pour l'étude de l'écologie des Glossines), ed. FAC, Paris, **2**, 88.
- PETTET A., 1977. — Seasonal changes in nectar-feeding by birds at Zaria. *The Ibis*, **119**, 291-308.
- POUVREAU A., 1984. — *Cultures tropicales oléagineuses*, In : P. Pesson & J. Louveaux, *Pollinisation et productions végétales*. I.N.R.A. ed., 331-348.
- SCHNELL B., 1971. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Paris, Gauthier-Villars ed., 2 vol.
- SMITH F.G., 1957. — Bee Botany in East Africa. *E. Afr. Agric. J.*, **23** (2), 119-126.
- SMITH F.G., 1960. — *Beekeeping in the Tropics*. Bristol, Longmans.
- SOMMEIJER M.J., DE ROOY G.A., PUNT W., DE BRUIJN L.L.M., 1983. — A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (Hym., *Meliponinae*) and honeybees (Hym., *Apinae*) in Trinidad, West-Indies. *Apidologie*, **14** (3), 205-224.
- SOUTHWICK E.E., LOPER G.M., SADWICK S.E., 1981. — Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of Western New York. *Amer. J. Bot.*, **68** (7), 994-1002.
- SOWUNMI M.A., 1976. — The potential value of honey in paleoecology and archeology. *Rev. Paleobotany Palynology*, **21** (2), 171-185.
- VAN DER PIJL L., 1937. — Fledermäuse und Blumen. *Flora*, **31**, 1-40.
- VERGERON P., 1964. — Interprétation statistiques des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. *Ann. Abeille*, **7** (4), 349-364.
- VOGEL S., 1954. — *Blütenbiologie Typen als Elemente der Sipplgliederung, dargestellt an Hand der Flora Südafrikas*. Jena, 338 p.
- VOGEL S., 1969. — Chiropterophilie in der neotropischen Flora. I-III. *Flora*, **157**, 562-602; **158**, 185-222, 269-323.
- VOGEL S., 1984. — Blütensekrete als akzessorischer Pollenkitt. Mitteilungs-Band Kurzfassungen der Beiträge. *Botanischer Tagung* in Wien, 9-14 sept. 1984, DBG, p. 123.
- WADDINGTON K.D., HOLDEN L.R., 1979. — Optimal foraging : on flower selection by bees. *Am. Nat.*, **114** (2), 179-196.
- WILLMER P.G., 1980. — The effects of insect visitors on Nectar Constituents in Temperate Plants. *Oecologia* (Berl.), **47**, 270-277.
- WULFRATH A., SPECK J.J., s. an. — *La Flora melifera*. Enciclopedia Apicola. Mexicanas ed., Mexico, 2<sup>da</sup> ed., **28**, 97.