

T D M  
TRAVAUX ET DOCUMENTS  
MICROFICHES

N° 114

F3

LE SAFOUTIER  
(DACRYODES EDULIS (G. DON) H. J. LAM)  
PREMIÈRES DONNÉES  
SUR LA MORPHOLOGIE ET LA BIOLOGIE

Joseph  
KÈNGUE

ORSTOM  
Éditions

THESE

présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR de 3ème Cycle

option : Biologie Végétale

LE SAFOUTIER (DACRYODES EDULIS (G.DON) HILLAM)  
PREMIERES DONNEES SUR LA MORPHOLOGIE ET LA  
BIOLOGIE.

par  
Joseph KENGUE

soutenue le 25 Janvier 1990 devant le jury composé de :

28 AVRIL 1994

MM. F.HALLE  
AMOUGOU AKOA  
J.A.AYUK-TAKEM  
S. NZIETCHUENG

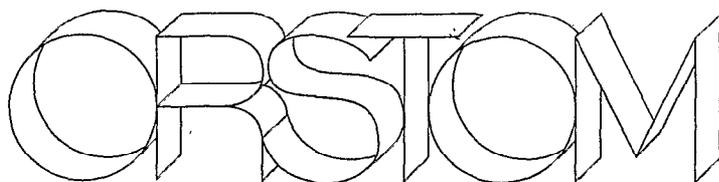
président

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 39358 ex 2

Cote : A

# TDM 114



**Editions de l'ORSTOM**

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

*Collection :*

**Travaux et Documents Microédités**

**PARIS 1993**

**ISBN : 2-7099-1173-6**

© ORSTOM

**F 3**

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2  
« et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions  
« strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des-  
« tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les  
« analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et  
« d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale,  
« ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses  
« ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé  
« que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par  
« les articles 425 et suivants du Code pénal.»

A mes parents, mes frères et soeurs.

A Antoinette, Eunice et Julie,  
mon épouse et mes enfants bien aimés.

A tous les safoutiers,  
afin de mieux les aimer et mieux les  
comprendre.

## RESUME

*Le safoutier (Dacryodes edulis (G. Don) H.J. Lam) est un arbre fruitier et oléifère d'origine africaine, ayant des potentialités alimentaires, économiques et industrielles actuellement sous-exploitées. Sa culture, uniquement traditionnelle se heurte à un certain nombre de contraintes dont les plus importantes sont :*

- La prédominance de pieds mâles et hermaphrodites peu productifs sur les pieds femelles qui assurent la quasi-totalité de la production ;*
- La réponse non favorable de la plante aux techniques de multiplication végétative classiques ;*
- Les fluctuations de productions annuelles des pieds femelles et les variations saisonnières de sexe chez les arbres mâles et hermaphrodites.*

*Ce travail qui analyse et tente d'interpréter certains aspects de la morphologie et de la biologie de la plante, a montré que le safoutier est une espèce monopodiale à croissance et à ramification, rythmiques ; à axes tous identiques et orthotropes et à sexualité latérale (modèle architectural de RAUH). Toutes les unités de croissance ne sont pas ramifiées ; la périodicité de la ramification est de 3 à 4 unités de croissance suivant la vigueur de l'axe. Le safoutier présente de multiples possibilités de "réitération" adaptatives et traumatiques pouvant être exploitées aux fins de multiplication végétative et de conduite de l'arbre.*

*Le régime de reproduction est allogame avec quelques possibilités d'autogamie chez les arbres mâles et hermaphrodites. Aussi bien chez les arbres mâles et hermaphrodites que chez les arbres femelles, l'anthèse commence tôt vers 4 heures du matin et s'achève vers 9 heures. Les taux de réceptivité maximale du stigmate ont été enregistrés juste après l'anthèse. A l'émission pollinique, le taux de viabilité pollinique est maximum (95 %). Le taux de germination maximum des grains de pollen est de 80 % dans un milieu gélosé sucré après 6 heures d'incubation. La pollinisation est entomophile, assurée essentiellement par des abeilles. Les taux de nouaison en pollinisation manuelle sont de l'ordre de 93 %. L'existence de fruits sans graines n'est pas liée au phénomène de parthénocarpie dans le vrai sens du terme.*

*Au terme de cette étude, quelques grands axes de recherche qui doivent soutenir les travaux d'amélioration sont dégagés : Etude du déterminisme du sexe, choix des critères de sélection et étude de leur héritabilité, puis sélection massale, ou hybridations suivies de clonages, selon le degré d'héritabilité des caractères à améliorer et selon leurs aptitudes à la combinaison. Pour les caractères dont l'amélioration nécessite des hybridations, la méthode de Sélection Récurrente Réciproque est proposée.*

*Mots-clés : Safoutier, Dacryodes edulis, Morphologie, Biologie, Amélioration*

## AVANT-PROPOS

*Le sujet de ce travail m'a été proposé par Monsieur NYA NGATCHOU dans le cadre du programme de recherche "Conservation des Ressources Phytogénétiques" de l'Institut de la Recherche Agronomique (IRA), dont il est responsable. Je tiens à le remercier pour tout son temps précieux qu'il a sacrifié pour suivre de bout en bout ce travail et ceci malgré ses multiples et lourdes responsabilités. Puisse-t-il voir en ce mémoire le mérite de la confiance qu'il avait placée en moi et ma disponibilité à la mériter davantage.*

*Mes remerciements s'adressent aussi plus particulièrement au Professeur HALLE de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc qui a bien voulu assurer la supervision de ces travaux. Il a lu et corrigé à maintes reprises mon manuscrit et a su me maintenir le moral toujours haut. Sa participation à ce jury malgré ses multiples occupations est une preuve de l'intérêt qu'il attache à mon travail et à ma personne.*

*Le Docteur AMOUGOU AKOA, chargé de cours à la Faculté des Sciences de Yaoundé a dirigé mes travaux avec efficacité et compétence. Ses observations m'ont permis d'améliorer la qualité du texte.*

*Pour la préparation de cette thèse, j'ai bénéficié de 3 voyages au Laboratoire de Cytogénétique du CIRAD à Montpellier, dirigé par J. SCHWENDIMAN. Le premier voyage (1986) était financé par le Fond d'Aide et de Coopération (FAC), et les deux derniers (1988 et 1989) par l'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM) dans le cadre du projet conjoint ORSTOM/MESIRES intitulé "Evolution des agrosystèmes et diffusion des plantes cultivées au Cameroun ", dirigé par C. SEIGNOBOS. Je tiens à exprimer toute ma gratitude au gouvernement Français et aux responsables de l'ORSTOM et de l'IRA pour avoir rendu possible ces voyages sans lesquels ce travail n'aurait pas été réalisé.*

*Au laboratoire de cytogénétique, j'ai bénéficié de la constante disponibilité du chef de laboratoire et de son équipe. Je remercie de tout coeur J. SCHWENDIMAN pour m'avoir fait partager sa grande expérience et sa parfaite maîtrise des problèmes relatifs à l'amélioration des plantes. Malgré ses multiples occupations, il a sacrifié énormément du temps pour déchiffrer mon manuscrit souvent inextricable. Son absence dans ce Jury est déplorable et tient aux revers de la conjoncture économique actuelle. Il demeure néanmoins mon principal soutien. Madame MICHAUX-FERRIERE doit être remerciée pour sa sympathie et ses encouragements. Monsieur ESCOUTE a mis à mon service toute sa compétence pour organiser mes manipulations et traiter mes photos, qu'il en soit remercié.*

*Ce travail n'aurait jamais vu le jour sans le soutien sur tous les plans de Monsieur GAILLARD, représentant de l'IRFA à Montpellier. Puisse ce travail contribuer à la connaissance des fruitiers tropicaux.*

*Ma dette de reconnaissance est grande envers le Directeur de l'IRA, le Docteur AYUK-TAKEM pour n'avoir jamais ménagé le moindre effort pour faciliter mes descentes sur le terrain et pour avoir accepté de juger ce travail.*

*Je sais gré au Directeur du CREPHY pour m'avoir aimablement autorisé de faire mes expérimentations dans le verger de son établissement.*

*Mon collègue J.Y. REY de l'IRFA, m'a apporté une aide inestimable dans la réalisation de ces travaux. C'est ici l'occasion de lui dire merci.*

*Je remercie Messieurs MALEY de l'ORSTOM, AMBASSA-KIKI (IRA/CNS), NGOLLO DINA (IRA) pour leur collaboration technique dans l'étude des grains de pollen, du système racinaire, et de la faune entomologique, respectivement.*

*Mademoiselle POITOUT Corinne, Secrétaire au CIRAD, a généreusement corrigé le texte sur disquette. Elle mérite toute ma reconnaissance pour avoir accepté de se donner tant de peine pour un travail bénévole.*

*Je tiens à exprimer toute ma gratitude à A. DUMERLE, M. PENEL, T. PHAM VAN documentalistes à l'IRFA, et J. BLANC, documentaliste au Laboratoire de Botanique Tropicale, pour leurs infinies patience et disponibilité.*

*Mes collègues FONDOUN et KAHO m'ont souvent accompagné dans mes observations. Qu'ils trouvent en ce mémoire le fruit de nos efforts conjugués.*

*Il est pratiquement impossible de ressortir dans cette page de remerciements les noms de tous ceux et celles qui m'ont, d'une manière ou d'une autre apporté leur aide précieuse en France comme au Cameroun. Que tous soient rassurés de ma gratitude.*

## SOMMAIRE

	Page
<b>PREAMBULE</b>	1
<b>CHAPITRE I : GENERALITES SUR LE SAFOUTIER</b>	4
<b>I. Noms vernaculaire, noms botaniques, position systématique.</b>	4
1. Noms vernaculaires	4
2. Noms botaniques	4
3. Position systématique	4
<b>II. Phytogéographie</b>	5
<b>III. Valeur nutritive du fruit, ethnobotanique.</b>	7
1. Valeur nutritive du fruits.	7
2. Ethnobotanique	9
<b>IV Revue de la bibliographie</b>	9
1. Description botanique	9
2. Qualité du bois	10
3. Biochimie	10
4. Biologie florale et germination	10
5. Multiplication végétative systématique	10
<b>V. Appareil végétatif</b>	11
1. La taille	11
2. Le port végétatif	11
3. Les feuilles	11

# **PREMIERE PARTIE : MORPHOGENESE DU SAFOUTIER**

<b>INTRODUCTION</b>	<b>13</b>
<b>CHAPITRE I : GENERALITES SUR L'ARCHITECTURE VEGETALE</b>	<b>14</b>
<b>I. L'architecture végétale</b>	<b>14</b>
1. Le mode de croissance	14
1.1. La croissance continue	14
1.2. La croissance rythmique	14
2. La ramification	15
2.1. La ramification continue	15
2.2. La ramification rythmique	15
2.3. Ordre de ramification	16
3. La différenciation morphologique des axes	16
4. La position de la sexualité	16
<b>II. Les modèles architecturaux et le diagramme architectural</b>	<b>17</b>
<b>III. Le phénomène de réitération</b>	<b>17</b>
1. La réitération adaptative	18
2. La réitération traumatique	18
<b>CHAPITRE II : LA GERMINATION</b>	<b>19</b>
<b>I. Le matériel</b>	<b>19</b>
<b>II. La durée de germination</b>	<b>19</b>
<b>III. Le taux de germination</b>	<b>20</b>
<b>IV. Conservation du pouvoir germinatif</b>	<b>20</b>
<b>V. Les stades de germination</b>	<b>22</b>

<b>VI. Conclusion</b>	<b>25</b>
<b>CHAPITRE III : LA CROISSANCE</b>	<b>26</b>
<b>I. Mise en évidence du rythme de croissance</b>	<b>26</b>
1. Matériel et méthode	26
2. Résultats	26
<b>II. Discussions</b>	<b>28</b>
<b>III. Mécanismes de la croissance rythmique</b>	<b>29</b>
1. Observation des safoutiers malades	30
2. Essais d'ablations de jeunes feuilles sur les plantes en pépinière	31
2.1. Matériel et méthode	31
2.2. Résultats	32
<b>CHAPITRE IV : LES UNITES DE CROISSANCE</b>	<b>36</b>
<b>I. Les stades du cycle morphogénétique chez le safoutier</b>	<b>36</b>
<b>II. Les types foliaires</b>	<b>40</b>
1. Les cataphylles	41
2. Les feuilles assimilatrices	41
3. Les feuilles abortives	42
<b>III. Les unités de croissance</b>	<b>42</b>
<b>IV. La ramification</b>	<b>46</b>
1. Localisation et rythme de la ramification	46
2. Ordre de ramification	48
3. Essais d'induction d'une ramification précoce	49

<b>V. La floraison</b>	<b>53</b>
1. L'âge de la floraison	53
2. Ordre de rameaux florifères position de la floraison	53
3. Influence de la floraison sur la ramification	54
 <b>CHAPITRE V : LA REITERATION</b>	 <b>56</b>
 <b>CHAPITRE VI : LE SYSTEME RACINAIRE</b>	 <b>59</b>
 <b>I. Matériel et méthode</b>	 <b>59</b>
 <b>II. Résultats</b>	 <b>59</b>
1. Les jeunes plants	59
1.1. Jeunes safoutiers âgés de 8 mois	59
1.1.1. Profil cultural	59
1.1.2. Profil racinaire	59
1.2. Jeunes safoutiers âgés de 2 ans	60
1.2.1. Profil cultural	60
1.2.2. Profil racinaire	61
2. Les grands arbres	62
 <b>III. Conclusion</b>	 <b>62</b>
  <b>DEUXIEME PARTIE : BIOLOGIE</b>	
  <b>CHAPITRE VII : ORGANES DE REPRODUCTION</b>	  <b>65</b>
 <b>I. Morphologie des fleurs</b>	 <b>65</b>
1. Fleurs mâles	65

2. Fleurs hermaphrodites	67
3. Fleurs femelles	67
<b>II. Le fruit</b>	67
<b>III. La graine</b>	70
<b>CHAPITRE VIII : DIOECIE, REPARTITION DES SEXES, MULTIPLICATION VEGETATIVE</b>	71
I La <b>diécie</b>	71
II. La <b>répartition des sexes</b>	72
III. La <b>multiplication végétative</b>	74
IV. <b>Discussion</b>	75
<b>CHAPITRE IX : ETUDE DE LA FLORAISON</b>	76
I. La <b>période d'induction florale</b>	76
II. La <b>période de floraison dans l'écologie de Yaoundé</b>	77
1. La grande floraison	77
2. La petite floraison	80
3. Discussion et conclusion	80
III. La <b>durée de floraison</b>	82
1. D'un arbre femelle	82
2. D'un arbre mâle-hermaphrodite	82
<b>CHAPITRE X : MORPHOLOGIE DES INFLORESCENCES ET DEVELOPPEMENT FLORAL</b>	83

<b>I. La morphologie florale</b>	<b>83</b>
1. Architecture de l'inflorescence	83
2. Mode de groupement de fleurs dans la panicule	84
<b>II. Les stades de floraison</b>	<b>86</b>
<b>III. Anatomie des organes reproducteurs</b>	<b>89</b>
1. Fleurs femelles et fleurs hermaphrodites	89
2. Fleurs mâles	90
<b>IV. Période d'anthèse</b>	<b>90</b>
1. Matériel et méthode	90
2. Résultats	90
2.1. Arbres mâles ou hermaphrodites	94
2.2. Arbres femelles	94
<b>V. Période de formation du sac embryonnaire</b>	<b>95</b>
1. Matériel et méthode	95
2. Résultats	95
<b>CHAPITRE XI : ECOLOGIE FLORALE</b>	<b>98</b>
<b>I. Les nectaires</b>	<b>98</b>
<b>II. Les osmophores</b>	<b>99</b>
<b>III. La faune entomologique</b>	<b>99</b>
1. Matériel et méthode	100
2. Résultats	100
2.1. Sur arbre femelle	105
2.2. Sur arbre mâle et hermaphrodite	105

<b>CHAPITRE XII : ETUDE DU POLLEN</b>	<b>107</b>
<b>I. La morphologie</b>	<b>107</b>
<b>II. Analyse de la viabilité pollinique</b>	<b>107</b>
1. Matériel et méthode	108
2. Résultats	109
<b>III. Essai de culture <u>in-vitro</u> de grains de pollen</b>	<b>112</b>
1. Matériel et méthode	113
2. Résultats	114
<b>CHAPITRE XIII : POLLINISATION ET ETUDE DES POSSIBILITES D'AUTOFECUNDATION CHEZ LES ARBRES MALES ETHERMAPHRODITES</b>	<b>117</b>
<b>I. Pollinisation</b>	<b>117</b>
1. Pollinisation manuelle	117
1.1. Matériel et méthode	117
1.2. Résultats	117
2. Pollinisation naturelle (par les insectes)	118
2.1. Matériel et méthode	118
2.2. Résultats	118
<b>II. La période de réceptivité des stigmates</b>	<b>121</b>
1. Matériel et méthode	122
2. Résultats	122
<b>III. Etude de la compatibilité</b>	<b>125</b>
1. Matériel et méthode	125
2. Résultats	126

<b>CHAPITRE XIV : LA FRUCTIFICATION</b>	<b>129</b>
<b>I. La croissance du fruit</b>	<b>129</b>
<b>II. Les infrutescences</b>	<b>130</b>
<b>III. La croissance de la graine</b>	<b>131</b>
1. Observation macroscopique	131
2. Etudes cytologiques	131
<b>IV. Parthénocarpie</b>	<b>134</b>
<b>Conclusion générale et perspectives d'amélioration</b>	<b>137</b>
<b>Bibliographie</b>	<b>146</b>
<b>Illustrations photographiques</b>	
<b>Liste des tableaux et des figures</b>	
<b>Annexe</b>	

## PREAMBULE

Depuis bientôt une cinquantaine d'années, la plupart des plantes cultivées au Cameroun, soit pour leur intérêt alimentaire, soit pour leurs intérêts économique et commercial, font l'objet de travaux de recherche. Des résultats intéressants ont été obtenus et de meilleures techniques culturales adoptées. Des formulations chimiques sont recommandées pour la protection des cultures contre les maladies cryptogamiques et les insectes. Des progrès ont été enregistrés sur le plan de la transformation et de la conservation des récoltes (NYA NGATCHOU, 1985).

Malgré ces efforts visant à connaître nos cultures et à accroître la production, il apparaît qu'un grand nombre d'entre elles, ayant une valeur alimentaire et commerciale certaine dans le milieu traditionnel africain, n'ont pas encore fait l'objet d'une investigation scientifique sérieuse, la principale raison étant que, la recherche était jusqu'à une date très récente orientée prioritairement vers les cultures d'exportation (caféier, cacaoyer, hévéa, cotonnier...) délaissant ainsi les cultures traditionnelles.

Dans le but de combler cette lacune, le comité des programmes de l'Institut de la Recherche Agronomique (IRA) dans sa session de février 1984 a décidé d'inclure l'étude du safoutier, *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J Lam. dans les programmes "Fruitiers divers" et "Conservation des ressources génétiques".

Bien qu'il soit difficile de trouver des statistiques relatives à la production nationale et à la commercialisation des safous, il y a de bonnes raisons d'affirmer, au vue de la place qu'ils occupent sur le marché, que les safous procurent aux paysans des Provinces du Centre, Sud, Littoral, Sud-Ouest, Ouest et Nord-Ouest des revenus non négligeables.

Sur le plan nutritionnel, des analyses biochimiques effectuées par divers auteurs ont montré que la pulpe comestible est riche en corps gras et acides aminés.

A partir des études basées sur le nombre moyen de fruits par arbre d'une part, et d'autre part sur la teneur moyenne de la pulpe en corps gras, UMORU OMOTI *et al.* (1987) arrivent à la conclusion qu'un arbre peut produire environ 60 Kilogrammes d'huile par an, soit 6 tonnes d'huile pour un hectare de verger (100 arbres). D'après GIACOMO (1985), cette huile peut être utilisée aussi bien dans l'industrie cosmétique que dans l'industrie alimentaire.

A ces considérations économiques et alimentaires, il faut ajouter des données d'ordre agrobiologiques : alors que le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) et le cocotier (*Cocos nucifera*) sont confinés aux écologies chaudes et humides de la Province du Littoral et ses environs, le safoutier pousse dans presque toutes les Provinces du pays à l'exception du nord et de l'Extrême-Nord qui présentent une très faible pluviométrie. C'est aussi le cas pour l'arachide mais non pour les autres plantes oléifères du Cameroun, souvent réduites à une écologie étroite.

Si l'importance du safoutier dans le milieu traditionnel Africain n'est plus à démontrer, il importe de souligner que la production des safous se heurte à un certain nombre de contraintes :

- L'espèce ne se prête pas aux techniques de la multiplication végétative classique (bouturage, greffage, marcottage...), et la seule méthode de multiplication jusqu'ici pratiquée est le semis.

- Une population de safoutiers issue de semis présente toujours une forte proportion d'individus qui produisent peu ou pas du tout, et évidemment un nombre très réduit d'arbres productifs.

- Ceux des arbres donnant une production satisfaisante ne reproduisent généralement pas les caractères maternels (précocité de fructification, grosseur du fruit, épaisseur et goût de la pulpe...) qui ont guidé le choix du paysan qui les a plantés.

- On ignore tout ou presque, du mode de construction de l'appareil végétatif, de la morphologie du système racinaire et de sa dynamique de croissance. Cette liste n'est pas exhaustive.

L'étude du safoutier ainsi énoncée comporte beaucoup d'aspects qui, en toute objectivité, ne peuvent pas être tous abordés à la fois dans le cadre de ce mémoire. De ce fait, la "Morphologie" et la "Biologie" ont été retenues, ceci en raison de leurs importances agronomique et sylvicole. L'amélioration génétique d'une espèce passe par la maîtrise de ses mécanismes de reproduction. Les étapes qui conduisent à la mise en place de la forme adulte d'un végétal ne relèvent jamais du hasard. Chaque espèce possède une stratégie de croissance et de développement, d'origine génétique. Cette dernière peut être modifiée dans un sens d'adaptation aux contraintes de l'environnement. Pour répondre aux exigences de l'arboriculture moderne, la connaissance des lois qui gouvernent l'édification de cette architecture est devenue d'une grande utilité pour l'établissement et la conduite des vergers.

Dès le démarrage des travaux en 1985, nous nous sommes donné pour tâche de suivre et décrire les événements marquants de la vie de la plante, de la germination à l'âge adulte (floraison); déterminer et décrire l'unité de croissance (HALLE et MARTIN, 1968 ; HALLE et OLDEMAN, 1970 ; HALLE *et al.*, 1978) , ainsi que ses variations éventuelles dans le temps et dans l'espace. La morphologie du système racinaire ainsi que le profil cultural et le profil racinaire ont été étudiés dans la collection de travail à Minkoa-meyos (station de Nkolbisson).

Toutes les observations ont été faites dans les conditions naturelles de Yaoundé. Aucune mesure n'a été réalisée dans les conditions contrôlées.

Dans le domaine de la biologie, nous avons procédé à une description morphologique des fleurs en vue de déterminer avec précision la répartition des sexes chez le safoutier, de situer les périodes de floraison et de fructification dans l'écologie de Yaoundé, les moyens à notre disposition ne nous permettant pas d'étendre cette analyse à d'autres provinces qui, de toute évidence, présentent des variations locales. Le transfert du pollen chez le safoutier étant assuré par les insectes, il nous a paru utile de procéder à un inventaire de la faune entomologique pendant la floraison afin de déterminer les insectes qui interviennent dans ce transfert. Il a été possible à l'aide des essais de pollinisation manuelle, d'estimer les taux de fécondation et de déterminer la période de réceptivité maximale des stigmates. Les études sur le pollen, notamment la germination *in vitro* ont été des plus problématiques, en raison de la complexité naturelle du matériel biologique et du manque d'équipement scientifique approprié. Ainsi, l'allongement des tubes polliniques n'a pu être mesuré ni dans le stigmate, ni dans le milieu artificiel de culture et les résultats obtenus dans ce chapitre se limitent aux taux de nouaison et aux taux de germination dans différents milieux de culture, respectivement.

## CHAPITRE I : GENERALITES SUR LE SAFOUTIER

### I. NOMS VERNACULAIRES

#### 1. Noms vernaculaires:

Au Cameroun, les appellations vernaculaires sont aussi diverses que les langues : letsé, ekiép (Dschang), tchou (Bangangté), che (Bafang), youom (Bamoun), assa (Bassa, Ewondo, Eton), kiyom (Bafia)...

Le nom de "safoutier" donné à cette plante dérive de l'appellation vernaculaire "NSAFOU" en Kikongo (au Zaïre). Ainsi, les premiers explorateurs arrivés sur place ont donné au fruit le nom de safou et à l'arbre celui de safoutier. Il en est de même du nom de "Atangatier" qui est l'appellation la plus répandue au Gabon, les populations locales connaissant l'espèce sous le nom de "Atanga". La plante est connue en anglais sous les noms de "Bush butter tree" et de "Native pear".

#### 2. Noms botaniques:

Plusieurs botanistes, à diverses époques, se sont intéressés au safoutier et lui ont donné des noms variés qui constituent aujourd'hui des synonymes : *Pachylobus edulis* G. Don (1832); *Canarium edule* Hook. (1839); *Canarium mubafo* Ficalho (1881); *Canarium saphu* Engl. (1893); *Pachylobus saphu* Engl. (1896); *Soreindeia deliciosa* A. Chev. ex. Hutch & Dalz. (1928); *Dacryodes edulis* H.J. Lam (1932).

#### 3. Position systématique:

*Dacryodes edulis* est une espèce de la grande famille des *Burseraceae*. D'après CHEVALIER (1916), cette famille séparée de celle des *Anacardiaceae* qui constitue aujourd'hui une famille voisine, comprend en Afrique Equatoriale 4 genres :

*Aucoumea* Pierre, constitué d'une seule espèce, *A. klaineana*, le célèbre *Okoumé* (Gabon, Congo, Zaïre, Cameroun).

*Canarium* L., 85 espèces répandues à travers toutes les régions tropicales de l'Océanie, de l'Asie de l'Est, de l'Afrique et de Madagascar. La plus connue au Cameroun est *C. schweinfurthii*, à fruits également riche en corps gras.

*Santiria* Blume, 20 espèces en Malaisie et une seule espèce en Afrique Centrale, bien connue au Cameroun sous le nom d'"EBAP", *S. trimera*.

*Dacryodes* Vahl, possède 11 espèces réparties en Afrique Centrale et en Afrique de l'Ouest. Le genre *Dacryodes* d'après Lam (cité par AUBREVILLE, (1962), qui en a publié une révision en 1932 possède au total 34 espèces regroupées en 3 sections :

- La section *Archidacryodes* en Amérique tropicale (Antilles, Pérou) avec deux espèces.
- La section *Pachylobus*, en Afrique tropicale, 19 espèces.
- La section *Curtisina* en Indo-Malaisie avec 13 espèces.

Parmi les 19 espèces que compte le genre *Dacryodes* en Afrique tropicale, 11 ont été inventoriées au Gabon. A cet égard, le Gabon apparaît comme un centre de diversité du genre *Dacryodes* (AUBREVILLE, *op. cit.*).

Au Cameroun, la flore des *Burseraceae* n'est pas encore étudiée, mais les espèces suivantes sont cependant bien connues et montrent, en ce qui concerne le genre *Dacryodes* une distribution plus ou moins large suivant les régions : *D. edulis*, *D. buettneri*, *D. klaineana* et *D. macrophylla*. Toutes ces espèces produisent des fruits comestibles (VIVIEN et FAURE, 1984).

OKAFOR (1983), avait entrepris des recherches en vue d'établir une délimitation variétale au sein de l'espèce *D. edulis*. Après la comparaison de quatorze caractères morphologiques analysés, seule la taille du fruit a été retenue comme caractère discriminant. Sur la base de ce caractère, l'auteur a conclu à l'existence de 2 taxa :

- *D.edulis* var. *edulis* : fruit large, plus de 5 cm de longueur sur 2,5 cm de largeur.
- *D.edulis* var. *parvicarpa* : fruit petit, moins de 5cm de longueur sur 2,5 cm de largeur.

Dans le cadre de ce mémoire, aucune étude précise visant à la délimitation variétale n'a été réalisée, mais la réalité nous semble beaucoup plus complexe, vue la grande diversité de formes, de dimensions et de couleurs à maturité qui caractérisent les safous rencontrés au Cameroun (figure XV).

## II . PHYTOGEOGRAPHIE

Le safoutier est un arbre fruitier oléifère de la famille des *Burseraceae* cultivé en milieu traditionnel Africain dans les zones équatoriale, tropicale humide ou tropicale d'altitude. C'est une plante extrêmement rustique s'accommodant d'une vaste gamme de conditions d'ensoleillement de température et de pluviométrie, et de conditions édaphiques, poussant aussi bien en basse (Province du littoral au niveau de la mer) qu'en haute altitude (Provinces de l'Ouest et du Nord-Ouest à plus de 2 000 m d'altitude). Au Cameroun, à l'exception des provinces du Nord et de l'Extrême-Nord, il se développe normalement dans toutes les provinces où il présente des variations phénologiques en rapport avec les paramètres locaux du climat et du sol.

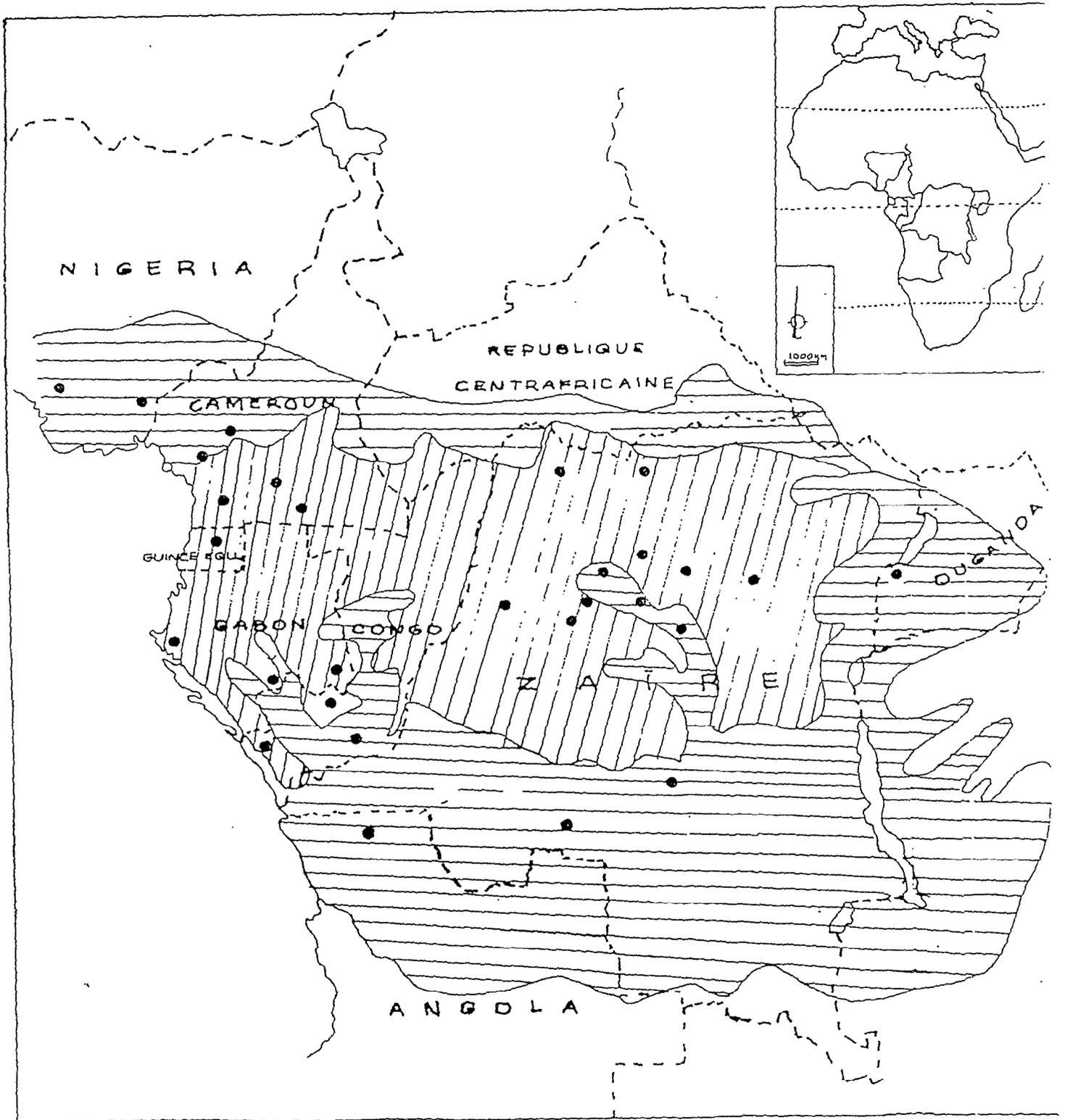


Fig II : Répartition géographique du safoutier en Afrique (D'après TROUPIN, 1950), assortie des limites de la forêt :  
 zone de forêt dense      formations forestières dégradées  
 (source : Grand Atlas du Continent Africain, édition jeune Afrique, 1973).

D'après AUBREVILLE (1962), cette plante est originaire du Sud du Nigéria, du Congo et peut-être du Cameroun. C'est l'une des rares espèces d'origine africaine, réellement cultivée par les autochtones de l'Afrique centrale, du Golfe de Guinée et du bassin intérieur du Congo. Son aire de répartition actuelle due à la culture s'étend de l'Afrique Centrale jusqu'en Ouganda à l'Est et jusqu'en Angola au Sud (Fig. II). Sa culture au Cameroun date vraisemblablement d'une époque assez reculée. C'est ainsi que dans une étude historico-sociologique des noms des quartiers de la ville de Yaoundé renvoyant aux éléments du cadre naturel, MEBENGA TAMBA (1985) note que le quartier "MESSA" ou pluriel de "ASSA" qui signifie *Dacryodes edulis*, symbolise pour ainsi dire la culture d'une plante fruitière domestiquée peut-être par les Bassa, anciens habitants de la région peu après les pygmées.

### III. VALEUR NUTRITIVE DU FRUIT ; ETHNOBOTANIQUE

#### I. Valeur nutritive du fruit:

UCCIANI et BUSSON (1963), UMORO UMOTI *et al.*, (1987) ont montré que la teneur en huile de la pulpe varie de 33 à 65 % suivant l'origine et le degré de maturité du fruit, et que cette huile renferme tous les acides gras rencontrés dans les huiles végétales :

Acide palmitique :	36,5 %
Acide oléique :	33,9 %
Acide linoléique :	24,0 %
Acide stéarique :	5,5 %

(Pourcentage par rapport aux acides gras totaux)

UMORO UMOTI *et al.*, ont analysé les autres constituants de la pulpe et abouti aux résultats ci-après :

Tableau I

Composition de la pulpe (% en poids de matière sèche)

Huile	31,9 %
Protéines (N x 6,25)	25,9 %
Cendre	10,8 %
Fibre	17,9 %
Energie (Kcal pour 100 g)	444,7

Tableau II

## Composition minérale de la pulpe dégraissée

Eléments Poids (mg/100 g de matière sèche)

Ca	690
Mg	450
K	2 380
P	220
Na	80

Tableau III

## Teneur en acides aminés

Acides aminés essentiels		Acides aminés non indispensables	
	Taux (%)		Taux (%)
Lysine	6,27	Aspartate	15,06
Histidine	2,41	Serine	4,86
Phénylalanine	2,97	Glutamate	17,04
Leucine	9,57	Proline	6,59
Isoleucine	3,87	Glycine	2,64
Thréonine	4,39	Alanine	7,71
Méthionine + Cystine	1,02	Tyrosine	4,97
Valine	3,73		
Arginine	3,34		

En plus des acides gras et des acides aminés, la pulpe renferme une bonne proportion (24,5 %) d'acide ascorbique (ACHINEWHU, 1983).

Ces analyses montrent que le fruit possède une valeur nutritive élevée et que l'amélioration de l'espèce et sa vulgarisation peuvent permettre d'apporter un complément énergétique et protéinique non négligeable à l'alimentation dans certains pays d'Afrique tropicale et équatoriale.

## 2. Ethnobotanique:

Dans certaines régions du pays, au delà de l'intérêt économique du safoutier, l'espèce possède une valeur traditionnelle importante, comparable à celle de la noix de cola. Les recettes culinaires à base des safous sont variées, ainsi que l'utilisation des organes végétatifs aux fins médicamenteuses.

Chez les Bamiléké, le safoutier est un arbre sacré sur lequel les femmes ne doivent pas grimper. Il est déconseillé de ramollir la pulpe en la faisant cuire dans de l'eau bouillante. Car ceci entraînerait, dit-on, au niveau de l'arbre, la perte de sa capacité à produire les fruits de bonne qualité gustative. En revanche, la méthode de cuisson sur la braise ou sous la cendre chaude est recommandée. Les fruits ainsi préparés sont consommés avec du maïs, du plantain, rôtis, ou encore les tubercules ou les bâtons de manioc.

Chez les Bamoun, avant la cuisson, les fruits sont dénoyautés. La pulpe est également débarrassée de l'endocarpe mince qui lui est généralement solidaire. La macération après cuisson dans une casserole permet d'obtenir une pâte huileuse à laquelle on ajoute divers aromates et condiments locaux, ainsi que des crevettes. La pâte ainsi obtenue se mange avec du plantain, du manioc, du gâteau de maïs, et du couscous.

C'est dans l'ethnie Bamoun que l'utilisation médicinale des feuilles, des racines et de l'écorce est la plus répandue. On note malheureusement une réticence des paysans à divulguer les vertus médicamenteuses et les modes d'utilisation de ces organes.

ACHINEWHU (1983) a précisé que la cuisson des fruits dans de l'eau bouillante permet de conserver à la pulpe un bon pourcentage d'acide ascorbique, contrairement à la méthode de cuisson sous la cendre chaude ou sous la braise.

## IV. REVUE DE LA BIBLIOGRAPHIE SUR LE SAFOUTIER

Ainsi que nous l'avons signalé plus haut, la revue de la bibliographie sur le safoutier montre que malgré son importance dans certains pays africains tels le Cameroun, le Nigéria le Congo, le Gabon, le Zaïre, cette espèce reste insuffisamment connue. Il existe néanmoins des travaux consacrés à divers aspects de l'étude de cette plante :

### 1. Description botanique

HEDIN (1930), dans un ouvrage consacré à la forêt du Cameroun a décrit en quelques lignes l'arbre et son fruit. HUTCHINSON et DALZIEL (1928, 1937, 1958), BOURDEAUT (1971) ont fait une description des organes végétatifs et des organes reproducteurs. Mais c'est AUBREVILLE (1962) qui dans la Flore du Gabon, en a donné la plus détaillée.

## 2. Qualité du bois

CHEVALIER (1916), NORMAND (1948), RAPONDA-WALKER et SILLANS (1961), se sont intéressés à la qualité du bois et ont conclu que le safoutier fournit un bois tendre facilement déroulable et comparable à celui de l'Acajou.

## 3. Biochimie

Des analyses biochimiques de la pulpe ont été réalisées par ADRIENS (1943), UCCIANI et BUSSON (1963), BUSSON (1965) et MENSIER (1957). Les résultats les plus récents dans ce domaine sont ceux de ACHINEWHU (1983) et de UMORU OMOTI *et al.* (1987). Tous sont unanimes sur la haute teneur de la pulpe en acides gras et en acides aminés. YOUMBI *et al.*, (1989) relèvent une différence de constitution chimique entre les fruits "longs" et les fruits "courts".

## 4. Biologie florale et germination

Une étude de la biologie florale avait été entreprise par GIACOMO (1982) dans le cadre d'un projet FAO/PAM au Gabon. Elle a abouti à un rapport de 8 pages non publié.

En 1987, YOUMBI analyse l'évolution des réserves cotylédonnaires suivant les stades de germination ainsi que l'influence de l'intégrité des lobes cotylédonnaires sur la germination.

## 5. Multiplication végétative et systématique

A la suite des essais de multiplication végétative (bouturage, marcottage et greffage), PHILIPPE (1957) arrive à la conclusion que "*Dacryodes edulis*, en raison de la faible vitalité de son appareil végétatif et de son inaptitude à produire aisément des racines adventives, est une espèce rebelle à la multiplication végétative classique".

En 1983, OKAFOR entreprend une étude sur la délimitation variétale au sein de l'espèce et conclut à l'existence de 2 "variétés".

## V. APPAREIL VEGETATIF

### 1. La taille

Le safoutier est un arbre à feuillage persistant, pouvant atteindre 8 à 18 mètres de haut et 0,5 à 1 m de diamètre quand il est cultivé en milieu ouvert. En forêt, il peut atteindre une hauteur de 45 m de haut et un diamètre de 1,5 m (CHEVALIER, 1916).

### 2. Le port végétatif

Le tronc est droit et cylindrique. La base ne présente ni épaissements, ni contreforts. Mais le caractère cylindrique du tronc ne peut être généralisé à tous les safoutiers observés au Cameroun. Tout dépend de la précocité de la ramification, variable suivant les individus et qui joue un rôle déterminant sur la forme du tronc. L'écorce est gris cendré et se débite en petites plaquettes. La section de l'écorce est rose pâle et mesure 1 cm d'épaisseur.

La cime est plus ou moins profonde, à sommet généralement arrondi (Planche 1, Photo A). Le safoutier peut ainsi être classé parmi les arbres à structure en boule tel que décrit par AMOUGOU AKOA (1981). Mais le mode d'édification qui conduit à cette structure est différent de celui des autres espèces citées en exemple par l'auteur (*Dacryodes macrophylla*). Nous verrons plus loin (CHAP. sur la Morphogénèse), que la floraison bien que latérale, joue un rôle dans la stratégie d'occupation de l'espace par l'arbre.

### 3. Les feuilles

Le schéma de la figure II donne la morphologie d'une feuille adulte.

Elles sont composées imparipennées. Le nombre de folioles par feuille varie suivant les individus et suivant l'âge. En général les feuilles primaires ont chacune 3 folioles, rarement 5. Chez les plantes adultes, les feuilles sont formées de 4 à 12 paires de folioles. La taille et la forme des folioles varient du sommet à la base de la feuille (Fig. I). Les 2 premières folioles de la base foliaire ont leurs faces supérieures tournées contre la tige ; C'est un caractère constant. On ne sait pas si ces folioles jouent un rôle de protection pour les bourgeons situés aux aisselles des feuilles qui les portent.

La disposition des folioles sur le rachis est parfois opposée parfois alterne ou encore les deux à la fois sur la même feuille ou sur les feuilles différentes d'un même individu.

De couleur rose-violet au stade juvénile, elles deviennent vert-tendre ou vert-clair à maturité. La face inférieure montre une pubescence formée de poils raides et de poils étoilés très denses à la base de la nervure principale. Cette pubescence, très marquée chez les jeunes feuilles, disparaît lorsqu'elles deviennent âgées.

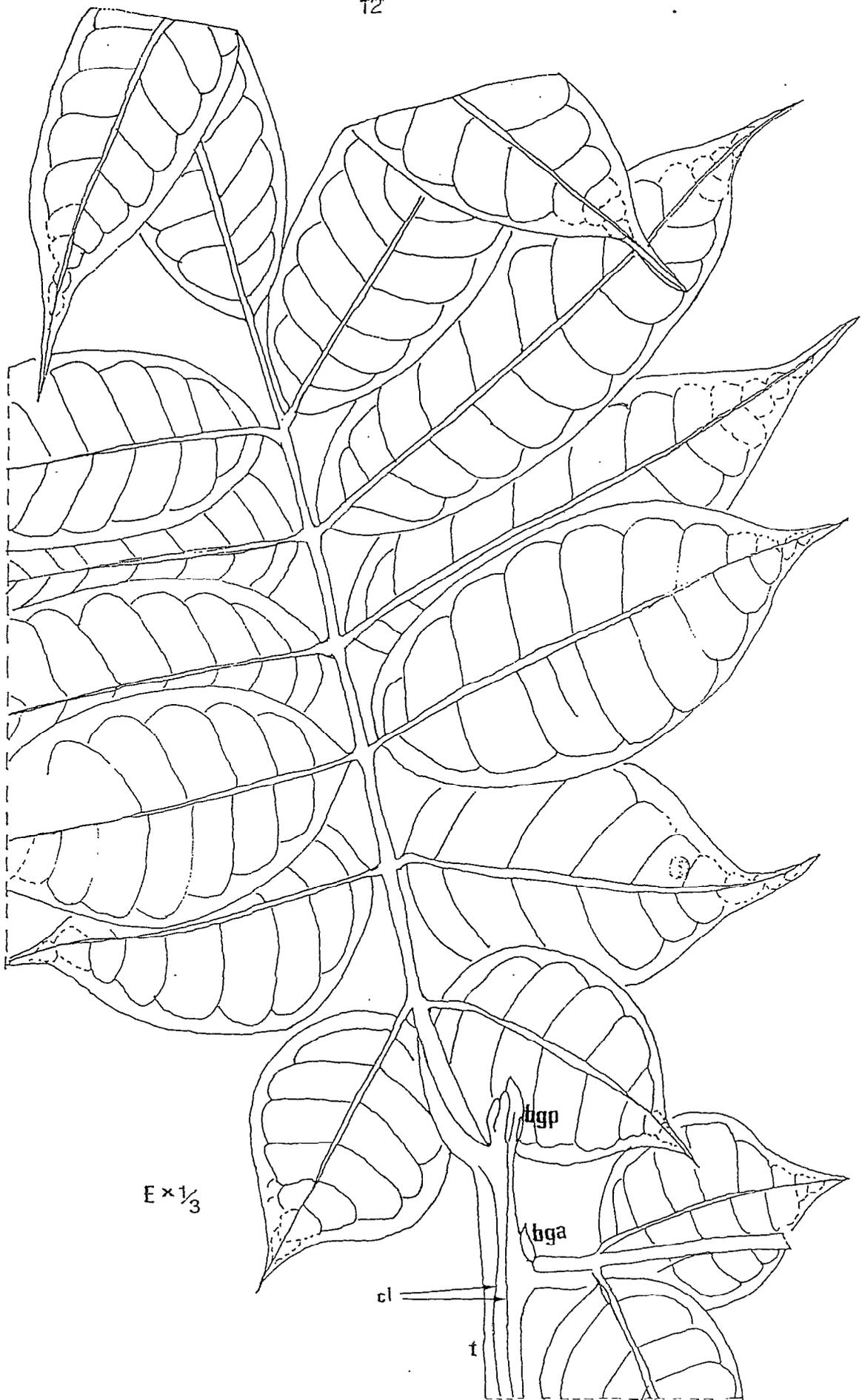


Fig I : Morphologie d'une feuille adulte.  
 bgp, bourgeon principal en repos ; bga, bourgeon axillaire ; t,  
 tige ; cl, canelures longitudinales.

PREMIERE PARTIE :

MORPHOGENESE VEGETATIVE DU SAFOUTIER

## INTRODUCTION

Nous abordons dans la première partie de ce mémoire l'étude de la morphogénèse végétative du safoutier. Cette étude touchera plus particulièrement les parties aériennes de l'arbre, le système racinaire n'ayant fait l'objet que d'une étude morphologique descriptive sommaire, en raison des moyens d'investigation réduits mis à notre disposition (absence de minirhizotron et de caissons à brouillard nutritif).

Toute plante est bâtie suivant une architecture qui est l'expression de diverses étapes morphogénétiques par lesquelles elle est passée, depuis la germination jusqu'au stade adulte. Cette architecture dépend donc de la nature morphogénétique des éléments constitutifs ainsi que de leur disposition les uns par rapport aux autres dans l'espace.

Le modèle architectural ainsi obtenu ne reste pas une structure élémentaire isolée mais adopte une stratégie spécifique d'occupation de l'espace qui peut selon les cas être :

- Soit un accroissement de volume considérable de l'architecture initiale restée unique : c'est le phénomène de "Gigantisme".

- Soit la répétition un grand nombre de fois de cette architecture élémentaire : c'est le phénomène de "réitération" (OLDEMAN, 1974; HALLE et OLDEMAN, 1970 ; HALLE *et al.*, 1978 ; HALLE, 1986 ; HALLE et EDELIN, 1986).

Cette architecture ainsi que ses modalités d'expression sont contenues dans le programme génétique de la plante mais sont susceptibles de subir d'importantes modifications imposées par les contraintes du milieu (HALLE, 1978).

Nous nous proposons de décrire chez le safoutier les différentes étapes qui conduisent à cette architecture, de la germination à la floraison. Nous insisterons sur "l'unité de croissance" (HALLE et MARTIN, 1968), ainsi que sur les variations qualitatives et quantitatives, dans l'espace et dans le temps des éléments qui la composent. Mais avant de passer à cette description, il nous semble important de consacrer un chapitre aux généralités sur l'architecture végétale, données fondamentales qui nous ont guidé tout au long de nos observations et qui sont indispensables pour la compréhension du reste du travail.

## CHAPITRE I : GENERALITES SUR L'ARCHITECTURE VEGETALE

### I. L'ARCHITECTURE VEGETALE

HALLE et OLDEMAN (1970), HALLE *et al.*, (1978), EDELIN (1984) ont défini les 4 principaux éléments de base sur lesquels est fondée l'étude architecturale :

- Le mode de croissance,
- Le mode de ramification,
- La différenciation morphologique des axes,
- Et la position de la sexualité.

#### 1. Le mode de croissance

La croissance en longueur d'une plante s'effectue grâce à l'activité du méristème apical. Suivant les espèces, le déroulement de la croissance peut revêtir 2 modalités différentes : la croissance rythmique ou la croissance continue.

##### 1.1. La croissance continue

La croissance est dite continue lorsque le temps qui sépare la formation des organes (feuilles et entre-nœuds) et leur déploiement est constant. Ainsi la composition du bourgeon en ébauches foliaires et internodales est sensiblement constante quelle que soit la période d'observation.

##### 1.2. La croissance rythmique

La croissance est qualifiée de rythmique lorsqu'elle présente une succession régulière de phases de croissance et de phases de repos qui interviennent alternativement. Chez les espèces de climat tempéré, les niveaux d'arrêt de croissance sont marqués sur l'axe par des cicatrices laissées par des cataphylles caduques et par une série d'entre-nœuds courts. Chez certaines espèces tropicales la production de petites feuilles ou de feuilles écailleuses caduques marque aussi le niveau d'arrêt de croissance.

Contrairement à la croissance continue, le nombre d'ébauches foliaires, de bourgeons axillaires et d'entre-nœuds dans un bourgeon varie selon le stade phénologique de celui-ci. D'après HALLE *et al.*, (1978), la mesure de la hauteur du plant en fonction du temps constitue le critère le plus objectif pour distinguer la croissance rythmique et la croissance continue.

## 2. La ramification

Suivant les espèces, les feuilles possèdent à leur aisselle un ou plusieurs bourgeons. La ramification est le développement de ces bourgeons axillaires en rameaux. Ces bourgeons peuvent se développer pendant que le bourgeon terminal continue son activité, on obtient alors une plante à tronc unique portant des rameaux latéraux: c'est un monopode (on parle de croissance monopodiale). Ex. : *Pinus sp.*, *Terminalia superba*, *Dacryodes edulis*, ...

Chez certaines espèces par contre, les rameaux latéraux ne se mettent en place que lorsque le bourgeon terminal se nécrose : c'est le cas dans le modèle de Prévost de *Alstonia boonei* (*Apocynaceae*) et *Euphorbia pulcherrima* (*Euphorbiaceae*), de *Theobroma cacao* (*Sterculiaceae*), dans le modèle de NOZERAN; ou se transforme en fleur. Dans ces deux cas de ramification, on aboutit à une architecture dite sympodiale. En dehors de ces deux modes de ramification monopodial et sympodial, la ramification peut se faire suivant 3 modalités différentes : continue, rythmique, ou diffuse.

### 2.1. La ramification continue

Dès que la plante atteint sa maturité de ramification, toutes les aisselles foliaires portent normalement un rameau.

### 2.2. La ramification rythmique

La ramification est dite rythmique lorsque certains bourgeons axillaires seulement se développent en rameaux après une période plus ou moins longue de croissance sans ramification. On distingue deux variantes déterminées par la période de développement des rameaux par rapport à celle de la mise en place des bourgeons dont ils sont issus. Ainsi :

- La ramification est dite sylleptique si les bourgeons se développent en rameaux immédiatement après leur formation.

- Si par contre les bourgeons entrent dans une phase de repos plus ou moins longue avant de se développer en rameaux, on parlera de ramification proleptique.

Dans certains cas, il est difficile de classer certaines espèces dans les types de ramification continue ou rythmique. Ceci pour la simple raison que les rameaux prennent naissance à quelques aisselles foliaires seulement, d'une manière apparemment anarchique : on parle de ramification diffuse.

### 2.3. Ordre de ramification

Les rameaux ainsi produits par l'axe principal issu de la graine (axe d'ordre 1), vont se ramifier à leur tour et ainsi de suite. On obtient un système de ramification dans lequel les rameaux sont ordonnés suivant leur période d'apparition les uns par rapport aux autres. On a ainsi les rameaux d'ordre 1,2,3,..., le système peut être plus ou moins complexe suivant les espèces. Au sein d'un système ramifié monopodial, tous les axes d'un même ordre et situés à un même niveau possèdent des caractères morphologiques et physiologiques identiques et ont un avenir analogue (EDELIN, non publié).

### 3. La différenciation morphologique des axes

La direction de croissance d'un axe peut être verticale, horizontale ou intermédiaire entre ces deux positions extrêmes. La disposition des feuilles sur l'axe (phyllotaxie), ou celle des rameaux sur l'axe qui les porte, semble être en rapport étroit avec cette direction de croissance. C'est ainsi que les axes ayant une direction de croissance verticale (axe orthotrope) présentent généralement une phyllotaxie spiralée ou décussée et des rameaux à disposition radiale ou verticillée.

L'orthotropie est dite simple "lorsque tous les axes d'un système ramifié sont dressés et équivalents". Elle est dite complexe lorsque les axes présentant les caractères d'orthotropie simple, par suite d'un développement plus important, ont tendance à s'affaisser et à s'étaler latéralement.

### 4. La position de la sexualité

Si les bourgeons constituent le siège de l'activité de croissance et de ramification des végétaux, ils n'en demeurent pas moins les centres où s'ébauchent fleurs et inflorescences. Ainsi, suivant les espèces, la floraison peut intervenir en position terminale ou latérale, et par conséquent jouer un rôle plus ou moins important sur la croissance et la ramification de l'arbre. C'est pour cela que les types de ramifications monopodiale ou sympodiale, et par conséquent l'architecture de la plante dépend, pour une bonne part, de la position des inflorescences sur la plante. Selon les espèces, la sexualité peut se localiser préférentiellement ou exclusivement sur un ordre de ramification donné. C'est ce qui a fait dire à COSTES (1988) que les recommandations pour la taille des arbres fruitiers devraient se fonder sur la connaissance préalable de certaines données architecturales.

## II. LES MODELES ARCHITECTURAUX ET LE DIAGRAMME ARCHITECTURAL

Les quatre éléments ci-dessus énumérés se combinent entre eux pour déterminer l'architecture de la plante. Théoriquement leurs combinaisons aboutiraient à un nombre élevé de modèles. Mais une trentaine d'entre elles seulement ont pu être jusqu'ici inventoriées et constituent les modèles architecturaux (HALLE *et al.*, 1970, 1978).

Un modèle architectural donné peut intéresser un grand nombre d'espèces. Mais une espèce végétale appartenant à un modèle architectural défini est susceptible de présenter dans l'expression du modèle, des particularités spécifiques que ne laisse pas ressortir le modèle pris dans sa globalité. La description fine des axes successifs qui rentrent dans la séquence de différenciation de l'individu depuis la germination jusqu'à la sexualité permet de dresser ce que EDELIN (1984) appelle le Diagramme architectural de l'espèce : c'est le "portrait robot d'un individu jeune et représentatif de son espèce".

## III. LE PHENOMENE DE REITERATION

Une fois que le jeune arbre a acquis le modèle architectural caractéristique de son espèce il cherche à occuper le maximum d'espace afin d'accroître sa captation de l'énergie lumineuse et maximiser sa photosynthèse et sa production. C'est OLDEMAN (1974) qui définit l'apparition d'axes surnuméraires recopiant partiellement ou totalement le modèle architectural de l'espèce sous le nom de "REITERATION". Selon cet auteur en effet " la réitération est un mode de ramification qui est impossible à prévoir avec les seules données du modèle, et qui mène à la duplication complète ou partielle de ce modèle à partir d'un méristème qui n'est pas contenu dans l'embryon". Cette définition a été reprise par EDELIN (1977, 1984), CASTRO E SANTOS (1980), COSTES (1988).

D'après HALLE (1986), le modèle architectural est répété (ou réitéré) en un très grand nombre d'exemplaires et se trouve sous une forme miniaturisée dans la cime. L'arbre est alors fait d'une grande collection d'arbres identiques, tous conformes dans leur principe de construction au modèle architectural initial. A ces ensembles, EDELIN (1984) donne le nom de "complexes réitérés".

La réitération peut se réaliser suivant deux modalités principales : la réitération adaptative et la réitération traumatique.

## 1. La réitération adaptative

La réitération adaptative est celle qui intervient pendant le développement normal de l'individu dont elle constitue une étape génétiquement programmée. Elle s'effectue soit à partir des bourgeons mis en place depuis longtemps et restés latents : on parle dans ce cas de réitération adaptative proleptique, soit à partir d'axes séquentiels en croissance : c'est la réitération adaptative sylleptique. Chaque espèce possède sa stratégie propre pour disposer ses complexes réitérés et la première réitération adaptative peut apparaître selon les espèces avant ou après la première floraison, avant ou après la mise en place de l'ordre de ramification ultime du modèle.

## 2. La réitération traumatique

La suppression volontaire ou accidentelle du bourgeon terminal peut provoquer une levée d'inhibition qui a pour conséquence la mise en place d'unités architecturalement identiques à la plante qui les porte. La réitération traumatique peut être partielle ou totale, suivant qu'elle réitère une partie du modèle de croissance de l'arbre ou sa totalité. Par ce système, la plante tend à remplacer ou à prolonger les axes ayant subi des perturbations.

Puisque la capacité d'un arbre à occuper au maximum l'espace et à s'assurer un rendement optimal de photosynthèse dépend de son aptitude à réitérer, l'étude de ce phénomène chez les arbres fruitiers est d'une importance indéniable. On trouvera à la fin de ce chapitre une tentative de taille de formation utilisant la réitération traumatique.

## CHAPITRE II : LA GERMINATION

La germination est une étape ayant une importance fondamentale dans le cycle de développement d'une plante. De sa réussite dépend en grande partie l'avenir de la plante. Dans ses grandes lignes, les modalités de la germination sont les mêmes chez toutes les plantes, mais il existe parfois des particularités liées à une espèce ou à un taxa donné. L'étude de la germination des graines de safoutier avait déjà été abordée dans nos travaux précédents (NYA NGATCHOU et KENGUE, 1989) et par notre collègue YOUMBI (1987) dans le but de préciser l'évolution de la composition chimique des lobes cotylédonaire suivant les stades de germination.

Il nous semble intéressant, dans une étude de morphogénèse, de consacrer un chapitre à l'étude de la germination. Nous nous attarderons sur quelques aspects de la germination tels que la durée de la germination, les stades de germination, le taux de germination et la conservation du pouvoir germinatif.

### I. LE MATERIEL

Les graines utilisées pour nos essais de germination ont été récoltées dans les plantations paysannes dans la province du Centre et dans la province du Sud-Ouest. Ces semences présentaient du moins en apparence, ce que DE LA MENSBRUGE (1966) appelle "les qualités d'une bonne graine" : fruits bien mûrs, graines bien conformées, saines (non mutilées, non parasitées)... En plus, nous avons pris soin d'éliminer celles d'entre elles dont la chute avait provoqué la rupture de certains pétioles cotylédonaire, privant ainsi la graine d'une plus ou moins grande partie des réserves destinées à la germination.

### II. LA DUREE DE LA GERMINATION

200 graines provenant de 10 arbres prospectés dans la province du Centre ont été mises à germer à raison de 20 graines par arbre, dans les bacs de bouturage à Nkolbisson. Le substrat de germination utilisé est de la sciure de bois décomposée. A Barombi-Kang, pour les semences prospectées dans la province du Sud-Ouest, les graines ont été directement semées dans les sacs en polyéthylène remplis de terre noire. Le safoutier étant une espèce à germination épigée, nous considérons qu'une graine a germé lorsqu'elle se trouve soulevée par l'axe hypocotylé au-dessus de la surface du substrat.

A partir du 15<sup>ème</sup> jour à Nkolbisson et du 12<sup>ème</sup> jour à Barombi-Kang, dates de premières germinations dans les deux localités respectives, nous avons enregistré chaque jour le nombre de graines germées.

La germination a commencé de façon plus tardive à Nkolbisson qu'à Barombi-Kang. En revanche toutes les germinations possibles ont eu lieu au bout de 30 jours à Barombi-Kang et de 22 jours à Nkolbisson. Le comportement des lots de graines de diverses provenances n'est pas identique : certains germent plus précocement et à l'intérieur d'un même lot la germination est soit simultanée, soit étalée.

Les différences de comportement entre les graines semées à Barombi-Kang et celles semées à Nkolbisson peuvent être imputées à l'environnement, mais aussi et surtout à la génétique de l'arbre-mère. La terre noire en tant que telle n'est pas impropre à la germination. Mais sa texture si elle n'est pas meuble ne facilite pas la germination épigée. Il faut surtout éviter de recouvrir la graine d'une couche épaisse de substrat. En revanche, la sciure de bois décomposée semble être le substrat idéal pour la germination des graines de safoutier. Les plantules qui en résultent doivent être transférées après le stade de maturation des deux feuilles de la première unité de croissance dans des sachets contenant de la terre noire.

Par contre les différences observées sur les diverses introductions de la même localité et à l'intérieur de la même introduction sont liées à leur hétérogénéité génétique.

### III. LE TAUX DE GERMINATION

Au terme des observations sur la durée de germination, nous avons totalisé les graines ayant germé dans chacune des deux localités. Dans la station de Nkolbisson, 193 germinations ont été enregistrées contre 187 pour la station de Barombi-Kang. Ce qui correspond en valeurs relatives aux taux de germination de 96% et 93% pour les deux localités respectives.

En général, les graines de safoutier mûres, semées sans retard après la récolte, présentent un taux de germination élevé, de l'ordre de 100%. Les travaux de YOUMBI (1987) ont montré que l'intégrité des lobes cotylédonaire est un facteur important de la germination des graines de safoutier.

### IV. CONSERVATION DU POUVOIR GERMINATIF

La conservation du pouvoir germinatif d'une graine est une donnée capitale. En sylviculture, certains travaux de reboisement sont basés sur l'obtention en pépinière de jeunes plants issus de semis. Il en est de même pour l'arboriculture fruitière pour la production des porte-greffes ou tout simplement pour la multiplication de certaines espèces (le safoutier en est un exemple) qu'on ne sait pas encore multiplier autrement.

Pour essayer de déterminer la durée pendant laquelle une graine de safoutier mûre peut conserver sa capacité à germer et à donner normalement naissance à une plantule viable, deux lots de semences de 100 graines chacun récoltés sur un même arbre, ont été conservés l'un avec pulpe et l'autre sans pulpe à la température ambiante du laboratoire (25-30°C). Un lot témoin de 20 graines est semé immédiatement après la récolte, et de chacun des deux lots 20 graines sont semées tous les 7 jours. Pour chaque cas les pourcentages de germination ont été calculés. Les résultats obtenus sont portés dans le tableau IV.

De ces observations, il ressort clairement que les semences dépulpées perdent 75 % de leur pouvoir germinatif au bout de 7 jours de conservation à la température ambiante. Après 14 jours, le taux de germination est nul. Les semences non dépulpées quant à elles conservent un peu plus longtemps leur pouvoir germinatif : 45 % après 21 jours, 5 % seulement après 28 jours.

Tableau IV : Etude de la conservation du pouvoir germinatif

durée de conservat (en jours)	Semences dépulpées			Semences non dépulpées		
	Nbre de graines semées	Nbre de graines germées	Taux de germinat (%)	Nbre de graines semées	Nbre de graines germées	Taux de germinat. (%)
0 (Témoin)	20	20	100	20	20	100
7	20	5	25	20	18	90
14	20	0	0	20	14	70
21	20	0	0	20	9	45
28	20	0	0	20	1	5

Les essais de conservation à basse température n'ont pas pu être réalisés. A la lumière des travaux effectués par KANTE (1986) sur la conservation des graines de manguiers, il est permis de croire à la possibilité de prolonger légèrement la conservation du pouvoir germinatif en gardant les semences à basse température.

Les semences dépulpées conservées à la température ambiante perdent rapidement leur pouvoir germinatif par suite d'un dessèchement rapide des lobes cotylédonaire. Ceci montre que la graine ne supporte pas les teneurs en eau en deça d'un certain seuil. Or la conservation à basse température suppose elle aussi une teneur en eau suffisamment réduite des semences. Par conséquent, si nous croyons à la possibilité d'une conservation à basse température, il faut préciser tout de même que, la teneur en eau de la graine ne devant pas diminuer de manière importante, la température de conservation ne doit pas être très basse et que corrélativement, la graine ne pourra pas se conserver autrement plus longtemps. La teneur en eau élevée et peut-être la nature chimique des réserves contenues dans les lobes cotylédonaire, sont sans doute responsables de la mauvaise conservation du pouvoir germinatif.

Dans ses études sur la conservation du pouvoir germinatif des graines de manguier, KANTE (1986) a reconnu les problèmes que peut entraîner une forte hydratation de la graine mûre sur sa capacité à conserver son pouvoir germinatif. Il a proposé la conservation dans de la vermiculite humide à des températures comprises entre 12 et 15°C. Il a montré que les graines conservées dans ces conditions perdent leur pouvoir germinatif au terme de trois mois de conservation et que la croissance de plantules qui en résulte n'est pas affectée de manière significative.

En dehors de cette suggestion qui à notre avis mérite d'être essayée pour le cas du safoutier, une autre voie d'approche pourrait consister à faire germer les graines, ensuite à conserver les jeunes plantules à des températures basses dans lesquelles la croissance est extrêmement ralentie.

## V. LES STADES DE GERMINATION

Les observations sur les stades de germination ont été faites sur 30 plantules dans un bac de bouturage sous ombrage à Nkolbisson. Pour la partie aérienne, les jeunes plants ont été observés sur pied jusqu'à la mise en place définitive de la première unité de croissance constituée pour chaque plant par un entre-noeud unique et 2, 3 ou rarement 4 feuilles primaires suivant les cas. L'évolution de la partie souterraine a été suivie en sacrifiant périodiquement quelques plants.

On considère généralement les graines comme germées lorsque la radicule s'allonge et perce le tégument de la graine. Chez le safou, l'endocarpe qui délimite la graine et la pulpe adhère solidement à la pulpe et ne s'en détache que lorsque celle-ci est ramollie par cuisson ou par pourriture. Il existe néanmoins un tégument qui, en raison de son extrême fragilité, ne résiste pas au moment où on prélève la graine. Ainsi, malgré toutes les précautions, la radicule est déjà nue au moment où la graine sort du fruit, et mesure environ 2 cm de longueur.

Chez certaines graines, on rencontre non pas une radicule comme celle que nous venons de décrire, mais une vraie racine dont la longueur peut atteindre 5 cm, généralement enroulée autour de la graine et portant parfois des petites racines latérales : la germination a eu lieu alors que la graine était encore dans le fruit.

Cette absence quasi-totale de tégument fait que ce critère de germination est difficilement applicable aux graines de safoutier. En revanche, nous considérons qu'une graine de safoutier a germé lorsqu'elle est soulevée au-dessus du substrat (germination épigée). De ce soulèvement au premier repos végétatif, la germination a été divisée en 4 stades (fig. III) :

#### STADE 1

La radicule, déjà longue d'environ 2 cm dans la graine mûre, s'allonge vers le bas en une racine primaire qui deviendra le pivot du futur arbre, et, vers le haut en un axe hypocotylé qui soulève la graine au-dessus du substrat (germination épigée). Au terme de ce premier stade qui dure environ 10 jours, la racine primaire mesure en moyenne 8 cm contre 4 cm environ pour l'axe hypocotylé. Les lobes cotylédonnaires originellement entrelacés les unes aux autres, se désolidarisent et laissent apparaître la gemmule.

#### STADE 2

Ce stade est marqué par un allongement rapide de l'axe épicotylé. A 8 jours après la fin du premier stade, il mesure en moyenne 12 cm. Pendant que l'axe épicotylé poursuit sa croissance, les feuilles de la première unité de croissance commencent à se former, mais restent encore très petites et les pétioles très courts. Au niveau de la racine primaire, de toutes petites racines latérales commencent à apparaître juste au-dessous du collet. Leur nombre par plante n'est pas constant.

#### STADE 3

A 25 jours après la mise en terre, l'axe épicotylé a atteint sa longueur maximale. De quelques millimètres seulement au début du stade 2, les pétioles atteignent 3 cm environ. Les feuilles primaires poursuivent leur croissance et atteignent au bout de 5 jours environ leurs dimensions maximales. Les lobes cotylédonnaires initialement blanchâtres prennent une coloration verte.

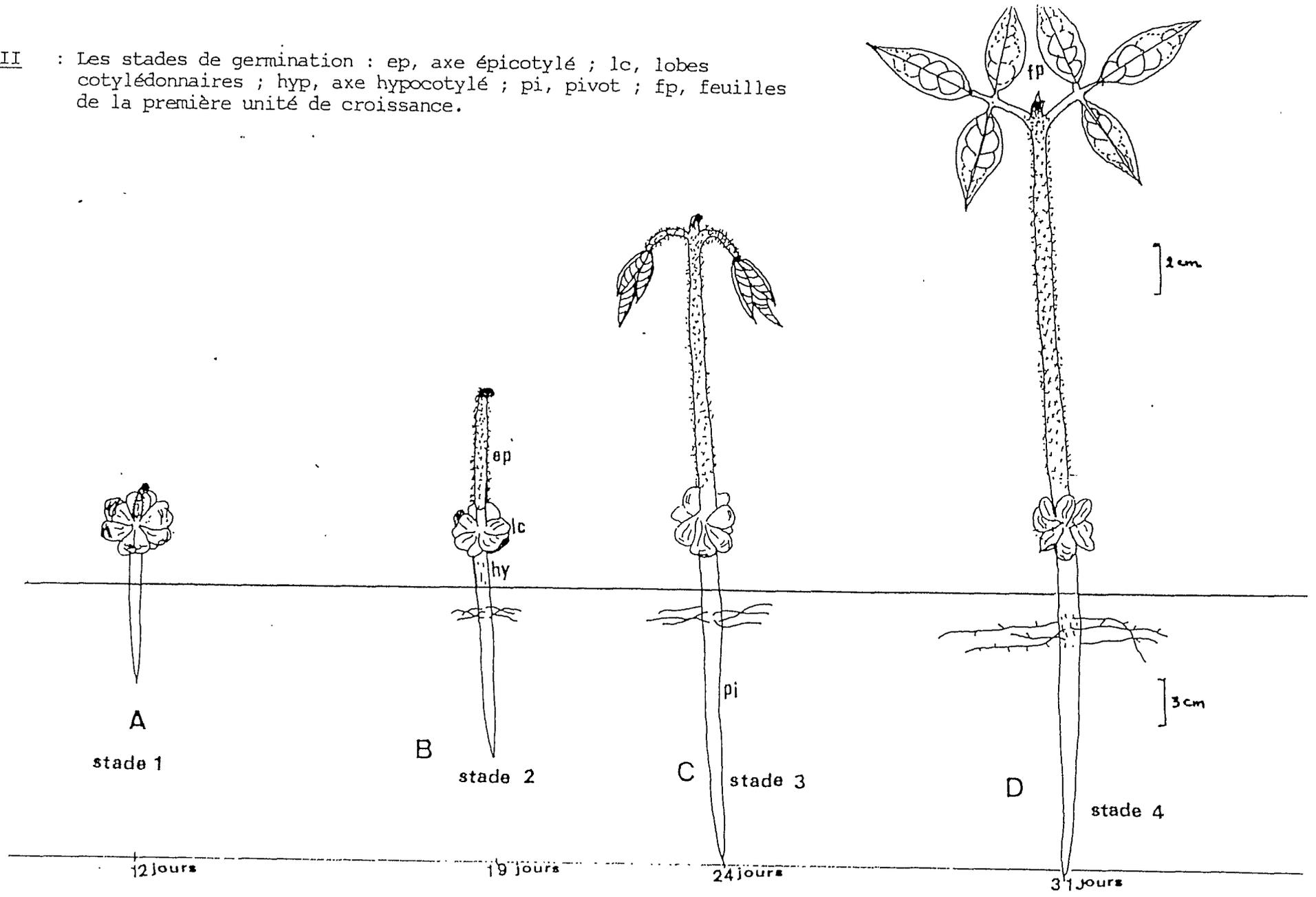
YOUMBI (1987) a étudié l'évolution des constituants des lobes cotylédonnaires au cours de la germination, et a conclu que cette coloration verte est due à l'accumulation des pigments assimilateurs dont les plus importants sont les chlorophylles a et b.

#### STADE 4

A la fin du stade 3, les feuilles ont atteint leur surface maximale, mais restent rose-violettes, colorées par les anthocyanes. Le stade 4 marque la maturation des feuilles qui acquièrent une consistance solide, une couleur franchement verte, signe de maturité physiologique à la synthèse

Fig III : Les stades de germination : ep, axe épicotylé ; lc, lobes cotylédonnaires ; hyp, axe hypocotylé ; pi, pivot ; fp, feuilles de la première unité de croissance.

24



chlorophyllienne. Les lobes cotylédonaire quant à eux, verts et légèrement ratatinés restent attachés à la tige : c'est la fin de la mise en place de la première unité de croissance. Le bourgeon entre en repos pour une période moyenne de 10 jours.

## VI. CONCLUSION

La sciure de bois décomposée, en raison de sa légèreté permettant un soulèvement facile de la graine au-dessus du substrat, et une progression aisée du pivot, nous semble être le substrat recommandable pour la germination des graines de safoutier.

Toutefois, les plantules qui en résultent doivent être transférées dès la fin de la germination dans des sachets contenant de la terre noire meuble. Car, la sciure de bois propice pour la germination doit être déconseillée pour la croissance ultérieure, en raison de sa faible capacité de rétention et de sa température constamment élevée due aux réactions de dégradation dont elle est le siège.

Le transfert de la sciure de bois à la terre noire (dans le sachet de polyéthylène) et plus tard la mise en champs, doit se faire, autant que possible lorsque les plants sont au stade de repos végétatif. A ce stade en effet, il s'est avéré que les jeunes plants tolèrent mieux les chocs dus au transfert, ce qui assure un pourcentage de reprise optimal. Cette observation peut laisser penser que le méristème apical du pivot entre en repos végétatif en même temps que celui de l'axe aérien. Mais ceci n'est qu'une hypothèse qu'on pourrait vérifier en conduisant une étude sur la dynamique de croissance du système racinaire. Après le transfert, les plants doivent être gardés pendant une semaine environ dans un endroit ombragé, et arrosés quotidiennement. Par la suite leur croissance nécessite leur exposition à la lumière solaire et 2 ou 3 arrosages par semaine.

Sur le plan de la conservation des semences, il est bien connu que les semences riches en eau perdent très vite leur pouvoir germinatif lorsque leur teneur en eau diminue. Les analyses effectuées par YOUMBI (1987) ont montré que la teneur en eau des graines de safoutier, représente 42 % du poids de matière fraîche. En plus de cette teneur en eau particulièrement élevée, la nature chimique de certaines réserves prédominantes telles que les sucres solubles prédisposent les graines à une chute rapide du pouvoir germinatif.

L'entrée en repos après la mise en place de la première unité de croissance montre que le phénomène de croissance rythmique, très marqué chez la plante adulte, se manifeste déjà dans les premiers stades de développement de la plante.

## CHAPITRE III : LA CROISSANCE

Les modalités de croissance des arbres sont, nous l'avons déjà dit, nombreuses et variables d'une espèce à l'autre. Elles sont l'expression d'un programme génétique, mais susceptibles de subir l'influence des conditions du milieu.

Pour un arbre fruitier comme le safoutier, la connaissance des lois de croissance revêt une importance capitale dans la mesure où certaines techniques culturales modernes trouvent leur fondement dans ces données. Dans l'impossibilité d'étudier la croissance dans tous ses aspects, nous nous limiterons dans le cadre de ce mémoire à donner les résultats de nos observations et de nos expérimentations sur le rythme de croissance, les stades de croissance et les unités de croissance.

### I. MISE EN EVIDENCE DU RYTHME DE CROISSANCE

La croissance rythmique d'une plante est définie comme étant une alternance de temps d'activité et de temps de repos assez régulière pour qu'apparaisse une périodicité (HALLE et MARTIN, 1968 ; HALLE et OLDEMAN, 1970 ; HALLE *et al.*, 1978 ; EDELIN, 1984 ; CHAMPAGNAT *et al.*, 1986).

Les observations réalisées dans ce paragraphe visent à montrer qu'il existe chez le safoutier cette alternance régulière de périodes de croissance active et de périodes de repos végétatif.

#### 1. Matériel et méthode

30 graines issues de fruits récoltés sur un même arbre ont été semées dans de la sciure de bois décomposée et transférées après la germination dans des sachets en polyéthylène remplis de terre noire et placés sous une ombrière à la station de Nkolbisson. L'ombrière comporte des mailles moyennes ne laissant passer qu'une lumière atténuée. Aucune mesure précise ni de la lumière, ni de la température, n'a cependant été faite. Les jeunes plants sont arrosés une fois tous les deux jours. Pour mesurer la longueur des tiges à partir d'une hauteur constante, un repère a été matérialisé sur tous les plants au niveau du point d'insertion des cotylédons. Les mesures ont été enregistrées tous les 3 jours pendant environ 4 mois (du 4/1/88 au 26/4/88), du point de repère jusqu'à l'extrémité du bourgeon.

## 2. Résultats

Les 30 plants ayant fait l'objet de notre étude présentent tous des phases de croissance active au cours desquelles sont mis en place des organes végétatifs (feuilles et entre-noeuds), avec pour conséquence l'augmentation de la taille de l'individu. Ces phases de croissance active alternent avec des périodes de repos apparent pendant lesquelles le bourgeon ne manifeste extérieurement aucune activité. La plante conserve la taille acquise à la fin de la phase de croissance précédente.

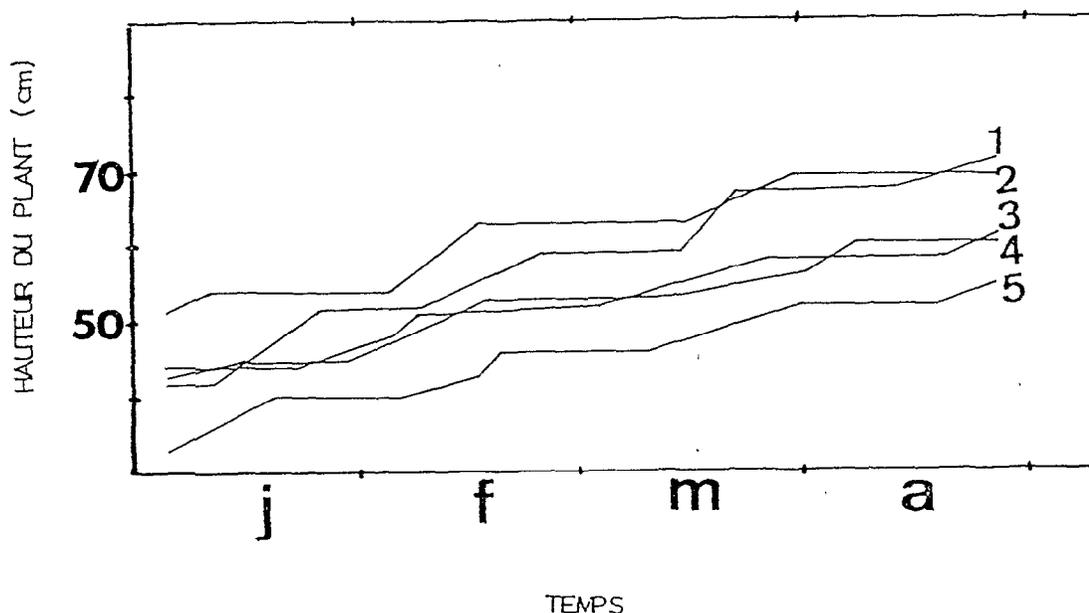


Fig IV : Courbes de croissance de cinq jeunes plants.

Les disparités prononcées observables sur les données numériques, l'absence de synchronisme entre les phases de repos et les périodes de croissance n'ont pas permis de faire une moyenne sur les résultats obtenus sur tous les plants. Aussi avons-nous représenté (figure VI), les courbes de croissance de 5 plants choisis au hasard.

L'analyse de ces courbes montre que chacun des 5 plants a présenté pendant la durée des observations 3 phases de croissance et 3 périodes de repos apparent. La croissance s'avère lente au départ, plus rapide par la suite. Les phases de repos ne sont pas égales aux phases de croissance ; les phases de repos ne sont pas égales entre elles, et il en va de même pour les phases de croissance.

Bien que placé dans les mêmes conditions de milieu, chaque plant adopte un rythme individuel, indépendamment des autres : ni les périodes de repos, ni les périodes de croissance ne sont synchrones. Cette expression asynchrone des phases de repos et de croissance avait déjà été signalée par SCARRONE (1965) sur des jeunes plants de manguier cultivés dans les conditions naturelles de climat équatorial par VOGEL (1975) sur le cacaoyer, et, dans un contexte plus général par de VOGEL (1980). Par ce phénomène de croissance rythmique, le safoutier ressemble à d'autres espèces tropicales telles que le cacaoyer (GREENWOOD et POSNETTE, 1950 ; VOGEL, 1975), l'hévéa (HALLE et MARTIN, 1968) : le manguier (HOLDWORTH, 1969 ; SCARRONE, 1969 ; PARISOT, 1985), *Triplochiton scleroxylon* (LOWE, 1968). L'énorme majorité des arbres des tropiques humides poussent ainsi.

Néanmoins les arbres en collection (âgés de 24 mois) présentent un synchronisme entre les phases au début de la saison des pluies (Mars à Yaoundé). Mais ce comportement n'est que passager, puisqu'après 1 ou 2 vagues de croissance, le rythme propre à chaque plante s'installe progressivement.

Ce comportement sur le plan du rythme de croissance des descendants d'un même arbre s'observe aussi dans leur morphologie. Il est fréquent en effet, d'observer dans la même descendance des individus ayant 2, 3, ou 4 feuilles primaires. En ce qui concerne la morphologie foliaire dans les unités de croissance ultérieures, les folioles auront les dispositions tantôt alternes, tantôt parfaitement opposées, variables à l'intérieur d'une même descendance et sur un même individu pris isolément.

Dans le cas du safoutier, ces variations peuvent être imputées à l'hétérogénéité génétique des semences, hétérogénéité due au régime de reproduction essentiellement allogame de l'espèce.

## II. DISCUSSION

Selon BAILLAUD, (1958), "un rythme biologique est exogène s'il se manifeste seulement sous des conditions externes à fluctuations périodiques avec lesquelles il se synchronise obligatoirement". Il est dit endogène si par contre "il est susceptible de se manifester ou de se maintenir sous des conditions externes uniformes, qu'il soit spontané ou qu'il ait été préalablement induit par une ou plusieurs variations du milieu". Si la période du rythme varie d'un individu à un autre dans les mêmes conditions d'expérimentation et ne correspond pas à celle des rythmes naturels du milieu écologique, le rythme est dit "autonome".

Si nous nous en tenons à ces définitions, il est logique d'affirmer que le safoutier, présente un rythme de croissance de nature endogène et autonome. Des conclusions analogues ont été tirées à la suite des études du rythme de croissance chez d'autres arbres tropicaux, voir GREENWOOD et POSNETTE (1950), GREATHOUSE *et al.* (1971), ALVIM *et al.* (1972), pour le cacaoyer ; HALLE et MARTIN (1968) pour l'hévéa, SCARRONE (1969, 1972) pour le manguier.

Le fait que la quasi-totalité des arbres d'une collection présente un rythme synchrone au mois de mars (début des pluies dans la région de Yaoundé) laisse penser que si le rythme de croissance est indépendant quant à son déterminisme, des conditions de l'environnement, celles-ci, jouent sur le phénomène un rôle synchronisateur.

Chez le cacaoyer, c'est le stress hydrique, par ses effets sur le rapport ABIA/cytokinines dans le bourgeon végétatif, qui serait le stimulus primaire induisant un synchronisme des rythmes de croissance. Cette hypothèse a été émise par ALVIM (1974). Mais tant qu'on ne conduit pas un essai avec un matériel génétiquement homogène et dans des conditions de milieu contrôlées, il est difficile de faire la part du génétique et de l'environnement dans les modalités d'expression et dans le déterminisme du phénomène.

### III. MECANISMES DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE

Le phénomène de croissance rythmique est très répandu aussi bien chez les espèces tempérées que chez les plantes tropicales, mais les mécanismes sont mal connus. Des questions restent posées en effet, de savoir ce qui provoque l'arrêt de la croissance et ce qui met terme au repos du bourgeon ?

Selon CHAMPAGNAT *et al.* (1986), la diversité de périodes de rythmes, celles des durées relatives des temps d'activité et de repos, leur association avec un mode de croissance monopodial ou sympodial prouvent que le mécanisme du phénomène est beaucoup plus complexe qu'il ne le paraît. Il mettrait en jeu une multitude de mécanismes d'ordre physiologique, corrélative..., que les seules observations dans les conditions naturelles sont insuffisantes pour élucider. Les observations dans les conditions naturelles devraient être associées à des expériences réalisées sur des plants cultivés dans une vaste gamme de conditions contrôlées dont certaines devraient être aussi uniformes que possible.

Dans nos études de la croissance chez le safoutier, aucune expérience n'a été menée dans des conditions contrôlées ; par conséquent notre interprétation du phénomène s'appuie uniquement sur l'observation des plants malades et sur les expériences d'ablation des jeunes feuilles, sur des jeunes plants en pépinière.

## 1. Observation des safoutiers malades

Les jeunes plants de safoutier en collection sont sujets à des attaques d'insectes ravageurs divers. La maladie que nous décrivons ici attaque les toutes jeunes feuilles d'une vague de croissance en cours d'édification. La première manifestation visible à l'oeil nu est la présence de nombreuses alvéoles sur toute la surface du limbe foliaire de feuilles toutes petites et encore rose-violettes, colorées d'anthocyanes. Chacune de ces alvéoles renferme une larve d'insecte de couleur blanche au stade juvénile, rouge-vif à maturité ; par la suite ces larves subissent des mues, sortent des alvéoles sous forme adulte en laissant des exuvies à la face inférieure de la feuille. Des manchons en toile placés sur les feuilles subissant un début d'attaque nous ont permis de capturer l'insecte, qui est un diptère mineur de feuilles.

Cette maladie bloque la croissance des folioles ainsi attaquées, provoque au bout de quelque jours leur chute et ensuite celle des rachis ; la perte précoce des jeunes feuilles entraîne deux conséquences sur le plan morphogénétique :

- La période de repos que marquait le bourgeon à la fin de chaque vague de croissance disparaît. Lorsque les unités de croissance successives subissent des attaques, la plante adopte une croissance continue et monte en chandelle (Planche 1, Photo B).

Sur des plants ayant atteint le stade de ramification, la perte des feuilles à la suite de ces attaques entraîne une ramification anormale puisqu'elle ne se situe pas dans la séquence de différenciation normale du safoutier (voir plus loin, paragraphe sur la ramification). En effet des rameaux apparaissent non pas sur l'unité de croissance en cours d'édification, mais sur un ou les deux unités qui ont précédé l'unité de croissance malade.

Deux types de traitements insecticides ont été essayés pour protéger la collection contre cette maladie : le Thimul 50 (endosulfan) et l'Azodrine (monocrotophos). Le premier s'est avéré inefficace alors que le deuxième utilisé en atomisation à la dose de 150 cc/10 l d'eau assure une protection efficace et prolongée (les symptômes de cette maladie n'ont pas réapparu 5 mois après le traitement). La période de traitement doit être judicieusement choisie afin d'éviter les défoliations que ce produit peut provoquer si la plante venait à le métaboliser dans des conditions de stress hydrique.

## 2. Essais d'ablations de jeunes feuilles sur les plants en pépinière

### 2.1. Matériel et méthode

Pour compléter et confirmer les observations ci-dessus, nous avons mis en place un essai visant à mettre en évidence l'effet d'ablations de jeunes feuilles sur le rythme de croissance.

Nous avons travaillé sur 50 jeunes plants issus tous d'un même arbre-mère et semés directement dans des gros sachets en polyéthylène remplis d'un mélange de terre noire et de sciure de bois décomposée, dans les proportions de 50% en volume de chaque : Les plants ont été placés dans une ombrière et arrosés un jour sur deux pendant toute la durée de l'expérience. Ils ont été entretenus dans ces conditions pendant six mois, afin de leur permettre d'acquérir des organes, feuilles notamment, devant les aider à résister aux traumatismes expérimentaux. Ils ont ensuite été divisés en 5 lots de 10 plants chacun, numérotés de 1 à 5.

Le 1er lot considéré comme témoin ne subit aucun traitement. Les mesures de croissance en hauteur ont lieu tous les 3 jours et les feuilles nouvellement formées sont comptées.

Sur les lots 2, 3, 4 et 5, les jeunes feuilles émises sont supprimées lorsqu'elles ont atteint une longueur de 3, 5, 10 et 15 cm respectivement, mesurée à partir du point d'insertion à la tige jusqu'à l'extrémité de l'acumen de la foliole terminale du rachis. Leur nombre est également enregistré.

## 2.2. Résultats

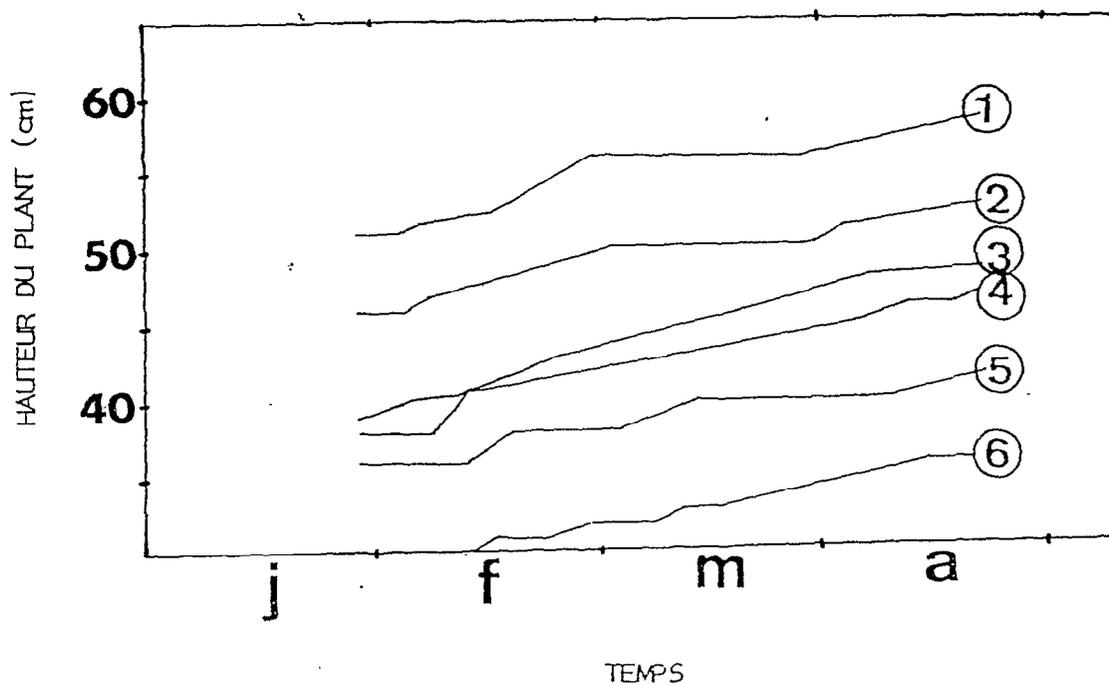


Fig V : Courbes de croissance de 5 jeunes plants observés après ablations foliaires à diverses tailles de la feuille.

- 1) Ablation lorsque la feuille mesure 15 cm de longueur.
- 2) Témoin (sans ablation).
- 3) et 4) Ablation lorsque la feuille mesure 5 cm de longueur
- 5) Ablation lorsque la feuille mesure 10 cm de longueur.
- 6) Ablation lorsque la feuille mesure 3 cm de longueur.

La figure V représente les courbes de croissance individuelle de cinq plants pris au hasard dans chacun des 5 lots. Le tableau V donne le nombre de nouvelles feuilles émises par chaque plant au bout de 4 mois d'expérimentation.

Tableau V : Effets d'ablations foliaires sur le rythme d'émission foliaire

N° du plant	LOT 1	LOT 2	LOT 3	LOT 4	LOT 5
1	8	9	8	9	7
2	5	12	9	5	9
3	8	8	8	7	6
4	6	10	10	9	7
5	7	12	9	6	8
6	7	8	7	8	6
7	8	10	9	7	5
8	9	9	10	7	7
9	8	11	12	5	6
10	5	9	10	8	7
Nbre total de feuilles	71	98	92	70	68

Sur le plan de l'allongement de la tige, la courbe n° 2 correspondant au lot témoin laisse ressortir des périodes de croissance et de repos. Alors que les courbes n° 3 et 4 correspondant aux lots n° 1 et 2 ont une allure presque rectiligne, dénotant une croissance continue consécutive à l'ablation. Les lots 3, 4 et 5 laissent encore apparaître l'allure d'une courbe de croissance rythmique (courbes 1, 5 et 6).

En ce qui concerne l'émission foliaire, le tableau V montre que les 10 plants du lot témoin ont émis en tout 71 feuilles pendant la durée de l'expérience alors que les autres lots ont émis 98, 92, 70 et 68 feuilles respectivement. Il en ressort que le nombre de feuilles émis s'est considérablement accru pour les lots 2 et 3 par rapport au témoin. Les lots 4 et 5 ont émis un nombre de feuilles peu différent de celui émis par le témoin. notons que ce nombre de feuilles élevé pour les lots 2 et 3 s'accompagne une réduction très importante de la longueur des entre-noeuds.

L'effet de l'ablation s'avère maximum lorsque les feuilles éliminées mesurent 3 à 5 cm, ce qui correspond sur le plan des stades de croissance précédemment décrits, à la fin de débourrement et au début du stade de croissance. La suppression des feuilles à 10 cm ou 15 cm de longueur n'a pas d'effet sur le rythme de croissance, et d'émission foliaire de la plante.

Des observations analogues ont été faites par MILLET *et al.* (1982) sur les jeunes plants de *Vicia faba L.* A la suite des études cytologiques faites sur les entre-noeuds, ces auteurs ont conclu que la réduction de la longueur des entre-noeuds n'est pas due à la réduction de la taille des cellules qui les composent mais de la réduction du nombre de celles-ci.

Ces résultats concordent avec ceux obtenus par BAILLAUD (1958), KWAN KORIBA (1958), SCARRONE (1964), VOGEL (1975), CHAMPAGNAT *et al.* (1986), DEMNIMARZOUK (1986). Tous ces auteurs attribuent ces modifications de comportement aux inhibitions corrélatives. VOGEL (1975) en particulier a émis des théories pouvant expliquer ces inhibitions :

- Les compétitions nutritives,
- Activations et inhibitions par diffusion de substances,
- Les messages membranaires,

OSTENDORF (1933 ) et BOND (1942 ) cités par HALLE et MARTIN (1968 ) avaient émis l'hypothèse que l'arrêt de croissance est dû à un déficit hydrique au niveau du méristème. Ce déficit hydrique lui-même serait dû selon ces auteurs aux vaisseaux conducteurs non encore différenciés dans la portion de tige en croissance et qui, par conséquent, laissent passer difficilement de l'eau.

Mais d'après HALLE et MARTIN (1968), le fait que ni les exigences hydriques du méristème, ni la difficulté réelle de son approvisionnement en eau ne soient prouvées met en doute la plausibilité de l'hypothèse. Les jeunes feuilles en croissance détourneraient à leur profit l'alimentation hydrique au détriment du bourgeon qui alors entre en repos.

BORCHERT (1973) quant à lui, relie le déficit hydrique au niveau du méristème, non pas à une difficulté de transit dans les systèmes vasculaires non encore bien différenciés mais à l'évapotranspiration consécutive à une augmentation importante et en un temps record de la surface foliaire, évapotranspiration que l'absorption racinaire est temporairement incapable de compenser. Il appuie son hypothèse sur le fait que les jeunes plants ayant un nombre de feuilles réduit et par conséquent une surface transpirante peu importante présentent généralement un rythme de croissance accéléré par rapport aux individus adultes ce qui constitue une observation qui milite en faveur de cette interprétation.

Il apparaît que les recherches sur le mécanisme de la croissance rythmique sont très nombreuses, mais que les conclusions demeurent au stade d'hypothèses. Mais il nous semble, que le mécanisme de croissance chez *Dacryodes edulis* s'apparente à celui des autres plantes tropicales à croissance rythmique telles que l'hévéa (HALLE et MARTIN, 1968), le cacaoyer (VOGEL, 1975), le manguier (SCARRONE, 1969; PARISOT, 1985).

## CHAPITRE IV : LES UNITES DE CROISSANCE

Les résultats de nos observations dans le chapitre précédent montrent que le safoutier est une espèce frutière à croissance rythmique : l'ensemble des organes végétatifs (feuilles, bourgeons et entre-nœuds) mis en place au cours d'une vague de croissance, constitue ce que HALLE et MARTIN (1968), HALLE et OLDEMAN (1970), HALLE *et al.* (1978) appellent une "unité de croissance". L'étude développée dans ce chapitre vise à décrire les étapes de la mise en place d'une unité de croissance, les organes constitutifs, leurs variations quantitatives ou qualitatives dans le temps et dans l'espace.

### I. LES STADES DU CYCLE MORPHOGENETIQUE CHEZ LE SAFOUTIER

Les observations réalisées pendant 6 mois ( Avril - Octobre 1987 ) sur 134 plants âgés de 18 mois formant la collection de base à Minkoa-Meyos (station de Nkolbisson) ont permis de noter dans la mise en place d'une unité de croissance 5 stades morphogénétiques macroscopiquement discernables.

#### STADE A : débourrement (figure VI A et B)

Après la période de repos végétatif, le bourgeon se gonfle, s'ouvre et laisse apparaître de très jeunes feuilles intensément colorées en rose-violet ; nous considérons que ce stade est terminé lorsque chaque feuille de la nouvelle unité de croissance est individualisée. Ces feuilles sont encore très petites et les folioles restent imbriquées les unes aux autres ; ce stade dure 10 jours en moyenne.

#### STADE B : Allongement caulinaire.(figure VI C)

Les folioles se séparent et commencent à croître activement. Parallèlement, on assiste à un allongement rapide des entre-nœuds. Ceux-ci atteindront leur longueur maximale alors que les folioles toutes individualisées et bien qu'ayant augmenté de dimension par rapport au début de stade, n'ont pas atteint leur surface maximale. Cette croissance fera l'objet du 3ème stade. La durée de ce 2ème stade a été évaluée à 8 jours.

#### STADE C : Croissance foliaire (figure VI D)

Les feuilles se développent et atteignent au bout de 10 jours leurs dimensions maximales alors qu'elles restent colorées en rose-violet par les anthocyanes. N'ayant pas encore de tissu de soutien, les folioles sont pendantes.

STADE D : Maturation foliaire (figure I)

Les feuilles et les folioles ayant déjà atteint leur taille maximale, le stade D se traduit par deux phénomènes principaux :

- Les feuilles restées rose-violet à la fin du stade C prennent progressivement une coloration verte par suite d'une synthèse accrue de pigments assimilateurs.
- Les folioles se redressent et se placent dans un plan plus ou moins perpendiculaire aux rayons solaires. Ce stade dure 10 jours.

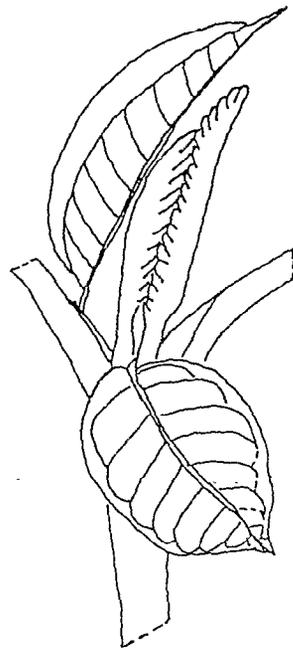
STADE E : Repos végétatif (figure I)

La plante entre dans une phase de repos apparent\* pendant laquelle aucune activité végétative du bourgeon ne se manifeste; Ce repos dure en moyenne 21 jours.

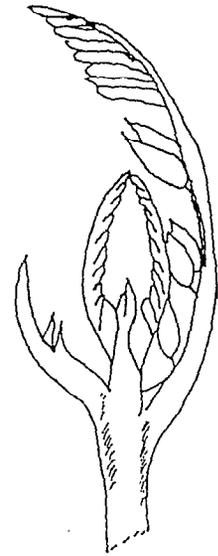
Le tableau VI ci-après récapitule les résultats donnés dans ce paragraphe. Les photos A, B et C Planche 2 et A Planche 3, illustrent les stades morphogénétiques A à D.

---

\* HALLE et MARTIN (1968) ont montré que le repos n'est qu'apparent. Les coupes sériées ainsi que des dosages d'auxine réalisés au niveau du bourgeon ont permis de noter que celui-ci était le siège d'une certaine activité mitotique et organogénétique aussi bien au niveau du méristème apical que des méristèmes axillaires qu'il renferme.



A × 1/2



B × 1/3



C × 1/4

Fig VI : Stades du cycle morphogénétique  
A et B, débourrement ; C, allongement caulinaire.

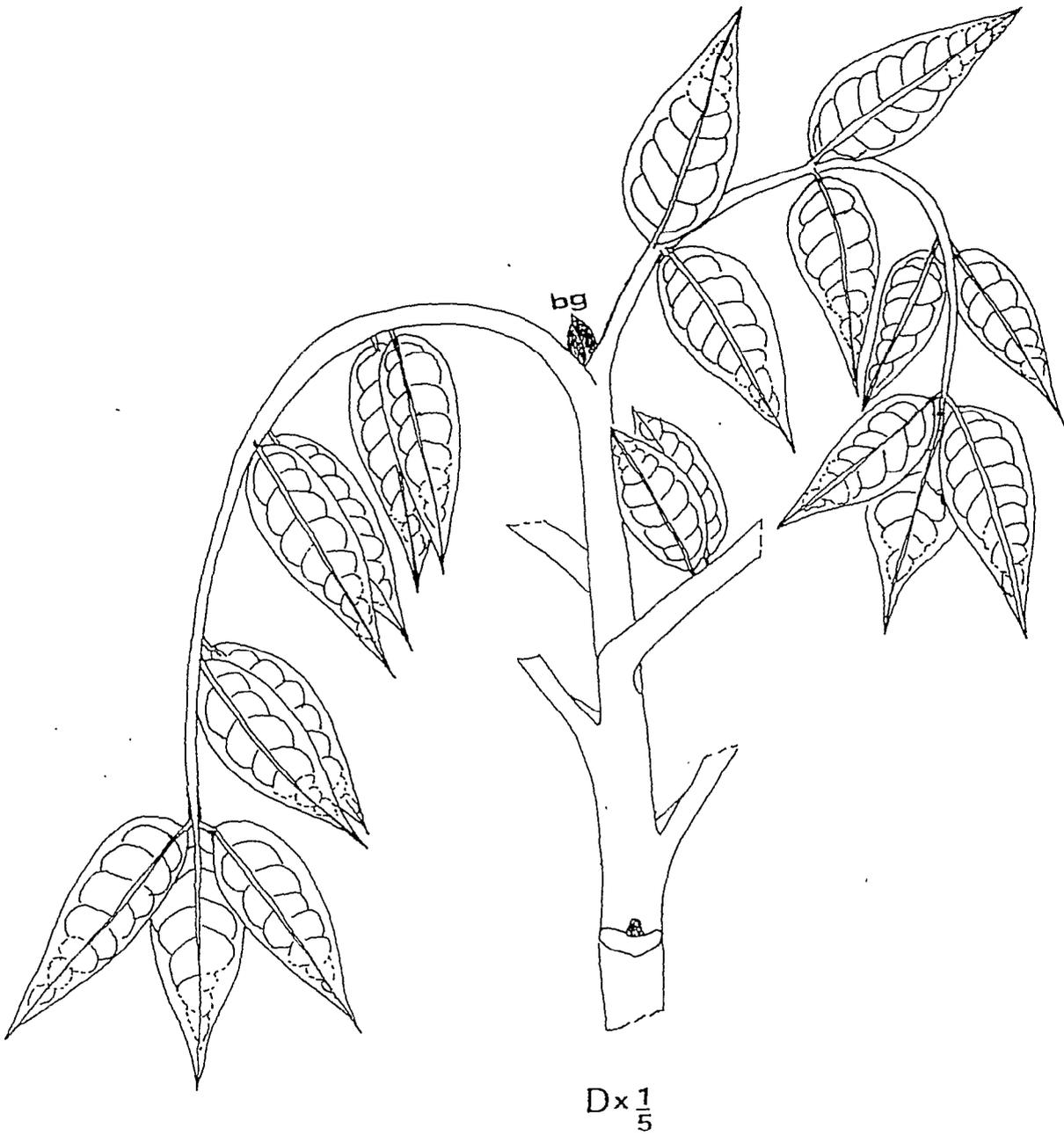


Fig VI : D, croissance foliaire.

Tableau VI : Stades du cycle morphogénétique

Stade de croissance	durée moyenne (jours)	CARACTERES REMARQUABLES.
A- Débourrement	10	Début : le bourgeon gonfle et s'ouvre Fin : les feuilles s'individualisent alors que les folioles restent imbriquées les unes aux autres.
B- Allongement caulinaire	8	Allongement rapide des entre-noeuds.
C-croissance foliaire	7	Les feuilles atteignent leurs dimensions maximales mais restent rose-violet et pendantes.
D-Maturation foliaire	10	Les feuilles verdissent et se redressent. Le bourgeon est en repos apparent.
E- Repos végétatif	21	Le bourgeon reste en repos.

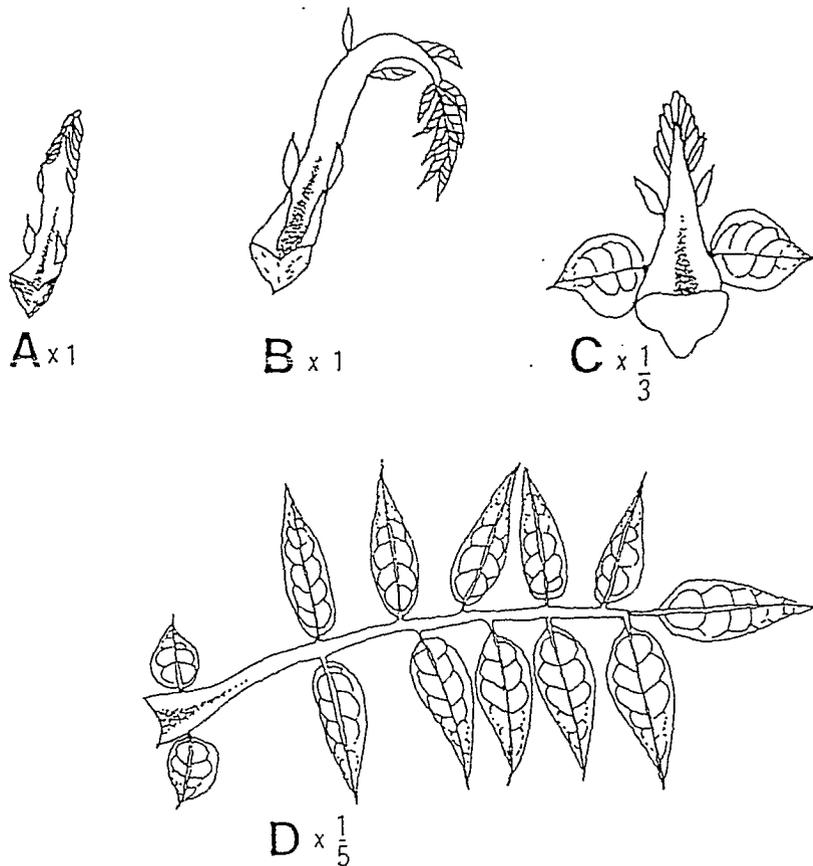
### Remarque

Ces différents stades morphogénétiques décrits sur des plants âgés de 2 ans environ se retrouvent chez les jeunes plants en pépinière. Il faut cependant souligner que la durée du cycle qui est d'environ deux mois est nettement plus réduite pour les jeunes plants en pépinière ainsi que le témoignent les courbes de la figure IV. Dans les conditions de stress hydrique, la durée du repos végétatif peut subir un allongement considérable.

## II. LES TYPES FOLIAIRES

Les feuilles du *Dacryodes edulis* ne sont pas toutes identiques sur le plan de la morphologie ou dans leur comportement phénologique. Leur position dans les unités de croissance successives n'est pas non plus aléatoire.

On observe en effet 3 types de feuilles auxquels on peut donner les noms de cataphylle, de feuille assimilatrice, et de feuille abortive (Fig. VII).



**Fig VII** : Différents types de feuilles des "unités de croissance". A et B, cataphylles ; C, feuilles abortives ; D, feuilles assimilatrices.

### 1. Les cataphylles

Les cataphylles sont des feuilles écailleuses (Fig. VII , A et B). Elles mesurent 2 à 3 cm de longueur seulement, elles sont de couleur rose-brun et portent de très petites folioles imbriquées les unes aux autres. Sur le plan de la localisation topographique, on les rencontre exclusivement au début des unités de croissance. Elles présentent une durée de vie courte et leur chute intervient généralement à la fin du stade A. Leur nombre dans une unité de croissance varie de 0 à 2, rarement 3.

### 2. Les feuilles assimilatrices

Ce sont des feuilles normales de grande taille (voir description et dessin détaillés au chapitre description botanique et la figure VII, D). Dans une unité de croissance, elles sont localisées après les cataphylles. Elles sont les plus nombreuses et assurent l'essentiel de la photosynthèse.

### 3. Les feuilles abortives

La troisième catégorie de feuilles comporte à la base 1, 2, ou 3 folioles chlorophylliennes bien développées. Toutes les autres folioles (la grande majorité puisque la feuille normale comporte 10 paires en moyenne) arrêtent leur croissance alors qu'elles sont encore toutes petites (2 cm de long environ) conduplicuées et de couleur rose-brun. Ce type foliaire est toujours situé à la partie terminale des unités de croissance. En plus de leur morphologie, elles présentent quelques différences fondamentales avec les cataphylles :

- Elles sont persistantes, contrairement aux cataphylles dont la présence sur la tige est très brève.

- Les cataphylles sont des structures quasi-constantes (alors que certaines plantes ne présentent pas du tout de feuilles abortives, et pour celles qui en présentent, certaines unités de croissance n'en possèdent pas).

- Les cataphylles apparaissent sur les plants en pépinière, alors qu'il faut attendre environ 15 mois pour voir apparaître les premières feuilles abortives.

### III. LES UNITES DE CROISSANCE

Toutes les unités de croissance d'un plant ne sont pas identiques. Elles présentent des variations qui tiennent soit au type foliaire, soit aux fluctuations quantitatives d'organes constitutifs (feuilles et entre-noeuds).

Ainsi, la première unité de croissance, mise en place immédiatement après la germination, est constituée d'un entre-noeud unique (Planche 3, Photo B). Ce dernier est le plus long que l'arbre puisse produire durant toute sa vie. Ce qui explique que si cette unité de croissance est constituée d'un seul entre-noeud, elle n'est pas pour autant la plus courte, bien au contraire. Elle est presque toujours la plus longue, tant que la plante n'a pas atteint un âge et une vigueur lui permettant de mettre en place des unités de croissance ayant un nombre élevé d'entrenoeuds.

Du point de vue constitution foliaire, il convient de préciser que cette unité de croissance ne présente ni cataphylles, ni feuilles abortives. Elle est généralement constituée de deux feuilles assimilatrices opposées ou rarement, de 3 ou 4 feuilles assimilatrices à disposition non pas spiralée mais verticillée. Chacune des feuilles de la première unité de croissance est composée de 3 folioles, moins fréquemment 5.

Des études réalisées sur un échantillon de 200 plantules issues de graines provenant de 10 arbres-mères à raison de 20 plantules par arbres nous ont permis d'enregistrer pour le nombre de feuilles de la première unité de croissance :

- 3 % d'individus ayant 4 feuilles.
- 7 % d'individus à 3 feuilles.
- 90 % d'individus à 2 feuilles.

En ce qui concerne le nombre de folioles par feuille :

- 74 % d'individus à 3 folioles par feuille.
- 26 % d'individus à 5 folioles par feuille.

Ces caractères ne sont pas des caractères variétaux dans la mesure où ils ne sont pas homogènes pour les plantes issues du même arbre-mère. Il y a donc lieu de penser ici, une fois de plus, que cette diversité morphologique qui s'observe au sein des plantules de même provenance traduit l'hétérozygotie liée à un régime de reproduction essentiellement allogame.

La deuxième unité de croissance est toujours constituée comme la première d'un entre-noeud unique mais de longueur très réduite par rapport à celui de la première unité. Elle porte une seule feuille, qui est une feuille assimilatrice.

La troisième unité de croissance est très comparable à la deuxième à la seule différence que pour les plants acquérant rapidement de la vigueur, le nombre de folioles à ces 2 stades peut varier déjà de 1 ou 2 unités, mais ni les cataphylles, ni les feuilles abortives ne font encore leur apparition.

A partir de la quatrième unité de croissance, le nombre d'entre-noeuds, et de folioles augmente ; on assiste également à une apparition de cataphylles. Cette description est indicative dans la mesure où toutes les plantules ne se comportent pas toujours de la même façon ; chez les unes, les variations interviennent plus précocement et la deuxième unité de croissance, dans certains cas, peut déjà posséder 2 entre-noeuds et des feuilles avec un nombre de folioles plus important. Chez d'autres, on assiste à l'édification d'un entre-noeud unique jusqu'à la sixième unité de croissance.

Ceci nous amène à penser que cette variation du nombre d'organes constitutifs d'une unité de croissance n'est pas seulement une fonction de l'âge, mais aussi de la vigueur du plant, et peut être des conditions de l'environnement.

Les observations effectuées sur les 6 premières vagues de croissance ont montré par ailleurs que cette augmentation quand elle commence ne reste pas systématique. Ceci veut dire que si l'unité de croissance "n" produit un nombre d'entre-noeuds , l'unité suivante pourrait toujours produire le même nombre d'entre-noeuds ou même - 1.

A partir de la quatrième unité de croissance pour certains individus, plus tardivement pour d'autres, commence à apparaître au début de chaque flush d'abord une cataphylle. Ensuite le nombre de ces cataphylles passe de 1 à 3 maximum. Puisque ces cataphylles, caduques, tombent seulement après le stade A (débourrement), elles laissent non seulement une cicatrice visible mais aussi une portion de tige sans feuilles entre les feuilles assimilatrices persistantes, de deux vagues de croissance successives. Cette portion aphyllé ainsi que les cicatrices sont une matérialisation sur le plan morphologique du phénomène de croissance rythmique. elle permet de repérer d'un coup d'oeil les niveaux d'arrêt de croissance et ceux de croissance active et donc les limites entre les unités de croissance successives. De plus, l'unité la plus ancienne présente des organes plus âgés (tige aouté, feuilles un peu plus âgées), alors que la nouvelle unité a une tige verte chlorophyllienne et des feuilles encore jeunes.

Les feuilles abortives n'apparaissent pas sur les plants avant l'âge d'un an en collection. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué, elles se situent toujours à la fin d'une unité de croissance ou au début de l'unité de croissance suivante. Elles ont une taille très réduite par rapport aux feuilles assimilatrices. Cette taille réduite et le rapprochement spatial avec les cataphylles renforcent au niveau de la tige la marque de la croissance rythmique. Leur nombre varie de 2 à 3 par unité de croissance. La figure VIII représente une unité de croissance typique.

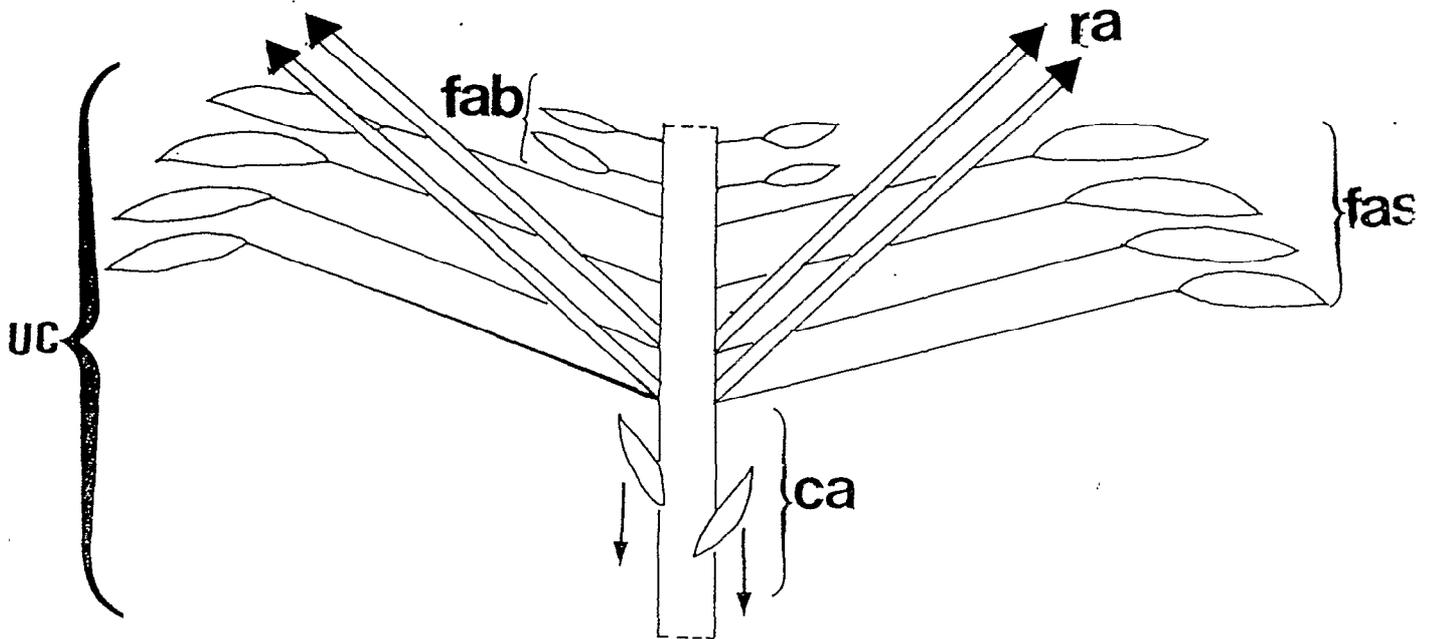


Fig VIII : Schéma d'une unité de croissance typique  
 fab, feuilles abortives ; ra, rameaux ; fas, feuilles  
 assimilatrices ; Ca, cataphylles.

Les travaux de PARISOT (1985) sur le rythme de croissance de jeunes manguiers, lui ont permis de mettre en évidence des "feuilles abortives" qui diffèrent de celles décrites chez *Dacryodes edulis* par le fait qu'elles sont caduques et qui en sont comparables par le fait que leur apparition n'est pas obligatoire sur un plant ou une unité de croissance donnée.

L'origine des feuilles abortives est assez controversée. A la suite de ses travaux sur le rythme de croissance du mangouier, PARISOT émet à ce sujet une hypothèse basée sur la similitude de comportement entre celles-ci et les feuilles assimilatrices.

La feuille abortive résulterait d'une ébauche dont la destinée à l'origine est celle d'une feuille assimilatrice mais dont l'ontogénèse s'est trouvée modifiée à un stade précoce. Cette modification ontogénique consisterait en l'amorce anticipée d'un processus de senescence mis en évidence dans le cas du mangouier par "l'arrêt de la croissance et par la différenciation d'une zone d'abscission au niveau du pétiole". Les expériences ayant été réalisées dans une chambre climatisée en conditions non fluctuantes, l'auteur a conclu que ce changement dans la séquence de différenciation serait induite par un stimulus d'origine interne à la plante, perçu par la feuille.

Ce stimulus serait perçu par toutes les feuilles de l'unité de croissance alors qu'elles se trouvent à des stades de développement très différents les unes des autres. La réponse au stimulus étant différente suivant les stades de croissance des feuilles, celles qui n'étaient pas encore suffisamment différenciées restent dans un état abortif (PARISOT, 1985).

## **IV. LA RAMIFICATION**

### **1. Localisation et rythme de la ramification**

Les études réalisées dans les collections de base et de travail à Minkoa-Meyos ont permis de noter que le phénomène de la ramification intervient chez le safoutier à des âges et à des tailles très variées suivant les individus et suivant les accessions.

Chez certains individus en effet, la ramification est précoce (1 an après la plantation) et intervient lorsque les plants sont hauts de 1 m seulement. Chez d'autres par contre, il faut attendre 2 ans, voire plus, alors que les plants ont déjà 2 à 3 mètres de hauteur pour que les premiers rameaux apparaissent. Cette ramification tardive constitue un facteur négatif de la fructification précoce et abondante.

Pour le moment nous allons nous attarder un peu sur l'aspect architectural de la ramification pour essayer de situer dans le temps et dans l'espace l'apparition des rameaux. A quel stade de croissance apparaissent-ils et à quel niveau de la tige sont-ils insérés.

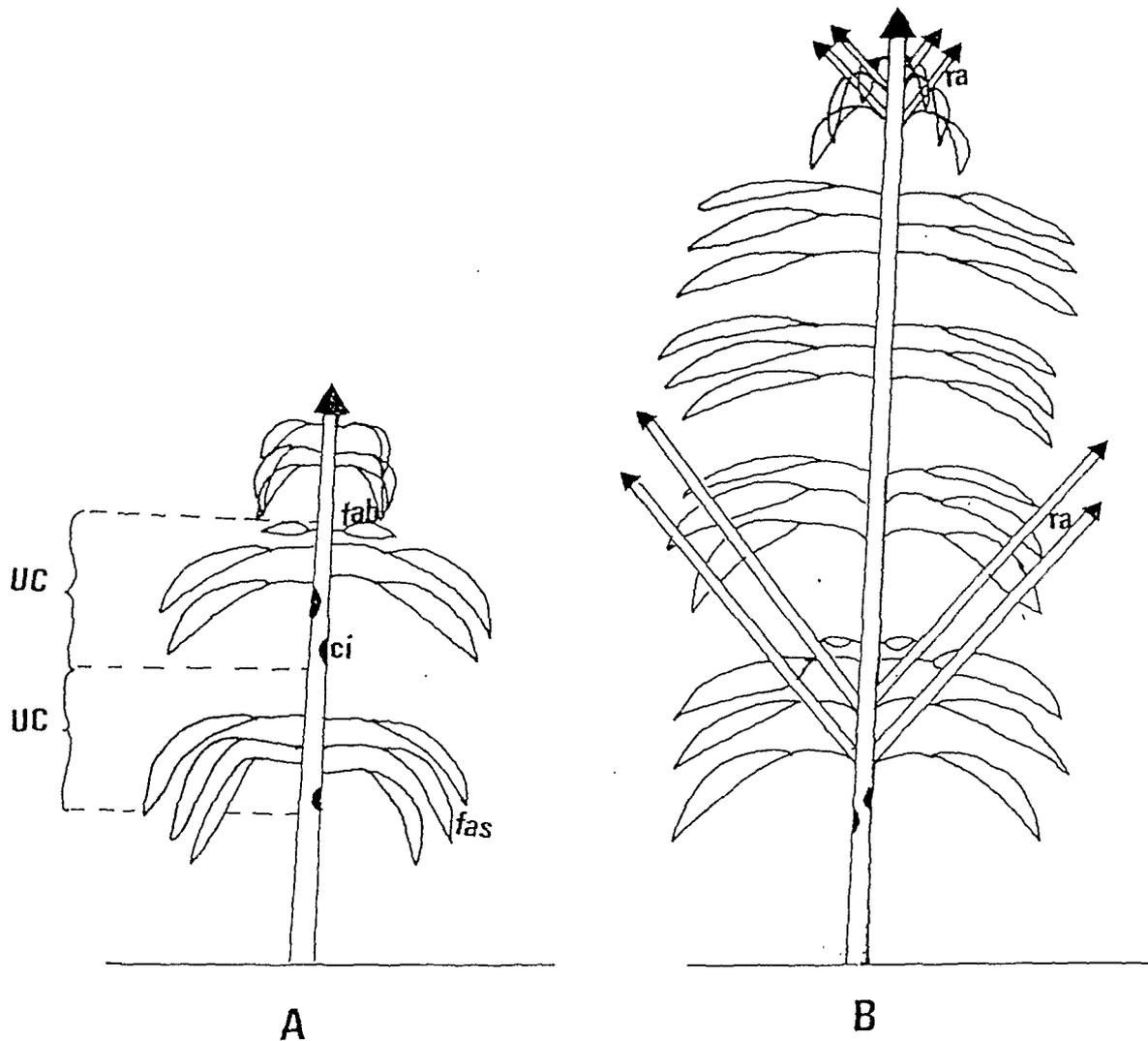


Fig IX : Croissance et ramification

A - Croissance rythmique : fas, feuilles assimilatrices ; ci, cicatrices laissées par la chute des cataphylles ; fab, feuilles abortives ; UC, unité de croissance.

B - Ramification rythmique : ra, rameau.

Chez *Dacryodes edulis*, la ramification comme la croissance se fait de manière rythmique et les deux phénomènes sont étroitement liés (fig. IX).

Lorsque la plante acquiert sa maturité de ramification, certaines unités de croissance, en même temps qu'elles se mettent en place, édifient des rameaux aux aisselles de toutes jeunes feuilles. Puisque la mise en place des rameaux est concomitante à celle de l'unité de croissance qui produit les bourgeons axillaires, ces bourgeons ne marquent donc aucune période de repos entre leur mise en place et leur extension en rameaux : c'est une ramification de type sylleptique

(HALLE et OLDEMAN, 1970 ; HALLE *et al.*, 1978 ; EDELIN, 1984). Les prochains rameaux se mettront en place après 3, 4 ou même 5 vagues de croissance sans ramification. Les rameaux mis en place adoptent un rythme de croissance synchrone entre eux et avec le bourgeon principal qui leur a donné naissance : tous les rameaux débourent au même moment et entrent en repos au même moment.

Le nombre de rameaux par unité de croissance est fonction de la vigueur de la plante et peut varier de 2 à 7. Mais il faut souligner qu'après le démarrage, quelques uns d'entre eux avortent, ou restent chétifs et finissent par être élagués, si bien que le nombre de rameaux viables au niveau d'une unité de croissance ne dépasse généralement pas 4. Les rameaux qui avortent ou qui accusent un manque de vigueur manifeste sont ceux qui prennent naissance à l'aisselle des cataphylles ou des feuilles assimilatrices les plus proches des feuilles abortives. Les rameaux les plus vigoureux naissent à l'aisselle des feuilles assimilatrices situées à la partie médiane de l'unité de croissance.

## 2. Ordre de la ramification

Les rameaux de second ordre ainsi mis en place vont se ramifier à leur tour après trois ou quatre unités de croissance sans ramification, ainsi de suite jusqu'à l'ordre 6.

### Remarque :

a) Tous les rameaux, du premier au sixième ordre, ont une direction de croissance orthotrope. Mais contrairement à la tige principale, leurs bases ne sont plus verticales, mais légèrement obliques.

b) Le nombre de rameaux par "verticille" se réduit au fur et à mesure que l'on monte dans l'ordre de ramification. Ainsi à l'ordre 6, la quasi-totalité des "verticilles" n'ont qu'un seul rameau. C'est un phénomène sans doute liée à la vigueur des axes.

c) Les rameaux d'ordre supérieur à deux semblent prendre naissance à une face préférentielle du rameau porteur suivant la direction de l'inclinaison du rameau.

On peut se demander pourquoi au niveau d'une unité de croissance ou d'un plant tout entier tel bourgeon est plus apte que tel autre à s'ériger en rameau ? CHAMPAGNAT *et al.* (1971), CRABBE (1976, 1980, 1986) ont conclu que les modes de ramification des plantes ligneuses, qu'elles soient d'une architecture monopodiale ou sympodiale, sont principalement dus aux gradients de préséance fixés le long de la tige, cette préséance étant elle-même déterminée par l'état de dormance des bourgeons. D'autres facteurs qui méritent d'être pris en ligne de compte dans le mécanisme sont :

- Les compétitions entre pousses,
- La vigueur de l'axe,
- Le gravimorphisme ( = changement de l'orientation d'un axe soit sous l'effet de la pesanteur, soit par la main de l'homme).

La dominance apicale selon ces auteurs n'est pas totalement absente, mais n'interviendrait que secondairement.

Ainsi, on observe une acrotonie ou une basitonie suivant que ce sont les bourgeons de la base ou ceux du sommet qui possèdent la préséance leur permettant de répondre plus que les autres aux sollicitations d'un milieu favorable. Ils évoluent plus vite ou plus tôt et pourront ensuite inhiber les autres encore dormants.

Dans le cas du safoutier et pour les ramifications situées dans la séquence de différenciation normale de l'espèce (ramification sylleptique), cette préséance semble être l'apanage des bourgeons axillés par les feuilles assimilatrices localisées dans la partie médiane de l'unité de croissance en cours d'édification.

Mais comme nous l'avons déjà indiqué la ramification intervient pour la plupart des individus à plus de deux ans et demi voire trois ans après la plantation, alors que le jeune plant mesure plus de 3 mètres de hauteur. Ce qui constitue à notre avis un facteur défavorisant la production et la récolte.

A une période où les contraintes économiques et la croissance démographique obligent l'arboriculteur à adopter les arbres de taille raisonnable, précocement et hautement productifs, la nécessité se fait sentir de rechercher chez le safoutier les moyens de provoquer une ramification précoce.

### 3. Essais d'induction d'une ramification précoce

L'expérience a été réalisée sur 3 accessions, chacune de 6 safoutiers (DPC5, DPC6, DPC7) appartenant à la collection de travail à Minkoa-Meyos. Tous les plants sont âgés de 15 mois (âge en collection) et la hauteur moyenne est de 1,50 m. L'essai a eu lieu au mois d'Août 1987, période pendant laquelle les conditions de l'environnement semblent favorables au développement de la plante. Il s'agit de sectionner la tige à trois niveaux et de repérer le niveau de section qui entraîne la formation de rameaux les plus nombreux et les plus vigoureux. La figure X montre les trois niveaux :

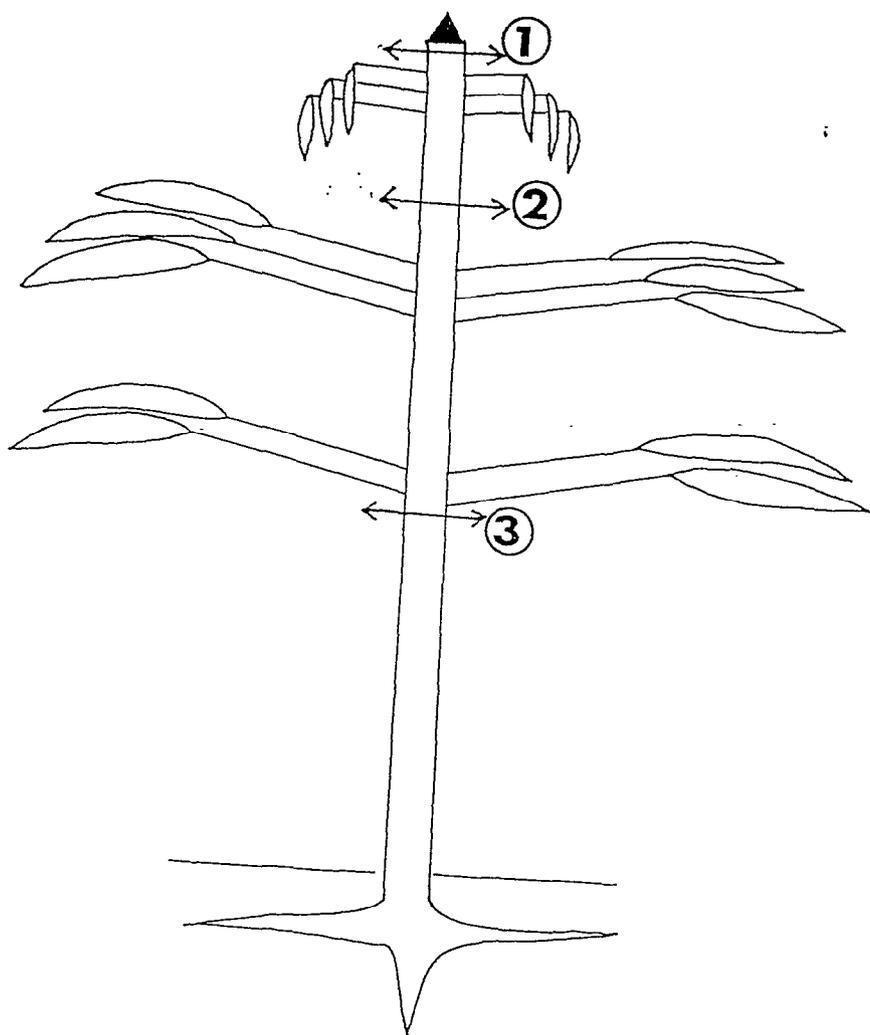


Fig X : Essai d'induction d'une ramification précoce : localisation des 3 niveaux de section.  
 1) Suppression du bourgeon terminal  
 2) Suppression de l'unité de croissance la plus récente.  
 3) Section en dessous de la zone d'insertion des feuilles.

- DPC5, les plants ont été sectionnés au-dessous du point d'insertion des feuilles. Il ne subsiste plus qu'un morceau de tige sans feuilles (3).
- DPC6, seule l'unité de croissance la plus récente et non ramifiée est supprimée (2).
- DPC7, suppression du bourgeon apical (1).

Les résultats obtenus selon les différents traitements sont portés dans les tableaux VII à IX.



Pour DPC7

Tableau IX : Suppression du bourgeon terminal

Numéro du plant	DPC7A	DPC7B	DPC7C	DPC7D	DPC7E	DPC7F
Diamètre à la base	3,5	3,0	3,8	2,7	3,2	3,5
Nombre de rameaux émis	6	7	6	3	4	4
Nombre de rameaux vigoureux	4	5	4	3	4	3
Angle d'insertion par rapport à la tige	obtus	obtus	obtus	obtus	obtus	obtus

Dans les 3 cas, le traumatisme entraîne l'entrée en fonctionnement des bourgeons les plus proches de la section. Cependant, le niveau de la tige où la section est pratiquée semble avoir une influence sur l'angle d'insertion et sur la vigueur des rameaux émis.

Dans le premier cas (DPC5) dont la section a privé le plant de tous ses organes foliaires, on peut se demander si cette section n'a pas diminué le nombre, la vigueur et l'angle d'insertion des rameaux émis (Ces rameaux ont en effet un angle d'insertion qui les place presque parallèlement à la tige qui leur a donné naissance). Nos observations antérieures sur la ramification (NYA NGATCHOU et KENGUE, 1989) ont montré que les angles d'insertion des rameaux sur la tige variaient suivant les accessions. Il est donc difficile d'attribuer ce comportement à la nature du traitement qui a été appliqué à cette accession.

En attendant de disposer d'un matériel homogène sur lequel on puisse obtenir des résultats comparables, l'essai précédent permet de conclure que :

- La suppression du bourgeon terminal ou de la dernière unité de croissance détermine sur les plants âgés de 15 mois l'émission de rameaux latéraux. L'âge de 15 mois (en collection) est indicatif dans la mesure où la vigueur du plant semble jouer, plus que l'âge un rôle important dans le phénomène. Aussi un plant ayant atteint un diamètre de 3,5 cm à la base peut subir avec succès la ramification à la suite d'une suppression du bourgeon terminal.

Par ce moyen, on peut provoquer une ramification permettant d'obtenir des arbres de petite taille et, pour les pieds femelles, à fructification précoce.

## V... LA FLORAISON

Nous avons déjà, à diverses occasions, parlé de la floraison. Mais revenons ici sur cet aspect du problème pour dire un mot sur l'âge de la floraison, l'ordre des rameaux florifères, la position des inflorescences sur les rameaux et enfin l'influence de la floraison sur la ramification.

### 1. L'âge de la floraison.

A la suite des observations effectuées dans nos collections de Minkoa-Meyos, il est difficile de dire avec certitude à quel âge *Dacryodes edulis* fleurit pour la première fois. Plusieurs facteurs interviennent parmi lesquels l'origine génétique du plant est à notre avis le plus important.

Ainsi dans la collection de base mise en place en Avril 1986 et composée de 20 accessions de 5 plants chacune et de 18 accessions de 2 plants chacune, nous avons enregistré en février 1988 une floraison suivie de fructification sur 2 plants appartenant à la même accession (DPC16). La collection de travail formée de 19 accessions de 6 plants chacune n'a présenté aucune floraison.

En février 1989 nous avons enregistré dans la collection de base au moins un plant en fleur dans 16 accessions pour un total de 34 arbres en fleurs, soit 25% des arbres de la collection. Dans la collection de travail, 14 accessions sur un total de 19 ont vu fleurir au moins un de leurs arbres, le nombre total d'arbres ayant fleuri dans cette collection est de 22, soit 19,3% des arbres de la collection.

Ceci peut nous permettre de dire que les accessions les plus précoces fleurissent à l'âge de 3 ans après la plantation. Si on tient compte du temps passé en pépinière (9 mois : Juillet - Avril) on peut affirmer que la première floraison intervient à 4 ans après le semis, au minimum.

### 2. Ordre des rameaux florifères, position de la floraison

Dans le paragraphe sur la ramification, nous avons dit que le safoutier pouvait se ramifier jusqu'à l'ordre 6. La question se pose de savoir s'il existe un ordre de ramification préférentiel portant des inflorescences ?

L'axe A1 qui est la tige principale ou mieux, le tronc de l'arbre, ne porte jamais d'inflorescences.

En revanche, tous les autres rameaux d'ordre supérieur, (A2, A3, A4, A5, A6) sont susceptibles de porter des inflorescences. Nos observations pendant 3 saisons de floraison, ne nous ont permis de remarquer ni préférence, ni exclusion. Le seul facteur qui influence la répartition des inflorescences sur les rameaux de divers ordres, pourrait être la vigueur du rameau.

Nous avons observé des rameaux qui fleurissent en même temps qu'ils se mettent en place. La toute première vague de croissance qui érige le bourgeon axillaire en rameau porte des inflorescences. Ceci a été mis en évidence sur des axes d'ordre 2 et suivants. Ce qui signifie qu'un bourgeon latéral se transforme en inflorescence au moment même où il se forme. Ainsi l'âge de ce bourgeon se limite au temps qui sépare son initiation dans le bourgeon et sa transformation en inflorescence. Ceci montre bien qu'un rameau pour fleurir n'a pas besoin d'atteindre la maturité, ni de passer par un long stade de latence.

Bien au contraire, le fait que les bourgeons portés par les unités de croissance âgées ne se transforment pas en inflorescences, prouve qu'avec l'âge, ces bourgeons perdent leur aptitude à la reproduction et à la ramification et deviennent insensibles aux facteurs de l'induction ou de l'initiation florale ; ces phénomènes deviennent ainsi l'apanage des bourgeons axillaires de la plus récente unité de croissance et dans certains cas assez rares, les bourgeons axillaires se trouvent au sommet de l'avant dernière unité de croissance mais rarement tous les bourgeons de la dite unité.

La floraison en position axillaire permet la reproduction sans que la croissance au niveau du bourgeon apical soit entravée ; toutefois, lorsque certains rameaux présentent une charge en fruits importante, le bourgeon apical entre dans une phase de repos prolongé qui peut durer toute la période de fructification (Planche 8, Photos A et B). La croissance ne reprendra que lorsque le rameau sera débarrassé de ses fruits. Cette inaptitude momentanée à la croissance apicale ainsi que le changement de direction imposé à la branche par la charge en fruits est susceptible de provoquer au niveau de la branche une modification de comportement qui, sur le plan architectural, est temporaire comme la cause qui l'a produite : on peut noter l'éveil de certains bourgeons qui jusqu'ici restaient dormants et dont la séquence de différenciation normale de l'arbre ne laissait pas entrevoir un développement en rameaux.

### 3. Influence de la floraison sur la ramification

Le rapport entre la floraison et la ramification peut être observé à deux niveaux :

Le premier niveau est une conséquence directe du fait que si les deux phénomènes (floraison et ramification) n'ont pas le même déterminisme, ils ont la même origine : les bourgeons axillaires. Les observations relatées au paragraphe précédent, montrent que pour un bourgeon donné, il n'y a entre les deux phénomènes ni antagonisme, ni compétition.

Le deuxième rapport notable entre la floraison et la ramification est lié au fait que certaines inflorescences généralement observables à la base de l'unité de croissance et qui sont particulièrement vigoureuses possèdent à leurs extrémités non pas une fleur mais un bourgeon végétatif comme les rameaux (fig. XI). De telles inflorescences, à la différence de toutes les autres, sont susceptibles de survivre après la fructification et de poursuivre une croissance végétative sous forme de rameau. Un tel phénomène s'il ne change en rien l'architecture raméale de l'arbre, contribue à accroître ses possibilités de ramification et donc d'occupation de l'espace.

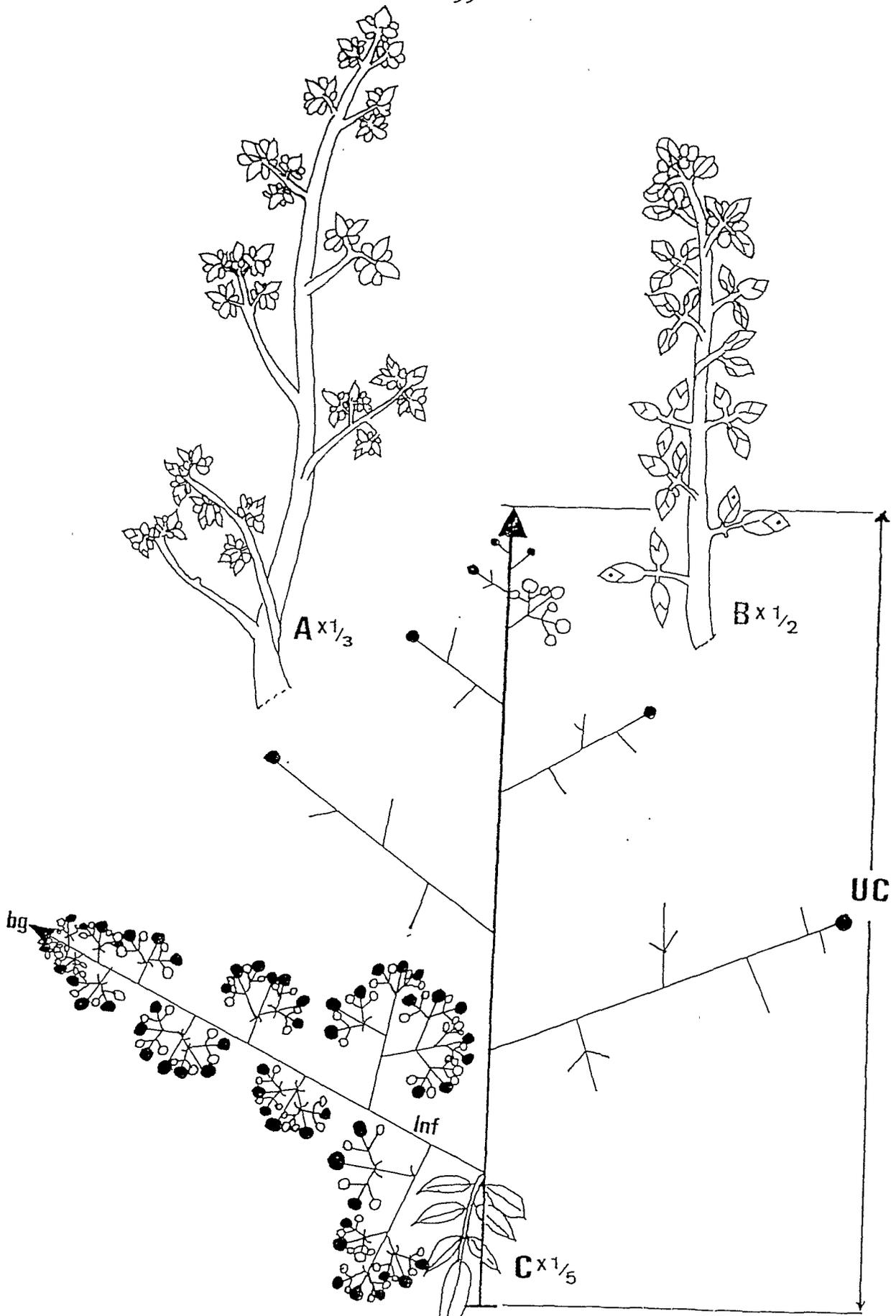


Fig XI : Morphologie des inflorescences  
 A - Inflorescence mâle-hémaphrodite  
 B - Inflorescence femelle  
 C - Rameau florifère et architecture d'une inflorescence basale terminée par un bourgeon.

## CHAPITRE V : LA REITERATION

Chez *Dacryodes edulis* le phénomène de réitération peut être subdivisé en trois catégories suivant la période et la partie de l'arbre qui est concernée.

1- D'abord les rameaux qui se forment dans la séquence de différenciation normale de l'espèce, se combinent les uns aux autres pour donner au sein de l'arbre des petites unités dont l'allure et le modèle architectural rappellent, l'arbre mère qui les porte, au moment où il venait de mettre en place son architecture primaire caractéristique (première floraison). Ce type de réitération s'observe sur des safoutiers adultes, mais non sénescents ayant mis en place la quasi totalité des ordres de rameaux précédemment décrits, 6 ans environ après la plantation.

2- La deuxième modalité de réitération est dite "adaptative et proleptique". Elle s'observe chez des jeunes plants peu vigoureux, et sur des vieux arbres chez lesquels l'état de sénescence a entraîné une certaine perte de vigueur au niveau des structures séquentielles (fig. XIIC).

- Sur des jeunes plants peu vigoureux, parfois même non encore ramifiés, s'observe l'éveil inattendu de certains bourgeons latents. Leur activité met en place un ou plusieurs unités architecturalement identiques à la plante mère. Il est possible sur le plan de la conduite de l'arbre de supprimer l'arbre mère chétif que peut remplacer avantageusement ce rejet qui, dans la majorité des cas, présente une vigueur supérieure à celle de la plante mère.

En ce qui concerne les vieux arbres, les observations ont été réalisées sur des safoutiers âgés de plus de 25 ans dans la ferme de l'ENSA (Ecole Nationale Supérieure Agronomique) à Nkolobisson. Dans ce cas, les "complexes réitérés", véritables petits safoutiers dans la cime prenaient naissance sur les branches maîtresses à partir des bourgeons latents. Ces complexes présentent en outre la particularité d'être très nombreux, de petite dimension et à floraison précoce. En 1987, la totalité de la production de ces arbres était portée par ces "complexes réitérés".

Remarque : La réitération proleptique observée sur les tiges principales de jeunes safoutiers, se manifeste de moins en moins lorsque cette tige vieillit. Ceci montre que le mécanisme d'éveil de ces bourgeons latents serait une dédifférenciation, un retour en arrière, comme l'a dit EDELIN (1984), d'autant moins probable que la période de latence a été plus longue.

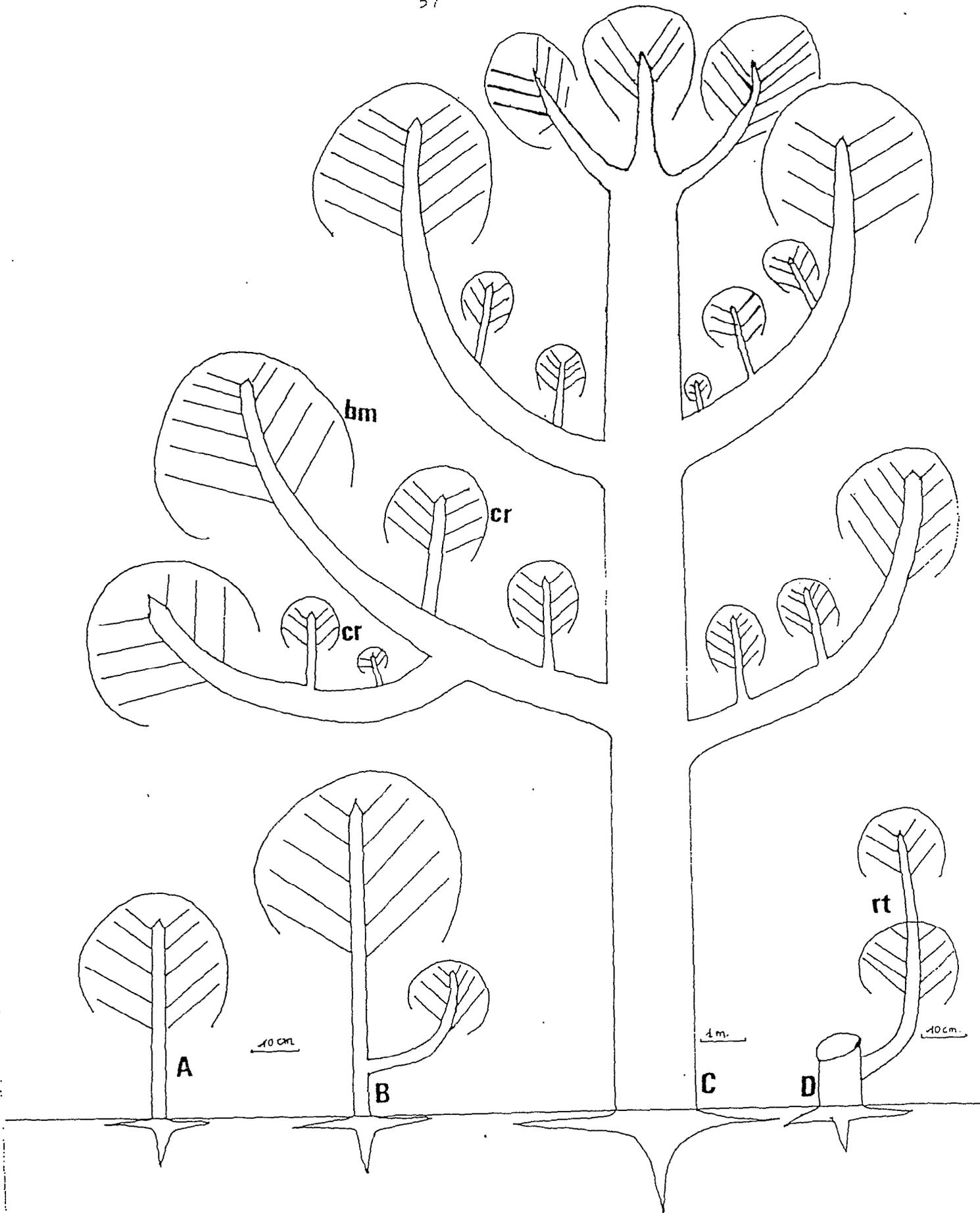


Fig XII : Phénomène de réitération

A, Jeune safoutier ; B, Réitération adaptative. proleptique sur jeune safoutier ; C, "Complexes réitérés" (cr) sur vieux arbres bm branche maîtresse ; D, réitération traumatique.

3- La section d'une tige ou d'une branche entraîne l'émission non loin du plan de section des rejets dont le mode de construction architectural évoque celui de la plante sectionnée (fig. XIID). En procédant ainsi, on a pu obtenir sur des branches adultes des rejets plus ou moins nombreux utilisables comme matériel végétal pour les essais de bouturage et de marcottage. Au niveau des jeunes plants, ce traitement peut permettre d'obtenir des arbres précocement ramifiés (= taille de formation).

## CHAPITRE VI : LE SYSTEME RACINAIRE

Ne disposant pas de minirhizotron ou de caissons à brouillard nutritif pouvant permettre une étude de l'évolution du système racinaire, nous avons dû, soit déssoucher les plants très jeunes (cf. chap. Germination), soit creuser des tranchées permettant de dégager le système racinaire sans déssoucher complètement le plant.

### I. MATERIEL ET METHODE

Afin d'offrir au système racinaire un environnement qui, de par sa texture, lui permette de mettre en place sa structure idéale, 5 trous de 1 m de diamètre et 1 m de profondeur ont été aménagés en bordure de la collection de base à Minkoa-Meyos. Ces trous ont été ensuite remplis de sciure de bois décomposée et les graines ont été directement semées dans ce substrat. Ce qui devrait aussi permettre de minimiser les traumatismes accidentels qui interviennent généralement au cours des transferts. Dans les premiers stades de développement l'observation du système racinaire a lieu après déssouchage des plants (Fig. III). Pour les plants plus âgés l'étude a été faite sur pied en dégagant minutieusement le substrat sur la moitié de la rhizosphère (planche 4, photos A, B et C).

### II. RESULTATS

#### 1. Les jeunes plants

##### 1.1. Jeunes safoutiers âgés de 8 mois

Les résultats obtenus sont illustrés par la fig. XIII A.

##### 1.1.1. Profil cultural

00 - 52 cm sciure de bois décomposée, fraîche, meuble, très poreuse.

52 - 100 cm Horizon B non perturbé, compact, rouge, peu poreux.

##### 1.1.2. Profil racinaire

00 - 09 cm, étage racinaire 1 : nombreuses racines fines à chevelu peu dense, horizontales (75 %). Certaines d'entre elles atteignent 25 cm de longueur. Diamètre de la racine pivotante 1,5 cm.

09 - 20 cm, étage racinaire 2 : quelques racines fines (10%), horizontales, presque sans chevelu; diamètre moyen 8 mm, racine pivotante tourmentée (sinueuse).

20 - 32 cm, étage racinaire  $\beta$  : racine pivotante seule, verticale, très peu de racines horizontales fines. La racine pivotante à ce niveau est légèrement tourmentée; diamètre moyen 5 mm.

32 - 52 cm, étage racinaire 3 : Quelques racines (5 %), fines et moyennes, presque sans chevelu. Racine pivotante verticale mais tourmentée. Diamètre moyen 3 mm.

52 - 56 cm, Etage racinaire  $\beta$  : Racine pivotante en croissant de lune, tordue au sommet de l'horizon B, à cause, nous semble-t-il de la différence de densité entre la sciure (meuble) et l'horizon B (compact). Diamètre moyen 1 mm.

## 1.2. Jeunes safoutiers âgés de 2 ans en collection

### 1.2.1. Profil cultural

0 - 46 - horizon perturbé, brun, peu compact, poreux, frais, friable, avec de nombreuses racines fines et moyennes, contenant une carotte de terre noire, substrat de germination en pépinière, à 10 cm de la surface du sol.

46 - 60 Reste de B21 , frais, friable, peu compact, poreux, racines fines et moyennes.

60 - 105 horizon B22, rouge, frais, compact, fragile, quelques racines fines.

### 1.2.2. Profil racinaire

00 - 13 tige enterrée. Diamètre 45 mm. Pas de racines;

13 -29 Horizon racinaire 1 : quelques racines horizontales moyennes à grosses, un peu tourmentées, blanches; diamètre de la racine pivotante 32 mm.

29 - 60 Etage racinaire 2 : point de bifurcation de la racine pivotante, juste à la base du substrat de germination.

Deux raisons possibles :

- Soit du fait que le pivot initial en contact avec la paroi du sachet a vu ralentir sa croissance.

- Soit du fait que le pivot initial a été lésé lors de la mise en place. Diamètre pivot 1 = 15 mm ; diamètre pivot 2 = 11 mm, quelques racines horizontales fines et moyennes avec un peu de chevelu.

60 - 74 Etage racinaire 3 : Diamètre de P1 : 12 mm ; diamètre de P2 : 7 mm. Rares racines horizontales fines et moyennes, très peu de chevelu, peu tourmentées.

74 - 105, Etage racinaire B. diamètre P1= 10 mm en haut, 2 mm en bas. P1 légèrement oblique à 90 cm, presque horizontal à la fin.

Ces observations sont illustrées par la fig. XIII B.

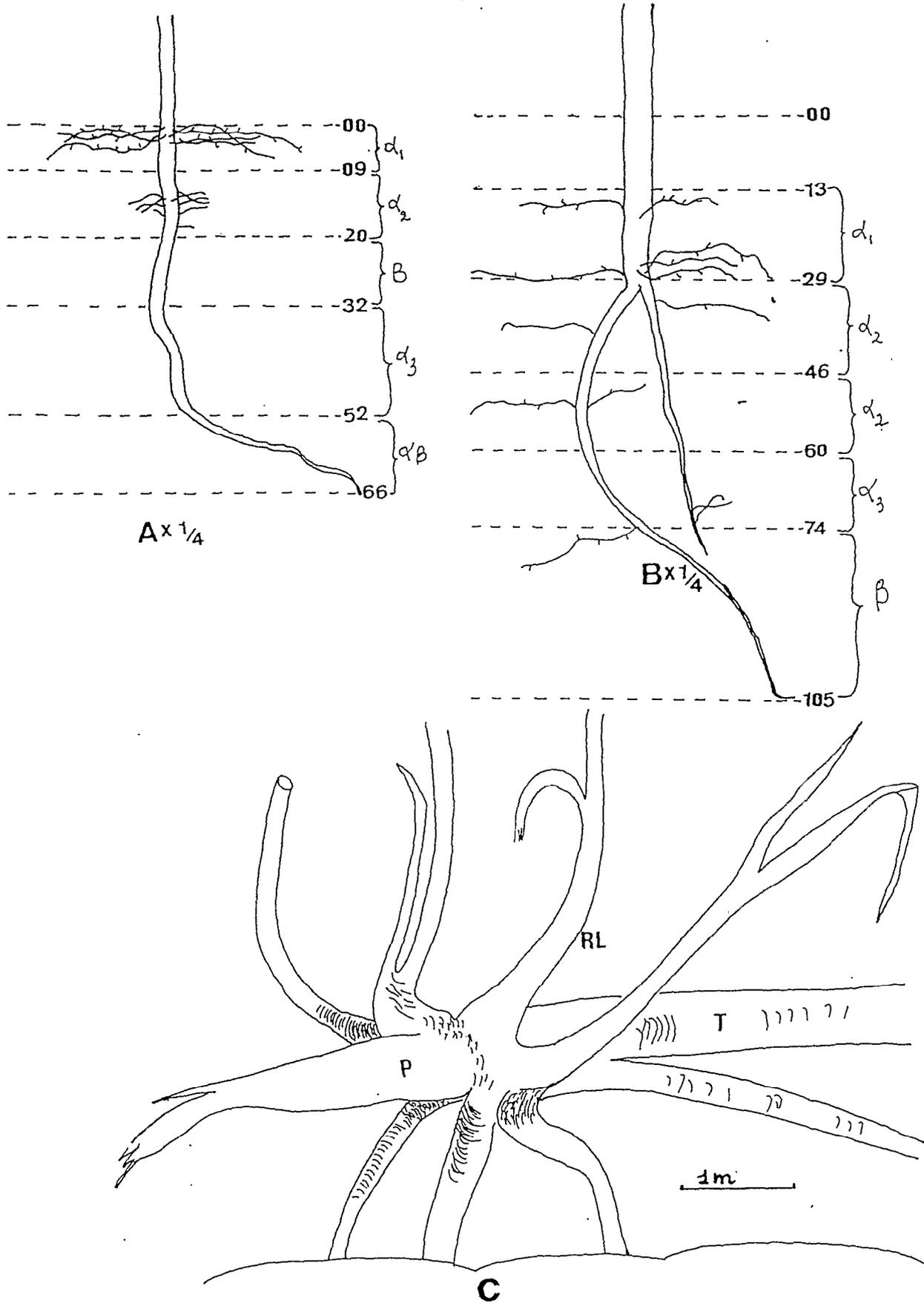


Fig XIII : Morphologie du système racinaire  
 A - Jeune plant âgé de 8 mois  
 B - Jeune plant âgé de 2 ans  
 C - Arbre adulte : P, pivot ; RL, racine latérale ; T, tronc.

## 2. Chez les grands arbres

L'observation du système racinaire chez les grands arbres déracinés (fig. XIIC) a montré que l'espèce présente un système racinaire formé d'un pivot central dont la grosseur varie suivant les individus, mais qui constitue toujours le plus gros élément du système. Autour de ce pivot se trouvent des racines latérales plus ou moins nombreuses, de longueur et de diamètre essentiellement variables. Le dessin donne un exemple de système racinaire observé à Ndikinimeki.

## III. CONCLUSION

Au terme de cette étude sur la morphogénèse du safoutier auquel des 23 modèles architecturaux décrits par HALLE *et al.* (1970, 1978) peut-on rapporter le safoutier ?

- *Dacryodes edulis* est une espèce monopodiale à croissance rythmique.
- Elle présente une ramification également rythmique qui met en place des étages de branches à disposition subverticillée.

- Tous les axes sont morphologiquement identiques entre eux et présentent une direction de croissance verticale : ce sont des axes orthotropes.

- Les inflorescences naissent à l'aisselle des feuilles sur les rameaux latéraux de tous ordres. Cette position latérale de la sexualité laisse aux bourgeons apicaux la possibilité de poursuivre leur activité de croissance.

HALLE *et al.* (1978), avaient déjà classé le safoutier à l'instar de beaucoup d'autres espèces tropicales telles *Triplochytton scleroxylon* (*Sterculiaceae*), *Aucoumea klaineana* (*Burseraceae*), *Musanga cecropioïdes* (*Cecropiaceae*)... Parmi les espèces dont le mode de construction architectural correspond au modèle de RAUH. Notre étude confirme l'appartenance de cette espèce à ce modèle.

Des multiples possibilités de réitération aussi bien adaptatives que traumatiques observées chez *Dacryodes edulis*, confirment également cette appartenance au modèle de RAUH qui, hormis le cas de quelques espèces pionnières (parasoliers d'Afrique et d'Amérique), réitère abondamment.

Les graines de safoutier appartiennent au type de semences dont la conservation est problématique. Les essais de conservation à la température ambiante (25°C environ) ont montré que celles-ci connaissent une chute rapide du pouvoir germinatif. En attendant la mise au point d'une méthode de conservation permettant de prolonger de façon appréciable la durée de vie des semences, il est recommandé de les conserver sans les dépulper.

A maturité, la graine présente déjà une radicule longue de 2 cm environ. Pour la semer, elle doit être orientée de manière que la pointe de la radicule soit tournée vers le bas.

L'épaisseur du substrat qui recouvre la graine ne doit pas dépasser celle de la graine elle-même. La sciure de bois décomposée est le substrat qui, de par ses caractéristiques physiques facilite la germination épigée des graines de safoutier.

Le système racinaire est pivotant. Mais chez les jeunes plants les racines latérales ne sont pas encore assez développées par rapport au pivot. Chez les individus adultes en revanche, aussi bien les racines latérales que le pivot présentent un développement important, ce qui permet à l'arbre d'assurer son alimentation hydro-minérale et sa stabilité mécanique.

Outre le rôle fondamental que jouent les possibilités de réitération dans les stratégies de lutte de la plante pour sa survie, et pour maximiser son rendement d'utilisation de l'énergie disponible, la réitération traumatique pourrait permettre dans le schéma d'amélioration de mettre au point des arbres précocement et suffisamment ramifiés. L'extension de la suppression expérimentale des bourgeons sur les rameaux d'ordres successifs est en cours et pourrait permettre à terme, de mettre au point une formule pour la taille de formation.

DEUXIEME PARTIE :

BIOLOGIE

## INTRODUCTION

La finalité des travaux que nous effectuons dans le cadre de cette thèse est l'amélioration du safoutier. Il est difficile de mettre au point le schéma d'amélioration d'une espèce sans que les principaux mécanismes de la reproduction sexuée (pour l'amélioration génétique) et les données sur la multiplication végétative soient maîtrisés. Chez le safoutier, se posent en effet, entre autres les questions suivantes :

- L'espèce est-elle dioïque ou monoïque ?
- Si elle est dioïque, comment se fait le transport du pollen ?
- Existe-t-il des barrières d'incompatibilité entre individus ?
- Les mécanismes de reproduction chez le safoutier mettent-ils en jeu des phénomènes tels que la dichogamie, l'herchogamie, l'hétérostylie ou la stérilité mâle... ?

Ce sont les réponses à ces questions qui nous permettront de tirer des conclusions par exemple sur :

- Les types d'arbres qui méritent d'être plantés ;
- Leurs proportions relatives dans un verger de dimensions données ;
- La disposition parcellaire adéquate.

## CHAPITRE VII : ORGANES DE REPRODUCTION

Les branches florifères sont des axes à croissance indéfinie : le bourgeon terminal ne se transforme jamais en inflorescence. Celles-ci sont produites par les 10 à 15 bourgeons axillaires les plus proches du bourgeon terminal.

Chez le safoutier, on rencontre 3 types de fleurs : les fleurs mâles, les fleurs femelles et les fleurs hermaphrodites. Les pieds femelles portent exclusivement des fleurs femelles. Les autres pieds portent des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites dans des proportions très variées. Les limites extrêmes de ces variations peuvent être considérées comme les pieds mâles ou comme les pieds hermaphrodites (plus de 95 % de fleurs mâles ou de fleurs hermaphrodites). Comme nous le verrons dans un paragraphe à venir, ces proportions ne sont pas constantes au fil des années. Chez les pieds femelles, aucune variation au cours du temps n'a pu être observée. Le safoutier est-il donc une espèce dioïque ou monoïque ? Nous tenterons de répondre à cette question dans le paragraphe traitant de la répartition des sexes.

Les inflorescences mesurent 8 à 25 cm de longueur pour les panicules mâles et hermaphrodites, 5 à 15 cm pour les panicules femelles (Planche 6, photos A et B). A l'intérieur de la panicule, les fleurs sont groupées par 7, entourées de bractées caduques. Le mode de regroupement des fleurs à l'intérieur de la panicule est représenté sur la fig. XIV.

### I. MORPHOLOGIE DES FLEURS

Les dessins de la figure XIV et les photos de la planche 5, A et D montrent la morphologie des fleurs de différents sexes.

#### 1. Les fleurs mâles

3 sépales ovales triangulaires, couverts extérieurement d'une pubescence étoilée, intérieurement glabres. 3 pétales légèrement plus longs que les sépales ressemblant aux sépales par leur pubescence. Les étamines, au nombre de 6 sont bien développées et produisent du pollen. Les anthères possèdent deux sacs polliniques, formés chacun de deux loges polliniques. Chaque sac est muni d'une suture de déhiscence par laquelle il s'ouvre pour libérer les grains de pollen. Les 6 anthères sont regroupées en un cône au-dessus de l'ovaire atrophié, non fonctionnel (Planche 4, Photo D).

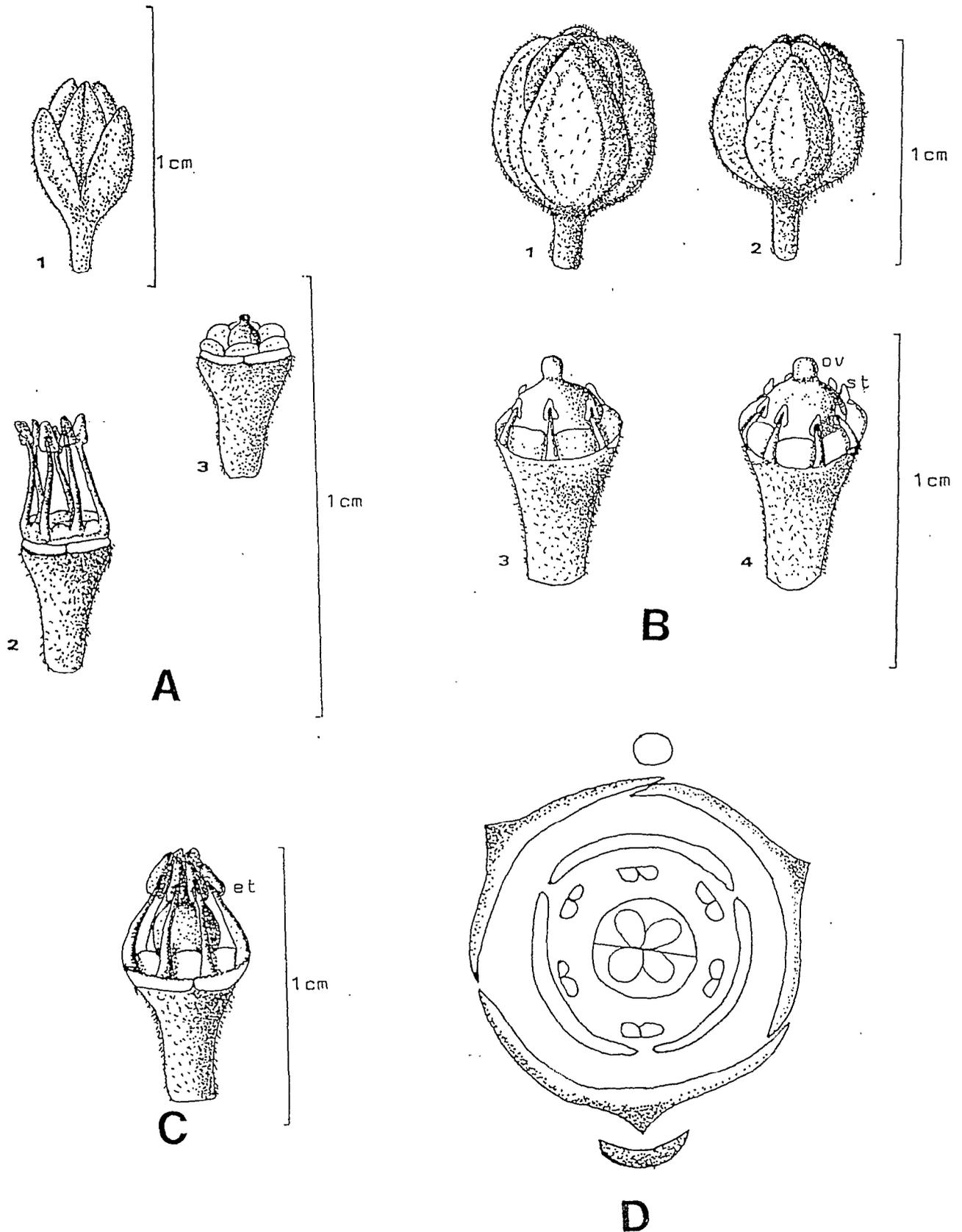


Fig XIV : Morphologie florale

A - Fleurs mâles : 1, morphologie externe ; 2, Androcée ; 3, ovaire avorté.

B - Fleurs femelles : 1, fleur femelle trimère ; 2, fleur femelle tétramère ; 3 et 4 ovaires et staminodes correspondants.

C - Fleurs hermaphrodites avec étamines et ovaires.

D - Diagramme floral général. Formule florale :  $3S + 3P + 6E + 2C$ .

## 2. Les fleurs hermaphrodites

Elles ressemblent par leur morphologie externe aux fleurs mâles mais le gynécée et l'androcée sont tous deux bien développés et fonctionnels. A la déhiscence, le pollen libéré se trouve directement appliqué sur le stigmate, en raison de la proximité de celui-ci et des anthères (Planche 5, Photo A).

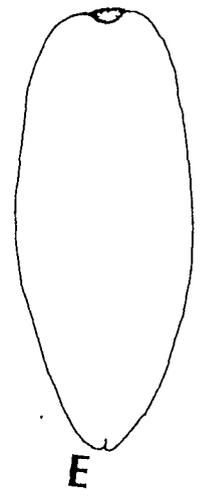
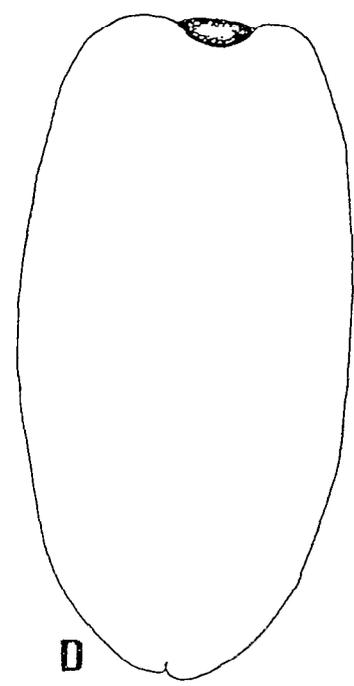
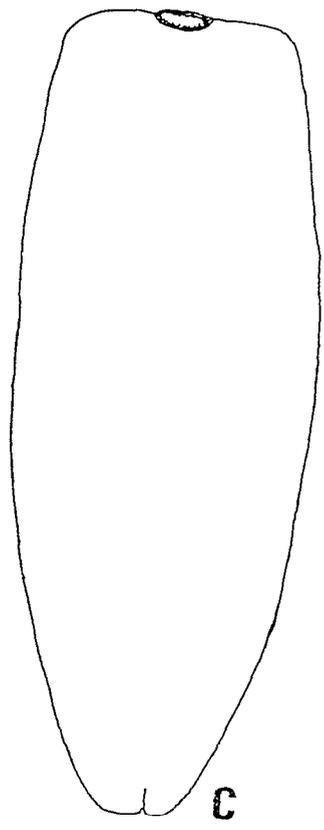
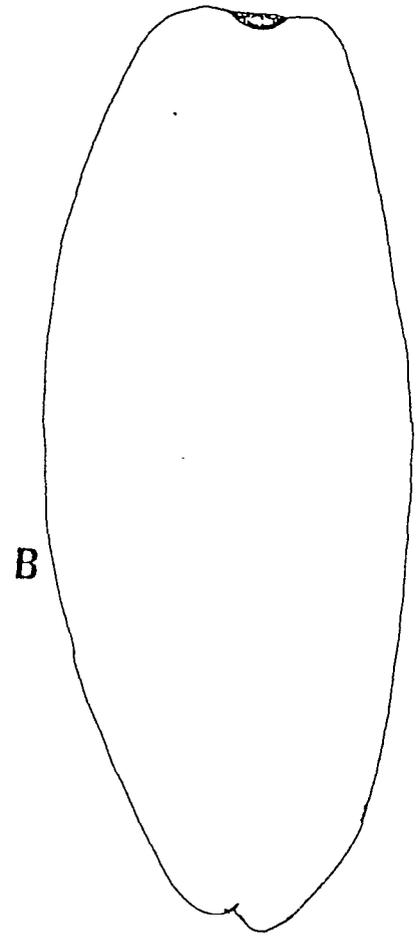
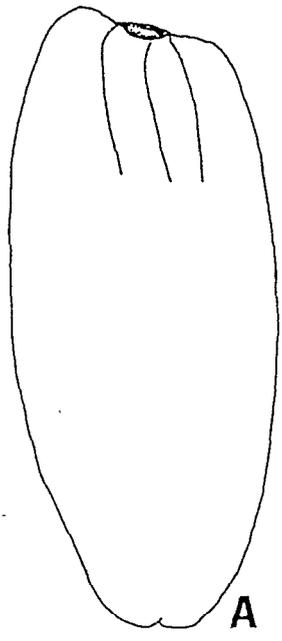
## 3. Les fleurs femelles

Chez les fleurs femelles (Planche 5, photos B et C), on rencontre de rares cas de fleurs tétramères, à 4 sépales, 4 pétales et 8 étamines au lieu de 3 pour les deux premiers et 6 pour le troisième. Il faut préciser que nous n'avons pas pu observer d'arbre présentant exclusivement des fleurs tétramères, ni présentant des fleurs tétramères en proportions importantes. Au stade actuel de nos investigations, nous n'avons pas pu trouver à cette variation de morphologie, une interprétation liée à la position de la fleur dans l'inflorescence.

Les étamines atrophiées atteignent la partie médiane de l'ovaire et portent des anthères vides de pollen. Les coupes sériées réalisées aux microtomes après inclusion à la résine ou à la paraffine, ont montré que l'ovaire comportait deux loges carpellaires renfermant chacune 2 ovules orthotropes.

## II. LE FRUIT

Le safou est une drupe de forme et de dimension extrêmement variées. Les dessins de la fig. XV représentent les formes récoltées au cours d'une prospection effectuée en 1987 dans les Provinces du Littoral et du Sud-Ouest. Il est clair que cet inventaire n'est pas exhaustif. Ils peuvent être ellipsoïde, globuleux, oblong, conique à base ou à sommet dissymétrique, présentant ou non un épaulement. Ils mesurent environ 4 à 12 cm de longueur sur 3 à 6 cm de largeur. Mais certains fruits peuvent atteindre 15 cm de longueur. Les jeunes fruits sont de couleur rose (Planche 7, Photo A) ou blanchâtre et prennent à maturité une coloration bleu-violacé (Planche 7, Photo B) ou vert-clair (Planche 8, photo A) respectivement. Cette coloration du fruit pourrait être utilisée comme marqueur génétique dans les travaux d'amélioration du safoutier. Chez les individus dont les fruits immatures sont colorés en rose, l'évolution passe par un stade de coloration blanchâtre qui annonce la maturité. Les photos C, planche 7 ; A, planche 8, A, B et C, planche 9 représentent quelques types morphologiques de fruits.



Echelle: 1

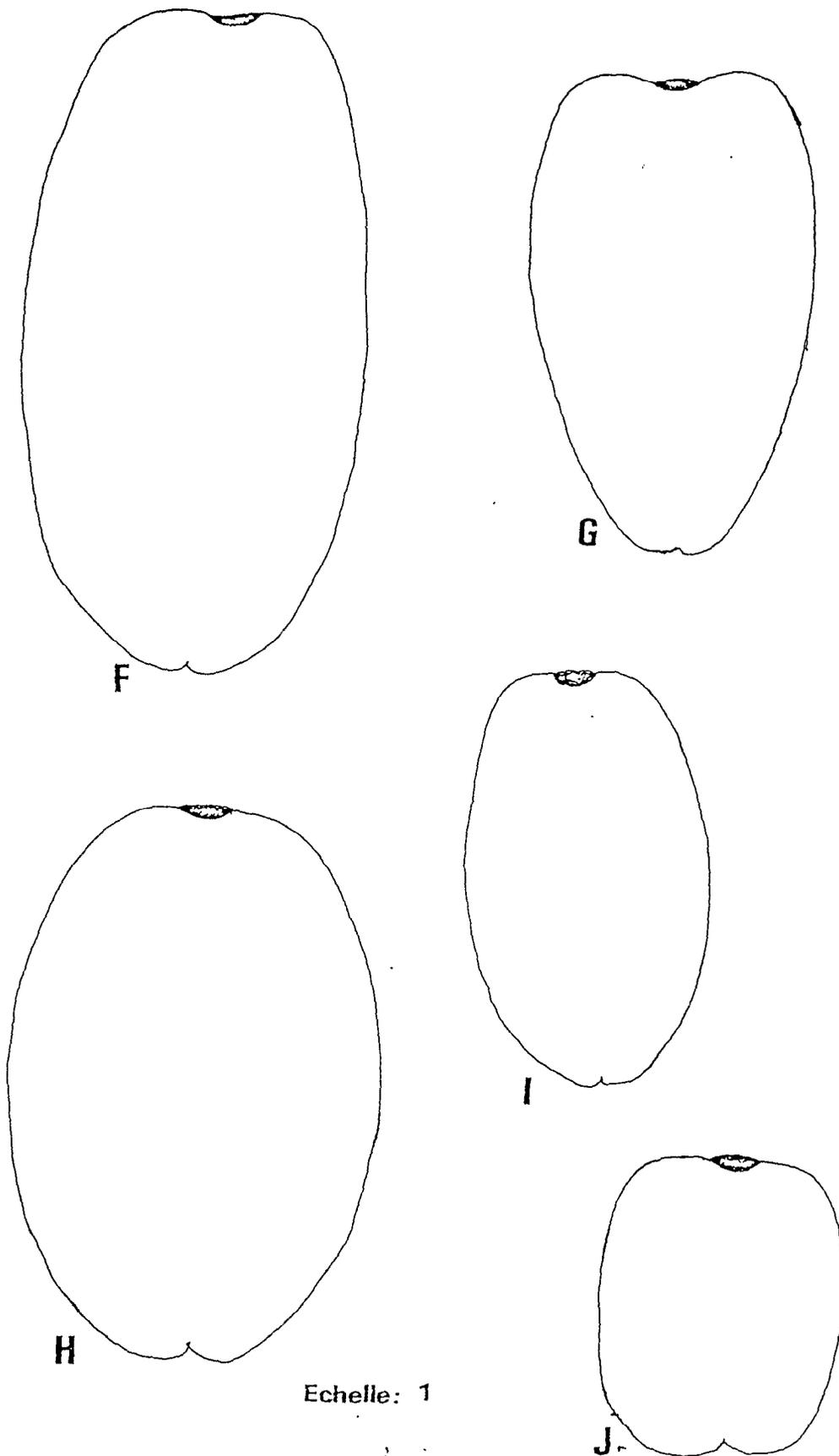


Fig XV : Morphologie des fruits  
 A.B.C.D, fruits allongés : A, forme allongée présentant un épaulement et des sillons longitudinaux vers la zone apicale ; B, épaulement au niveau du point d'insertion du stigmate ; C, fruit de petite taille comparable au *Canarium schweinfurthii* ; G, forme conique ; h, forme ovale ; J, forme globuleuse.

En coupe, le fruit présente de l'extérieur vers l'intérieur :

- Un épicarpe mince coloré, en bleu, violet ou vert suivant les provenances,
- Un mésocarpe plus ou moins épais (5 à 10 mm) de saveur variée, de couleur rose, vert-clair ou blanchâtre suivant les cas : c'est la pulpe comestible, riche en corps gras et en acides aminés.
- Un endocarpe mince et lisse plaqué sur sa face extérieure d'un écusson, reste de la paroi de la loge ovarienne avortée (Planche 8, Photo B).

### III. LA GRAINE

Elle est de couleur beige ou vert-clair, composée de 2 cotylédons charnus divisés chacun en cinq lobes. La forme varie comme celle des fruits mais elle présente toujours une face aplatie du côté où sont tournés les pétioles cotylédonaires. A maturité la graine possède déjà une radicule d'environ 2 cm de longueur (Planche 8, Photo C). Il n'y a aucune relation de proportionnalité entre la taille ou le poids du fruit et la taille ou le poids de la graine. En d'autres termes, un fruit de grande taille peut renfermer une très petite graine et vice-versa. La graine germe parfois quand le fruit est encore sur l'arbre.

## CHAPITRE VIII : DIOECIE, REPARTITION DES SEXES, MULTIPLICATION VEGETATIVE

### I. LA DIOECIE

Pour étudier le mécanisme de la floraison et de la fructification chez *Dacryodes edulis*, il importe, d'abord, de comprendre comment les organes de reproduction sont répartis, dans l'espace et peut-être dans le temps.

Le safoutier est, selon HUTCHINSON (1936), AUBREVILLE (1962) et BOURDEAUT (1971), une espèce dioïque, présentant des fleurs mâles ou des fleurs femelles portées par des arbres différents.

A partir de nos études réalisées en février 1986 pratiquant la dissection de 200 fleurs par arbre sur un échantillon de 98 arbres issus de semis, choisis au hasard dans les plantations paysannes dans la localité de Njombé, nous sommes arrivés aux conclusions suivantes :

- Il existe chez le safoutier 3 types de fleurs : des fleurs femelles, des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites. La morphologie de chacun des trois types est illustrée par la figure XIV.

- Certains arbres portent exclusivement des fleurs femelles.

- D'autres portent des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites dans les proportions extrêmement variées, pouvant aller de 5 à 95 % dans l'un et l'autre cas et suivant les années. Ces variations extrêmes permettent de classer les arbres en types mâles ou hermaphrodites.

Quelques remarques importantes :

- Pour un arbre mâle-hermaphrodite donné, les proportions de fleurs mâles et de fleurs hermaphrodites ne sont pas constantes, mais varient considérablement d'une année à l'autre. Ainsi, deux arbres identifiés dans la collection de fruitiers divers de l'IRA à NTUI pendant la floraison de 1986, comme des arbres hermaphrodites, ont montré au cours de nos observations de 1987 un pourcentage de fleurs mâles aussi élevé qu'était celui de fleurs hermaphrodites l'année précédente.

Nos observations ne nous ont pas permis de mettre en évidence une variabilité à l'intérieur d'un arbre, d'une branche ou d'une panicule florale en ce qui concerne la distribution des fleurs de différents sexes. En d'autres termes, les fleurs mâles ou les fleurs hermaphrodites n'occupent pas dans la panicule ou dans la branche une position préférentielle.

En ce qui concerne les safoutiers femelles, chaque pied porte exclusivement des fleurs femelles et aucune variation de sexe au cours de la floraison ou au cours des années successives n'a été décelée. Quelques cas exceptionnels d'avortement d'ovaires ont été observés, mais jamais d'étamines fonctionnelles sur des fleurs portées par un arbre femelle.

On ne sait pas si ces résultats sont vérifiables sur toute l'aire du safoutier au Cameroun et en Afrique.

## II. LA REPARTITION DES SEXES

Les arbres femelles présentent évidemment les taux de fructification les plus élevés. Chez les pieds mâles et hermaphrodites, la fructification dépend de la proportion des fleurs hermaphrodites contenues dans l'arbre.

Le rendement d'un arbre étant ainsi lié à son sexe, il nous a paru intéressant d'estimer le pourcentage de pieds de chaque sexe. En estimant ce pourcentage et en prenant la production actuelle comme repère, on peut mesurer l'accroissement de la production qui résulterait d'une intervention tendant à augmenter ou à diminuer les arbres d'un sexe donné.

Les observations effectuées sur un échantillon de 98 arbres tous issus de semis et repérés par hasard dans les plantations paysannes dans la localité de Njombé pendant la floraison de 1986, nous ont permis de dénombrer 77 pieds mâles et hermaphrodites contre 21 pieds femelles soit environ 4/5 pour les premiers et 1/5 seulement pour les seconds.

**Tableau X :** Pourcentage de pieds femelles et de pieds mâles et hermaphrodites dans la localité de Njombé

Sexe de l'arbre	mâles et hermaphrodites	femelles
Nbre de pieds	77	21
Taux (%)	78,6	21,4

L'origine des arbres sur lesquels nous avons fait les observations est inconnue; Une seule chose est sûre, c'est qu'ils sont issus de semis. Aucun critère jusqu'ici ne permet de connaître de manière précoce le sexe de la plante. Il faut attendre la floraison qui n'intervient que 3 à 4 années plus tard après la plantation. Aucune des techniques de multiplication végétative n'a jusqu'ici été appliquée avec succès sur le safoutier. Ces 2 points constituent de sérieux obstacles sur le chemin qui mène vers l'amélioration du safoutier.

Il nous semble intéressant dans nos travaux à venir de mettre sur pied un essai avec des semences issues d'une part des arbres mâles et hermaphrodites, et des arbres femelles d'autre part. A la floraison, le taux pour chaque sexe obtenu dans chaque cas pourrait permettre de déterminer le type d'arbre dont les graines présentent les plus grandes probabilités de donner des arbres femelles. Ce qui serait si non la solution idéale au problème, du moins une approche pour surmonter partiellement le problème de la prédominance d'individus peu productifs que sont les arbres mâles et hermaphrodites.

### III. LA MULTIPLICATION VEGETATIVE

Contrairement à d'autres espèces fruitières tropicales telles le manguier, l'avocatier, le goyavier, les agrumes..., le safoutier se prête mal aux techniques de multiplication végétative classique (bouturages, marcottages, greffages). PHILIPPE (1957) a pu obtenir un taux de réussite de 20% sur des essais de marcottage aérien réalisés au Congo. Mais il fallait attendre un an pour sevrer les marcottes.

Par ailleurs, les premiers essais de bouturage réalisés avec différentes doses d'hormones rhizogènes (exubérone, rootone 10, rootone F) et de fongicides (captane, tirane, orthodifolatan, ridomil), sous un dispositif de brumisation au CRA de Njombé, et dans les bacs de bouturage à Nkolbisson ont abouti à l'échec, mais méritent d'être poursuivis. La formation de cals cicatriciels, aussi bien que l'émission de quelques racines, bien que lâches et aléatoires, observées sur quelques boutures à Njombé, constituent des signes encourageants. Un autre traitement pourrait consister à étioiler des boutures pendant 24 heures à l'obscurité avant de les planter comme cela se fait pour certaines espèces de plantes ornementales (KENGUE, 1984).

Il est probable que des recherches en cours sur la nature du substrat d'enracinement ainsi que sur le stade du développement (en croissance ou en repos végétatif) et sur l'âge (pousse jeune ou aoûtée) du bois de marcottage, puissent à terme permettre d'accroître le taux de réussite et de réduire le temps de sevrage des marcottes. D'après HALLE (communication personnelle), il conviendrait d'essayer également le marcottage de la base des "complexes réitérés", le drageonnement artificiel, le clivage des jeunes plants, et le bouturage d'axes inflorescentiels ou proches de l'inflorescence.

Le bouturage et le marcottage du safoutier utilisant du bois aoûté de diamètre relativement important, situé à la base de "complexes réitérés", donnent des taux de réussite satisfaisants (AUMEERUDY et PINGLO, 1989). L'affirmation est basée sur des informations recueillies au Congo. Ces taux de réussite élevés obtenus sur du matériel végétal différencié peuvent s'expliquer par le fait que ce matériel est peu fragile et renferme des

réserves nécessaires à la survie de la bouture ou de la marcotte jusqu'à l'émission des racines adventives et des feuilles assimilatrices. Par ailleurs, la base des "complexes réitérés" représenterait une zone privilégiée pour l'enracinement. Cette interprétation prend tout son sens quand on sait que les "complexes réitérés" tels que définis par EDELIN (1984), sont des arbres en miniature.

#### IV. DISCUSSION

Au stade actuel de nos investigations, les raisons qui soutendent les variations d'une année à l'autre des proportions de fleurs mâles et fleurs hermaphrodites dans l'arbre, restent inconnues.

STOREY, (1976) avait observé chez 3 espèces du genre *Carica* : *C. papaya*, *C. pubescens*, *C. monoïca*, toutes dioïques, qu'il existe au niveau des pieds mâles des variations de sexe au cours desquelles la plante produit des proportions variées de fleurs mâles et de fleurs femelles. Il avait interprété ces fluctuations saisonnières comme étant une réponse aux changements climatiques et photopériodiques qui interviennent au cours de l'année.

SUTHERLAND (1986), dans une étude générale sur les changements de sexe floral chez les arbres fruitiers, émet l'hypothèse suivant laquelle, à l'intérieur de l'arbre, la quantité de ressources nécessaires à la reproduction sexuée naturelle est limitée. Par conséquent, l'aptitude des fleurs à la fonction mâle ou hermaphrodite est conditionnée par la proportion de ressources acquise à cette fin. En d'autres termes, chaque plante possède une stratégie de répartition de ses ressources, et c'est cette répartition qui détermine le nombre relatif de fleurs de chaque sexe. Cette stratégie de répartition génétiquement déterminée, subit cependant l'influence des conditions de l'environnement édaphique et climatique.

BLEASDALE (1973), rapporte que le concombre (*Cucumis sativa*) et l'espèce voisine *Cucurbita pepo* sont normalement monoïqués. A la première floraison, toutes les fleurs sont mâles. Après on observe une production simultanée de fleurs mâles et de fleurs femelles avec des proportions de plus en plus importantes de fleurs femelles, pour le reste de la vie de la plante. La remarque importante de cet auteur c'est que les pulvérisations d'auxine accélèrent cette progression vers la féminité alors que les pulvérisations de gibberellines sur le système foliaire produit un effet opposé. Outre l'action de ces substances de croissance, l'auteur indique que la photopériode a une influence notable sur le sexe floral. Ainsi, les périodes de jours courts favorisent la masculinité alors que celle de jours longs favorisent la féminité. Toutefois, il est peu probable que ces résultats puissent être étendus au cas du safoutier.

## CHAPITRE IX : ETUDE DE LA FLORAISON

### I. LA PERIODE D'INDUCTION FLORALE

L'induction florale est selon HUET (1965), la réalisation au niveau du bourgeon d'un état biochimique favorable à l'évolution de celui-ci en ébauches florales. Contrairement à l'induction florale qui la précède, la différenciation florale est quant à elle la transformation progressive de l'apex en ébauches florales et constitue une manifestation décelable au microscope.

Dans le but de déterminer les principales techniques et les périodes d'intervention nécessaires pour régulariser la production des arbres fruitiers, cet auteur avait entrepris des recherches sur les facteurs de l'induction florale chez quelques Lauracées fruitières. Après ses nombreuses observations sur le Poirier "William" et en faisant une synthèse des résultats précédemment obtenus dans ce domaine, il a émis l'hypothèse suivante :

"L'induction florale chez les arbres fruitiers est vraisemblablement déclenchée par une hormone de floraison qui est peut-être une substance de croissance, un inhibiteur d'auxine ou un équilibre entre les deux groupes de substances. Ces substances ou les précurseurs de ces substances proviennent des feuilles. Elles sont transportées jusqu'au niveau de l'apex où, à une concentration optimale, elles déclenchent l'évolution florale, à la condition formelle qu'un certain niveau de réserves glucidiques et minérales soit présent dans le bourgeon".

Cette conception hormonale de l'induction florale est aujourd'hui pratiquement abandonnée, l'hypothétique hormone de floraison n'ayant jusqu'ici pu être isolée.

En revanche, il est bien établi qu'un axe végétatif ou une plante entière fleurit lorsque son développement morphogénétique a atteint un stade lui permettant la sexualité. Or, l'expression du programme morphogénétique endogène d'une espèce peut être modifiée plus ou moins par les conditions de l'environnement. BARTHELEMY (1989) a montré que "les conditions du milieu agissent comme des retardateurs ou des accélérateurs du mouvement

morphogénétique dont la floraison n'est qu'une étape automatique". Ainsi, un rameau ou une plante entière n'acquerra l'aptitude à fleurir que lorsque les facteurs du milieu lui auront permis d'exprimer le programme morphogénétique jusqu'au stade requis pour la floraison.

Néanmoins, nos observations nous ont permis de mettre en évidence chez le safoutier, un synchronisme entre la mise en place des inflorescences et celle des unités de croissance qui les portent. La formation des inflorescences s'amorce en même temps que celle des unités de croissance qui les portent, et les bourgeons axillaires à l'origine des inflorescences ne marquent pas une période de repos avant de s'ériger en inflorescences. Les bourgeons axillaires qui se trouvent dans l'unité de croissance dont la mise en place a précédé la période de floraison ont très peu de chance d'évoluer en inflorescences, mais cette évolution reste possible.

Si cette remarque ne donne pas la période précise de l'induction florale chez le safoutier, elle constitue une approximation pouvant ultérieurement orienter un travail d'histologie fine, à la lumière de celui réalisé par MOENS (1963) sur les bourgeons végétatifs et génératifs de *Coffea canephora* Pierre, seule méthode qui pourrait permettre de situer de façon plus précise la période d'induction florale chez le safoutier.

## II. LA PERIODE DE FLORAISON DANS L'ECOLOGIE DE YAOUNDE

### 1. La grande floraison

Pour déterminer la période de floraison dans la région de Yaoundé, 40 arbres issus de semis et plantés aux alentours des maisons ou dans les jardins, ont été repérés et étiquetés depuis le mois d'Août 1986 dans les quartiers de Nkolbisson et de Ngoa-Ekélé. Le numéro d'ordre affecté à chaque arbre nous permet de l'identifier afin de suivre son comportement du point de vue floraison et fructification pendant la campagne de Janvier à Avril 1987.

Deux critères de floraison s'offrent :

On peut considérer qu'un arbre commence à fleurir lorsqu'on voit apparaître les inflorescences, mais on peut aussi prendre comme critère de floraison, l'ouverture de la fleur.

La fleur ouverte nous semble être le critère le plus précis puisqu'elle constitue une étape importante dans le devenir de la fleur et sur le processus de fécondation et de fructification. Pour des raisons pathologiques et physiologiques une inflorescence qui apparaît peut voir toutes ses fleurs tomber sans jamais arriver à l'anthèse. Ainsi, un arbre est considéré comme ayant commencé à fleurir s'il porte au moins une fleur ouverte sur une de ses inflorescences. Les observations effectuées avec une périodicité de 7 jours, nous ont conduit aux résultats portés dans le tableau XI ci-dessous :

Tableau XI : Période de floraison dans la région de Yaoundé

Date d'observation	12 - 1 87	19 - 1 87	26 - 1 87	5 - 2 87	12 - 2 87	19 - 2 87	26 - 2 87	3 - 3 87	10 - 3 87
Nombre d'arbres en fleur	3	9	9	0	6	1	6	0	2
Nombre cumulé	3	12	21	21	27	28	34	34	36
Taux (%)	8,3	33,3	58,3	58,3	75,0	77,8	94,4	94,4	100

Les premières fleurs ouvertes ont été observées le 12/1/87 sur les arbres numéro 4,5 et 20. L'arbre n° 20 en plus de ces fleurs portait des fruits issus d'une floraison qui a eu lieu en Juillet-Août de l'année précédente et sur laquelle nous reviendrons dans un prochain paragraphe. Une semaine plus tard, le 19/1/87, 9 arbres supplémentaires étaient entrés en floraison parmi lesquels 2 arbres femelles et 7 arbres mâles et hermaphrodites. Le 26/1/87, nous avons pu compter au total 21 arbres en fleurs dont 4 arbres femelles et 17 arbres mâles et hermaphrodites. Ce chiffre va rester inchangé jusqu'au 12/2/87, date à laquelle 6 nouveaux arbres en floraison ont été repérés portant à 27 le nombre d'arbres ayant fleuri jusqu'ici.

Parmi les 6 nouveaux arbres ayant fleuri, 1 seul pied est femelle; le 19/2/87 un pied femelle entre en floraison. Le 26/12/87 six floraisons toutes de sexe mâle et hermaphrodite. Une semaine plus tard, le 3/13/87, aucune nouvelle floraison, et ceci jusqu'au 10/3/87, date à laquelle 2 nouveaux cas sont enregistrés, tous de sexe mâle et hermaphrodite. Ce nombre est resté constant jusqu'à la fin de la campagne, les 4 arbres restants n'ayant pas fleuri cette année là. La figure XVI ci-après représente la courbe de floraison dans l'écologie de Yaoundé.

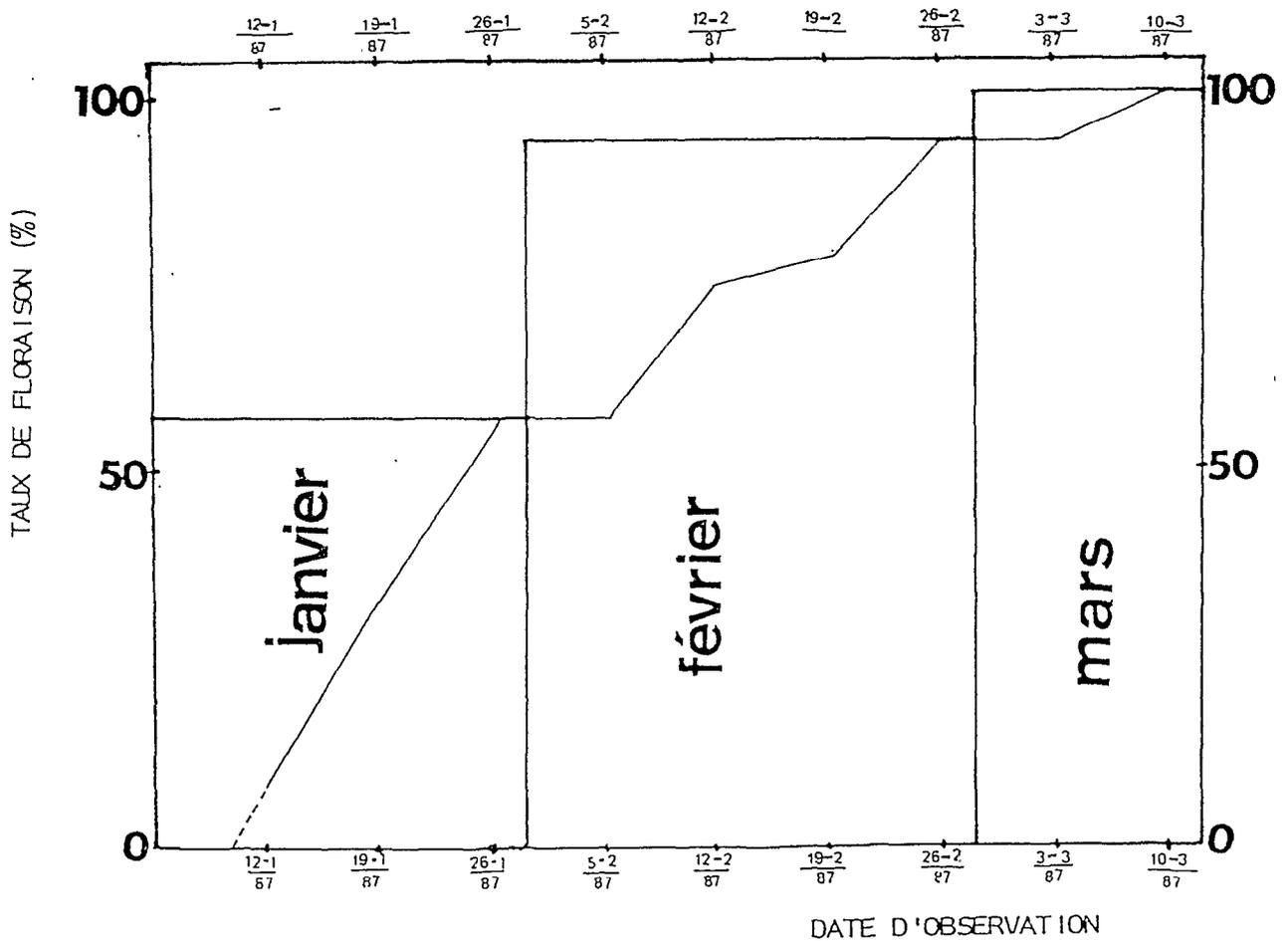


Fig XVI : Période de floraison dans la région de Yaoundé.

## 2. La petite floraison

Il existe dans la région de Yaoundé une petite saison de floraison qui se situe entre Juillet et septembre. Par rapport à celle que nous venons de décrire, elle paraît peu importante, d'abord parce qu'elle concerne très peu d'arbres et ensuite, parce que, contrairement à la première dont l'étude pourrait être généralisée à toutes les zones de culture de safoutier, avec quelques variantes liées aux spécificités écologiques, elle ne semble concerner que la région de Yaoundé dont le climat présente une courte saison sèche supplémentaire au courant du mois de Juillet. Elle est assez discrète mais son existence explique la présence des safous en Janvier, Février et Mars sur certains marchés de Yaoundé et de la Province du Centre.

## 3. Discussion et conclusion

L'ensemble de ces observations nous amène à tirer les conclusions suivantes :

Le safoutier présente dans la région de Yaoundé deux périodes de floraison d'inégales importances :

- La première, plus importante, s'étend de la première quinzaine de Janvier au début du mois d'Avril. Elle commence un peu plus tôt (Décembre) dans les provinces du Littoral et du Sud-Ouest qui sont situées au niveau de la mer et plus tard dans les Provinces de l'Ouest et du Nord-Ouest, zones d'altitude à climat frais. La seconde plus réduite et plus discrète a lieu entre Juillet et Septembre et semble faire suite à la petite saison sèche qui a généralement lieu vers le mois de Juillet dans la région de Yaoundé. Elle est moins évidente en raison du nombre d'arbres très réduit qui y est impliqué.

Dans la région de Yaoundé, les mois de Décembre, Janvier et Février sont caractérisés par leur haute température et leur faible pluviométrie. C'est une période critique au cours de laquelle les plantes éprouvent bien des difficultés pour leur approvisionnement en eau. Ainsi,

d'un point de vue éco-physiologique, on pourrait noter que, comme le manguier, et contrairement au caféier, le safoutier pour fleurir n'attend pas le retour des pluies. Les premières pluies tombent en principe vers le 15 Mars dans la région de Yaoundé, alors que la plus grande proportion d'arbres porte déjà des fruits ayant en moyenne la taille d'une olive. Tout porte donc à croire que la floraison dans le cas de cette espèce est en corrélation positive avec les hautes températures et le déficit hydrique de la saison sèche. Ce comportement est comparable à celui de certains cotonniers sauvages Américains qui ne fleurissent qu'à la suite d'une défoliation consécutive à un déficit hydrique ou à celui de certains cotonniers Australiens qui ne fleurissent pas tant que les températures nocturnes ne se situent en dessous d'un certain seuil (SCHWENDIMAN, Communication personnelle).

En outre, ces observations nous permettent de mettre en évidence un synchronisme entre la floraison des arbres mâles et celle des arbres femelles. Nous verrons dans les paragraphes à venir que la période d'émission du pollen recouvre totalement celle de réceptivité des stigmates et permet une pollinisation efficace, gage d'une bonne fructification.

Les quatre arbres n'ayant pas fleuri traduisent un comportement phénologique important déjà signalé chez bien d'autres fruitiers tropicaux tels que le manguier (POPENOE, 1920), le litchi (COSTES, 1988) et tempérées tels que le poirier (HUET, 1965), l'olivier (MUSHO, 1977). Certains arbres ne fleurissent et fructifient qu'une année sur deux ou même sur trois. Si bien que les années de forte production sont toujours suivies par une ou deux années de faible production. L'étude de l'alternance de production revêt ainsi une importance capitale pour l'amélioration du safoutier et pourrait être abordée sur le double plan de l'éco-physiologie et de la morphogenèse de l'arbre.

### III. LA DUREE DE FLORAISON

#### 1. D'un arbre femelle

Il ressort de ce qui précède que la floraison dure globalement 3 mois dans la région de Yaoundé ; cette floraison étalée trouve une explication dans le fait que les individus ayant les uns une floraison précoce, les autres, une floraison tardive, n'entrent pas tous en floraison au même moment. Il en est de même pour les complexes réitérés d'un même arbre qui peuvent présenter entre elles un décalage de floraison de plus de 3 semaines. L'inflorescence elle-même présente un gradient de floraison car les fleurs qui se trouvent à la base de l'inflorescence arrivent à l'anthèse en moyenne 8 jours avant celles du sommet. Tout ceci fait que la floraison d'un arbre femelle dure en moyenne un mois.

#### 2. Cas d'un arbre mâle et hermaphrodite

La durée de floraison d'un arbre mâle ou femelle pris individuellement, dure environ 40 jours. Cette durée de floraison plus longue tient au fait que chez certains individus jeunes et vigoureux, on observe souvent deux vagues de floraison qui se succèdent dans le temps et sur les mêmes branches. La deuxième vague bien que chevauchant la première, prolonge de manière significative la durée de floraison.

Ainsi, on relève qu'il n'existe pas de décalage dans le temps entre la floraison des arbres mâles et hermaphrodites et celle des arbres femelles. Bien au contraire, le fait que les premiers présentent une durée plus longue et qu'ils soient par ailleurs plus nombreux que les seconds, assure un recouvrement total de la période de réceptivité des stigmates par celle de l'émission pollinique.

## CHAPITRE X : MORPHOLOGIE DES INFLORESCENCES ET DEVELOPPEMENT FLORAL

### I. MORPHOLOGIE DES INFLORESCENCES

Afin de mieux suivre et situer les évènements qui jalonnent la vie d'une fleur, depuis son apparition jusqu'à la nouaison ou la chute, il nous a semblé nécessaire de procéder à une description de l'architecture inflorescentielle (ramification de l'inflorescence et regroupement des fleurs), de la morphologie des fleurs ainsi que son évolution au cours de divers stades de développement par lesquels passe celle-ci. Une autre donnée très importante, la place de l'inflorescence dans l'unité de croissance a été traitée auparavant dans le chapitre sur la morphogenèse.

#### 1. Architecture de l'inflorescence

Les inflorescences (figure XI) prennent naissance aux aisselles des 8 à 15 feuilles les plus proches du bourgeon terminal du rameau florifère. Ce sont des panicules de forme pyramidale dont la complexité architecturale varie en fonction du sexe de l'arbre et dans une moindre mesure de son âge :

- Chez les individus mâles et hermaphrodites, la panicule (Planche 6, Photo A à gauche) peut être ramifiée jusqu'à l'ordre 4 et ces ramifications sont situées à la base de la panicule. Les parties médianes et sommitales de l'inflorescence présentent une structure simplifiée avec des groupements de fleurs directement insérés sur l'axe de l'inflorescence. Les panicules les plus éloignées du sommet du rameau sont parfois terminées par un bourgeon végétatif (Fig. XI C). Ce qui leur permet, en plus de leur rôle dans la reproduction, de jouer un rôle dans l'architecture raméale de l'individu car après la chute des fleurs, ces bourgeons se développent pour donner des jeunes rameaux. Ce phénomène qui s'observe sur des individus jeunes et vigoureux devient rare chez les vieux arbres.

- Chez les arbres femelles, les inflorescences (Planche 6, Photo B, et Planche 6, Photo A à droite) sont rarement ramifiées et les groupements de fleurs, présentant un nombre d'éléments très réduit (3 fleurs au lieu de 7 comme chez les arbres mâles et hermaphrodites), sont directement rattachés à l'axe de l'inflorescence. Les fleurs tombées précocement laissent une cicatrice visible qui montre bien que cette structure simplifiée s'installe secondairement à la suite de l'abscission précoce de certaines fleurs, notamment celle en position latérale telle que nous allons décrire dans le paragraphe suivant.

## 2. Mode de groupement des fleurs dans la panicule

Elles se présentent par petits groupes de 7 pouvant être considérés comme les unités structurales de l'inflorescence. Dans chacune de ces unités on peut distinguer deux triplets latéraux et une fleur sommitale. Chaque triplet est formé à son tour de 2 fleurs latérales et d'une fleur sommitale (Fig. XI et Planche 5, Photo D). Que ce soit chez les arbres mâles et hermaphrodites ou chez les arbres femelles, toute architecture qui diffère de celle-ci résulte d'une simplification par avortement de fleurs latérales de triplets. L'anthèse se déroule suivant un gradient au niveau de la branche, de l'inflorescence ou du groupement de fleurs :

- Au niveau de la branche et de l'inflorescence, le gradient de floraison est basifuge. Les fleurs ou les inflorescences de la base arrivent à l'anthèse les premières.

- Au niveau d'un groupement de 7 fleurs, la fleur sommitale du groupement arrive à l'anthèse la première. Les fleurs sommitales des 2 triplets latéraux suivent. C'est donc un gradient basipète dans le triplet.

La fleur sommitale de l'unité s'ouvre toujours la première, suivie par les deux fleurs sommitales des 2 triplets latéraux.

Les quatre autres, surtout chez les arbres femelles ne parviennent que très rarement à l'anthèse. Dans leur majorité, elles tombent au stade de bouton floral. Par conséquent, si on considère une unité composée de 7 fleurs, seules trois d'entre elles sont susceptibles d'émettre du pollen ou d'être fécondées suivant leur sexe.

Par ailleurs, les essais de pollinisation manuelle ainsi que l'observation des fleurs naturellement pollinisées par les insectes, nous ont permis de noter que la fleur sommitale de l'unité présentait une probabilité de nouaison plus grande que les fleurs sommitales des triplets latéraux. Et ceci, qui est vrai pour la nouaison, l'est encore plus pour le taux de fructification, c'est à dire pour le nombre de fruits qui arrivent à maturité sur les deux positions respectives ; les fruits formés au niveau des triplets latéraux présentant une plus grande probabilité de chute prématurée que les fruits formés par les fleurs sommitales des unités structurales.

Ainsi, parmi les 300 à 500 fleurs que renferme une panicule florale mâle-hermaphrodite, 75 à 120 seulement, compte tenu de leurs positions arrivent à l'anthèse. Le nombre de fleurs nouées ainsi que le nombre de fruits qui arrivent à maturité dépend évidemment du pourcentage de fleurs hermaphrodites dans la panicule. Les chutes de fleurs au stade de bouton florale sont importantes.

Chez les arbres femelles, les rameaux florifères portent 5 à 10 inflorescences composées chacune de 90 fleurs en moyenne. Ce nombre de fleurs très réduit par rapport à celui des panicules mâle-hermaphrodites, tient au fait que la panicule femelle est de taille réduite, le terme ultime de ramification étant les triplets, et que l'avortement des fleurs latérales des triplets intervenant plus précocement et de manière systématique.

Il est bien connu qu'en dehors des maladies cryptogamiques et diverses autres causes pathologiques de chute des fleurs, et des fruits, les arbres fruitiers possèdent une stratégie leur permettant d'équilibrer leur charge en fruits avec leur capacité d'approvisionnement en ressources nécessaires à la croissance harmonieuse de ces fruits. ALVIM (1967) note que ce "wilt physiologique", qui a déjà fait l'objet de nombreux travaux de recherche chez le cacaoyer, est analogue à celui observé chez les agrumes, l'avocatier, le manguier, le pommier et diverses espèces fruitières des régions tropicales ou tempérées.

Le mécanisme interne de ce phénomène n'a pas été élucidé, mais on sait très bien que tout traitement visant à augmenter la charge en fruits de l'arbre, augmente du même coup le pourcentage de fruits qui tombent prématurément. Ceci montre que la chute prématurée des fruits, aussi bien chez d'autres espèces fruitières que chez le cacaoyer, est contrôlée par un mécanisme physiologique interne par lequel la plante élimine la quantité de fruits qui excède sa capacité de production. On attribue la responsabilité de ce phénomène à la compétition d'une part entre les jeunes fruits et les organes végétatifs en croissance, et d'autre part entre les fruits eux-mêmes, pour les substances minérales, les hormones de croissance et les hydrates de carbone: (ALVIM, 1967).

UTHAIAH et SULLADMATH (1980) à la suite de leurs travaux sur le "cherelle wilt" des jeunes cabosses de cacao, ont conclu que chez le jeune fruit il existe des phases de croissance au cours desquelles l'activité hormonale, notamment celle des cytokinines ou des hormones apparentées est plus ou moins importante. Chez le cacaoyer, l'apparition de cette activité dans le fruit se situe à 7 semaines après la nouaison et coïncide avec la première division du zygote. Cette première phase est celle des chutes prématurées massives et suggère fortement que le niveau de cytokinine endogène dans le fruit est un facteur important dont le déficit peut entraîner l'abscission prématurée du jeune fruit.

Chez le safoutier, nous avons signalé plus haut qu'en plus de ce phénomène bien marqué, les fleurs et les fruits occupant certaines positions dans l'inflorescence sont plus prédisposées que d'autres à l'avortement et à la chute prématurée. D'après HALLE (Communication personnelle), cela pourrait être dû à la complexité du trajet vasculaire que devrait suivre la sève pour atteindre ces éléments reproducteurs.

## II. LES STADES DE FLORAISON

Aussi bien chez les fleurs mâles et hermaphrodites que chez les fleurs femelles, l'évolution d'une fleur depuis son apparition jusqu'à l'anthèse peut être subdivisée en 5

stades. Ces stades sont identiques dans les grandes lignes chez toutes les fleurs, à l'exception de certains stades qui sont plus brefs chez les fleurs femelles que chez les fleurs mâles. Les schémas A et B de la figure XVII décrivent les stades de développement d'une fleur femelle et d'une fleur mâle, respectivement.

#### **STADE 1 : bouton sphérique**

La fleur se présente sous forme d'un bouton sphérique. Les pièces du périanthe sont soudées les unes aux autres. Une coupe longitudinale montre des anthères à filets courts et un ovaire rudimentaire situé au centre du disque périovarien. Ce stade dure environ 8 jours.

#### **STADE 2 : bouton allongé**

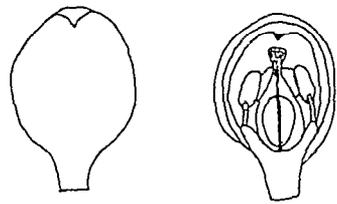
La fleur prend une forme allongée. Les pièces du périanthe restent soudées les unes aux autres, mais les limites entre les 3 sépales sont nettement tranchées. Les anthères ont considérablement augmenté de taille alors que les filets restent courts. L'ovaire n' a pas changé de volume par rapport au stade 1. Durée : 6 jours environ.

#### **STADE 3 : sépales séparés**

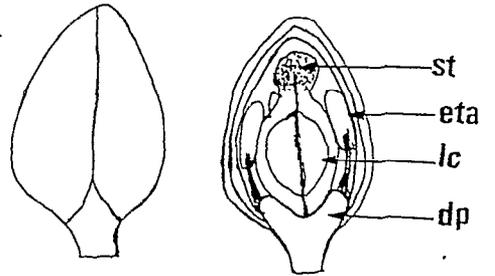
Au cours de ce stade qui dure 3 jours, les sépales s'ouvrent entraînant une augmentation de taille importante de la fleur. Les pétales restent fermés. Les anthères ont subi une augmentation sensible de taille.

#### **STADE 4 : fleur épanouie**

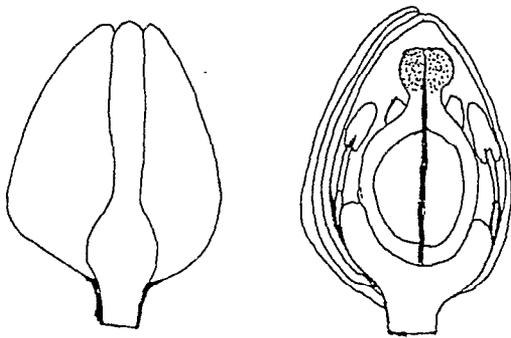
Les pétales s'ouvrent à leur tour et laissent apparaître les anthères au sommet mais les sacs polliniques sont encore fermés.



Stade 1 : Bouton Subsphérique

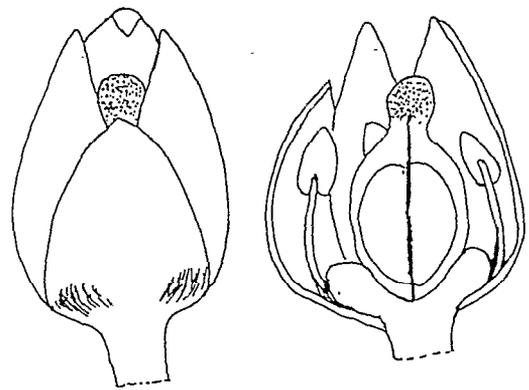


Stade 2 : Bouton Allongé

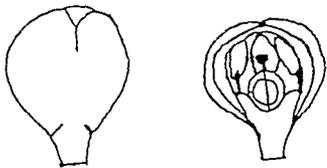


Stade 3 : Sépales séparés

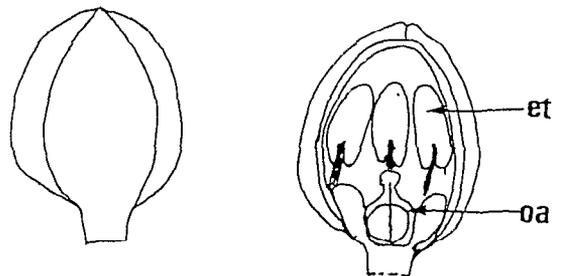
A×8



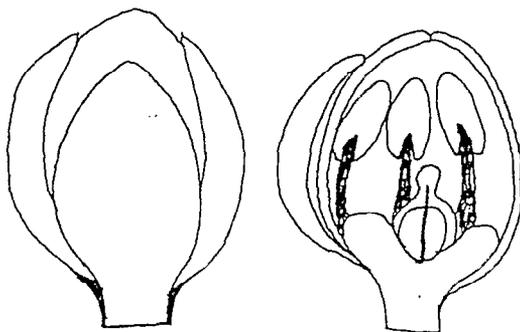
Stade 4 : Fleur épanouie



Stade 1 : Bouton subsphérique

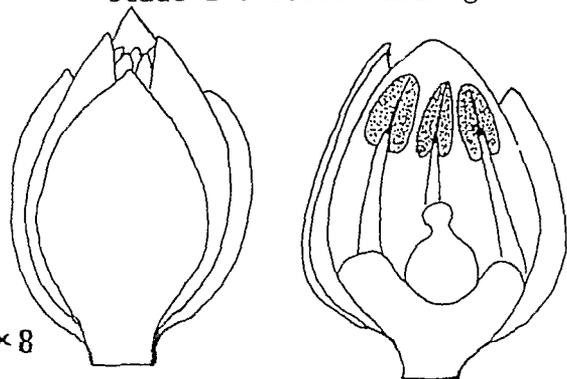


Stade 2 : Bouton Allongé



Stade 3 : Sépales séparés

B×8

Fig XVII : Les stades de floraison

A - Fleurs femelles : st, stigmate ; et, étamines ; dp, disque périovarien ; lc, loge carpellaire.

B - Fleurs mâles ou hermaphrodites : oa, ovaire atrophié.

### STADE 5 : émission pollinique

Environ 30 minutes seulement après l'épanouissement de la fleur, chaque anthère s'ouvre par deux fentes de déhiscence et libère le pollen qui reste collé aux parois des loges polliniques. L'ouverture des anthères d'une même fleur n'est pas parfaitement synchrone, mais le décalage n'est pas important.

En raison du gradient de floraison signalé plus haut au niveau des inflorescences appartenant au même rameau et au niveau des fleurs d'une même inflorescence, un arbre émet du pollen pendant 40 jours environ. Nous précisons dans un paragraphe à venir la période de la journée à laquelle les fleurs libèrent ce pollen.

## III. ANATOMIE DES ORGANES REPRODUCTEURS

Les photos A, B et C, Planche 10 représentent respectivement les coupes réalisées au niveau des ovaires de fleurs femelles, de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles.

### 1. Fleur femelle et fleur hermaphrodite

Chaque ovaire de forme légèrement oblongue, est formé d'une paroi épaisse qui est le mésocarpe du futur fruit. Cette paroi délimite une cavité elle-même divisée par un placenta médian en deux loges carpellaires. La paroi interne de l'ovaire est délimitée par une couche unicellulaire qui représente l'endocarpe du futur fruit. Chaque loge renferme deux ovules orthotropes à placentation axile (Planche 10, Photos A et B).

L'ovule est unitégumentaire. Sur des coupes de fleurs fixées 48 heures avant l'anthèse, les téguments sont peu développés et laissent apparaître un micropyle largement ouvert (Planche 11, Photo C). Dans les stades de développement ultérieurs, les téguments surplombent le nucelle mais le micropyle bien qu'extrêmement réduit reste visible au fort grossissement (Planche 12, Photo A).

## 2. Fleur mâle

- Les coupes au niveau des ovaires rudimentaires de fleurs mâles montrent deux loges carpellaires contenant chacune deux ovules avortés. En coupe longitudinale (Photo C, Planche 10), seuls 2 ovules avortés sont visibles.

- Les anthères présentent une structure classique: à maturité ils renferment des grains de pollen qui se colorent intensément au rose foncé par le PAS- Hematoxyline.

## IV. PERIODE D'ANTHESE

### 1. Matériel et méthode

Pour déterminer la période d'ouverture des fleurs, deux arbres en pleine floraison dont un femelle et l'autre mâle-hermaphrodite ont été choisis dans le verger de fruitiers divers à NTUI. Pour chacun de ces arbres, 10 rameaux florifères ont été choisis au hasard et numérotés de 1 à 10. L'observation débute à 4 heures et se poursuit pendant toute la journée jusqu'à 17 heures. A chaque passage, les fleurs récemment ouvertes sont comptées et identifiées à l'aide d'un marqueur indélébile. Chacun des deux arbres a été observé pendant deux jours successifs.

### 2. Résultats

Les résultats portés sur les tableaux XII et XIII et les courbes de la figure XVIII permettent de dégager les conclusions suivantes :

Tableau XII : Périodes d'ouverture de fleurs sur arbre mâle et hermaphrodite .

N° du rameau \ Période d'obs.	Période d'obs.							
	4h - 5h	6h - 7h	8h - 9h	10h-11h	12h-13h	14h-15h	16h-17h	
1	0	2	22	0	3	0	0	
2	1	5	11	2	1	0	0	
3	1	7	14	6	1	0	0	
4	0	17	15	12	4	0	0	
5	0	16	29	11	2	0	1	
6	1	21	46	10	3	0	0	
7	0	13	24	3	0	0	0	
8	0	6	23	9	1	1	0	
9	2	38	73	31	5	0	1	
10	1	4	33	9	1	1	0	
Total	6	129	290	93	21	2	2	543
Taux (%)	1,1	23,8	53,4	17,1	3,9	0,4	0,4	
Taux (%) cumulé	1,1	24,9	78,3	95,4	99,3	99,7	100,0	

Tableau XIII : Période d'ouverture de fleurs sur arbre femelle

Période d'obs. N° du rameau	Période d'ouverture de fleurs							
	4h - 5h	6h - 7h	8h - 9h	10h-11h	12h-13h	14h-15h	16h-17h	
1	8	23	14	8	2	0	0	
2	3	11	1	1	0	0	0	
3	5	3	3	2	0	0	0	
4	3	5	5	5	0	0	0	
5	0	2	3	3	1	0	0	
6	1	4	4	4	1	0	0	
7	1	4	4	0	1	0	0	
8	2	5	9	1	0	0	0	
9	11	11	24	2	1	0	0	
10	4	5	9	2	0	0	0	
Total	39	73	76	28	6	0	0	222
Taux (%)	17,6	32,9	34,2	12,6	2,7	0	0	
Taux (%) cumulé	17,6	50,5	84,7	97,3	100,0	-	-	

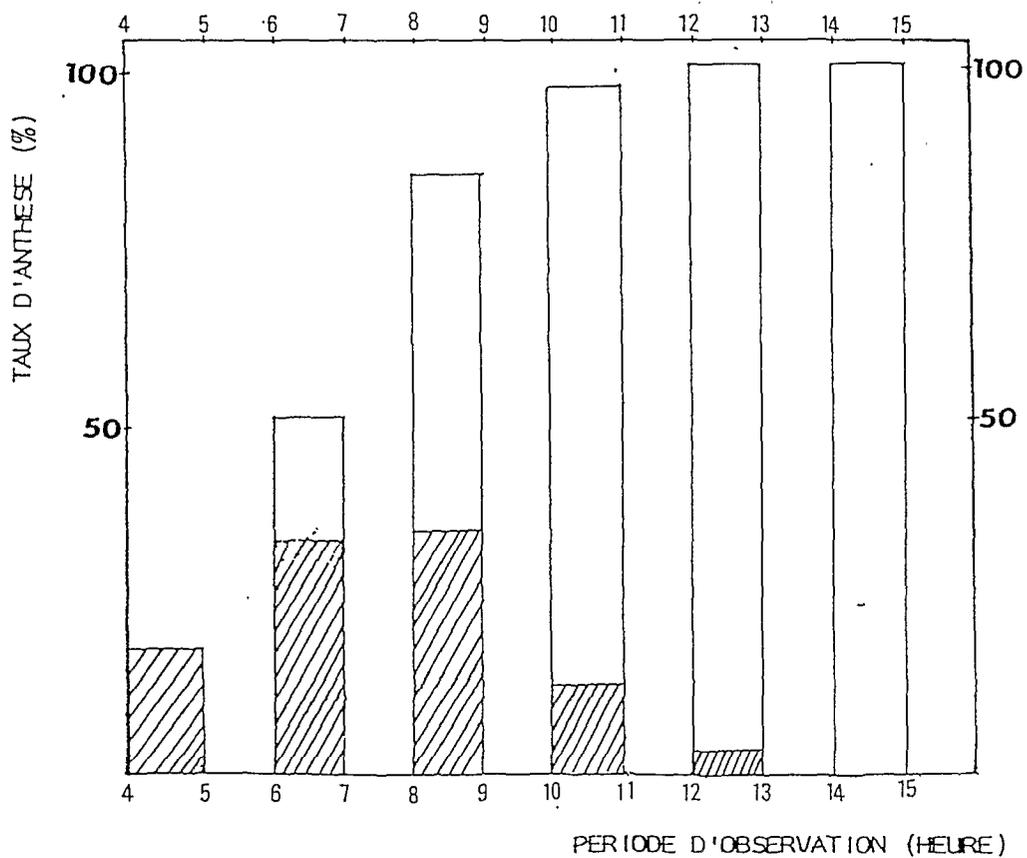
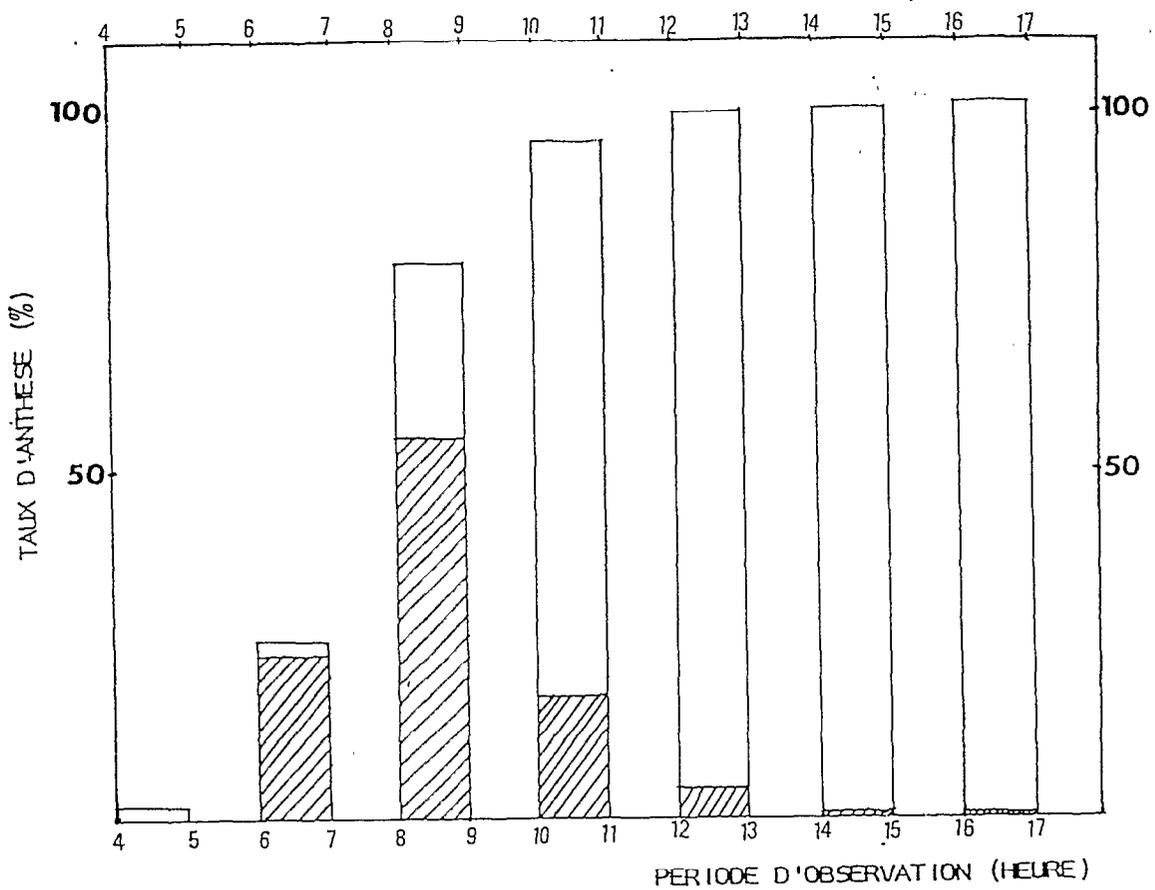


Fig XVIII : Période d'ouverture des fleurs  
 A - Sur arbres mâles-hermaphrodites  
 B - Sur arbres femelles

Taux horaire



Taux cumulé



## 2.1. Arbres mâles hermaphrodites

1% seulement de fleurs arrivent à l'anthèse entre 4 heures et 5 heures. A partir de 6 heures, les taux de fleurs ouvertes augmentent progressivement et atteignent un maximum de 53,4 % entre 8 heures et 9 heures.

Entre 10 heures et 11 heures, ce taux est de 17% et passe à 4% entre 12 heures et 13 heures. A partir de 14 heures, il n'y a pratiquement plus d'anthèse.

## 2.2. Arbres femelles

Contrairement aux fleurs mâles ou hermaphrodites, un bon pourcentage (17%) de fleurs s'ouvrent entre 4 heures et 5 heures. Entre 6 heures et 7 heures, 32,6% de fleurs s'ouvrent. 34,4% arrivent à l'anthèse entre 8 heures et 9 heures: c'est la période d'ouverture maximale. Ce taux va descendre à 12,6% entre 10 heures et 11 heures, 8,7% entre 12 heures et 13 heures, période à partir de laquelle plus aucune nouvelle ouverture de fleur n'est enregistrée.

Il apparaît que les fleurs femelles amorcent l'anthèse un peu plus tôt que les fleurs mâles ou hermaphrodites. Notons que chez ces dernières, la déhiscence des anthères et l'émission pollinique surviennent peu après l'anthèse. Les visites d'insectes sont intenses et la récolte du pollen est rapide. 1 à 2 heures de temps après l'anthèse, chaque fleur est débarrassée de son pollen.

Il est fort probable que les facteurs météorologiques tels que la température et la nébulosité interviennent dans les phénomènes mécaniques de l'anthèse et de l'émission pollinique. Mais leur influence ne devrait pas modifier de manière absolue la période d'anthèse spécifique.

Le léger décalage sur le début d'anthèse chez les 2 sexes ne doit pas être interprété comme un phénomène de dichogamie, mais plutôt comme une disposition naturelle permettant au pollen d'être émis lorsque les fleurs femelles sont prêtes à le recevoir.

Le fait que les visites d'insectes persistent avec une intensité élevée pendant toute la journée alors que les fleurs ne sont plus supposées avoir du pollen, montre que si les insectes transportent du pollen, c'est le nectar qui est en fait le principal élément recherché par ceux-ci. Le transport du pollen se fait passivement par les pattes et probablement par l'abdomen. Puisque les visites d'insectes débutent vers les premières heures de la matinée (voir chapitre suivant), chaque fleur femelle reçoit la quantité de pollen nécessaire pour sa fécondation (quatre grains de pollen au plus), dans le délai normal de la réceptivité du stigmate.

## V .. PERIODE DE FORMATION DU SAC EMBRYONNAIRE

### 1. Matériel et méthode

Des ovaires sont prélevés à partir du stade "sécales séparés", 2 jours avant l'anthèse, jusqu'à 8 jours après l'anthèse. Immédiatement après prélèvement, ils sont fixés dans du CRAF (NAVASHINE) et passés sous vide. 48 heures après la fixation, ces organes sont conservés dans de l'alcool à 70° au réfrigérateur.

Les ovaires sont ensuite imprégnés puis inclus à la résine après déshydratation dans des bains successifs d'alcool de concentrations croissantes. Les coupes (3 m d'épaisseur) sont réalisées au microtome à résine modèle Historange et colorées ensuite au PAS-HEMATOXYLINE. Le protocole détaillé des manipulations est donné en annexe.

### 2. Résultats et discussion

Les coupes réalisées sur des ovaires prélevés 2 jours avant l'anthèse montrent des ovules à sacs embryonnaires non encore différenciés. La cellule-mère du sac embryonnaire est, par contre, nettement visible dans la nucelle (Planche 11, Photo C).

Or, les coupes réalisées sur des ovaires prélevés le jour de l'anthèse même, ont permis de mettre en évidence des sacs embryonnaires parfaitement différenciés (Planche 12, Photos B et C).

Les taux de nouaison de plus de 90 % obtenus sur les essais de pollinisation manuelle sur des fleurs juste après l'anthèse, confirment une fois de plus de l'existence et de la maturité de ces sacs le jour de l'anthèse. On peut ainsi penser que les dernières étapes qui conduisent à la formation du sac embryonnaire se déroulent dans les 24 heures qui précèdent l'anthèse.

La présence dans le même ovaire d'ovules à sac embryonnaire différenciés et d'ovules à sac embryonnaire à peine ébauché montre que la différenciation des sacs n'est pas synchrone pour les ovules d'une même fleur.

A partir de ces observations, on peut s'interroger sur les résultats obtenus sur les essais de pollinisation manuelle réalisés en vue de déterminer la période de réceptivité des stigmates, le critère de réceptivité utilisé étant la nouaison de la fleur.

En fait, on a pu évaluer à 10 % les taux de nouaison à 48 heures avant l'anthèse. Puisqu'un stigmate réceptif peut permettre la germination du pollen qui ne pourrait pourtant pas féconder un sac embryonnaire immature, le faible taux de nouaison enregistré est certainement dû au fait que la majorité des sacs embryonnaires n'est pas différenciée à ce stade.

On peut aussi émettre l'hypothèse que l'ovule dont le sac embryonnaire arrivera le premier à maturité aura plus de chance que les autres d'être fécondé et de se développer en graine.

Après la fécondation, le zygote issu de la fécondation de l'oosphère formera l'embryon, alors que la fécondation des deux noyaux polaires (Photo B, Planché 12) donnera le noyau secondaire (Photo C, Planche 12), à l'origine de l'albumen.

A 8 jours après l'anthèse, on observe dans le sac embryonnaire, une trame coenocytique sur laquelle sont liés des noyaux de l'albumen (Planche 13, Photo A). En revanche, l'embryon à ce stade n'a pas pu être mis en évidence.

Sans pouvoir parler avec certitude, il faut signaler que le jeune zygote est généralement une structure fragile, difficile à conserver lors de la fixation, surtout lorsque celle-ci, comme dans notre cas a été suivie d'une phase de transport du matériel entre le Cameroun et la France. D'autre part, il n'est pas rare que la division du noyau à l'origine de l'albumen soit beaucoup plus rapide que celle du zygote, qui reste en latence pendant une période souvent longue. C'est ce qu'ont constaté par exemple SCHWENDIMAN *et al.*, (1982) dans leur étude sur le palmier à huile.

## CHAPITRE XI : ECOLOGIE FLORALE

Il se passe environ 15 jours entre l'apparition du bouton inflorescentiel et son épanouissement effectif en inflorescence. Les boutons floraux ainsi formés traversent les stades de développement ci-dessus décrits, en 15 à 25 jours suivant les cas et arrivent à l'anthèse. Le transfert du pollen vers les organes reproducteurs femelles, fait intervenir un certain nombre de facteurs qui font l'objet de ce sous-chapitre. Parmi ces facteurs, les plus importants sont les insectes pollinisateurs, les nectaires, les osmophores.

### I. LES NECTAIRES

Dans une fleur de safoutier au stade d'anthèse, on rencontre un liquide sucré dans l'espace entre l'ovaire et le disque qui l'entoure et sur le stigmate (chez les fleurs femelles). Ce liquide qui se rencontre chez les fleurs de tout sexe, constitue le nectar. L'observation des abeilles et autres insectes sur les fleurs, nous a amené à conclure que ce nectar est l'élément fondamental recherché par ces insectes. Aucun insecte butinant le pollen n'a été observé. Le transport du pollen se fait vraisemblablement par les pattes duveteuses des abeilles.

Les coupes sérieées réalisées au niveau du disque et des réceptacles floraux des fleurs de divers sexes, nous ont permis de noter que le disque périovarien ne présente pas des caractères histologiques d'un tissu sécréteur. Il est constitué d'un tissu parenchymateux (Photos A et B, Planche 11, parties supérieures).

En revanche, les coupes réalisées au niveau du réceptacle, tout à fait à proximité du disque, montrent une nette différenciation en canaux entourés de cellules sécrétrices, au voisinage desquels on peut observer de nombreuses vésicules renfermant des produits de sécrétion et des faisceaux de xylème. Le caractère sécréteur du réceptacle est net (Photos A et B, Planche 11, partie basale). L'aspect parenchymateux du disque périovarien ne permet

cependant pas d'écarter absolument l'hypothèse sur son rôle sécréteur, puisqu'un parenchyme apparemment banal peut jouer un rôle de sécrétion (FAHN, 1985). Par ailleurs, la forte colorabilité de ce disque aux colorants tels le PAS-HEMATOXYLINE indique aussi que malgré son aspect parenchymateux, il joue probablement un rôle sécréteur.

GRISON (1977) souligne la présence dans les fleurs d'Okoumé *Aucoumea klaineana* (*BURSERACEAE*) d'un disque périovarien auquel il a attribué le rôle de "nectaire nuptial".

## II. LES OSMOPHORES

On désigne sous ce nom, certains organes qui, au moment de l'anthèse émettent un parfum qui attire les insectes pollinisateurs.

Une inflorescence de safoutier où toutes les fleurs sont au stade de bouton, est pratiquement sans odeur. Lorsqu'arrive la période d'anthèse, les inflorescences émettent un parfum tenace mais non désagréable. Si le nectar est l'élément recherché par les insectes, il est vraisemblable que ce parfum assure l'attraction de ces insectes. Précisons que l'émission de ce parfum concerne aussi bien les fleurs mâles que les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles. Ce parfum est produit avec une intensité maximale au moment où la grande majorité de fleurs arrivent au stade d'anthèse. On ne sait pas encore si ce parfum est sécrété au niveau des pièces du périanthe, du disque périovarien ou du réceptacle floral. On ne connaît pas non plus la nature de la substance volatile concernée.

## III. LA FAUNE ENTOMOLOGIQUE

Le transport du pollen des arbres mâles et hermaphrodites aux arbres femelles étant assuré par des insectes, l'inventaire de la faune entomologique, a pour but, d'abord de déterminer la nature des insectes qui interviennent dans ce transport, et ensuite de préciser l'importance relative de chaque type d'insecte dans le phénomène. Les variations qualitatives ou quantitatives qui figurent dans nos résultats ci-dessous, sont des fluctuations journalières et valables pour toute la période d'anthèse.

## 1. Matériel et méthode

Les observations se sont déroulées en deux étapes :

- Après avoir apprécié par l'observation directe l'activité de chaque type d'insectes sur les fleurs, ceux-ci ont été capturés à l'aide d'un filet et conservés dans de l'alcool éthylique à 70% dans l'eau. Ils ont été remis au laboratoire d'entomologie de l'IRA aux fins de détermination.

- Nous avons ensuite procédé aux comptages des insectes visant à préciser les variations quantitatives et qualitatives journalières sur des arbres en pleine période d'anthèse.

## 2. Résultats

La détermination des insectes capturés s'est avérée ardue. C'est ainsi que certains d'entre eux n'ont pu être déterminés que jusqu'au niveau du sous-ordre. Il en ressort que la grande majorité de ces insectes pollinisateurs sont des Hyménoptères :

- *Apis mellifica*, famille des *Apidae*, sous-ordre des Apocrites,
- *Evania aff.appendigaster*, famille *Evaniidae* sous-ordre des Apocrites,
- Hyménoptères indéterminés, appartenant au sous-ordre des symphites,

et quelques représentants de l'ordre des Lépidoptères:

- *Euchromia sp.*, famille des *Syntormidae*.
- Lépidoptère sp.

Dans les comptages, il a été tenu compte uniquement des insectes dont l'observation directe révèle une implication constante et une activité appréciable dans la pollinisation. Ces comptages ont été effectués sur un arbre mâle-hermaphrodite et sur un arbre femelle tous en pleine période d'anthèse, dans le verger de NTUI. Pour chaque sexe, l'observation a porté sur 10 rameaux florifères, répartis en 2 lots de 5 rameaux rapprochés.

Tableau XIV : Variation du nombre d'insectes en fonction des heures de la journée sur un arbre femelle

Période d'obs. Type d'insectes	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14	14 - 15	15 - 16	16 - 17	17 - 18	18 - 19
Abeilles	14	19	37	49	47	51	49	53	50	49	43	26	11
Evania sp.	2	2	5	4	6	5	6	7	5	5	6	3	0
Symphites indéterminés	0	0	4	6	12	19	16	19	17	16	17	16	8
Total	16	21	46	59	65	75	71	79	72	70	66	45	19

101

Tableau XV : Variation du taux de chaque type d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbre femelle

Période d'obs. Taux d'insectes	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14	14 - 15	15 - 16	16 - 17	17 - 18	18 - 19
Abeilles	87,5	90,4	80,5	83,0	72,3	71,8	69,0	67,1	69,4	70,0	65,2	65,5	73,3
Evania sp.	12,5	9,6	10,8	6,8	9,2	7,0	8,5	8,9	6,9	7,1	9,1	6,9	0
Symphites indéterminées	0	0	8,6	10,2	18,5	21,2	22,5	24,0	23,7	22,9	25,7	27,6	26,7

Tableau XVI : Variation du nombre d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbre mâle et hermaphrodite

Type d'insectes \ Période d'obs.	Période d'obs.												
	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14	14 - 15	15 - 16	16 - 17	17 - 18	18 - 19
Abeilles	16	18	42	52	55	53	59	57	60	55	46	22	9
Evania sp.	1	2	4	3	4	5	5	3	4	3	2	0	0
Symphites indéterminés	0	1	6	8	12	17	21	21	19	20	21	16	7
Total	17	21	52	63	71	75	85	81	83	78	69	38	16

Tableau XVII : Variation du taux de chaque type d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbre mâle et hermaphrodite

Taux d'insectes \ Période d'obs.	Période d'obs.												
	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14	14 - 15	15 - 16	16 - 17	17 - 18	18 - 19
Abeilles	94,1	85,7	80,8	82,5	77,5	70,7	69,5	70,4	72,3	70,5	66,7	57,9	56,2
Evania sp.	0	9,5	7,7	4,8	5,6	6,7	5,9	3,7	4,8	3,8	2,9	0	0
Symphites indéterminées	5,9	4,8	11,5	12,7	16,9	22,6	24,6	25,9	22,9	26,7	30,4	42,1	43,8

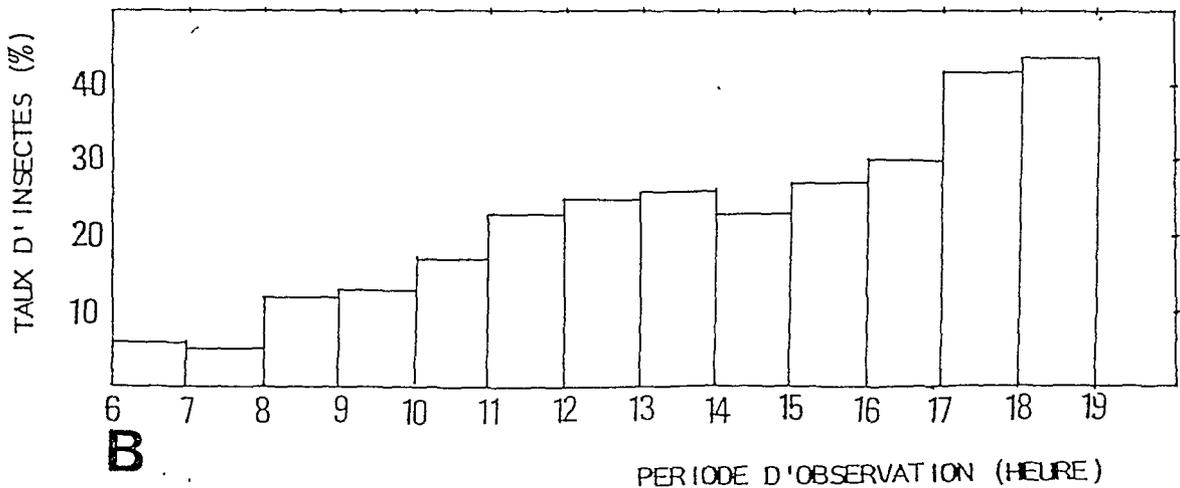
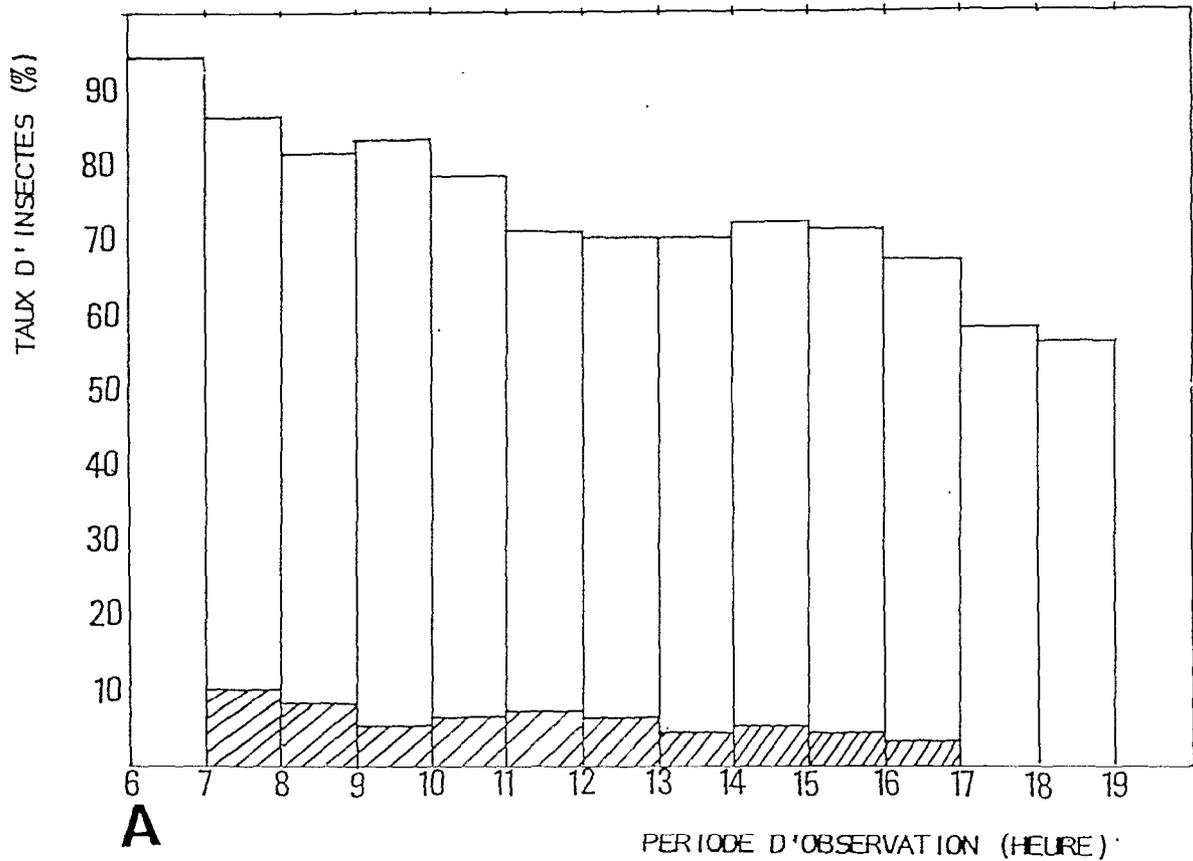


Fig XIX : Etude de la faune entomologique  
 A - Variation journalière du taux d'abeilles et du genre *Evania* sp sur arbres mâles-hermaphrodites.  
 B - Variation journalière du taux de symphites sur arbres mâles-hermaphrodites.

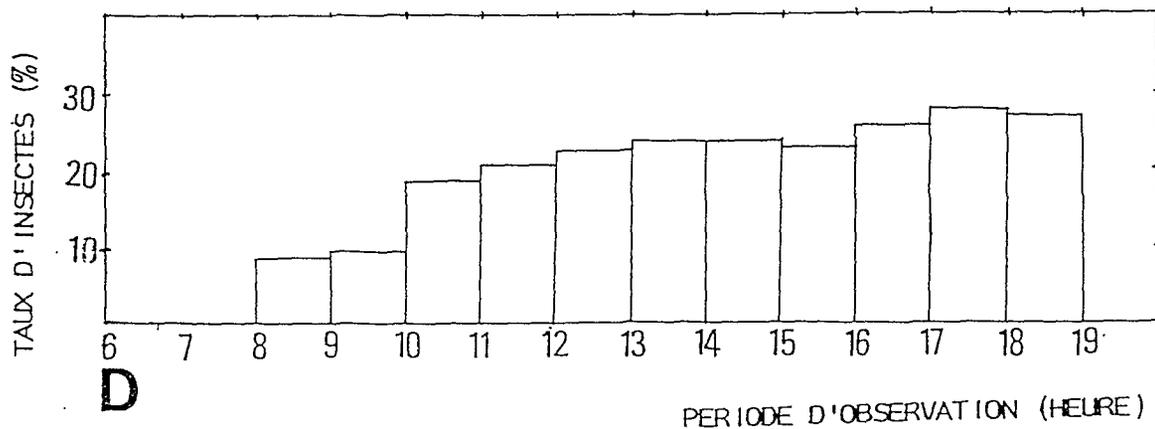
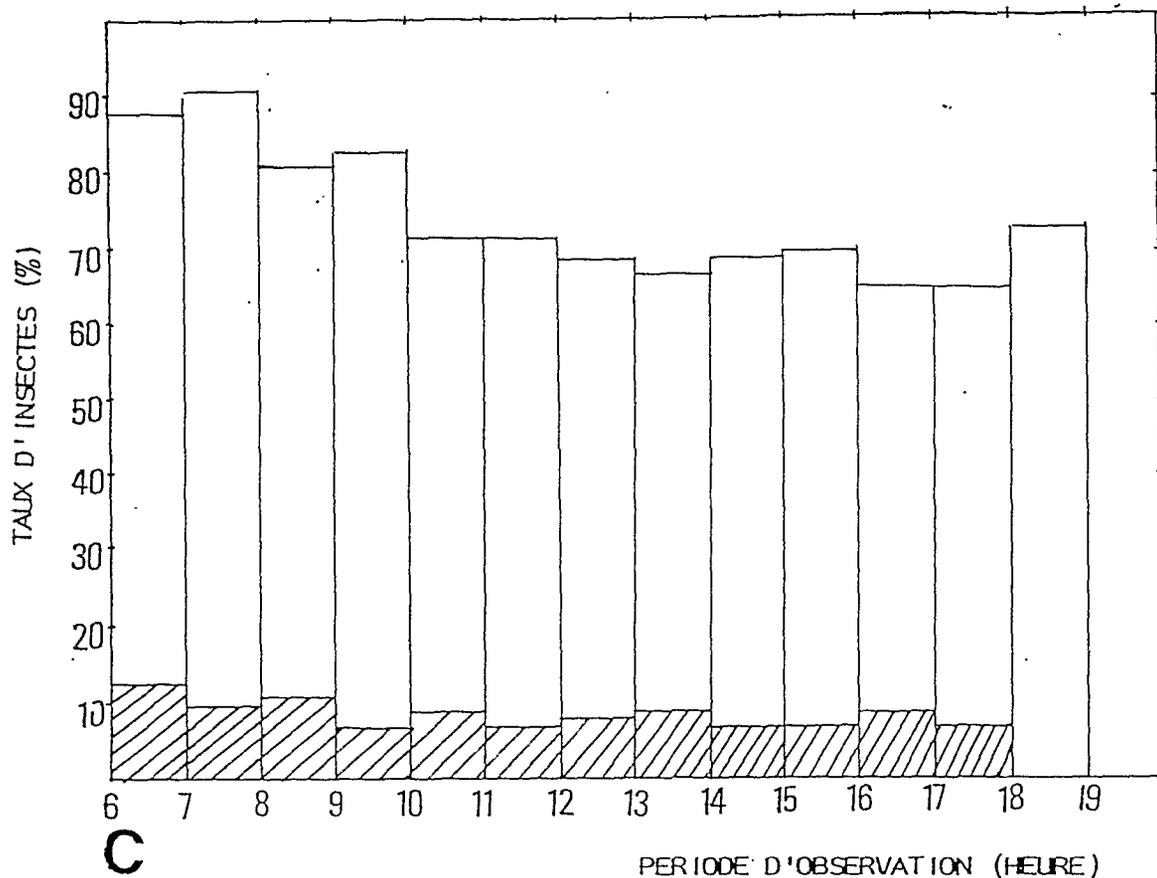


Fig XIX : C - Variation journalière du taux d'abeilles et du genre *Evania* sp sur arbres femelles.  
 D - Variation journalière du taux de symphites sur arbres femelles.

## 2.1. Sur arbre femelle

Les tableaux XIV et XV et les courbes de la figure XIX, C et D montrent que :

- Dans les premières heures de la matinée (entre 7 et 8 heures), le nombre total d'insectes est peu élevé mais les abeilles représentent environ 90%. Les 10% restants sont représentés par *Evania sp.*

- Entre 8 heures et 10 heures, le nombre d'insectes a plus que doublé; une nouvelle catégorie d'insectes: les Hyménoptères du sous-ordre des symphites font leur apparition. Le taux d'abeilles reste élevé: 80% environ.

- A partir de 10 heures, la population totale d'insectes n'augmentera plus que légèrement pour atteindre un maximum entre 13 et 14 heures. Pendant cette même période, on note une représentation et une activité plus importante des symphites. Les abeilles représentent alors 70 % de la population d'insectes.

- A partir de 15 heures, le nombre d'insectes diminue progressivement. Les symphites et les abeilles resteront représentés bien que en quantité peu importante jusqu'à 18 heures.

## 2.2. Sur arbre mâle et hermaphrodite

L'analyse des tableaux XVI et XVII et de la figure XIX, A et B, montre que les comptages sur l'arbre mâle et hermaphrodite donnent lieu à un commentaire semblable à celui qui vient d'être fait sur l'arbre femelle. En d'autres termes, les variations qualitatives et quantitatives journalières surviennent approximativement à la même allure chez les deux sexes.

Les abeilles sont représentées en proportion élevée pendant toute la journée. En plus de cette supériorité numérique, l'espèce se déplace fréquemment d'une fleur ou d'un arbre à l'autre et joue vraisemblablement un rôle très important dans le transport du pollen.

De par leur nombre et leur activité, les symphites *sp.* peuvent être classés en deuxième position après les abeilles. Les insectes du genre *Evania* sont moins nombreux et peu actifs.

Dans une étude faite à Libreville (Gabon), GIACOMO (*op. cit.*) avait évalué à 98% le taux d'intervention des abeilles dans la pollinisation du safoutier. Notre étude montre aussi que cet insecte joue un rôle très important. Mais il est possible que les taux varient en rapport avec l'environnement entomofaunistique du lieu.

Les périodes de visite active et d'intervention maximale sur les pieds mâles-hermaphrodites et sur les arbres femelles coïncident pratiquement, ce qui laisse présager de ce point de vue une bonne efficacité de la pollinisation. Les abeilles étant ainsi les principaux pollinisateurs, on pourrait envisager d'améliorer l'intensité de la pollinisation en plaçant des ruches artificielles au voisinage des vergers.

## CHAPITRE XII : ETUDE DU POLLEN

### I. LA MORPHOLOGIE

Le pollen du safoutier n'est pas pulvérulent. Il se trouve sous forme agglutinée. Mais les observations au microscope ne nous ont pas permis de mettre en évidence des aggrégats spécifiques. L'étude morphologique du grain de pollen a été réalisée sur une lame\* conservée dans la palynothèque du laboratoire de palynologie (USTL, Montpellier).

- Symétrie et forme :

Pollen isopolaire tricolporé longiaxe ( $P > E$ ).

- Dimensions :

$P = 28,03 \mu\text{m}$  (22,50 - 32,00 $\mu\text{m}$ ) 20 mesures

$E = 21,50 \mu\text{m}$  (15,80 - 26,00 $\mu\text{m}$ ) 20 mesures.

- Apertures :

- Colporé; sillons à bords nets (ectoapertures). L'endosulcus est allongé dans le plan équatorial (de 6 à 8 $\mu\text{m}$ ) et parfois de longueur inégale de part et d'autre du sillon. Les photos A et K de la planche 16 représentent divers éléments de la morphologie du grain du pollen.

### II. ANALYSE DE LA VIABILITE POLLINIQUE

Cette analyse vise à déterminer le taux de pollen viable, donc susceptible de germer s'il est placé dans des conditions favorables, et le taux de pollen non viable dans un échantillon donné.

\* *Dacryodes edulis* (G. DON) H.J. LAM (*Burseraceae*). Congo Belge, Collecteur Jean-Louis, Herbarium USNM 20913223. Lame pollinique D.A. LIVINGSTONE Duxe Univ. U.S.A. Collection Montpellier 37687.

## 1. Matériel et méthode

Les observations ont porté sur du pollen provenant de 5 arbres choisis au hasard dans les jardins du CREFPHY. L'analyse a été faite, d'abord sur du pollen fraîchement émis prélevé à 8 heures du matin, et ensuite sur du pollen conservé à la température ambiante, et à  $-20^{\circ}\text{C}$  dans un congélateur.

La méthode d'analyse utilisée est celle préconisée par SCHWENDIMAN (1978): le pollen est placé entre lame et lamelle dans une goutte de colorant dont la composition est la suivante :

- Bleu de Méthylène  $1^{\circ}/^{\circ\circ}$ .
- Fuchsine basique  $3^{\circ}/^{\circ\circ}$ .
- Dans du lactophénol.

L'observation peut se faire après un quart d'heure d'incubation: les grains de pollen viables présentent un cytoplasme coloré en bleu-vert, alors que l'exine est rose. Le pollen non viable, par contre, a un cytoplasme clair (optiquement vide). Seule l'exine est colorée en rose par la Fuchsine. Pour chaque observation, 500 grains de pollen environ ont été comptés.

## 2. Résultats

Les résultats obtenus sont portés dans les tableaux XVIII, XIX et XX ci-après.

Tableau XVIII : Analyse de la viabilité pollinique sur du pollen prélevé juste après l'émission pollinique.

Numéro de l'arbre	Nombre de grains de pollen viables	Nombre de grains de pollen inviables	Taux de pollen viable (%)
1	492	8	98,4
2	481	11	96,2
3	488	12	97,6
4	462	38	92,4
5	473	27	94,6

A l'émission pollinique, le taux de pollen viable varie de 92 à 98% pour les 5 arbres étudiés. Ce pourcentage élevé montre que la viabilité pollinique n'est pas dans le cas du safoutier un facteur limitant la fécondation.

Tableau XIX: Analyse de la viabilité pollinique après conservation dans les conditions de milieu arbiant (laboratoire).

Durée de conservation	24 heures					48 heures					72 heures					96 heures					120 heures				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Nombre de grains de pollen viables	439	403	447	382	398	402	378	412	367	406	328	276	253	334	242	139	168	201	158	143	93	116	81	110	74
Nombre de grains de pollen inviables	43	51	38	63	57	51	66	49	68	51	92	109	117	79	92	231	246	193	266	229	279	284	310	317	298
Nombre de grains de pollen éclatés	18	46	5	55	45	47	56	39	65	43	80	115	130	87	166	130	86	106	76	128	128	100	109	73	128
Taux de pollen viable	87,8	80,6	89,4	76,4	79,6	80,4	75,6	82,4	73,3	81,2	65,8	55,2	50,6	66,8	48,4	27,8	33,6	40,2	31,6	28,8	18,6	23,2	16,2	22,0	14,8

Tableau XX : Analyse de la viabilité pollinique après conservation à - 20°C au congélateur.

Durée de conservation	1 semaine					2 semaines					1 mois					1 mois 2 semaines					2 mois				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Nombre de grains de pollen viables	429	411	442	397	402	398	387	418	413	395	407	374	416	388	402	422	413	379	388	433	107	196	209	114	138
Nombre de grains de pollen inviables	48	39	27	42	53	57	48	35	51	42	61	76	54	62	51	43	58	76	63	41	298	224	217	255	276
Nombre de grains de pollen éclatés	23	50	31	61	45	45	65	47	36	63	32	50	30	50	47	35	29	45	49	26	95	80	75	131	86
Taux de pollen viable	85,8	82,2	88,4	79,4	80,4	79,6	77,4	83,6	82,6	79,0	81,4	74,8	83,2	77,6	80,4	84,4	82,6	75,8	77,6	86,6	21,4	39,2	41,8	22,8	27,6

Pour le pollen conservé dans les conditions de milieu ambiant, il apparaît après 24 heures, en dehors des grains viables et des grains non viables jusqu'ici observés, une nouvelle catégorie représentée par des grains de pollen ayant libéré leur contenu cytoplasmique. A cette période, les taux de viabilité varient entre 76 et 87%. Après 48 heures, elles restent assez élevées (73 à 82%). Après 72 heures de conservation dans ces conditions, ces taux connaissent une baisse notable (48 à 66 %). A partir de 96 heures, les taux de viabilité tombent en dessous de 40 %. A 120 heures, ils ne sont plus que de l'ordre de 20 % (Tableau XIX).

La conservation au congélateur (à  $-20^{\circ}\text{C}$ ) permet de maintenir un taux de viabilité élevé. Le tableau XX montre en effet qu'après 6 semaines, ces derniers restent compris entre 75 et 86 %. A partir de la 7ème semaine, ces taux chutent de manière drastique et atteignent dans le cas de l'échantillon étudié une valeur de 21 %.

Pour rendre cette étude plus complète, il conviendrait de tester ultérieurement la viabilité dans une gamme de conditions contrôlées, ce qui permettrait d'évaluer les effets de températures et d'hygrométries variées intervenant de façon isolée ou combinée) sur le taux de viabilité pollinique. En attendant, les observations ci-dessus nous permettent tout simplement d'affirmer que la viabilité du pollen se conserve mieux à basse température qu'à l'air libre.

### III. ESSAI DE CULTURE *IN VITRO* DES GRAINS DE POLLEN

Le taux de viabilité pollinique traduit la normalité de constitution des grains de pollen. Un grain de pollen viable n'est pas nécessairement capable de germer lorsqu'il est placé dans les conditions idéales, réalisées au niveau du stigmate. L'expérimentation de la germination du pollen sur le stigmate étant difficile, nous avons essayé de déterminer par les tests de germination *in vitro* dans des milieux de culture variés, les taux de germination de grains de pollen de safoutier. L'étude a été faite au laboratoire de phytopathologie de l'IRA à Nkolbisson.

## 1. Matériel et méthode

Les boîtes de Pétri sont stérilisées à 120°C pendant 4 heures. Le pinceau destiné à l'ensemencement est trempé pendant 30 minutes dans l'alcool à 70°. La composition des milieux de culture s'inspire des travaux de NALAWADI (1963) sur le pollen du goyavier variété Lucknow-49, PEAHLER (1967) sur le pollen de 9 espèces de Cucurbitaceae et enfin de MUSHO (1977) sur le pollen d'olivier *Olea europea L.*. Nous avons ainsi utilisé pour nos essais 4 milieux de culture (M1, M2, M3, M4) de composition ci-après :

M1 [ - Bacto-agar 5g  
- Saccharose 5g  
- H2O distillée qsp 300cc.

M2 [ - Bacto-agar 5g  
- saccharose 5g  
- Nitrate de Potassium (KN03) 10mg  
- H2O distillée qsp 300cc.

M3 [ - Bacto-agar 5g  
- saccharose 5g  
- Acide borique (H3B03) 10mg  
- H2O distillée qsp 300cc.

M4 [ - Bacto-agar 5g  
- saccharose 5g  
- Nitrate de potassium (KN03) 10mg  
- Acide borique (H3B03) 10mg.  
- H2O distillée qsp 300 cc

Chacun de ces milieux est préparé en portant le mélange à l'ébullition avec un agitateur magnétique chauffant et en le stérilisant ensuite à l'autoclave à 120°C pendant 30 mn. Les boîtes de Pétri sont rangées dans une hotte à flux laminaire balayée par un courant d'air stérile. Les milieux de culture sont coulés dans ces conditions et l'ensemencement a lieu deux heures plus tard lorsque les milieux se sont solidifiés et totalement refroidis.

Chez le safoutier, les grains de pollen se collent les uns aux autres pour former des amas et sont difficilement dissociables. Ce qui aboutit dans le milieu de culture à des masses de pollen sur lesquelles il n'est pas possible d'observer distinctement les grains de pollen, encore moins leur comportement du point de vue germination. Cette difficulté a été contournée en délayant le pollen dans de l'eau distillée stérile. Les grains de pollen sont étalés sur le milieu de culture à l'aide d'un petit pinceau.

4 durées d'incubation ont été essayées: 2 heures, 4 heures, 6 heures et 8 heures. L'arrêt de l'incubation s'obtient en laissant tomber 2 gouttes de formol à 30% sur la face interne du couvercle de chaque boîte de Pétri avant de le replacer.

Pour chaque milieu de culture, 6 boîtes de Pétri ont été préparées dont 2 par durée d'incubation et les résultats exprimés sont des moyennes.

## 2. Résultats

Ces résultats (tableau XXI) montrent que le taux de germination le plus élevé (80,2%) est enregistré dans le milieu M1 après 6 heures d'incubation. Ce milieu, de par sa composition, est le plus simple des quatre qui ont fait l'objet de notre essai, puisqu'il renferme uniquement du sucre comme élément nutritif. Dans le milieu M4, les taux de germination varient de 65 à 73%. Le taux le plus élevé (73%) s'obtient après 8 heures d'incubation. Ceci montre que l'acide borique dont l'effet stimulant sur la germination du

Tableau XXI : Taux de germination des grains de pollen en fonction du milieu de culture et de la durée d'incubation.

Milieu de culture	M1			M2			M3			M4		
	Nombre de grains de pollen	Nombre de grains de pollen germés	Taux de germination (%)	Nombre de grains de pollen	Nombre de grains de pollen germés	Taux de germination (%)	Nombre de grains de pollen	Nombre de grains de pollen germés	Taux de germination (%)	Nombre de grains de pollen	Nombre de grains de pollen germés	Taux de germination (%)
2 h	528	255	48,2	437	289	66,2	419	201	47,9	418	274	65,6
4 h	470	359	76,4	466	345	74,2	408	278	68,3	464	317	68,4
6 h	503	403	80,2	512	330	64,5	442	294	66,5	398	263	66,0
8 h	436	264	78,6	418	304	72,8	507	324	64,0	521	382	73,3

pollen *in-vitro* a été prouvé chez plusieurs espèces (PEAHLER, 1967 ; MUSHO, 1977), ne semble pas jouer un rôle favorable sur la germination du pollen chez le safoutier. Les taux de germination moyens calculés dans les divers milieux de culture et avec diverses durées d'incubation, sont plus élevés dans le milieu M1 (70%) et à 8 heures d'incubation (72%). Il aurait été intéressant de connaître l'allongement des tubes polliniques en fonction des milieux de culture et des durées d'incubation. Mais cette étude n'a pas pu être faite à cause de l'insuffisance des moyens d'investigation disponibles.

## CHAPITRE XIII : POLLINISATIONS ET ETUDE DES POSSIBILITES D'AUTOFECONDATION CHEZ LES ARBRES MALES ET HERMAPHRODITES

### I. Pollinisation

Pour estimer le défaut de nouaison susceptible d'être imputé à une pollinisation déficiente par les insectes, un essai de pollinisation manuelle a été réalisé, afin de comparer les résultats à ceux obtenus sur des panicules florales sur lesquelles seules les visites d'insectes assurent la pollinisation.

#### 1. Pollinisation manuelle

##### 1.1. Matériel et méthode

Les panicules florales ont été isolées sur des arbres femelles avant toute anthèse, dans des sachets en toile de 30cm de longueur sur 15 cm de largeur. La toile comporte des mailles fines laissant circuler librement l'air, mais suffisamment petites pour empêcher le passage des insectes. Puisqu'il existe un gradient d'ouverture des fleurs aussi bien au niveau d'un rameau florifère que d'une panicule, il n'a pas été possible de polliniser les fleurs le même jour. Les sachets sont détachés tous les jours à 9 heures du matin et les fleurs ouvertes sont pollinisées. A l'aide d'une pince, des anthères qui viennent juste d'émettre du pollen sont mis au contact du stigmate de chaque fleur nouvellement ouverte ; le pollen prélevé sur un seul arbre mâle-hermaphrodite est utilisé pour des essais de pollinisation manuelle sur 3 arbres femelles dans le verger du CREFPHY (Centre REgional de Formation PHytosanitaire de Yaoundé). Les sachets sont replacés immédiatement après chaque pollinisation.

48 heures plus tard, le style se dessèche. Les pièces du périanthe se resserrent autour de l'ovaire qui augmente rapidement de volume, et ne tardent pas à chuter. Cette manifestation est le premier symptôme visible de la nouaison d'une fleur chez le safoutier.

## 1.2. Résultats

Le tableau XXII donne les résultats enregistrés :

Les taux de nouaison moyens par arbre sont de 93,3%, 91,6% et 94,7% pour les arbres I, II, III, respectivement. Les taux de fructification calculés par rapport au nombre de fleurs pollinisées sont de 26,3, 23,5 et 22,7 % pour les trois arbres respectifs.

## 2. Pollinisation naturelle (par les insectes)

### 2.1. Matériel et méthode

Pour déterminer les taux de nouaison dans le cas de pollinisation naturelle, 5 rameaux florifères ont été choisis au hasard sur chacun des 3 arbres femelles et étiquetés. Le nombre de fleurs arrivées à l'anthèse et le nombre de jeunes fruits en formation (nouaison) est compté et enregistré toutes les 48 heures, pendant 8 jours. Au terme de cette période d'observation, toutes les fleurs appartenant au rameaux étiquetés et non encore ouvertes ont été supprimées.

### 2.2. Résultats

Le tableau XXIII donne les résultats obtenus.

Dans ce deuxième type de pollinisation, les taux de nouaison sont de 51,7 %, 48,9 % et 50,4 % alors que les taux de fructification sont de 21,4 %, 21,7 % et 22,9 % pour les 3 arbres respectifs.

Comparés aux résultats obtenus dans les essais de pollinisation manuelle, les taux de nouaison sont faibles. En revanche, les taux de fructification sont à quelque chose près aussi élevés que ceux enregistrés en pollinisation artificielle.

Tableau XXII : Essai de pollinisation manuelle

Numéro de l'arbre	Date de pollinisation	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de fleurs nouées	Taux de nouaison (%)	Nombre de fruits arrivés à maturité	Taux de fructification
I	16/02/89	35	32	93,4	9	25,7
	17/02/89	29	28	96,6	8	27,6
	18/02/89	43	38	88,4	7	16,3
	19/02/89	19	19	100	4	21,0
	20/02/89	27	25	92,6	10	37
	21/02/89	36	32	88,9	11	30,6
II	27/02/89	51	47	92,1	13	25,5
	28/02/89	44	39	88,6	6	13,6
	01/03/89	37	36	97,3	9	24,3
	02/03/89	48	45	93,7	9	18,8
	03/03/89	29	28	96,5	8	27,6
	04/03/89	23	21	91,3	8	34,8
III	14/03/89	47	44	93,6	10	21,3
	15/03/89	63	59	93,7	12	20,3
	16/03/89	56	54	96,4	11	19,6
	17/03/89	68	62	91,2	13	19,1
	18/03/89	37	36	97,3	12	32,4
	19/03/89	47	45	95,7	11	23,4

Tableau XXIII : Pollinisation naturelle

Numéro de l'arbre	Numéro du rameau	Nombre de panicules	Nb de fleurs arrivées à l'anthèse	Nombre de fleurs nouées	Taux de nouaison (%)	Nombre de fruits arrivés à maturité	Taux de fructification
I	1	9	72	33	45,8	17	23,6
	2	6	81	38	52,8	20	24,7
	3	8	66	34	51,5	14	21,0
	4	8	104	57	54,8	21	20,7
	5	6	97	38	49,5	17	17,5
II	1	8	53	25	47,2	12	22,6
	2	7	78	38	48,7	15	19,2
	3	10	91	46	50,5	23	25,3
	4	6	75	40	53,3	16	21,3
	5	7	94	42	44,7	19	20,2
III	1	7	78	38	48,7	17	21,8
	2	9	112	55	49,1	28	25,0
	3	8	96	57	59,4	21	21,9
	4	7	71	33	46,5	18	25,3
	5	9	97	47	48,5	20	20,6

WILLIAMS (1969), en étudiant les facteurs du rendement sur les arbres fruitiers, a conclu que l'intensité de la pollinisation était un facteur limitant du rendement et que par conséquent la nouaison peut être utilisée pour mesurer la réponse de l'arbre à la pollinisation. Mais que ce soit les facteurs liés au pollen ou à l'ovule, tous sont à la merci de l'état physiologique de l'arbre et des conditions de l'environnement.

Aussi, les taux de nouaison particulièrement élevés dans le premier cas, peuvent s'expliquer par le fait que le pollen minutieusement appliqué sur le stigmate assure aux fleurs si tous les autres facteurs sont favorables, une grande probabilité de nouaison. Les taux de fructification presque identiques dans les deux méthodes de pollinisation permettent de penser, que dans le cas du safoutier, le facteur limitant de la fructification est beaucoup moins une pollinisation déficiente que la régulation physiologique permettant à l'arbre d'éliminer la charge de fruits qui excède sa capacité de fructification. C'est ainsi que certains rameaux présentant un taux de nouaison particulièrement élevé perdent prématurément beaucoup de fruits.

## II. PERIODE DE RECEPTIVITE DES STIGMATES

Hormis les cas exceptionnels de fructification parthénocarpique, il est bien connu que, chez les angiospermes, pour que l'ovaire soit transformé en fruit, les gamètes mâles doivent atteindre le sac embryonnaire par l'intermédiaire d'un tube pollinique. Pour germer convenablement, le grain de pollen doit être reçu par un stigmate qui lui offre les conditions favorables à cette germination. La période pendant laquelle le stigmate offre ces meilleures conditions de germination peut varier, selon les espèces, de quelques heures seulement à plusieurs jours.

Cette étude vise à mettre en évidence chez le safoutier, la période au cours de laquelle une fleur présente les plus grandes chances d'être fécondée si elle se trouve en présence des éléments reproducteurs mâles nécessaires.

## 1. Matériel et méthode

L'étude a été menée en procédant à la pollinisation manuelle sur des fleurs femelles à différents stades avant et après l'anthèse. Dans chaque cas, le nombre de fleurs nouées est enregistré et représente ici l'indice de réceptivité du stigmate. La technique de pollinisation utilisée est celle décrite plus haut (cf. pollinisation manuelle). Des fleurs ont ainsi été pollinisées à 48 heures, 24 heures avant l'anthèse, le jour de l'anthèse, 24 heures, 48 heures et 72 heures après l'anthèse. Toutes les observations ont été faites sur un seul arbre femelle dans le verger de NTUI. Pour les pollinisations faites avant l'anthèse, le stigmate est mis à nu en ouvrant la fleur à l'aide d'une pince.

## 2. Résultats

Les résultats obtenus sont donnés dans les tableaux XXIV, A à F et sur la courbe de la figure XX.

Tableau XXIV : Période de réceptivité du stigmate chez le safoutier

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	24	22	91,6
2	28	25	89,3
3	15	14	93,3
4	21	18	85,7
5	11	11	100
6	14	12	85,7
7	19	16	84,2
8	26	25	96,1
9	12	12	100
10	21	17	80,9
Total	191	172	90,7

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	16	6	37,5
2	20	9	45,0
3	24	11	45,8
4	16	5	31,3
5	21	9	42,8
6	19	10	52,6
7	15	7	46,6
8	23	9	39,1
9	15	5	33,3
10	26	10	38,5
Total	195	81	41,5

C. A l'anthèse

D. 24 heures après l'anthèse

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	17	3	17,6
2	12	1	8,3
3	23	2	8,7
4	18	1	5,6
5	9	1	11,1
6	28	4	14,3
7	19	0	0
8	14	2	14,3
9	6	0	0
10	22	2	9
Total	168	16	9,8

A. 48 heures avant l'anthèse

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	14	5	35,7
2	25	7	28,0
3	21	5	23,8
4	18	3	16,6
5	7	1	14,3
6	12	1	8,3
7	11	2	18,2
8	18	4	22,2
9	27	5	18,5
10	23	4	17,4
Total	176	37	20,3

B. 24 heures avant l'anthèse

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	21	3	14,3
2	16	2	12,5
3	15	0	0
4	22	1	4,5
5	17	1	5,9
6	20	3	15,0
7	13	2	15,4
8	19	3	15,8
9	16	2	12,5
10	23	4	19,0
Total	182	21	11,5

E. 48 h après l'anthèse

Numéro de la panicule	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de nouaisons	Taux (%) de nouaison
1	9	0	0
2	23	0	0
3	17	0	0
4	22	0	0
5	18	0	0
6	15	0	0
7	17	0	0
8	21	0	0
9	12	0	0
10	19	0	0
Total	173	0	0

F. 72 heures après l'anthèse

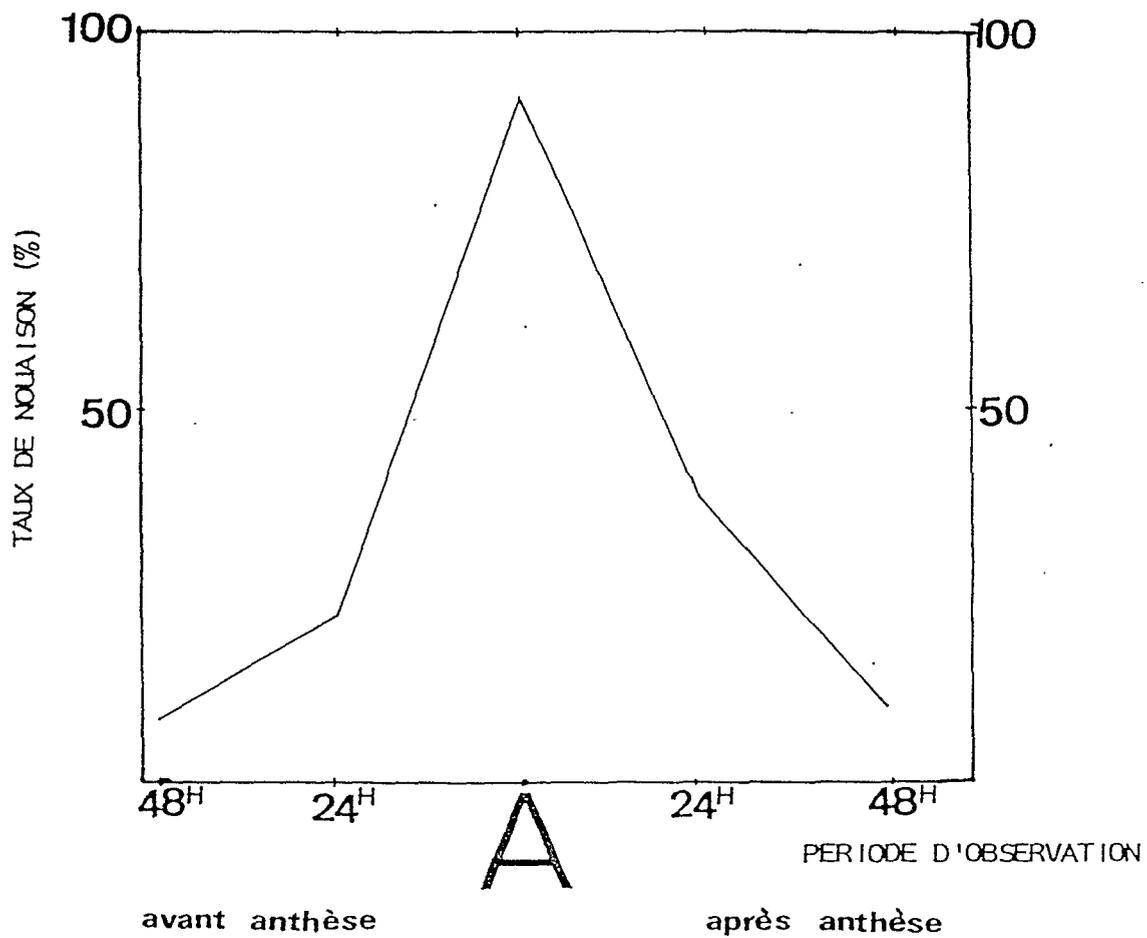


Fig XX : Evolution de la réceptivité de stigmates suivant la période de pollinisation avant et après l'anthèse.

L'analyse de ces résultats montre qu'à 48 heures avant l'anthèse, 9% de stigmates sont réceptifs. A 24 heures avant l'anthèse, le taux de nouaison est de 21% environ (tableau XVI, B).

Nous savons cependant que pour ces pollinisations avant l'anthèse, l'appréciation du stade de développement de la fleur est nécessairement entachée d'erreur. Nous avons vu en effet que le stade "sépales séparées, pétales fermés" est celui qui précède le stade d'anthèse et dure 48 à 72 heures chez les fleurs femelles. Les seuls critères d'appréciation de l'état d'avancement de ce stade sont la forme de la fleur qui devient un peu ramassée et les lignes de jointure des pétales qui deviennent claires et plus apparentes à l'approche de l'anthèse.

Les fleurs pollinisées 1 à 2 heures seulement après l'anthèse ont donné un taux de nouaison d'environ 90 % : c'est la période de réceptivité maximale des stigmates. En effet, par la suite, le taux va décroître brusquement pour atteindre 41,5 % à 24 heures après l'anthèse et 11,5 % à 48 heures après l'anthèse. A 72 heures après l'anthèse, le taux de nouaison est totalement nul.

Cette baisse de la réceptivité s'accompagne de modifications morphologiques perceptibles au niveau du stigmate. De couleur vert-clair au stade de l'anthèse, il est entièrement sec, de couleur noire et manifestement inapte à agglutiner du pollen.

### III. ETUDE DES POSSIBILITES D'AUTOFECONDATION CHEZ LES ARBRES MALES ET HERMAPHRODITES

Les essais de pollinisation manuelle, les croisements réalisés en vue de préciser la période de réceptivité des stigmates n'ont révélé aucun problème d'incompatibilité entre les géniteurs utilisés. Les études dont il est question ici visent à préciser si les safoutiers mâles-hermaphrodites sont capables de s'autoféconder et d'engendrer des graines susceptibles de germer de façon satisfaisante et de donner naissance à des plantules vigoureuses.

#### 1. Matériel et méthode

Les premières autofécondations ont été expérimentées en 1986 dans le verger de fruitiers divers à NTUI, mais elles ont été incomplètes. En 1989, ces études ont été reprises, cette fois-ci dans le verger du CREFPHY.

La méthode consiste à isoler des panicules avant toute ouverture de fleurs. Certaines de ces panicules isolées ont été ensuite pollinisées soit avec du pollen du même arbre, soit avec du pollen prélevé sur un arbre voisin. Les résultats sont comparés avec ceux obtenus sur des panicules témoins laissées sans traitement.

## 2. Résultats

Les tableaux XXV et XXVI donnent les résultats obtenus.

Il ressort de ces résultats que les taux de nouaison entre les fleurs autopolinisées, les fleurs témoins laissées à l'air libre et celles pollinisées avec du pollen étranger, ne présentent pas de différence significative. Les taux de nouaison obtenus par pollinisation manuelle sont assez faibles par rapport à ceux obtenus sur les arbres femelles. Ceci suggère que dans les conditions de pollinisation identiques, les fleurs hermaphrodites ne présentent pas les mêmes potentialités de nouaison que les fleurs femelles. Les taux de fructification dans les deux cas sont par contre peu disparates.

En attendant de déterminer le pourcentage de germination des graines issues des fleurs autopolinisées et d'apprécier la vigueur des plantules qui en résultent, on peut d'ores et déjà affirmer que l'espèce *Dacryodes edulis* est essentiellement allogame mais tolère l'autogamie.

Tableau XXV : Etude du phénomène d'autocompatibilité chez l'arbre mâle-hémaphrodite n° 1

Numéro du rameau	Ensachage + autopollinisation manuelle					Ensachage sans manipulation supplémentaire					Ensachage + pollinisation manuelle avec allopollen					Témoins sans ensachage ni pollinisation manuelle				
	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5
Nombre de panicules	10	9	9	8	11	8	8	10	11	8	9	10	9	8	11	7	9	8	9	10
Nombre de fleurs hermaphrodites	18	27	14	23	32	29	37	23	16	21	13	28	19	16	24	21	33	25	19	22
Nombre de fleurs pollinisées	18	27	14	23	32						13	28	19	16	24					
Nb de fleurs nouées	10	16	9	12	20	15	18	14	9	12	8	19	11	10	14	12	21	16	11	13
Taux de nouaison (%)	55,6	59,3	64,3	52,2	62,5	51,7	48,6	60,8	56,2	57,1	61,5	67,8	57,9	62,5	58,3	57,1	63,6	64	57,8	59
Taux de nouaison moyen	58,8					54,9					61,6					60,4				
Nb de fruits arrivés à maturité	3	2	3	3	3	2	4	2	2	3	3	4	2	3	3	4	5	4	0	4
Taux de fructification (%)	16,7	7,4	21,4	13,0	9,4	6,9	10,8	8,7	12,5	14,3	23,0	14,3	10,5	18,7	12,5	19,0	15,2	16,0	0	18,2
Taux de fructification moyen	13,5					10,6					15,8					13,7				

Tableau XVI : Etude du phénomène d'autocompatibilité chez l'arbre mâle-hermaphrodite n° 2

Numéro du rameau	Ensachage + autopollinisation manuelle					Ensachage sans manipulation supplémentaire					Ensachage + pollinisation manuelle avec allopollen					Témoins sans ensachage ni pollinisation manuelle				
	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5	R1	R2	R3	R4	R5
Nombre de panicules	11	9	9	10	8	10	11	10	8	10	11	9	11	8	10	10	9	10	8	11
Nombre de fleurs hermaphrodites	57	63	44	71	48	52	67	41	55	49	64	53	68	47	42	65	49	54	42	58
Nombre de fleurs pollinisées	57	63	44	71	48						64	53	68	47	42					
Nb de fleurs nouées	31	45	29	49	28	25	34	27	29	23	36	31	35	32	27	37	26	28	24	33
Taux de nouaison (%)	54,3	71,4	65,9	69	58,3	48	50,7	65,8	52,7	47	56,3	58,5	51,5	68	64,3	56	53	51,9	57,2	56,9
Taux de nouaison moyen	63,7					52,8					59,8					55				
Nb de fruits arrivés à maturité	12	10	9	8	6	8	10	6	9	6	9	9	11	8	6	12	10	9	8	10
Taux de fructification (%)	21	15,9	20,4	11,3	12,5	15,4	14,9	14,6	16,3	12,2	14,0	17,0	16,2	17	14,3	18,5	20,4	16,7	19,0	17,2
Taux de fructification	16,2					14,7					15,7					18,4				

## CHAPITRE XIV : LA FRUCTIFICATION

Après la nouaison, le jeune fruit connaît une évolution pouvant être découpée en deux étapes: la croissance pondérale et la maturation. Cette maturation impliquant beaucoup plus des phénomènes biochimiques internes et présentant des modifications morphologiques peu marquées n'a pas été étudiée ici nous nous sommes intéressés uniquement à la croissance.

### I. CROISSANCE DU FRUIT

Pour apprécier la vitesse de croissance, 30 fruits issus de pollinisations manuelles ont été étiquetés dans le verger du CREFPHY. A l'aide d'une règle graduée et d'un pied à coulisse, les mesures de longueurs et de diamètres ont été prises à intervalles de 7 jours, du 16/2/87 au 20/4/87.

Les résultats qui figurent dans le tableau ci - après sont les moyennes hebdomadaires sur le nombre de fruits restant à la date de l'observation(6 fruits sont tombés avant la fin des mesures).

Tableau XXVII : Mesure de la croissance des fruits

Date	16/2 87	23/2 87	2/3 87	9/3 87	16/3 87	23/3 87	30/3 87	6/4 87	13/4 87	20/4 87
L(mm)	5	12	33	33	36	44	53	53	54	54
D(mm)	3	9	25	27	26	26	27	27	28	28

Dès la nouaison, la croissance du jeune fruit est très rapide. Il atteint sa taille maximale au bout de 7 semaines seulement alors qu'il faut attendre encore deux mois environ pour voir apparaître les premiers signes de maturation pour les individus les plus précoces.

A cette période de croissance pondérale intense succède une période de maturation probablement dominée par des remaniements qualitatifs internes des constituants du fruit.

Les observations menées pendant la campagne de floraison 1986 à la Station de Nyombé ont montré que la première phase, celle de croissance active, est une période critique pendant laquelle se joue l'avenir du jeune fruit. Elle constitue en effet la période de chutes massives de jeunes fruits dont l'analyse simple ne révèle aucune raison évidente de chute. Ceux qui atteignent la phase de maturation présentent à l'exclusion de toute cause extérieure à la plante de grandes probabilités de poursuivre jusqu'à la maturation complète.

On peut penser que les quantités d'eau et de matières nutritives nécessaires à cette croissance rapide est un facteur qui serait à l'origine de ces chutes massives. Mais ce n'est qu'une hypothèse.

## II. LES INFRUTESCENCES

Les infrutescences sont des grappes en position subterminale sur les rameaux. Le nombre de fruits par infrutescence est très variable suivant le sexe de l'arbre et la vigueur du rameau. Chez les arbres femelles, on peut compter 1 à 8 fruits mûrs par infrutescence. Chez les arbres mâles et hermaphrodites, il existe deux alternatives :

- S'il y a prédominance de fleurs mâles, toutes les inflorescences peuvent tomber sans former de fruit,

- Si, par contre, les fleurs hermaphrodites sont en nombre plus élevé, on obtient des infrutescences dont la charge en fruits se rapproche plus ou moins de celle des arbres femelles selon la proportion de fleurs hermaphrodites.

### III. LA CROISSANCE DE LA GRAINE

#### 1. Observation macroscopique

Pour suivre l'évolution de la graine des coupes de fruits à différents stades de développement ont été réalisées.

- A 8 jours après la pollinisation, l'observation macroscopique permet de mettre en évidence la différence de taille entre l'ovule qui deviendra la graine et ceux qui sont voués à la dégénérescence. Par la même occasion il est possible d'observer le démarquage entre la loge carpellaire qui renfermera la graine: elle devient de plus en plus grande au détriment de la 2ème qui reste petite.

- A un mois la future graine a déjà la taille d'un grain de maïs, elle est constituée d'un tégument épais enveloppant une substance amorphe de consistance visqueuse: c'est l'albumen liquide.

- A 1 mois et 15 jours, la taille a sensiblement augmenté: elle mesure 8 mm de diamètre environ mais le contenu reste indifférencié.

- 2 mois après la pollinisation, les cotylédons, la radicule sont nettement différenciés mais restent minuscules.

#### 2. Etude cytologique du développement de la graine

La méthode d'étude est la même que celle utilisée pour l'étude de la formation du sac embryonnaire. Des ovules ont été prélevés sur des fleurs ayant fait l'objet de pollinisations manuelles, du 11ème au 43ème jour après la pollinisation avec un intervalle de 4 jours entre 2 prélèvements successifs.

Sur certains ovules fixés 15 jours après la pollinisation, le sac embryonnaire renferme une grosse cellule avec noyau et un gros nucléole nettement visibles (Planche 13, Photo B). Sur d'autres coupes réalisées sur des ovules prélevés au même stade, on observe deux synergides en voie de dégénérescence (Planche 13, Photo C). La présence de l'oosphère à ce stade ainsi que l'absence totale de trame coenocytique et de noyau de l'albumen dans le sac embryonnaire permettent d'affirmer que ces fleurs, malgré la pollinisation n'ont pas été effectivement fécondées.

Sur d'autres fleurs, toujours prélevées 15 jours après la pollinisation, on observe des zygotes ayant subi une première division aboutissant à la formation de deux cellules dont l'une présente 1 noyau et un gros nucléole nettement visible et renfermant chacune des enclaves amylacées. La cloison qui sépare les deux cellules est orientée dans le sens longitudinal. Dans le sac embryonnaire, on observe également la trame coenocytique ainsi que les noyaux de l'albumen (Planche 14, Photo A et B).

L'orientation de la première division dans le sens longitudinal constitue une originalité. On sait, en effet, que chez les angiospermes, la première division du zygote se fait dans le sens transversal et donne naissance à deux cellules superposées. Celle de dessus, plus proche du micropyl sera à l'origine du suspenseur. Alors que la cellule basale, au terme de nombreuses divisions, se différenciera pour former l'embryon.

Sur les coupes réalisées les 19ème, 23ème et 27ème jours après la pollinisation, le sac embryonnaire présente de très nombreux noyaux qui traduisent un développement très avancé de l'albumen par rapport au 15ème jour (Planche 14, Photo C). L'embryon n'a pas été observé.

A 31 jours après la pollinisation, on constate le développement de l'embryon qui montre déjà l'ébauche des deux cotylédons ainsi que le pôle apical et le pôle racinaire bien différenciés (Planche 15, Photo A).

A 35 jours, les cotylédons sont parfaitement différenciés. L'albumen, auparavant liquide est désormais totalement cloisonné en cellules (Planche 15, Photo B). L'existence d'une auréole vide autour de l'embryon est une preuve du fait que celui-ci croît au détriment de l'albumen dont il digère les cellules.

A 43 jours, chacun des 2 cotylédons a commencé sa différenciation en lobes cotylédonnaires (Planche 15, Photo C).

Le stade de développement de l'embryon à 15 jours après la fécondation nous semble très peu avancé par rapport à son stade de développement à 21 jours. Malheureusement, les coupes réalisées sur du matériel prélevé entre 19 et 27 jours après la pollinisation n'ont pas permis de suivre pas à pas le développement de l'embryon et de l'albumen. Malgré de multiples essais, l'intérieur du sac embryonnaire est resté vide et en conséquence, les étapes n'ont pu être suivies depuis la première division du zygote jusqu'au stade de 31 jours où l'embryon est déjà parfaitement constitué.

Les premiers stades de développement de la graine se font vraisemblablement aux dépens de l'albumen qui disparaît complètement au bout de 2 mois et 15 jours et laisse la place à une graine bien formée.

On ne sait pas encore si tous les ovules d'une fleur sont fécondés avant que les autres avortent ou si c'est uniquement l'ovule qui évolue en graine qui a été fécondé. L'existence des fruits à deux graines appartenant chacune à l'une des 2 loges carpellaires, permet de penser que tous les ovules seraient fécondés et qu'il y aurait une compétition d'une part entre les ovules, et, d'autre part, entre les loges. Si la fécondation des 4 ovules n'est pas synchrone, l'ordre d'arrivée des tubes polliniques dans les sacs embryonnaires pourrait être dans cette compétition un facteur déterminant.

#### IV. PARTHENOCAPIE

Chez le safoutier on rencontre parfois des fruits dépourvus de graines. Certains arbres ont d'ailleurs la propriété de produire exclusivement ou préférentiellement des fruits ne contenant pas de graines. Cette propriété pour ces arbres n'est pas liée à une quelconque conjoncture ponctuelle, mais constitue un caractère constant qui se répète au cours des saisons successives.

Pour d'autres arbres, par contre, des fruits sans graines ne se rencontrent qu'occasionnellement.

Pour certains d'entre eux les fruits restent longtemps sur l'arbre sans acquérir la couleur bleue caractéristique de la maturité. D'autres mûrissent partiellement sur une moitié latérale ou sur un pôle. En conséquence, la pulpe entière ou la partie non mûre ne se ramollit pas à la cuisson. C'est parmi ces fruits sans graines que se rencontrent les fruits de plus grande taille.

Les essais réalisés ici visent à vérifier si ces fruits sans graines sont des fruits parthénocarpiques, c'est-à-dire formés en l'absence de tout élément reproducteur mâle.

Pour ce faire, 10 rameaux florifères contenant en moyenne 9 panicules florales chacune ont été isolés dans des sacs de pollinisation sur un arbre femelle dans le verger du CREFPHY en 1987. En 1988 le même essai a été repris cette fois sur deux autres arbres femelles dans le verger de NTUI.

Au CREFPHY, toutes les fleurs sont tombées après l'anthèse. Il n'y a eu aucune fructification.

A NTUI, 2 fruits ont été formés sur le rameau florifère n° 2 de l'arbre I. Toutes les autres fleurs ont chuté. Les 2 fruits formés ont été suivis et, à la maturité, leur dissection a montré qu'ils renferment des graines bien formées : Ces deux fleurs qui se trouvaient au contact de la paroi du sac de pollinisation ont du recevoir la visite d'une abeille qui a pu laisser sur le stigmate quelques grains de pollen.

Aucun développement parthénocarpique n'a donc pu être mis en évidence.

D'après DUMAS (1984), une activation d'origine variée n'entraînant pas nécessairement une fécondation est susceptible de déclencher l'évolution d'un sac embryonnaire et par suite la formation d'un fruit. Il s'agirait en fait d'une substitution aux processus usuels de reproduction sexuée d'un mécanisme qui n'implique ni ségrégation ni recombinaison génétique.

La nature du stimulus qui intervient dans l'activation du sac embryonnaire n'est pas bien connue mais il pourrait s'agir selon DUMAS (*op.cit.*) :

- De modifications de charges électriques à la suite de la pollinisation "sensu stricto".
- De la pénétration du tube pollinique dans les tissus pistillaires.
- De la destruction d'une synergide lors de l'entrée du tube pollinique dans le sac embryonnaire.
- Ou enfin d'une activation due aux gamètes mâles eux-mêmes au cours de la décharge du contenu du tube pollinique dans le sac embryonnaire.

Pour CHAMPAGNAT et al.(1969) la formation de fruits dépourvus de graines peut avoir 3 déterminismes possibles :

- Existence de gènes particuliers entraînant une forte teneur en certaines hormones au niveau de la fleur.
- Activation par les grains de pollen sans fécondation effective, soit par suite d'un avortement prématuré de graines, soit par suite d'incompatibilité génétique.
- Les conditions de l'environnement.

Puis qu'en absence totale de pollen, il n'y a aucune formation de fruit, étant donné que la production de fruits sans graines est un caractère constant à certains individus, on peut penser que la formation des fruits sans graines chez le safoutier a un déterminisme génétique.

## CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES D'AMELIORATION

Le safoutier comme le confirment WESTPHAL *et al.* (1987) n'a jusqu'ici fait l'objet d'aucun travail d'amélioration. Et pourtant, les fruits très appréciés dans certains pays africains, font l'objet d'importantes transactions commerciales.

Des travaux ont par contre été publiés sur la composition chimique de la pulpe comestible du fruit. Les auteurs sont unanimes sur sa grande valeur nutritive due à sa haute teneur en acides gras et en acides aminés. Les possibilités d'utilisation de cette huile aussi bien dans l'industrie alimentaire que dans l'industrie comestique ont été signalées.

Les études que nous avons entreprises dans les domaines de la morphologie et de la biologie de l'espèce et dont les résultats constituent la base de l'élaboration d'un programme d'amélioration du safoutier, nous amènent à tirer les conclusions suivantes :

Les collections de safoutiers mises en place en 1986 à Minkoa-Meyos (Station de Nkolbisson) et à Barombi-Kang peuvent être considérées comme une première étape indispensable dans les travaux d'amélioration du safoutier. L'extension de ces collections dont la superficie totale actuelle avoisine 3 hectares est envisagée à court terme, afin de réunir le maximum possible d'accessions diversifiées.

Certains aspects initialement mal connus, de la morphologie et de la biologie de la reproduction ont été décrits et interprétés :

Le safoutier est une espèce dioïque chez laquelle on trouve des arbres portant exclusivement des fleurs femelles, et des arbres mâles et hermaphrodites présentant des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites dans des proportions extrêmement variées. Chez les arbres femelles, le sexe est constant durant toute leur existence. Par contre les taux de fleurs mâles et de fleurs hermaphrodites varient non seulement d'un arbre à l'autre, mais aussi à l'intérieur d'un arbre, d'une saison à l'autre, avec une amplitude pouvant aller de 5 à 95 %. L'étude de la répartition des sexes a montré qu'il existe 4/5 de pieds mâles et hermaphrodites peu productifs contre 1/5 seulement de pieds femelles qui fournissent la quasi-totalité de la production. Le mode de reproduction est essentiellement allogame, mais l'autogamie est possible chez les pieds mâles et hermaphrodites. La pollinisation est entomophile.

Chaque ovaire possède deux loges carpellaires renfermant chacune deux ovules. Chaque fleur mâle ou hermaphrodite porte 6 étamines contenant en moyenne 800 grains de pollen chacune. Le fruit renferme généralement une seule graine, rarement deux. Le nombre d'ovules qui doivent être fécondés pour rendre possible le développement de l'ovaire en fruit, n'a pas été déterminé. Mais, puisqu'un ovaire ne contient que quatre ovules, quatre grains de pollen devraient théoriquement suffire à assurer la fécondation d'une fleur.

On peut par conséquent estimer que cinq pollinisateurs mâles et hermaphrodites judicieusement répartis pourraient être capables d'assurer la pollinisation d'un verger de 100 plants sélectionnés (un hectare).

Outre le sexe de l'arbre, les autres critères de sélections doivent être précisés. Citons par exemple le rendement de la production, le nombre ou le poids des fruits, le goût du fruit (lié à sa teneur en huile), la résistance aux maladies...

L'amélioration du safoutier pourrait alors être envisagée suivant 3 approches au moins :

## 1. Création de lignées pures par autofécondations successives d'arbres mâles et hermaphrodites présentant des caractères intéressants.

Dans cette hypothèse, les autofécondations pourraient entraîner comme l'a affirmé DUMAS (1984), "le phénomène de consanguinité qui est source de tares dans la descendance et facteur négatif de l'évolution par suite de la perte des potentialités adaptatives liées au maintien de l'hétérozygotie".

De plus, il n'est pas certain, le déterminisme du sexe n'étant pas connu, que les autofécondations d'arbres mâles et hermaphrodites donnent dans leurs descendance des arbres de sexe femelle. Or les arbres mâles et hermaphrodites sont caractérisés par une irrégularité de production qui tient non seulement à l'alternance de production signalée chez les safoutiers, mais aussi et surtout à la variation saisonnière du sexe floral. Par conséquent, on peut difficilement concevoir un verger rentable fait de plants mâles et hermaphrodites uniquement, fussent-ils sélectionnés.

En supposant que ces autofécondations donnent entre autres une bonne proportion d'arbres femelles, le problème de chute de vigueur pourrait trouver une solution dans l'hybridation des lignées pures entre elles. Ceci permettrait en effet d'obtenir une descendance composée d'arbres homogènes, ayant une vigueur supérieure à celle des parents. Cette méthode a permis chez le maïs notamment, d'obtenir des hybrides ayant "une vigueur et une productivité exceptionnelle" (SOLTNER, 1982).

## 2. Une deuxième approche possible pourrait être la Sélection Récurrente Réciproque comme dans le cas du Palmier à huile.

Si le palmier à huile *Elaeis guineensis* (*Palmaceae*) diffère du *Dacryodes edulis* de par sa famille botanique et du fait que l'un est monoïque et l'autre dioïque, ces deux espèces sont toutes des plantes pérennes à régime de reproduction allogame, et présentent par conséquent quelques similitudes dans leur biologie de reproduction.

Le décalage dans la maturation des inflorescences mâles et des inflorescences femelles du palmier à huile rend impossible toute autofécondation naturelle chez cette espèce. Elle se comporte donc comme une plante dioïque.

Définie par ALLARD (1960), cité par MEUNIER et GASCON (1972), "La Sélection Récurrente Réciproque est une méthode d'amélioration destinée à concentrer les gènes favorables dispersés parmi un certain nombre d'individus, en choisissant dans chaque génération, parmi les descendances produites par intercroisement, celles qui proviennent d'individus retenus à la génération précédente".

Chez le palmier à huile, elle repose sur l'existence chez cette espèce de deux écotypes A et B.

- L'écotype A produit un petit nombre de gros régimes (PNGR),
- L'écotype B produit un grand nombre de petits régimes (GNPR).

Le rendement des deux écotypes en terme de poids total des régimes est le même.

Les croisements entre les deux écotypes permettent d'obtenir des hybrides entre souches non apparentées et à caractères complémentaires (MEUNIER et GASCON, 1972). Ces hybrides donnent une production qui est de plus de 50 % supérieure à celle de chacun des deux écotypes utilisés comme géniteurs (BAUDOIN, 1989). Ceux des hybrides ayant donné des caractères intéressants sont autofécondés et les descendances sont ensuite croisées entre elles.

L'application d'une telle technique à la sélection du safoutier est possible. Mais il faudrait à l'avance procéder à une étude de comportement des individus pour chacun des critères de sélection retenus. Il est possible qu'on arrive à créer des écotypes malgré le brassage génétique particulièrement poussé. La distinction de ces écotypes serait le point de départ d'une sélection récurrente réciproque dont on pourrait attendre des résultats analogues à ceux obtenus chez le palmier à huile.

### 3. La multiplication végétative

Si les techniques de la multiplication végétative étaient déjà maîtrisées, elles permettraient de choisir dans les collections des arbres productifs présentant des caractères phénologiques et pomologiques intéressants.

Mais le degré d'amélioration d'un tel matériel resterait insuffisant. L'obtention des plants hybrides par l'un des modes de sélection proposés plus haut reste absolument nécessaire. La multiplication végétative de ces hybrides performants permettrait de mettre sur pied des plantations clonales de matériel végétal amélioré et hautement productif dans lesquelles le principal facteur aléatoire de la production serait les fluctuations des conditions de l'environnement. Et c'est à ce niveau précisément que la multiplication végétative comme relai aux hybridations, jouerait pleinement son rôle.

C'est pour cette raison qu'il est envisagé, à court terme de mettre aussi un accent particulier sur les travaux de recherche sur la multiplication végétative, bouturage et marcottage notamment. Les safoutiers produisant des fruits sans graines pourraient se révéler plus adaptés que les autres à la multiplication végétative. Un tel comportement de la part de ces individus serait logique car il leur permettrait de compenser la défaillance de reproduction par des graines inexistantes. L'existence des complexes réitérés offrira probablement un matériel végétal plus bouturable que les organes jusqu'ici essayés sans succès. Ces deux données sont à exploiter aux fins de multiplication végétative. Les résultats obtenus dans ce domaine compléteront ceux attendus des travaux en cours sur l'embryogenèse somatique (Paris VI) pour ouvrir de perspectives nouvelles pour la multiplication végétative et par là pour l'amélioration du safoutier.

La réitération traumatique quant à elle permettra d'obtenir des arbres à ramification précoce et de préconiser une technique de taille de formation.

Mais que ce soit dans le domaine de la sélection générative ou dans celui de la multiplication végétative, un certain nombre de problèmes préalables à la mise au point d'un schéma d'amélioration proprement dit restent posés :

- Au premier rang de ceux-ci figurent le déterminisme du sexe.

Il importe en effet de connaître la répartition des sexes dans une population issue d'un arbre femelle, et dans une population issue d'un arbre mâle et hermaphrodite, respectivement.

- Il faudrait préciser les critères de sélection, déterminer le degré d'héritabilité de chaque caractère ainsi que des associations éventuelles entre ces caractères. Les caractères présentant une forte héritabilité seront améliorés par une légère sélection massale. Alors que les caractères faiblement héréditaires feront l'objet d'une sélection récurrente réciproque comme dans le cas du palmier à huile.

- Le problème de l'alternance de production est d'un enjeu important et mérite d'être étudié sur toutes ses dimensions. Car aucun programme d'amélioration efficace ne peut être bâti sur un matériel végétal à rendement instable et à production alternante. Ce sujet pourrait être abordé sur le triple plan de la physiologie, de la phénologie et de la morphogénèse.

- La finalité de tous ces efforts d'amélioration étant de produire en grande quantité des fruits de meilleure qualité, il s'impose qu'une étude soit conduite pour la conservation de ces fruits. Ce genre d'étude est d'autant plus indispensable que les safous se conservent mal dans les conditions naturelles. Ce qui explique des pertes énormes dans les années de forte production.

- Enfin, le facteur temps doit être pris en considération. Il faut attendre 3 à 4 ans pour connaître le sexe d'un arbre. Le rendement de production peut être valablement évalué au moins 10 ans après la plantation, compte tenu des problèmes de variations sexuelles et d'alternance entraînant des fluctuations importantes, d'une saison à l'autre, de la production. A ce facteur temps, il faut ajouter la nécessité d'un investissement conséquent en moyens humains et matériels.

La mise en valeur du safoutier comme celle d'autres espèces traditionnelles dont les intérêts alimentaires et/ou économiques sont signalés, permettrait de mettre à la disposition des populations, des denrées adaptées aux habitudes alimentaires locales et susceptibles de contribuer de par leur richesse éprouvée en éléments nutritifs à la lutte contre la faiblesse du niveau de vie et la malnutrition en Afrique.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACHINEWU, S.C., 1983 - Ascorbic acid content of some Nigerian local fruits and vegetables. *Qual plant foods Hum. Nutr.* 33 :261-266.
- ALVIM, P., 1965 - Eco-physiology of the cocoa tree. *in*: conférence internationale sur les recherches agronomiques cacaoyères. Abidjan, 23-25.
- ALVIM, P. de T., MACHADO A.D., VELLO F., 1972 - Physiological response of cocoa to environmental factors. *in*: fourth international cocoa research conference, Trinidad and Tobago. 210 - 224.
- ALVIM, R., ALVIM, P. de T., LORENZI R., SAUNDERS P.F., 1974 - The possible role of abscisic acid and cytokinins in growth rhythms of *Theobroma cacao*, L. *Revista Theobroma*, CEPEC Ilbús, Brazil 4 (3) : 3-12.
- ALVIM, P. de T., ALVIM, R., 1976- Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *in* Tropical trees as living system. TOMLINSON and ZIMMERMANN. Ed. 445-464.
- AMOUGOU AKOA., 1981 - Processus d'obtention de certaines structures adultes chez les arbres tropicaux. Thèse Univ. de Yaoundé. 150 p.
- AUBREVILLE, A., 1962 - Flore du Gabon. *Irvingiaceae, Simaroubaceae Burseraceae*. Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie. Paris, 101 p.
- AUMEERUDY, Y., PINGLO, F., 1989 - Phytopractices in tropical regions. A primary survey of traditional crops improvement techniques. UNESCO/MAB/Laboratoire de Botanique Tropicale. Montpellier, 71 p.
- BAILLAUD, L., 1958 - Rythmes endogènes et rythmes exogènes notamment chez les végétaux. *Ann. Biol.*, 34 (7-8) : 299-329.
- BARTHELEMY, D., 1988 - Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de la floraison automatique. Thèse USTL, Montpellier. 262 p.
- BAUDOIN, L., 1989 - Un exemple de Sélection Récurrent Réciproque : L'amélioration du palmier à huile (*Elaeis guineensis*). Séminaire sur l'amélioration des arbres forestiers et des plantes pérennes. Montpellier, 20 p. (non publié).
- BLEASDALE, A., 1973 - Floral biology of some Curcubitaceae. *J. Ind. Bot. Soc.* 42 : 171-188.

**BORCHERT, R., 1973** - Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. *Physiol. Plant.* 29 : 173-180.

**BOURDEAUT, J., 1971** - Le safoutier (*Pachylobus edulis*). *Fruits* 26(10) : 663-665.

**BUSSON, F., 1965** - Les plantes alimentaires de l'Ouest-Africain. Etude botanique -biologique et chimique, Leconte, Marseille. 569p.

**CASTRO E SANTOS, A., 1980** - Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12(3) : 187-194.

**CHAMPAGNAT, R., OZENDA, P., BAILLAUD, L., 1969** - Biologie végétale. Tome III. Croissance, Morphogenèse Reproduction. Masson et Cie. Paris. 510p.

**CHAMPAGNAT, P., BARNOLA, P., LAVARENNE, S., 1971** - Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie chez les végétaux ligneux. *Ann. Sci.* 28(1) : 5-22.

**CHAMPAGNAT, P., BARNOLA, P., LAVARENNE, S., 1986** - Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux supérieurs. *Nat. Monsp.*, Acte du colloque international sur l'Arbre. Montpellier. 279-302.

**CHEVALIER, A., 1916** - Les végétaux utiles de l'Afrique Tropicale Française. La forêt et les bois du Gabon. Paris. 108-122.

**COSTES, E., 1988** - Analyse architecturale et modélisation du litchi (*Litchi sinensis*). Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion. Thèse, U.S.T.L., Montpellier. 218 p.

**CRABBE, J., 1976** - Surprises et promesses des recherches sur l'élaboration de la forme chez les végétaux ligneux. *Le fruit belge*, 374: 35 - 91

**CRABBE, J., 1980** - Intervention de la dormance des bourgeons dans le développement de la ramification des végétaux ligneux. *Bull. Soc. bot. Fr.* 127, actual. bot. (2) 71-78.

**CRABBE, J. 1986** - Hiérarchie et opportunisme dans le développement de l'appareil caulinaire des arbres. Approches morphogénétiques concernant les facteurs régissant la ramification. *Naturalia Monspeliensia*. Colloque international sur l'Arbre 339-350.

**DEMNI-MARZOUK, S., 1986** - Morphogenèse de l'appareil caulinaire du bigaradier (*Citrus aurantium*). *in* : *Nat. Monsp.* Acte du colloque international sur l'Arbre. Montpellier 351-367.

**DUMAS, C., ADRIENNE, E., CLARKE, KNOX, B.R., 1984** - La fécondation des fleurs. *in* : *La Recherche* 15(161) : 1518-1526

- EDELIN, C., 1977 - Images de l'architecture des Conifères. Thèse Univ. de Montpellier II. 157 p.
- EDELIN, C., 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. Thèse, Univ. de Montpellier II. 258 p.
- ESCABOR, T.W., ZARATE, R., RUBEN, D., ALPHONSO, B., 1986 - Biología floral y polinización artificial del guanabano (*Annona muricata* L.) en condiciones del valle del Cauca. Colombia. Acta Agron. 36(1) 7-20.
- FAHN, A., 1982 - Plant anatomy. Third edition, Pergamon Press. New-York - 544 p.
- GIACOMO, R., 1982 - Etude de la biologie florale du safoutier (*Dacryodes edulis*) au Gabon 8p. (non publié).
- GREATHOUSE, D.C., LAETSCH, W.M., PHINNEY, B.O., 1971 - Shoot growth rythm of a tropical tree, *Theobroma cacao*. Amer. Journ. Bot. 58(4) : 281-286.
- GREENWOOD, M., POSNETTE, A.F., 1950. - The growth flushes of cacao. J. Hort. Sci. 25 : 164-174.
- GRISON, R., 1978 - Notes sur les fleurs de l'Okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre, *Burseraceae*). *Adansonia* 2, 17 (3) : 335-342.
- HALLE, F. et MARTIN, R., 1968 - Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis*). Euphorbiacée. Crotonoidée. *Adansonia* 2, 8 (4) : 475-503.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A., 1970 - Essais sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie, Paris, 178 p.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B., 1978 - Tropical trees and forest. An architectural analysis : Springer Verlag. Berlin. 441 p.
- HALLE, F., 1986 - Deux stratégies pour l'arborescence : gigantisme et répétition. *in* : *Nat. Monsp.* : Acte du Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, 159-169.
- HALLE, F., EDELIN, C., 1986 - L'analyse architecturale des arbres. 6ème colloque sur les recherches fruitières, Bordeaux, 5-19.
- HEDIN, 1930 - Etude sur la forêt et les bois du Cameroun sous mandat français. Larose Paris 380 p.

oeuvre pour régulariser les productions annuelles. C.R. Congrès pomologique 96ème session Paris. 65-79.

HUTCHINSON, J., DALZIEL, J.M., 1928 - Floral of west tropical Africa. The crown agents for the colonies. London. 523 p.

HUTCHINSON, J., DALZIEL, J.M., 1937 - The useful plants of West Tropical Africa. The crown agent of the colonies . London .612p.

HUTCHINSON, J., DALZIEL J.M., 1958 - The useful plants of West Tropical Africa. Vol. 2, Part. 2. The crown agent for the colonies. London, 612 p.

KANTE, M., 1986 - Germination des graines et développement des plantules de manguiers (*Mangifera indica L.*). Recherche de méthodes de conservation. Thèse, E.N.S.A.M Montpellier, 101 p.

KENGUE, J., 1984 - Contribution à l'étude botanique et écologique de quelques plantes ornementales de Yaoundé. Mémoire de maîtrise. Univ. de Yaoundé. 98 p.

KORIBA, K., 1958 - On the periodicity of tree growth in the tropics with the reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of resting-bud. Gard. Bull Singapore. 17, 12-81.

LITCHOU, J., VOGEL R., 1972 - Biologie florale de l'avocatier en Corse. Fruits 27 (10) : 705-717.

LOWE, R.G., 1968 - Periodicity of a tropical rain forest tree *Tripochiton scleroxylon*. Commonw. Forest Review 47(2) : 150-163.

MEBENGA TAMBA, 1985 - Les noms des quartiers de la ville de Yaoundé. Esquisse d'analyse historico-sociologique. Sci. et Techn. Série Sciences humaines. III (1-2) : 21-28.

MENSIER P., 1957 - Dictionnaire des huiles végétales. Lechevalier Paris. 763 p.

MENSBRUGE De La, G., 1966 - La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne. 389 p.

MEUNIER, J., GASCON, J.P., 1972 - Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO Oléagineux 1 : 1-12.

MILLET, B., MANACHERE, G., 1979 - Morphogenèse rythmée chez les végétaux. Bull. Soc. Bot. Fr. 126(1) : 51-74.

phologique et morphogénétique *in*: La Cellule, recueil de cytologie et d'histologie. LXIII, 2. UYTPRUYST, Editeur 165-244.

MUSHO, U.S., 1977 - Contribution à l'étude de la biologie florale chez l'olivier (*Olea europea L.*). Mise en évidence de cas de stérilité mâle. Thèse, USTL, Montpellier 127 p.

NALAWADI, U.G., FAROOQUI, A.A., NARAYANA, M., NALINI, A.S., 1973 - Studies on the floral biology of Guava (*Psidium guajava L.*) variety Lucknow-49 (Sardar) Mys. J. Agric. Sci. 25-37.

NORMAND, D., 1948 - Notes sur les bois de *Dacryodes* et de *Santiria* Africains. Bois et forêts des tropiques, 8 : 399-402.

NYA NGATCHOU, J., 1985a - Fiche programme "conservation des ressources génétiques". Document interne MESIRES/IRA. Yaoundé 10 p. (non publié).

NYA NGATCHOU, J., 1985b - Programme "Conservation des ressources génétiques". Sous-programme safoutier (*Dacryodes edulis*) et fruitiers sauvages. Document interne MESIRES/IRA, Yaoundé. 8 p. (non publié).

NYA NGATCHOU, J., KENGUE, J., 1989 - Biologie florale et morphogenèse du safoutier : présentation sommaire de l'arbre. (sous presse, Sc. et Tech., Yaoundé).

OKAFOR, J.C., 1983 - Varietal delimitation in *Dacryodes edulis* (G. DON) H.J. Lam (*Burseraceae*). The international tree crops journal 2 : 255-265.

PEAHLER, 1967 - Study of pollen germination of some *Cucurbitaceae*. Can. J. of Bot. 45 : 495-522.

OLDEMAN, R.A.A., 1974 - Architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM. n 73. Paris. 204 p.

PARISOT, E., 1985 - Etude de la croissance rythmique chez les jeunes manguiers (*Mangifera indica L.*). Thèse Univ. de Clermont II. 155 p.

PHILIPPE, J., 1957 - Essais de reproduction végétative du "Nsafou" (*Dacryodes (Pachylobus) edulis*). Bulletin d'information de l'INEAC IV(5) : 320-327.

POPENOE, W., 1920 - Manual of tropical and subtropical fruits excluding the banana, coconut, pineapple, citrus fruits, olive and fig. HAFNER Press. London. 474 p.

de concordance des noms vernaculaires et scientifiques des plantes spontanées et introduites. Description des espèces, propriétés, utilisations économiques, ethnobotaniques et artistiques. Lechevalier Paris, 614 p.

SCARRONE, F., 1965 - Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du manguier (*Mangifera indica*) C.R. Acad Sc. Paris. 206 : 3469-3472.

SCARRONE, F., 1969 - Recherches sur le rythme de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy. Thèse université de Clermont-Ferrand. T.I. et II. 438 p.

SCARRONE, F., 1972 - Premières recherches sur le gravimorphisme d'un arbre tropical à croissance par vagues, le manguier (*Mangifera indica*). C.R. Acad. Sc. Paris : 205-207.

SCHWENDIMAN, J., 1978 - L'amélioration du cotonnier (*Gossypium hirsutum*) par hybridation interspécifique, utilisation des espèces *G. barbadense* et *G. stocksii*. Thèse univ. Paris-Sud. Centre Orsay. 164 p.

SCHWENDIMAN, J., PALLARES, P., AMBLARD, P., 1982 - Analysis of fertility during bunch development in the interspecific oil palm hybrid. Oléagineux 38(7) : 418-420.

SOLTNER, D., 1982 - Les grandes productions végétales. Collection Sciences et Techniques Agricoles. 12ème édition. Anger. 432 p.

STOREY, W.B., 1976 - *Carica papaya* (*Caricaceae*) *in* : Evolution of crop plants. Longman. London, 21-24.

SUTHERLAND, S., 1986 - Floral sex-ratio, fruit set and resources allocation in plants. Ecology 67(4) : 991-1001.

TCHENDJI, C., SEVERIN, M., WATHELET, J.P., 1981 - Composition de la graisse de *Dacryodes edulis* (G. DON) H.J. Lam. Revue française des Corps gras. 28(3) : 123-125.

TROUPIN, G., 1950 - Les *Burseraceae* du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Bull. Soc. Bot. Royale de Belgique, 83, 111-126.

UCCIANI, E., BUSSON, F., 1963 - Contribution à l'étude des corps gras de *Pachylobus edulis* DON (*Burseraceae*). Oléagineux, 18(4) : 253-255.

UMORU OMOTI, U., OKYI, A., 1987 - Characteristics and composition of the pulp oil and cake of the African pear (*Dacryodes edulis* (G. Don) J. Lam. Journ. of the food and agric. 38(1) : 67-72.

(*Theobroma cacao* L.). Journal of plantation crops 8(2) : 78-81.

VIVIEN, J., FAURE, J.J., 1985 - Arbres des forêts denses d'Afrique Centrale. République Française, Ministère de la Coopération. Agence de la Coopération Culturelle et Technique. 565 p.

VOGEL, M., 1975 - Recherches sur les rythmes de croissance du cacaoyer. Café, Cacao, Thé. XIX (4) : 265-290.

WESTPHAL, E., EMBRECHTS, J., FERWERDA, J.D., VAN GILS-MEEUS, H.A.E., MUTSAERS, H.J.W., WESTPHAL-STEVELS, J.M.C., 1985 - Cultures vivrières tropicales avec référence spéciale au Cameroun. Pudoc, Wageningen. 514 p.

WILLIAMS, R.R., 1969 - Three factors affecting pollination in fruit trees. Physiol. of tree crops. Proceedings of a Symposium held at long Ashton research station. Univ. of Bristol. Ed. by L. Cluckwill and C.V. Cutting, 58-71.

YOUMBI, E., 1987 - Contribution à l'étude de la germination de *Dacryodes edulis* (Burseraceae). Mémoire DEA. Univ. de Paris VII. 74 p.

YOUMBI, E., CLAIR MACZULAJTYS, D., BORY, G., 1989 - Composition chimique des fruits de *Dacryodes edulis* (Don) Lam Fruits, 44(3) : 149-154.

## LISTE DES TABLEAUX ET DES FIGURES

### TABLEAUX

Tableau 1 : Composition de la pulpe	p. 11
Tableau 2 : Composition minérale de la pulpe dégraissée	p. 11
Tableau 3 : Teneur en acides aminés	p. 12
Tableau 4 : Etude de la conservation du pouvoir germinatif	p. 22
Tableau 5 : Effets d'ablations foliaires sur le rythme de croissance	p. 34
Tableau 6 : Stades du cycle morphogénétique	p. 41
Tableau 7 à 9 : Essais d'induction d'une ramification précoce	p. 52 et 53
Tableau 10 : Pourcentage de pieds femelles et de pieds mâles et hermaphrodites dans la localité de Njombé	p. 74
Tableau 11 : Période de floraison dans la région de Yaoundé	p. 79
Tableau 12 : Période d'ouverture des fleurs sur arbres mâles et hermaphrodites	p. 92
Tableau 13 : Période d'ouverture de fleurs sur arbres femelles	p. 93
Tableau 14 : Variation du nombre d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbres femelles	p. 102
Tableau 15 : Variation du taux de chaque type d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbres femelles	p. 102
Tableau 16 : Variation du taux de chaque type d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbre mâles et hermaphrodites	p. 103
Tableau 17 : Variation du taux de chaque type d'insectes en fonction des heures de la journée sur arbres mâles et hermaphrodites	p. 103
Tableau 18 : Analyse de la viabilité pollinique sur du pollen prélevé juste après l'émission pollinique	p. 110
Tableau 19 : Analyse de la viabilité pollinique après conservation dans les conditions ambiantes (laboratoire)	p. 111
Tableau 20 : Analyse de la viabilité pollinique après conservation à - 20 °C, au congélateur	p. 112
Tableau 21 : Taux de germination de grains de pollen en fonction du milieu de culture et de la durée d'incubation	p. 116
Tableau 22 : Essai de pollinisation manuelle	p. 120
Tableau 23 : Pollinisation naturelle	p. 121

Tableau 24 :	Période de réceptivité du stigmate	p. 123 et
Tableau 25 :	Etude du phénomène d'autocompatibilité chez l'arbre mâle et hermaphrodite n° 1	p. 128
Tableau 26 :	Etude du phénomène d'autocompatibilité sur arbre mâle et hermaphrodite n° 2	p. 129
Tableau 27 :	Mesure de la croissance des fruits	p. 130

## FIGURES

Figure 1 :	Morphologie d'une feuille adulte	p. 6
Figure 2 :	Répartition géographique du safoutier	p. 8
Figure 3 :	Les stades de germination	p. 25
Figure 4 :	Courbes de croissance de cinq jeunes plants	p. 28
Figure 5 :	Courbes de croissance de cinq jeunes plants observés après ablations foliaires	p. 33
Figure 6 :	Stades du cycle morphogénétique	p. 39 et 40
Figure 7 :	Différents types de feuilles des unités de croissance	p. 42
Figure 8 :	Schéma d'une unité de croissance typique	p. 46
Figure 9 :	Croissance et ramification	p. 48
Figure 10 :	Essai d'induction d'une ramification précoce	p. 51
Figure 11 :	Morphologie des inflorescences	p. 56
Figure 12 :	Phénomène de réitération	p. 58
Figure 13 :	Morphologie du système racinaire	p. 62
Figure 14 :	Morphologie florale	p. 67
Figure 15 :	Morphologie des fruits	p. 69 et 70
Figure 16 :	Période de floraison dans la région de Yaoundé	p. 80
Figure 17 :	Les stades de floraison	p. 89
Figure 18 :	Période d'ouverture de fleurs	p. 94
Figure 19 :	Etude de la faune entomologique	p. 104 et 105
Figure 20 :	Evolution de réceptivité de stigmates suivant la période de pollinisation avant et après l'anthèse	p. 125

## ANNEXE

### A. COMPOSITION DES FIXATEURS UTILISES

#### 1. Le CRAF (modification du NAVASHINE)

- 0,4 g acide chromique	)	
- 1,5 cc acide acétique glacial	)	Solution A
- 98,5 cc eau distillée	)	
- 10 cc formol de commerce	)	
- 90 cc eau distillée	)	Solution B

Mélanger à volumes égaux les solutions A et B au moment de la fixation.

#### 2. GLUTARALDEHYDE - FORMALDEHYDE - CAFEINE

- Tampon phosphate ou cacodylate de sodium 0,2 M pH neutre	50 ml
- 10 % formaldéhyde	20 ml
- Glutaraldehyde (solution à 25 %)	4 ml
- Caféine	1 g
- H <sub>2</sub> O distillée	26 ml

Les pièces sont introduites dans le fixateur immédiatement après prélèvement et passées au vide dès le retour en laboratoire.

### B. DESHYDRADATION

Si les pièces ont été fixées dans du CRAF, un lavage à l'eau courante pendant 6 heures est nécessaire avant la déshydratation.

- Alcool à 70°	15 mn
- Alcool à 95°	15 mn
- Alcool à 95°	30 mn
- Alcool à 95°	1 nuit
- Alcool à 100°	30 mn sous vide poussé
- Butanol	48 heures

### C. IMPREGNATION

Le milieu d'imprégnation est une résine de synthèse de type LKB. La durée de l'imprégnation varie de une à 3 nuits à 4 °C suivant le volume des pièces, avec changement quotidien de la solution d'imprégnation.

### D. INCLUSION ET MONTAGE

Couler la résine d'inclusion dans les moules.

Introduire la pièce à couper et l'orienter dans le sens souhaité jusqu'à ce qu'elle devienne stable dans cette position, pour cela, il faut attendre quelques instants que la polymérisation de la résine débute.

Après polymérisation complète de la résine, les blocs sont montés à l'aide d'un ciment sur des plots prévus à cet usage. Les blocs ainsi obtenus sont conservés à l'abri de l'humidité en attendant d'être coupés.

## E. COUPES

Les coupes sont réalisées au microtome à résine de type Historange LKB 2218.

## F. COLORATIONS

Les coupes ont été colorées à l'Acide Périodique Schiff (PAS) + Hématoxyline de Regaud.

### 1. Protocole

- Hydrolyser par l'acide périodique à 1 % dans de l'eau (5 mn)
- Laver à l'eau courante
- Colorer au réactif de Schiff (20 mn)
- Mordancer dans une solution d'alun de fer et d'ammonium à 3 % (30 mn)
- Colorer par l'Hématoxyline de Regaud (30 mn)
- Laver à l'eau courante
- Régresser en suivi microscopique avec la solution d'alun de fer et d'ammonium à 3 %
- Laver à l'eau courante, puis l'eau distillée (15 mn)
- Sécher à l'étuve et monter à l'Euparal

### 2. Résultat

- Chromatine, nucléole, cytoplasme en gris-noir,
- Parois composées APS positif, amidon en rouge.

PLANCHE 1

PHOTO A : Allure physiologique d'un safoutier adulte

PHOTO B : Phénomène de croissance continue consécutive à l'attaque de jeunes feuilles par les insectes mineurs : la plante monte en chandelle

# PLANCHE 1



## PLANCHE 2

PHOTO A : Fin débourrement, début allongement caulinaire

PHOTO B : Allongement caulinaire

La tige augmente de longueur, les feuilles de l'unité de croissance sont individualisées, les folioles aussi, mais restent de très petite taille

PHOTO C : Croissance foliaire

Les folioles augmentent rapidement de taille mais restent rose-violet, colorées par des anthocyanes

# PLANCHE 2



PLANCHE 3

PHOTO A : Maturation foliaire.

Les folioles bleu-violettes et pendantes verdissent et se redressent progressivement.

PHOTO B : Jeune plant de safoutier ayant mis en place sa première unité de croissance formée d'un entrenoeud long et unique et de 2 feuilles chacune trifoliolée.

# PLANCHE 3



## PLANCHE 4

PHOTO A, B et C : Système racinaire d'un plant âgé de deux ans  
Les racines latérales ne sont pas encore bien  
développées par rapport au pivot

PHOTO D : Morphologie d'une fleur mâle (X 40)

A : cône d'anthères, DPO : disque périovarien, P : pédicelle

# PLANCHE 4

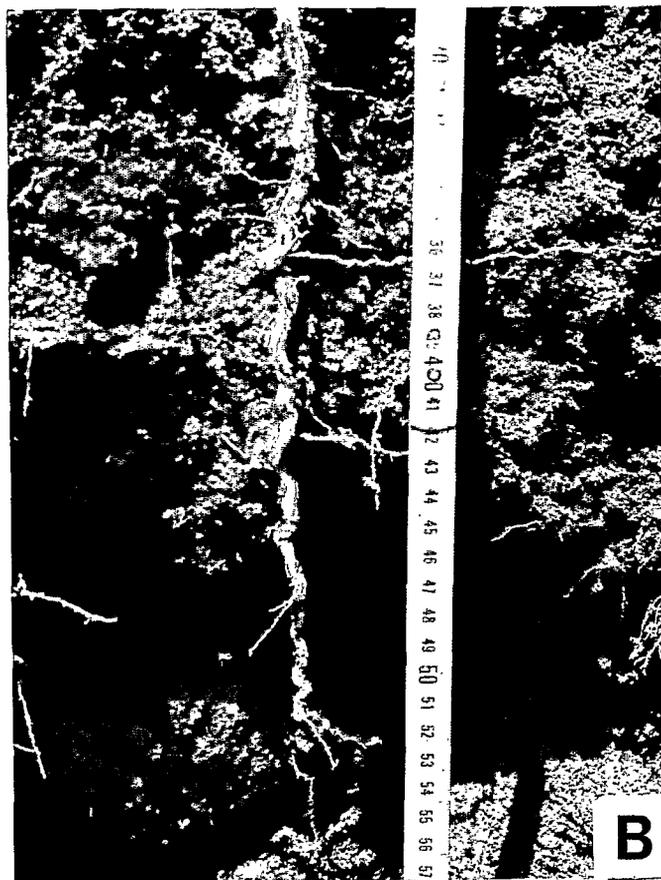
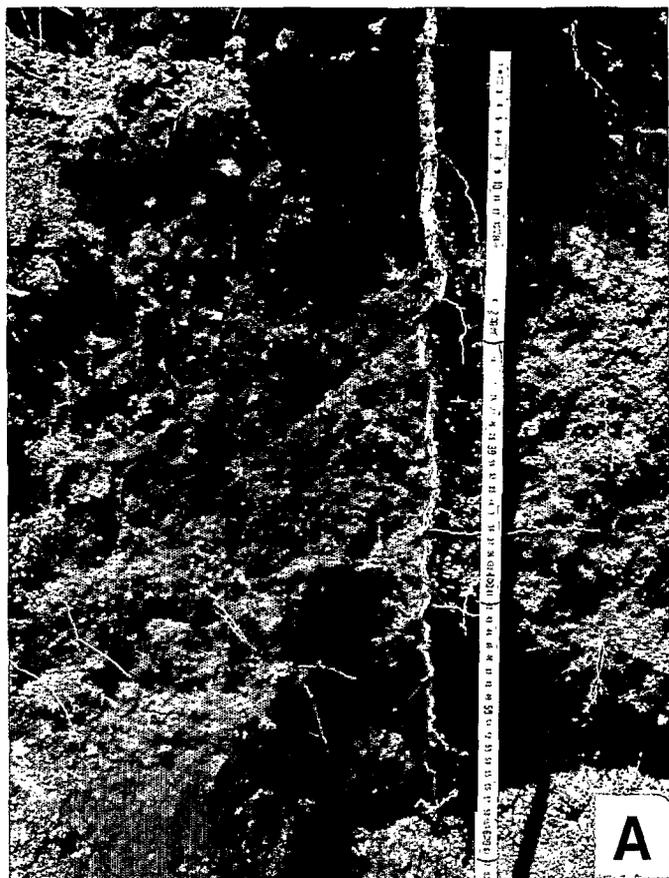


PLANCHE 5

PHOTO A : Fleur hermaphrodite (X 40)

.. A : cône d'anthères, OV : ovaire, DPO : disque périovarien  
P : pédicelle

PHOTO B et C : Fleur femelle (X 40)

ST : staminodes, STI : stigmate, DPO : disque périovarien  
OV : ovaire, P : pédicelle

PHOTO D (X 25) : Groupement de fleurs

FSG : fleur sommitale du groupement

FST : fleur sommitale du triplet latéral

FLT : emplacement d'une fleur latérale d'un triplet

# PLANCHE 5

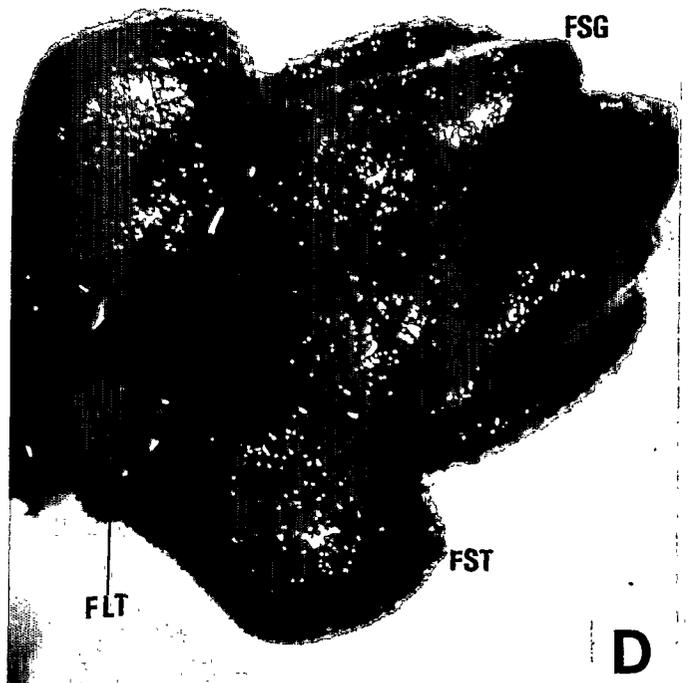
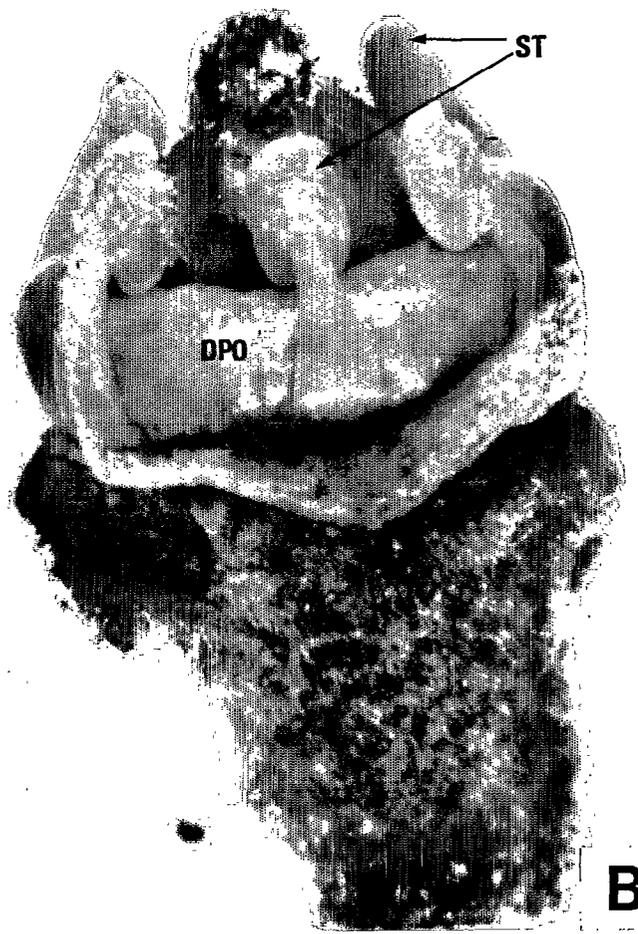


PLANCHE 6

MORPHOLOGIE DES INFLORESCENCES

PHOTO A : Inflorescences femelles (à droite)  
Inflorescences mâles et hermaphrodites (à gauche)

PHOTO B : Inflorescences femelles portant des fleurs et des jeunes fruits

# PLANCHE 6



PLANCHE 7

PHOTO A : Fruit allongé de couleur vert-clair

PHOTO B : Coupe longitudinale de fruits

EP : épicarpe, ME : mésocarpe, EN : endocarpe

PHOTO C : Graines, LC : lobes cotylédonnaires, RA : radicule

# PLANCHE 7

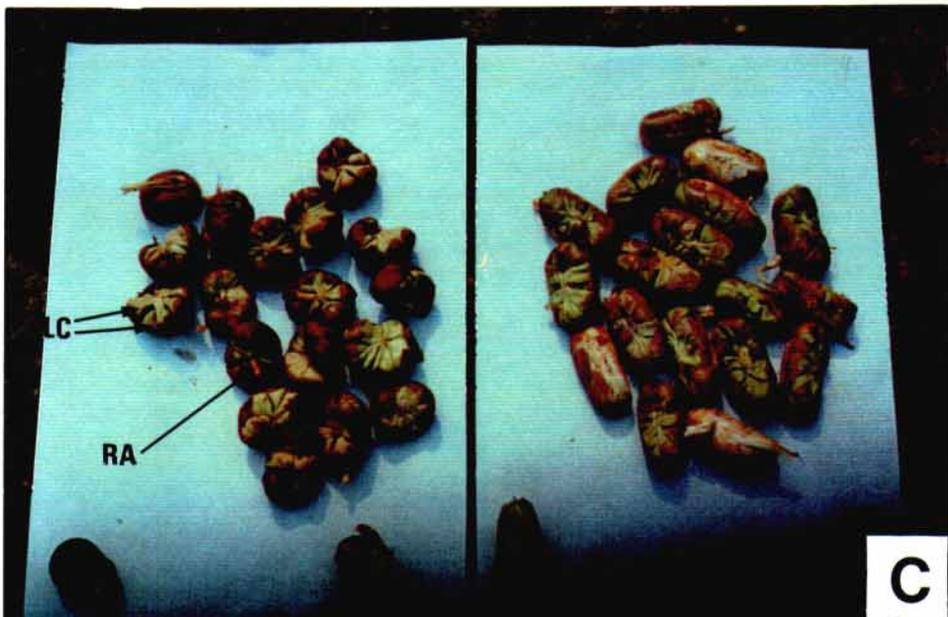
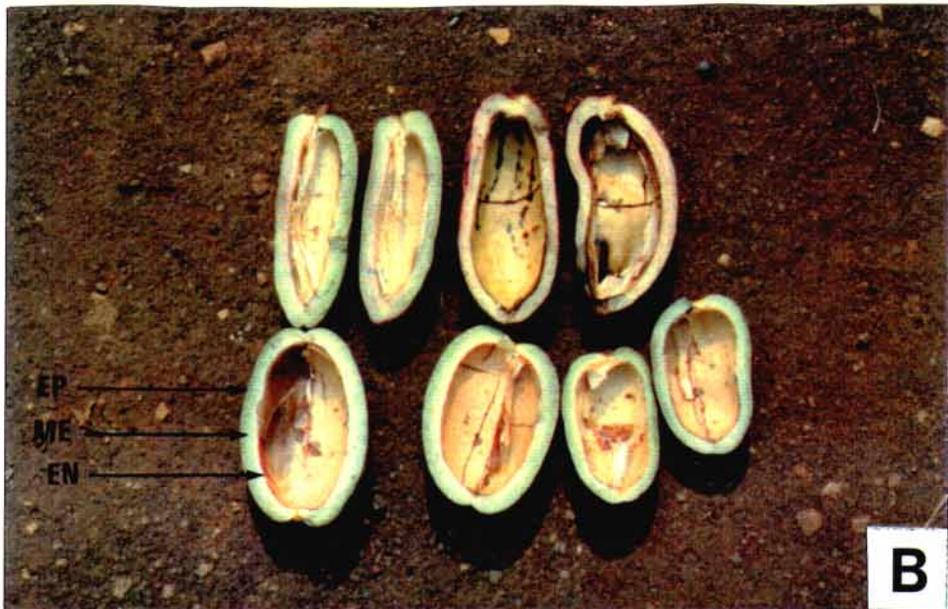
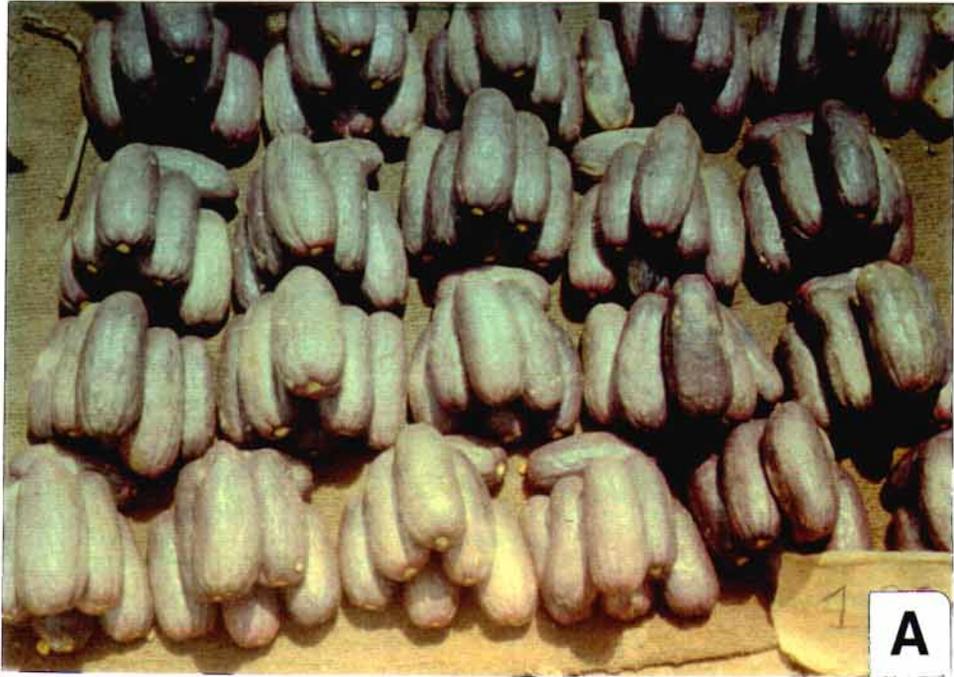


PLANCHE 8

PHOTO A : Infrutescences à fruits immatures de couleur rose

PHOTO B : Infrutescences à fruits mûrs de couleur bleu foncé

PHOTO C : Fruits mûrs de forme allongée tachetés (en haut à gauche),  
avec des craquelures sur la surface (au milieu)

# PLANCHE 8



PLANCHE 9

PHOTO A : Fruits côniques.

PHOTO B : Fruits allongés portant de grosses taches roses (au 2ème plan à gauche),  
Fruits allongés présentant un sillon longitudinal et parfois des taches verdâtres (au 1er plan),  
Fruits allongés côniques (à droite),

PHOTO C : Fruits trapus côniques.

# PLANCHE 9



PLANCHE 10

PHOTO A : Coupe longitudinale d'un ovaire de fleur femelle (x60)

PO: paroi de l'ovaire, OV : ovule

PHOTO B : Coupe transversale d'un ovaire de fleur hermaphrodite (x60)

PO : paroi de l'ovaire, OV : ovule.

PHOTO C : Coupe longitudinale dans un ovaire avorté de fleur mâle (x160)

OA : ovule avorté, LC : loges carpellaires.

# PLANCHE 10

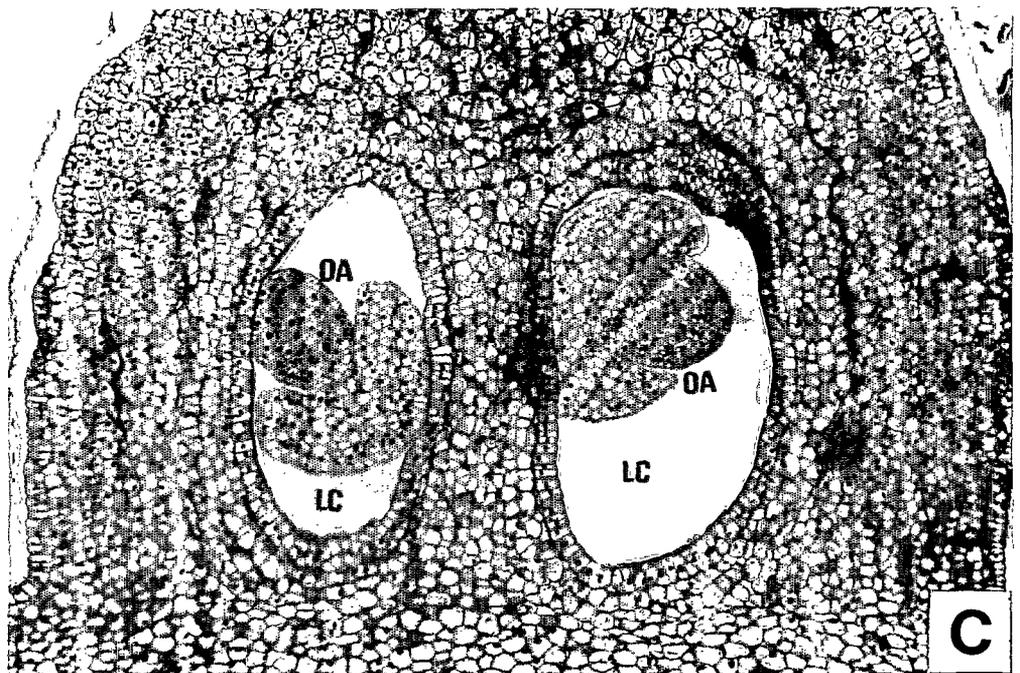
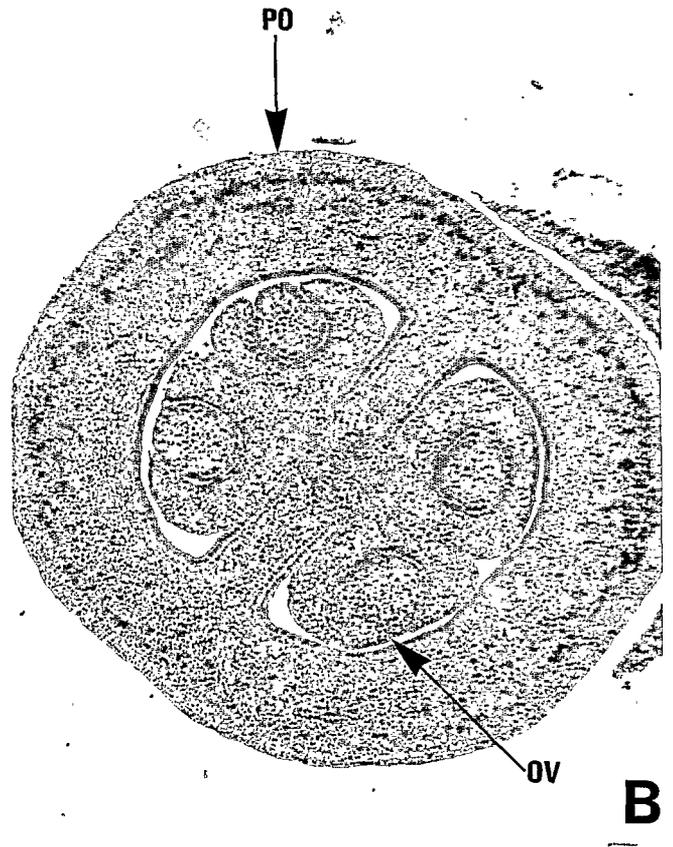
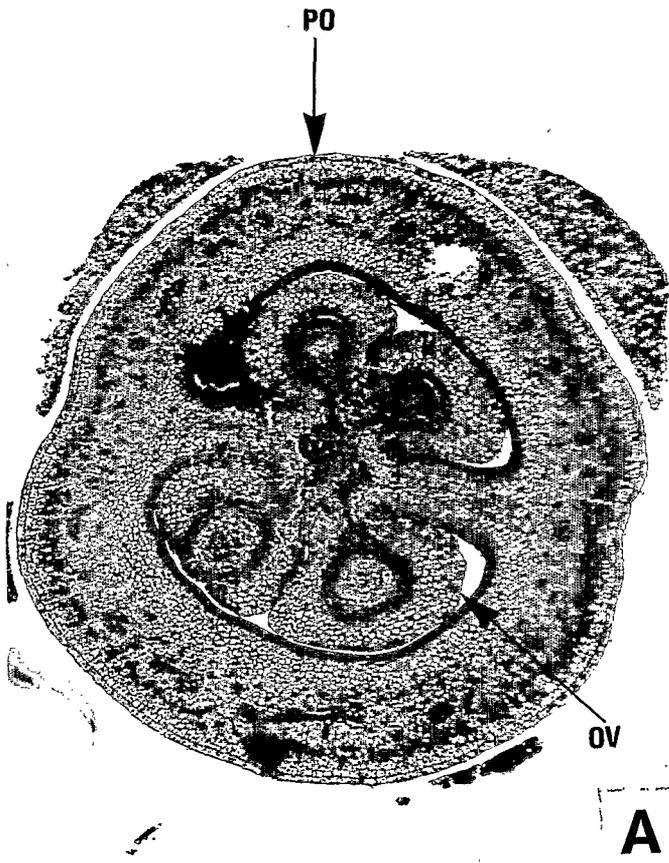


PLANCHE 11

PHOTO A : Coupe longitudinale dans le réceptacle d'une fleur femelle (x250)  
VX : vaisseaux du xylème; CS : canaux sécréteurs PS : produits de  
sécrétion.

PHOTO B : Coupe longitudinale dans le réceptacle d'une fleur femelle (x400)  
CS : canaux sécréteurs

PHOTO C : Coupe longitudinale dans un ovule d'une fleur prélevée 48 heures  
avant l'anthèse (x 160)  
NU : nucelle, T : tégument, M : micropyle, CMSE : cellule-mère  
du sac embryonnaire.

# PLANCHE 11

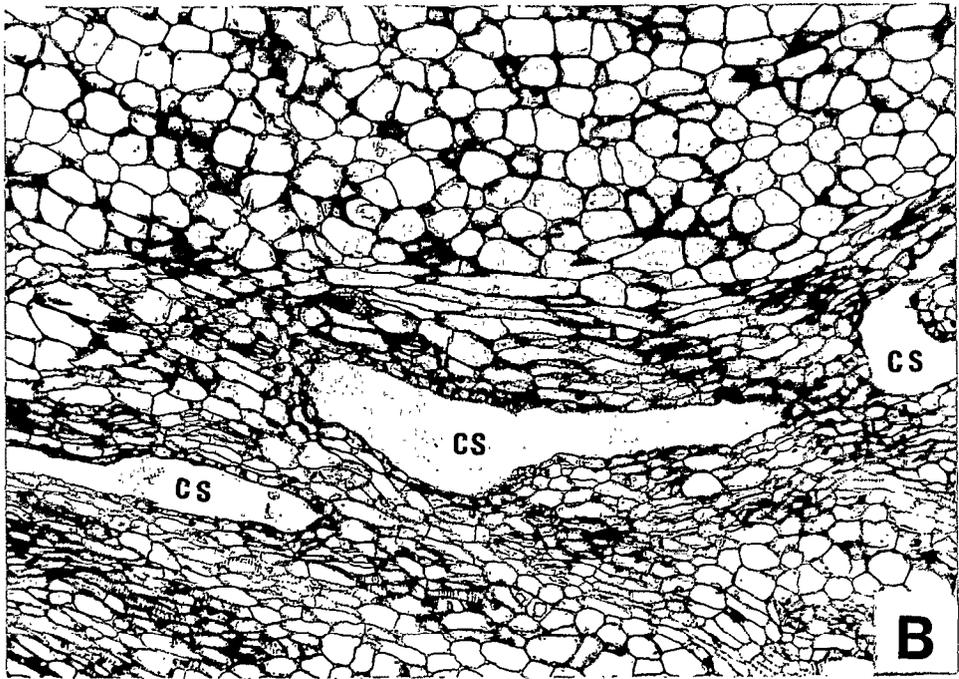
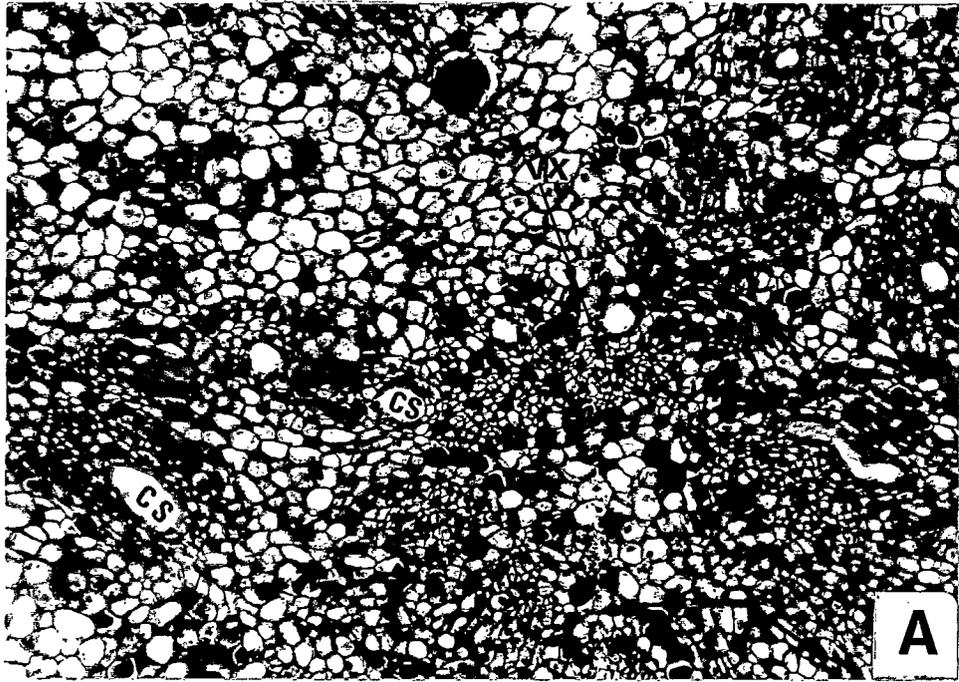


PLANCHE 12

PHOTO A (x160) : Coupe longitudinale dans une fleur prélevée 24 heures avant l'anthèse.

NU : Nucelle, CM : Canal Micropylaire, CMSE : Cellule Mère du Sac Embryonnaire, T : Tégument de l'ovule.

PHOTO B (x480) : Coupe longitudinale dans un ovule de fleur prélevée le jour de l'anthèse

SE : sac embryonnaire, TC : trame coenocytique, NP : noyaux polaires, NS : noyau de synergide.

PHOTO C (x400) : Coupe longitudinale dans un ovule de fleur prélevée le jour de l'anthèse

SY : deux synergides, OO : oosphère, NSE : noyau secondaire issu de la fécondation des deux noyaux polaires (voir photo B ).

# PLANCHE 12

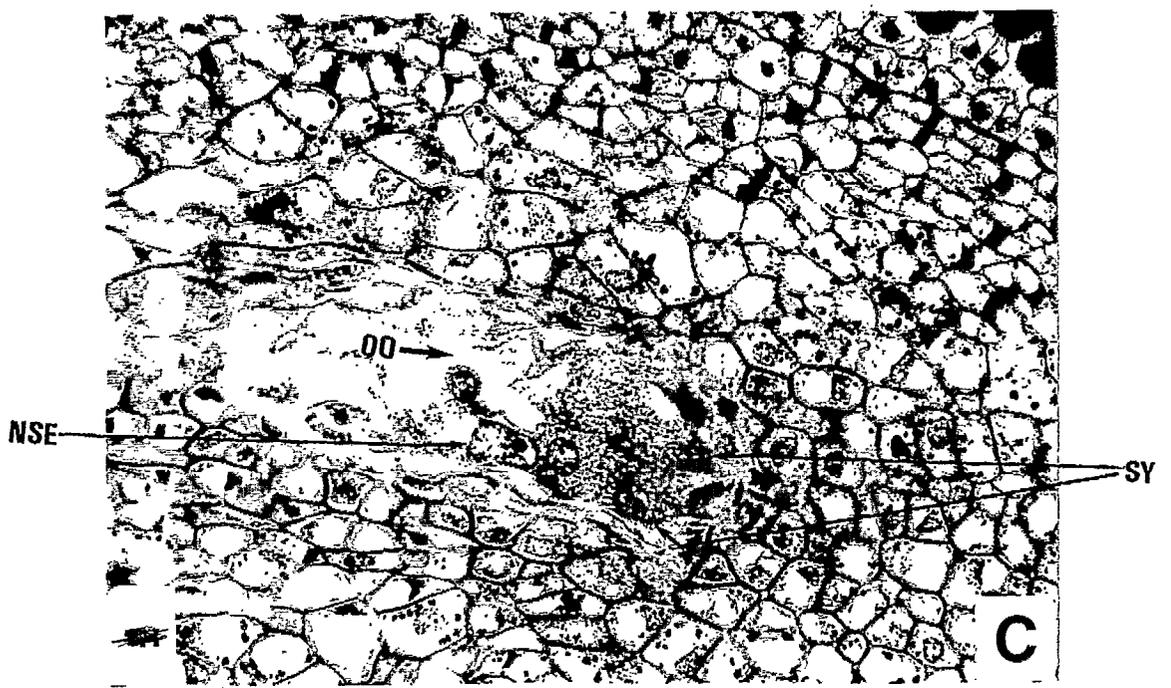
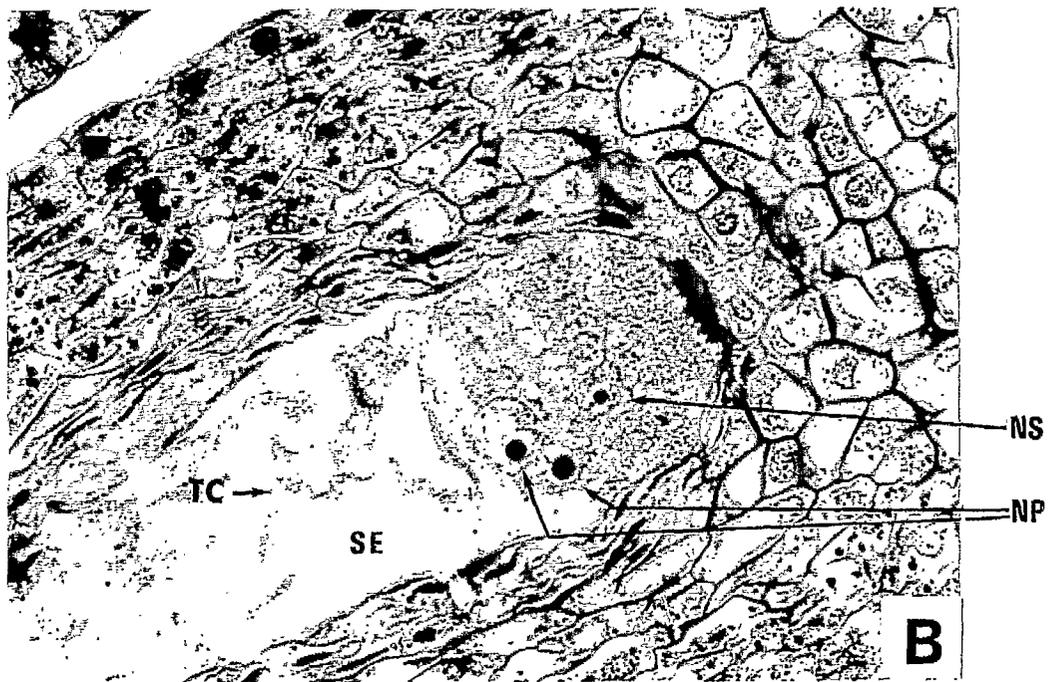
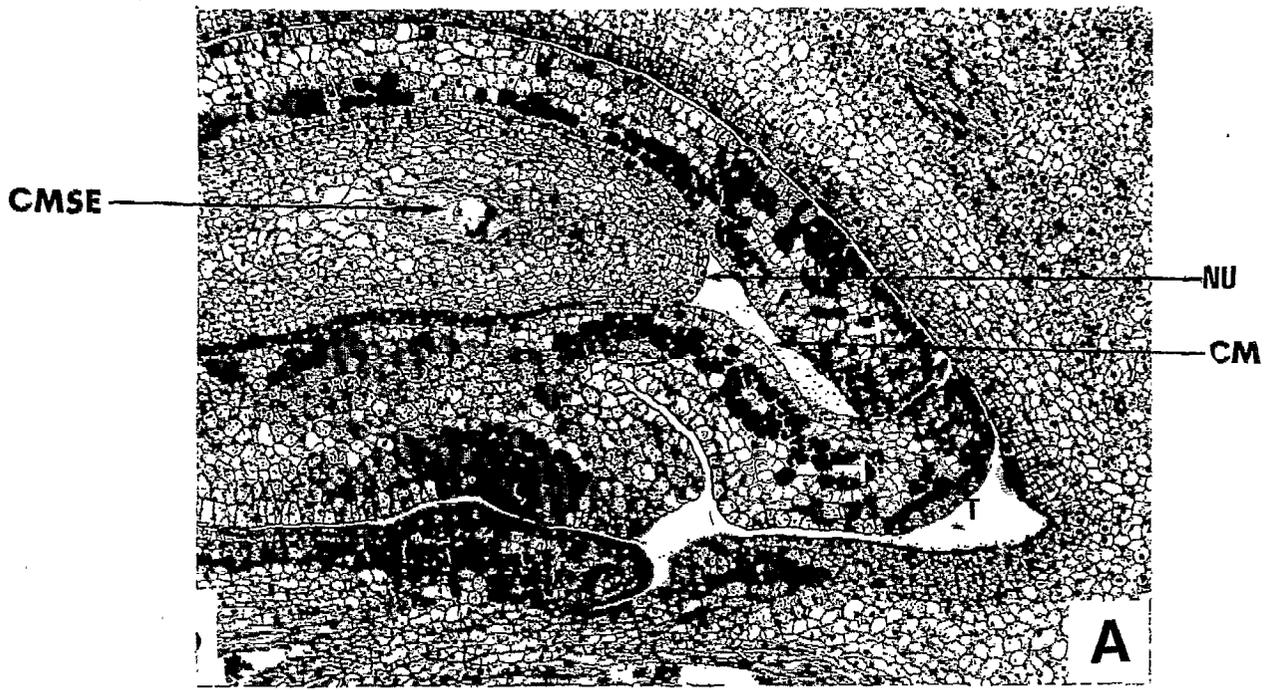


PLANCHE 13

PHOTO A : Coupe longitudinale réalisée dans un sac embryonnaire à 8 jours après anthèse

NA : noyaux de l'albumen, SE : sac embryonnaire

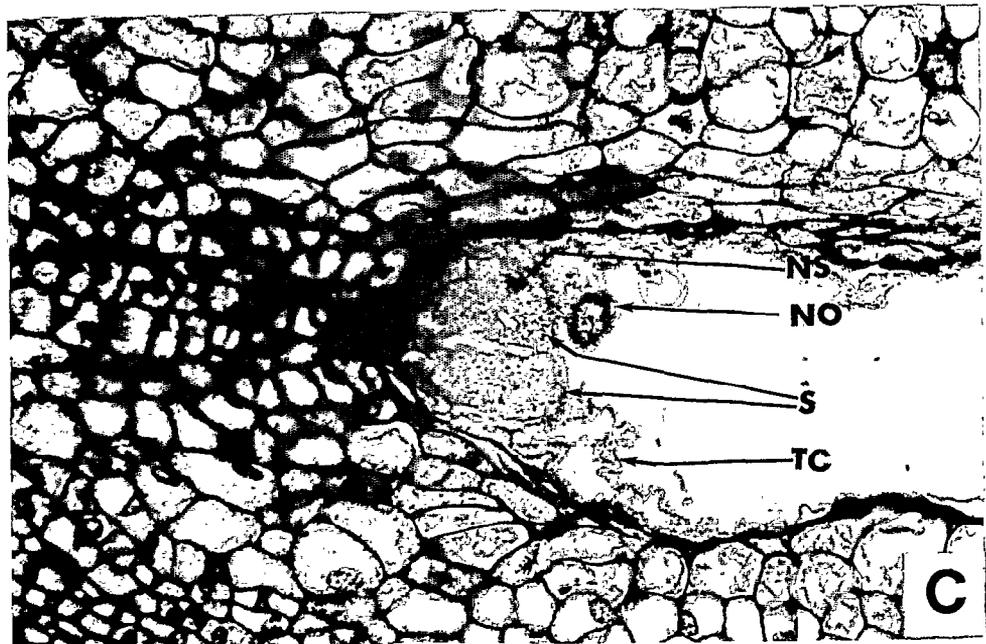
PHOTO B (X 500) : Coupe longitudinale dans un sac embryonnaire 15 jours après la pollinisation

SE : sac embryonnaire, NU : nucléole ; N : noyau, OO : oosphère

PHOTO C (X 300) : Coupe longitudinale réalisée dans un sac embryonnaire 15 jours après la pollinisation

NS : noyau d'une synergide, NO : noyau de l'oosphère,  
S : synergides, TC : trame coenocytique

# PLANCHE 13



## PLANCHE 14

PHOTO A (X 400) : Coupe longitudinale dans un sac embryonnaire 15 jours après la pollinisation. On observe le zygote ayant subi une première division.

CL : cloison longitudinale, C<sub>1</sub> : Cellule numéro 1,  
C<sub>2</sub> : cellule numéro 2, EA : enclaves amylyfères,  
N : noyau, NA : noyaux de l'albumen

PHOTO B (X 400) : Coupe longitudinale dans un sac embryonnaire 15 jours après la pollinisation. On observe comme sur la photo A, un zygote ayant subi une première division.

NA : noyau de l'albumen, C<sub>1</sub> : cellule numéro 1,  
C<sub>2</sub> : cellule numéro 2, N : noyaux des cellules numéros  
1 et 2, CL : cloison longitudinale

PHOTO C (X 250) : Coupe longitudinale dans un sac embryonnaire 19 jours après la pollinisation. Le zygote n'a pas pu être mis en évidence.

SE : sac embryonnaire, NA : nombreux noyaux de l'albumen

# PLANCHE 14

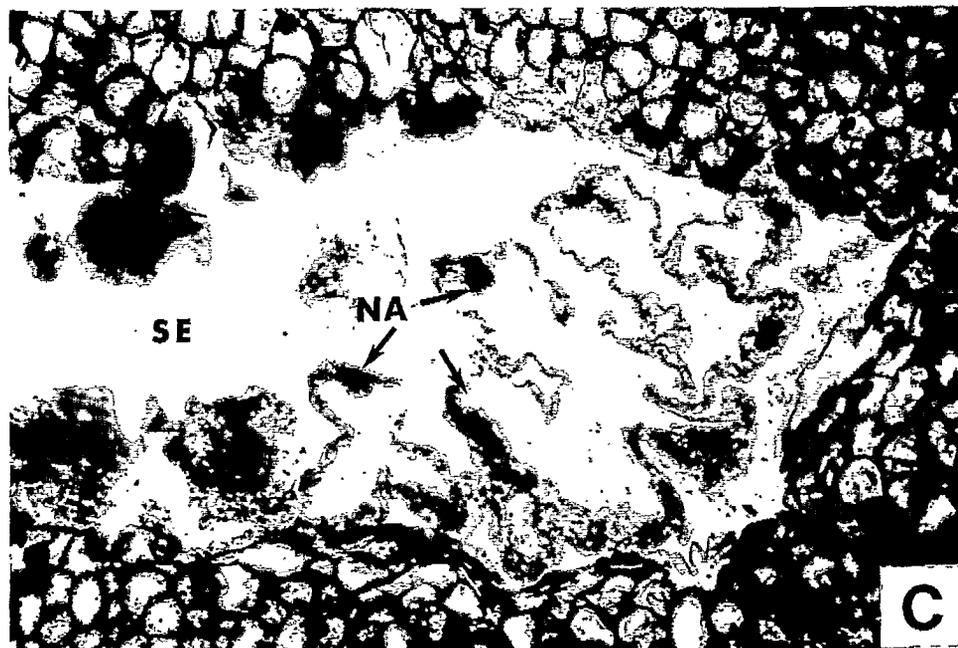
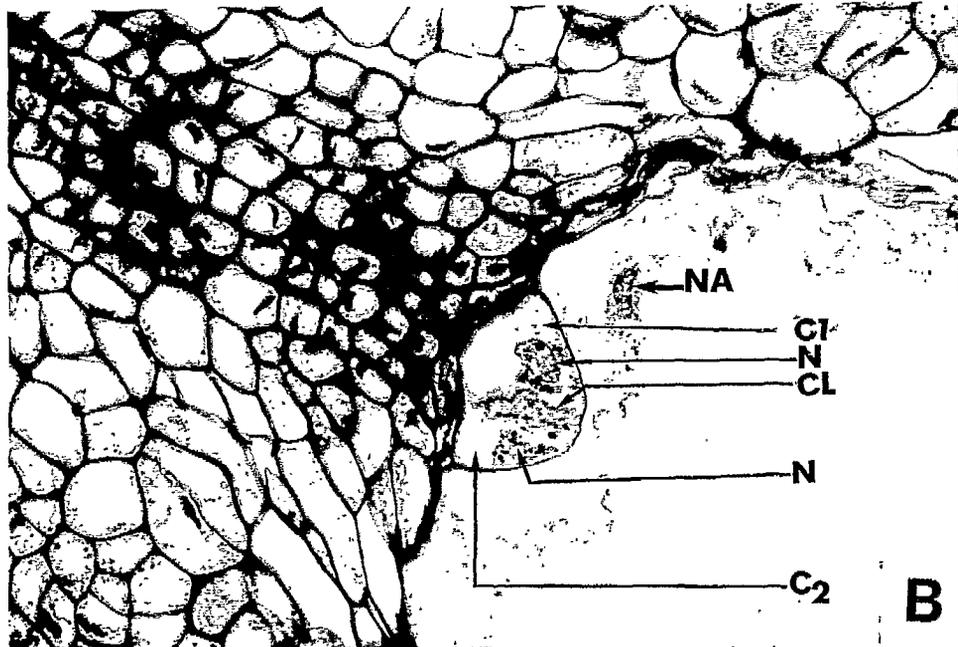
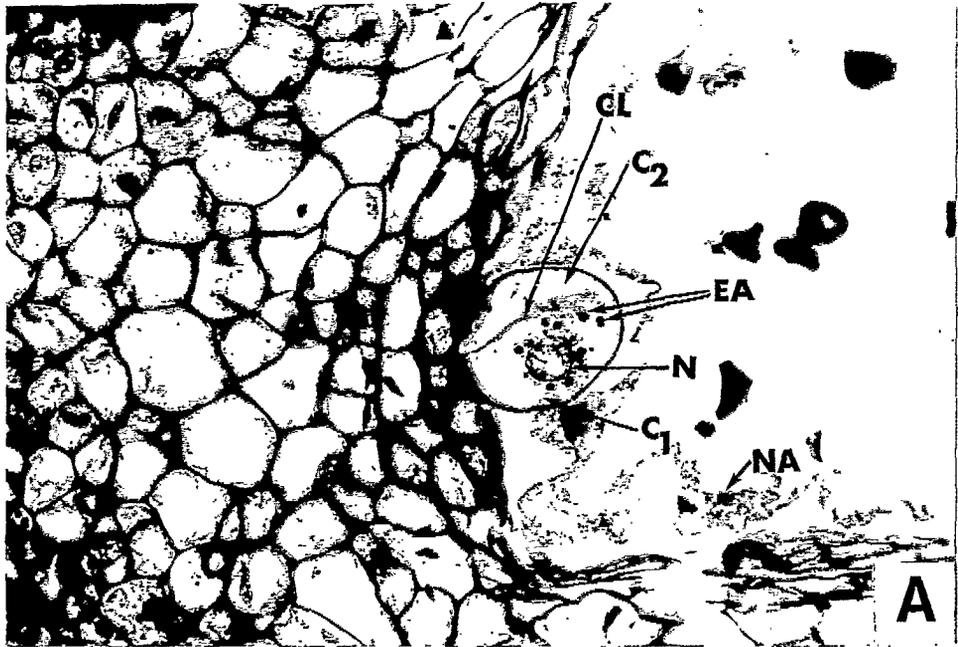


PLANCHE 15

PHOTO A (x100) : Embryon dans une fleur prélevée 31 jours après la pollinisation  
PR : pôle racinaire, PA : pôle apical, C : cotylédons.

PHOTO B (x40) : Embryon dans une fleur prélevée 35 jours après la pollinisation  
PA : pôle apical, PR : pôle racinaire, C : cotylédons,  
CA : cellules de l'albumen.

PHOTO C (x100) : Embryon dans une fleur prélevée 43 jours après la pollinisation.  
T : tégument, LC : lobes cotylédonnaires.

# PLANCHE 15

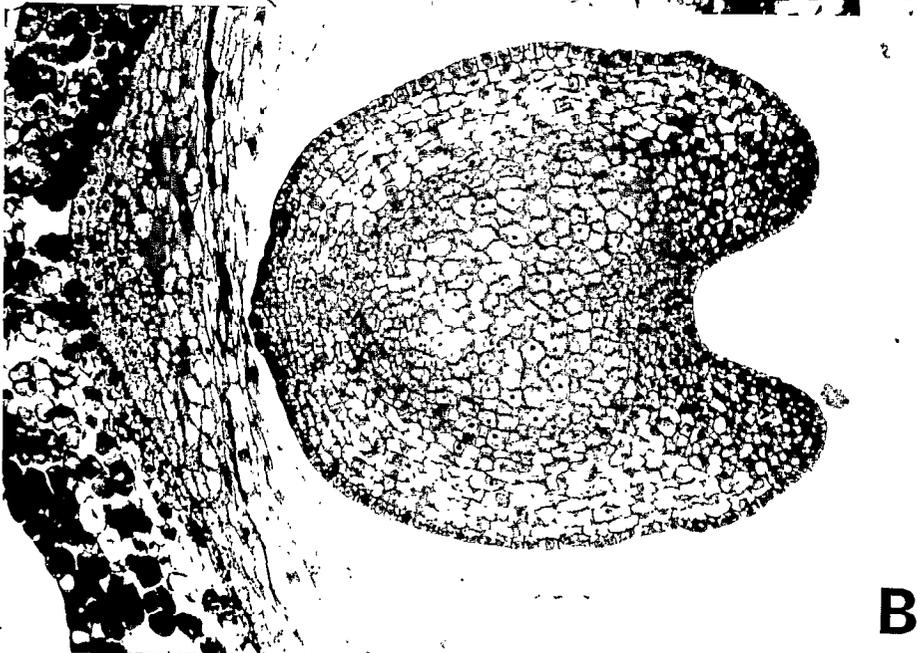
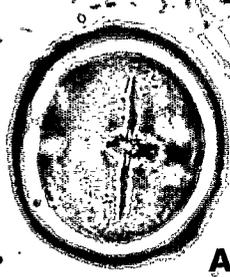


PLANCHE 16

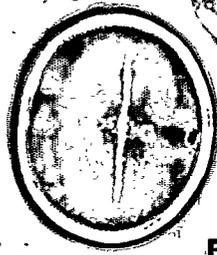
MORPHOLOGIE DES GRAINS DE POLLEN (X 1000)

- PHOTOS A, B, D, E : colpore de face  
PHOTOS C, F, J : colpore de profil  
PHOTO G : vue polaire  
PHOTO H : coupe optique équatoriale  
PHOTO I : mésocolpium

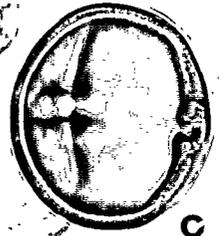
# PLANCHE 16



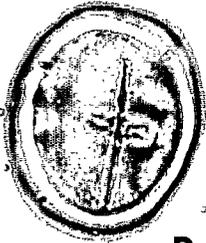
A



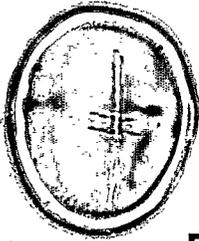
B



C



D



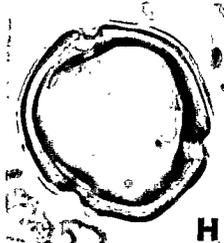
E



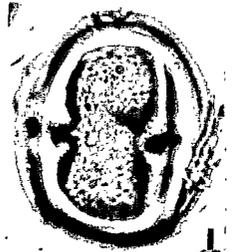
F



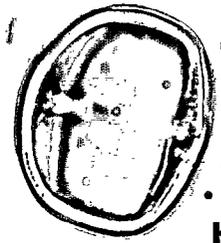
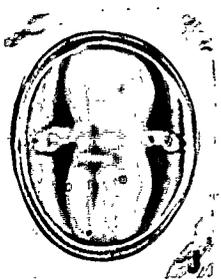
G



H



I



K

ISBN : 2-7099-1173-6  
Éditions de l'ORSTOM  
72, route d'Aulnay  
93143 BONDY Cedex