

# ÉTUDE ÉCOPHYSIOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DE CACAOYERS CULTIVÉS AU CAMEROUN

J. BOYER

Maître de recherches principal de l'ORSTOM  
Laboratoire de physiologie de l'IFCC au Cameroun

## I. — RELATIONS ENTRE LE CYCLE CLIMATIQUE ANNUEL ET L'ACTIVITÉ VÉGÉTATIVE

### GÉNÉRALITÉS

Les travaux qui se rapportent à l'influence des facteurs de l'environnement sur la croissance des cacaoyers sont relativement nombreux. Mais bien que des progrès appréciables aient été réalisés, surtout à la suite des études les plus récentes, les connaissances acquises sur cet important problème ne sont pas encore suffisantes pour permettre une vue synthétique d'ensemble. Les études de Lemée en Côte d'Ivoire (1956), Alvim (1952-67), Murray (1955-67) et coll. en Amérique tropicale exposent les résultats essentiels acquis dans ce domaine. Leurs travaux et observations montrent que le problème n'est pas simple et que les diverses manifestations du phénomène de croissance ne peuvent être uniquement rapportées aux variations des données climatiques. S'il est raisonnable de penser que les fluctuations des facteurs hydriques et thermiques du milieu environnant, prépondérants en zone tropicale humide, déterminent les périodes optimales d'activité des cacaoyers, on ne peut néanmoins nier que leur déterminisme réside dans le déclenchement de phénomènes internes qui sont actuellement très mal connus. Par conséquent, les conclusions que l'on peut tirer à partir d'ob-

servations externes restent toujours limitées aux conditions dans lesquelles elles ont été effectuées. Par ailleurs, on peut dire que cette relative indépendance entre l'activité végétative et les variations climatiques du milieu met un terme à des conclusions divergentes données dans des travaux antérieurs, et dont l'objectivité était discutable.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est néanmoins probable que la recherche systématique des corrélations qui peuvent exister entre processus biologiques et variables climatiques peut fournir de précieuses indications pour étayer certaines hypothèses. Mais comme ces deux groupes de facteurs ont eux-mêmes des variations en corrélation, une étude des relations qui les lient implique à la fois une bonne connaissance du milieu et la nécessité de répéter les observations sur une succession continue des phases climatiques. C'est cette méthode que nous avons adoptée au Cameroun. Le présent exposé fait état des résultats acquis au cours de quatre années consécutives de recherches effectuées au Centre de recherches de l'IFCC au Cameroun (Yaoundé) de 1967 à 1971.

21 DEC. 1983

G. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire Café Cacao Thé, vol. XVIII, n° 1, janvier-mars 1974

N° 4286ex1  
Cote B

-9 MAI 1974<sup>3</sup> B  
O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence  
n° 6831 Bios Amel

4286ex1

# CHOIX DE L'EMPLACEMENT ET DISPOSITIFS D'OBSERVATION

Les points d'observation ont été groupés en un seul lieu, qui présente tous les caractères de l'environnement typique de la cacaoyère camerounaise, et de façon à permettre des mesures directes simultanées aussi comparables que possible. Trois conditions différentes ont été retenues qui sont celles que l'on peut observer en cacaoculture au Cameroun :

— absence d'ombrage naturel, par suite de la disparition des essences forestières habituellement utilisées ; étant donné l'âge des plantations (qui dépasse presque toujours vingt-cinq ans), ce cas tend à devenir de plus en plus fréquent ;

— ombrage léger, qui laisse passer en moyenne les deux tiers de la radiation solaire, où dominent les essences à feuilles caduques ; dans la zone culturale étudiée, c'est le cas le plus fréquent ;

— ombrage moyen ou « modéré », qui retient environ la moitié de la radiation solaire, composé surtout d'arbres fruitiers ou d'espèces à feuillage plus dense et permanent. Ce type d'ombrage tend à disparaître et ne subsiste en général qu'en quelques taches peu étendues.

Notre choix s'est donc porté sur une cacaoyère

présentant la majorité des caractères typiques de cette zone culturale, et dont nous avons donné une description dans des études antérieures (Boyer, 1970). Rappelons simplement que les arbres sont âgés d'une trentaine d'années en moyenne, et constituent une population très hétérogène de Trinitario où domine néanmoins le caractère Amelonado. D'après Braudeau (1969), cette règle semble assez générale au Cameroun.

L'étude des **principaux facteurs du microclimat** impliqués dans le comportement des cacaoyers a été effectuée simultanément. Les dispositifs d'observation, ainsi que les résultats obtenus, dont le but était de mettre en évidence l'action des plus importants d'entre eux, ont été décrits antérieurement (Boyer, 1971).

Les **observations biométriques relatives à la croissance** ont été effectuées sur vingt arbres marqués par condition étudiée : rythme et intensité des poussées et des chutes de feuilles par relevés hebdomadaires, croissance des troncs et branches en épaisseur (activité cambiale) par mesures mensuelles. Les techniques utilisées sont exposées dans une publication antérieure (Boyer, 1970).

## ÉTUDES PRÉLIMINAIRES

La fréquence et l'intensité des chutes et des poussées foliaires sont les deux phénomènes les plus frappants de l'activité végétative chez les cacaoyers. Dans ce domaine, de simples comptages constituent un mode d'expression quantitative très imprécis. Il existe de nombreuses techniques d'analyse de la croissance des feuilles (Watson, 1952 ; Milthorpe, 1956), qui se basent en général sur deux données essentielles : le poids sec et la surface. Si l'évaluation de la première est aisée, celle de la seconde peut se heurter dans certains cas à des difficultés matérielles beaucoup plus grandes. L'**estimation des surfaces foliaires** peut être réalisée par plusieurs techniques dont on peut trouver toutes les variantes dans la littérature. La méthode directe, par planimétrie des surfaces avec des appareils photométriques à grand rendement, est certainement celle qui donne les plus faibles erreurs. Mais lorsque le matériel à étudier se compose de plantes pérennes ou d'arbres, on doit faire appel à des méthodes indirectes qui n'obligent pas à défolier totalement la plante. L'une d'entre elles utilise le « rapport de surface foliaire » (leaf area ratio) ou surface assimilatrice

par unité de poids sec. Cette technique implique que l'on puisse définir une valeur constante du rapport S/Ps (Surface/Poids sec) et la marge d'erreur possible. Brougham (1956) a fait des prélèvements de disques pour déterminer le poids sec des feuilles de trèfle par unité de surface ; mais comme il ne compare pas cette méthode à une autre, on ne connaît pas le degré de précision obtenu. Par contre, Rhoads et Bloodworth (1964), qui utilisent cette technique avec des feuilles entières de cotonnier, trouvent une très bonne corrélation, et des écarts de 2 à 5 %, avec les méthodes planimétriques.

Sur quatre lots de cent feuilles fraîchement tombées et récoltées dans les trois conditions stationnelles étudiées (plus un lot prélevé au hasard en un point quelconque de la plantation), les déterminations des surfaces et poids secs ont été effectuées individuellement de façon à pouvoir en calculer les rapports. L'analyse statistique des données a montré que les pentes des droites de régression correspondant à chaque lot n'étaient pas significativement différentes et que la valeur commune de 1,566 pouvait être adoptée. Dans

ce cas, la précision des mesures varie de 5,4 à 1,7 % pour des lots de cent à mille feuilles. Elle est donc très analogue à celle obtenue par planimétrie. Les surfaces sont obtenues, lorsqu'on connaît le poids total d'un lot de feuilles (Ps), par la relation :

$$S = 1,566 Ps \quad (1)$$

En prenant pour base la valeur moyenne du poids de matière sèche ( $Ps \bar{x}$ ) par feuille, dans chaque condition étudiée, les surfaces des feuilles tombées peuvent alors être calculées, à partir de simples comptages, par la relation :

$$S = 1,566 N.Ps \bar{x} \quad (1')$$

où N est le nombre de feuilles récoltées.

L'étude du **rythme et de l'intensité des émissions foliaires** est effectuée en général par comptage du nombre de poussées apparues au cours d'intervalles de temps déterminés. L'imprécision de cette donnée apparaît donc nettement lorsqu'on sait que le nombre de feuilles peut varier de deux à huit à chacune de ces émissions. Les différences les plus nettes apparaissent entre poussées terminales et axillaires, ces dernières ayant en général un nombre de feuilles inférieur à celui des premières. Mais il existe également des variations individuelles, saisonnières et stationnelles. Une étude effectuée pendant une année complète, et qui a porté sur mille deux cents poussées foliaires par catégorie, a montré que l'on peut adopter une moyenne commune pour chacune d'elles. Les résultats obtenus ont été les suivants :

— pour les poussées terminales, les moyennes sont de : 5,26 - 4,95 et 4,91 respectivement en l'absence d'ombrage et sous ombrage léger et modéré ;

— pour les poussées axillaires, les moyennes sont de 3,94 - 3,84 et 3,82 dans les mêmes conditions.

L'analyse statistique de ces résultats ayant montré qu'il n'existe pas de différence significative entre les trois variances au sein de chaque catégorie, on peut donc adopter les moyennes communes de 5,04 pour les poussées terminales et 3,86 pour les axillaires. Par contre, les différences entre ces deux catégories sont très hautement significatives.

Cette dernière constatation oblige donc, si l'on veut calculer le nombre de feuilles émises au cours d'une période déterminée avec une précision suffisante, à compter séparément les poussées terminales et axillaires. Ce travail, accompli pendant une année complète (1970-71), a permis de déterminer que les poussées terminales représentent en moyenne et en chiffres arrondis 60 % des quantités totales émises, et les axillaires 40 %, avec une très bonne précision à intervalle de sécurité de 95 %. Partant de ces bases, on peut calculer une valeur commune du nombre moyen de feuilles par poussée. Cette opération est rendue nécessaire du fait que les comptages des poussées foliaires sont globales, et qu'ils ne tiennent pas compte en général des deux catégories existantes. La valeur commune calculée a été trouvée très voisine de  $4,57 \pm 0,21$ , au seuil de probabilité 5 %. La précision, si on l'exprime en pourcentage de la valeur adoptée, est légèrement inférieure à 5 %. A chaque période de poussées foliaires, on peut donc calculer, avec une approximation suffisamment bonne, les surfaces qu'elles représentent à partir de la relation :

$$S = 4,57 n.1,566 Ps \bar{x} \quad (2)$$

où n est le nombre de poussées foliaires apparues au cours d'un laps de temps donné et  $Ps \bar{x}$  la valeur moyenne du poids sec d'une feuille, dans une condition stationnelle déterminée.

## PÉRIODICITÉ DE L'ACTIVITÉ VÉGÉTATIVE

La fréquence et l'intensité des chutes et des poussées de feuilles sont deux phénomènes très frappants de l'activité végétative des cacaoyers. Leur caractère rythmique, qui a été établi depuis longtemps, suggère *a priori* que ces activités dépendent étroitement des variations climatiques saisonnières, c'est-à-dire du régime des précipitations et des températures atmosphériques qui en sont les composantes principales dans ces zones géographiques. Nous avons essayé d'en établir les corrélations essentielles en nous basant sur des observations répétées sur plusieurs cycles climatiques ininterrompus.

### Chute des feuilles

L'étude de la chute des feuilles, par récoltes régulières dans les trois conditions stationnelles retenues, nous a permis tout d'abord d'établir comparativement la valeur du poids moyen de matière sèche par feuille ( $Ps \bar{x}$ ). Les résultats, obtenus au cours de quatre années consécutives d'observations, ont montré que cette valeur était égale à 0,9322 g en l'absence d'ombrage, 1,0246 g et 1,0685 g sous ombrages léger et modéré. L'étude statistique de ces données a montré que ces différences stationnelles étaient hautement signifi-

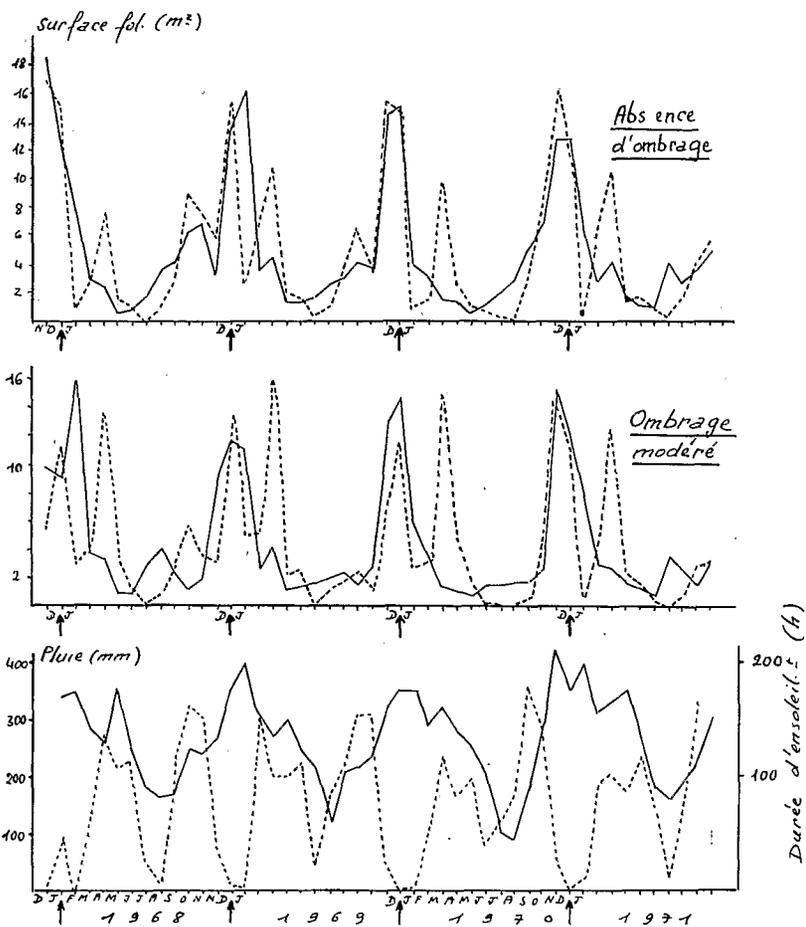


Fig. 1. — Relations entre la poussée et la chute des feuilles et certaines composantes essentielles du microclimat

---- Poussées foliaires et pluviosité  
 — Chutes des feuilles et durée d'ensoleillement

catives, ce qui confirme certaines observations faites par Guers (1971) dans le milieu même où nous avons opéré. Dans ces conditions, le calcul des surfaces de feuilles tombées peut être effectué à partir de la relation (1'). L'examen des résultats obtenus, synthétisés par les graphiques de la figure 1, montre que les chutes de feuilles se produisent surtout pendant la saison sèche hivernale. Cette coïncidence très nette a amené les auteurs qui se sont penchés sur ce problème, et notamment Alvim (1965), à penser qu'il devait exister une liaison entre ce phénomène et le régime d'humidité du sol. Nos observations ont en effet montré que si l'on compare les deux séries de données des mêmes mois, il existe une corrélation positive, significative aux seuils 0,001 et 0,02 avec le déficit en eau du sol dans les horizons de forte concentration radiculaire, selon que la plantation est soumise ou non à l'action d'un ombrage naturel modéré. Par contre, la corrélation entre l'intensité des chutes et le déficit en eau du sol constaté le mois précédent n'est plus significative dans tous les cas. Ce fait tendrait donc à montrer qu'il

n'existe pas de relation de cause à effet entre ces deux séries de facteurs. En réalité, les chutes de feuilles correspondent à la fin normale de leur période de vie, qui est très voisine d'un an (Alvim, 1965 ; Boyer, 1970). La relative indépendance entre ce phénomène et les variations du régime hydrique du sol peut aussi être étayée par le fait que l'on observe également des chutes au début ou à la fin de la saison estivale, alors que le sol est suffisamment bien alimenté en eau. En outre, et comme nous pouvons le constater en examinant la figure 1, l'action du régime en eau du sol ne peut, à lui seul, expliquer la simultanéité des phénomènes de chutes et de poussées des feuilles. On peut donc en conclure que la recherche systématique des corrélations entre un processus physiologique quelconque et des variables climatiques ne peut être valable que si ces dernières correspondent à des périodes le précédant immédiatement. Ceci conduit à penser que le phénomène de chute des feuilles a une cause interne qui échappe encore à toute relation nette avec les composantes climatiques du milieu environnant.

## Rythme et intensité des poussées foliaires

L'examen du rythme et de l'intensité des poussées foliaires montre, en parallélisme avec le phénomène de chute, qu'il existe au cours de l'année des périodes bien déterminées de forte activité qui paraissent être en relation avec le régime hydrique du sol. La figure 1 en effet montre que, dans tous les cas, les périodes de fortes poussées foliaires correspondent aux moments où l'état hydrique du sol est le plus satisfaisant, c'est-à-dire à la fin des saisons pluvieuses (poussées de fin novembre à début janvier) ou bien à la reprise des pluies (poussées de septembre-octobre et de mars-avril). Mais l'absence presque totale de poussées foliaires pendant la saison estivale (fin juin-fin août), où les déficits en eau dans le sol sont rarement assez élevés pour arrêter toute émission de feuilles nouvelles (Boyer, 1970), suggère que d'autres facteurs climatiques doivent intervenir. Parmi tous ceux qui ont été avancés jusqu'ici, l'action de la température atmosphérique a longtemps semblé la plus vraisemblable. Il est certain que son action

peut être limitante, tout au moins dans des cas extrêmes, comme ont pu le montrer Murray et ses collaborateurs (1961, 1964, 1965, 1967). Dans les conditions de nos observations, on est tenté d'établir un rapprochement entre les moyennes thermiques estivales (qui sont les plus basses de l'année) et l'arrêt presque total de toute émission de feuilles nouvelles. Mais il est bien certain, comme l'ont déjà remarqué plusieurs auteurs, en particulier Braudeau (1969) et Couprie (1972), que l'on ne peut établir avec objectivité une valeur de seuil pour les températures atmosphériques. Si dans certains cas elle peut agir comme facteur limitant des processus biologiques, on constate qu'elle peut ne pas avoir les mêmes limites de variation dans des conditions écologiques différentes. Nos propres résultats illustrent bien ce fait. Si l'on examine la figure 2, on constate par exemple que les moyennes diurnes de la température atmosphérique au niveau des troncs sont constamment plus élevées en l'absence d'ombrage naturel que sous ombrage modéré. Dans la première condition stationnelle, l'activité foliaire se manifeste lorsque ces valeurs sont comprises entre 23° et 27 °C. Pourtant, dans la même plantation, cette marge

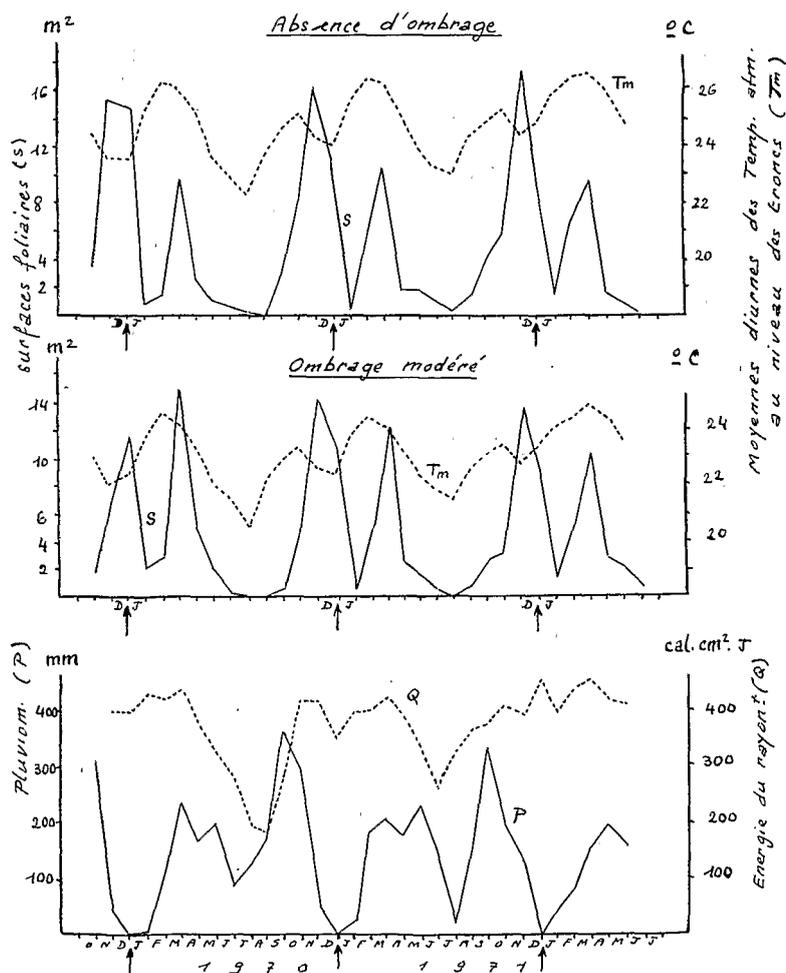


Fig. 2. — Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur les poussées foliaires des cacaoyers, cultivés avec ou sans ombrage

se situe entre 22 et 25 °C si les cacaoyers sont cultivés sous ombrage naturel. Dans ce dernier cas, on a pu enregistrer de fortes poussées foliaires en novembre-décembre 1970, par exemple, alors que la moyenne thermique était comprise entre 22 et 23 °C. Entre ces mêmes valeurs, on constate l'arrêt de cette activité chez des cacaoyers voisins non ombragés, au cours de l'été de la même année (juillet-août 1970). A cette époque, il est à noter que les déficits hydriques du sol ne peuvent être rendus responsables de cet arrêt, car ils ont été si faibles que la « petite saison sèche » estivale a été inexistante (Boyer, 1971). Certains auteurs ont suggéré (Alvim, 1965) que les fluctuations thermo-périodiques pouvaient jouer un très grand rôle (écarts entre les moyennes diurnes et nocturnes). Mais dans notre cas, la zone climatique de Yaoundé étant caractérisée par une grande uniformité des moyennes nocturnes pendant toute l'année, l'amplitude de ces variations est surtout déterminée par les fluctuations des moyennes diurnes. Là encore, s'il existe des valeurs de seuil valables dans une cacaoyère où l'ombrage naturel est à peu près homogène (ce qui est rare), elles ne peuvent plus être transposées à des conditions stationnelles différentes. C'est pourquoi l'action énergétique des radiations a été retenue comme étant une des hypothèses les plus vraisemblables. Mais, jusqu'ici, cette action n'avait pas été formellement démontrée.

Une étude statistique a donc été entreprise, à partir des données mensuelles recueillies au cours de quatre années consécutives, de façon à déterminer les relations possibles qui peuvent exister entre l'intensité des poussées foliaires et les facteurs climatiques essentiels enregistrés dans les trois conditions stationnelles étudiées (Boyer, 1971). Les calculs des coefficients de corrélation d'ordre 0, 1 et 2 ont été successivement effectués pour chaque condition stationnelle. Les premiers établissent les rapports entre l'intensité des poussées foliaires (moyenne/arbre) et chaque donnée climatique prise individuellement, les seconds et troisièmes font intervenir deux ou trois composantes climatiques, mais l'action de l'une d'entre elles est calculée en rendant constantes les autres.

Les paramètres climatiques utilisés sont : la pluviosité, la durée d'insolation (la valeur énergétique du rayonnement n'ayant été enregistrée qu'au cours des deux dernières années) et la moyenne diurne des maxima de température au niveau des troncs, qui semblent les plus liés aux processus biologiques conduisant à la productivité.

Les résultats obtenus montrent que l'intensité des poussées de feuilles est en corrélation positive (au seuil 0,001) avec la durée d'insolation. Le coefficient d'ordre 0 passe de 0,510 en l'absence d'ombrage à 0,554 et 0,683 sous ombrage léger et modéré. Les coefficients d'ordre 1 et 2 sont également hautement significatifs. La corrélation

est de même importance avec l'énergie du rayonnement, ce qui semble logique étant donné que ces deux facteurs ont eux-mêmes des variations en corrélation ( $r = + 0,884$  au seuil 5 %). Elle semble d'ailleurs croître encore plus nettement que la précédente lorsque vient se superposer l'action de l'ombrage : 0,408, 0,490 et 0,566 dans les trois conditions stationnelles étudiées. L'analyse des données montre, en outre, qu'il n'existe pas de corrélation avec les températures en l'absence d'ombrage. Par contre, elle existe sous ombrage modéré pour les coefficients d'ordre 0. Mais comme les corrélations partielles d'ordre 2 ne sont plus significatives si on élimine l'action de la pluviosité et celle de la durée d'ensoleillement, c'est que seul ce dernier facteur agit.

L'action énergétique du rayonnement solaire est encore confirmée si on examine maintenant les relations liant les poussées foliaires aux données climatiques du mois précédent. Ces relations ont souvent plus de valeur que celles que l'on peut établir avec des mois équivalents. Les résultats montrent qu'en l'absence d'ombrage, seule la corrélation d'ordre 0 avec l'énergie du rayonnement est très significative. Mais cette donnée, qui n'a pu être évaluée qu'au cours des deux dernières années (1970-71), n'a pas pu être utilisée dans le calcul des coefficients de corrélation partielle d'ordre 2. Sous ombrage léger, la corrélation avec l'énergie du rayonnement est plus importante (seuil 0,001). Par ailleurs, elle est juste significative au seuil 0,05 avec la durée d'insolation. Mais comme ces deux données climatiques sont très liées, c'est l'énergie du rayonnement qui est donc seule en cause. Sous ombrage modéré, la première corrélation est encore plus élevée, de même avec la durée d'insolation (seuil 0,05). En outre, une relation nette apparaît avec les températures (seuil 0,01). Mais, si on passe aux coefficients de corrélation d'ordre 2, seules celles faisant intervenir les températures restent significatives au seuil 0,05. Si, en effet, nous examinons pour les années 1970 et 1971 l'action combinée de l'énergie du rayonnement et de la température (fig. 2), on trouve une corrélation  $r = 0,085$  si la première composante reste constante. Par contre, la valeur devient  $r = 0,369$  si c'est la température qui reste inchangée. C'est donc bien l'énergie du rayonnement qui est en cause, et non la température. Les corrélations avec les données thermiques, quand elles existent, ont donc un caractère fortuit. Si nous avons été en mesure d'enregistrer les valeurs de l'énergie radiative pendant les quatre années d'observations, le rôle de cette importante composante climatique serait peut-être apparu plus nettement encore.

L'examen des figures 1 et 2 révèle d'intéressantes différences de comportement entre arbres soumis ou non à l'action d'un ombrage naturel modéré.

Il montre notamment que l'importance relative des trois maxima annuels de poussées foliaires varie beaucoup d'une condition stationnelle et d'une année à l'autre. Dans ce dernier cas, on peut penser à une action du régime hydrique du sol, mais les variations annuelles sont assez faibles au cours de ces périodes d'activité maximale, comme il a été montré dans une étude précédente (Boyer, 1971). Cet argument ne peut jouer si l'on compare les résultats obtenus au cours d'une même année dans les conditions stationnelles différentes d'une même plantation où le sol est homogène. Par contre, la variabilité annuelle et stationnelle du régime d'insolation est beaucoup plus grande. C'est donc à cette action que l'on doit les différences de comportement observées, et ceci confirme bien les résultats de l'interprétation statistique précédente. Ainsi peut s'expliquer l'importance très réduite des poussées de septembre-octobre, qui dans certains cas peuvent même être presque inexistantes, comme par exemple au cours de l'année 1970 (fig. 1 et 2). L'examen de ces graphiques montre en effet des valeurs exceptionnellement basses de l'insolation et de l'énergie radiative au cours de la période estivale qui précède cette activité végétative automnale. Par contre, les poussées de septembre-octobre 1968 ont été assez fortes et coïncident bien avec une valeur nettement

plus élevée de l'insolation que celle que l'on peut relever les deux années suivantes. Ces observations amènent à supposer que le déterminisme du phénomène de croissance terminale est lié à l'action énergétique du rayonnement ambiant.

Son action, qui porte vraisemblablement sur des modifications du métabolisme et de la perméabilité cellulaire, dépend sans doute des quantités d'énergie reçues et de la qualité des radiations. Des mesures effectuées sous le couvert des cacaoyers avec des thermophiles ont prouvé que 12 à 15 % environ du rayonnement énergétique traversait la totalité de ces biomasses végétales en période ensoleillée, alors que les valeurs données par le luxmètre n'étaient que de 3 à 4 % seulement. Ceci montre qu'une quantité importante de radiations dans la bande des rouges est capable d'arriver jusqu'au sol et de diffuser dans tout le feuillage des cacaoyers. Or, il se trouve que cette bande spectrale est une des plus importantes pour la photosynthèse.

Cette pénétration du couvert par le rayonnement énergétique explique que les différences stationnelles ne sont vraiment marquées qu'entre plages soumises ou non à l'action d'un ombrage naturel léger ou modéré. C'est là un des aspects importants de ce problème qui a toujours tenu une très grande place dans les préoccupations des praticiens et des agronomes. L'analyse statistique de l'ensemble des résultats a montré que l'intensité des poussées foliaires chez les cacaoyers ombragés ou non était significativement différente au seuil 0,01. Par contre, aucune distinction ne peut être faite entre arbres sous ombrage léger et modéré. Il est probable, en effet, que la répartition qualitative et quantitative du rayonnement est, globalement, très analogue dans ces diverses conditions stationnelles. Par conséquent, le taux net de photosynthèse doit y être très voisin, dans la mesure où l'hétérogénéité en âge et en origine génétique du matériel végétal observé ne vient pas se superposer à cet effet.

Comme on a pu le constater également, l'influence de l'ombrage, et par conséquent de la répartition spatiale et saisonnière de l'énergie radiative, se manifeste par la variation concomitante du nombre moyen de feuilles apparues par poussée foliaire. Les résultats obtenus au cours d'une année complète d'observations sont schématisés par la figure 3. La relation qui lie ces deux séries de facteurs apparaît d'autant plus nettement que les poussées foliaires sont plus exposées aux variations du rayonnement ambiant. Pour les poussées terminales, il existe un très net parallélisme entre le nombre moyen de feuilles apparues et la valeur moyenne journalière du rayonnement énergétique. La relation est moins accentuée avec les poussées axillaires au niveau desquelles ces variations sont plus atténuées.

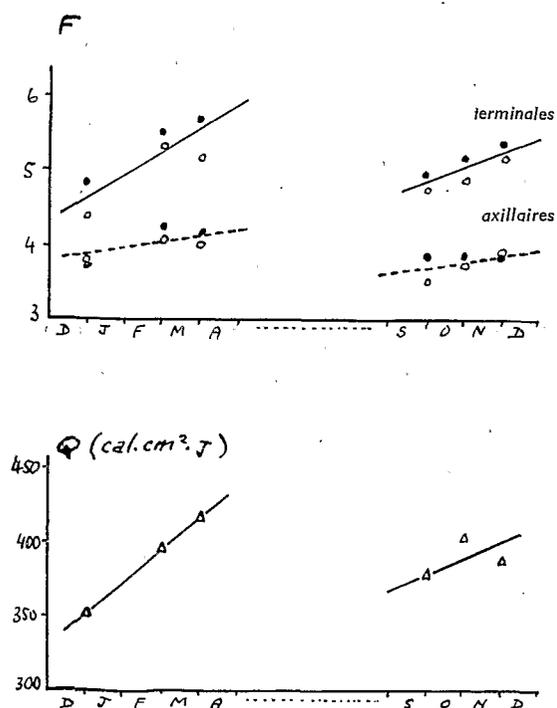


Fig. 3. — Relations entre le nombre moyen de feuilles (F) apparues par poussée et la valeur énergétique du rayonnement (Q) chez des cacaoyers cultivés avec ou sans ombrage naturel

- Absence d'ombrage
- Ombrage modéré

## EFFET DE L'OMBRAGE SUR LA VALEUR DES SURFACES FOLIAIRES TOTALES

Les observations ont montré que l'intensité des poussées foliaires était significativement plus élevée chez les cacaoyers soustraits à l'influence d'un ombrage naturel. C'est dire que les surfaces développées doivent être individuellement plus grandes chez les arbres non ombragés en bon état végétatif et sanitaire. L'étude statistique des données a en effet montré que le nombre moyen de feuilles par arbre était nettement plus grand chez ces derniers que chez les sujets sous ombrage léger ou modéré (différences significatives au seuil de probabilité 0,01). Bien que la taille des feuilles soit significativement plus petite pour les arbres non ombragés, comme on a pu le voir dans l'étude préliminaire, le nombre moyen de poussées foliaires par arbre croît lorsque l'ombrage diminue. En outre, le nombre moyen de feuilles par poussée croît également dans le même sens, comme on a pu le constater (fig. 3). Aussi, était-il intéressant de pouvoir comparer l'évolution des surfaces foliaires totales développées par les cacaoyers dans les diverses conditions stationnelles qui sont celles de la cacaoculture au Cameroun. On sait qu'il existe en général un rapport entre les surfaces assimilatrices et la productivité des cacaoyers (Alvim, 1965).

Chez les plantes pérennes de grandes dimensions, qui forment des couverts végétaux continus, la méthode la plus simple, pour évaluer les surfaces foliaires totales, consiste à récolter les feuilles tombant sur des surfaces unitaires bien délimitées pendant toute la période qui correspond à leur durée normale de vie (un an pour le cacaoyer). On peut également utiliser les données de croissance, comme nous l'avons fait dans l'étude préliminaire. La relation (2) permet d'effectuer ce calcul en partant du nombre de poussées enregistrées au cours de la période étudiée. Les résultats obtenus figurent dans les tableaux I et II.

Les résultats montrent que les deux méthodes d'appréciation des surfaces foliaires totales développées par arbre sont valables avec une précision très satisfaisante. La première méthode, qui utilise les chutes de feuilles, est la plus simple. Mais on peut voir que sa précision est moins bonne que celle de la seconde, qui prend pour base les poussées foliaires annuelles. Les décomptes périodiques de feuilles tombées dans les aires installées sous le couvert des arbres peuvent être entachés d'erreurs, indépendantes du soin apporté par l'observateur. Ces aires, bien que protégées, ne peuvent en effet être totalement soustraites à l'action conjuguée du vent (qui peut être importante à l'occasion des orages) et surtout des animaux domestiques (les

TABLEAU I

Importance du feuillage développé par des cacaoyers cultivés dans trois conditions stationnelles différentes : calculs effectués à partir des chutes

Années	Nombre de feuilles/arbre			Surface foliaire/arbre (m <sup>2</sup> )		
	AO	OL	OM	AO	OL	OM
1967-68	4.581	3.543	3.347	66,875	56,335	56,005
1968-69	3.997	3.232	3.019	58,347	51,856	50,517
1969-70	4.018	3.305	2.954	58,652	53,029	49,430
1970-71	3.994	3.159	3.190	58,303	50,685	53,375
Moyenne annuelle	4.148	3.310	3.128	60,544	53,105	52,332
Ecart (à r 0,05)	± 494	± 292	± 309	± 6,986	± 4,615	± 4,907

AO : absence d'ombrage.

OL et OM : sous ombrages léger et modéré.

TABLEAU II

Importance du feuillage développé par des cacaoyers cultivés dans trois conditions stationnelles différentes : calculs effectués à partir des poussées foliaires

Années	Nombre de feuilles/arbre			Surface foliaire/arbre (m <sup>2</sup> )		
	AO	OL	OM	AO	OL	OM
1967-68	4.336	3.578	3.209	63,297	57,404	53,687
1968-69	4.091	3.321	3.226	59,713	53,289	53,968
1969-70	3.915	3.242	3.024	57,152	52,059	50,598
1970-71	4.041	3.398	3.182	58,996	54,513	53,235
Moyenne annuelle	4.096	3.386	3.160	59,790	54,136	52,872
Ecart (à r 0,05)	± 305	± 237	± 169	± 4,975	± 3,982	± 2,950

AO : absence d'ombrage.

OL et OM : sous ombrages léger et modéré.

volailles en particulier), toujours présents dans les plantations autochtones.

Les observations montrent également des valeurs significativement plus élevées chez les arbres non ombragés (à r 0,01 pour le nombre de feuilles et r 0,05 pour les surfaces). Par contre, les différences entre cacaoyers sous ombrages léger et modéré ne sont pas significatives.

Par conséquent, on peut admettre que chez des arbres âgés d'une trentaine d'années environ, plantés irrégulièrement suivant une densité moyenne de l'ordre de 1.000 arbres/ha, le nombre moyen de feuilles par arbre varie entre 3.000 et 4.500 suivant

les conditions stationnelles. A cette variabilité peut s'ajouter celle due à l'hétérogénéité en âge et origine génétique. Ce chiffre est nettement inférieur à celui admis par Alvim (1965) qui le fixe à 5-7.000/arbre. Par contre, leur surface, estimée entre 50 et 65 m<sup>2</sup>/arbre, est beaucoup plus proche des résultats donnés par cet auteur (60 à 70 m<sup>2</sup>).

Ces chiffres permettent d'établir l'indice de surface foliaire ou « leaf area index » (LAI), qui exprime la surface totale du feuillage développée par unité de surface horizontale de terrain. Pour certains auteurs comme Watson (1958), Black (1963) et bien d'autres encore, ce paramètre revêt une grande signification pour l'utilisation de l'énergie radiative incidente, et la production de matière

sèche par unité de surface cultivée. Les résultats portés dans les tableaux I et II permettent, compte tenu de la densité moyenne admise pour cette plantation, de fixer la valeur des LAI entre 5 et 6,5, valeurs sensiblement plus élevées que celles admises par Alvim (1965) à Bahia (4,5 à 5,6) pour des cacaoyers âgés d'une vingtaine d'années, mais inférieures à celles de certains Robusta à haute productivité, cultivés en Côte d'Ivoire (Boyer, 1968). Toutefois, Alvim signale que ces valeurs peuvent atteindre 8 à 9 chez des cacaoyers âgés d'une quarantaine d'années.

Une étude de l'activité photosynthétique permettrait de déterminer les valeurs du LAI favorables à une assimilation nette optimale dans les conditions écologiques observées.

## CROISSANCE DU BOIS EN ÉPAISSEUR

L'épaississement concentrique des organes ligneux (troncs et branches) constitue, chez les cacaoyers, une importante manifestation de leur activité végétative, désignée dans la littérature sous le terme « d'activité cambiale ». C'est au niveau des troncs et sur les ramifications du bois qu'apparaissent les inflorescences, dans des zones préférentielles appelées « coussinets floraux ». Nos mesures ont été effectuées par évaluation mensuelle de leur diamètre, au pied à coulisse de précision (1/50 mm), à quatre niveaux différents marqués par des repères :

— sur le tronc, à 50 cm du sol et à 20 cm de l'insertion des branches principales,

— sur ces dernières, à 10 et 50 cm de leur niveau d'insertion sur le tronc.

Chaque niveau est marqué par deux séries de repères situés approximativement sur deux perpendiculaires à la section transversale. Chaque résultat représente donc la moyenne de huit mesures par arbre. Si cette méthode est moins précise que les mesures dendrométriques utilisées en sylviculture, elle a toutefois l'avantage de ne pas léser les organes observés, et permet en outre un nombre de déterminations beaucoup plus élevé par sujet, ce qui réduit d'autant les erreurs.

Dans une étude dont les résultats ont été exposés antérieurement (\*) nous avons vu que la charpente des cacaoyers constitue, dans cet écosystème particulier, un niveau d'accumulation non négligeable

du fait que leur croissance en épaisseur est continue, même chez des arbres âgés. C'est pourquoi nous avons rapporté cette activité en accroissement volumique. Chez ces arbres âgés, une activité cambiale même faible peut se traduire par une augmentation non négligeable du volume des charpentes ligneuses, si leurs dimensions sont déjà importantes. Afin de pouvoir utiliser les données moyennes de croissance diamétrale relevées dans nos observations, nous avons établi une formule empirique pour calculer le volume de bois produit (\*):

$$V = S(L + k.N)$$

où S est la section moyenne calculée à partir des données recueillies aux quatre niveaux de mesure et L la hauteur moyenne des troncs établie pour chaque condition stationnelle étudiée. La constante k a été calculée et, dans les conditions de nos observations, sa valeur fixée à  $2,32 \pm 0,48$  (intervalle de sécurité 95 %). N représente le nombre moyen de ramifications principales issues du tronc, dans chaque condition observée. Par conséquent, une valeur moyenne de  $(L + k.N)$  a été déterminée pour chacune des trois conditions stationnelles étudiées. Ces valeurs sont d'ailleurs très voisines, soit respectivement 10,45 ; 9,63 et 9,82 en l'absence d'ombrage (AO) et sous ombrages léger et modéré (OL et OM). Les résultats des quatre années d'observations sont présentés dans le tableau III, p. 12.

L'examen de ces résultats, dont le détail est représenté par les graphiques de la figure 4, p. 12, met en évidence une activité cambiale importante chez ces cacaoyers âgés. L'analyse comparative des données montre des différences très significatives

(\*) Voir « Cycles de la matière organique et des éléments minéraux dans une cacaoyère camerounaise ». *Café Cacao Thé*, vol. XVII, n° 1, 1973, p. 3-24.

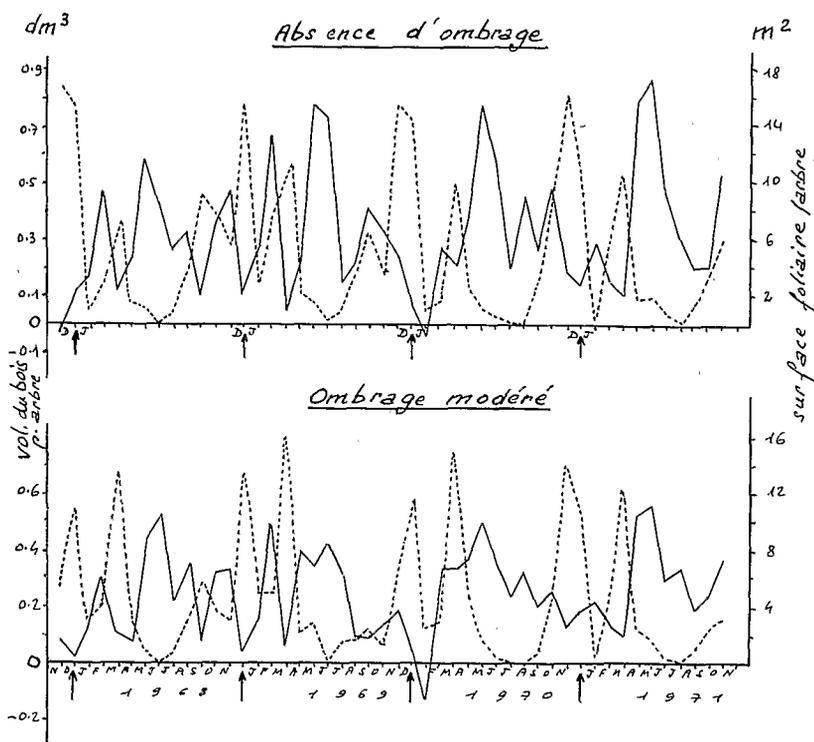


Fig. 4. — Relation entre la croissance du bois en épaisseur et l'intensité des poussées foliaires  
 — Croissance en épaisseur (en volume de bois)  
 - - - - - Poussées foliaires (augmentation des surfaces)

TABLEAU III

Valeur calculée de la croissance moyenne volumique du bois chez des cacaoyers âgés d'une trentaine d'années (par ha planté)

Epoque	Volume moyen des charpentés (m³)			Accroissement annuel moyen (m³)		
	AO	OL	OM	AO	OL	OM
Fin 1967	28,980	27,700	28,015	—	—	—
— 1968	32,165	30,175	30,630	3,185	2,475	2,615
— 1969	36,500	33,470	33,465	4,335	3,295	2,835
— 1970	40,370	36,640	36,405	3,870	3,170	2,940
— 1971	44,570	39,930	39,685	4,200	3,290	3,280
$\bar{x}$ annuelle				3,900	2,920	3,060
Ecart (à r 0,05)				± 0,895	± 0,730	± 0,605

AO : absence d'ombrage.  
 OL : ombrage léger.  
 OM : ombrage modéré.

entre la croissance volumique du bois chez les arbres soumis ou non à l'action de l'ombrage naturel. Par contre, elles sont beaucoup plus faibles entre arbres sous ombrages léger et modéré. Ces résultats se retrouvent lorsqu'on exprime cette activité par l'accroissement moyen des diamètres (tableau IV).

L'analyse des rapports qui peuvent exister entre l'activité cambiale et les principales composantes climatiques a montré qu'il n'existe aucune corrélation nette entre ces deux groupes de facteurs. Cette constatation toutefois n'implique pas obli-

TABLEAU IV

Croissance diamétrale moyenne (mm) chez les mêmes cacaoyers

Conditions	1967-68	1968-69	1969-70	1970-71	Moyenne annuelle	Ecart (r 0,05)
Absence d'ombrage	3,13	4,12	3,44	3,58	3,57	± 0,29
Ombrage léger	2,64	3,37	3,08	3,06	3,04	± 0,20
Ombrage modéré	2,74	2,87	2,89	3,03	2,88	± 0,21

gatoirement une absence totale de relations entre eux. Alvim (1965) avait déjà remarqué qu'il existe, au Costa Rica et à Bahia, une sorte d'alternance entre les maxima d'activités cambiale et terminale. Ceci semble bien être confirmé par nos propres observations (fig. 4). L'analyse statistique des données recueillies au cours du même mois montre une corrélation négative hautement significative ( $r = -0,457$  en l'absence d'ombrage,  $r = -0,431$  sous ombrage modéré) entre ces deux activités de croissance végétative. Par contre, il existe une relation positive assez nette entre l'activité cambiale et la croissance apicale des mois précédents, comme on peut le voir sur les graphiques de la figure 4. A chaque période optimale de poussées foliaires correspond, un à deux mois plus tard, un maximum d'activité cambiale. Il semble que ce fait soit en

relation avec une élévation de l'activité photosynthétique. S'il en est ainsi, l'action des facteurs de l'environnement sur la croissance du bois en épaisseur est indirecte. Elle s'exercerait donc, selon Kozlowski et Peterson (1962), et également Larson (1964), par l'intermédiaire de l'activité physiologique apicale. Les études récentes de Liphshitz et Waisel (1970) sur *Populus euphratica* ont mis en évidence l'action très nette du régime d'apport en eau sur la croissance du bois, influence indirecte en relation étroite avec l'activité méristématique des bourgeons terminaux. Cette influence de la pluviosité apparaît également dans nos propres observations.

En conclusion, on peut dire que l'activité cambiale ou croissance du bois en épaisseur dépend essentiellement de la croissance terminale qui la précède. Les facteurs externes qui la favorisent sont donc vraisemblablement les mêmes que ceux qui agissent sur le taux d'assimilation photosynthétique. Cette action certaine mais indirecte ne peut par conséquent être mise en évidence que dans la mesure où l'on peut connaître avec précision le temps qui sépare chaque maximum d'activité apicale et cambiale. Et là encore il est probable que d'importantes variations, dues notamment à l'hétérogénéité génétique du matériel végétal dans une plantation, rendent l'interprétation très difficile.

## DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Le déroulement des diverses phases de l'activité végétative des cacaoyers obéit en général à un rythme saisonnier très net. Par conséquent on peut supposer, *a priori*, qu'il est sous la dépendance des facteurs climatiques de l'environnement. Tous les travaux effectués jusqu'à présent tendent à montrer que les fluctuations de ces facteurs externes provoquent bien les périodes optimales d'activité des cacaoyers. Cependant, on ne peut nier également que leur déterminisme réside dans le déclenchement de phénomènes internes qui s'intercalent entre l'action primaire exercée par l'environnement et la réponse ultime de la plante. Certains auteurs utilisent le terme de « rythme endogène », ensemble de mécanismes intrinsèques dont l'action sur la croissance reste obscure, et qui semble échapper à toute relation nette avec les composantes climatiques du milieu.

Mais avant de se livrer à des travaux de physiologie approfondie, il apparaît indispensable de rechercher systématiquement les corrélations qui peuvent exister entre les diverses phases de l'activité végétative des cacaoyers et les variables climatiques dont l'action a été reconnue prépondérante. La répétition des observations sur une succession continue de phases climatiques peut alors fournir de précieux résultats permettant d'étayer certaines hypothèses ou d'en écarter d'autres. C'est dans ce but que la présente étude a été entreprise de 1967 à 1972, au Centre de recherches de l'IFCC au Cameroun (Yaoundé).

Dans les conditions de nos observations, les phénomènes de chute de feuilles et d'apparition de feuilles nouvelles sont presque toujours simultanés. L'analyse statistique des observations recueillies au cours de quatre années consécutives montre que l'intensité des chutes de feuilles est relativement

indépendante des variations du régime hydrique du sol.

S'il existe une nette corrélation positive entre les quantités de feuilles tombées et le déficit en eau du sol au cours d'une même période, elle ne se retrouve plus si la comparaison s'effectue avec les données du mois qui précède les chutes. En réalité, la durée de vie des feuilles étant très voisine d'un an, les périodes de chutes et poussées maximales se reproduisent chaque fois aux mêmes époques, mais avec une amplitude qui peut varier d'une année à l'autre. Par conséquent, l'influence des facteurs de l'environnement ne se manifesterait que sur leur intensité. De même, l'origine interne de la coïncidence entre les phénomènes de chute et de poussées foliaires est la plus vraisemblable. On sait que certains auteurs ont pu provoquer l'apparition de poussées foliaires, en dehors des périodes naturelles, par chute artificielle de feuilles âgées. Ceci tendrait à confirmer que ces phénomènes trouvent leur origine dans un mécanisme hormonal qui provoquerait la migration des substances nutritives des tissus assimilateurs vers les étages jeunes en voie d'activité.

Mais si le déterminisme des poussées foliaires a des causes internes, l'intensité de ce phénomène dépend très largement de l'action séparée ou conjointe des régimes hydrique, radiatif et thermique du microclimat. Toutes les fois que l'humidité du sol ne constitue pas le facteur limitant la croissance, l'action énergétique du rayonnement solaire est déterminante. Si l'on fait varier l'un des trois principaux paramètres climatiques en rendant constants les deux autres, l'analyse statistique des rapports qui existent avec l'intensité des poussées foliaires montre une corrélation positive hautement significative avec l'énergie du rayonnement. Il

est probable que son action déterminante porte sur des modifications du métabolisme et de la perméabilité cellulaire.

La pénétration du couvert par le rayonnement ambiant explique, en partie tout au moins, le rôle que l'ombrage naturel exerce sur la croissance foliaire. Cette répartition différente des quantités d'énergie radiative, qui apparaît surtout dans les plages soumises ou non à l'action de l'ombrage naturel, détermine les différences spatiales et stationnelles que l'on peut observer entre groupes de cacaoyers dans une même plantation ; ceci dans la mesure où l'hétérogénéité variétale des populations n'exerce pas une influence prépondérante. L'analyse des données montre que l'ombrage naturel augmente significativement la surface individuelle des feuilles, mais comme il diminue très significativement leur nombre, les cacaoyers soustraits à cette influence ont des surfaces foliaires individuelles significativement supérieures à celles des arbres subissant l'influence d'un ombrage modéré. Il en résulte que les valeurs de l'indice de surface foliaire (LAI) sont inférieures chez les cacaoyers sous ombrage naturel.

Apparemment, il n'existe aucune corrélation

nette entre la croissance en épaisseur et les composantes essentielles du microclimat. Mais comme cette activité cambiale est liée à la croissance terminale qui la précède, les facteurs externes qui la favorisent sont donc vraisemblablement les mêmes que ceux qui influencent le taux d'assimilation photosynthétique. L'interférence de facteurs intrinsèques, tels que l'âge ou la nature génétique du matériel végétal observé, rend difficile la mise en évidence de cette action indirecte sur des populations très hétérogènes.

L'action des régimes hydrique et radiatif du climat détermine bien les périodes optimales d'activité des cacaoyers au cours desquelles ils sont susceptibles d'exprimer toutes leurs potentialités végétatives. Mais la connaissance des mécanismes internes, qui interviennent entre l'action primaire de ces facteurs externes essentiels et la réponse ultime de la plante, devrait constituer maintenant l'objectif principal des recherches. Elle permettrait sans doute de progresser davantage dans le domaine des applications pratiques destinées à élever la rentabilité économique de cette importante culture, comme la sélection et l'adaptation écologique des variétés.

## II. — INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES PRÉPONDÉRANTS SUR LA FLORAISON ET LA FRUCTIFICATION

### GÉNÉRALITÉS

Tout comme les phénomènes de croissance végétative auxquels elles sont liées, les diverses étapes de l'activité générative des cacaoyers semblent en relation étroite avec les facteurs du milieu dont l'action a été reconnue primordiale. Mais malgré l'importance de ce problème, directement lié à la rentabilité économique de cette culture, peu d'études suivies ont été réalisées jusqu'à ce jour. Celles qui existent n'apportent que des connaissances fragmentaires et beaucoup d'hypothèses encore insuffisamment étayées. Cependant, il est bien connu que le rythme saisonnier de la pluviosité et des températures atmosphériques détermine les périodes d'émission florales dans la plupart des zones de culture du cacaoyer (Alvim, 1965). Mais cet auteur ne manque pas de signaler que des phénomènes biologiques internes, actuellement très mal connus, viennent se superposer à cette action et contrôlent vraisemblablement les processus d'initiation et de développement des bourgeons floraux. On sait en

effet qu'un facteur climatique déterminé risque le plus souvent d'avoir des limites d'action différentes d'une zone géographique et d'une lignée à une autre (Braudeau, 1969).

L'étude de la fructification offre une complexité d'interprétation plus grande encore, en raison du nombre de facteurs qui peuvent intervenir pour limiter la productivité à tous les stades de développement des cabosses. On connaît notamment l'action prépondérante du régime d'alimentation en eau sur la production. C'est en effet à partir des données pluviométriques des mois précédents qu'agronomes et praticiens ont essayé à plusieurs reprises d'établir des prévisions de récoltes en fruits (Skidmore, 1928 ; Couprie, 1972). Cet exemple, pris parmi tant d'autres, montre que les corrélations établies, si significatives soient-elles, ne sont que des relations supposées entre l'action primaire des facteurs climatiques étudiés et la réponse ultime de la plante. La production finale n'est que l'aboutissement

tissement de toute une série de phénomènes biologiques qui peuvent être liés aux facteurs de l'environnement ou indépendants de ceux-ci. Parmi les processus physiologiques qui concourent à la productivité des cacaoyers, le taux de nouaison et de chute par flétrissement des chérelles au cours de leur développement semblent être prépondérants. Ces deux phénomènes sont probablement contrôlés par des mécanismes physico-chimiques, étroitement liés, pour certains, aux facteurs climatiques dont l'action se révèle essentielle. Les nombreux travaux effectués à ce sujet, et dont Alvim (1952-65) a fait la meilleure mise au point, ne permettent pas encore de départager les idées émises à ce sujet. Le but de la présente

étude, qui s'intègre au thème général de recherche des relations entre le cycle climatique annuel et les processus du développement des cacaoyers, est d'établir les corrélations qui peuvent exister entre les principaux processus biologiques dont dépend la productivité et les variables essentielles du milieu environnant.

Dans ce but, les observations ont été effectuées sur une succession continue de phases climatiques, soit au cours de quatre années, de 1967 à 1971. Les lieux et dispositifs d'étude sont les mêmes que ceux utilisés pour les observations microclimatiques et végétatives qui ont été décrits dans des publications antérieures ou le chapitre précédent.

## FLORAISON

Ce processus est très influencé par les conditions microclimatiques locales, l'âge et la nature génétique du matériel végétal en observation. Dans le cas de populations hétérogènes, comme il n'est pas possible de contrôler avec exactitude ces deux derniers facteurs, les mesures ont été effectuées dans les trois conditions types définies plus haut (p. 4) et à trois niveaux caractéristiques de la charpente des arbres, c'est-à-dire :

- sur les troncs (TR);
- sur les branches principales issues de ces troncs (BR);
- sur les ramifications secondaires (RS).

L'exposition de ces trois étages est très différente et leur importance relative varie avec l'âge et la morphologie des cacaoyers.

Les relevés ont été effectués à chaque étage des soixante arbres en observation selon une fréquence de huit à dix jours, ce qui écarte la possibilité de compter plusieurs fois les mêmes fleurs. Cette méthode sous-estime les quantités réelles de fleurs émises, un grand nombre d'entre elles tombant quelques jours après l'anthèse si elles ne sont pas pollinisées. En fait, ces dernières n'ont aucun intérêt pratique, puisque la productivité ne dépend pas d'elles. Les quantités de fleurs enregistrées sont

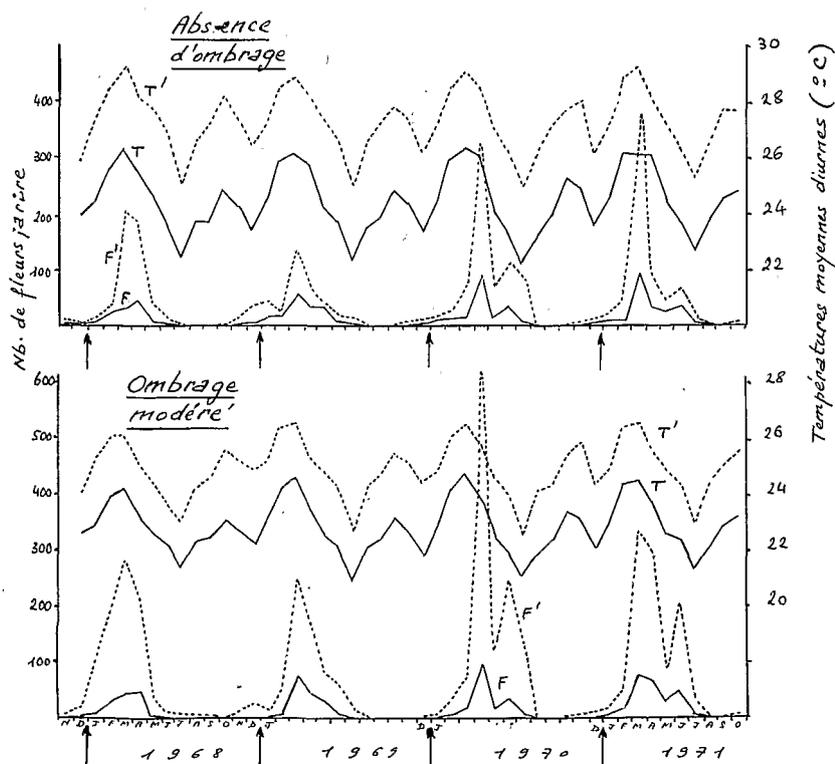


Fig. 5. — Relations entre le rythme et l'intensité des émissions florales et la température atmosphérique à deux niveaux différents de la charpente des cacaoyers  
 F et F' : Nombre de fleurs sur le tronc et les ramifications secondaires  
 T et T' : Moyenne diurne des températures aux mêmes niveaux

donc, en principe, celles qui ont le plus de chance d'être fécondées et d'arriver au stade de nouaison.

L'examen des relations qui peuvent exister entre l'intensité de ces floraisons et les paramètres climatiques essentiels montre l'influence prépondérante de la température (fig. 5). Comme il a déjà été établi dans une étude précédente (Boyer, 1970), les floraisons sont nettement groupées au cours du premier semestre de l'année, avec un maximum très accusé en mars-avril, période au cours de laquelle on enregistre les maxima thermiques annuels (Boyer, 1971). L'analyse statistique des données montre que seules les températures (moyennes diurnes et moyennes des maxima) sont en corrélation positive avec l'intensité des floraisons, quelles que soient les conditions stationnelles. La comparaison entre données du même mois montre que les coefficients d'ordre 0 sont très hautement significatifs, passant de 0,514 en l'absence d'ombrage à 0,473 sous ombrage modéré ( $r = 0,001 = 0,465$ ). Les coefficients d'ordre 1 (l'action de la durée d'insolation ou de la pluviosité est rendue constante) sont hautement significatifs en l'absence d'ombrage ( $r = 0,504$  et  $0,500$ ), très significatifs sous ombrage modéré ( $r = 0,452$  et  $0,456$ ). Ceux d'ordre 2 sont également très significatifs ( $r = 0,463$  et  $0,415$  respectivement sous ces deux conditions stationnelles).

Si on effectue les mêmes analyses, mais avec des données climatiques du mois précédant la floraison, on constate une corrélation encore plus élevée entre floraison et température. Les coefficients de corrélation partielle, d'ordre 1 et 2, varient en effet de 0,6 à plus de 0,7, les valeurs les plus fortes étant enregistrées en l'absence d'ombrage. En outre, le coefficient d'ordre 0 avec la durée d'insolation, ou l'énergie du rayonnement calculée sur deux ans, est très significatif (voisin de 0,42). Toutefois cette signification disparaît si on élimine les influences de

la température et de la pluviosité. Il semble donc qu'il existe un seuil thermique au-dessous duquel la floraison n'a pas lieu, comme l'avait déjà constaté Alvim (1965) à Bahia ; mais sa valeur est difficile à déterminer, car ses limites de variation ne sont pas les mêmes dans toutes les conditions environnantes, comme on peut le voir sur la figure 5. Ceci ne fait que confirmer les observations effectuées dans l'étude de la croissance et selon lesquelles il existe une indépendance relative entre ces processus biologiques et les variables climatiques de l'environnement. A première vue, ces valeurs de « seuil thermique » semblent expliquer l'inexistence presque totale de floraison au cours de la grande saison pluvieuse de septembre à novembre, et par conséquent de corrélation avec la pluviosité qui semble en découler. Cependant l'examen de la figure 6 montre que l'émission des fleurs peut être importante en juin (années 1970 et 1971), à une époque où les moyennes thermiques sont inférieures à celles relevées au cours de la seconde saison des pluies. Par conséquent, l'absence de floraison au cours des mois de septembre à novembre n'est pas due à l'action défavorable de la température, mais au fait qu'il n'y a pas eu induction et développement des bourgeons floraux au cours des mois précédents.

Il apparaît donc que l'étude des rapports existant entre cette première étape de l'activité générative et les variables climatiques devrait se baser sur une connaissance précise de la biologie florale des cacaoyers. Ceci permettrait d'établir des corrélations plus valables entre l'intensité des émissions florales et les données climatiques essentielles correspondant aux périodes au cours desquelles se déroulent l'induction et le développement des bourgeons floraux dans les coussinets. Une fois de plus, il se trouve établi que l'on doit accorder plus d'attention aux facteurs physiologiques qui interviennent entre

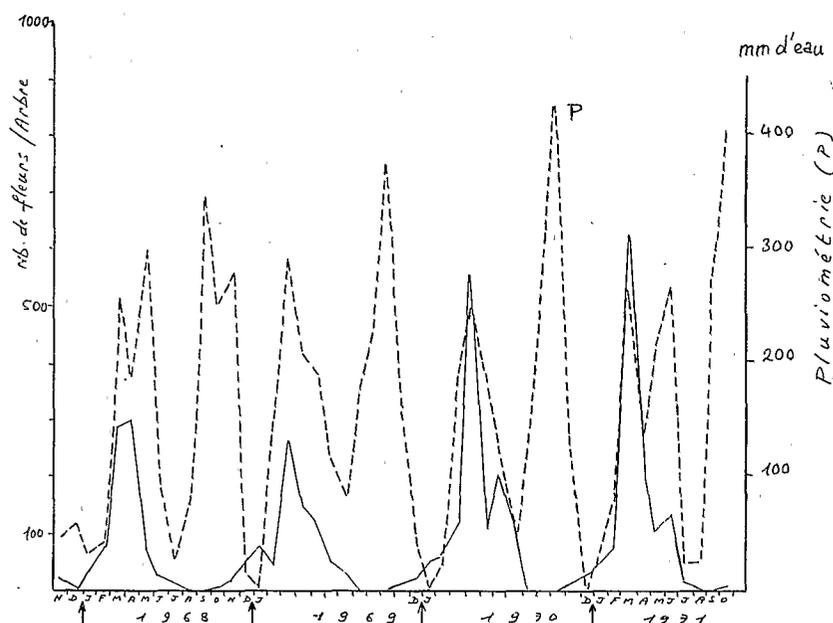
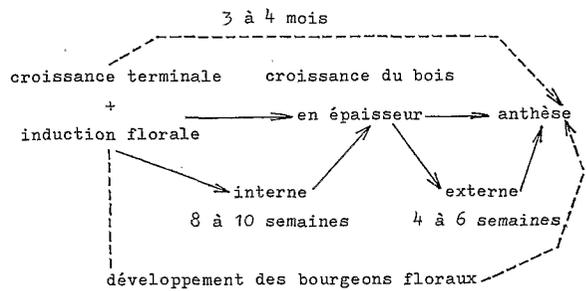


Fig. 6. — Relations entre le rythme et l'intensité des émissions florales et la pluviosité chez des cacaoyers non ombragés

l'action primaire des composantes de l'environnement et la réponse ultime de la plante, qui se traduit ici par l'anthèse. Il se trouve également confirmé que les corrélations entre un processus biologique quelconque et des données climatiques sont d'autant plus valables que ces données correspondent aux périodes antérieures au cours desquelles ont pu se dérouler des étapes essentielles aboutissant au phénomène étudié.

L'action indirecte des facteurs externes peut être encore démontrée si l'on examine les relations entre l'activité végétative des cacaoyers et la floraison (fig. 7). La coïncidence étroite qui semble exister entre la croissance terminale et l'anthèse est plutôt accidentelle, puisqu'elle ne se produit pas à toutes les époques (pour les floraisons de juin 1970 et 1971 par exemple). En réalité, il est beaucoup plus vraisemblable que les émissions de fleurs suivent les périodes de forte activité foliaire. L'intervalle de temps qui les sépare varie sans doute avec les conditions climatiques saisonnières de chaque année. En outre, il est probable que l'induction florale et le développement des bourgeons terminaux sont des phénomènes simultanés (ou presque) dépendant de mécanismes internes mal connus. L'intervalle de temps séparant les émissions foliaires et florales correspond alors au développement interne et externe des bourgeons floraux dans les coussinets. On peut donc supposer que le cycle floral s'effectue suivant le schéma ci-contre.

A partir de données plus précises, basées sur



plusieurs années consécutives d'observations, il est probable que d'intéressantes corrélations pourraient être établies entre ces diverses phases de développement et les composantes climatiques essentielles.

L'étude comparative de l'intensité des floraisons a montré que le nombre moyen de fleurs par arbre croît très significativement quand on passe de l'absence d'ombrage à l'ombrage modéré. Par contre, le test de Keuls ne permet pas d'établir des différences significatives entre arbres non ombragés et arbres sous ombrage léger. Il semble bien que la supériorité des arbres sous ombrage modéré soit due à un nombre de fleurs très supérieur émis au niveau des ramifications secondaires. Mais rien ne peut démontrer que ceci soit une conséquence de la différence d'exposition aux radiations ambiantes, dans les conditions de nos observations où les écarts individuels entre sujets sont souvent les plus marqués.

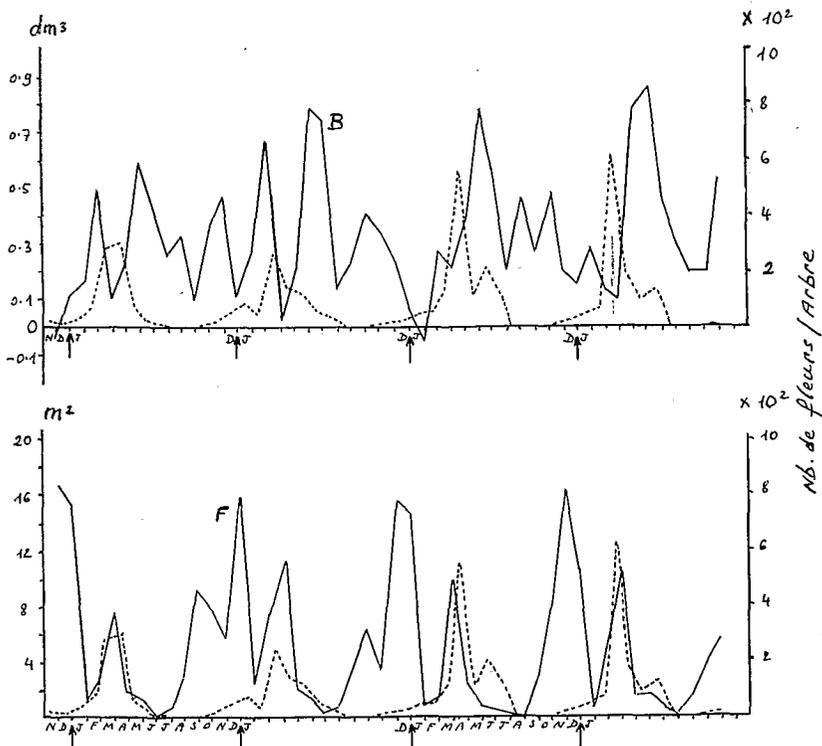


Fig. 7. — Relations entre l'intensité des floraisons et les principales manifestations de l'activité végétative de cacaoyers cultivés sans ombrage  
 B : Croissance volumique du bois  
 F : Poussées foliaires (évaluées en surface)  
 .... Floraisons ( $\bar{x}$  par arbre)

# NOUAISON

Comme le remarque Couprie (1972), la nouaison constitue l'un des facteurs déterminants de la productivité des cacaoyers. Tous les auteurs qui ont étudié ce problème constatent que le taux de nouaison est en général faible si on le rapporte au nombre de fleurs émises. En fait, la valeur de ces pourcentages est d'un intérêt très limité, puisqu'elle dépend en partie de la méthode de comptage des fleurs. Par contre, il est intéressant de comparer les valeurs obtenues au cours des diverses époques d'une année. Dans les conditions de nos observations, la floraison se répartit essentiellement de janvier à juillet, et les résultats de la figure 8 montrent que les taux de nouaison peuvent être très variables et aller de 10 à 35 % du nombre de fleurs enregistrées (vraisemblablement très inférieur au nombre réel de fleurs émises, comme nous l'avons signalé précédemment). En général ce taux augmente au fur et à mesure que l'on se rapproche de la saison estivale. La répétition fidèle de ces résultats au cours de quatre années consécutives d'observations permet

de suggérer que le taux des nouaisons peut être très influencé par les variations saisonnières des composantes essentielles du microclimat.

Dans ce but, une étude statistique a été réalisée, de façon à établir les relations entre nouaison et variables climatiques. Les mêmes coefficients de corrélation que dans les études végétatives précédentes et ceux pour la floraison ont été calculés. Ces derniers en effet peuvent être différents de ceux établis précédemment, car ils sont calculés sur les sept mois de floraison et non sur l'année entière. L'introduction de ces données est en outre rendue nécessaire du fait que les corrélations entre nouaison et variables climatiques sont calculées à floraison constante. Comme les coefficients de corrélation établis aux trois principaux étages de la charpente des arbres sont voisins, il a été simplement tenu compte des températures au niveau des troncs, et de la nouaison globale par arbre. Quelles que soient les conditions stationnelles, les résultats montrent :

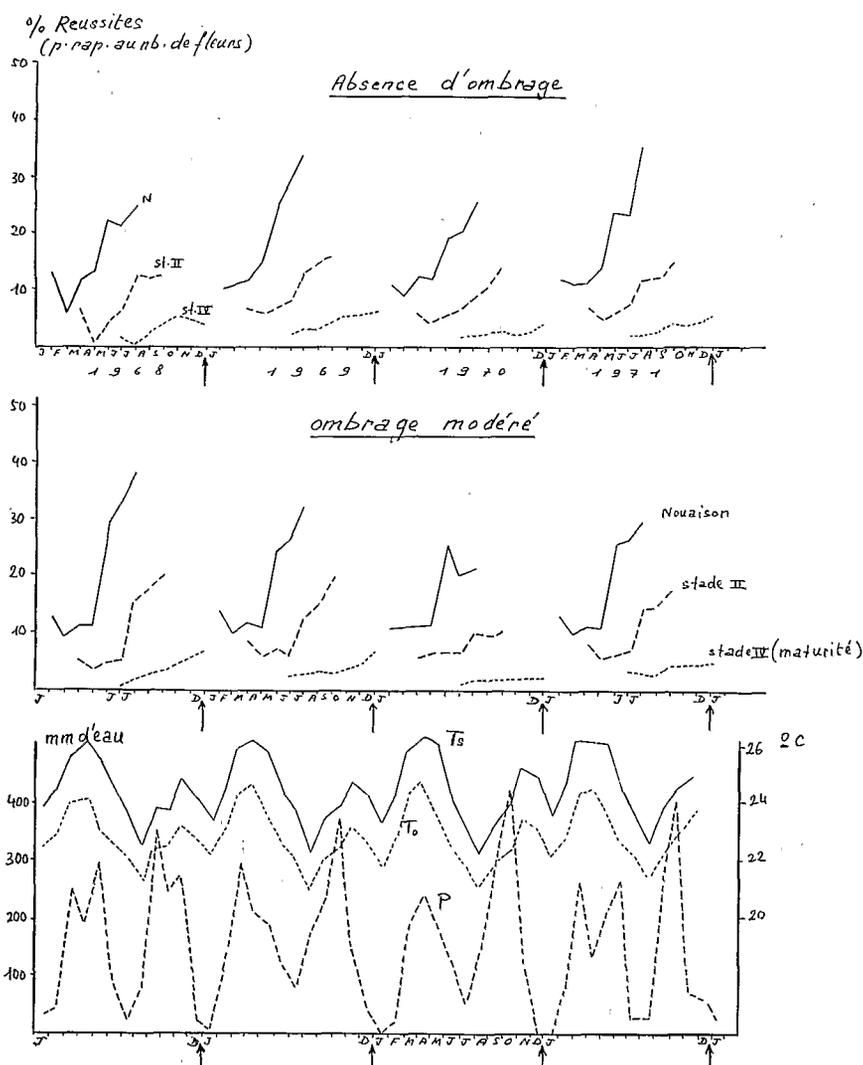


Fig. 8. — Relations entre les principaux stades du développement des fruits et les principales composantes du microclimat

P : Pluviosité  
Ts et To : Températures moyennes diurnes au niveau des troncs des cacaoyers non ombragés et sous ombrage modéré

1° Des corrélations positives entre nouaison et pluviosité. Si l'on compare les données d'un même mois, les coefficients d'ordre 0 sont très hautement significatifs ( $r = 0,669$  et  $0,694$  respectivement en l'absence d'ombrage et sous ombrage modéré pour  $r 0,001 = 0,59$ ).

Les coefficients d'ordre 2 atteignent également les valeurs suivantes : en l'absence d'ombrage :  $0,553$  à floraison et températures diurnes constantes,  $0,435$  à floraison et durées d'insolation constantes (pour  $r 0,05 = 0,39$  et  $r 0,01 = 0,50$ ). Sous ombrage modéré, les corrélations sont plus élevées :  $0,669$  et  $0,588$  (pour  $r 0,001 = 0,61$ ).

Si l'on compare maintenant la nouaison avec la pluviosité du mois précédent, les coefficients d'ordre 0 sont beaucoup moins élevés que dans le cas antérieur :  $r = 0,301$  en l'absence d'ombrage et  $0,446$  sous ombrage modéré (pour  $r 0,05 = 0,37$  et  $r 0,01 = 0,48$ ). Par contre, les coefficients d'ordre 2 atteignent respectivement en l'absence d'ombrage  $0,546$  et  $0,438$ , sous ombrage modéré  $0,554$  et  $0,436$ . Dans tous les cas, il existe donc des relations positives aux seuils de probabilité  $0,05$  et  $0,01$ .

Au cours de ses observations effectuées en Ouganda, Couprie (1972) constate que les corrélations positives les plus élevées sont obtenues avec les pluies des huit à quatre semaines précédant la nouaison. Par contre, cet auteur constate que leur valeur diminue après huit semaines, et qu'elles ne sont pas significatives si on établit la comparaison avec les pluies des quatre semaines précédant la nouaison.

2° Des corrélations négatives avec les températures du même mois (moyennes diurnes et moyennes des maxima). Les coefficients d'ordre 1 (à floraison constante) ont les valeurs suivantes :  $r = -0,575$  en l'absence d'ombrage et  $-0,538$  sous ombrage modéré (pour  $r 0,01 = 0,4869$ ). Les coefficients d'ordre 2 (floraison et pluviosité constantes) sont encore plus élevés, atteignant respectivement  $-0,682$  et  $-0,700$  ( $r 0,001 = 0,61$ ).

Par contre, si l'on établit les mêmes coefficients avec les données du mois précédent, les corrélations obtenues ne sont plus significatives.

L'action calorifique du rayonnement, lorsque l'on compare les données du même mois, semble apparaître si l'on établit les corrélations entre nouaison et durée d'insolation (à floraison et pluviosité constantes), mais elle est moins marquée :  $r = -0,454$  et  $-0,536$  dans les mêmes conditions stationnelles ( $r 0,05 = 0,39$  et  $r 0,01 = 0,50$ ) ; cette corrélation disparaît à température constante. Comme, en outre, la corrélation négative nouaison-température existe encore à durée d'insolation constante ( $r = -0,464$  et  $-0,390$ ), il semble que l'action de la température soit plus importante que celle de la durée d'insolation. Mais les calculs effectués sur les deux dernières années sembleraient

plutôt indiquer que c'est l'énergie du rayonnement qui intervient. Les coefficients de corrélation négatifs sont très élevés en valeur absolue ( $r = -0,956$ , pour  $r 0,001 = 0,8233$  en l'absence d'ombrage) à floraison et températures constantes. Par contre, la relation est moins étroite sous ombrage modéré ( $r = -0,596$ , pour  $r 0,05 = 0,576$ ).

Couprie trouve des corrélations positives hautement significatives entre la nouaison, les radiations et les températures des deux semaines précédant la nouaison. Mais cet auteur note que les coefficients trouvés étant nettement moins élevés que ceux trouvés pour les pluies des huit à quatre semaines précédant la nouaison, ceci laisse penser que ce dernier facteur est prépondérant. On peut en effet constater que, durant une période de sécheresse relative avec de fortes radiations, la nouaison est faible. Il établit également que les corrélations entre la durée d'insolation et la nouaison ne sont pas significatives alors qu'elles le sont avec les radiations. Les coefficients de corrélation partielle à radiation constante sont même négatifs bien que non significatifs.

Il est donc probable que ces résultats ne sont contradictoires qu'en apparence, et varient avec les conditions écologiques particulières à chaque zone culturale, comme Couprie en fait si justement la remarque. Dans tous les cas, ils mettent bien en lumière l'incertitude de l'interprétation statistique, une corrélation ne démontrant pas une relation de cause à effet.

Les résultats que nous avons obtenus pourraient peut-être expliquer par contre que le taux des nouaisons (exprimé en pourcentage par rapport au nombre de fleurs comptées) augmente saisonnièrement, parallèlement à une décroissance nette des moyennes thermiques et radiatives (fig. 8). Il est particulièrement frappant de comparer (tableau V, p. 20) les valeurs obtenues au cours des mois de mars et juillet, qui représentent respectivement les maxima et minima radiatifs et thermiques au cours d'une année (Boyer, 1971).

Par contre, l'analyse comparative des données recueillies dans des conditions stationnelles types (absence ou présence d'ombrage naturel modéré) ne laisse apparaître aucune différence significative dans les taux de nouaison étudiés à floraison constante. Pourtant, les moyennes thermiques de l'atmosphère et la répartition de l'énergie radiative varient notablement d'une plage à l'autre de la plantation.

En résumé, les nouaisons sont liées à la pluviosité et à la valeur des températures atmosphériques et de l'énergie calorifique du rayonnement ambiant. Le premier effet est hautement positif quand la comparaison est effectuée avec des données du même mois, et reste encore très positif avec la pluviosité du mois précédant les nouaisons. Le second effet est hautement négatif si l'on compare les données de mois

TABLEAU V

Pourcentage des nouaisons au cours de deux mois caractéristiques d'une année chez des cacaoyers non ombragés

Mois	Année	% de fleurs nouées	Moyennes des temp. (°C)		Durée d'insol. (h/mois)	Energie du rayonnement cal. g.cm <sup>2</sup> /jour
			diurnes	maxim.		
Mars	1968	11,3	26,2	29,9	145,2	—
	1969	11,2	26,1	29,5	147,0	—
	1970	12,2	26,3	29,4	155,7	440,5
	1971	11,0	26,1	30,0	157,5	408,1
Juillet	1968	24,5	22,5	24,9	66,6	—
	1969	33,6	22,3	25,2	76,2	—
	1970	25,6	22,2	25,0	67,8	241,0
	1971	35,2	22,7	25,2	80,4	297,9

équivalents, mais la relation disparaît avec les valeurs radiatives et thermiques du mois précédant les nouaisons.

Ces résultats tendent à montrer l'action prépondérante des facteurs hydrique, radiatif et thermique du climat sur le déroulement des processus internes liés à l'équilibre hydrique des tissus du cacaoyer. Il semble en particulier que la nouaison des fleurs fécondées soit favorisée par un degré d'hydratation

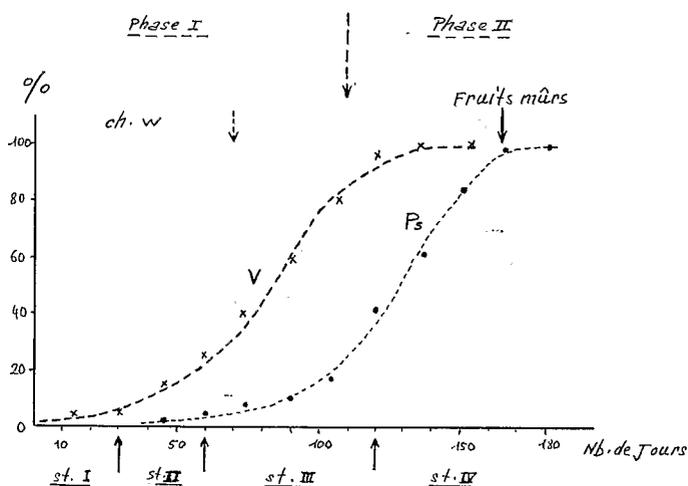
des tissus proche de la turgescence maximale. Cet état dépend non seulement de l'alimentation en eau, mais aussi des résistances qui s'opposent à son élimination. Or, il est bien connu que ces dernières sont largement influencées par le rayonnement global reçu par les surfaces assimilatrices. Une fois encore, on se heurte à l'influence prépondérante de facteurs internes dont les mécanismes sont encore très mal connus.

## DÉVELOPPEMENT DES FRUITS

Il est généralement admis que la durée du développement des cabosses est de cinq à six mois (Alvim, 1965), de la nouaison à la maturité (fruits mûrs). Chez le cacaoyer, il existe deux phases très nettes : la première au cours de laquelle domine l'augmentation en volume (V), la seconde qui se manifeste par un fort accroissement de la matière sèche (Ps) alors que l'accroissement en volume ne varie plus que très peu (fig. 9). La durée de la pre-

mière phase est toujours plus grande que celle de la seconde. C'est également au cours de cette phase d'accroissement volumique que se produisent les plus grandes pertes de fruits en cours de développement. Comme la productivité finale dépend en grande partie de l'importance de ces pertes, une étude écologique des relations qui peuvent les lier aux composantes essentielles du milieu environnant a été entreprise au cours de nos années d'obser-

Fig. 9. — Croissance des fruits du cacaoyer en volume (V) et en matière sèche (Ps) exprimée en pourcentage de la taille optimale, au cours des divers stades de leur développement  
ch. w. : Période de flétrissement physiologique, dite de « cherelle wilt »



vations. Dans ce but, nous avons distingué quatre stades principaux du développement des fruits, à partir de la nouaison (fig. 9) :

— Stade I « des très petits fruits » (premier mois après la nouaison) au cours duquel leur volume ne dépasse pas 5 % de la valeur optimale en fin de croissance. Les chérelles sont fragiles, surtout leur pédoncule qui est très sensible à l'action mécanique des agents externes (pluie, vent).

— Stade II « des petits fruits » (deuxième mois), dont le volume est inférieur à 20 % des valeurs maximales en fin de croissance.

— Stade III au cours duquel l'accroissement volumique est le plus fort (troisième et quatrième mois). A la fin de ce stade, le fruit atteint en effet une taille proche de la valeur optimale et entre dans la seconde phase au cours de laquelle l'accroissement en matière sèche devient prépondérant. Au cours de ce stade, le fruit s'enrichit surtout en eau, puisqu'il ne possède en moyenne que 30 à 40 % de sa teneur en matière sèche à maturité lorsqu'il arrive à la fin de ce stade.

— Stade IV « de maturité » (cinquième et sixième mois) : le volume ne varie pratiquement plus, mais on assiste par contre à une très nette élévation du poids sec, consécutive au développement des fèves.

Il est bien connu que, sur le nombre total de fleurs nouées sur un arbre, peu de fruits arrivent en général au stade final de maturité. Les pertes peuvent être accidentelles (actions mécaniques externes), mais les principales causes de pertes sont d'ordre physiologique (flétrissement et jaunissement des chérelles)

et parasitaire (cryptogames, insectes piqueurs et rongeurs).

L'objectif du présent travail est d'établir les relations qui existent entre les facteurs climatiques essentiels de l'environnement et l'importance des pertes à tous les stades du développement des fruits. Dans ce but, nous avons calculé le « taux de réussite » à la fin de chacun des quatre stades (R1, R2, R3 et R4), qui exprime le pourcentage des fruits qui subsistent par rapport au nombre de nouaisons. Ces calculs sont effectués en partant de la somme mensuelle des décomptes réalisés séparément pour chaque stade de développement. Pour éviter les confusions et minimiser les erreurs possibles, les pédoncules des fruits correspondant aux floraisons d'un mois donné sont marqués d'une couleur conventionnelle. Les résultats obtenus sont synthétisés par les graphiques de la figure 10: Bien que l'évolution saisonnière des taux de réussite à tous les stades diffère très sensiblement d'une année à l'autre, les valeurs moyennes annuelles restent malgré tout très voisines, comme le montrent les résultats regroupés dans le tableau VI, p. 22.

On remarque que les marges de variation des valeurs moyennes annuelles sont d'autant plus grandes que l'on se rapproche davantage du stade final de développement des fruits.

Ceci signifie que le taux moyen global des pertes par flétrissement physiologique offre les valeurs les plus constantes d'une année à l'autre. On peut en effet considérer que, dans la majorité des cas, ces chutes restent voisines de 50 % des fruits noués (à la fin du stade II). Par la suite, les pertes dues aux attaques cryptogamiques, principalement au cours

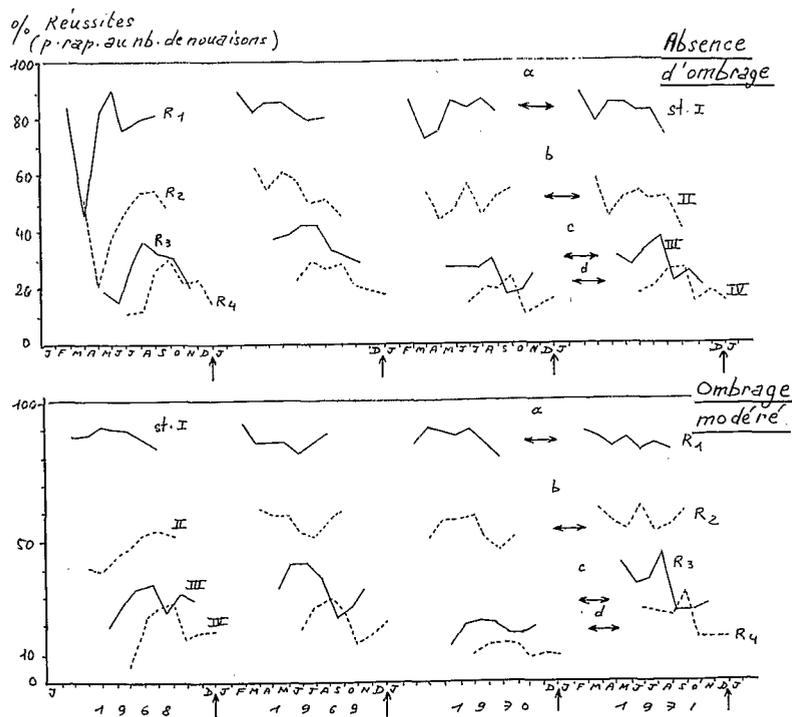


Fig. 10. — Evolution saisonnière des pourcentages de réussite (par rapport aux nouaisons) aux principaux stades de développement des fruits de cacaoyers cultivés dans deux conditions stationnelles différentes  
a et b : Pertes dues au flétrissement physiologique des chérelles  
c et d : Pertes dues aux actions parasitaires (pourriture brune)  
↔ : Moyennes annuelles pour la période d'observation

TABLEAU VI

Moyennes annuelles des taux de réussite aux principaux stades de développement des fruits de cacaoyers cultivés au Cameroun

Année	Absence d'ombrage				Ombrage modéré			
	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
1968	82,1	44,9	30,7	24,6	88,4	45,3	29,9	21,6
1969	83,4	54,8	36,7	23,5	84,1	56,1	33,0	21,4
1970	83,7	52,4	24,5	17,2	85,0	53,1	18,8	10,6
1971	83,5	50,7	29,7	21,4	83,8	56,0	32,1	16,8
$\bar{x}$ des 4 années d'observations	83,3	51,1	29,7	21,1	85,0	53,2	27,7	16,6

des stades III et IV, sont beaucoup plus fluctuantes d'une année à l'autre en fonction des conditions stationnelles : elles varient de 30 % en moyenne en l'absence d'ombrage à près de 40 % sous ombrage modéré. Mais dans chaque cas, les variations peuvent être grandes, non seulement d'une année à l'autre, mais aussi d'une saison à l'autre au cours d'une même année, comme le montrent les résultats inscrits dans le tableau VII.

L'importance des écarts montre que les valeurs des taux de réussite peuvent varier saisonnièrement au cours d'une même année. Mais ces variations sont surtout nettes au cours des stades III et IV, où les pertes sont essentiellement dues aux dégâts de la pourriture brune (*Phytophthora palmivora*). Il est bien connu que le développement de ce parasite est très sensible à l'influence des conditions climatiques saisonnières. Par contre, on ne peut noter aucune différence significative dans les valeurs des taux de pertes dues au flétrissement des chérelles au cours des stades I et II. Il apparaît déjà que ce dernier phénomène semble relativement indépendant de l'action des variables climatiques essentielles.

Une étude a été entreprise pour déterminer s'il existe ou non des relations entre le nombre de fruits susceptibles d'atteindre la fin de chacun des quatre stades principaux de leur développement et les trois composantes essentielles du microclimat : pluviosité, température et rayonnement solaire. Comme pour la nouaison, les coefficients de corrélation partielle ont été calculés à stade précédent constant.

L'étude du premier stade de développement des fruits, tout de suite après la nouaison, a été réalisée à partir des décomptes effectués pendant un laps de temps correspondant à sa durée moyenne, et que l'on peut situer de la deuxième à la cinquième semaine après la fin des floraisons d'un mois donné. Les corrélations sont calculées avec les données climatiques du mois qui suit la fin de ces floraisons, pour simplifier le travail d'interprétation. Les résultats obtenus montrent que chez les cacaoyers soumis ou non aux effets d'un ombrage modéré, seule une corrélation positive apparaît entre le nombre de fruits capables d'atteindre la fin de ce stade et la durée d'insolation. En l'absence d'ombrage, les coefficients d'ordre 2 sont presque significatifs à pluviosité et nouaison constantes (0,368 pour  $r 0,05 = 0,39$ ) ; ils le deviennent à température et nouaison constantes ( $r = 0,477$ ). Sous ombrage modéré, ces relations sont plus nettes, puisque la valeur des coefficients est respectivement 0,401 et 0,485. Dans cette condition écologique particulière, la relation s'étend également à l'énergie du rayonnement où  $r = 0,614$  (pour  $r 0,05 = 0,576$ ) à température et nouaison constantes. Les valeurs de la durée d'insolation et surtout de l'énergie radiative offrent donc les meilleures corrélations positives avec la croissance des chérelles au stade I de leur développement.

Par contre, on ne peut noter aucune corrélation nette entre ces mêmes facteurs primordiaux de l'environnement et le taux de réussite à la fin du stade II du développement des fruits.

TABLEAU VII

Evolution saisonnière des moyennes mensuelles des taux de réussite calculés sur quatre années consécutives (1968 à 1971)

Epoque des floraisons	Absence d'ombrage				Ombrage modéré			
	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Janvier .....	87,2	57,1	29,9	16,9	87,2	46,5	24,4	10,5
Février .....	71,0	41,6	26,9	20,0	86,8	48,3	30,7	22,3
Mars .....	83,2	49,6	33,0	24,8	86,0	53,3	35,4	24,6
Avril .....	86,6	53,3	34,3	25,8	86,9	56,7	30,5	18,8
Mai .....	81,3	49,9	26,2	16,8	84,1	51,7	22,6	13,2
Juin .....	83,3	51,8	23,8	15,9	83,2	51,9	22,4	10,4
Juillet .....	80,7	50,5	24,5	15,7	81,2	54,7	24,0	12,7
$\bar{x}$ des 4 années d'observations .....	83,3	51,1	29,7	21,1	85,0	53,2	27,7	16,6
Ecarts à $r 0,05$ .....	± 13,6	± 12,2	± 14,3	± 10,7	± 9,1	± 12,8	± 13,5	± 11,6

TABLEAU VIII

Evolution saisonnière annuelle du nombre moyen de fruits par arbre, aux principaux stades de leur développement, calculé sur quatre années consécutives (1968 à 1971)

Epoque des floraisons	Absence d'ombrage					Ombrage modéré				
	N	F1	F2	F3	F4	N	F1	F2	F3	F4
Janvier . . . .	5,4	4,7	3,1	1,6	0,9	6,5	5,6	3,0	1,6	0,7
Février . . . .	5,5	3,9	2,3	1,5	1,1	11,9	10,4	5,8	3,7	2,6
Mars . . . . .	35,7	29,8	17,8	11,8	8,9	39,7	34,2	21,2	14,1	9,8
Avril . . . . .	37,1	32,1	19,7	12,6	9,6	55,5	48,2	31,4	16,9	10,4
Mai . . . . .	22,7	18,5	11,3	6,0	3,8	36,2	28,6	17,6	7,7	4,5
Juin . . . . .	22,6	18,6	11,7	5,4	3,6	47,8	39,8	24,8	10,7	5,0
Juillet . . . .	11,6	9,4	5,9	2,8	1,8	15,2	12,3	8,3	3,6	1,9
Total ( $\bar{x}/an$ )	140,6	117,0	71,8	41,7	29,7	212,8	179,1	112,1	58,3	34,9

N : nouaisons

F1, 2, 3, 4 : nombre de fruits aux quatre principaux stades de leur développement

L'étude des corrélations qui peuvent exister entre les composantes climatiques essentielles et les stades ultérieurs du développement des fruits jusqu'à maturité montre qu'il existe peu de liens entre ces différents facteurs. Seule apparaît une corrélation positive entre le développement des cabosses au stade III et la durée d'insolation du mois qui le précède, avec ou sans ombrage modéré. Cette relation s'étend également à l'énergie du rayonnement lorsque l'on rend constants les données de température et le nombre de fruits développés au stade précédent.

Ces quelques résultats, tout comme ceux établis par Couprie (1972), montrent qu'il est difficile de tirer parti des informations recueillies à partir d'un système d'observation donné. Tout d'abord, l'étude physiologique des relations entre les facteurs liés à la productivité et l'environnement se heurte en général à la difficulté de choisir ceux qui sont impliqués dans les phénomènes d'interaction milieu-végétation. En outre, la réponse des plantes est difficile à interpréter à partir des seules corrélations qui peuvent exister entre elles. C'est pourquoi on a de plus en plus tendance à considérer que les recherches devraient être orientées vers la connaissance des mécanismes internes qui aboutissent à la réponse de la plante, et dont la liaison avec les facteurs du milieu environnant n'est pas nette.

La recherche systématique des corrélations entre processus biologiques et variables climatiques peut donner des indications permettant de retenir certaines hypothèses. Dans les conditions de nos observations, on remarque que la productivité finale des cacaoyers dépend en grande partie des floraisons de fin février à avril groupées sur une période d'un peu plus de deux mois après la reprise des pluies. On sait également que cette saison se caractérise

par les valeurs des températures atmosphériques et du rayonnement énergétique les plus élevées de l'année (Boyer, 1971). L'examen des résultats du tableau VIII montre que la plus grande partie de la production annuelle en fruits provient de ces floraisons. Si l'on établit le pourcentage qu'elles représentent par rapport à la récolte totale de l'année, on trouve, dans toutes les conditions stationnelles, que 70 à 75 % des fleurs sont émises pendant cette période. Les nouaisons qui en sont issues représentent 50 à 56 % des totaux annuels, et aux stades I, II, III et IV le nombre de fruits observés représente respectivement : 52 à 55 % pour les deux premiers, 60 à 65 % pour les deux suivants.

Ces chiffres semblent corroborer les résultats de l'interprétation statistique, tout au moins en ce qui

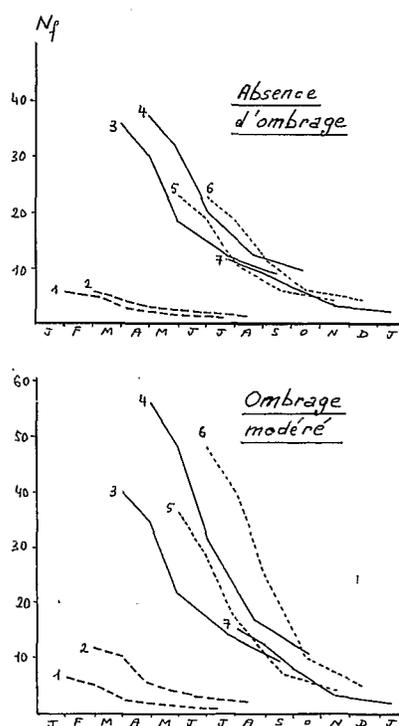


Fig. 11. — Nombre moyen de fruits/arbre ( $N_f$ ), à chaque stade de leur développement, issus des floraisons de janvier (1) à juillet (7)

concerne les nouaisons. Des températures et des radiations élevées ont un effet dépressif sur ce phénomène. A l'époque des nouaisons (mars à mai), l'humidité du sol reste proche de la rétention maximale, ce qui indique que la pluviosité ne peut constituer le facteur limitant. On peut penser qu'il s'agit là d'un effet radiatif et thermique, comme le laissent

supposer les résultats du tableau V. L'effet dépressif de ces composantes climatiques se manifeste peut-être en abaissant l'hydratation des tissus au-dessous de la turgescence maximale, ce qui aurait pour effet de modifier les propriétés physico-chimiques des cellules en voie de différenciation et les réactions métaboliques impliquées dans ce phénomène.

## FLÉTRISSEMENT PHYSIOLOGIQUE DES CHÉRELLES

Au cours des deux premiers stades du développement des fruits, il se produit des chutes par jaunissement et flétrissement des chérelles, qui représentent globalement une perte d'environ la moitié du nombre des fruits noués.

L'examen des résultats du tableau VII montre que le taux des chutes varie très peu d'une saison à l'autre et qu'il est sensiblement le même pour les jeunes fruits issus ou non de la période principale des floraisons.

D'après l'analyse statistique des données recueillies, il existe une faible corrélation positive entre le nombre de fruits capables d'atteindre la fin du premier stade de développement et les radiations énergétiques du mois précédent. Mais cette relation est de peu de valeur, puisqu'elle ne se retrouve plus au stade suivant.

En Ouganda, Couprie (1972) a examiné ce phénomène suivant deux voies parallèles, étant donné qu'il s'échelonne dès la nouaison des premiers fruits et pendant une partie de leur développement. Il appelle « dessèchement actuel » le nombre de fruits perdus au cours d'une semaine, celle-ci étant prise comme unité de temps, et « dessèchement calculé » le rapport entre le nombre de fruits desséchés (quelle que soit la date) et celui des nouaisons correspondant à une semaine déterminée. Dans le premier cas, il semble que le « dessèchement actuel » ne soit pas lié de façon significative aux composantes essentielles de l'environnement, ce qui va dans le sens de nos propres observations. L'auteur en déduit que le flétrissement des chérelles doit être essentiellement lié à des facteurs internes, confirmant en cela certaines hypothèses émises, notamment par Alvim (1965). Par contre, Couprie trouve que le « dessèchement calculé » est lié négativement aux radiations et aux pluies des huit semaines ainsi qu'aux températures moyennes des deux semaines précédant la nouaison. Selon lui, ces résultats s'accorderaient encore avec l'hypothèse émise par Alvim et selon laquelle le développement des chérelles dépendrait des processus de formation et de transport des glucides, liés aux radiations et à la pluviosité des huit semaines précédentes.

Par conséquent, et bien que des corrélations ne prouvent pas des relations de cause à effet, elles peuvent dans certains cas permettre d'en retenir l'hypothèse. Tout jusqu'à présent semble bien

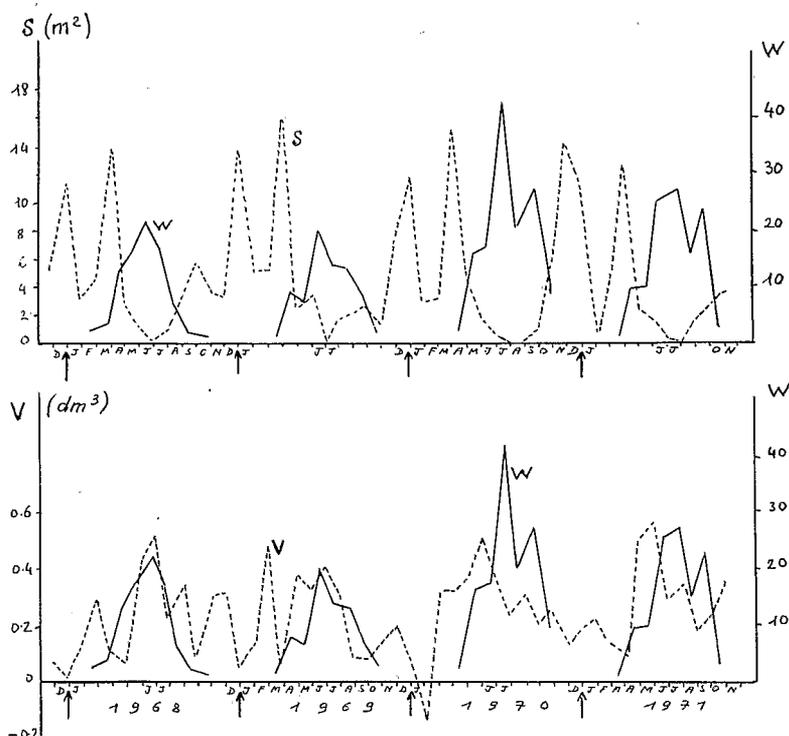
concourir à démontrer que ces chutes ont bien des causes physiologiques d'origine interne. A ce sujet, de nombreuses hypothèses ont été émises. On a pu notamment croire qu'elles pouvaient être dues à une influence hormonale.

Dans des expériences réalisées en Colombie, Gardner et Naundorf (1950) diminuaient le pourcentage de chute de jeunes fruits par pulvérisation de phytohormones. Mais ces résultats ne furent pas retrouvés par Murray (1952) à Trinidad. Une autre théorie admettait que ces pertes étaient la conséquence d'une compétition entre fruits (Nichols, 1958). Mais dans ce cas, le pourcentage des pertes devrait croître avec le nombre de fruits portés par les arbres, ce qui n'apparaît pas dans les tableaux VII et VIII. On peut voir en effet que le taux des pertes n'augmente pas pour les fructifications issues des floraisons estivales (mai à juillet), malgré l'importance du nombre de fruits à tous les stades de développement, issus des floraisons antérieures.

A l'heure actuelle, on admet plutôt que ces pertes dépendent d'une compétition entre le développement des fruits et les poussées foliaires, d'où résulteraient des carences en glucides (Alvim, 1965). Bien que Couprie (1972) ait pu établir que les périodes où le flétrissement des chérelles est le plus élevé coïncident avec celles où se produisent le plus de poussées foliaires, cette relation n'apparaît pas dans les conditions de nos observations. On remarque en effet que le plus grand nombre de pertes par flétrissement physiologique se produit de mai à juillet, avec un maximum très net en juin, période au cours de laquelle il n'y a pratiquement plus d'émission de feuilles nouvelles (fig. 12, p. 25). L'arbre au contraire possède à cette époque un feuillage abondant, où dominant les feuilles ayant atteint le stade de maturité au cours duquel elles sont capables de manifester une activité assimilatrice maximale, s'il existe les conditions requises pour qu'elle se réalise. Des analyses minérales des teneurs en éléments majeurs ont montré qu'il n'y a aucune différence nette entre lots de fruits sains et lots de fruits atteints de flétrissement. Alvim (1965) a certainement émis l'hypothèse la plus vraisemblable quand il pense que ces pertes sont dues à une carence en glucides. A Bahia, il estime qu'il faut neuf à dix feuilles (soit une surface assimilatrice de 12 dm<sup>2</sup> environ) pour alimenter une jeune chérelle en début

Fig. 12. — Relation entre l'activité végétative et les chutes de fruits par flétrissement physiologique chez des cacaoyers cultivés sous ombrage modéré.

S : Surface foliaire/arbre } augmentation  
 V : Volume du bois/arbre } périodique  
 W : Nombre de fruits tombés (stades I et II)/arbre



de croissance (stade I). Par la suite, ce nombre augmente avec la taille du fruit. Il admet donc que trente-cinq à quarante feuilles (soit sensiblement  $0,5 \text{ m}^2$ ) sont nécessaires pour alimenter un fruit pendant toute sa vie jusqu'à maturité, si l'on considère que le taux d'assimilation nette des feuilles est d'environ  $100 \text{ mg/dm}^2/\text{semaine}$  et que l'augmentation moyenne en matière sèche d'un fruit est de  $5 \text{ g}$  par semaine.

Par conséquent, deux groupes de facteurs principaux sont susceptibles de faire varier le nombre de fruits capables d'assurer leur subsistance sur l'arbre : la surface assimilatrice disponible pour le développement des fruits (une partie étant utilisée pour l'activité de croissance végétative), et le taux net d'assimilation photosynthétique. Dans le premier cas nous avons vu, dans les conditions de nos observations, que la croissance des feuilles ne concurrence pas, le plus souvent, le développement des fruits au cours des stades I et II. Par contre, cette compétition peut s'exercer au niveau de la croissance du bois en épaisseur (activité cambiale), puisque les époques optimales de cette activité végétative alternent avec celles de la croissance terminale. Les graphiques inférieurs de la figure 12 montrent en effet qu'il peut y avoir coïncidence entre certains maxima d'activité cambiale et de chute des fruits aux stades I et II. Par conséquent, on peut penser que des quantités plus ou moins importantes de produits d'assimilation sont utilisées au niveau des charpentes et peuvent donc faire défaut aux fruits en voie de développement, à certaines époques de l'année.

Bien qu'il n'existe aucune base quantitative qui

puisse servir de support à cette hypothèse, l'arrêt du développement des chérelles, par insuffisance d'apports en aliments d'assimilation, peut être dû en outre à une diminution du taux net de photosynthèse. On sait en effet que le cacaoyer manifeste une sensibilité photique particulière aux variations du rayonnement ambiant (Lemée, 1956). Il est possible que des variations journalières et saisonnières importantes de cette composante climatique puissent, indépendamment de l'alimentation en eau, induire des mouvements de fermeture des stomates.

D'après nos propres observations, il est en outre probable que toutes les chutes qui se produisent, notamment au début du stade I, n'ont pas uniquement des causes physiologiques et nutritionnelles. On sait qu'au début de leur développement, tout de suite après la nouaison, les très jeunes chérelles, et surtout le pédoncule qui les porte, sont particulièrement fragiles à l'action des chocs (pluies, vent). C'est également l'avis de Miller (1954), qui fait la même observation en Colombie. Il est donc probable que les divers auteurs qui ont étudié ce problème désignent, sous le terme de « chérelle wilt », toutes les chutes de jeunes fruits, même si elles ont des causes accidentelles. C'est ainsi que Couprie (1972) établit qu'en Ouganda 40 % des pertes se produisent au cours des deux premières semaines suivant la nouaison.

Si l'hypothèse de la compétition nutritionnelle est la plus vraisemblable, il est douteux qu'elle puisse exercer des effets aussi intenses dans un délai aussi court après la nouaison des fleurs. Nous avons observé, dans les aires installées pour recueillir les

débris végétaux, qu'une proportion importante de très jeunes chérelles tombées au cours des premières semaines suivant la nouaison étaient encore vertes, et ne présentaient aucun des symptômes

classiques de jaunissement et flétrissement qui caractérisent les fruits atteints de « chérelle wilt ». Leur apparence de fruits sains semble bien corroborer la cause accidentelle de leur chute.

## INFLUENCE DE L'OMBRAGE SUR LA PRODUCTION EN FRUITS

L'ombrage léger ou modéré augmente très significativement le nombre de fleurs émises par arbre, mais ne semble avoir aucune influence nette sur le nombre de fruits noués, à floraison constante. Ce nombre en effet dépend essentiellement des quantités de fleurs émises et le taux des nouaisons évolue saisonnièrement d'une façon parallèle dans ces deux conditions stationnelles types (fig. 8).

Au cours des stades ultérieurs, aucune différence nette n'apparaît entre les fructifications des arbres subissant ou non l'influence d'un ombrage modéré. On peut donc dire que le nombre de fruits sensiblement plus important à tous les stades chez les arbres sous ombrage modéré est dû à une abondance plus grande des floraisons. Le tableau VII en effet montre que les taux de réussite sont très voisins à presque tous les stades. Donc, l'ombrage ne semble pas avoir

d'influence sur le pourcentage des chutes par flétrissement physiologique. Par contre, et ce fait est bien connu, il élève sensiblement les pertes dues aux attaques cryptogamiques (Muller, 1968). En fait, il n'est pas démontré de façon formelle que la productivité supérieure des cacaoyers sous ombrage modéré soit due à cet effet stationnel particulier. Le petit nombre de sujets en observation et leur hétérogénéité en âge et origine génétique peuvent être la cause de différences individuelles importantes. Seule une étude de l'activité photosynthétique dans ces deux conditions types et avec un matériel clonal pourrait démontrer si l'assimilation nette est annuellement supérieure sous ombrage modéré, ce qui semble peu plausible étant donné que les surfaces foliaires y sont sensiblement moins élevées que chez les arbres soustraits à cette influence.

## DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Comme les phénomènes de croissance végétative auxquels elles sont liées, les diverses phases de l'activité générative des cacaoyers obéissent en général à un rythme saisonnier, qui semble, à première vue, en relation directe avec les facteurs primordiaux du milieu environnant.

Dans les conditions de nos observations, l'étude de l'émission des fleurs confirme bien ce qui est admis habituellement. Le rétablissement d'une saison pluvieuse est indispensable pour que cette activité puisse se manifester pleinement, et son intensité est liée positivement et d'une façon très hautement significative aux moyennes thermiques du même mois et de celui qui les précède. Mais en réalité ces corrélations ne prouvent pas une relation de cause à effet puisqu'on ne peut établir une valeur constante de « seuil thermique », au-dessous de laquelle la floraison est impossible, valable pour toutes les conditions de développement des cacaoyers. En Ouganda, Couprie trouve que la floraison des cacaoyers varie en fonction inverse de l'écart moyen journalier des températures. Dans les conditions de nos observations, la période de l'année au cours de laquelle cette valeur est la plus basse se trouve être la saison estivale qui se caractérise par des floraisons presque nulles. Néanmoins, l'anthèse, stade final et apparent d'une série de transformations internes, ne se manifeste que s'il existe les conditions requises pour qu'elle puisse se réaliser. Une connaissance précise de la biologie florale des

cacaoyers permettrait d'établir d'intéressantes relations entre l'induction florale, les diverses étapes de croissance des bourgeons transformés irréversiblement et les composantes essentielles du microclimat. Ceci permettrait peut-être d'expliquer pourquoi le nombre moyen de fleurs émises par arbre croît très significativement quand on passe de l'absence d'ombrage à une exposition sous ombrage naturel modéré, car il est possible que les conditions thermiques requises soient différentes pour obtenir un déroulement normal des diverses étapes du développement floral, depuis l'initiation jusqu'à l'anthèse. Il est probable en effet que ce plus grand nombre de fleurs, si le fait peut être confirmé par d'autres observations sur un matériel végétal moins hétérogène, est dû à l'exposition différente des ramifications secondaires aux radiations solaires. A ce niveau, on a pu constater en effet que le nombre total de fleurs émises en une année sous ombrage était de 60 à 70 % supérieur à celui des arbres exposés en pleine lumière.

En fait, la productivité des cacaoyers ne dépend pas toujours de l'intensité des floraisons, puisqu'il existe des cas d'arbres stériles qui fleurissent intensément et presque toute l'année, mais des possibilités de nouaison à chaque période d'émission florale. L'analyse des données recueillies a montré que l'intensité de ce phénomène est en corrélation positive très étroite avec la pluviosité du même mois et celle du mois précédent. Par contre les facteurs

radiatifs et surtout thermiques ont une action négative marquée, mais qui disparaît avec les valeurs du mois précédant les nouaisons.

S'il existe une concordance avec les résultats obtenus par Couprie en Ouganda, qui constate l'influence prépondérante de la pluviosité, cet auteur a néanmoins établi que la nouaison était liée positivement d'une façon hautement significative aux radiations et températures des deux semaines précédentes. Il est donc probable qu'un degré d'hydratation élevé des tissus, proche de la turgescence maximale, soit nécessaire pour que s'effectue la nouaison des fleurs fécondées. Comme par ailleurs les nouaisons diminuent fortement pendant les périodes de sécheresse relative à forte insolation, les résultats obtenus par Couprie montrent que ses observations ont été effectuées dans une zone dépourvue de saison sèche. Il se trouve donc confirmé, comme le remarque cet auteur, que l'action d'une composante climatique prépondérante, qui agit comme facteur limitant de certaines fonctions physiologiques, risque de ne pas avoir le même rôle dans des conditions écologiques différentes.

L'étude des principales étapes du développement des fruits, que l'on peut caractériser par quatre stades principaux, montre qu'une faible proportion de fleurs nouées arrive au stade final de maturité. Au cours des deux premiers stades, c'est-à-dire pendant les huit à dix premières semaines, il se produit des pertes par jaunissement et flétrissement des jeunes fruits, qui représentent en moyenne près de la moitié du nombre total de nouaisons. Dans les conditions de nos observations, ce pourcentage n'offre que des variations relativement faibles, qui peuvent être saisonnières, annuelles ou stationnelles. Par contre, les écarts individuels peuvent être beaucoup plus élevés.

L'analyse statistique des données recueillies au cours de cette période dite de « flétrissement physio-

logique des chérelles » a montré qu'il n'est pas possible d'établir des relations nettes entre l'importance de ce phénomène et les variations des composantes climatiques essentielles. Seules des corrélations positives existent entre la valeur de la radiation ambiante et le nombre de fruits capables d'atteindre la fin du stade I (quatre premières semaines). Ces résultats s'accordent en partie avec ceux de Couprie, qui trouve que le « dessèchement calculé » est lié négativement aux radiations des huit semaines et aux températures des deux semaines précédant la nouaison.

Les pertes en fruits, principalement aux premiers stades de leur développement suivant la nouaison, ont donc des causes internes liées au métabolisme général de la plante. Bien qu'une certaine proportion de ces chutes puisse avoir des causes accidentelles, spécialement au cours des deux premières semaines où la fragilité des fruits aux agents externes est très grande, il reste néanmoins incontestable que la plus grande partie des pertes est due à des causes physiologiques encore mal connues.

Parmi toutes les hypothèses émises, celle d'une carence en glucides et autres produits élaborés par l'activité photosynthétique est la plus vraisemblable (Alvim, 1965). Elle serait le résultat de compétitions pour ces matières au sein même de la plante. Dans le cas où elle a une surface assimilatrice insuffisante, la quantité d'éléments élaborés ne serait pas assez grande pour assurer à la fois les besoins de l'activité végétative et le développement de tous les fruits présents sur l'arbre. Il est également possible que la sensibilité photique particulière des cacaoyers aux variations du rayonnement ambiant puisse induire des mouvements de fermeture des stomates, d'où s'ensuivrait une diminution corrélative de l'activité photosynthétique. Mais aucune base quantitative ne peut servir de support à cette hypothèse jusqu'à présent.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALVIM (P. de T.), 1952. — Some physiological studies at the Inter-American Cacao Center. *Int. Am. Inst. Agr. Sc. (Turrialba)*, 19, 13 p.
- ALVIM (P. de T.), 1957. — Factores que controlam os lançamentos do cacauero. 6th Int. Am. Cacao Conf. (Bahia), p. 117-125.
- ALVIM (P. de T.), 1965. — Ecophysiology of the cacao tree. 1<sup>re</sup> Conf. Intern. Rech. Cacaoyères (Abidjan), p. 23-35.
- ALVIM (P. de T.), MACHADO (A. D.), GRANGIER (A.), 1967. — Alguns estudos sobre as relações de água, solo e crescimento do cacauero. 2<sup>o</sup> Conf. Intern. Rech. Cacaoyères (Bahia), p. 316-324.
- BLACK (J. N.), 1963. — The inter-relationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover. *Aust. J. Agr. Res.*, 14, 1, p. 20-38.
- BRAUDEAU (J.), 1969. — Le cacaoyer. *Techn. Agr. et Prod. Trop.* (coll. dirigée par R. Coste), Ed. Maisonneuve et Larose (Paris), XVII, 304 p.
- BOYER (J.), 1968. — Influence de l'ombrage artificiel sur la croissance végétative, la floraison et la fructification des caféiers Robusta. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XII, n<sup>o</sup> 4, p. 302-320.
- BOYER (J.), 1970. — Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers cultivés au Cameroun. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIV, n<sup>o</sup> 3, p. 189-202.
- BOYER (J.), 1971. — Etude des principales composantes du microclimat d'une cacaoyère au Cameroun. Importance écologique des variations spatiales et saisonnières. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n<sup>o</sup> 4, p. 275-300.
- BROUGHAM (R. W.), 1956. — Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Aust. J. Agr. Res.*, 7, p. 377-388.
- COUPRIE (F.), 1972. — Etude de certains aspects de l'écophysologie du cacaoyer liés à sa productivité en Ouganda. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XVI, n<sup>o</sup> 1, p. 31-43.

- GARDNER (V. R.), NAUNDORF (G.), 1950. — Influencia de las diversas fitohormonas sobre la caída prematura y marchitamiento de los frutos juvenes. *Notas Agronómicas* (Palmira, Colombia), 3.
- GUERS (J.), 1971. — Influence de l'éclaircissement sur la morphologie et la physiologie des feuilles du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XV, n° 3, p. 191-202.
- KOZLOWSKI (T. T.), PETERSON (T. A.), 1962. — Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees. *Bot. Gaz.*, p. 124, 146.
- LARSON (P. R.), 1964. — Contribution of different-aged needles to growth and wood formation of young red pines. *Forest. Sci.*, 12, 225 p.
- LEMÉE (G.), 1956. — Recherches écophysiologicals sur le cacaoyer. *Rev. Gen. Bot.*, 63, p. 41-94.
- LIPHSCHITZ (N.), WAISEL (Y.), 1970. — Effects of environment on relations between extension and cambial growth of *Populus euphratica* Oliv. *New Phytol.*, 69, p. 1059-1064.
- MILLER (R. M.), 1954. — Un nuevo factor para el marchitamiento de frutos juvenes de cacao. *Cacao en Colombia* (Palmira), III.
- MILTHORPE (F. L.), 1956. — The growth of leaves. London, Butterworths Scientific Publications.
- MULLER (R. A.), 1968. — Etat des recherches sur la pourriture brune des cabosses du cacaoyer due à *Phytophthora palmivora* en République fédérale du Cameroun. Doc. int. IFCC, Cameroun.
- BOYER (J.). — **Etude écophysiological du développement de cacaoyers cultivés au Cameroun. I. Relations entre le cycle climatique annuel et l'activité végétative. II. Influence des facteurs climatiques prépondérants sur la floraison et la fructification.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XVIII, n° 1, janv.-mars 1974, p. 3-30, fig., tabl., réf.
- MURRAY (D. B.), 1952. — The effect of mineral injections and hormone sprays on flower setting and fruit development in cocoa. Rep. on Cacao Res., Trinidad.
- MURRAY (D. B.), 1955. — Climatic requirements of cacao with particular reference to shade. Cacao Conf. (London), p. 17-22.
- MURRAY (D. B.), 1961. — Soil moisture and cropping cycles in cacao. Rep. on Cacao Res., Trinidad (1959-60), p. 18-22.
- MURRAY (D. B.), SALE (P. J. M.), 1967. — Physiological research on cacao in Trinidad. 2° Conf. Intern. Rech. Cacaoyères (Bahia), p. 311-315.
- MURRAY (D. B.), SPURLING (A. T.), 1964. — Effect of temperature on growth. Rep. on Cacao Res., Trinidad (1963), p. 42-47.
- NICHOLS (R.), 1958. — The growth substances of the cacao. Rep. on Cacao Res. 1957-58, Trinidad.
- RHOADS (F. M.), BLOODWORTH (M. E.), 1964. — Area measurement of cotton leaves by a dry-weight method. *Agron. J.*, 56, 5, p. 520-522.
- SALE (P. J. M.), 1967. — Effect of temperature on growth. Rep. on Cacao Res., Trinidad (1966), p. 33-38.
- SKIDMORE, 1928. — Indications of existing correlation between the rainfall and the number of pods harvested. Year-Book 1928, Gold Coast.
- WATSON (D. J.), 1952. — The physiological basis of variation in yield. *Adv. in Agron.*, IV, p. 101-145.
- WATSON (D. J.), 1958. — The dependance of net assimilation rate on leaf area index. *An. of Bot.*, 22, p. 37-54.
- BOYER (J.). — **Eco-physiological study of the development of cocoa trees cultivated in the Cameroon. I. Relationships between the annual climatic cycle and vegetative activity. II. Influence of governing climatic factors on flowering and fructification.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XVIII, n° 1, janv.-mars 1974, p. 3-30, fig., tabl., réf.

L'auteur présente ici les résultats de quatre années consécutives d'observations (1967-1972) effectuées dans une cacaoyère possédant la majorité des caractères de l'environnement typique de la cacaoyère camerounaise.

Les arbres, âgés d'une trentaine d'années, constituent une population très hétérogène de Trinitario, où domine le caractère Amelonado.

Trois conditions différentes ont été retenues : absence d'ombrage naturel, ombrage léger, ombrage moyen ou modéré.

Les observations biométriques relatives à la croissance ont été effectuées sur vingt arbres par condition étudiée : rythme et intensité des poussées et des chutes de feuilles par relevés hebdomadaires, croissance des troncs et branches en épaisseur (activité cambiale) par mesures mensuelles.

Les paramètres climatiques qui semblent les plus liés aux processus biologiques étudiés sont : la pluviosité, la durée d'insolation et la moyenne diurne des maxima de température au niveau des troncs.

Le déterminisme du phénomène des poussées foliaires est lié positivement à l'action énergétique du rayonnement ambiant, ceci toutes les fois que l'humidité du sol ne constitue pas le facteur limitant de la croissance.

L'étude de l'activité cambiale calculée par la croissance volumique du bois et la croissance diamétrale des troncs et branches montre qu'il existe une relation positive entre cette activité et la croissance apicale des mois précédents. A chaque période optimale de poussées foliaires correspond, un ou deux mois plus tard, un maximum d'activité cambiale ; l'action des facteurs de l'environnement sur la croissance du bois en épaisseur est indirecte et s'exercerait par l'intermédiaire de l'activité physiologique apicale.

L'indice de surface foliaire des cacaoyers sous ombrage naturel est inférieur à celui des cacaoyers non ombragés.

Au cours de la seconde partie de cette étude, l'auteur

In this paper, the author presents the results of observations made during four consecutive years (1967-1972) in a cocoa tree plantation having the majority of characteristics of the typical environment of the Cameroon cocoa tree plantation.

The trees, approximately thirty years of age, comprise a very heterogeneous Trinitario population in which the Amelonado characteristic dominates.

Three different conditions were retained : absence of natural shade, light shade, average or moderate shade.

The biometric observations relating to growth were made on twenty trees per condition studied : rhythm and intensity of growth and fall of leaves by weekly recording, growth of trunks and branches as regards thickness (cambial activity) through monthly measurements.

The climatic parameters which seem to be the most closely connected to the biological processes studied were : amount of precipitation, duration of insolation and the diurnal average of temperature maxima at the level of the trunks.

The determinism of the foliar growth phenomenon is connected in a positive manner with the energetic action of surrounding radiation, this being the case whenever the humidity in the soil does not comprise the limiting factor of growth.

The study of cambial activity calculated by the volume growth of the wood and the diametrical growth of the trunks and branches shows that there exists a positive relationship between this activity and the apical growth of the preceding months. At each optimum period of foliar growth, there corresponds, one or two months later, a maximum of cambial activity ; the action of environmental factors on the growth of the wood, as regards thickness, is indirect and might occur through the agency of apical physiological activity.

cherche à établir les corrélations qui peuvent exister entre les principaux processus biologiques internes dont dépendent la productivité du cacaoyer et les principales variables du milieu environnant (pluviosité, température, rayonnement solaire).

Les caractéristiques du milieu et des populations étudiées sont identiques à celles de la première partie de l'article.

Les observations sur la floraison sont basées sur des relevés effectués selon une fréquence de huit à dix jours, à trois niveaux caractéristiques de la charpente (tronc, branches principales, ramifications secondaires). Les températures sont en corrélation positive avec l'intensité des floraisons, quelles que soient les conditions stationnelles. La connaissance des processus physiologiques antérieurs à la floraison même, ainsi que l'étude des données climatiques correspondant à cette période d'activité générative permettraient cependant de meilleures corrélations entre floraison et données climatiques.

Il existe toujours une corrélation positive entre nouaison et pluviosité, aux seuils de probabilité 0,05 et 0,01 ; par contre la relation entre nouaison et températures atmosphériques ou radiations est négative pour le mois de la nouaison et disparaît pour le mois précédant celle-ci.

L'auteur étudie ensuite les relations entre les principaux facteurs climatiques de l'environnement et le « taux de réussite » à la fin des quatre principaux stades de développement des cabosses, qui exprime le pourcentage des fruits qui subsistent par rapport aux nombres de nouaisons.

Les pertes par flétrissement physiologique offrent les valeurs les plus constantes d'une année à l'autre et semblent indépendantes des conditions climatiques. Les pertes dues au *Phytophthora palmivora*, qui ont lieu surtout au cours des derniers stades de développement des fruits, sont beaucoup plus variables d'une année à l'autre, car ce parasite est sensible aux variables climatiques.

Le flétrissement physiologique des chérelles pourrait être dû soit à une compétition entre l'activité cambiale et le développement des fruits, soit à une carence en glucides consécutive à la diminution relative des surfaces foliaires assimilatrices et à l'augmentation en matière sèche des cabosses, soit simplement à la fragilité des pédoncules.

Le nombre de fruits sensiblement plus important chez les cacaoyers sous ombrage modéré que chez ceux sous ombrage léger semble dû à une abondance plus grande des floraisons dans la première des conditions stationnelles.

BOYER (J.). — Oekologisch-physiologische Untersuchung der Entwicklung der in Kamerun angebauten Kakaobäume. I. Beziehung zwischen dem jährlichen Klimazyklus und der vegetativen Tätigkeit. II. Einfluss der vorherrschenden Klimafaktoren auf die Blüte und die Fruchtbildung. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XVIII, n° 1, janv.-mars 1974, p.3-30, fig., tabl., réf.

Der Autor legt hier die Ergebnisse von vier aufeinanderfolgenden Beobachtungsjahren (1967-1972) dar, während welcher Beobachtungen in einer Kakaopflanzung vorgenommen wurden, die die meisten der Merkmale der typischen Umgebung der kamerunischen Kakaopflanzung aufweist.

Die etwa dreissig Jahre alten Bäume bilden eine äusserst heterogene Population von Trinitario in welcher das Merkmal Amelonado vorherrscht.

Drei verschiedene Bedingungen wurden in Betracht gezogen : Abwesenheit natürlicher Beschattung, leichte Beschattung, mittlere oder mässige Beschattung.

Die biometrischen sich auf das Wachstum beziehenden Beobachtungen wurden an zwanzig Bäumen bei geprüfter Bedingung vorgenommen : Rythmus und Stärke des Blättertriebs und des Blätterfalls durch wöchentliche Aufzeichnung, Wachstum der Stämme und Zweige in die Dicke (Wechseltätigkeit) durch monatliche Messungen.

The cocoa tree foliar surface index under natural shade is lower than that of unshaded cacao trees.

In the second part of this study, the author tries to establish the correlations which may exist between the main internal biological processes which govern the productivity of the cocoa tree and the main variables in the environment (rainfall, temperature, solar radiation).

The characteristics of the environment and of the populations studied are identical with those mentioned in the first part of the article.

The observations on flowering are based on readings made, with a frequency of eight to ten days, at three characteristic levels of the framework (trunk, main branches, secondary ramifications). The temperatures are positively correlated with the intensity of flowerings, whatever the stationnal conditions may be. Knowledge of the physiological processes which precede the flowering itself, as well as the study of the climatic data corresponding to that period of generative activity, would lead however, to better correlations between flowering and climatic data.

There is always a positive correlation between fruit-setting and rainfall, at the probability thresholds of 0.05 and 0.01 ; on the other hand, the relationship between fruit-setting and atmospheric temperatures or radiations is negative for the month of the setting of fruit and disappears for the month preceding it.

The author then studies the relationships between the main climatic factors of the environment and the « success rate » at the end of the four main stages of development of the cocoa pods, which expresses the percentage of fruits still existing with respect to the number of fruit settings.

The losses through physiological withering give the most constant values from one year to the next and seem to be independent of climatic conditions. The losses due to *Phytophthora palmivora* which occur especially during the latter stages of development of the fruits, are considerably more variable from one year to the next, for this parasite is susceptible to climatic variables.

The physiological withering of cherelles might be due either to competition between cambial activity and the development of fruits, to a glucide deficiency following a relative decrease in assimilating foliar surfaces and to the increase in dry-matter of the cocoa pod, or simply to the fragility of the stems.

The number of fruits, which is substantially greater for cocoa trees under moderate shading than for those under light shading seems to be due to a greater abundance of flowerings in the first of the stationnal conditions.

BOYER (J.). — Estudio ecofisiológico del desarrollo de los cacao cultivados en Camerún. I. Relaciones entre el ciclo climático anual y la actividad vegetativa. II. Influencia de los factores climáticos preponderantes sobre la floración y la fructificación. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XVIII, n° 1, janv.-mars 1974, p. 3-30, fig., tabl., réf.

El autor relata en este trabajo los resultados de cuatro años sucesivos de observaciones (1967-1972) hechas en un cacaotal que presenta la mayor parte de los caracteres del ambiente típico del cacaotal camerunés.

Los árboles, de unos treinta años de edad, constituyen una población muy heterogénea de Trinitario en la cual domina el carácter Amelonado.

Se consideran tres condiciones : falta de sombra natural, sombra ligera, sombra mediana o moderada.

Las observaciones biométricas relativas al crecimiento se efectuaron en veinte árboles, en cada condición estudiada : el ritmo e intensidad de los brotes y caídas de las hojas observados cada semana ; el aumento del espesor de los troncos y de las ramas (actividad cambial), siendo hechas cada mes las mediciones.

Los parámetros climáticos que parecen más ligados a los procesos biológicos estudiados son : la pluviosidad,

Die Niederschlagsmenge, die Besonnungsdauer und der Tagesdurchschnitt der Höchsttemperaturen auf gleicher Höhe wie die Stämme sind die klimatischen Parameter die am meisten mit den untersuchten biologischen Vorgängen verknüpft sind.

Der Determinismus der Erscheinung der Blättertriebe ist positiv mit der Energietätigkeit der umgebenden Ausstrahlungen verbunden und zwar jedesmal wenn die Bodenfeuchtigkeit nicht den das Wachstum begrenzenden Faktor bildet.

Die Untersuchung der durch das räumliche Wachstum des Holzes und das Wachstum des Durchmessers der Stämme und Zweige berechneten Wechseltätigkeit zeigt dass eine positive Beziehung zwischen dieser Tätigkeit und dem gipfelständigen Wachstum der vorhergehenden Monate besteht. Jeder optimalen Periode der Blättertriebe entspricht ein oder zwei Monate später eine maximale Wechseltätigkeit; die Umgebungsfaktoren wirken in indirekter Weise auf das Wachstum des Holzes in die Dicke und diese Wirkung soll durch Vermittlung der gipfelständigen physiologischen Tätigkeit ausgeübt werden.

Der Index der Blattfläche der Kakaobäume unter natürlicher Beschattung ist geringer als jener der nicht beschatteten Kakaobäume.

Im zweiten Teil dieser Untersuchung bemüht sich der Autor die Korrelationen, die zwischen den wichtigsten biologischen internen Vorgängen von den die Produktivität des Kakaobaums abhängt und den hauptsächlichsten Variablen der Umwelt (Niederschlagsmenge, Temperatur, Sonnenbestrahlung) bestehen können zu ermitteln.

Die Merkmale der untersuchten Umgebung und Populationen sind mit denen des ersten Teils identisch.

Die Beobachtungen über die Blüte fassen auf Erhebungen, die jeden achten oder zehnten Tag auf drei charakteristischen Höhen des Gerippes (Stamm, Hauptzweige, Seitenverzweigung) angestellt wurden. Die Temperaturen stehen in positiver Korrelation mit der Blütenstärke welches die Standortbedingungen sein mögen. Die Kenntnis der der Blüte vorhergehenden physiologischen Vorgänge sowie die Untersuchung der klimatischen Merkmale welche dieser Periode erzeugender Tätigkeit entsprechen würden bessere Korrelationen zwischen der Blüte und den klimatischen Merkmalen erlauben.

Es besteht stets eine positive Korrelation zwischen dem Fruchtansatz und der Niederschlagsmenge mit Wahrscheinlichkeitsschwellen von 0,05 und 0,01; dagegen ist die Beziehung zwischen Fruchtansatz und Lufttemperatur oder Strahlungen für den Monat des Fruchtansatzes negativ und verschwindet für den dem Fruchtansatz vorhergehenden Monat.

Der Autor untersucht sodann die Beziehungen zwischen den wesentlichen Klimafaktoren der Umgebung und dem «Erfolgsgrad» am Ende der vier hauptsächlichsten Entwicklungsstadien der Schoten, der den Prozentsatz der noch vorhandenen Früchte im Vergleich zur Zahl der Fruchtansätze ausdrückt.

Die Verluste durch physiologisches Welken bieten die am meist konstanten Werte von einem Jahr zum anderen und scheinen unabhängig von den klimatischen Verhältnissen zu sein. Die Verluste durch *Phytophthora palmivora*, die sich besonders während der letzten Entwicklungsstadien der Früchte ereignen schwanken vielmehr von einem Jahr zum anderen, denn dieser Schädling ist empfindlich gegen klimatische Variablen.

Das physiologische Welken der nicht entwickelten Schoten könnte entweder durch einem «Wetteifer» zwischen der Tätigkeit des Cambiums und der Entwicklung der Früchte oder durch einen Mangel an Kohlenhydrate infolge der relativen Verringerung der assimilierenden Blattflächen und der Erhöhung der Trockensubstanz der Schoten oder einfach durch die Zerbrechlichkeit der Fruchstengel bewirkt sein.

Die grössere Zahl der Früchte bei den mässig beschatteten Kakaobäumen als bei den leicht beschatteten scheint einer grösseren Fülle an Blüten bei der ersten der Standortbedingungen zuzuschreiben sein.

la duración de la insolación y la media diurna de las temperaturas máximas al nivel de los troncos.

El determinismo del fenómeno de los brotes foliares se halla ligado positivamente a la acción energética de la radiación ambiente, verificándose ésto cada vez que la humedad del suelo no constituye el factor limitante del crecimiento.

El estudio de la actividad cambial, que se determina calculando el aumento de volumen de la leña y el crecimiento diametral de los troncos y ramas, evidencia la existencia de una relación positiva entre dicha actividad y el crecimiento apical durante los meses anteriores. A cada período óptimo de brotes foliares corresponde uno o dos meses más tarde una actividad cambial máxima; la acción de los factores ambientales sobre el aumento del espesor de la leña es indirecta y se verificaría a través de la actividad fisiológica apical.

El índice de área foliar de los cacaos bajo sombra natural es inferior al índice de los cacaos sin sombra.

En la segunda parte del presente estudio, el autor trata de determinar las correlaciones que puedan existir entre los principales procesos biológicos internos de los que depende la productividad del cacao y las principales variables del ambiente (pluviosidad, temperatura, radiaciones del sol).

Las características del medio y de las poblaciones examinadas son idénticas a las de la primera parte del estudio.

Los datos relativos a la floración se basan en observaciones hechas cada ocho o diez días en tres niveles característicos de la armazón (tronco, ramas principales y ramos secundarios). Las temperaturas se hallan en correlación positiva con la intensidad de las floraciones cualesquiera estén las condiciones estacionales. El conocimiento de los procesos fisiológicos anteriores a la misma floración y el estudio de los datos climáticos correspondientes a dicho período de actividad generadora contribuirían, sin embargo, a mejores correlaciones entre floración y datos climáticos.

Existe siempre una correlación positiva entre el cuajarse y la pluviosidad, con límites de probabilidad de 0,05 y 0,01; pero se encuentra una relación negativa entre el cuajarse y las temperaturas atmosféricas o las radiaciones durante el mes en que se verifica el cuajarse, no observándose dicha relación durante el mes anterior.

Después, el autor estudia las relaciones que existen entre los principales factores climáticos del ambiente y el «porcentaje de logro» al fin de los principales cuatro estados de desarrollo de las mazorcas, siendo este porcentaje el de los frutos que se forman al cuajarse.

Las pérdidas debidas al marchitamiento fisiológico dan los valores más constantes de un año a otro y parecen ser independientes de las condiciones climáticas. Las pérdidas causadas por *Phytophthora palmivora*, que ocurren sobre todo durante los últimos estados de desarrollo de las mazorcas, varían más de un año a otro ya que este parásito es susceptible a las variaciones climáticas.

El marchitamiento fisiológico de los cherelles podría deberse ya sea a una competición entre la actividad cambial y el desarrollo de los frutos o a la carencia de glúcidos derivada de la reducción relativa de las áreas foliares asimiladoras y al aumento de la substancia seca de las mazorcas o simplemente a la fragilidad de los pedúnculos.

En los cacaos bajo sombra moderada se halla un número de frutos sensiblemente más alto que bajo sombra leve, lo que parece debido a una mayor abundancia de floraciones en la primera condición estacional.