

IRCC COTE D'IVOIRE
STATION DE DIVO
AMELIORATION CACAO

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA POLLINISATION DU CACAOYER

Le cacaoyer est-il insuffisamment pollinisé ?

Ph. LACHENAUD
J. BIGNON

(DIVO, 1985)

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA POLLINISATION DU CACAOYER

Le cacaoyer est-il insuffisamment pollinisé ?

Ph. LACHENAUD et J. BIGNON (1985)

Introduction

La majorité des publications récentes concernant l'étude de la pollinisation du cacaoyer fait état d'une "sous-pollinisation" constituant un "facteur limitant" de la production de cette plante ; certaines expériences de pollinisation artificielle et le très faible taux de fleurs convenablement pollinisées constituent la base de l'argumentation de ces travaux.

Cependant, ainsi que le rapporte LAVABRE (36), certains chercheurs considèrent que "la pollinisation entomologique est toujours très suffisante" ; ils soulignent la contradiction entre la théorie de la "sous-pollinisation" et l'existence du flétrissement physiologique ("cherelle wilt"), mécanisme de régulation par lequel le cacaoyer élimine les jeunes fruits qu'il ne peut porter.

Face à ces deux thèses contradictoires, une mise au point nous semblait nécessaire.

Aussi proposons nous dans cet article une analyse bibliographique critique d'un grand nombre de travaux, anciens et récents, ainsi qu'une évaluation de la contribution de la pollinisation au rendement potentiel du cacaoyer.

2- Analyse bibliographique

La bibliographie relative à l'aspect quantitatif de la pollinisation du cacaoyer peut être classée de la façon suivante :

a) Les publications relatives à la "sous-pollinisation"

Dans ce groupe on remarque :

- des publications faisant état de cas constatés de sous-pollinisation ou cherchant à démontrer expérimentalement l'insuffisance de la pollinisation naturelle
- des publications avalisant l'insuffisance de la pollinisation
- des publications citées par certains chercheurs et censées accréditer la thèse de la sous-pollinisation.

b) Les publications faisant état d'une pollinisation naturelle suffisante

Remarque : une analyse bibliographique de la pollinisation du cacaoyer a été publiée en 1981 (BOUSSARD) : bien que riche, elle n'adopte pas une attitude critique.

2-1 Publications relatives à la "sous-pollinisation"

Nous ferons l'analyse par ordre chronologique, en deux points :

- résumé des travaux ;
- commentaire éventuel.

En 1937, VOELCKER (64) publie une étude sur la durée de tenue des fleurs ou chérelles chez deux groupes d'arbres (autocompatibles et auto-incompatibles) après des pollinisations manuelles. Mais il ne se livre à aucune comparaison entre pollinisations naturelle et manuelle, ni d'ailleurs à aucun jugement sur la pollinisation naturelle.

En 1941, BILLES (6), après avoir passé en revue les différents modes de pollinisation possibles, aboutit à la conclusion que seuls les insectes sont responsables. Il distingue les insectes responsables des autopolinisations : des moucherons *Ceratopogonidae* (*Forcipomyia* sp.), le thrips des fleurs (*Frankliniella parvula* Hood) et un puceron (*Toxoptera aurantii* B. de Fonsc.), et les insectes responsables de pollinisations croisées, les *Forcipomyia* sp. Les effets de la pollinisation sur les rendements d'arbres autocompatibles et auto-incompatibles sont discutés. Il conclut que les variations de production d'une parcelle peuvent s'expliquer par les variations dans la pollinisation des arbres auto-incompatibles et les désordres physiologiques (wilt) mais considère les lâchers d'insectes pollinisateurs comme une solution irréaliste.

De toute évidence, l'auteur fait une confusion entre la pollinisation *sensus stricto* et la fécondation, dans la mesure où pour lui, les problèmes d'insuffisance de

"pollinisation" peuvent seulement se poser chez des arbres auto-incompatibles à courte période de floraison, comme les sélections ICS.

POSNETTE en 1944 (54) se livre à une revue de la bibliographie sur la pollinisation du cacaoyer jusqu'en 1937, en mentionnant tout particulièrement l'importance du moucheron *Ceratopogonidae*, *Forcipomyia spp.* Le comportement de *Forcipomyia* en pollinisation croisée est décrit en détail, et son efficacité en tant que pollinisateur est estimée par l'examen de jeunes chérelles (jusqu'à 2 cm) où sont notés les amas de grains de pollen caractéristiques déposés par cet insecte. Il conclut que *Forcipomyia* est responsable de la majeure partie de la pollinisation effective à Trinidad.

L'auteur dans ce travail ne fait aucune allusion à une éventuelle "sous-pollinisation". Il cite simplement un de ces travaux précédents du Ghana où les *Forcipomyia* étaient jugés "plus efficaces que les fourmis pollinisatrices, mais non présents continuellement et responsables d'environ la moitié de la pollinisation totale, en plusieurs "pics".

Le même auteur, en 1950 (55), étudie au Ghana les parts respectives d'autopollinisation et de pollinisation croisée par l'utilisation d'un caractère récessif ("albinos" : absence totale de chlorophylle) et d'un dominant (pigmentation rouge "axil-spot"). Les conclusions sont les suivantes :

- les principaux insectes responsables de la pollinisation croisée au Ghana sont *Forcipomyia ingrami* Carter, *F. Ashantii* Ingram and Macfie et *Lasiohelea litoraurea* Ingram and Macfie.

- la pollinisation croisée a concerné entre 18 et 43 % des fèves pour la période 1946-1948.

- la pollinisation croisée peut intéresser des arbres distants de deux rangs, mais moins couramment que s'ils sont adjacents.

- une deuxième "pollinisation" fut relevée possible jusqu'à six heures après la première.

- par analogie avec l'hévéa, il préconise un dispositif "rapproché" pour les champs semenciers à parents auto-incompatibles.

Là encore, l'auteur ne fait aucune allusion à une insuffisance de la pollinisation naturelle. Une confusion entre pollinisation et fécondation est sensible lorsqu'il aborde les problèmes de double "pollinisation". Les solutions qu'il propose pour améliorer la production des champs semenciers ont pour but d'améliorer la fécondation par un apport plus important de pollen compatible.

En 1955 VAN DER KNAPP (32) publie ses observations sur la pollinisation des fleurs de cacaoyer. Selon lui la très importante variabilité des rendements d'un arbre à l'autre (y compris en plantations clonales) conduit à penser que le cacaoyer n'exprime pas tout son potentiel de production. Ses résultats sont les suivants :

- le taux de fleurs pollinisées chez un cacaoyer adulte varie beaucoup d'un jour à l'autre : de 0 à 80 %, pour une moyenne d'environ 10 % ;

- le nombre de fleurs pollinisées est proportionnel au nombre total de fleurs ;
- la durée de vie d'une fleur non pollinisée est de trois jours au plus ;
- chez un arbre autocompatible, les autopollinisations peuvent être à l'origine de 60 % des cabosses. Donc, chez un arbre auto-incompatible, une perte considérable de fruits potentiels est due à un manque de pollinisation croisée.
- l'importance et l'activité des populations de *Forcipomyia* expliquent en partie les variations de la pollinisation ;
- les fleurs du tronc ont davantage de chances d'être l'objet de pollinisation croisée que celles des frondaisons.

Il conclut que l'auto-incompatibilité et la pollinisation naturelle insuffisante peuvent être de façon occasionnelle considérées comme des facteurs limitants de la production chez le cacaoyer.

Il nous faut remarquer que la prudence des conclusions ne se retrouve absolument pas dans le résumé, où l'auto-incompatibilité et la pollinisation naturelle insuffisante sont considérées comme facteurs limitants de la production. Dans ce travail, l'importance quantitative de la floraison comme facteur du rendement est ignorée, et l'auteur pose même que "le nombre de fleurs n'est en aucun cas proportionnel au nombre de fruits". Il semble y avoir confusion entre un taux de fleurs pollinisées faible et une insuffisance de la pollinisation.

L'expérience qui permet à l'auteur d'évaluer à 62,1 % le taux de cabosses issues d'autopollinisations chez un arbre autocompatible est insuffisamment décrite, dans la mesure où le dispositif de plantation nous est inconnu. De plus elle ne concerne que deux arbres.

Cet auteur reconnaît bien l'importance du phénomène d'incompatibilité.

En 1960, HURTADO (24) étudie les effets de la pollinisation contrôlée sur la production du cacao. Son introduction précise que, d'après POSNETTE et ENTWISTLE (1957), les moucheron *Forcipomyia* sont toujours en quantité suffisante pour effectuer une pollinisation "adéquate" mais que, par contre, quand existe le phénomène d'auto-incompatibilité, très fréquent principalement chez les sélections de Forastero haut-amazoniens, la pollinisation peut être incomplète ou déficiente et contribuer probablement à réduire le rendement potentiel de la plante. Le travail présenté a pour but de déterminer :

- l'influence de la pollinisation contrôlée sur la production des clones Pound 7 et Pound 12, auto-incompatibles ;
- les caractéristiques des cabosses résultant de pollinisations contrôlées.

Pour comparer pollinisations libre et contrôlée, il utilise 28 arbres de neuf ans du clone P12, dont 14 témoins et 14 pollinisés manuellement par du pollen d'ICS 1, compatible, à raison de quatre à six pollinisations par arbre et par jour, pendant 15 jours en période de floraison importante. Ses résultats montrent que la récolte en pollinisation contrôlée représente 282 % de la récolte en pollinisation libre. Il conclut que les clones P7 et P12 sont manifestement auto-incompatibles et que l'on pourrait obtenir des augmentations de rendement en pollinisation libre en intercalant dans les plantations des clones compatibles avec eux, comme UF 613 et ICS 1.

Parmi les caractéristiques de la cabosse, la pollinisation contrôlée contribue à augmenter le poids et le nombre moyens de fèves. Pour finir, il préconise la même étude sur du matériel compatible, considérant ses résultats comme préliminaires.

Notre commentaire est que ce travail, souvent cité comme preuve d'une "sous-pollinisation" naturelle, a été abusivement utilisé. L'auteur fait la confusion entre pollinisation et fécondation, et ce, dès l'introduction. Il travaille sur des clones auto-incompatibles et il n'est donc pas étonnant qu'il obtienne de meilleurs résultats en pollinisation contrôlée.

En 1962 GLENDINNING (21) rapporte des travaux du Ghana sur la circulation du pollen. En utilisant un clone qui par auto-pollinisation fournit un taux constant de descendances albinos, il parvient, en testant tous les semenceaux produits par une petite parcelle monoclonale, à déterminer approximativement la provenance du pollen (origine parcellaire ou extérieure). 37 % des cabosses produites en cinq ans sont dues à une pollinisation d'origine extérieure, 9 % ont une origine mixte et 54 % sont d'origine parcellaire (ces deux derniers chiffres étant approximatifs). En étudiant la répartition de ces trois catégories de cabosses dans la parcelle, il en déduit que probablement le vent influence les déplacements des insectes pollinisateurs.

Dans cet article l'auteur décrit certains aspects d'un phénomène, la pollinisation naturelle. Il n'est nulle part question de pollinisation artificielle ni de jugement de valeur sur la pollinisation naturelle.

SORIA, en 1969 (58) rapporte des résultats d'essais de pollinisation manuelle et d'engrais au Costa Rica. L'introduction mentionne : "il est admis qu'il n'y a pas d'insuffisance de pollinisation naturelle chez le cacaoyer. Toutefois, les premiers résultats de deux expériences menées à Turrialba (Costa Rica) suggèrent que, dans certaines zones ou à certaines époques de l'année, ou les deux à la fois, la pollinisation naturelle peut être un facteur limitant de la production".

Le premier essai concerne des boutures de 14 ans du clone UF 667, en quatre répétitions de deux parcelles (engrais et sans engrais) de six arbres, dont trois pollinisés manuellement avec du pollen compatible jusqu'à l'obtention de 200 nouaisons. Les résultats montrent une supériorité de la pollinisation manuelle, mais pas de réponse aux engrais.

Le deuxième essai compare des combinaisons de différents niveaux de fertilisation et de pollinisation manuelle. Il révèle un effet significatif de la pollinisation manuelle en ce qui concerne le nombre de cabosses saines et l'importance du "cherelle wilt", mais pas de réponse aux engrais. L'auteur donne par la suite les coûts de diverses techniques de pollinisation manuelle.

Nous pensons que les expériences décrites sont sans valeur car le clone UF 667 est auto-incompatible (SORIA, 1981) et la parcelle d'essai est monoclonale. Il s'agit donc d'un défaut de fécondation, bien que l'auteur, confondant pollinisation et fécondation, invoque des populations plus faibles de *Forcipomyia* au Costa Rica que dans d'autres régions d'Amérique.

La même année, VELLO (63), dans un travail intitulé "Observations sur la pollinisation du cacaoyer à Bahia" étudie principalement d'une part l'influence des fourmis "cacarema" (*Azteca chartifax*) sur la production et, d'autre part, les pourcentages comparés d'autopollinisation et de pollinisation croisée par l'utilisation d'arbres à fèves blanches et violettes. Il conclut que :

- les fourmis "cacarema" n'ont aucune participation directe au mécanisme de la pollinisation. Il est suggéré qu'elles puissent attirer les véritables pollinisateurs ou écarter leurs ennemis, ou encore avoir une influence favorable sur la physiologie de la plante, en particulier dans l'augmentation du nombre de feuilles.

- le nombre et/ou l'activité des agents pollinisateurs varient suivant les lieux et les périodes de l'année dans l'état de Bahia et peuvent limiter les nouaisons. L'essai présenté en confirmation concerne du matériel autocompatible (six clones) mais la durée de l'étude n'est que de sept mois.

- le pourcentage de fécondation croisée varie de 43 à 66 % à Bahia.

- le nombre de fèves par cabosse est plus important en pollinisation manuelle.

- il ne semble pas y avoir d'effet des traitements insecticides sur l'activité des pollinisateurs, même quand le nombre de traitements est très supérieur aux préconisations.

Pour augmenter la pollinisation du cacaoyer, l'auteur envisage les voies suivantes :

- augmenter les populations de pollinisateurs en créant des "noyaux de multiplication" ;

- modifier la structure florale du cacaoyer afin de simplifier sa pollinisation, en utilisant une mutation découverte au sud de Bahia et dénommée "maracuja".

Cet article montre que la pollinisation naturelle peut effectivement, dans certaines circonstances, être faible. Mais la durée de l'étude est beaucoup trop courte (sept mois) pour donner lieu à une généralisation, ce que ne fait d'ailleurs pas l'auteur. Par contre, il cite des travaux de VELLO et NASCIMENTO (62), que nous aurons l'occasion de commenter par la suite, montrant qu'il n'y a pas, sur une longue période (deux ans et demi), insuffisance de la pollinisation naturelle.

En 1970, TOXOPEUS et JACOB (60) étudient les variations du nombre de fèves par cabosse en tant que résultat du processus de pollinisation naturelle. Ils montrent que les saisons et les génotypes des cacaoyers, ainsi que l'interaction génotype-saison, ont un effet significatif sur le nombre de fèves par cabosse, lequel révèle une grande variabilité. Ils reprennent des données (VAN DER KNAPP, 1955) montrant que seulement 3,5 à 5 % des fleurs ont au moins 20 grains de pollen sur leur style. Ils admettent qu'une fécondation "inadéquate" est la règle chez le cacaoyer et est probablement la cause la plus importante des variations du nombre de fèves par cabosse.

On doit constater que dans cette étude aucun comptage de grains de pollen n'a été effectué. L'analyse du nombre de fèves par cabosse se résume à la détermination d'une moyenne et d'une variance. Les auteurs évoque le défaut de fécondation pour expliquer la grande variabilité observée.

En 1972, BRUNEAU de MIRE et M. MBONDJI (11) présentent une étude sur les insectes pollinisateurs du cacaoyer en fécondation croisée au Cameroun. Leur introduction est la suivante :

"Certains indices, tels que la répartition hétérogène des cabosses dans les cacaoyères, celles-ci étant souvent plus nombreuses à proximité des habitations, la médiocrité de la réponse aux apports d'engrais minéraux, l'élévation du taux de nouaison obtenue par des pollinisations manuelles, laissent à penser que dans les conditions du Cameroun, une pollinisation naturelle insuffisante peut constituer un facteur limitant la production. C'est pourquoi nous avons cherché à savoir dans un premier temps si des variations dans la masse des *Ceratopogonidae* censés assurer la pollinisation influaient sur le nombre de chérelles produites."

Les résultats, décevants aux dires des auteurs, n'ont pu mettre en évidence une relation entre la fréquence des visites de fleurs par les diptères *Ceratopogonidae* et le taux de nouaison. Le reste de l'étude est consacré à la mise en évidence de la diversité des insectes susceptibles de polliniser le cacaoyer. Les auteurs ne citent aucune bibliographie.

Dans ce travail, très souvent cité comme preuve d'une "sous-pollinisation" "facteur limitant" de la production du cacaoyer, la "sous-pollinisation" n'est qu'une hypothèse de travail n'ayant reçu aucune confirmation.

La même année, WINDER et SILVA (65) font le point sur les recherches concernant les agents pollinisateurs du cacaoyer à Bahia. Dans la présentation de leur travail ils précisent :

"Le fait qu'habituellement moins de 5 % du nombre total de fleurs produites soit pollinisé suggère, en théorie tout au moins, et en laissant de côté d'autres facteurs limitants possibles tels que le flétrissement des chérelles, que les rendements pourraient être augmentés en manipulant les insectes pollinisateurs. Cela a déjà été fait pour quelques cultures tempérées et tropicales."

Il s'agit d'une étude concernant les insectes pollinisateurs et leur écologie. Une partie s'intitule "Développer la pollinisation naturelle", les auteurs admettant qu'elle est en général un facteur limitant. Ce chapitre est en fait une étude des relations entre le cacaoyer et le moucheron *Forcipomyia*. La relation n'est pas une symbiose car le cacaoyer est dépendant de l'insecte, mais pas l'inverse. Les populations de pollinisateurs sont globalement très importantes, mais leur activité pollinisatrice est limitée par d'autres activités (pollinisation d'autres plantes, chasse aux petits chironomes). Les auteurs admettent que la connaissance des pollinisateurs est incomplète, et évoquent succinctement quelques propositions de travaux futurs susceptibles de développer les populations d'insectes pollinisateurs.

Dans cette publication les auteurs ne font qu'admettre que la pollinisation naturelle du cacaoyer est en générale insuffisante, mais n'apportent aucun élément en confirmation de cette thèse. Ils négligent le flétrissement physiologique, dont ils reconnaissent cependant l'importance.

En 1973, LUCAS (37), travaillant dans des champs semenciers biconaux, montre que l'accroissement de production en pollinisation manuelle est variable suivant le géniteur

femelle. Il conclut que la "pollinisation", dans cette expérience, est le facteur limitant essentiel car il obtient en moyenne 50 % de cabosses supplémentaires en pollinisation manuelle. Il explique également la carence de production des champs semenciers par des différences possibles de développement végétatif et de dates de floraison entre clones mâles et femelles.

En commentaire, nous devons d'abord préciser qu'il s'agit de résultats fragmentaires. L'auteur estime la pollinisation par un comptage de cabosses, négligeant ainsi les phénomènes d'auto-incompatibilité. Il fait donc un abus de langage, confondant pollinisation et fécondation, et une erreur de méthode. Les raisons qu'il invoque pour expliquer la faiblesse de production des champs semenciers semblent valables mais ne concernent que la pollinisation croisée. Dans une autre expérience décrite (cf 38), l'auteur ne parvient pas à démontrer que la "pollinisation" est le "facteur limitant principal" et attribue son échec à la méthode employée.

Egalement en 1973, EDWARDS (18), travaillant sur des clones femelles de champs semenciers, étudie la possibilité de décaler les récoltes par des pollinisations manuelles, afin de produire des semences au moment voulu. Il conclut que la pollinisation manuelle, après élimination de toutes les chérelles "naturelles" peut être un bon moyen de contrôler les dates de récolte.

L'auteur étudie ensuite le dépôt de grains de pollen sur les styles de fleurs, en deux classes : les amas et les grains dispersés, pour cinq clones Haut-amazoniens et un semenceau Amelonado, pendant deux années. Il constate que la proportion de fleurs montrant des amas de grains de pollen est pratiquement toujours supérieure à 5 % et peut même atteindre 40 %. Sa conclusion générale, en forme de recommandation, préconise un bon choix des clones parents dans les champs semenciers biclonaux si l'on souhaite s'en remettre à la pollinisation naturelle (équilibre entre vigueur, production de fleurs et date de floraison). Il suggère que la meilleure méthode pour augmenter la production des champs semenciers est d'implanter des champs monoclonaux, de polliniser manuellement et d'enlever toutes les chérelles "naturelles".

A nos yeux ce travail ne démontre pas que l'on puisse augmenter la production de champs semenciers par des pollinisations manuelles quoiqu'en dise l'auteur dans sa conclusion. Il ne se livre d'ailleurs à aucune comparaison de récoltes globales en valeurs absolues ; son but étant de modifier les dates de récolte, il compare seulement les pourcentages mensuels de l'ensemble de la récolte de l'année, en pollinisations naturelles et manuelle.

Toujours en 1973, KAUFMANN (30) décrit l'activité pollinisatrice d'une nouvelle espèce de cécidomyie ouest-africaine, voisine de *Parallelodiplosis triangularis*. Cette espèce serait particulièrement abondante en saison sèche et responsable d'une pollinisation importante. L'auteur décrit la biologie de l'insecte et présente des résultats de pollinisation dans des cages emprisonnant des fleurs : 4,3 % des fleurs seraient efficacement pollinisées (plus de 35 grains de pollen sur le style) (et non 10 % comme l'indique le résumé). Ce taux faible ne doit cependant pas faire oublier l'abondance des cécidomyies pendant une grande partie de l'année.

Cet article, qui est parfois présenté comme démontrant l'insuffisance de la pollinisation chez le cacaoyer (52, 53) ne conclut en fait que sur un point précis, d'ailleurs le résultat d'observations préliminaires : en conditions artificielles, le taux de pollinisation dû à une seule espèce de pollinisateur, de surcroît nouvellement reconnue dans ce rôle et non encore décrite, est de l'ordre de 4,3 %. Ce taux n'est nulle part jugé par l'auteur "insuffisant", sa relative faiblesse pouvant être compensée par l'abondance des populations de cécidomyies. Ce article est donc cité de façon abusive.

En 1975, KAUFMANN (31) étudie la pollinisation des fleurs de cacaoyers par des mâles de *Forcipomyia squamipennis*, réputés ne pas intervenir. Son expérimentation principale consiste à emprisonner des mâles (trente trois) de *F. squamipennis*, dans dix cages séparées comportant un total de 260 fleurs, examinées quotidiennement au microscope pour déterminer la pollinisation. Ses résultats montrent que les fleurs suffisamment pollinisées (≥ 35 grains de pollen) représentent 11,9 % des fleurs proposées aux moucheron, les fleurs mal pollinisées (de 1 à 35 grains) 10,4 % et les non pollinisées 77,7 %. Ensuite il décrit avec précision le comportement des pollinisateurs.

Nous constatons que dans cet article l'auteur ne fait aucune allusion à une pollinisation naturelle insuffisante.

Toujours en 1975, AREVALO et SORIA (3) publient un travail intitulé "Evaluation de quatre méthodes de pollinisation artificielle sur l'augmentation de production du cacao", qui rapporte les résultats de deux essais menés au Costa Rica.

Le premier essai compare quatre techniques de pollinisation artificielle :

- I) la pollinisation manuelle, avec du pollen compatible, de fleurs individuelles non isolées ;
 - O) l'"ordeno", sorte de massage consistant à faire glisser l'ensemble pétales et étamines le long du pistil ;
 - E) l'"escobillado" ("balayette") qui utilise un pinceau de *Furcraea cabuya* (agave) passé doucement sur les fleurs ouvertes ;
 - N) la nébulisation ;
- à un témoin T.

Deux clones sont testés : UF 613, auto-incompatible et UF 221 autocompatible, à raison de trois arbres âgés de neuf ans par technique, en cinq répétitions (?) dans un essai clonal (écartements 4 m x 3 m), en deux périodes de trois semaines, du 19/8 au 11/9 et du 29/10 au 21/11/1971. Les résultats concernent les nombres de fruits formés à 15 jours et les nombres de fruits récoltés.

Pour les jeunes fruits formés les auteurs obtiennent les résultats suivants :

- UF 221 > UF 613
- I > O, E, N > T
- 2^{ème} période > 1^{ère} période

Pour les fruits récoltés ils n'obtiennent pas de différence significative entre clones ; ils notent une interaction clone-méthode, les techniques de pollinisation artificielle n'étant

efficaces que sur le clone autocompatible. Dans le cas du clone auto-incompatible UF 613, seule I est significativement supérieure au témoin, grâce à l'apport de pollen compatible. Ils se livrent par la suite à une étude économique classant les techniques de l'essai.

Dans l'essai 2, afin de savoir si les méthodes précédentes aboutissent à un dépôt direct de pollen ou favorisent la pollinisation entomophile, les techniques O, E, N, ont été appliquées sur les mêmes clones (12 arbres par technique) mais dans une autre parcelle d'essai. Les traitements étaient appliqués à 7 h., suivis immédiatement d'une mesure de la pollinisation à la loupe (présence ou absence de grains de pollen) sur un échantillon de 25 fleurs. A 16 h. on procédait à la même mesure et les chiffres des deux prélèvements ont été comparés. Les résultats sont donnés dans le Tableau 1.

CLONES	O	E	N	T	Moyenne
	% immédiatement après la pollinisation				
UF 613	24	45	21	13	26
UF 221	24	43	27	13	27
Moyenne	24	44	24	13	26
	Augmentation de % 9 h. après				
UF 613	11	- 19	11	- 3	0
UF 221	13	7	- 3	- 3	4
Moyenne	12	- 6	4	- 2	2

Tableau n° 1 : taux de fleurs pollinisées immédiatement après l'application des traitements et augmentation du taux après 9 h., sur 2 clones et 4 méthodes de pollinisation (d'après AREVALO et SORIA, 1975).

Les auteurs en concluent que les pertes de fleurs pollinisées sont plus grandes pour E et N, techniques plus traumatisantes que le "massage" O, et que, contrairement à ce qui pouvait être supposé, il n'y a pas d'augmentation de pollinisation entomophile pendant la journée.

En ce qui concerne l'essai 1, nos commentaires sont les suivants :

- seule la moitié de l'essai, celle relative au clone autocompatible UF 221, doit être prise en compte. En effet, sur UF 613, du pollen compatible est apporté.

- les nombres de jeunes fruits formés ne doivent pas être pris en compte. On sait en effet (PAULIN, 1981 a ; MOSSU et LOTODE, 1975) que la capacité des fleurs à nouer est très élevée et pratiquement constante toute l'année : si on effectue un travail de pollinisation artificielle on obtiendra une augmentation évidente des nouaisons. Pour intégrer les phénomènes de régulation ultérieurs de l'arbre (et en particulier à ce niveau le flétrissement physiologique) on doit s'intéresser aux chiffres de récolte.

- les résultats de récolte révèlent bizarrement une interaction méthode-clone, qui n'apparaît pas dans l'étude des jeunes fruits formés. L'étude des fruits récoltés montre que seule la première récolte a révélé une supériorité de la pollinisation manuelle sur le témoin. Cela n'a rien de surprenant car on sait (PAULIN *et al.*, 1983) qu'il peut exister des périodes où les pollinisateurs sont absents. Il aurait fallu suivre les arbres pendant plusieurs années et raisonner sur leurs productions globales. On sait également (MOSSU et LOTODE, 1975) que les cabosses présentes réduisent la tenue des nouaisons : les cabosses obtenues artificiellement pourraient très certainement réduire, voire empêcher la tenue de fruits issus de pollinisations naturelles ultérieures.

- le dispositif statistique est peu clair. S'il y a effectivement cinq répétitions, soit 15 arbres par combinaison clone/période/méthode, les chiffres de récolte sont extrêmement faibles : 2,48 cabosses par arbre en première période et 1,61 pour la seconde, toutes techniques confondues.

Pour l'essai 2, nous pouvons constater que le protocole semble quelque peu simpliste : présence ou absence de pollen, sur 25 fleurs seulement. Les chiffres du Tableau 1 montrent une variabilité qui autorise des doutes sur leur signification statistique. De plus, les commentaires des auteurs sont difficilement compréhensibles ; on note 12 % d'augmentation moyenne de fleurs pollinisées dans le traitement "O" : comment les expliquer sinon par une pollinisation entomophile ultérieure ?

Ce travail très important par son influence nous semble donc très incomplet : il aurait dû être poursuivi plus longtemps ; nous pensons que les auteurs ont simplement déséquilibré, par des pollinisations artificielles, pendant une courte période, la production de cacaoyers peu productifs.

En 1977, WINDER (66) présente une étude synthétique consacrée aux agents pollinisateurs et à leur écologie. Il pose en introduction que la récolte est finalement limitée par la pollinisation et la nouaison et que les observations citées en référence (dont BRUNEAU de MIRE et M. MBONDJI, 1972 et WINDER et SILVA, 1975) suggèrent que, dans certaines zones, la production serait grandement augmentée dans certaines conditions. Dans la mesure où il serait patent que la pollinisation naturelle soit facteur limitant de la production dans une zone particulière, il pense que le meilleur moyen d'augmenter les populations de pollinisateurs serait de développer les sites de ponte naturels, voire d'en créer d'artificiels (par exemple des tas de cabosses vides). Mais une meilleure connaissance des sites de ponte est nécessaire.

Dans cette publication l'auteur ne fait qu'admettre l'existence de cas de sous-pollinisation et propose des moyens d'augmenter les populations de pollinisateurs.

La même année en Côte d'Ivoire, PARVAIS *et al.* (49) rapportent leurs observations sur la pollinisation libre chez le cacaoyer. Ils étudient la distribution du pollen sur les styles et les lois d'agrégation de ce pollen afin de déterminer selon quels processus il y est apporté. Le matériel d'étude est le clone Haut-amazonien G1 T 85/799, à raison d'un arbre à Bingerville et un à Divo. Pendant quatre mois les auteurs ont compté des grains de pollen (colorés au vert malachite) sur les styles de fleurs prélevées à 17 h. Ils présentent des courbes de fréquence montrant qu'environ 70 % des fleurs ne sont pas pollinisées et que seulement un peu plus de 2 % portent plus de 35 grains de pollen. La suite de leur étude est un essai de modélisation des passages efficaces d'insectes. Ils concluent que la rareté des passages efficaces et la fréquence peu élevée des gros agrégats de pollen expliquent le faible pourcentage de fleurs pollinisées. Il est admis dans l'introduction "qu'un des facteurs limitants de la fructification est le défaut de pollinisation". Cette notion ne se retrouve que dans le résumé : "la pollinisation semble donc être un important facteur limitant de la production de l'arbre"

Cette étude est la première où la distribution statistique du pollen sur les styles est réalisée. Il est toutefois possible que la méthode utilisée sous-estime l'importance des dépôts (LUCAS, 41). Les auteurs insistent sur le faible taux de fleurs pollinisées, mais rien ne les autorise à juger ce taux "insuffisant" et à en faire un facteur limitant de la production.

En 1978, De REFFYE *et al.* (15) publient "Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation". Pour les auteurs il est vraisemblable que le cacaoyer n'exprime pas toute sa potentialité de production et ce, sous l'influence de différents facteurs :

- des problèmes de pollinisation, car il a été établi que le défaut de pollinisation est un facteur limitant de la production ; en effet il a pu être démontré que la pollinisation artificielle pouvait augmenter sensiblement les rendements.
- des problèmes d'incompatibilité ;
- des problèmes de flétrissement des chérelles, d'origine physiologique (phénomène de régulation assurant la nouaison et la maturation d'un nombre déterminé de fruits), mais également dépendant de facteurs externes.

Un des buts du travail présenté est d'estimer, à partir de la fructification (courbe de répartition du nombre de fèves par cabosse) et de la variabilité du nombre d'ovules par ovaire, les conditions de pollinisation et le taux de transformation des ovules en graines. Pour l'étude de la répartition du pollen sur les styles ils utilisent la méthode de PARVAIS, 1977 (49) sur six clones variés, à raison de 10 à 40 boutures par clone, dans les conditions de Divo et de Bingerville. La loi de dépôt du pollen est exprimée mathématiquement (loi de Pareto) à l'aide de deux paramètres : l'indice de rareté du pollen "a" et la borne initiale "X0". L'efficacité de la pollinisation est succinctement étudiée : pour les auteurs, quand le pourcentage de pollen efficace est supérieur à 50 %, la fonction de densité du pollen efficace et celle du pollen total déposé sur les styles sont peu différentes et peuvent être confondues. Les auteurs étudient ensuite la fréquence du nombre de graines par cabosse, définissent le point de flétrissement différentiel "Xw", nombre minimal de fèves assurant la tenue de la cabosse, et

calculent la fertilité ovulaire et l'indice de rareté du pollen à partir de la courbe de fréquence. En conclusion les auteurs préconisent une sélection génétique sur les critères qu'ils ont étudiés : la fertilité, qui est élevée et peu variable, le nombre d'ovules par ovaire et le point de flétrissement différentiel, qui semblent être des caractéristiques clonales.

Cet article fait suite à celui de PARVAIS *et al.*, 1977 (49) et formule mathématiquement la loi de dépôt du pollen. Les conditions de pollinisation d'une période donnée peuvent être caractérisées par deux paramètres, évalués à partir d'un comptage direct du pollen mais aussi pour l'un d'eux (indice de rareté du pollen) à partir d'un comptage de fèves dans les cabosses récoltées cinq à six mois après. Le contenu de l'article ne démontre pas que la pollinisation du cacaoyer soit insuffisante; les auteurs s'en remettent aux travaux de AREVALLO et SORIA, 1975 (3), KAUFMANN, 1975 (31), PARVAIS *et al.*, 1977 (49), POSNETTE, 1950 (55), VOELCKER, 1937 (64) censés prouver que la pollinisation est un facteur limitant de la production. Nous avons pu voir précédemment que ces articles n'étaient pas probants. Il en va de même pour les références cités qui prétendent montrer que la pollinisation artificielle pouvait augmenter les rendements, entre autres EDWARDS, 1973 (18) et SORIA, 1969 (58).

En 1980, De REFFYE *et al.* (16) présentent une étude sur la pollinisation du cacaoyer à partir du trafic des insectes. Leur but est de recenser les pollinisateurs en Côte d'Ivoire, de préciser le nombre et la durée des visites d'insectes, ainsi que la proportion d'insectes cédant du pollen. Leur travail est mené sur deux clones Haut-ama-zoniens pendant neuf mois, à Bingerville et Divo. Dans une première partie ils étudient la répartition des insectes dans les fleurs et ensuite la pollinisation des styles ; enfin ils établissent une relation entre la charge en pollen des insectes pollinisateurs et la charge en pollen des styles et définissent la notion de passage efficace.

Les auteurs concluent que "dans les conditions naturelles, on ne peut que constater la sous-pollinisation du cacaoyer. Celle-ci est explicable directement à partir du trafic des insectes". Ils considèrent que l'application de leur méthode permet d'analyser facilement dans toute cacaoyère les données propres à la pollinisation.

Dans cette étude, le terme de "sous-pollinisation" n'apparaît qu'en introduction et en conclusion. En introduction, elle est qualifiée de chronique ; en conclusion, le terme dépasse les résultats de l'étude. Les auteurs ont montré que les taux de fleurs "bien pollinisées" (≥ 50 grains de pollen) étaient de 6,7 à 7,4 % à Bingerville et de 2,8 % à Divo (dans des conditions légèrement différentes). Un faible taux de fleurs bien pollinisées n'implique pas nécessairement une "sous-pollinisation". Nous notons également que les réserves émises dans la discussion quant à la méthode utilisée ne se retrouvent pas dans la conclusion. Nous pensons que cette méthode est loin d'être facilement utilisable.

En 1980, KNOKE *et al.* (33) publient des résultats concernant la pollinisation du cacaoyer avec du matériel de pulvérisation au Costa Rica. Deux expériences furent menées :

- La première à Turrialba, sur 150 cacaoyers de dix ans du clone UF 667 (choisis dans un bloc de 400) ; les observations avaient lieu sur des secteurs de tronc et de branche principale contenant quarante coussinets floraux et les traitements étaient les suivants : a) air seul à la vitesse maximale du nébulisateur, b) air + eau à vitesse maximale, c) témoin non traité. Les traitements furent quotidiens pendant huit semaines en octobre et novembre 1964.

- La deuxième à La Lola, sur 180 cacaoyers de sept ans du même clone UF 667. Les secteurs d'observation comptaient trente coussinets floraux et les traitements étaient les suivants : a) air seul à vitesse maximale, b) air seul à vitesse minimale, c) air + eau à vitesse maximale, d) eau appliquée au pulvérisateur, e) brossage des fleurs à la brosse douce (fibres d'agave), f) témoin non traité. Les traitements ont eu lieu en trois fois cinq jours en juin 1965.

Les résultats montrent que la nébulisation et le brossage augmentent la pollinisation et la nouaison. La production finale à Turrialba a été multipliée par 3,74 pour le traitement air seul (a) et 2,61 pour le traitement eau + air (b). Les auteurs ont également étudié la forme des cabosses et les fèves (nombre, poids moyen, développement). Les fruits anormaux se rencontrent significativement davantage dans les objets traités mécaniquement : le nombre de fèves y est inférieur, de même que le poids moyen d'une fève. Les auteurs concluent en expliquant que le pollen est transporté des anthères au pistil par le courant d'air créé, et que leur méthode pourrait être appliquée dans les zones où la pollinisation par les insectes ne donne pas satisfaction, à condition que les arbres soient autocompatibles.

Ce travail demeure pour nous incompréhensible dans la mesure où, contrairement à ce qu'affirment les auteurs, le clone UF 667 n'est pas autocompatible (SORIA, 1981). La parcelle de Turrialba étant monoclonale, on peut s'interroger sur l'origine du pollen permettant la fécondation. De plus, les auteurs font manifestement la confusion entre la pollinisation et l'ensemble des phénomènes pollinisation + germination du pollen + fécondation, dans la mesure où la pollinisation est évaluée en nombre de fleurs "fertilisées" adhérant à l'arbre trois jours après le traitement, et où la différence remarquée entre l'air seul et l'air + eau "pourrait être expliquée par une réduction de la germination du pollen". Les durées des expériences sont bien trop brèves et suscitent de notre part les mêmes remarques que celles faites pour le travail d'AREVALO et SORIA (3).

En 1981, LUCAS (41) étudie les conditions de pollinisation du cacaoyer au Togo suivant une démarche similaire à celle de PARVAIS et al. (49). Il considère que, à la suite des recherches menées par ces auteurs, il est acquis que le cacaoyer est une plante sous-pollinisée. Il étudie les courbes de dépôt de pollen dans deux localités, Tové et Tomégbé, et en conclut que, également au Togo, le cacaoyer est sous-pollinisé. Il étudie ensuite l'activité des différents groupes d'insectes pollinisateurs et dans sa "discussion-conclusion", il montre que les fleurs déjà pollinisées et plus âgées sont plus attractives.

Nous devons remarquer que, des deux courbes de dépôt de pollen présentées par l'auteur, la seule (Tomégbé) pour laquelle on puisse déterminer les pourcentages

de fleurs portant plus de 50 grains de pollen révèle un chiffre de 17,2 %. Dans l'autre station (Tové) le taux est plus faible, environ 4 %, apparemment. L'auteur estime ces taux "assez faibles" et, sur cette appréciation, conclut que le cacaoyer est sous-pollinisé au Togo. La durée de l'étude n'est pas précisée.

La même année, l'auteur (39) présente un travail concernant l'amélioration des facteurs de production du cacaoyer par modification des conditions de pollinisation. Il reprend de son travail précédemment cité (41) les expériences ayant trait aux pièges colorés. La mise en place de punaises jaunes sur certains coussinets floraux augmente le taux de fleurs pollinisées et le taux de styles saturés en pollen.

En commentaire, nous pouvons dire que l'auteur présente une technique d'amélioration de la pollinisation efficace dans la mesure où le taux de fleurs pollinisées est augmenté. Le problème, qui n'est pas abordé par l'auteur, est de savoir si cette technique permet une augmentation de la production.

Egalement en 1981, J. VERA et al. (29) proposent la pollinisation supplémentaire et l'annélation du tronc comme pratiques simples pour augmenter les rendements du cacaoyer. En Equateur, la principale saison de production se situe en début de saison des pluies, ce qui entraîne des pertes par maladies pouvant aller jusqu'à 60 %. Le but du travail présenté est de déterminer certaines techniques simples permettant d'éviter ces pertes et d'augmenter la production ; deux furent testées :

- T1 : pollinisation manuelle journalière pendant un mois, jusqu'à une hauteur de 1,8 m. sur le tronc ;
- T2 : idem T1 plus annélation à 15 cm. du sol quarante cinq jours avant ;
- T0 : témoin.

La technique de pollinisation manuelle était simplifiée : pas d'isolement ni de castration de la fleur femelle.

Les résultats montrent que les deux techniques sont supérieures au témoin, sur une période de trois années, en ce qui concerne les productions de novembre à février, période sans maladies. Les auteurs concluent que la technique de pollinisation artificielle augmente les rendements et permet d'éviter les pertes par attaques fongiques. Cependant l'âge des arbres et les variations locales du climat interviennent dans les résultats.

Il faut bien remarquer qu'il s'agit là d'un problème identique à celui exposé par EDWARDS (18) : décaler la récolte afin de réduire les pertes. Les pollinisations artificielles sont effectuées à des périodes où les pollinisateurs sont peu nombreux et dans des plantations où la proportion d'arbres auto-incompatibles est élevée. Cette importance du problème de l'auto-incompatibilité est souligné par l'auteur. Les chiffres de récolte ne concernent que les quatre mois d'incidence faible des maladies ; les chiffres de récoltes globales manquant, on ne peut savoir si la pollinisation artificielle permet réellement d'augmenter la production. Il faut également noter que les productivités sont faibles : de 0,58 à 8,68 cabosses par arbre en quatre mois (moyennes de deux ou trois récoltes).

Toujours en 1981, PAULIN (51) publie un bilan de pollinisations artificielles. En introduction, il attribue la faible productivité du cacaoyer à une insuffisance de pollinisation, une fécondation insuffisante due à l'incompatibilité, et aux pertes. Il cite les travaux de PARVAIS et al. (49) comme démonstration de la sous-pollinisation.

Son but est d'étudier le comportement d'arbres soumis à un "régime constant" de pollinisations durant plus d'un an, les fleurs étant pollinisées manuellement, le pollen de bonne qualité et la quantité déposée par fleur "abondante". L'étude est réalisée sur quatre arbres Haut-amazoniens UPA 620 et quatre Amelonado IFC 5, le pollen apporté étant du pollen d'IFC 5. L'auteur s'est intéressé au taux de réussite des nouaisons et au remplissage en fèves des cabosses, afin de caractériser les deux types de pollinisation, naturelle et manuelle. Chaque chérelle a été suivie pendant toute sa durée de vie.

Les résultats obtenus montrent que, pour les deux clones en pollinisation manuelle, le taux de nouaison est très élevé (environ 90 %) et pratiquement constant tout au long de l'année, donc indépendant de l'état physiologique de l'arbre. En pollinisation manuelle, les cabosses sont mieux remplies. La fertilité a été augmentée par le choix contrôlé du pollen (viabilité et compatibilité). Les pertes de chérelles représentent 67 % chez UPA 620 et 94 % chez IFC 5. Le "wilt physiologique" représenterait un peu plus de la moitié des pertes et affecte les chérelles quel que soit leur nombre de fèves. En conclusion l'auteur estime que ses résultats montrent que les cacaoyers sont aptes à porter un grand nombre de cabosses (250 environ) sans que cela n'altère la capacité de fructification et que ce sont les conditions écologiques de la pollinisation qui déterminent le rendement.

Ce travail ne démontre pas que la pollinisation naturelle est insuffisante. L'auteur ne cite aucun chiffre de production comparée entre témoins et arbres pollinisés manuellement, malgré plus d'un an d'expériences. La comparaison des courbes de fréquence de fèves par cabosse révèle une majorité de cabosses très chargées en pollinisation manuelle. Ce fait était prévisible, compte-tenu des données de la bibliographie et du fait que la quantité de pollen apportée était "abondante". Le raisonnement en nombre de fèves devrait d'ailleurs être accompagné d'un raisonnement en poids : les travaux de RUINARD (57) et KUMARAN et PRASANNAKUMARI (34) montrant que le poids de fèves fraîches et le nombre de fèves sont tout juste corrélés à 5 %, avec des valeurs de r voisines de 0,45, donc un r^2 de 0,20. Une forte corrélation existe donc.

L'auteur avalise la théorie de la "sous-pollinisation" mais son travail ne vient pas l'étayer. On note également, dans l'introduction, une dérive terminologique entre un faible taux de fleurs pollinisées et une "sous-pollinisation".

Dans un compte-rendu de travail intitulé "Bilan et perspectives des recherches sur la pollinisation du cacaoyer", de mars 1981 (50), l'auteur attribue principalement à la sous-pollinisation chronique la faible productivité du cacaoyer et définit, comme De REFFYE et al. (15), de nouveaux critères de sélection : floraison, nombre d'ovules par ovaire, point de "wilt différentiel". Il évoque les travaux importants à effectuer en physiologie et entomologie, mais mentionne que les progrès les plus rapides sont à attendre des techniques agronomiques (engrais, dispositifs).

Là encore, on doit noter la confusion entre un faible taux de fleurs pollinisées

et une "sous-pollinisation", ainsi qu'une confusion entre pollinisation et fécondation. Le flétrissement physiologique n'est pas cité dans ce document, bien que l'importance des pertes totales soit évaluée à 67 %.

Toujours en 1981, MOSSU et al. (45, 46) présentent un modèle explicatif de la récolte à partir des données de la floraison et de la pollinisation, de la connaissance du point de "wilt différentiel" et du nombre d'ovules par ovaire, en faisant l'hypothèse que le taux de pertes est constant. Les paramètres quantifiant la pollinisation sont ceux définis auparavant par De REFFYE *et al.* (15) : indice de rareté du pollen et borne initiale de la loi de Pareto.

Dans ce travail les auteurs n'apportent rien de nouveau en ce qui concerne la "sous-pollinisation" et s'en rapportent aux travaux de PARVAIS *et al.* (49) et de De REFFYE *et al.* (16).

En 1983 (52) et 1984 (53), PAULIN et al. publient les résultats d'une étude des variations saisonnières des conditions de pollinisation et de fructification dans une cacaoyère. Sur 100 arbres pris au hasard dans une parcelle de descendances libres de Haut-amazoniens, sur des secteurs de tronc de deux mètres de hauteur, sont notées la floraison, la nouaison et la récolte pendant deux années. Parallèlement les auteurs ont mesuré la pollinisation par des comptages de grains de pollen sur styles et piégé les insectes pollinisateurs.

Ils obtiennent les principaux résultats suivants : la floraison est cyclique et continue, la nouaison est également cyclique, et au maximum de floraison correspond le minimum de nouaison. Les pertes de chérelles sont également variables suivant la période de l'année, mais représentent 65 % en moyenne. Les variations hebdomadaires de l'indice de rareté du pollen sont très importantes. Une bonne pollinisation des fleurs est due à une convergence favorable, à certaines périodes de courte durée, de deux facteurs variant indépendamment l'un de l'autre, la floraison et les populations d'insectes, comme le montre le schéma explicatif suivant :

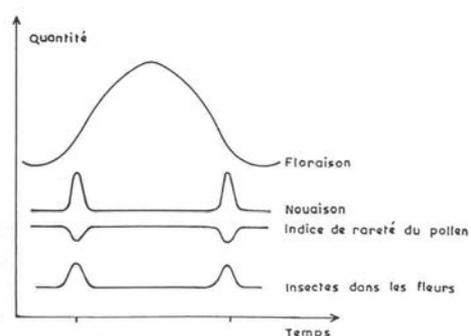


Schéma résumant les variations des différents facteurs de fructification. (d'après PAULIN *et al.* 1983).

Dans leur conclusion, ils envisagent les possibilités suivantes pour améliorer la production des cacaoyers : soit modifier les dates de pullulation d'insectes afin de les synchroniser avec les pics de floraison, soit sélectionner des cultivars dont la floraison coïnciderait avec les périodes de pullulation d'insectes. Le Tableau n°2 suivant permet aux auteurs se "situer" le niveau de "sous-pollinisation" et de "sous-productivité" du cacaoyer :

	TOTAL	% des fleurs	% des nouaisons
Fleurs épanouies	222 986		
Fleurs nouées	5304	2,4	
Chérelles perdues	3443		65
Cabosses récoltées	1862	0,8	35

Tableau n°2 : données cumulées de la production (100 arbres) du 15 mai 1980 au 13 juin 1982 (d'après PAULIN *et al.*, 1983)

La production de fleurs nous semble très faible (1115 fleurs par arbre et par an), de même que celle de cabosses par arbre et par an. Il eût été utile d'avoir les chiffres concernant les arbres entiers car, soit les secteurs de troncs, soit la parcelle, ne semblent pas représentatifs de la production de cacaoyers en station de recherche. Le schéma explicatif donné résumant les variations des différents facteurs de la fructification ne doit pas être généralisé : on connaît des exemples où les pics de floraison et de nouaison sont synchrones (Divo, parcelle D 12/3-4-5, rapport annuel 1982 ; et également De La CRUZ (13)). Les préconisations faites dans la conclusion ne tiennent pas compte des phénomènes de régulation intervenant chez le cacaoyer (MOSSU et LOTODE, 1975) : en l'absence de nouaison, un cacaoyer fleurira périodiquement jusqu'à ce qu'une pullulation d'insectes pollinisateurs permette la charge en chérelles ; par la suite les floraisons seront réduites par les cabosses formées.

2-2 Publications faisant état d'une pollinisation suffisante.

En 1954, HAVORD *et al.* (23) étudiant les effets de l'engrais, de l'ombrage et de la densité de plantation sur la floraison, la nouaison et le flétrissement des chérelles, précisent dans la discussion : "On a habituellement considéré que les principaux facteurs limitant la capacité productive du cacaoyer étaient la faible durée de tenue des fleurs et le flétrissement des chérelles responsable de la perte de 20 à 90 % des nouaisons. La floraison et l'efficacité de la pollinisation (sauf dans le cas de grandes parcelles d'arbres auto-incompatibles) n'ont pas habituellement été considérées comme des facteurs limitants".

Cette citation ne mérite pas de long commentaire : les auteurs font bien la

distinction entre la pollinisation *sensus stricto* et la pollinisation "efficace", qui sous-entend que le pollen présente la particularité d'être compatible.

En 1957, POSNETTE et ENTWISTLE (56) font une mise au point concernant la pollinisation du cacaoyer. Constatant que les recherches dans ce domaine semblent faibles par rapport à l'importance de la pollinisation pour la récolte, ils précisent : "La raison principale est que la pollinisation est rarement un facteur limitant en production cacaoyère ; en d'autres termes le mécanisme de la pollinisation est habituellement si efficace que trop de fleurs sont pollinisées et que la récolte est limitée par le flétrissement des chérelles". Ils énumèrent ensuite les faits précis connus sur la pollinisation du cacaoyer : pollinisation entomophile, croisée en forte proportion. Ils citent des taux de fleurs pollinisées : 12 à plus de 40 % au Ghana, plus faibles à Trinidad par suite de floraisons plus importantes des Trinitario. Ils mentionnent également : "les agents pollinisateurs existent partout où le cacaoyer est cultivé. Dans aucun pays où le cacaoyer a été introduit la pollinisation n'a fait défaut, excepté pour de courtes périodes saisonnières".

En 1960, HARDY (22) rapporte les résultats d'un essai mené au Costa Rica (La Lola) dont le but était d'étudier la possible réduction de la pollinisation par les traitements insecticides. L'essai comparait des traitements mensuels avec deux insecticides différents, avec et sans bouillie bordelaise, à des témoins. Chaque traitement comportait environ 120 arbres. Certains arbres étaient pollinisés manuellement deux fois par semaine. Sur une durée de 18 mois, on ne releva pas de différence entre les traitements. Seulement 14 % des fleurs pollinisées manuellement donnèrent une cabosse, ce qui n'affecta pas sensiblement le rendement. Il conclut : "ainsi à l'évidence le manque de pollinisation adéquate n'est pas le facteur limitant de la production cacaoyère à La Lola".

Il s'agit là d'un rapport assez peu détaillé. Rappelons que SORIA (58), travaillant également au Costa Rica, admettait que la pollinisation n'était pas en général un facteur limitant de la production.

La même année, GLENDINNING (20) précise : "Au WACRI, où le flétrissement des chérelles est habituellement d'environ 80 %, des pollinisations supplémentaires aboutirent à un flétrissement plus important, et la suppression d'une certaine proportion de nouaisons réduisit la proportion de flétrissement, aucun des deux traitements n'affectant le rendement final. Il semble que le flétrissement réduise le nombre de cabosses à ce que l'arbre peut porter, et que la pollinisation naturelle représente environ cinq fois ce qui est requis".

En 1961, DESSART (17) publie ses résultats concernant l'étude des *Forcipomyia* pollinisateurs du cacaoyer. En ce qui concerne les taux de pollinisation, il précise bien "qu'il faut distinguer le taux de nouaison du taux de pollinisation ; ce dernier est le plus important des deux par suite de phénomènes d'incompatibilité (pieds auto et inter stériles). Il faut donc absolument cueillir les fleurs et examiner les stigmates". Ses données concernant les fluctuations mensuelles de la pollinisation montrent que d'avril à décembre, à Yangambi, les taux de fleurs pollinisées varient en moyenne de

6 à plus de 20 %, les valeurs extrêmes étant 25 % et 1,6 %. Il précise que ces chiffres sont bien supérieurs à celui admis précédemment pour Yangambi, environ 1 % (cf Tableau n°3). En conclusion, l'auteur déclare : "A Yangambi, pendant neuf mois de l'année et sans doute pendant l'année entière, les *Forcipomyia* sont donc présents et la pollinisation normale. Le faible pourcentage de nouaisons observé après la période de forte floraison ne provient pas d'un manque d'agents pollinisateurs, mais d'incompatibilité ; en dehors de cette époque les pieds autofertiles ne fleurissent pratiquement plus et les pieds autostériles en fleurs manquent de pollen convenable. Une augmentation du taux de nouaison ne peut donc être envisagée sous l'angle entomologique".

Cet auteur est le premier à explicitement faire la différence entre taux de nouaison et taux de pollinisation et en déduire la conséquence méthodologique logique, à savoir : compter les grains de pollen sur les stigmates pour évaluer le taux de pollinisation. Notons toutefois qu'il ne précise pas à partir de combien de grains de pollen il considère qu'une fleur est pollinisée ; on peut toutefois penser que, étudiant les *Forcipomyia*, il s'intéressait aux gros amas déposés par ces insectes.

Mois	Pourcentages mensuels de pollinisation		
	Moyen	Minimum	Maximum
Avril	12,7	8,7	18,3
Mai	21,4	16,3	25,0
Juin	15,2	8,6	21,9
Juillet	15,0	9,5	22,0
Août	5,0	1,6	14,3
Septembre	7,0	6,4	9,3
Octobre	6,5	3,4	11,0
Novembre	7,2	2,8	12,3
Décembre	5,2	4,0	6,4

Tableau n°3 : Taux de pollinisation observés pendant neuf mois de l'année 1959 à Yangambi, Zaïre. (d'après DESSART, 17)

En 1969, VELLO (63), rapportant un travail précédent (62) sur huit cacaoyers Catongo pollinisés manuellement pendant près de trois ans, comparés à huit témoins en pollinisation libre, n'observe aucune limitation de la pollinisation naturelle. Les productions sont équivalentes tant en nombre qu'en poids.

Cet essai est d'un grand intérêt car mené sur des arbres autocompatibles

pendant une durée relativement longue, et les productions sont importantes (environ cent cabosses par arbre et par an).

Egalement en 1969, BRAUDEAU (10) mentionne : "On pourrait penser qu'une pollinisation plus efficace serait susceptible d'augmenter la production. Il semble cependant que la pollinisation ne soit pas un facteur limitant de la production et qu'un pourcentage plus élevé de fleurs pollinisées conduirait à une perte plus importante de jeunes fruits, le nombre de fruits viables restant à peu près constant".

EN 1973, LUCAS (37), pour vérifier que la pollinisation naturelle est facteur limitant de la production, pollinise manuellement 17 arbres appartenant aux deux meilleures familles d'hybrides en essai, comparés à 17 arbres témoins. Les pollinisations sont faites avec du pollen d'Amelonado IFC 1 et toutes les fleurs situées au dessous d'une hauteur de trois mètres sont pollinisées. Les résultats montrent une augmentation de la production pour l'un des hybrides (UPA 402 x UF 676) mais non pour l'autre (UPA 710 x IFC 1). L'auteur observe également que la pollinisation manuelle semble favoriser le flétrissement des chérelles, lequel est d'autant plus important que la floraison est plus importante. L'auteur conclut " le manque de pollinisations, s'il est un facteur limitant de la production, n'est peut-être pas le facteur limitant principal".

Nous pouvons remarquer que l'auteur commet une erreur méthodologique en utilisant des arbres hybrides à majorité auto-incompatibles. En apportant du pollen compatible (Amelonado), il a seulement démontré que la fécondation était défectueuse chez l'un des hybrides. Néanmoins, un des deux hybrides ne permet pas de mettre en évidence une augmentation de production : la proportion d'arbres autocompatibles dans les témoins était peut être supérieure, due au mâle Amelonado IFC 1.

En 1973, De La CRUZ et SORIA (13) présentent leurs résultats concernant les fluctuations de la pollinisation par les *Forcipomyia* en Colombie. Quatre espèces de *Forcipomyia* furent observées en action de pollinisation, ainsi que d'autres genres de *Ceratopogonidae* (*Atrichopogon*, *Dasyhelea* et *Stylobezzia*). Les *Forcipomyia* sont peu nombreux et les auteurs indiquent un taux de un moucheron pour 1038 fleurs. Néanmoins la pollinisation par les *Forcipomyia* est jugée satisfaisante dans la mesure où, dans une plantation de vingt ans, la moyenne annuelle est de deux fleurs pollinisées par jour, ce qui garantit une nouaison suffisante. Malgré leur faible nombre, les *Forcipomyia* sont considérés comme d'importants pollinisateurs à Palmira (Colombie). Les auteurs concluent que la pollinisation est directement dépendante et corrélée statistiquement avec la floraison et la pluviométrie. Ils ne trouvent pas de corrélation entre la pollinisation et la production.

Cet article a été cité (15) comme démontrant que la pollinisation artificielle pouvait augmenter les rendements et cependant il n'y est jamais question de pollinisation artificielle. La pollinisation naturelle est même estimée suffisante. Les auteurs rapportent dans leur introduction que, en Colombie et dans d'autres zones américaines, elle paraît être un facteur limitant de la production, mais leur travail ne conforte pas cette hypothèse, au contraire.

Il est intéressant de noter que ces auteurs trouvent une corrélation hautement significative entre la floraison et la pollinisation, mais non entre la pollinisation et la

production.

En 1975, LUCAS (38) étudie la pollinisation par l'emploi d'éléments marqués. Pour l'auteur, dans les études précédentes sur la pollinisation, on comptait les nouaisons, ce qui ne permettait pas de distinguer pollinisation et fécondation. L'utilisation d'éléments marqués permet la distinction. L'auteur a utilisé le phosphore 32 en injection dans un cacaoyer et testé la radioactivité des fleurs des arbres environnants. Il ressort de ses travaux que l'arbre radioactif pollinise 10 % des fleurs des arbres environnants dans un rayon de neuf mètres. Un cercle de neuf mètres englobant environ 25 arbres (pour une densité de 1333 pieds à l'ha.), avec une contribution de 10 % de chacun des voisins, tout arbre doit être suffisamment pollinisé, même s'il y a probablement des fleurs plus attractives que d'autres. Il conclut que dans les conditions de son expérience la pollinisation n'est pas un facteur limitant. Ce serait donc au niveau de la germination du pollen, de sa viabilité, de la réceptivité des stigmates et des phénomènes de compatibilité qu'il faudrait rechercher la cause de la sous-production du cacaoyer.

Dans cet article la distinction entre pollinisation et fécondation est explicite. L'auteur prévoyait une répétition de ses expériences avec des modalités différentes afin d'éviter tout risque éventuel de contamination radioactive par les racines.

En 1976, MASSAUX et al. (42) présentent les résultats d'une étude du transport du pollen de cacaoyer par marquage au phosphore 32. En introduction les auteurs affirment : "La pollinisation du cacaoyer est considérée depuis très longtemps et dans toutes les zones cacaoyères comme un facteur limitant de la production. Dans les conditions locales du centre-sud Camerounais, il semble exister une déficience de la pollinisation, que suggère l'accroissement de production obtenu grâce à des pollinisations manuelles".

Ils étudient successivement la répartition des grains de pollen avec l'altitude, la variation journalière de leur chute, le nombre de grains transportés par les insectes et la répartition horizontale du pollen. Ils estiment en citant AREVALO et SORIA (3) que le vent naturel ou forcé ne joue qu'un rôle négligeable dans le transport du pollen d'un cacaoyer à l'autre et que les insectes sont responsables de la pollinisation croisée. Par l'utilisation du marqueur radioactif ³²P, suivant deux techniques (marquage externe et interne des fleurs) ils déterminent l'intensité des visites d'insectes et le nombre de fleurs ayant reçu du pollen : les chiffres obtenus sont, pour un arbre quelconque, respectivement de 91 et 85 % (valeurs minimum). Ils déterminent ensuite les insectes pollinisateurs, soit plus de 25 espèces. Ils concluent en disant : " Si chaque insecte visiteur était réellement apte à assurer la fécondation, le haut pourcentage de fleurs visitées (voisin de 90 %) dans les conditions écologiques locales, serait tel qu'il ne saurait constituer un facteur limitant de la production".

En commentaire, nous pouvons remarquer que les affirmations de l'introduction ne sont pas étayées, et que rien dans l'article ne vient les confirmer. Au contraire, 85 % des fleurs d'un arbre quelconque ont reçu du pollen, ce qui est très important comparativement à ce qui a été observé depuis. L'article d'AREVALO et SORIA (3) est cité mais sans analyse critique.

En 1981, Ellis MARTIN (19) étudie les effets de la pollinisation contrôlée, et

principalement les effets mâles (utilisation de différents pollens), sur la nouaison et le développement des fruits de trois clones femelles : UF 613, UF 667 et UF 221. Les résultats indiquent une influence certaine du pollen sur le taux de nouaison et le développement du fruit, entre 0 et 75 jours. Les croisements sont plus intéressants que les autopolinisations et les pertes globales sont en moyenne de 60 % attribuées au flétrissement physiologique.

L'auteur conclut que les bas rendements des champs clonaux sont dus à la déficience de la pollinisation croisée et souligne l'importance de créer des conditions favorables au développement et à l'action des insectes pollinisateurs. Il remarque que la fécondation des fleurs d'arbres autocompatibles ne présente généralement pas de problèmes, ce qui n'est pas le cas des arbres hybrides. Son avis est que dans le passé les aspects de compatibilité et d'affinité des clones n'ont pas été sérieusement pris en compte dans l'établissement des parcelles clonales, expliquant ainsi leur basse production.

Dans cet article l'auteur ne confond pas pollinisation et fécondation. Travaillant au Costa Rica, ses précisions concernant le désintérêt porté jadis aux problèmes d'incompatibilité permettent de mieux comprendre certains travaux, tels ceux de SORIA, 1969 (58) et d'AREVALO et SORIA, 1975 (3).

2-3 Synthèse.

Cette étude n'a pas de prétention à l'exhaustivité ; toutefois on peut constater à la lecture des publications relatives à la "sous-pollinisation" que deux confusions sont très fréquentes :

-a) Un abus de langage. Le terme de pollinisation, qui ne concerne rigoureusement que le dépôt de grains de pollen sur le style, est employé dans un sens très élargi incluant germination du pollen et fécondation. Cette confusion s'accompagne (cause ou conséquence ?) d'une erreur méthodologique, à savoir le comptage des nouaisons ou fruits formés au lieu des grains de pollen.

Dans certaines expériences décrites l'apport manuel de pollen choisi compatible chez des arbres auto-incompatibles (parfois dans des parcelles monoclonales) a provoqué une augmentation des nouaisons et de la production. Il semble bien évident que cela doit être attribué, non à la pollinisation, mais à la fécondation rendue possible.

-b) Une dérive terminologique. Certains chercheurs ont fait l'assimilation entre un faible taux de fleurs pollinisées et une "sous-pollinisation" de l'arbre. L'importance de la floraison est soit mal interprétée, soit négligée.

Compte tenu de ces remarques et du fait que dans certains cas les durées d'expérimentation sont trop courtes pour faire intervenir les régulations physiologiques de l'arbre, la théorie de la sous-pollinisation du cacaoyer n'a pas pour nous de bases bibliographiques. Tout au plus doit-on constater qu'il est souvent reconnu que la pollinisation naturelle puisse faire défaut à certaines périodes (sécheresses), mais cela

ne peut en aucun cas justifier une généralisation.

A notre avis, la méthodologie à employer pour démontrer l'insuffisance de la pollinisation naturelle est la suivante : utiliser des arbres autocompatibles, pollinisés avec leur propre pollen, pendant plusieurs années, afin de prendre en compte les régulations de l'arbre et, ces précautions étant prises, s'intéresser à la production de cabosses saines et de fèves fraîches.

A notre connaissance, cette méthodologie n'est suivie que dans un seul essai, celui rapporté par VELLO (63) travaillant sur Catongo. Sa conclusion est qu'il n'y a pas d'augmentation de rendement par l'utilisation de la pollinisation manuelle.

Dans les publications où la pollinisation naturelle est estimée suffisante, on doit remarquer que la distinction entre pollinisation et fécondation est souvent faite, et l'importance du problème d'incompatibilité soulignée.

3 La pollinisation facteur du rendement.

Quel est le potentiel de production résultant de la pollinisation des fleurs ? Nous considérons à ce niveau que le pollen est viable et compatible (en effet, s'il ne l'était pas, il ne s'agirait plus de problèmes de pollinisation) : dans ce cas le potentiel de production sera le produit du nombre de fleurs par le taux de fleurs pollinisées ; nous devons évaluer ces deux paramètres.

3-1 Evaluation de la floraison.

Chez les "classiques", URQUHART (1955), HARDY (1960), BURLE (1961) et BRAUDEAU (1969), la floraison, reconnue abondante, n'est pas chiffrée. BOYER en 1970 (8) et 1974 (9) se livre à un comptage de fleurs, mais sa méthode, de son propre aveu, sous-estime les quantités réelles de fleurs produites. en effet la fréquence des relevés se situait entre huit et dix jours, alors que la tenue d'une fleur non fécondée est de l'ordre de deux à trois jours. Ses chiffres varient de 800 à 1300 fleurs produites par arbre et par an, suivant les conditions d'ombrage. ALVIM en 1972 (1) et 1975 (2) décrit la floraison de cacaoyers Catongo (cf Fig. 2) et en montre les variations saisonnières. Il compte les fleurs tous les deux ou trois jours sur une couche de sable épandu sous les arbres. Il obtient les résultats suivants : environ 8000 fleurs par an pour un arbre de cinq ans, 30 000 environ pour un arbre de douze ans et 38 000 environ pour un arbre de 23 ans.

En 1981, MOSSU *et al.* (45), en utilisant des toiles de 1 m² disposées au hasard dans les lignes de cacaoyers, à raison d'au moins une toile tous les deux arbres et relevées chaque matin, évaluent l'intensité de floraison et le nombre de fleurs produites. Pour une année, ils obtiennent 24 250 fleurs par arbre pour des "Amazoniens" à Bingerville, 16 900 pour des Amelonado de Bingerville et 20 100 pour des "Amazoniens" de San Pédro. Les arbres étaient âgés de huit à quinze ans, la densité de 1333 pieds à l'hectare.

En 1981 Jaime VERA (29) mentionne que le cacaoyer peut produire plus de 100 000 fleurs par an.

En 1983, PAULIN *et al.* (52) donnent des chiffres de floraison mais qui ne concernent que des secteurs de troncs, de 0 à 2 mètres du sol. A partir de données cumulées sur cent arbres et environ deux ans, la production florale annuelle par arbre, pour la portion de tronc considérée, est de 1115 fleurs. Ces chiffres semblent difficilement exploitables pour évaluer la production globale de fleurs.

En 1985, LACHENAUD et MOSSU (35), en utilisant la technique des tapis en film moustiquaire de 1 m² relevés deux fois par semaine, obtiennent les chiffres de floraison suivants : 52 250 fleurs par arbre et par an sous ombrage, 100 880 sans ombrage ni engrais et 125 925 sans ombrage avec engrais. Il s'agissait d'arbres hybrides de onze à treize ans et les observations ont duré trois années. La même année, DECAZY *et al.* (14), utilisant la même technique, obtiennent en moyenne 74 360 fleurs par arbre et par an.

Les travaux que nous venons de citer montrent une grande variation dans les résultats. Celle-ci provient essentiellement de méthodes différentes. Les techniques de comptage de fleurs sur portions de troncs ou secteurs de frondaison donnent des chiffres très faibles. Par contre, les techniques de comptage cherchant à estimer la production florale totale de l'arbre adulte (tapis ou épandage de sable au sol avec relevés bi-hebdomadaires) montrent que, en fonction du matériel végétal, de son âge, des conditions de culture et de climat, le nombre de fleurs varie de 30 000 à 125 000 par arbre et par an.

3-2 Evaluation du taux de fleurs pollinisées.

Les premiers travaux ne s'intéressaient qu'aux amas de grains de pollen censés être déposés par les seuls insectes pollinisateurs connus à l'époque, les moucheron du genre *Forcipomyia*. Les grains de pollen épars sur le style étaient négligés. Ainsi, EDWARDS (18) (cf Fig. 3) montre que le taux de fleurs présentant des amas de grains de pollen est le plus souvent supérieur à 5 %. Les travaux de DESSART (17) déjà cités vont dans le même sens bien qu'il ne précise pas s'il prend en compte uniquement les dépôts caractéristiques de *Forcipomyia* (cf Tableau n°3).

La distribution statistique des grains de pollen sur les styles de fleurs est présentée pour la première fois par PARVAIS *et al.* en 1977 (49), la formulation mathématique par De REFFYE *et al.* en 1978 (15). Leurs résultats les conduisent aux notions de flétrissement différentiel et de point de flétrissement différentiel. Au delà de ce point, les courbes de dépôt de pollen sur style et du nombre de fèves par cabosse évoluent parallèlement. Ce point est en général éloigné du nombre moyen d'ovules par ovaire de vingt ou trente unités : par exemple 15 et 50 chez certains Haut-amazoniens, 25 et 45 chez de nombreux Amelonado. Le nombre de grains de pollen nécessaire à la formation d'une cabosse doit donc être supérieur ou égal à la valeur du point de flétrissement différentiel, lequel semble être une constante clonale.

De nombreux chercheurs ont utilisé la méthode de PARVAIS *et al.* (49) et leurs résultats sont les suivants (cf Tableau n°4)

AUTEURS		Charge en grains de pollen		
		0	≥ 35	≥ 50
PARVAIS <i>et al.</i> (49)	Bingerville	0,682	0,027	
	Divo	0,764	0,020	
De REFFYE <i>et al.</i> (15)		0,668	0,025	
De REFFYE <i>et al.</i> (16)	Bingerville	0,600		0,067
	Bingerville	0,490		0,074
	Divo	0,730		0,028
LUCAS et DECAZY (40)		0,610		0,037
		0,716		0,029
		0,590		0,039
LUCAS (41)	Tomegbé	0,429		0,172
DECAZY <i>et al.</i> (14)				0,200

Tableau n°4 : Taux de fleurs pollinisées observés.

En considérant donc que les valeurs 35 (ou 50) grains de pollen par style sont nécessaires à une pollinisation "convenable", ce qui était le cas dans les premiers travaux étudiés, l'évaluation du taux de fleurs pollinisées susceptibles d'évoluer en cabosse est donc approchée par défaut. Néanmoins, en conservant ces valeurs de 35 ou 50 grains de pollen, on constate que les taux de pollinisation, variables, sont toujours supérieurs à 2 % et dans trois cas sur onze, supérieurs à 5 %. Un taux de 2 %, compte tenu de ces constatations et des travaux d'EDWARDS et de DESSART, doit donc être considéré comme une valeur minimum.

3-3 Potentiel de production résultant de la pollinisation des fleurs.

Le Tableau n°5 suivant montre la production théorique de chérelles pour différents niveaux de floraison et deux taux de pollinisation, 2 et 5 %.

Pour un taux de 2 %, considéré comme une valeur minimum, on constate que, pour un arbre adulte, la pollinisation *sensus stricto* pourrait assurer la production de 600 cabosses, soit environ 28 tonnes de cacao marchand par Ha (en prenant une densité de 1333 et 35 g. de cacao marchand par cabosse). La pollinisation est donc loin de constituer un facteur limitant de la production cacaoyère.

Floraison annuelle par arbre	Taux de fleurs pollinisées	
	2 %	5 %
30 000	600	1500
50 000	1000	2500
100 000	2000	5000

Tableau n°5 : Nombres théoriques de chérelles produites par arbre et par an dans diverses conditions.

Un calcul semblable avait été présenté par BESSE en 1975 (5, et également 26) ; le nombre moyen de fleurs par arbre est posé égal à 5000 et le taux de pollinisation à 4 % (pollinisation entraînant la formation d'une chérelle). Le potentiel de cabosses (200) est admis être "dans les limites acceptables en matière de culture arbustive". L'auteur considère comme un résultat appréciable de récolter 40 cabosses et s'interroge sur les phénomènes responsables de la "fonte", en remontant jusqu'à la floraison et la pollinisation.

L'importance des chiffres cités dans le Tableau n° 5 peut surprendre ; il faut rappeler que nous avons considéré, dans cette étude sur la pollinisation, que le pollen déposé était viable et compatible. Il est bien connu que les réalités sont différentes et que, dans certains cas, peu d'importance est accordée, au niveau des dispositifs de plantation, au problème d'incompatibilité. Les faibles productions parfois constatées ne doivent pas être attribuées à une insuffisance de la pollinisation, mais à d'autres causes, dont les principales sont l'incompatibilité fréquente et les pertes souvent très importantes. Rappelons toutefois que De La CRUZ et SORIA (13) observaient deux fleurs pollinisées par jour pendant un an sur des arbres de vingt ans (soit 730 nouaisons potentielles).

4 Conclusion.

Nous avons vu dans un premier temps que la théorie de la "sous-pollinisation facteur limitant de la production" n'avait pas de base bibliographique. Ensuite, par un calcul simple, nous avons montré que les potentialités de production liées à la pollinisation confirment le fait qu'elle ne peut constituer un facteur limitant. De plus, d'autres arguments vont également dans ce sens. En effet, la théorie de la "sous-pollinisation" s'oppose aux faits suivants :

- L'existence du flétrissement physiologique, qui est reconnu comme un mécanisme de régulation par lequel le cacaoyer élimine les jeunes fruits qu'il ne peut porter : HARDY (22), NICHOLS (47, 48), ALVIM (2), HUTCHEON (25). Selon ces auteurs et d'autres, les pertes attribuées au flétrissement physiologique varient de 20 à 95 % suivant les conditions.

- Les populations d'insectes sont très généralement reconnues suffisantes :

HARDY (22), VELLO (63), MASSAUX *et al.* (42), DESSART (17), WINDER et SILVA (65), et des traitements répétés ne modifient pas les conditions de pollinisation : LUCAS et DECAZY (40), DECAZY *et al.* (14).

- On constate également que les diverses techniques agronomiques permettant l'augmentation de la floraison (engrais, faibles densités, haies fruitières) ne modifient pas le taux de nouaison. On doit donc en déduire, soit que les populations d'insectes évoluent dans le même sens que la floraison, soit que leur activité est augmentée.

- La productivité et les rendements peuvent être augmentés de façon importante sans intervention sur la pollinisation. Par exemple, LACHENAUD et MOSSU (35) constatent des rendements multipliés par 2,47 après élimination de l'ombrage. De même, dans une parcelle à très faible densité (333 arbres à l'ha.), on obtient des productivités cinq fois supérieures au témoin classique (1333 arbres à l'ha.) (IRCC, rapport annuel 1983). Dans ces deux cas les conditions de pollinisation, vérifiées, n'ont pas été modifiées.

Il nous faut constater également que la théorie de la "sous-pollinisation" du cacaoyer s'accompagne d'une importance peut-être exagérée accordée à la pollinisation en tant que facteur du rendement. En effet, HUTCHEON (25) pense que "la production est fondamentalement déterminée par les éléments nutritifs utilisables, et que des contrôles internes à différents points régulent la production de cabosses en rapport avec la disponibilité en ces éléments nutritifs. La production est contrôlée par l'intensité de la floraison, le flétrissement physiologique et la croissance des cabosses". Dans cet ordre d'idées, De La CRUZ et SORIA (13) ne trouvent pas de corrélation entre la pollinisation et la production, et ASHIRU et JACOB (4) constatent que le rendement n'est pas lié au nombre de chérelles formées.

La production semble donc directement liée à l'état physiologique de l'arbre et ses nombreuses régulations, et pourrait être modélisée sans tenir compte de la pollinisation, par l'utilisation de paramètres de vigueur végétative (MOSES et ENRIQUEZ, 43). De même, la sélection semble pouvoir être faite à partir de données de croissance, par exemple l'accroissement de diamètre ou de section du tronc.

En conclusion, la pollinisation ne peut constituer un facteur limitant de la production. Tout au plus, comme dans le cas du pommier par exemple, certaines circonstances exceptionnelles peuvent être défavorables à une bonne pollinisation ; mais dans la mesure où la floraison des cacaoyers est étalée sur toute l'année (du moins chez les Forastero qui sont de loin les plus utilisés) le risque est faible que la récolte en soit affectée. On constate souvent au contraire que les périodes de pollinisation et nouaison importantes (par exemple novembre en Côte d'Ivoire) sont suivies de pertes par flétrissement physiologique dramatiques en saison sèche, éliminant parfois la récolte intermédiaire dans certaines zones. Les études et travaux visant à augmenter la pollinisation dans le but d'augmenter les rendements en cacaoculture, qui, et pour cause, n'ont jamais donné de résultats, sont donc vains.

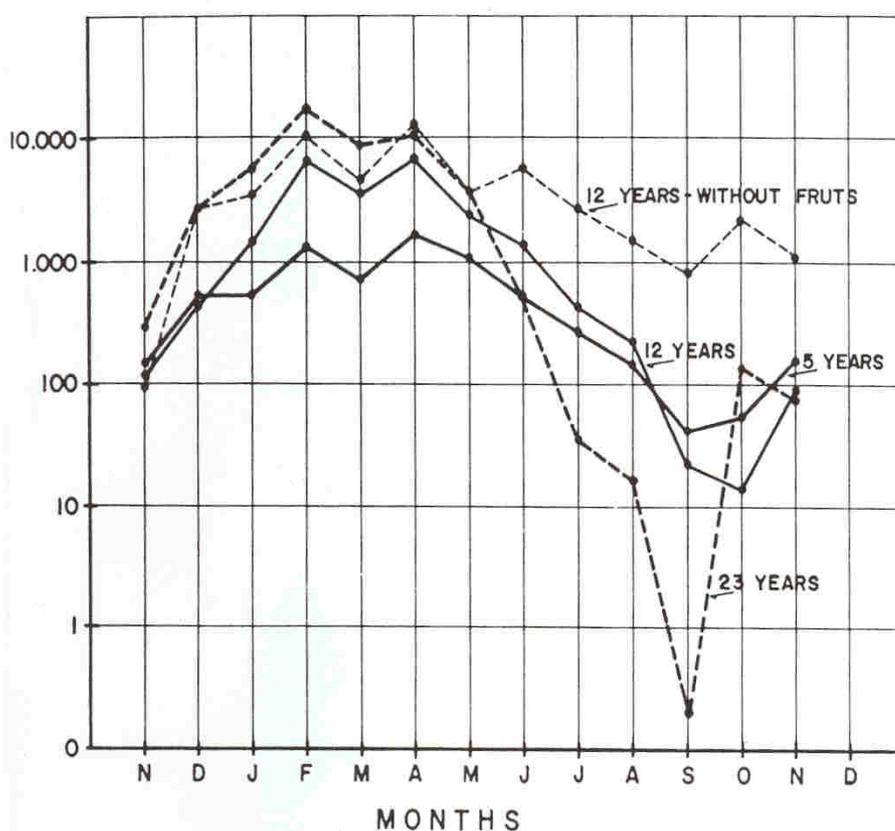


Figure n°2 : Nombre total de fleurs produites par mois chez des Catongo âgés de 5, 12 et 25 ans, à Uruçuca, Bahia, de novembre 1970 à décembre 1971 (moyenne de huit arbres dans chaque classe d'âge). Un arbre stérile de 12 ans qui ne produit qu'une cabosse pendant la durée de l'étude est inclus dans un but comparatif (d'après ALVIM, 2) (en abscisse : temps ; en ordonnée : nombre de fleurs produites)

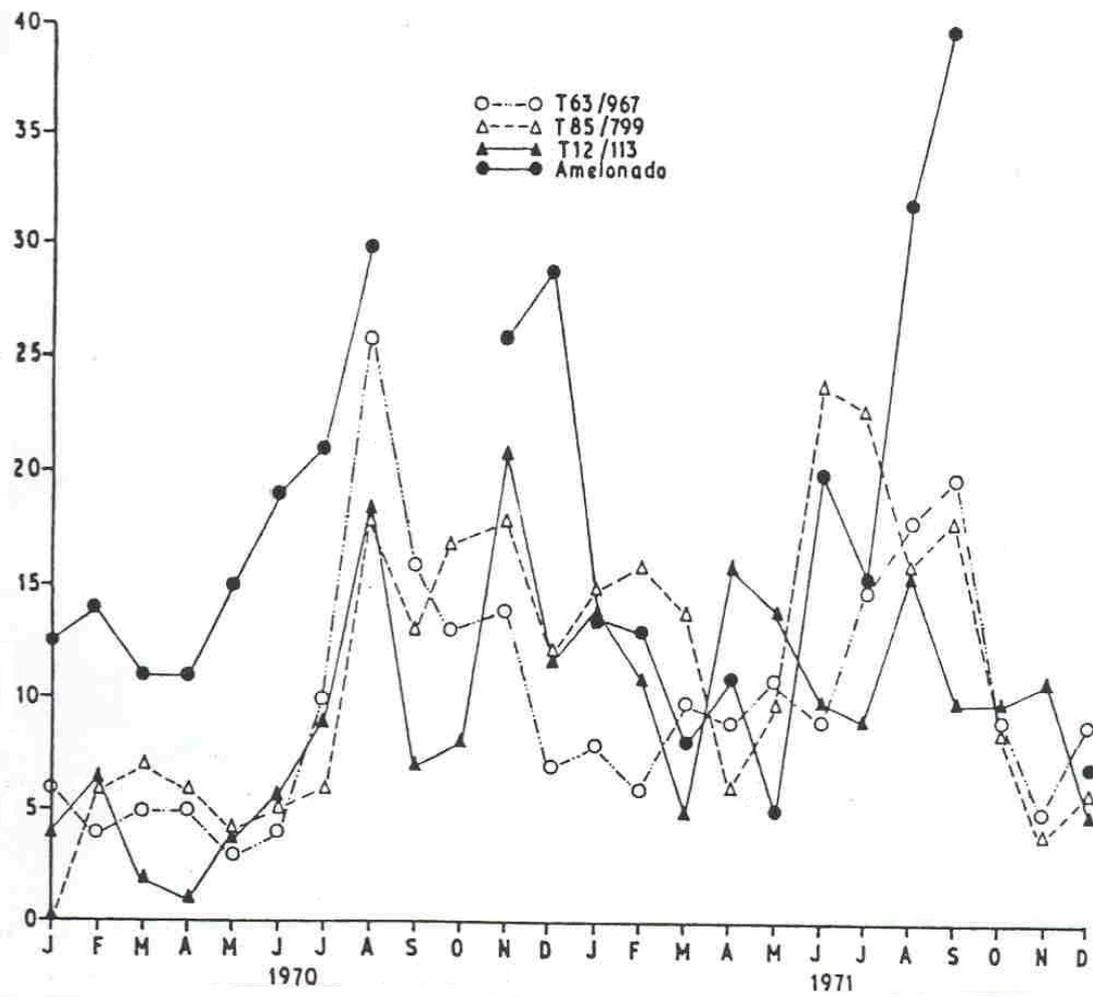


Figure n°3 : Variations saisonnières du taux de fleurs portant des amas de grains de pollen, sur trois clones Haut-amazoniens et un semis d'Amelonado (d'après EDWARDS, 18) (abscisse : temps ; ordonnée : taux de fleurs montrant des amas de grains de pollen)

BIBLIOGRAPHIE.

- 1) **ALVIM, P. de T. ; A. D. MACHADO et F. VELLO. 1972.**
Physiological responses of cacao to environmental factors.
4ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, STE AUGUSTINE (TRINIDAD), 8-18 janv. 1972 (pp 210-225).
- 2) **ALVIM, P. de T. 1975 :** Ecophysiology of cacao.
in "Ecophysiology of tropical crops", volume II.
International Symposium on Ecophysiology of Tropical crops, MANAUS, BRASIL. Ed. CEPLAC, BAHIA, BRASIL.
- 3) **AREVALO, A. R. et J. SORIA. 1975.**
Evaluación de cuatro metodos de polinización artificial en el aumento de producción de cacao (*Th.cacao* L).
5ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, IBADAN (NIGERIA), 1-9 sept. 1979, (pp 79-84).
- 4) **ASHIRU, G. A. et V. J. JACOB. 1972.**
Potential pod production, pod loss, cherule production and loss in cacao (*Theobroma cacao* L.)
4ème Conférence Internationale sur les Recherches cacaoyères, TRINIDAD.
- 5) **BESSE, J. 1975.**
La sélection générative du cacaoyer en Côte d'Ivoire bilan et orientation des recherches en 1975.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, IBADAN (NIGERIA), 1-9 sept. 1975. (pp 95-103).
- 6) **BILLES, D. J. 1941.**
Pollination of *Theobroma cacao* L in Trinidad, BWI.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 28, 8, 151-156.
- 7) **BOUSSARD, B. 1981.**
Etude bibliographique. Pollinisation, arbres fruitiers et cacaoyers.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n°4, 297-304.
- 8) **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 14, n°3, 189-200.
- 9) **BOYER, J. 1974.**
Etude éco-physiologique du développement de cacaoyers cultivés au Cameroun.
Café Cacao Thé (Paris), vol 18, n°1, 3-30.

- 10) **BRAUDEAU, J. 1969** : Le cacaoyer.
GP Maisonneuve et Larose, PARIS, (304 p).
- 11) **BRUNEAU DE MIRE, Ph. et P. MBONDJI MBONDJI. 1972.**
Insectes pollinisateurs du cacaoyer en fécondation croisée au Cameroun.
4ème Conférence Internationale sur les Recherches cacaoyères, TRINIDAD.
- 12) **BURLE, L. 1961** : Le cacaoyer. (Tome premier).
GP Maisonneuve et Larose, PARIS, (316 p).
- 13) **DE LA CRUZ, J. et S. SORIA V. 1973.**
Estudio de fluctuaciones de polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia spp.* (Diptera, ceratopogonidae) en Palmira, Valle, Colombia.
Acta agronomica (Palmira), vol 23, 3.4, 1-17.
- 14) **DECAZY, B. ; N. COULIBALY ; G. MOSSU et D. PAULIN. 1985.**
L'action à long terme des traitements insecticides sur les conditions de pollinisation et sur la production du cacaoyer en Côte d'Ivoire.
Café Cacao Thé (Paris), vol 29, n°2, 99-105.
- 15) **DE REFFYE, Ph. ; J-P. PARVAIS ; G. MOSSU et P. LUCAS. 1978.**
Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 22, n°4, 251-274.
- 16) **DE REFFYE, Ph. ; J-P. PARVAIS ; N. COULIBALY et A. GERVAIS. 1980.**
Etude de la pollinisation du cacaoyer à partir du trafic des insectes.
Café Cacao Thé (Paris), vol 24, n°2, 83-100.
- 17) **DESSART, P. 1961.**
Contribution à l'étude des *Ceratopogonidae* (Diptera). Les *Forcipomyia* pollinisateurs du cacaoyer.
Bulletin agricole du Congo, 3, 525-540.
- 18) **EDWARDS, D. F. 1973.**
Pollination studies on upper amazon cocoa clones in Ghana in relation to the production of hybrid seed.
Journal of Horticultural Science (London), 48, 247-259.
- 19) **MARTIN, E. J. 1981.**
Efectos de polinización controlada en cacao.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp 57-60).
- 20) **GLENDINNING, D. R. 1960** : discussion p 107.
8ème conférence interamericaine, TRINIDAD and TOBAGO.

- 21) **GLENDINNING, D. R. 1962.**
Natural pollination of cocoa.
Nature, LONDON, vol. 193, n° 4822
- 22) **HARDY, F. 1960 :** Cacao manual.
Inter American Institute of Agricultural Sciences
(IAIAS), TURRIALBA, COSTA RICA. (395 p).
- 23) **HARVORD, G. ; G. K. MALIPHANT et F. W. COPE. 1954.**
The effect of fertilizers, shade and spacing on
flowering, fruit-set and cherelle wilt. River estate,
Trinidad.
A report on cacao research, TRINIDAD, 1954, 58-64.
- 24) **HURTADO, C. A. 1960.**
Efectos de la polinización controlada sobre la
producción del cacao.
8ème conférence interamericaine, TRINIDAD and TOBAGO.
(pp 109-115).
- 25) **HUTCHEON, W. V. 1976.**
A framework for the physiology of cocoa (part 2).
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 25, 5-10.
- 26) **IRCC.** Programmes d'activité 1976-1977, p. 111
- 27) **IRCC. 1982.**
Rapport annuel Côte d'Ivoire, tome III : Amélioration
du cacaoyer. IRCC Côte d'Ivoire.
- 28) **IRCC. 1983.**
Rapport annuel Côte d'Ivoire, tome III : Amélioration
du cacaoyer. IRCC Côte d'Ivoire.
- 29) **VERA, J. B. ; E. MONGROJEVO J. et M. MOREIRA D. 1981.**
La polinización suplementaria y cortes en el tallo
como practicas simples para incrementar los rendimien-
tos en cacao.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp
31-35).
- 30) **KAUFMANN, T. 1973.**
Preliminary observations on cecidomyid midges and its
role as a cocoa pollinator in Ghana.
Ghana J. Agric. Science (ACCRA), vol. 6, n° 3.
- 31) **KAUFMANN, T. 1975.**
Cocoa pollination by males of *Forcipomyia squamipennis*
(Diptera, Ceratopogonidae) in Ghana.
Tropical agriculture (Trinidad), 52, 1, 71-74.
- 32) **VAN DER KNAAP, W. P. 1955.**
Observations on the pollination of cacao flowers.
14th international horticultural congress, pp 1287-
1293.

- 33) **KNOKE, J. K. ; S. de J. SORIA and R. K. CHAPMAN. 1980.**
Cacao pollination with spray equipment in Costa Rica.
Revista Theobroma (Ilhéus), 10 (4) (213-224).
- 34) **KUMARAN, K. and S. PRASANNAKUMARI. 1981.**
Genetic variability and correlation of some pod and
bean characters in cocoa "Forasteros"
Proceedings of the fourth annual symposium on
plantation crops. Placrosym IV
- 35) **LACHENAUD, Ph. et G. MOSSU. 1985.**
Etude comparative de l'influence de deux modes de
conduite sur les facteurs du rendement d'une cacaoyère.
Café Cacao Thé (Paris), vol 29, n° 1, 21-30
- 36) **LAVABRE, E. M. 1985.**
Séminaire International sur l'entomologie du cacaoyer,
Yamoussoukro, 26-30/11/1984.
Café Cacao Thé (Paris), vol 29, n° 1
- 37) **LUCAS, P. 1973.**
Problèmes posés par la pollinisation et la fécondation
du cacaoyer.
IRCC Génétique cacaoyer, BINGERVILLE, 12/10/1973 (6 p.)
- 38) **LUCAS, P. 1975.**
Etude de la pollinisation du cacaoyer par l'emploi
d'éléments marqués.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, IBADAN, NIGERIA, 1-9 sept. 1975 (pp 134-
144).
- 39) **LUCAS, P. 1981.**
Amélioration des facteurs de production du cacaoyer :
modification des conditions de pollinisation.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981 (pp
27-29).
- 40) **LUCAS, P. et B. DECAZY. 1981.**
Influence des traitements insecticides contre les
mirides du cacaoyer sur les conditions de pollini-
sation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 1, 29-35.
- 41) **LUCAS, P. 1981.**
Etude des conditions de pollinisation du cacaoyer au
Togo.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 2, 113-120.
- 42) **MASSAUX, F. ; C. TCHIENDJI ; C. MISSE ; B. DECAZY. 1976.**
Etude du transport du pollen de cacaoyer par marquage
au ³²P.
Café Cacao Thé (Paris), vol 20, n° 3, 163-171.
- 43) **MOSES, D. D. et G. A. ENRIQUEZ. 1979.**

Calibrating variates for yield of cocoa, as well as the relationships of several cacao features with the environment.

7ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, DOUALA, CAMEROUN, 5-12 nov. 1979. (pp 51-55).

- 44) **MOSSU, G. et R. LOTODE. 1975.**
Fécondation-nouaison chez *Theobroma cacao* L.
5ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, IBADAN, 1975.
- 45) **MOSSU, G. ; D. PAULIN et Ph. DE REFFYE. 1981.**
Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 3, 155-168.
- 46) **MOSSU, G. ; D. PAULIN et Ph. DE REFFYE. 1981.**
Etude des conditions de floraison et de pollinisation sur les rendements du cacaoyer.
8ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, CARTHAGENA, COLOMBIE, 18-23 oct. 1981. (pp 37-44).
- 47) **NICHOLS, R. 1960 :** Auxins of cacao and cherelle wilt.
8ème Conférence Interaméricaine, TRINIDAD and TOBAGO. (100-106).
- 48) **NICHOLS, R. 1965 :** Cherelle (fruit) wilt of cocoa.
Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 4, 10-13.
- 49) **PARVAIS, J-P. ; Ph. DE REFFYE et P. LUCAS. 1977.**
Observations sur la pollinisation libre chez *Theobroma cacao* : analyse mathématique des données et modélisation.
Café Cacao Thé (Paris), vol 21, n° 4, 253-261.
- 50) **PAULIN, D. 1981.**
Bilan et perspectives des Recherches sur la pollinisation du cacaoyer.
Laboratoire de biologie florale. BINGERVILLE, 16/3/1981 (3 p.)
- 51) **PAULIN, D. 1981.**
Contribution à l'étude de la biologie florale du cacaoyer. Bilan de pollinisations artificielles.
Café Cacao Thé (Paris), vol 25, n° 2, 105-112.
- 52) **PAULIN D. ; B. DECAZY et N. COULIBALY. 1983**
Etude des variations saisonnières des conditions de pollinisation et de fructification dans une cacaoyère.
Café Cacao Thé (Paris), vol 27, n° 3, 165-175.
- 53) **PAULIN D. ; B. DECAZY et N. COULIBALY. 1984.**
Les variations saisonnières des conditions de pollinisation et de fructification dans une cacaoyère

de Côte d'Ivoire.
9ème conférence Internationale sur les Recherches
Cacaoyères, LOME, 1984.

- 54) **POSNETTE, A. F. 1944** : Pollination of cacao in Trinidad.
Tropical agriculture (Trinidad), vol 21, n° 6, 115-118.
- 55) **POSNETTE, A. F. 1950** .
The pollination of cacao in the Gold Coast.
Journal of Horticultural Science (London), 25, 155-163.
- 56) **POSNETTE, A. F. et ENTWISTLE H. M. 1957.**
The pollination of cocoa flowers.
Proceedings ; Cocoa conference, LONDON, 1957.(pp 66-68).
- 57) **RUINARD, J. 1961.**
Variability of various pod characters as a factor in cacao selection.
Euphytica (Wageningen), 10, n° 2, (134-146).
- 58) **SORIA, J. 1969.**
A preliminary report on experiments of hand pollination and fertilizers in cacao.
3ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, ACCRA (GHANA), 23-29 nov. 1969. (pp 608-613).
- 59) **SORIA V., J. ; G. A. ENRIQUEZ. 1981.**
International cacao cultivar catalogue
CATIE, TURRIALBA, COSTA RICA.
- 60) **TOXOPEUS, H. et V. J. JACOB. 1970.**
Studies on pod and bean values of *Theobroma cacao* L.in Nigeria. 2 : Number of bean per pod, with special reference to the natural pollination process.
Neth. J. Agric. Sci. (Wageningen), 18, (188-194)
- 61) **URQUHART, D. H. 1955** : Cocoa.
Longman, LONDON.
- 62) **VELLO, F. et I. F. NASCIMENTO. 1966.**
Influencia do adubo e do polinização do cacueiro in BAHIA, BRAZIL.
Centro de Pesquisas do cacau, Informe Technico.
- 63) **VELLO, F. 1969.**
Observações sobre polinização do cacueiro na Bahia.
3ème Conférence Internationale sur les Recherches Cacaoyères, ACCRA, GHANA, 23-29 nov. 1969. (pp 565-575).
- 64) **VOELCKER, O. J. 1937.**
A note on the behaviour of cacao flowers after pollination and on the incidence of cherelle wilt.
7th Annual Report on Cacao Rresearch (Trinidad), 5-8.

65) WINDER, J. A. et P. SILVA. 1972.

Current research on insect pollination of cacao in Bahia.

4ème Conference Internationale sur les Recherches Cacaoyères, STE AUGUSTINE, TRINIDAD, 8-18 janv. 1972. (pp 553-565).

66) WINDER, J. A. 1977.

Recent research on insect pollination of cocoa.

Cocoa growers'bulletin (Bournville), n° 26, 11-19.