

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT AGRO MONTPELLIER ET DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER

En Écologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques (EFSA)
École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau
Portée par l'Université de Montpellier

Unité de recherche UMR ABSys

Architecture et fonctionnement du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) – Variabilité dans des vergers en mélange de descendances et effets de l'ombrage

Présentée par Thomas WIBAUX
Le 10 décembre 2024

Sous la direction de Pierre-Éric LAURI
et le co-encadrement de Rémi VEZY

Devant le jury composé de

Mme. Alexia STOKES, Directrice de Recherche, INRAE

Mme. Brunella MORANDI, Associate Professor, Univ. Of Bologna (Italie)

Mme. Catherine COLLET, Chargée de recherche, HDR, INRAE

M. Gerhard BUCK-SORLIN, Professeur, Institut-Agro Angers

M. Stéphane SAJ, Chercheur, FiBL (Suisse)

Présidente

Rapporteuse

Rapporteuse

Examineur

Invité



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

 L'INSTITUT
agro Montpellier

A Victoria & bébé Flore

*« Protéger l'environnement, connaître et comprendre son fonctionnement,
d'accord ; mais, avant toute chose, contempler la beauté de la nature ! »*

Jean-Marie PELT

Et à mon père, l'architecte...

*« L'architecture est le jeu magistral, correct et
magnifique, des masses réunies dans la lumière »*

Le Corbusier

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à Pierre-Éric Lauri, qui a dirigé cette thèse et sans qui j'aurais été bien démuni pour étudier l'architecture du cacaoyer. Merci, Boss, d'avoir montré autant d'enthousiasme à t'aventurer dans l'étude de cet arbre si particulier. Merci surtout pour ta patience dans mon encadrement... et pour tous les échanges que nous avons eus : sur les arbres, la science, et notre rôle de chercheurs. J'espère pouvoir être un aussi bon encadrant que toi et refléter un peu de ta sagesse dans le reste de ma carrière scientifique.

Je remercie ensuite Rémi Vezy, le co-encadrant de cette thèse, pour son appui dans l'acquisition et le traitement des données, mais aussi pour m'avoir donné énormément de confiance en moi durant la réalisation de la thèse. Merci également pour tes mots touchants lors de ma soutenance.

Par ailleurs, cette thèse est aussi celle d'Olsen Pondo Kouakou, qui a commencé comme simple stagiaire sur la plantation de SAO et m'a finalement suivi pendant plus de six années en tant qu'assistant-technicien. Il a assurément vécu la thèse aussi intensément que moi, dans ses hauts et ses bas, et chaque mesure, chaque donnée, chaque hypothèse testée dans ce manuscrit porte son empreinte. Merci, Olsen, pour ton engagement, ta fidélité et ton amitié.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à la société TOUTON SA, qui a accueilli mes travaux de recherche durant six années sur la plantation de SAO et m'a offert des conditions de travail exceptionnelles. Je remercie tout particulièrement David Lefèvre, qui m'a laissé une totale liberté sur les recherches menées à Zabeza et avec qui j'ai eu grand plaisir à échanger sur le cacao et le cacaoyer. Merci également à Franck Gbessin et aux agents de SAO qui ont aidé mes stagiaires et nous ont appuyés dans l'expérimentation : Oumar, Maturin, Koffi, N'Guessan...

Un grand merci également aux enseignants-chercheurs de l'UFHB et de WASCAL CEA-CCBAD, qui m'ont accueilli pendant ces sept années à Abidjan et avec qui j'ai eu grand plaisir à collaborer : Prof. Mamadou Chérif, Prof. Daouda Koné, Prof. Justin Kassi, Dr. Mbo Kacou... Et bien sûr, à tous les stagiaires qui sont passés par la SAO et qui ont contribué à la collecte des données et à l'avancée des travaux de cette thèse (dans l'ordre de leur participation) : Djenabou Diallo, Justin Koffi, Olsen Pondo Kouakou, Isabelle Tokannou, Stéphane-Hubert Guéi, Franck Goulédéhie, Issa Cissé et Stéphane Oro.

Mes remerciements vont également à mes directeurs d'unité successifs, Éric Gohet et Bruno Rapidel, pour m'avoir fait confiance sur mon projet scientifique et mes travaux en Côte d'Ivoire. Et à Véro Blouin-Lesage, puis Sandrine Renoir, pour avoir eu la patience de m'assister dans mon admin, mon départ, mon retour, ma soutenance... et tout le reste !

Sans oublier mes collègues du CIRAD et de l'Université FHB, ceux qui ont contribué à mes travaux comme ceux qui m'ont permis d'en sortir un peu la tête. Je remercie d'abord Philippe Bastide, à qui je dois la trajectoire scientifique sur laquelle je me suis engagé et la conviction que le cacaoyer mérite d'être rattaché au monde de l'arboriculture fruitière. Cette thèse porte assurément sa marque ; j'espère qu'il en sera fier. Merci également à Patrick Jagoret pour ses enseignements sur le monde de la cacaoculture paysanne, pour son amitié, et pour m'avoir fait confiance dans la réalisation de cette thèse sur le projet Cocoa4Future. Merci, Patron. Merci également aux collègues du cacao : Didier Snoeck, Stéphane, Martin, Olivier, Karen, et tous les autres de l'UR 34, de l'équipe SAFT et de l'UMR ABSys ; ceux du palmier, de l'hévéa et du café... et même des cultures tempérées ! Un grand merci également à Frédéric Normand et Jean-Baptiste Durand, qui ont contribué au premier article de la thèse ; aux membres de mon comité : Benoît Pallas, Andrew Daymond, Fabienne Ribeyre, Philippe Bastide et Frédéric Normand ; et aux membres de mon jury : Alexia Stokes, Catherine Collet, Brunella Morandi, Gerhard Buck-Sorlin et Stéphane Saj.

Mes derniers remerciements vont à ma famille et mes amis. Victoria d'abord, à qui j'ai fait subir mes longs mois d'absence pendant cette dernière année de thèse, tandis qu'elle portait puis s'occupait de notre bébé... Merci pour ta patience, ton soutien, ton attention et ta douceur. Une thèse, mais pas deux, c'est promis. Et merci, bébé Flore, de ne pas m'avoir oublié et d'avoir été si gentille avec ta maman pendant mon absence. J'ai également une pensée affectueuse pour mes parents, qui m'ont toujours encouragé et soutenu dans mon choix de m'éloigner toujours plus du nord et qui, cette année, se seront déplacés plus au sud trois fois de suite : pour rencontrer ma fille, célébrer mon mariage et venir assister à ma soutenance de thèse.

Merci enfin aux copains, ceux qui ont animé la vie abidjanaise : Ben&Lu, les Marlos, ValCro, la Mama, Sancho et Isa, les colocs de la villa de la Grâce, de la villa Choc et tous les autres ; et ceux de France, qui ont fait le déplacement pour venir s'enjailler au mariage et m'ont aidé à tenir le coup pendant les mois de rédaction : le bon père Francis, Papé, Fafa, Poulette, Brouce et tous les autres.

Merci à toutes et à tous !

Ce travail de thèse a été conduit dans le cadre du projet Cocoa4Future (C4F) qui bénéficie d'un financement de l'Initiative européenne DeSIRA au titre de la convention de subvention n° FOOD/2019/412-132 et de l'Agence française de développement. Le projet C4F fédère de multiples compétences pour répondre aux enjeux de développement de la cacaoculture ouest- africaine. Il rassemble de nombreux partenaires qui ont pour ambition partagée d'œuvrer pour remettre l'Humain et l'Environnement au cœur de la cacaoculture de demain.

<https://www.cocoa4future.org/>

Résumé

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) est un arbre fruitier originaire des sous-bois de la forêt amazonienne. En Côte d'Ivoire, premier producteur mondial, il est généralement cultivé à haute densité sous un couvert hétérogène d'arbres forestiers ou fruitiers. Ce mode de culture repose sur deux particularités botaniques de l'espèce : ses traits de fonctionnement foliaire adaptés à l'ombrage et sa capacité à produire des fleurs et des fruits sur son tronc (cauliflorie). Cependant, ce modèle de culture entraîne des variations d'accès à la lumière entre cacaoyers, en raison de l'ombrage des arbres associés et de la compétition lumineuse entre cacaoyers. En outre, la diffusion de matériel végétal hybride et le semis fréquent de graines issues de recombinaisons non contrôlées ont favorisé le développement d'une importante variabilité génétique dans les plantations, se traduisant par une forte variabilité de croissance, de floraison et de production des cacaoyers. Cette diversité phénotypique complique la gestion des vergers, d'autant que les connaissances sur la variabilité phénotypique et ses causes demeurent limitées.

Pour mieux comprendre les déterminants et les conséquences de cette variabilité, deux études ont été menées dans une plantation agro-industrielle ivoirienne. Dans la première étude, nous avons suivi chaque semaine, pendant 4 années, la floraison et la production d'un échantillon de 120 cacaoyers âgés de 7 ans. L'analyse des traits de floraison et de production a révélé d'importantes différences entre les arbres en matière de stratégies reproductives au cours d'une saison. Une analyse d'indices d'irrégularité et d'alternance des floraisons et productions entre saisons successives met en évidence d'importantes variations des rythmes reproductifs des arbres, en lien avec des écarts de floraison sur les troncs et dans les couronnes. Ces différences de fonctionnement des cacaoyers au sein d'un même verger reflètent l'hétérogénéité de leurs réponses à la conduite de la culture et au climat, et suggèrent un probable contrôle endogène.

Dans la seconde étude, deux génotypes de cacaoyers multipliés par greffage ont été soumis pendant 10 mois à différents niveaux d'ombrage, simulés à l'aide de filets horticoles. Des mesures architecturales à l'échelle de l'arbre, de l'axe, de l'unité de croissance et du phytomère ont été réalisées sur 15 arbres de chaque génotype. Un suivi hebdomadaire de la floraison, à l'échelle du phytomère, a également été effectué sur 9 de ces arbres. Les analyses révèlent une plasticité architecturale en réponse à l'ombrage, inattendue pour cet arbre sciaphile, ainsi qu'un fort effet dépressif de l'ombrage sur la formation des inflorescences.

Les résultats de ces deux études apportent une meilleure compréhension de la variabilité du fonctionnement des cacaoyers dans le contexte de la cacaoculture ivoirienne, ainsi que des effets de l'ombrage sur la plante. Par ailleurs, les mesures architecturales permettent de mieux comprendre les facteurs contrôlant le développement et la synchronicité des sites de floraison de l'arbre. Ces premiers travaux apportent des connaissances nouvelles sur l'architecture et le fonctionnement reproductif du cacaoyer et ouvrent des perspectives de recherche appliquée en agronomie.

Abstract

The cacao tree (*Theobroma cacao* L.) is a fruit tree native to the understory of the Amazon rainforest. In Côte d'Ivoire, the world's leading producer, it is typically grown at high density under a heterogeneous canopy of forest or fruit trees. This cropping model relies on two botanical characteristics of the species: the tree exhibits photosynthetic and respiratory traits typical of shade-adapted trees, and it produces flowers and fruits on its trunk (cauliflory). However, this model creates significant variations in light access among cacao trees, due to shading from associated trees and intense competition for light within the cacao stratum. Furthermore, the use of genetically distant parentages in breeding programs to produce improved hybrids, combined with their uncontrolled inbreeding in farmer's fields over the past 60 years, has led to substantial genetic variability in plantations. As a result, cacao trees within a single orchard can display high levels of variation in growth, flowering, and production. This phenotypic diversity complicates crop management, especially as knowledge about the extent and causes of this variability remains limited.

To better understand the determinants and consequences of phenotypic variability among cacao trees, two studies were conducted in an agro-industrial plantation in Côte d'Ivoire. In the first study, we monitored the flowering and fruit production of a sample of 120 seven-year-old cacao trees weekly over a period of four years. Analysis of seasonal flowering strategies and pod production revealed significant differences among trees in terms of reproductive traits. An analysis of seasonal irregularity and alternation indices for flowering and production highlighted significant differences in reproductive rhythms among trees, linked to variations in trunk flowering. These functional differences among cacao trees within the same orchard reflect their heterogeneous responses to cultivation practices and climate, suggesting probable endogenous control.

In the second study, two cacao genotypes propagated by grafting were subjected to different shading levels simulated with horticultural nets. Architectural measurements at the level of the tree, axis, growth unit, and phytomer were taken on 15 trees of each genotype after 10 months of shading. Weekly monitoring of flowering at the phytomer level was also conducted on nine of these trees over the 10-month period. Analyses revealed an unexpected architectural plasticity in response to shading in this shade-adapted tree, as well as a strong depressive effect of shading on inflorescence formation. The results of these two studies provide a better understanding of cacao tree variability in the context of Ivorian cacao cultivation and the effects of shading on the plant. Additionally, the architectural measurements provide novel insights into the factors controlling the development and synchrony of flowering sites in this cauliflorous tree. These initial studies offer new insights into the architecture and reproductive functioning of the cacao tree and open new paths for applied agronomic research on cacao.

Sommaire

TABLE DES FIGURES.....	3
INTRODUCTION.....	6
1. CADRE GENERAL DE LA THESE.....	6
2. DEFINITIONS ET CONCEPTS.....	10
A. <i>Croissance, développement et architecture des plantes</i>	10
B. <i>Réponse des plantes à l'ombrage</i>	13
C. <i>Cauliflorie</i>	15
D. <i>L'irrégularité de production</i>	16
3. LE CACAOYER.....	20
A. <i>Généralités sur le cacaoyer</i>	20
B. <i>Etat de l'art : Croissance et développement du cacaoyer</i>	30
4. IDENTIFICATION DE LA PROBLEMATIQUE DE LA THESE.....	45
MATERIELS ET METHODES.....	48
1. DISPOSITIFS D'ETUDE.....	48
A. <i>Site de production de SAO-Zabeza</i>	48
B. <i>Etude des déterminants de variabilité de production du cacaoyer en parcelle cultivées de mélange de descendances</i>	49
C. <i>Dispositif expérimental d'étude des effets de l'ombrage sur le cacaoyer</i>	51
2. COLLECTE DE DONNEES.....	58
A. <i>Suivi hebdomadaire de la croissance végétative, de la floraison et de la fructification de cacaoyers en parcelle cultivée de mélange de descendances</i>	58
B. <i>Mesures architecturales et géométriques</i>	65
C. <i>Suivi phénologique sur les arbres et sur les "axes de suivi phénologiques"</i>	71
3. ANALYSES DES DONNEES.....	74
A. <i>Suivi hebdomadaire des statuts végétatifs et reproductifs de cacaoyers en verger commercial de mélange de descendances</i>	74
B. <i>Données architecturales et de suivi phénologique des axes et phytomères</i>	76
C. <i>Traitements statistiques</i>	80
RESULTATS.....	81
1. ANALYSE DE LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE DE LA FLORAISON ET DE LA FRUCTIFICATION DU CACAOYER DANS UN VERGER IVOIRIEN DE MELANGE DE DESCENDANCES.....	81
A. <i>Variations de stratégies de floraison et de fructification dans une population de cacaoyer en mélange génétique</i>	81

B. Article 1 : Caractérisation des variations saisonnières de floraison et fructifications chez des cacaoyers productifs de populations en mélange de descendances.....	91
2. IDENTIFICATION ET CARACTERISATION LES EFFETS D'UN OMBRAGE ARTIFICIEL SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DU CACAOYER	110
A. Etude des effets de l'ombrage sur l'architecture et la géométrie du cacaoyer	111
B. Article 2 : Analyse des variations d'effets de l'ombrage fort sur la croissance et le développement de deux géotypes contrastés de cacao.....	129
3. ETUDE DES DETERMINANTS ARCHITECTURAUX DE LA MISE EN PLACE ET DU CONTROLE DE L'ACTIVITE DES COUSSINETS FLORAUX DU CACAOYER	143
Article 3: Reproductive behavior of young cacao (<i>Theobroma cacao</i> L.): Branch architecture and geometry determine flower cushion position, not flowering timing	144
DISCUSSION ET PERSPECTIVES.....	176
1. LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE DANS LES VERGERS IVOIRIENS	177
A. Stratégies de floraison et de fructification intra- et inter-saisonnières.....	177
B. Sources de variation phénotypique des traits reproductifs dans les cacaoyères Ivoiriennes	178
C. Quelles conséquences pour l'agronomie ? La nécessaire recherche d'un compromis entre résilience et efficience.....	180
2. L'OMBRAGE DANS LES SYSTEMES DE CACAO-CULTURE AGROFORESTIERS	182
A. Premiers résultats sur la réponse architecturale du cacaoyer à l'ombrage	182
B. Les creux de connaissances autour de l'ombrage en cacaoculture	183
C. L'ombrage au bénéfice de la cacaoculture	184
3. LIMITES ET PERSPECTIVES DE L'ETUDE.....	186
A. Limites de notre étude	186
B. Travailler sur le fonctionnement de la plante et s'inspirer de l'arboriculture fruitière	188
C. Prise de recul vis-à-vis du développement de la cacaoculture africaine	190
BIBLIOGRAPHIE	192
ANNEXES.....	219

Table des Figures

FIGURE 1: PAYS PRODUCTEURS DE CACAO ET PRODUCTIONS REGIONALES DE FEVES DE CACAO EN 2023/2024.....	6
FIGURE 2: EVOLUTION DES PRODUCTIONS DE FEVES DE CACAO DE LA COTE D'IVOIRE.....	7
FIGURE 3: PERTE DU COUVERT FORESTIER DE COTE D'IVOIRE ENTRE 1986 ET 2015.	8
FIGURE 4: DISTRIBUTION DE LA DIVERSITE DES ESPECES DU GENRE THEOBROMA ET LOCALISATIONS DES POPULATIONS D'ORIGINES DES 10 GROUPES GENETIQUES DE T. CACAO.....	21
FIGURE 5: DIFFUSION DE LA CULTURE DU CACAO DEPUIS SON AIRE D'ORIGINE	22
FIGURE 6 : INSTALLATIONS DE CACAOYERES.....	24
FIGURE 7: VUES DE CACAOYERES TRADITIONNELLES PRODUCTIVES.....	25
FIGURE 8: CACAOYERS AGES.....	25
FIGURE 9: PLANTATION MONOCLONALE DE CACAOYERS GREFFES	26
FIGURE 10: REPRESENTATION SIMPLIFIEE DU MODELE DE CROISSANCE DIMORPHIQUE DU CACAOYER	30
FIGURE 11: REPRESENTATION DE TROIS UNITES DE CROISSANCES EN POSITION DISTALES D'UN AXE PLAGIOTROPE DE CACAOYER.	31
FIGURE 12: NŒUDS A FEUILLES DEVELOPPEES ET A CATAPHYLLES	33
FIGURE 13: FLORAISONS INTENSES SUR DES COUSSINETS FLORAUX DE CACAOYER FLORIBONDS	36
FIGURE 14: FLEUR ET DIAGRAMME FLORAL DU CACAOYER	37
FIGURE 15: FRUITS DU CACAOYER.....	39
FIGURE 16: ORGANISATION DE LA THESE.	47
FIGURE 17: LOCALISATION DE LA PLANTATION DE SAO-ZABEZA EN COTE D'IVOIRE ET EMBLEMES DES SITES D'ETUDE	48
FIGURE 18: PHOTOGRAPHIES DES DEUX VERGERS UTILISES DANS L'ETUDE DES FACTEURS DE VARIABILITE DE PRODUCTION	50
FIGURE 19: DIAGRAMME DES ETAPES D'INSTALLATION ET DE CONDUITE DE L'EXPERIMENTATION D'ETUDE DES EFFETS DE L'OMBRAGE SUR LE CACAOYER.....	53
FIGURE 20: PLAN EXPERIMENTAL DE LA PARCELLE D'ETUDE DES EFFETS DE L'OMBRAGE SUR LE CACAOYER.....	54
FIGURE 21: VUE DE LA PARCELLE EXPERIMENTALE AVEC L'OMBRIERE TEMPORAIRE.	55
FIGURE 22: CACAOYERS GREFFES DES TROIS GENOTYPES SELECTIONNES POUR L'ETUDE.....	57
FIGURE 23: VUE SUR LES DEUX TRAITEMENTS D'OMBRAGES "MOYEN" ET "FORT"	58
FIGURE 24: AXES DE CACAOYERS PORTANT DES FLEURS ET NOTE D'INTENSITE DE FLORAISON CORRESPONDANTE.....	59
FIGURE 25: REPRESENTATION SCHEMATIQUE DU CYCLE REPRODUCTIF DU CACAOYER EN COTE D'IVOIRE	61
FIGURE 26: EXEMPLES DE SERIES TEMPORELLES HEBDOMADAIRES DE FLORAISONS.....	62
FIGURE 27: SCHEMA DE PRESENTATION DES UNITES MODULAIRES D'ARCHITECTURE UTILISEES POUR LA COLLECTE DE DONNEES AU FORMAT MTG	66
FIGURE 28: STRUCTURE D'UNE UNITE DE CROISSANCE DE CACAOYER	67
FIGURE 29: PHOTOS DU MEME CACAOYER AU COURS DE L'ETUDE.	68
FIGURE 30: PHOTOS DES DEGATS SUBIS PAR LES CACAOYERS DU TRAITEMENT "PLEIN SOLEIL"	69
FIGURE 31: EXEMPLE DE LOCALISATION D'UN "AXE DE SUIVI PHENOLOGIQUE" SUR UN CACAOYER DE L'ETUDE.	72
FIGURE 32: FREQUENCE D'OBSERVATION DES NOTES MAXIMALES D'INTENSITE DE FLORAISON RELEVES SUR LA COURONNE OU LE TRONC AU COURS D'UNE SAISON, POUR LES SAISONS A ET B.....	83
FIGURE 33: DISTRIBUTION DES FREQUENCES DE SEMAINES PASSES EN EPISODES FLORAUX, POUR CHAQUE ARBRE DURANT CHAQUE SAISON A ET B, POUR LES OBSERVATIONS DE FLORAISONS DANS LES COURONNES ET SUR LES TRONCS.	84

FIGURE 34: FREQUENCES DE DISTRIBUTIONS DES CACAOYERS EN CLASSES DE PRODUCTION MOYENNE ANNUELLE DE CABOSSES ET CONTRIBUTIONS DE CHAQUE CLASSE A LA PRODUCTION TOTALE DE CABOSSES DE LA POPULATION D'ETUDE	85
FIGURE 35: RELATION ENTRE L'INTENSITE MAXIMALE DE FLORAISON RELEVÉE AU COURS DE L'ETUDE, LE TEMPS PASSE EN FLORAISONS ET LA MOYENNE DE PRODUCTION ANNUELLE DE CABOSSES.	86
FIGURE 36: ARTICLE 1 - FIG. 1. PHOTOS OF CACAO AXIS BEARING FLOWERS AND ASSOCIATED VISUAL RATING OF FLOWERING INTENSITY FROM 1 TO 5.	91
FIGURE 37: ARTICLE 1 - FIG. 2. VIOLIN PLOTS OF THE SEASONAL DISTRIBUTIONS OF VALUES FOR CROWN FLOWERING INDEX, TRUNK FLOWERING INDEX AND POD PRODUCTION AMONG A MIXED-GENOTYPE CACAO TREES POPULATION.....	91
FIGURE 38: ARTICLE 1 - FIG. 3. VALUES OF STANDARDIZED DATA, SEASONAL AVERAGES AND LINEAR REGRESSIONS OF SEASONAL AVERAGES ON SEASONAL VALUES OF CUMULATIVE RAINFALL FOR CROWN FLOWERING, TRUNK FLOWERING AND POD PRODUCTION, AND VALUES OF STANDARDIZED DATA OF POD PRODUCTION AND LINEAR REGRESSIONS OF SEASONAL AVERAGES ON CUMULATIVE RAINFALL DURING THE PREVIOUS SEASON.....	91
FIGURE 39: ARTICLE 1 - FIG. 4. CORRELATION MATRIX OF STANDARDIZED DATA FOR THE SEASONAL TRUNK FLOWERING INDEX, CROWN FLOWERING INDEX AND POD PRODUCTION DURING THE FLOWERING SEASON (N) AND DURING THE CONSECUTIVE SEASON (N+1).	91
FIGURE 40: ARTICLE 1 - FIG. 5. RELATIONSHIPS BETWEEN DESCRIPTORS BBI_RES_NORM (X-AXIS) AND AUTO.COV (Y-AXIS) FOR CROWN FLOWERING, TRUNK FLOWERING AND POD PRODUCTION, CALCULATED FOR EACH TREE OVER EIGHT SUCCESSIVE SEASONS.	91
FIGURE 41: ARTICLE 1 - FIG. 6. CORRELATIONS BETWEEN TOTAL POD PRODUCTION OVER THE EIGHT SEASONS AND IRREGULARITY INDEX (BBI_RES_NORM) OR ALTERNATION INDEX (AUTO.COV) CALCULATED FOR THE VARIABLES CROWN FLOWERING INDEX, TRUNK FLOWERING INDEX AND POD PRODUCTION.....	92
FIGURE 42: ARTICLE 1 - FIG. 7. CORRELATIONS BETWEEN THE IRREGULARITY INDEX (BBI_RES_NORM) AND THE ALTERNATION INDEX (AUTO.COV) FOR CROWN FLOWERING AND POD PRODUCTION, TRUNK FLOWERING AND POD PRODUCTION, AND CROWN AND TRUNK FLOWERING.	92
FIGURE 43: NOMBRE DE POSITIONS FOLIAIRES ; B - SOMME DES LONGUEURS DE TOUS LES AXES ET C- SURFACE FOLIAIRE TOTALE DES CACAOYERS, SELON LE NIVEAU D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.....	115
FIGURE 44: NOMBRE DE POUSSÉES FOLIAIRES ÉTABLIES AU COURS DE L'APPLICATION DES TRAITEMENTS D'OMBRAGE SUR LES AXES SECONDAIRES DÉJÀ PRÉSENTS LORS DU PREMIER RELEVÉ D'ARCHITECTURE, SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.....	116
FIGURE 45: AJUSTEMENTS LINÉAIRES PAR LA MÉTHODE DES SMA ENTRE LE DIAMÈTRE DE BASE D'UN AXE ET A – LA LONGUEUR DE L'AXE, ET B – LA SOMME DES LONGUEURS DE L'AXE ET DE TOUTES SES RAMIFICATIONS, SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE	117
FIGURE 46 : AJUSTEMENTS LINÉAIRES PAR LA MÉTHODE DES SMA ENTRE LES VALEURS MESURÉES LORS DE LA 1 ^{ÈRE} ET DE LA 2 ND SESSIONS DE RELEVÉS D'ARCHITECTURE, DE A- LONGUEUR ET B- DIAMÈTRE DE BASE DES AXES SECONDAIRES, SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.....	118
FIGURE 47: DISTRIBUTIONS DES A- LONGUEURS DES UC ; B- NOMBRE DE PHYTOMÈRES À FEUILLES DÉVELOPPÉES ; C- NOMBRES DE PHYTOMÈRES À CATAPHYLLES ; D- PROPORTIONS DE PHYTOMÈRES À CATAPHYLLES SUR LES UC SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.....	120
FIGURE 48: DISTRIBUTIONS DES SURFACES FOLIAIRES SUR LES UC (m ²), SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.	121
FIGURE 49: AJUSTEMENTS LINÉAIRES PAR LA MÉTHODE DES SMA ENTRE LE DIAMÈTRE DE BASE ET LA SURFACE FOLIAIRE TOTALE DES UC TERMINALES DES AXES, SELON L'OMBRAGE ET LE GENOTYPE	122
FIGURE 50: DISTRIBUTIONS DES LONGUEURS D'ENTRE-NŒUDS DES PHYTOMÈRES À CATAPHYLLES ET À FEUILLES DÉVELOPPÉES, SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.	124
FIGURE 51 : DISTRIBUTIONS DES SURFACES DE FEUILLES (m ²) SELON LE TRAITEMENT D'OMBRAGE ET POUR CHAQUE GENOTYPE.....	125
FIGURE 52: FREQUENCES MOYENNES DES PRESENCES DE RAMIFICATIONS VEGETATIVES, ET DE COUSSINETS FLORAUX, SELON L'OMBRAGE ET LE GENOTYPE, POUR LES PHYTOMÈRES PORTÉS SUR LES UC DE DIAMÈTRE > 8.5MM.....	126

FIGURE 53: NUMBER OF LEAVES UNFOLDED ON EACH TREE DURING THE SHADE EXPERIMENT, FOR EACH SHADE TREATMENT AND GENOTYPE	134
FIGURE 54: <i>SMA</i> FITTED ON BASAL DIAMETER AND LENGTH OF ALL AXES FROM TREES MEASURED DURING THE SHADE EXPERIMENT, FOR EACH SHADE TREATMENT AND GENOTYPE.	135
FIGURE 55: DISTRIBUTIONS OF NUMBER OF LEAVES AND NUMBER OF CATAPHYLLS, AND LENGTH, FOR DISTAL GROWTH-UNIT (GU) OF EACH AXIS, FOR EACH SHADE TREATMENT AND GENOTYPE	136
FIGURE 56: FREQUENCIES OF NODES BEARING FLOWER CUSHIONS, FOR EACH SHADE TREATMENT AND GENOTYPE	136
FIGURE 57: FLOWERS OF <i>THEOBROMA CACAO</i>	147
FIGURE 58: SCHEMATIC REPRESENTATION OF TOPOLOGY ENCODING AT THREE SCALE: THE SELECTED RANCH, THE AXIS AND THE GROWTH-UNIT (GU).	149
FIGURE 59: ILLUSTRATION OF THE DISTAL GROWTH-UNIT (GU) OF AN AXIS, WITH THE POSITION OF LEAVES 'L' AND CATAPHYLLS 'C'	150
FIGURE 60 : COMBINED EFFECTS OF THE BASE DIAMETER AND RANK ALONG THE AXIS OF THE GU ON PROBABILITIES OF FLOWER CUSHION PRESENCE ON A NODE, FOR PHYTOMERS POSITIONED ON PROXIMAL AND DISTAL PARTS OF THE GU, AND TREES SUBJECTED TO MEDIUM OR HIGH SHADE.	157
FIGURE 61: DISTRIBUTION OF FLOWER CUSHIONS (%) IN CLASSES OF AVERAGE DURATION (NUMBER OF CONSECUTIVE CENSUSES) OF FLOWERING EPISODES.....	160
FIGURE 62: DISTRIBUTION OF FREQUENCIES OF CENSUSES WITH FLOWERING OBSERVATIONS, FOR FLOWER CUSHIONS OF GENOTYPES B AND V.	160
FIGURE 63: DISTRIBUTION OF VALUES OF "SYNCHRONY INDEX" OF EACH FLOWER CUSHIONS CALCULATED AT THE SCALE OF GU, AXIS AND BRANCH OF GENOTYPES V AND B.	161
FIGURE 64: FLOWERING OVERLAP ON FLOWER CUSHIONS OF EACH 3RD ORDER AXIS, FOR EACH WEEK OF THE CENSUS, AND EACH TREE	162
FIGURE 65: MODELES DE CACAOYERES PRODUCTIVES AFRICAINES.	177

Introduction

1. Cadre général de la thèse

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) est un arbre tropical cultivé pour la production du cacao, l'ingrédient de base du chocolat. Originaire de l'Amazonie, cette espèce est aujourd'hui cultivée en Afrique, en Amérique et en Asie, principalement dans la ceinture intertropicale située entre 10° de latitude nord et sud. La domestication du cacaoyer et son utilisation agricole dans son bassin d'origine sud-américain remonteraient à environ 4 000 ans, mais son introduction hors du continent est beaucoup plus récente. Ce n'est qu'au début du 20^{ème} siècle que sa culture s'est réellement développée en Afrique de l'Ouest, qui est devenue le principal continent producteur de cacao autour des années 1970, grâce aux politiques agricoles mises en place après les indépendances des anciennes colonies françaises, anglaises et portugaises.

Au cours de la campagne 2023/2024, 71 % des 4,3 millions de tonnes de fèves de cacao produites dans le monde provenaient d'Afrique de l'Ouest et Centrale, avec la Côte d'Ivoire (39,7 %) et le Ghana (10,9 %) respectivement premiers et deuxièmes plus gros pays producteurs (Figure 1; ICCO 2024).

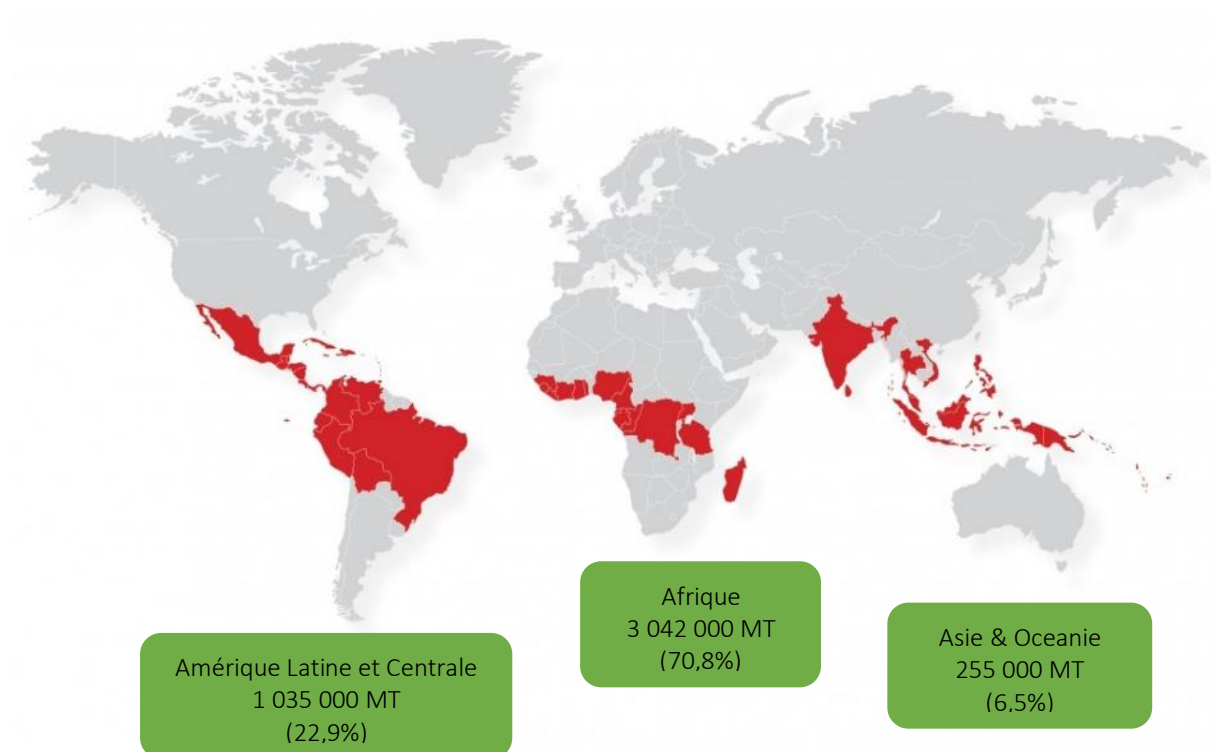


Figure 1 : Pays producteurs de cacao et productions régionales de fèves de cacao en 2023/2024. MT = Tonne métrique. (Carte et statistiques de ICCO 2024)

En Côte d'Ivoire, la culture du cacao représente près de la moitié des exportations du pays, et on estime que près de trois millions de personnes dépendent de cette filière, qui contribue à 10 % du PIB national. Cependant, les exploitations de cacao en Côte d'Ivoire sont généralement petites et familiales, et elles peinent à fournir un revenu décent aux cacaoculteurs, c'est-à-dire aux producteurs de cacao. Une étude menée par Fairtrade en 2020, sur un échantillon de cacaoculteurs ivoiriens, a révélé que 43 % des ménages de cacaoculteurs enquêtés vivaient sous le seuil de pauvreté extrême, fixé à 0,76 USD par personne et par jour, selon les directives de la Banque mondiale (Impact Institute 2021).

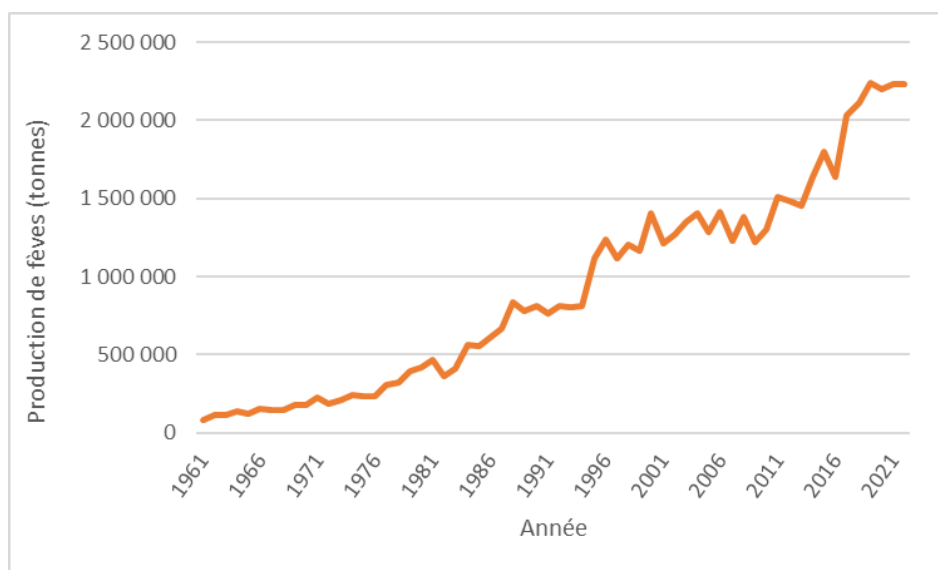


Figure 2: Evolution des productions de fèves de cacao de la Côte d'Ivoire (Données FAO Stats, 2021)

Malgré la précarité des exploitations de cacao, la filière a connu une croissance continue depuis les années 1960, avec un coût environnemental très élevé (Figure 2). De 16 millions d'hectares de forêts au début du siècle dernier, il ne reste aujourd'hui qu'à peine 2 millions d'hectares de forêts naturelles (Figure 3; FAO SEP-REDD+ 2017). Une grande partie de cette déforestation est imputée à la cacaoculture, qui, dans son modèle le plus classique, se développe sur des défrichements forestiers.

En réponse aux appels de différentes ONG et de la société civile, l'État ivoirien, l'État ghanéen ainsi que les principaux acteurs de la filière ont signé, fin 2017, un plan d'action visant à accompagner la préservation et la réhabilitation des forêts de Côte d'Ivoire (Higonnet *et al.* 2017; Cocoa & Forests Initiative 2017). La cacaoculture étant au cœur des problématiques de déforestation, cet effort devait s'accompagner d'un engagement des acteurs de la filière pour soutenir et développer des modèles de cacaoculture plus durables. La stratégie proposée repose notamment sur "*l'intensification responsable et la diversification de la production afin d'accroître les rendements et revenus des producteurs de cacao, et de réduire la pression sur les forêts*". Et parmi les actions visées, le "*développement de systèmes agroforestiers mixtes et de cacaoculture ombragée*" apparaît comme le principal levier pour

répondre aux enjeux du plan d'action, visant à la fois à soutenir la production de cacao et à promouvoir la durabilité des exploitations de cacao (Cocoa & Forests Initiative 2017).

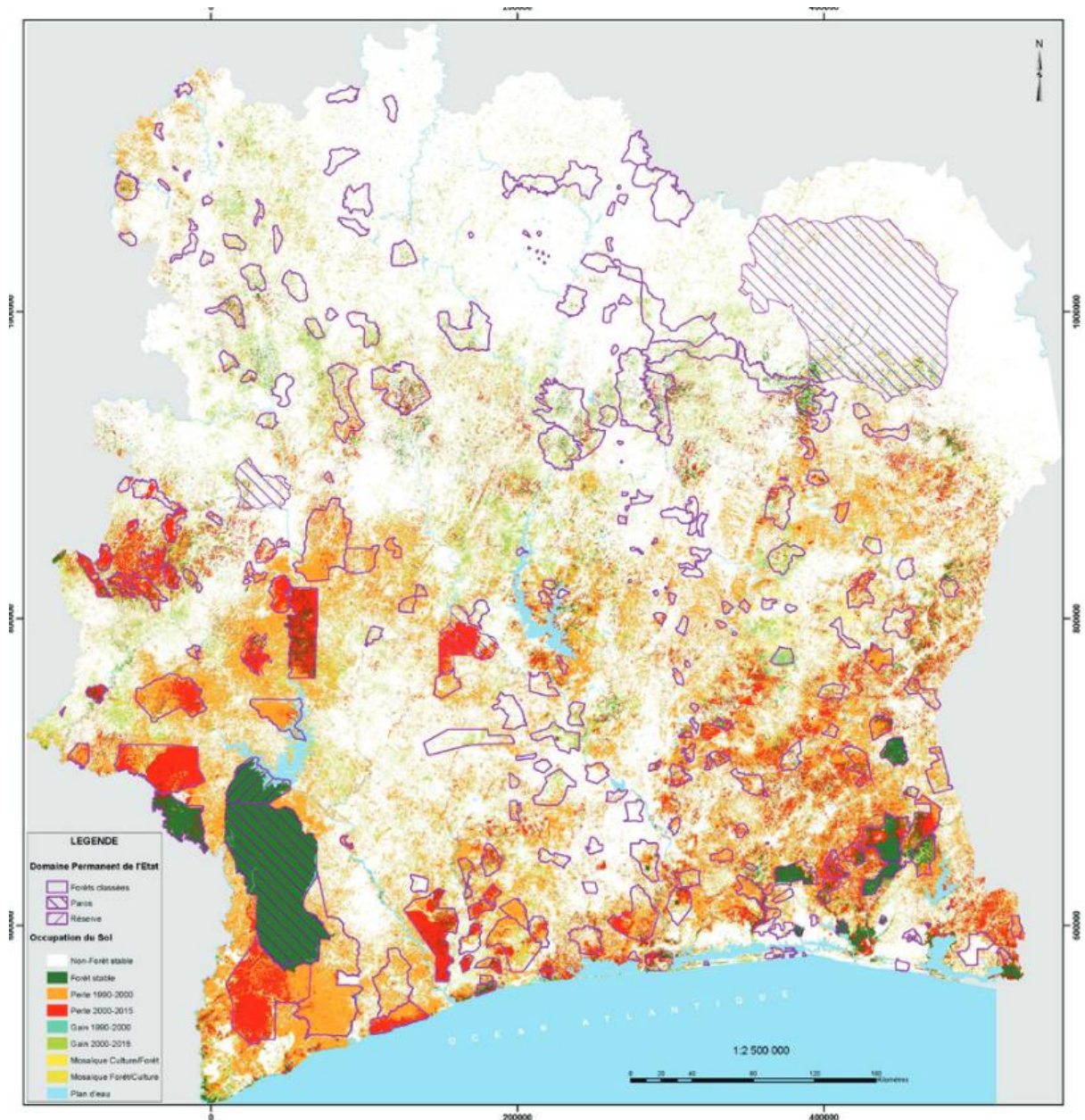


Figure 3: Perte du couvert forestier de Côte d'Ivoire entre 1986 et 2015. En vert les forêts stables et réhabilitées, en orange les pertes de 1985 à 2000, en rouge les pertes de 2000 à 2015, en jaune les "mosaïques" cultures/forêts et forêts/cultures. Les périmètres violets marquent les domaines permanents de l'état : forêts classées, parcs et réserves. (SEP-REDD+ and FAO 2017)

C'est dans ce contexte qu'a été entrepris le travail scientifique de cette thèse. Il a été mis en œuvre dans le cadre d'un projet de recherche - action coordonné par le CIRAD, dans lequel collaborent des universités ivoiriennes, ONG et acteurs privés de la filière cacao, qui s'inscrit dans cet effort de "contribution à l'amélioration de la durabilité des exploitations cacaoyères" (Projet Cocoa4Future, <https://www.cocoa4future.org>). Plus particulièrement, cette thèse vise à acquérir des connaissances

sur les facteurs limitants des performances agronomiques des cacaoyers cultivés en Côte d'Ivoire, notamment lorsqu'ils sont cultivés sous ombrage, comme c'est le cas dans des systèmes de culture agroforestiers.

Cette thèse a pour objectif général d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement du cacaoyer dans les conditions culturelles ouest-africaines, à l'échelle de l'arbre, en tenant compte de deux facteurs importants influençant la variabilité de production observée dans les cacaoyères ivoiriennes : (1) la forte variabilité phénotypique au sein des populations cultivées, due à la pratique persistante en Côte d'Ivoire de plantation par semis de matériel végétal issu de descendance hybrides peu ou non contrôlées et hautement hétérozygotes ; et (2) l'accès très hétérogène à la ressource radiative, en réponse aux compétitions aériennes inter- et intraspécifiques qui ont lieu au sein de la canopée de la culture et entre les différentes strates d'arbres associés dans les systèmes agroforestiers.

2. Définitions et concepts

A. Croissance, développement et architecture des plantes

Les travaux de cette thèse abordent des notions de croissance, de développement et d'architecture des plantes. Nous présentons ici les définitions générales de ces concepts, tels que nous les mobilisons.

a) La croissance des plantes

La croissance des plantes se réfère au processus définitif d'augmentation quantitative des dimensions de la plante. Elle résulte de la division et de l'élargissement des cellules qui se déroule au sein des tissus méristématiques, mais peut s'exprimer à l'échelle des organes ou de la plante entière et à différentes échelles temporelles (Hilty *et al.* 2021). La croissance primaire se déroule au niveau des méristèmes primaires trouvés en positions apicales des organes (extrémités des branches, racines et bourgeons). Elle donne naissance aux différents organes et permet leurs allongements. La croissance secondaire se déroule au niveau des méristèmes latéraux (cambium) et permet l'élargissement des organes et leur croissance en volume. Les processus de croissances d'un végétal peuvent être continus ou rythmiques. Dans le cas d'une croissance rythmique, la croissance se fait par cycles alternant des périodes de croissance active suivies de périodes de dormance ou de croissance réduite. Les plantes à croissance continue sont plus courantes dans des environnements stables, telles que les forêts tropicales. La croissance rythmique peut toutefois correspondre à un déterminisme endogène comme cela est montré dans des travaux déjà anciens sur plantes tropicales (ex. Hévée ; Hallé and Martin 1968) et tempérées (Champagnat *et al.* 1986). Le rythme de croissance est fortement influencé par l'environnement, notamment le climat. Sous les climats tempérés en particulier, le rythme de croissance annuel est fortement conditionné par les variations climatiques de température et/ou de pluviométrie. La croissance des plantes étant indéfinie, on l'étudie en rapport avec le temps. On mesure par exemple la croissance en longueur ou en diamètre d'une branche ou d'un tronc, en volume ou en biomasse de certains organes, ou encore en nombre d'organes mis en place par la plante au cours d'une période donnée.

b) Le développement des plantes

Le développement des plantes se réfère à un processus d'évolution qualitative des leurs organes (Steeves and Sussex 1989; Dambreville *et al.* 2015). Souvent associé à la phénologie de la plante, avec la notion de "stade de développement", on l'utilise pour marquer dans le temps les évènements discrets de la structuration d'une plante : mise en place successive des organes, différenciation d'un bourgeon, passage d'un état végétatif à un état reproductif, etc. Le développement est souvent traité en rapport avec la croissance, même si le passage d'un stade développemental à un autre peut aussi

reposer uniquement sur un processus de différenciation, sans que celui-ci ne soit lié à un changement quantitatif de dimension (Steeves and Sussex 1989). Sur des plantes pérennes adultes, passés le stade juvénile, de la germination à l'apparition de la sexualité, les stades de développements se répètent et marquent la cyclicité des processus de croissance végétative et de reproduction. Le suivi de ces cycles, le plus souvent annuels, passe alors par la reconnaissance des stades de développement (ou stades phénologiques) au travers de combinaisons précises de traits morphologiques (ex. gonflement d'un bourgeon avant débourrement, ou ouverture de la fleur; Dambreville et al., 2015).

c) Architecture et analyse architecturale des plantes

La notion d'architecture des plantes est utilisée de plusieurs manières. On peut distinguer dans un premier temps le "modèle architectural", au sens que lui ont attribué Hallé et al. (1978). Celui-ci fait référence à la description moyenne de l'arrangement spatial des organes d'une plante, son mode de croissance et de ramification, la différenciation morphologique ou fonctionnelle de ses axes et la position de sa sexualité (Hallé *et al.* 1978; Barthélémy and Caraglio 2007). Il s'agit là d'une représentation simplifiée de la plante, liée à l'expression directe de sa génétique, utilisée pour décrire la stratégie de croissance et de développement d'une plante dans des conditions idéales (Barthélémy and Caraglio 2007). L'analyse architecturale d'une plante dans un contexte de croissance donné s'intéresse quant à elle à l'organisation dans l'espace et le temps des différents organes, ou composantes modulaires des plantes, en rapport avec certains processus, tels que la position de la sexualité ou l'orientation des branches. Dans ce cas, l'architecture observée est l'expression du modèle architectural et des processus de croissance et de développement endogènes de la plante, soumis aux contraintes exogènes subies par la plante (Barthélémy and Caraglio 2007). Les processus de croissance ou de développement peuvent être complexes et s'opérer à différentes échelles dans la plante et de manière variable selon les positions et les relations entre organes. L'analyse architecturale "multi-échelle" est alors utile pour l'étude des processus de croissance et de développement et leur plasticité en réponse à des variations de facteurs exogènes. Godin (2000) précise que trois types d'information peuvent être capturées dans ces approches multi-échelles :

- La décomposition, qui permet de diviser la plante en objets d'études emboîtés les uns dans les autres afin d'étudier les processus aux échelles correspondant à leurs expressions : la plante, l'axe, l'unité de croissance, le phytomère, etc.
- La topologie, qui décrit les positions relatives et les connexions existant entre les composantes. Elle permet notamment de définir la relation d'adjacence entre composantes : succession ou ramification.
- La géométrie de ces composantes, qui correspond aux informations de forme, de dimension, d'orientation et de localisation des composants.

La décomposition en module est liée aux deux grandes phases morphogénétiques de la croissance primaire : l'organogénèse et l'extension (Champagnat *et al.* 1986). C'est au cours de l'organogénèse qui s'opère au niveau du méristème apical, qu'est constitué le "phytomère" ou "métamère", unité structurale de base de la plante (White 1979; Barlow 1989). Lors de l'organogénèse, les embryons de feuilles (primordia) sont d'abord créés à partir de la multiplication cellulaire qui se déroule dans le méristème, puis les organes foliaires se positionnent le long de l'axe au cours de l'extension. La zone d'insertion sur l'axe d'une ou plusieurs feuilles et de bourgeons dits "axillaires" ou "latéraux", à l'aisselle de la feuille ou des feuilles, est appelée nœud et la portion d'axe qui sépare deux nœuds est appelée entre-nœud (Barthélémy and Caraglio 2007). On utilise le terme de phytomère ou de métamère pour désigner le module de base de la structure des plantes, constitué d'un nœud et de son entre-nœud (White 1979; Lauri and Normand 2017). Les phytomères se succèdent sur l'axe dans une relation de succession. Lorsqu'un bourgeon axillaire entre à son tour dans un processus de croissance apicale, il crée une relation de branchement entre deux phytomères (Godin and Caraglio 1998). A l'échelle de l'arbre, l'axe mis en place au cours du processus de branchement, défini par la présence d'un méristème apical, peut également être considéré comme un autre niveau de modularité. Enfin, dans le cas de plantes à croissance rythmique, des séries de phytomères sont mis en place sur l'axe feuillu de manière cyclique, au cours d'épisodes de croissance. On peut alors distinguer l'unité de croissance comme un module de l'axe, composé de la série de phytomères mis en place au cours du même évènement ontogénétique d'élongation de l'axe. D'autres types d'unités architecturales modulaires, tel que le complexe réitéré, ou la distinction des phytomères préformés et néoformés au sein d'une unité de croissance, peuvent encore être définis, selon les objectifs de l'analyse architecturale (Godin and Caraglio 1998).

L'organisation des unités architecturales, dans des relations de succession ou de branchement, rendent compte de la croissance primaire et des séquences de développement de la plante, qui s'expriment notamment au travers de gradients morphogénétiques (ex. évolution de longueur des unités de croissance successives le long d'un axe ; zone de phytomère à cataphylle ou à feuille développée comme nous le verrons sur le cacaoyer dans cette thèse). Les processus étant par ailleurs établis au cours de séquences logiques d'évènements, répétées dans le cas de réitérations, il est important de considérer les différents gradients temporels qui y sont associés, chronologique ou ontogénétique. L'âge chronologique correspond à la période de temps (ex. jour, semaine, année) au cours duquel un élément aura été mis en place, tandis que l'âge ontogénétique correspond à l'étape ontogénétique au cours de laquelle l'élément s'est mis en place. L'échelle d'évaluation de l'âge ontogénétique dépendra du mode de croissance de la plante. Dans le cas de croissances rythmique,

l'ordre de l'axe ou le rang de l'unité de croissance sur l'axe peuvent constituer une unité de mesure d'âge ontogénétique (Godin and Caraglio 1998; Godin *et al.* 1999; Barthélémy and Caraglio 2007).

La décomposition modulaire de la plante, la description de la topologie, l'observations de gradients morphogénétiques et la distinction des différents âges associés aux modules architecturaux considérés (branche, axe, unité de croissance, phytomère) permettront d'étudier les processus de croissance et de développement, ainsi que leur plasticité, de la manière la plus intégratrice possible.

B. Réponse des plantes à l'ombrage

Dans cette thèse, nous nous intéressons aux effets de l'ombrage sur la croissance, l'architecture et la reproduction du cacaoyer, une espèce considérée comme sciaphile (adaptée à l'ombrage).

Les plantes, qu'elles soient cultivées ou spontanées, peuvent être soumises aux compétitions pour les ressources entre communautés ou entre individus d'une même espèce. L'accès au rayonnement lumineux, essentiel pour la croissance et le développement des végétaux autotrophes, compte parmi les principales ressources impliquées dans les phénomènes de compétitions (Smith and Whitelam 1997). Chaque plante subit des variations de l'éclairement, au moins au sein de sa propre canopée. Mais dans le cas de compétitions entre plantes, la diminution de la ressource lumineuse peut être contraignante et compromettre la croissance et même la survie d'une plante (Grubb 1998). Cette compétition est intense au sein d'un couvert végétal lorsque les densités sont élevées, mais elle est également lorsque des communautés établissent leurs canopées à différentes hauteurs. Dans le cas d'environnements forestiers ou agroforestiers, le couvert inférieur subit l'ombrage du couvert supérieur sous la forme d'une modification quantitative et qualitative de l'éclairement: diminution de l'énergie lumineuse disponible, une fluctuation temporelle et spatiale, et changements dans le spectre lumineux (Smith 1982; Kanazawa 1994; Ballaré 1994).

Les plantes ont une importante capacité de plasticité phénotypique en réponse à l'ombrage, avec la possibilité de faire varier un grand nombre de traits des feuilles, des branches ou des houppiers selon les conditions d'éclairement (Pearcy *et al.* 2005; Niinemets 2010). La réponse d'une espèce à l'ombrage visera généralement à optimiser la capture de lumière (i.e. notion de "light foraging" ; Evans and Cain, 1995), mais cet objectif peut être atteint de plusieurs manières par les plantes qui se retrouveraient en situations d'ombrage. On distingue alors souvent, de manière assez caricaturale, les "plantes de soleil" et les "plantes d'ombre", selon la stratégie de réponse à l'ombrage employée par la plante (Smith 1982; Smith and Whitelam 1997; Valladares and Niinemets 2008).

Les "plantes de soleil" auront tendance à répondre à l'ombrage par d'importantes modifications morphologiques de leurs organes aériens, visant notamment à dépasser les plantes voisines et à

maximiser l'accès à la lumière pour les jeunes feuilles. Ces modifications morphologiques déployées en réponse à l'ombrage sont souvent appelées "syndrome d'évitement de l'ombrage" (SAS ou "shade avoidance syndrome" en anglais ; Smith and Whitelam 1997; Martínez-García *et al.* 2010). Les réponses typiques attendues dans ce cas incluent notamment un allongement des pétioles et des entre nœuds, une augmentation de la dominance apicale, la formation de feuilles plus grandes et plus fines, ainsi qu'une floraison précoce (Smith and Whitelam 1997; Martínez-García *et al.* 2010; Pitchers *et al.* 2021). Le syndrome d'évitement de l'ombrage est une réponse des plantes aux variations à la fois quantitatives et qualitatives de l'éclairement, en particulier aux changements du rapport rouge proche/rouge lointain induit par l'absorption lumineuse des canopées supérieures et perçu par le phytochrome (Smith 1982; Schmitt 2003; Martinez-Garcia and Rodriguez-Concepcion 2023).

À l'inverse, les "plantes d'ombre" montrent souvent une plasticité morphologique plus limitée en réponse à l'ombrage. Plutôt que de prospecter l'espace à la recherche de lumière, les plantes adaptées à l'ombre misent sur des stratégies de conservation de l'énergie, visant à optimiser la capture et l'utilisation de la lumière disponible (Valladares and Niinemets 2008; Martínez-García *et al.* 2010). Morphologiquement, cette stratégie se traduit le plus souvent par une augmentation de la fréquence des ramifications, associée à une diminution de l'élongation des axes, à une augmentation de la biomasse foliaire, de la surface des feuilles et de leurs concentrations en chlorophylles (Smith 1982; Martínez-García *et al.* 2010). Cependant, l'adaptation à l'ombrage s'exprime également à travers un grand nombre de traits physiologiques, morphologiques et anatomiques, favorisant la conservation d'énergie et l'efficacité carbone (Valladares and Niinemets 2008). Les traits les plus souvent utilisés pour quantifier le degré de tolérance d'une espèce à l'ombrage sont principalement des traits physiologiques, associés à une fixation maximale du carbone, tout en limitant les dépenses liées à la respiration d'entretien dans des conditions ombragées stables (Givnish 1988; Henry and Aarssen 2001; Pearcy *et al.* 2005; Valladares and Niinemets 2008).

Par ailleurs, si les arbres de sous-bois présentent plus souvent des traits d'adaptation plutôt que des stratégies d'évitement de l'ombrage, cela s'explique notamment par le manque d'opportunités d'accéder à davantage de lumière via la croissance verticale (Valladares and Niinemets 2008; Valladares *et al.* 2012). Toutefois, des réponses morphologiques attribuées au syndrome d'évitement de l'ombrage sont parfois observées chez des espèces de sous-bois, donc adaptées à des environnements ombragés, notamment lorsqu'elles permettent d'augmenter la capacité de prospection latérale et les chances d'atteindre des "patches de lumière" (Hutchings and de Kroon 1994).

C. Cauliflorie

Le cacaoyer est un arbre cauliflore, et nous aborderons cette spécificité dans cette thèse en étudiant les différences entre les cycles de floraison des troncs et de la couronne, puis en analysant les facteurs architecturaux impliqués dans le développement et la dynamique d'activité des coussinets floraux du cacaoyer.

La cauliflorie est une stratégie reproductive courante chez les espèces de sous-bois tropicales. Elle se réfère au développement des fleurs et des fruits sur les parties inférieures des arbres, directement sur les troncs, les branches et les rameaux lignifiés, plutôt que sur les jeunes pousses (Bell and Bryan 1991). On considère souvent que cette stratégie offre certains avantages aux plantes de sous-bois, en facilitant notamment l'accès aux pollinisateurs et aux disperseurs de semences (Warren *et al.* 1997; Fonseca and Lohmann 2017). Une autre hypothèse suggère que les espèces tropicales non décidues tendent à accumuler des ressources dans leurs branches principales et leurs troncs, et que la cauliflorie serait favorisée par un accès facilité à ces réserves (Warren *et al.* 1997). Enfin, dans sa théorie du Durian, Corner (1949) émet l'hypothèse que la cauliflorie est une stratégie permettant la production de fruits plus volumineux. Le meilleur support mécanique offert par les axes les plus robustes, tels que les troncs et les branches âgées, permet en effet aux espèces cauliflores de supporter des fruits particulièrement volumineux, comme c'est le cas pour le jacquier (*Artocarpus heterophyllus*) ou le durian (*Durio zibethinus*).

Il existe différents types de cauliflorie. Les inflorescences peuvent, par exemple, être restreintes au tronc (cauliflorie vraie) ou bien portées à la fois sur les jeunes pousses et sur des portions plus anciennes de branches, comme chez le carambolier (*Averrhoa carambola*). On distingue par ailleurs la ramiflorie, qui concerne la production de fleurs sur les branches, et la tronciflorie qui concerne les floraisons portées sur les troncs uniquement (Quintanar *et al.* 2023). Le type de cauliflorie - strictement limité au tronc ou généralisé aux autres branches, plus ou moins jeunes - dépend de la manière dont la cauliflorie est acquise par la plante (Endress 2010). Dans un premier cas, la floraison s'initie de manière classique sur les bourgeons des jeunes pousses feuillues, et la production récurrente de nouveaux bourgeons floraux au même endroit chaque saison permet aux sites de floraison de rester actifs à long terme. Dans ce scénario, la cauliflorie implique une floraison débutant tôt dans la croissance de l'arbre, et les fleurs peuvent se répartir de façon intermédiaire, apparaissant à la fois sur les troncs et les branches, des plus anciennes aux plus jeunes. Dans un second cas, les méristèmes axillaires formés lors de l'élongation de la tige, notamment pendant la phase juvénile de croissance, restent "réprimés" (en opposition à "dormant", car le méristème reste tout de même actif) et maintiennent une croissance réduite, suivant le rythme de la croissance radiale pour ne pas être

recouvert par le bois constitué au cours de la croissance secondaire (Bell and Bryan, 1991). Ces méristèmes s'activeront plus tard dans la vie de l'arbre, parfois longtemps après leur formation, pour donner naissance à une primo-inflorescence, qui semblera alors apparaître directement sur le tronc ou sur une branche déjà âgée. Cette seconde stratégie confère un avantage mécanique significatif au futur fruit et permet la production de fruits particulièrement lourds (Corner 1949). Dans les deux cas, la pérennité de la floraison est assurée par la réitération, à chaque nouvel épisode floral, de ramifications reproductives qui s'installent successivement sur la ramification précédente (on peut alors parler de ramifications d'ordre 2, 3, etc., au fur et à mesure des épisodes de floraisons successifs ; Owens et al., 1995).

Un dernier cas, moins courant, concerne la production adventive de bourgeons floraux, suite à une reprise de l'activité méristématique dans des tissus anciens. Bell et Bryan (1991) distinguent cet événement morphogénétique "endogène" des autres stratégies, et utilisent le terme de bourgeons "adventices" ("adventitious" en anglais). Dans ce cas, ou lorsque l'activation du bourgeon est retardée, il est souvent difficile de déterminer si les bourgeons floraux sont produits *de novo* à une position axillaire ou s'ils sont restés dormants jusqu'à ce qu'un signal adéquat induise leur débourrement, car le bourgeon peut parfois être profondément enfoui sous l'écorce dans le cas d'une initiation retardée de la floraison (Endress 2010). Bien que les bourgeons floraux des sites de floraison cauliflores les plus anciens soient souvent cachés sous l'écorce et ne soient pas toujours visibles, il est courant que les floraisons récurrentes sur une même position créent une excroissance sur l'écorce, généralement appelée "coussinet" ou "coussinet floral" (Lent 1966; Bell and Bryan 1991; Leal and Paull 2023). C'est ce terme qui est couramment utilisé pour le cacaoyer et que j'utiliserai donc dans ma thèse.

D. L'irrégularité de production

Au cours de l'étude des variations des stratégies de floraison et du cycle de production du cacaoyer, nous nous intéressons notamment à l'irrégularité de floraison et de production saisonnière du cacaoyer.

Les arbres fruitiers sont souvent sujets à des variations de production entre des saisons de reproduction consécutives. Lorsque ces écarts sont marqués et qu'ils ne résultent pas directement de variations de facteurs exogènes, tels que le climat, la manipulation des arbres ou la pression parasitaire, on parle d'irrégularité de production ("irregular bearing" en anglais ; Monselise and Goldschmidt 1982).

L'irrégularité de production se caractérise par des successions d'épisodes de forte et de basse production de fruits. Ces épisodes se succèdent le plus souvent sur un pas de temps annuel,

notamment chez les espèces tempérées. On parle d'années "ON" lorsque l'arbre présente une forte fructification, généralement associée à des floraisons abondantes et à peu de chutes de fruits, et d'années "OFF" lorsque, à l'inverse, des floraisons absentes ou peu intenses, ou bien des chutes de fruits importantes, entraînent une production faible ou nulle (Jonkers 1979). Ces épisodes peuvent également concerner des intervalles de temps plus longs, comme c'est le cas chez de nombreuses espèces forestières (Monselise and Goldschmidt 1982). En revanche, la littérature ne rapporte pas de cas d'études sur des phénomènes d'irrégularité de production sur des intervalles plus courts, comme entre saisons, pour des espèces ayant des cycles de production plus courts (par ex. semestriels).

On parle d'alternance de production ou de production bisannuelle ("alternate bearing" ou "biennial bearing" en anglais) lorsque l'irrégularité de production se manifeste par un motif alternant entre fortes et basses productions. Ce phénomène est observé chez de nombreuses espèces pérennes, tant tropicales que tempérées (Monselise and Goldschmidt 1982; Krasniqi *et al.* 2017; Sharma *et al.* 2019). L'irrégularité peut également être structurée en motifs plus complexes, comme par exemple une séquence d'alternance entre une saison de forte production et plusieurs saisons de basses productions. On parle alors d'irrégularité structurée qui n'est pas bisannuelle (Capelli *et al.* 2021). De même, l'alternance et l'irrégularité peuvent se manifester à différentes échelles, intra-arbre ou intra-parcelle, selon que ce sont les rameaux au sein d'un même arbre ou les arbres eux-mêmes qui présentent des comportements d'irrégularité variés (Jonkers 1979; Lauri *et al.* 1995; Lauri and Laurens 2005). Il est d'ailleurs fréquent que l'observation de productions régulières masque en fait des phénomènes d'irrégularité à des échelles inférieures. C'est par exemple le cas pour le pommier ou le manguier, où des régularités apparentes de production à l'échelle des arbres peuvent cacher des motifs d'alternance entre années au niveau des pousses si celles-ci sont désynchronisées (Lauri *et al.* 1995; Lauri and Laurens 2005; Dambreville *et al.* 2013; Durand *et al.* 2017).

Une irrégularité de production peut être induite par des stress environnementaux ou biotiques. Par exemple, un stress hydrique, des variations de températures ou des événements entraînant des chutes de fleurs peuvent perturber le cycle reproductif de l'arbre, induisant ainsi une saison "Off", qui pourra être compensée ou non lors du cycle suivant. Il convient cependant de distinguer ce cas de figure d'une irrégularité "endogène", entretenue par des facteurs intrinsèques à l'arbre et dans laquelle s'inscrit le phénomène d'alternance de production.

L'irrégularité de production "endogène" et, plus généralement, l'alternance de production, sont des phénomènes d'abord sous déterminisme génétique (Guitton *et al.* 2012; Smith and Samach 2013; Durand *et al.* 2017). Les cultivars d'une espèce donnée peuvent présenter des degrés d'irrégularité variables, certains étant plus réguliers, tandis que d'autres affichent une alternance plus marquée

(Lauri *et al.* 2014; Sharma *et al.* 2019). Bien que l'alternance de production stricte soit rarement observée, certains cultivars d'arbres fruitiers peuvent être reconnus comme alternants ou réguliers (Guitton *et al.* 2012). Cependant, le phénomène d'irrégularité est également modulé par les conditions de croissance de l'arbre. Il est donc possible qu'un cultivar soit alternant dans certaines conditions climatiques tout en étant régulier dans d'autres (Reddy *et al.* 2003; Lavee 2007; Kallsen *et al.* 2007; Goldschmidt 2013; Capelli *et al.* 2021). De même, des pratiques culturales telles que la fertilisation, la taille ou l'éclaircissage peuvent atténuer ou renforcer l'alternance de production d'un arbre (Ferguson and Beede 1993; Lauri and Corelli Grappadelli 2014; El-Motaium *et al.* 2019; Netsawang *et al.* 2022).

Dans le cas d'une irrégularité ou d'une alternance de production endogène, les mécanismes impliqués dans la restriction du développement reproductif au cours des années "OFF" sont généralement attribués à l'action, directe ou indirecte, des fruits portés par l'arbre sur le développement des inflorescences. Le plus souvent, l'alternance endogène de production est liée à des mécanismes de contrôle hormonal exercé par les fruits et les fleurs. Les sécrétions hormonales des fruits en croissance peuvent avoir un effet inhibiteur direct sur les bourgeons capables de produire des inflorescences, un phénomène souvent observé chez les espèces tempérées à production alternante (Wilkie *et al.* 2008; Sharma *et al.* 2019). Ce contrôle peut également s'exercer de manière indirecte, via une limitation hormonale de la croissance végétative pendant la floraison ou la fructification. Dans ce cas, c'est la répression du débourrement des bourgeons axillaires par les organes reproducteurs au cours de la saison "ON" qui limite la capacité de l'arbre à produire des inflorescences et/ou à porter des fruits pendant la saison suivante (Monselise *et al.* 1983; Capelli *et al.* 2016).

Le deuxième mécanisme de contrôle concerne les équilibres carbonés et minéraux. La mobilisation importante d'éléments nutritifs pour la floraison, et surtout pour la production de fruits, peut créer un effet de puits métabolique qui entraîne un épuisement des réserves. Cet épuisement peut avoir un effet direct sur la floraison et/ou le remplissage des fruits, induisant une alternance entre des années reproductives et des années de reconstitution des réserves carbonées et/ou minérales. Par ailleurs, l'effet peut être indirect et d'abord impacter la croissance végétative pendant et après l'épisode reproductif, limitant ainsi l'établissement du potentiel reproductif pour la saison suivante (Monselise and Goldschmidt 1982; Samach and Smith 2013; Smith and Samach 2013; Normand *et al.* 2016; Capelli *et al.* 2021). Ces cycles de dépense et de reconstitution des réserves nutritionnelles peuvent se dérouler sur des intervalles de temps plus ou moins longs, selon le nombre de saisons nécessaires à la reconstitution des réserves. Dans le cas de certaines espèces forestières en milieu naturel, des cycles de production à intervalles de 3 à 15 ans peuvent être observés. On parle alors de "masting" plutôt que d'irrégularité de production (Monselise and Goldschmidt 1982).

Différents paramètres d'étude sont utilisés pour évaluer les phénomènes d'alternance de production (Wilcox 1944; Guitton *et al.* 2012; Durand *et al.* 2013). Ils s'appuient généralement sur le calcul d'indices qui rendent compte de l'amplitude et/ou de la structure des variations entre années ou entre saisons reproductives successives, ainsi que sur la synchronie des cycles reproductifs entre différentes parties des arbres. Ces indices sont couramment utilisés dans les programmes de sélection variétale et de phénotypage pour caractériser le degré d'irrégularité d'un cultivar ou d'une variété (Guitton *et al.* 2012; Durand *et al.* 2017). Mais ils sont également employés dans l'étude des effets des pratiques culturales ou des conditions climatiques sur la régularité de production.

Un paramètre couramment utilisé pour calculer l'alternance de production est le "Biennial Bearing Index" (BBI) de Wilcox (1944). Cet indice permet de représenter les écarts de production au cours d'une série de valeurs observées entre des années successives. Bien que cet indice soit utile, il est sensible à la longueur de la série de données ainsi qu'à une tendance générale à la hausse ou à la baisse pouvant être observée au cours de la série. De plus, le BBI renseigne sur l'amplitude des variations entre années sans permettre de détecter une éventuelle structure dans ces variations. Afin de limiter les effets de tendance et répondre au besoin de détecter si les variations suivent un pattern alternant, Durand *et al.* (2013) ont proposé deux nouveaux indices : un indice BBI normalisé, calculé sur les écarts de chaque relevé par rapport à la tendance de la série, et un coefficient d'autocorrélation calculé sur les écarts à la tendance entre deux observations consécutives. Ces deux indices permettent de décrire de manière plus robuste le degré d'irrégularité de production d'un individu au cours d'une série d'observations, ainsi que la structure alternante éventuelle des productions (c'est-à-dire un degré d'alternance plus ou moins marqué entre saisons de production consécutives ; Durand *et al.* 2013).

3. Le cacaoyer

A. Généralités sur le cacaoyer

a) Taxonomie, botanique & diversité génétique du cacaoyer

Les 22 espèces du genre *Theobroma* appartiennent à la famille des *Malvaceae* et sont toutes originaires des forêts tropicales d'Amérique, notamment en haute Amazonie (Pérou, Equateur; Figure 4 ; Zarrillo et al., 2018). L'utilisation alimentaire de *Theobroma cacao*, la nourriture des dieux selon les textes Mayas et les Aztèques, trouve ses traces dans ce bassin Amazonien dès 5 000 av. J.-C., mais la première domestication de l'espèce serait attribuée aux Olmèques, autour de 100 av. J.-C. (Gómez-Pompa et al. 1990; Lanaud et al. 2024). Sa domestication s'est ensuite développée loin de sa zone d'origine, en Amérique Centrale (actuel Guatemala, Mexique, Belize) où sa culture, la production de ses fèves et leur consommation sous forme de boisson ont tenu un important rôle culturel dans les civilisations mayas, puis aztèques (Coe and Coe 2007). Apporté en Europe au cours du premier voyage retour des Amériques par C. Colomb, la consommation des fèves de cacao n'a jamais cessé de croître dans le monde occidental et plus récemment dans le monde entier.

L'histoire de la domestication du cacao est controversée et la classification variétale de l'espèce a longtemps fait débat (Cheesman 1944; Cuatrecasas 1964; Bartley 2005). Historiquement, la classification des cultivars du cacaoyer s'appuyait sur une subdivision en deux sous-espèces : le cacao Forastero, originaire des forêts Amazoniennes, et le cacao Criollo, que l'on trouve en Amérique centrale et qui était cultivé par les civilisations précolombienne (Cheesman 1944; Posnette 1945). Cuatrecasas (1964) fut le premier à proposer une séparation de l'espèce sur la base des traits morphologiques caractéristiques du cacao criollo, en deux sous espèces qui auraient évoluées parallèlement, chacune dans sa zone géographique : *T. cacao subsp. cacao*, qui correspondrait au cacao Criollo que l'on trouve au Mexique et en Amérique centrale, et *T. cacao subsp. sphaerocarpum*, qui se trouve dans le bassin amazonien et les Guyanes (Cuatrecasas 1964; Lachenaud and Motamayor 2017). Si le cacao Criollo (ou *T. cacao subsp. Cacao*) se caractérise par des traits morphologiques assez spécifiques, i.e. des fruits allongés, pointus et à la surface rugueuse, ainsi que des fèves rondes et claires ; le cacao Forastero (ou *T. cacao subsp. Sphaerocarpum*) présente une importante diversité morphologique (Engels et al. 1980; Bartley 2005; Bekele et al. 2006).

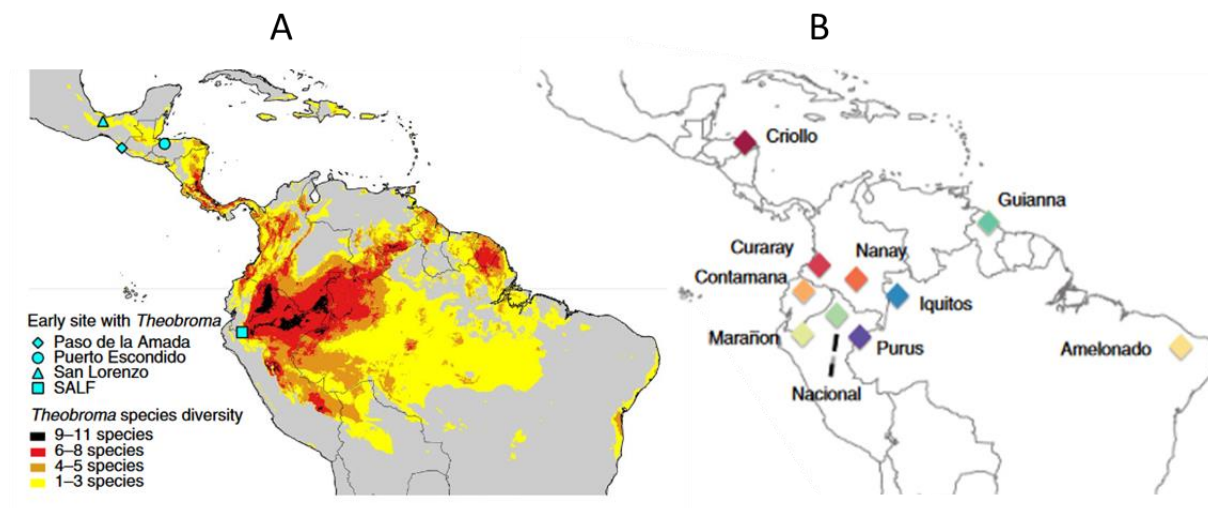


Figure 4: B – Localisation des 4 sites archéologiques avec les premières traces d’usage du cacao et distribution de la diversité des espèces du genre *Theobroma*. Figure issue de Zarrillo et al. (2018). B – Coordonnées médianes de localisations des populations d’origines des 10 groupes génétiques de *T. Cacao*. Figure issue de Cornejo et al. (2018)

Historiquement, un troisième groupe était utilisé pour différencier les types de cacao. Il s’agit de l’hybride naturel des deux sous espèces, qui serait issu du croisement spontané d’arbres criollo et Forastero sur l’île de Trinidad, donnant son nom au groupe des Trinitario (Motamayor et al. 2003; Bartley 2005). Cette classification en trois groupes variétaux : Forastero, Criollo et Trinitario est encore très largement utilisée dans le monde de la cacaoculture et de la chocolaterie. Des travaux récents, basés sur l’analyse moléculaire à l’aide de marqueurs microsatellites, ont pourtant mis en évidence un plus grand nombre de ségrégations phylogénétiques de l’espèce (Motamayor et al. 2008). Les variations moléculaires trouvées dans le génome de cacaoyers cultivés et de cacaoyers spontanés d’Amérique permettent de distinguer 10 grands groupes génétiques, associés à différentes zones d’origine, le long du bassin amazonien et dans la zone de domestication Centro-Américaine (Figure 4; Motamayor et al. 2008). Malgré cela, le processus de domestication de l’espèce reste encore incertain et fait encore aujourd’hui l’objet de nombreux travaux, impliquant toutes sortes de disciplines, de la biologie moléculaire à l’archéologie (Henderson et al. 2007; Cornejo et al. 2018; Lanaud et al. 2024).

Outre la diversité "naturelle" du cacaoyer dans son bassin d’origine et sa domestication par les civilisations précolombiennes, la diversité cultivée du cacaoyer est marquée par l’histoire agronomique contemporaine de la plante. Au cours du 19^{ème} siècle, des cacaoyers sont introduits en Afrique de l’Ouest et en Asie du Sud-Est, et des cultures de grande échelle se développent dans diverses zones, notamment en Afrique de l’Ouest (São Tomé et Príncipe, actuels Cameroun, Togo, Ghana et Côte d’Ivoire) et en Indonésie (Figure 5 ; Bartley 2005; Cilas and Bastide 2020). Ce sont alors essentiellement les cacaoyers bas-amazoniens “Amelonado”, originaires du Brésil et du bassin guyanais, qui sont

diffusés. L'introduction sur l'île de Trinidad de cacaoyers collectés en haute Amazonie et la création des premières collections variétales ont également marqué l'histoire du cacaoyer, notamment avec l'apparition du groupe variétal hybride des Trinitario. Au début du 20^{ème} siècle, plusieurs expéditions de prospections de cacaoyers sont menées en haute Amazonie et des collections sont organisées sur le continent sud-américain, grâce aux techniques de multiplication végétative du cacaoyer récemment développées. Les travaux d'hybridation menés sur l'île de Trinidad montrent l'important gain de performance obtenus par l'hybridation de génotypes issus de populations distantes, grâce à l'effet d'hétérosis (Warren *et al.* 1995; Bartley 2005). À partir des années 1950, ce sont donc ces génotypes collectés en haute Amazonie et souvent associés aux noms des localités ou rivières où ils ont été trouvés, ainsi que les hybrides de criollo sélectionnés sur l'île de Trinidad (les Trinitario), qui sont intégrés aux programmes de sélection variétale déployés dans chaque pays producteur. La cacaoculture africaine étant restée paysanne et extensive dans la plupart des grands pays producteurs, ce sont encore les descendance de ces génotypes bas-amazoniens, introduits au 19^{ème} siècle, et des clones hauts-amazoniens et Trinitarios intégrés aux programmes de sélection variétale dans les années 1950-1960, qui constituent la vaste majorité des vergers Africains actuels (Efombagn *et al.* 2009; Opoku *et al.* 2009; Pokou *et al.* 2010; Aikpokpodion 2012; Gopaulchan *et al.* 2019). Aujourd'hui, les programmes de sélection variétale diffèrent entre régions et entre pays. Si les programmes de sélection et de diffusion de semences hybrides sont encore en place en Afrique, ce sont plutôt des programmes de sélection et de diffusion de génotypes clonés qui sont développés en Amérique et en Asie.

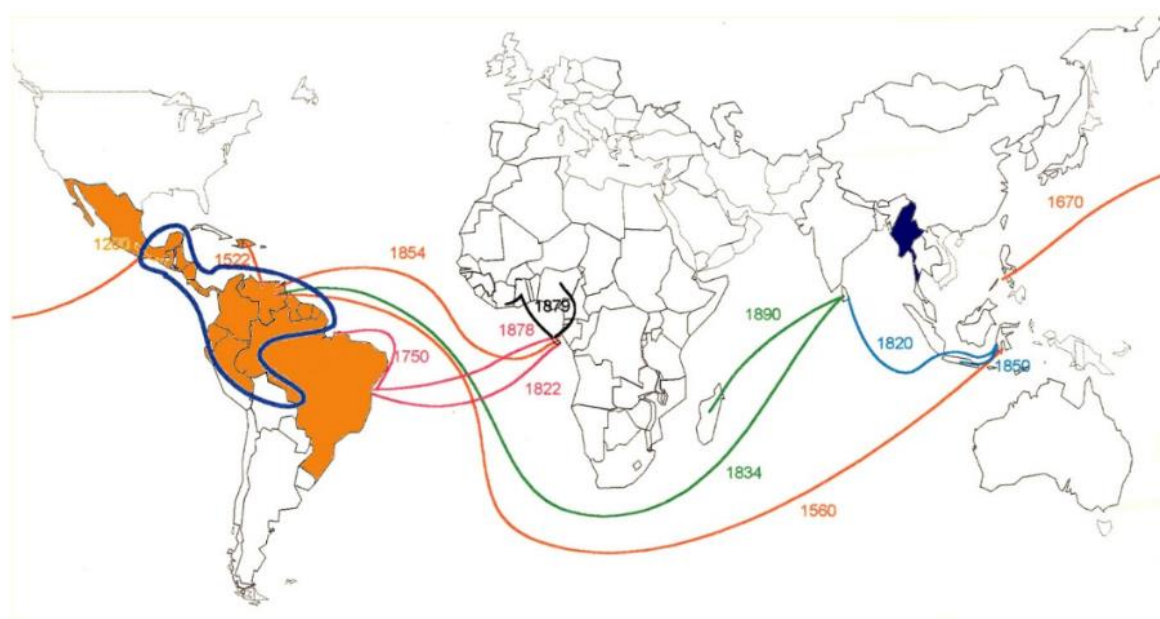


Figure 5: Diffusion de la culture du cacao depuis son aire d'origine. Figure issue de Cilas and Bastide (2020)

b) Conduite agronomique du cacaoyer

Historiquement, le cacaoyer est installé sur une parcelle de forêt défrichée et cultivé à partir de semences, plantées à haute densité sous l'ombrage d'arbres forestiers. Ce mode de culture, assez particulier pour un arbre fruitier, s'explique notamment par deux spécificités de cette culture : le fait que le cacaoyer soit adapté à l'ombrage et qu'il soit cauliflore.

Installation et structure des cacaoyères

Tout d'abord, le cacaoyer est historiquement cultivé sous l'ombrage d'autres arbres forestiers ou fruitiers (Figure 6). L'espèce, étant issue des sous-bois amazoniens, est à l'aise sous un ombrage naturel, et il était généralement considéré qu'un ombrage permettant de transmettre autour de 50 % de la lumière incidente serait favorable à sa culture, tandis que les rendements diminueraient si l'arbre était exposé à plus de 70 % de réduction de la lumière incidente (Murray 1954; Wood and Lass 1987). Cette dépendance à l'ombrage a beaucoup changé avec les travaux de sélection variétale qui ont permis, dès les années 1960, d'identifier des génotypes capables de mieux supporter une exposition directe au soleil, associée à de meilleures performances agronomiques (Boyer 1970; Lockwood 1976; Ahenkorah *et al.* 1987). Aujourd'hui, les cacaoyers sont encore majoritairement cultivés sous un ombrage partiel, plus ou moins hétérogène à l'échelle de la parcelle, qui peut conférer certains avantages à la culture selon le contexte, notamment en ce qui concerne la durabilité des systèmes, les valeurs d'usage des espèces associées, leurs effets fertilisants et leur résilience aux variations climatiques extrêmes, ainsi que la gestion des contraintes sanitaires au niveau du système entier (Jagoret *et al.* 2014; Smith Dumont *et al.* 2014; Saj and Jagoret 2017; Asitoakor *et al.* 2024). Les systèmes les plus technologiques et productifs sont cependant majoritairement conduits en culture pure et en plein soleil (Daymond *et al.* 2022). Quel que soit le système de culture choisi pour le verger, plein soleil ou agroforestier, le développement des jeunes plants nécessite un certain ombrage (Wood and Lass 1987; Galyuon *et al.* 1996). Il est souvent assuré par la plantation de bananiers, à une densité proche ou égale à celle du cacaoyer, au moins un an avant l'installation des cacaoyers, permettant de bénéficier à la fois de l'ombrage et de la production de régimes (Figure 6). Les bananiers sont éliminés petit à petit, lorsque les cacaoyers grandissent et bénéficient de leur propre auto-ombrage. Des ombrages plus pérennes sont parfois utilisés, comme avec le *Gliricidia sepium*, qui permet un meilleur contrôle de l'ombrage, pouvant être maintenu lors de la phase productive de la cacaoyère.

Dans la grande majorité des cas, le cacaoyer est planté à partir de graines, mais de plus en plus de systèmes de cultures de cacaoyers clonés par bouturage ou greffage se développent, notamment dans les zones où les contraintes sanitaires sont fortes, afin de bénéficier de génotypes résistants aux maladies et ravageurs (Daymond *et al.* 2022). Les différentes formes de matériel végétal utilisé pour l'installation des cultures sont associées à des modes de conduite différents.



Figure 6 : Installations de cacaoyères. A – en ligne avec de la banane plantain (Côte d'Ivoire) ; B – En associations mixte avec des bananiers, arbres fruitiers et cultures annuelles (Cameroun) ; C – Sous l'ombrage naturel d'arbres forestiers (São Tomé) ; D – Sur une défriche forestière (São Tomé)

Lorsque la culture est établie à partir de graines, les guides techniques recommandent généralement de faire des pépinières et de planter les jeunes plants de 3 à 6 mois à des espacements réguliers de 2,5 ou 3 m, soit 1 100 à 1 200 cacaoyers/ha. Cette densité permet d'obtenir une canopée fermée, assurant un auto-ombrage favorable au bon fonctionnement foliaire en plein soleil, tout en limitant le développement des adventices grâce à la réduction de l'éclairement sous les cacaoyers. Les cabosses se développant majoritairement sur le tronc et dans la couronne des arbres, qui s'établissent entre 1,5 et 2,5 m au-dessus du sol, cette disposition facilite le traitement sanitaire et la récolte des fruits (Wood and Lass 1987) (Figure 7). Selon les zones de culture, ces recommandations peuvent être suivies ou non. En Afrique notamment, les plantations en lignes sont rares et le semis direct est encore très fréquent, ce qui entraîne des écarts importants de densités entre plantations et au sein des plantations (Daymond *et al.* 2018). Les densités varient également en fonction de l'importance relative du cacaoyer au sein du système en cas de cultures mixtes, de l'ensoleillement, ou encore des habitudes agronomiques. Elles varient, par exemple, de 450 cacaoyers par hectare en moyenne au Costa Rica, jusqu'à 1 350 en moyenne au Cameroun (Daymond *et al.* 2022).



Figure 7: Vues de cacaoyères traditionnelles productives. A – Cameroun ; B – Côte d'Ivoire.

Sur les cacaoyers adultes, des tailles régulières doivent être assurées afin de maîtriser le développement des arbres. Les cacaoyers sont généralement maintenus sur un tronc et une à deux couronnes (Figure 7). Les rejets émis au pied de l'arbre et au niveau des couronnes sont continuellement retirés, pour limiter le développement de nouveaux troncs ou la montée en hauteur de l'arbre, rendant l'entretien et la récolte plus difficiles (Figure 8) (Wood and Lass 1987).



Figure 8: Cacaoyers âgés ; A - Cacaoyer avec plusieurs troncs et des rejets orthotropes (Côte d'Ivoire) ; B – Cacaoyer mesurant plus de 10m de hauteur (São Tomé) ; C – Cacaoyer très vigoureux (Côte d'Ivoire)

Des tailles de formation sont recommandées chaque année, afin de maintenir l'architecture désirée des branches principales. Des tailles d'entretien plus régulières, tous les trois mois par exemple, sont

également conseillées afin d'éliminer les tiges malades et de réduire la densité des rameaux et du feuillage (Riedel *et al.* 2019; Tosto *et al.* 2022).

Lorsque les cacaoyers sont produits par multiplication végétative de fragments de tiges prélevés dans les branchages d'arbres adultes (essentiellement par bouturages ou greffages), leur architecture change : les arbres sont plus trapus, souvent moins grands, et surtout dépourvus de troncs. La culture de boutures ou de plants greffés se fait généralement en rangs, avec des espacements réduits sur les rangs et des entre-rangs plus larges permettant le passage, voire en double rangs dans le cas de cultures mécanisées. Les systèmes de culture à base de clones greffés ou bouturés sont plus souvent intensifs, et les cacaoyers peuvent être palissés. Dans ce cas, les densités peuvent augmenter, atteignant jusqu'à 2 500 plants par hectare (Figure 9).



Figure 9: Plantation monoclonale de cacaoyers greffés, Equateur (Photo de O. Deheuvels)

Opérations culturales

La cacaoculture a longtemps été une culture difficile à établir, mais nécessitant peu de main-d'œuvre et de travail une fois en production. Outre l'installation d'une pépinière et d'un ombrage temporaire, la gestion de l'enherbement est la principale contrainte pendant les premières années de la culture. Le cacaoyer s'établit sur une racine pivot qui peut descendre jusqu'à 2 m de profondeur, mais son système racinaire traçant est concentré dans les horizons superficiels du sol, le rendant très sensible aux compétitions pour les ressources avec la végétation adventice. Lorsqu'il est planté à partir de

graines et à des densités suffisantes, la fermeture de la canopée freine ensuite la prolifération des adventices, et ses chutes de feuilles forment une litière dense qui couvre le sol (Figure 7).

Les cacaoyers, lorsqu'ils sont installés sur un précédent forestier, bénéficient souvent de ce qu'on appelle la "rente forestière", c'est-à-dire qu'ils profitent dans un premier temps de la fertilité élevée du sol forestier mis à nu (Wessel 1985; Snoeck *et al.* 2016). Traditionnellement, il était d'ailleurs courant qu'une cacaoyère soit exploitée jusqu'à ce que cet héritage de fertilité soit épuisé, marquant le déclin de la parcelle, puis une nouvelle parcelle était installée sur une nouvelle défriche de forêt. Dans le cas de cacaoyères agroforestières, les équilibres de redistribution des éléments prélevés en profondeur et relargués par les chutes de feuilles et les exsudats racinaires des arbres forestiers peuvent permettre de maintenir un équilibre de fertilité adéquat pour une culture extensive du cacaoyer (Fassbender *et al.* 1991; Isaac *et al.* 2007; Asigbaase *et al.* 2021; Bai *et al.* 2022). Mais lorsque le cacaoyer est maintenu dans des systèmes moins diversifiés et plus intensifs, un apport d'engrais est nécessaire. On considère généralement que le besoin en apport azoté est réduit par rapport à d'autres cultures fruitières, car on souhaite limiter la croissance végétative et favoriser la fructification. Les engrais composés pour le cacaoyer sont donc souvent dépourvus d'azote et plutôt concentrés en phosphore et en potassium, qui sera en grande partie retrouvé dans la coque des cabosses (Snoeck *et al.* 2016; van Vliet and Giller 2017).

Les contraintes sanitaires du cacaoyer dépendent des régions de culture. En Amérique latine et centrale, la cacaoculture subit deux principales maladies fongiques : une pourriture des cabosses (*Moniliophthora roreri*), très liée au microclimat et à la circulation de l'air dans la cacaoyère, et le "balai de sorcière" (*Moniliophthora perniciosa*). Les dégâts extrêmement importants causés par ces deux maladies ont été à l'origine du déclin de la production sud-américaine dans les années 1970 à 1990. L'utilisation de clones résistants est aujourd'hui la principale forme de contrôle de ces maladies, mais des pratiques de récoltes sanitaires (enlèvement des fruits présentant des symptômes de bioagresseurs), de taille des cacaoyers et de choix d'espèces favorables d'arbres d'ombrage sont également employées (Evans *et al.* 2016; Cilas and Bastide 2020; Díaz-Valderrama *et al.* 2020).

En Afrique, les contraintes de plus en plus fortes concernent des maladies fongiques responsables de pourriture des fruits et de la mortalité des arbres (*Phytophthora megakaria* et *P. palmivora*), des insectes responsables de pertes de production et d'infections des arbres, notamment les mirides (*Sahlbergella singularis*, *Distantiella theobromae* et *Helopeltis spp.*), ainsi que le virus du CSSV ("cocoa swollen shoot virus"). La gestion des maladies fongiques, des mirides et autres insectes ravageurs se fait essentiellement par l'application de fongicides avant les récoltes et d'insecticides, souvent lors des retours de pluie ou au cours des pullulations, mais aussi, et de plus en plus souvent, par des traitements

réguliers, parfois non discriminants, entraînant de réels problèmes écologiques et sanitaires (Bekoin 2023). La lutte contre le virus du CSSV pose particulièrement problème, car l'infection par ce virus, transmis par des cochenilles vectrices, est difficile à diagnostiquer et reste à ce jour sans traitement. Le principal moyen de contrôle déployé dans les zones touchées est l'arrachage des cacaoyers infectés (Acebo-Guerrero *et al.* 2012; Evans *et al.* 2016; Cilas and Bastide 2020; Adeniyi and Asogwa 2023).

En Asie, les principales contraintes concernent un insecte foreur de cabosses (*Conopomorpha cramerella*) et une maladie fongique responsable du dépérissement des cultures, appelée "Vascular-Streak Dieback" (*Oncobasidium theobromae*). La lutte passe ici aussi par des méthodes de contrôle physique des foreurs de cabosses, à l'aide de récoltes sanitaires et de piégeage, ainsi que par des tailles sanitaires (enlèvement des rameaux présentant des symptômes de bioagresseurs) ou l'arrachage des arbres infectés par le VSD (Ploetz 2007; Evans *et al.* 2016; Cilas and Bastide 2020).

c) La cacaoculture Ivoirienne : focus sur la diversité génétique et l'ombrage

En Côte d'Ivoire, le cacaoyer a été introduit vers la fin du 19^{ème} siècle, dans la partie est du pays (Burle 1962). Au cours du 20^{ème} siècle sa culture s'est petit à petit déplacée d'est en ouest, au gré des vagues migratoires et des ouvertures de nouvelles forêts, où étaient traditionnellement installées les nouvelles cacaoyères (Assiri *et al.* 2009; Sanial 2019). La zone de culture du cacao en Côte d'Ivoire s'étend aujourd'hui d'est en ouest, dans la partie sud du pays où les hauteurs pluviométriques annuelles dépassent 1 100 mm et où le nombre de jours sans pluie reste limité à moins de 3 mois successifs (Brou *et al.* 2005; Kassin *et al.* 2008). La culture du cacao est encore aujourd'hui essentiellement assurée par de petites exploitations familiales, qui cultivent en moyenne 2,8 ha de cacaoyères conduites de manière plutôt extensive, en association avec d'autres cultures annuelles ou pérennes et intégrant des arbres forestiers (Daymond *et al.* 2018).

Historiquement, les cacaoyères sont installées en zone forestière, sur des défriches de forêts où sont conservés un nombre variable de grands arbres assurant l'ombrage de la culture (Wood and Lass 1987). Au cours des années 1990 et 2000, la tendance a évolué vers la suppression de l'ombrage à la suite de travaux de recherche agronomique montrant la supériorité de rendement des systèmes de culture pure en "plein soleil" (Lockwood 1976; Ahenkorah *et al.* 1987). Cette transition vers la simplification des vergers cacaoyers était encouragée par les services d'appui agricoles et reposait sur la diffusion d'hybrides particulièrement vigoureux et précoces, issus des programmes de sélections et produits par pollinisation libre en champs bi-clonaux (Paulin and Eskes 1995). Ce matériel végétal "amélioré", particulièrement adapté à la culture pure, pouvait atteindre des niveaux de production élevés, à condition d'être associé à des pratiques rigoureuses de fertilisation et de protection sanitaire. Ce saut technologique de la cacaoculture a entraîné une hausse considérable des performances des

vergers, mais a également fait émerger de grands écarts de rendements, selon les conditions de culture (climat, sol, environnement biologique) et surtout selon les investissements en intrants réalisés (observations basées sur des travaux menés au Ghana dans un contexte proche, en l'absence de références scientifiques sur la Côte d'Ivoire ; Aneani and Ofori-Frimpong, 2013; Edwin and Masters, 2005). Après plusieurs dizaines d'années de diffusion de matériel végétal amélioré sous forme de mélanges d'hybrides, la variabilité génétique trouvée dans les cacaoyères ivoiriennes est élevée, notamment dans les zones centre et ouest du pays (Pokou *et al.* 2010). Celle-ci est par ailleurs exacerbée par la pratique toujours très courante du semis de fèves collectées dans des cabosses prélevées dans des vergers voisins (matériel végétal "tout-venant"), multipliant ainsi les recombinaisons libres de ces parentés hybrides. En conséquence, la grande majorité des vergers de cacaoyers sont aujourd'hui composés de populations dites de "mélanges de descendance", dans lesquels les cacaoyers, très hétérozygotes, peuvent montrer d'importantes variations phénotypiques dans leurs caractères de production (Paulin and Eskes 1995; Bartley 2005; Lockwood *et al.* 2007; Pang and Lockwood 2008; Wibaux *et al.* 2017).

Si les pratiques d'associations culturales ont beaucoup évolué au cours de cette période de promotion de la culture "plein soleil", les arbres associés n'ont jamais complètement disparu des cacaoyères (Yao and N'Guessan 2006; Assiri *et al.* 2009; Yao *et al.* 2016; Sanial 2019; Kouassi *et al.* 2023). Associés à différentes valeurs d'usage, ils sont le plus souvent conservés lors de l'installation de la parcelle (arbres rémanents), ou bien maintenus à partir de repousses spontanées, et plus rarement volontairement installés par l'agriculteur (Yao *et al.* 2016; Sanial 2018; Kouassi *et al.* 2023; Kouamé *et al.* 2024). Les pratiques d'ombrage dans les cacaoyères ivoiriennes, en relation avec les valeurs d'usage des arbres, sont extrêmement variables selon la zone de culture et ses contraintes biophysiques, et dépendent de nombreux facteurs socio-économiques, culturels ou contextuels (Yao *et al.* 2016; Sanial 2018; Kouamé *et al.* 2024). Les espèces présentes dans les cacaoyères, mais également leur abondance, leur morphologie, leur phénologie et leur distribution spatiale sont autant de facteurs qui impacteront fortement le couvert de cacaoyers. Il est important de préciser que dans la grande majorité des cas, la disposition des arbres associés dans les parcelles n'est pas régulière et l'ombrage fourni au couvert de cacaoyers est très hétérogène.

En 2017, un cri d'alarme poussé par certaines ONG à propos des taux de déforestation extrêmement élevés dans le pays, en lien direct avec la cacaoculture, a entraîné un important changement de paradigme conduisant à une réintroduction de l'arbre dans la cacaoyère, avec une meilleure prise en compte de ses rôles possibles (Higonnet *et al.* 2017; Sanial 2019; Kouassi *et al.* 2023). Depuis, de nombreux programmes de replantation d'arbres dans les cacaoyères et de promotion de l'agroforesterie sont déployés en Côte d'Ivoire. En conséquence, la tendance des décennies à venir

devrait aller vers une augmentation de la présence des arbres dans les cacaoyères, associée à une homogénéisation des espèces et de leurs âges.

B. Etat de l'art : Croissance et développement du cacaoyer

a) Croissance et architecture du cacaoyer

Le cacaoyer suit un modèle de croissance caractéristique des arbres de sous-bois tropicaux, nommé "modèle de Nozeran" par Hallé and Oldeman (1970) : "Le tronc présente une croissance rythmique et une structure articulée. Chaque article du tronc émet, avant de cesser sa croissance, un verticille d'axes latéraux en position subapicale." Ce modèle se caractérise donc par une architecture modulaire et un dimorphisme très marqué des axes, avec chaque module composé d'un axe orthotrope sympodial (i.e., à croissance déterminée ; dans le cas du cacaoyer, il s'agit d'un avortement du méristème terminal), laissant place en position distale à une couronne de branches plagiotropes. Le module se réitère via le développement de nouveaux axes orthotropes, le plus souvent émis au niveau de l'insertion de la couronne ("rejet", "gourmand" ou "sucker" pour les anglophones), contribuant ainsi à la croissance en hauteur de l'arbre ; ou bien à la base du tronc, entraînant la réitération complète du modèle (Figure 10).

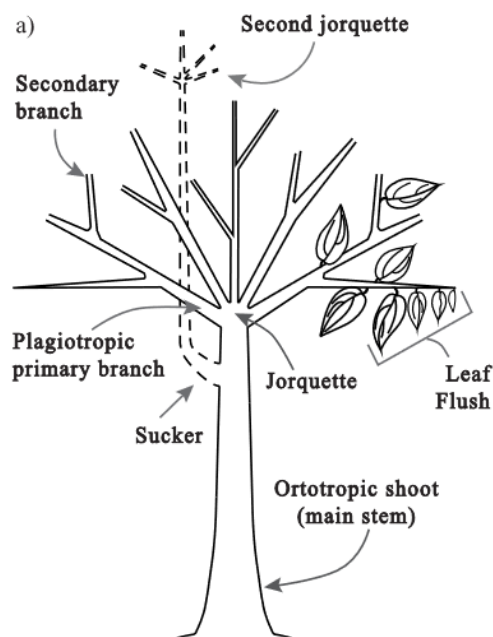


Figure 10: Représentation simplifiée du modèle de croissance dimorphique du cacaoyer. Schéma issu de Tosto (2023)

Le dimorphisme entre branches orthotropes et plagiotropes est d'abord visible par le fort contraste morphologique des axes. Les axes orthotropes ont une phyllotaxie spiralée (le plus souvent 3/8) et sont constitués d'un nombre variable d'unités de croissance, généralement composées d'un grand nombre de nœuds et d'entre-nœuds longs. Les axes plagiotropes, quant à eux, ont une phyllotaxie

alterne distique, et les feuilles assimilatrices sont portées par des pétioles plus courts que sur le tronc orthotrope, même si la géométrie des limbes est semblable. Chez les deux types d'axes, orthotropes et plagiotropes, les unités de croissance sont composées d'une première zone à entre-nœuds courts, comprenant de 0 à 8 ébauches foliaires caduques ou "cataphylles", suivie d'une zone à entre-nœuds longs composée d'une série de 4 à 12 feuilles développées (Figure 11; Vogel 1975). Les unités de croissance des axes orthotropes comptent souvent moins de cataphylles et plus de feuilles développées que celles des axes plagiotropes (Vogel 1975).

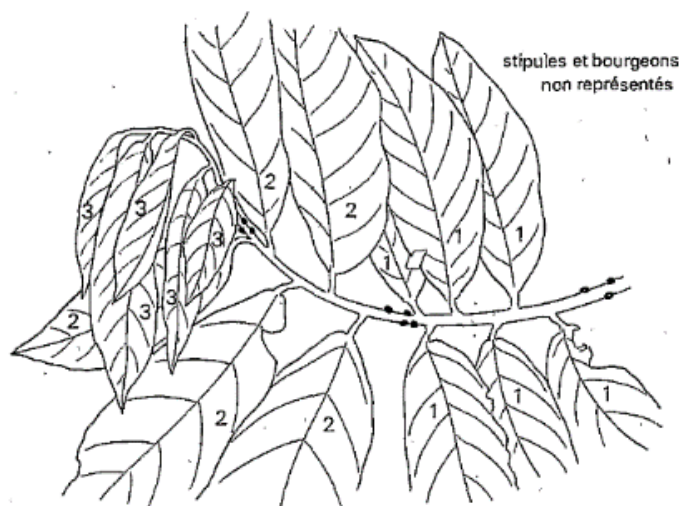


Figure 11: Représentation de trois unités de croissances en positions distales d'un axe plagiotrope de cacaoyer. Les feuilles des trois unités de croissance sont à des stades ontogéniques contrastés. Les feuilles portant les numéros 1, 2 et 3 sont classées selon l'auteur de l'illustration comme feuilles "âgées", "à maturité avec limbe vert foncé" et « en phase d'allongement rapide à limbe fragile », respectivement. Les points noirs représentent les "ébauches foliaires caduques" ou "cataphylles". Schéma et stades ontogéniques foliaires issus de Vogel (1975).

Les cataphylles sont en fait des primordia foliaires, les plus proches de la position distale d'une unité de croissance en élongation, qui sont avortées précocement lors de la phase d'expansion des feuilles de l'unité de croissance qui les précède. L'avortement de ces primordia est lié aux mécanismes de contrôle endogène de la croissance rythmique, et serait synchrone avec l'arrêt de la croissance apicale, lui-même induit par la présence de feuilles atteignant un stade de développement intermédiaire au cours de l'installation de la poussée foliaire en cours (Vogel 1975). Tous les nœuds foliaires des axes orthotropes et plagiotropes, qu'ils soient des cataphylles ou des feuilles développées, portent en position axillaire deux bourgeons. Le plus distal, nommé "bourgeon axillaire principal", est plus développé et généralement visible dès l'installation de la pousse. Sa fonction est strictement végétative. Le second, nommé "bourgeon subordonné", se trouve dans une dépression sous le bourgeon axillaire principal. Ce bourgeon subordonné, qui est mis en place après le bourgeon axillaire principal, n'est pas toujours visible à l'œil nu, notamment sur les axes plagiotropes de l'arbre, et sa fonction est presque exclusivement reproductive (Wheat 1979; Swanson 2005). Les cataphylles sont

souvent absentes des représentations schématiques des unités de croissance foliaires du cacaoyer. Plus problématique, ces nœuds sont parfois "oubliés" lors d'études portant sur le développement latéral végétatif et reproductif. Cela s'explique par le fait que ces nœuds, qui ne portent pas de cicatrice foliaire, passent souvent inaperçus, notamment sur les axes plagiotropes et quand les phénotypes présentent des stipules particulièrement courtes et fragiles (observations personnelles). Les nœuds portant des cataphylles possèdent pourtant des bourgeons axillaires capables de donner des ramifications végétatives et des inflorescences, au même titre que les nœuds de la zone à entre-nœuds longs et à feuilles développées. Ces observations sur les nœuds à cataphylles et leur capacité à porter des inflorescences et des ramifications végétatives sont illustrées dans la Figure 12.

Les axes orthotropes et plagiotropes présentent tous les deux des croissances rythmiques. Le cycle d'émission foliaire varie fortement selon les conditions climatiques, en réponse à l'éclairement, l'humidité atmosphérique et du sol et la température (Sale 1969, 1970a; a; b; Alvim 1993; De Almeida *et al.* 2016). En conditions contrôlées, le cacaoyer maintient néanmoins un rythme d'émissions foliaires assez régulier, démontrant la rythmicité endogène de la croissance (Sale 1968, 1970a; Orchard *et al.* 1980). Le rythme endogène des émissions foliaires des axes orthotropes est supposé plus rapide que celui des axes plagiotropes, mais dans les deux cas, ce rythme est fortement influencé par les conditions de croissance, allant de 25 jours en chambre de culture à 60 jours en parcelle cultivée (Sale 1968, 1970a; Greathouse *et al.* 1971). Par ailleurs, ce cycle se caractérise par une phase de dormance vraie du méristème apical, durant laquelle le nombre de primordia foliaires reste constant (Greathouse *et al.* 1971; Vogel 1975). La rythmicité endogène est contrôlée par un cycle régulier d'accumulation et d'épuisement de composés promoteurs et inhibiteurs de croissance dans les bourgeons apicaux, comme c'est le cas pour la plupart des végétaux. La rythmicité des émissions foliaires serait notamment contrôlée par les flux d'acide abscissique, exporté par les jeunes feuilles et responsable de la mise en dormance des bourgeons apicaux (Orchard *et al.* 1980; Almeida and Valle 2010).

La ramification du cacaoyer se fait presque exclusivement à partir des bourgeons axillaires principaux, portés à l'aisselle des feuilles (ou cataphylles), permettant ainsi une ramification unique de l'axe au niveau de chaque nœud. Dans de rares cas, le bourgeon subordonné peut se développer en une ramification végétative, et il y a alors deux axes distincts se ramifiant sur le même phytomère¹.

¹ Cette situation n'a été observée que deux fois sur les 32 085 phytomères et les 1 744 nœuds ramifiés recensés durant notre collecte de données architecturales.

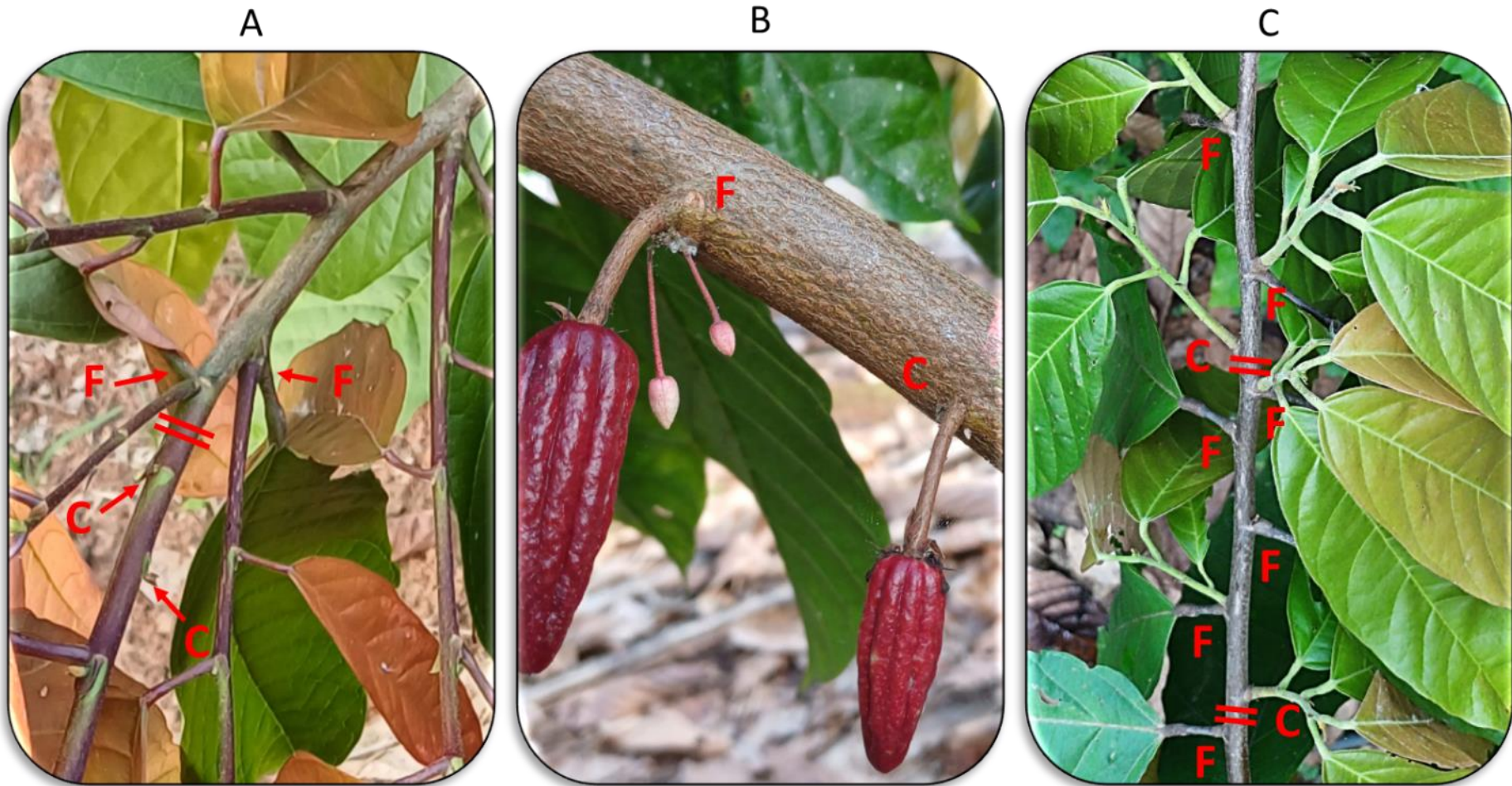


Figure 12: Nœuds à feuilles développées (F) et à cataphylles (C); A - lors de la phase d'élongation de l'axe ; B - sur un axe plus âgé et porteur d'inflorescences et de fruits ; C - sur un axe sectionné en position terminale et sur lequel s'installent des ramifications latérales. A noter sur la photo A la présence des stipules insérées au niveau des cataphylles et facilitant leur repérage sur l'UC jeune ; sur la photo B la présence encore visible de la cicatrice foliaire sur le nœud à feuille développée, et l'absence de cicatrice à la base du pédoncule du fruit porté par le nœud à cataphylle ; et sur la photo C le développement synchrone de ramifications latérales sur les nœuds à feuilles développées et à cataphylles de deux unités de croissances voisines.

Le type d'axe installé à partir des bourgeons axillaires dépend de la nature de l'axe porteur et du type de ramification, sylleptique ou proleptique, se développant immédiatement ou après l'apparition du phytomère porteur, respectivement (Wheat 1979). Sur les axes orthotropes, les bourgeons axillaires principaux peuvent donner naissance par prolepsie à de nouveaux axes orthotropes, qui eux-mêmes constitueront une nouvelle réitération du modèle architectural complet (axe orthotrope et couronne d'axes plagiotropes). Seuls les bourgeons axillaires des nœuds les plus distaux portés par la dernière unité de croissance de l'axe, près du point d'avortement du bourgeon apical, sont dédiés à la production de la couronne de 3 à 6 branches plagiotropes par syllepsie (Greathouse and Laetsch 1969; Wheat 1979).

Sur les axes plagiotropes, la ramification se fait quasi-exclusivement à partir des bourgeons axillaires principaux et généralement par prolepsie. Ces situations donnent naissance à de nouveaux axes plagiotropes, mais dans de rares cas elles peuvent donner naissance à des axes orthotropes. Ces cas sont généralement observés sur les branches principales des couronnes et sur les nœuds en positions proximales (Wheat 1979). Les types de ramification mise en place par les bourgeons principaux et subordonnés par prolepsie ou syllepsie, selon qu'ils soient portés sur les axes orthotropes ou plagiotropes, sont résumées dans le Tableau 1 (Wheat 1979).

Tableau 1 : Types de ramifications produites par les bourgeons axillaires des nœuds foliaires. Tableau adapté de Wheat (1979)

Position du bourgeons et développement	Type d'axe porteur	
	Orthotrope	Plagiotrope
Bourgeon subordonné (proleptique)	Inflorescence	Inflorescence
Bourgeon principal (sylleptique)	Branche plagiotrope	Branche plagiotrope
Bourgeon principal (proleptique)	Branche orthotrope (rarement plagiotrope)	Branche plagiotrope (rarement orthotrope)

La dormance des bourgeons axillaires se fait par un mécanisme classique d'inhibition induite par le bourgeon terminal de l'axe, mais ce contrôle n'est pas absolu, car il est commun qu'un axe, arrivé à un certain âge ou niveau de développement, commence à émettre des ramifications (Tosto *et al.* 2023). Il est également possible d'observer des cas de syllepsie sur les rameaux plagiotropes, parfois même sur des nœuds portés par une unité de croissance encore en phase d'élongation (Cook 1916; Wheat 1979). Tosto *et al.* (2023) qualifient le degré de dominance apicale chez le cacaoyer « d'intermédiaire ». Ils précisent par ailleurs, dans leurs travaux portant sur la ramification des axes primaires des

couronnes de cacaoyers, que des ramifications peuvent se trouver de manière préférentielle sur les positions plutôt distales ou proximales des axes primaires, selon les génotypes et les parcelles d'étude. Ils rapportent enfin des possibles effets d'inhibitions corrélatives des ramifications sur les axes et entre les axes, avec notamment un effet de ralentissement des débourrements de bourgeons axillaires à proximité de nœuds branchés. Un potentiel rétrocontrôle de l'activité des méristèmes axillaires par les axes branchés sur des nœuds voisins, via l'émission de signaux inhibiteurs, est proposé. Ils précisent que cette action inhibitrice des ramifications sur les nœuds voisins du point d'insertion pourrait être liée à une compétition pour les assimilats (Lauri and Térouanne 1998; Costes and Guédon 2002; Tosto *et al.* 2023). La plagiotropie des branches principales de la couronne et des ramifications qu'elles portent étant fortement déterminée, la multiplication végétative de fragments prélevés sur ces axes ne donne généralement que des rameaux plagiotropes, sauf en cas de circonstances exceptionnelles (Hallé *et al.* 1978; Vogel 1978; Wheat 1979)

b) Floraison et fructification

Le cacaoyer présente une cauliflorie typique, ce qui signifie que les inflorescences sont portées par des complexes de bourgeons persistants, localisés à l'aisselle d'anciens nœuds foliaires sur les troncs et branches (également appelée ramiflorie dans ce dernier cas de figure ; Bell and Bryan, 1991). Plus particulièrement, les inflorescences du cacaoyer se développent au niveau des bourgeons subordonnés (Wheat 1979). Ceux-ci sont généralement invisibles à l'œil nu, notamment sur les axes âgés, mais ils suivent forcément la phyllotaxie. Les bourgeons subordonnés présents sur les axes orthotropes restent dans un premier temps inactifs, jusqu'à ce que l'axe arrête sa croissance apicale et mette en place une couronne de branches plagiotropes. Ce n'est qu'une fois que ces branches auront mis en place leurs premières unités de croissance que l'arbre acquerra sa maturité reproductive et développera des inflorescences sur tout ou partie des nœuds composant l'axe, y compris sur les nœuds les plus anciens (Alvim 1984; Carr and Lockwood 2011). Pour les axes plagiotropes formant la couronne et ses ramifications, cette période latente peut être plus courte, voire inexistante. Certains auteurs rapportent qu'un nœud peut fleurir une fois que l'unité de croissance s'est lignifiée, ou bien lorsqu'elle a atteint un diamètre d'environ 1 cm (Alvim 1984). D'autres rapportent également que seules les branches maîtresses de la couronne (axes mis en place de manière sylleptique à partir des bourgeons axillaires distaux de l'axe orthotrope) et les rameaux qu'elles portent ont la capacité de porter la floraison (Mialet 1990). Cependant, des floraisons étendues aux ramifications d'ordre supérieur sont fréquemment observées, notamment sur des arbres très florifères (Bartley 2005). Par ailleurs, des variations dans la localisation des fleurs entre génotypes ont été rapportées. Certains, par exemple, ne portent des fleurs que sur les branches plagiotropes, tandis que d'autres sont capables de fleurir sur les unités de croissance les plus jeunes (Bartley 2005). Les mécanismes impliqués dans le contrôle du développement des coussinets floraux à partir des bourgeons subordonnés sont inconnus.

Il en est de même pour les facteurs déterminant la localisation et le timing de développement des coussinets floraux.

Une spécificité de *Theobroma cacao*, qu'il partage avec d'autres espèces cauliflores, est sa capacité à opérer un retour à fleur sur une même position. L'inflorescence du cacaoyer est en réalité une cyme (bipare ou hélicoïdale, selon les auteurs; Lachenaud, 1991; Swanson, 2005) à courtes ramifications de moins d'1 mm, dont la base est dissimulée sous l'écorce. Les inflorescences qui se mettent successivement en place sur une même position évoluent en massifs de cymes compressées, qui conduisent à la formation d'un renflement caractéristique appelé "coussinet floral" (Alvim 1984; Wood and Lass 1987; Lachenaud 1991; Bartley 2005; Swanson 2005). Ce terme est d'ailleurs généralement utilisé pour nommer la zone de floraison issue du bourgeon subordonné dès lors qu'elle commence à porter des fleurs. Bien que le bourgeon initial soit très localisé, le coussinet floral aura tendance à s'étendre en vieillissant, et il n'est pas rare d'observer des inflorescences réparties tout autour de la zone d'insertion de la feuille (cicatrice de la feuille développée ou cataphylle, voir Figure 13).



Figure 13: Floraisons intenses sur des coussinets floraux de cacaoyer floribonds

En général, plusieurs inflorescences sont portées simultanément par un coussinet floral, souvent à des stades différents de développement. Lorsque les coussinets sont très développés, notamment sur les arbres floribonds, plusieurs dizaines de fleurs en développement peuvent occuper chaque coussinet d'un axe, donnant une impression de floraison extrêmement abondante (Figure 13). On considère généralement qu'un coussinet floral pourra potentiellement revenir à fleur tout au long de la vie de l'arbre, à moins que celui-ci ne soit endommagé (Alvim 1984; Aneja *et al.* 1999). Si le développement de la fleur a été décrit dans plusieurs études, il n'existe cependant aucune étude décrivant la dynamique d'activité d'un coussinet floral au cours d'un cycle de végétation ou sur plusieurs années consécutives. Il est généralement admis que les coussinets floraux suivent des rythmes d'activité et de repos, même au sein d'une même saison reproductive (Lachenaud 1991; Falque *et al.* 1995; Toledo-

Hernández *et al.* 2017). Nous utiliserons le terme "épisodes floraux" pour qualifier les phases discontinues d'activité florale des coussinets.

Le développement de la fleur a été caractérisé à l'aide d'indicateurs morphologiques, anatomiques et phénologiques (Lent 1966; Bayer and Hope 1990; Swanson 2005; Niemenak *et al.* 2010). Lors de la première induction florale, le bourgeon subordonné développe un contrefort floral, qui soutiendra les premières fleurs et potentiellement toutes les suivantes (Swanson 2005). Le développement d'une fleur individuelle comprend 12 stades et dure environ 30 jours. Les stades 1 à 6 concernent le développement du méristème et l'organogenèse des organes floraux, qui sont achevés en 10 jours. Les stades 7 à 12 impliquent le processus d'élongation et de différenciation des organes individuels jusqu'à la fleur complètement développée (Swanson 2005). La fleur du cacaoyer est assez petite, régulière, complète et pentamère. Elle se développe sur un long pédicelle mesurant en moyenne 1,4 cm de longueur, mais allant parfois jusqu'à 3 cm (Niemenak *et al.* 2010). Les fleurs possèdent 5 sépales soudés à leur base et 5 pétales libres. Les pétales possèdent également un renflement translucide (appelé "cuculle") protégeant les anthères, et une ligule losangique de couleur blanche à jaunâtre (Figure 14). Le gynécée est constitué d'un ovaire supère à cinq carpelles, chacun renfermant huit à douze ovules par loge, soit environ 40 à 70 ovules par ovaire (Cuatrecasas 1964; Lachenaud 1991). L'androcée comprend cinq étamines à filet étroit avec quatre anthères extrorses, ainsi que cinq staminodes stériles alternant avec les étamines et entourant le style.

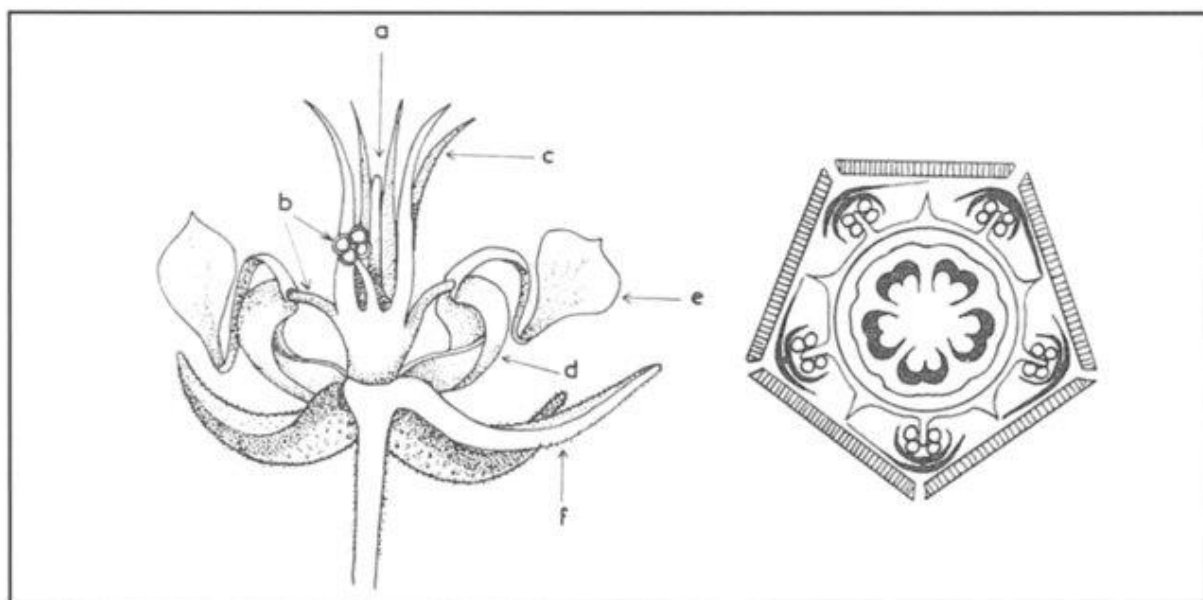


Figure 14: Fleur et diagramme floral du cacaoyer, avec a= style, b=étamine, c = staminode, d = cuculle, e = ligule, f = sépale. Figure de Lachenaud *et al.* (2005), d'après Hallé (1961)

Les fleurs de cacaoyers démarrent leur anthèse dans l'après-midi et s'ouvrent pendant la nuit. Tôt le matin, les fleurs ouvertes passent par une première phase "mâle", durant laquelle les anthères s'ouvrent pour libérer le pollen (Toledo-Hernández *et al.* 2017). Les étamines étant protégées par la

cuculle, on estime généralement que l'accès au pollen est limité à certaines classes d'insectes mobiles et de petite taille, notamment de petits moucheron de la famille des *Ceratopogonidae* (Adjaloo *et al.* 2013; Toledo-Hernández *et al.* 2017; Jaramillo *et al.* 2024). La pollinisation se fait au cours de la phase femelle, plus tard dans l'après-midi, essentiellement par voie entomophile, mais aussi anémophile dans certaines conditions et dans une moindre mesure (Toledo-Hernández *et al.* 2017; Jaramillo *et al.* 2024). La phase femelle dure généralement 24h, mais la pollinisation n'est réalisée que durant les heures de jour et on considère donc que la fenêtre de pollinisation d'une fleur dure entre 8 et 12h. La pollinisation réussie d'une fleur nécessitera le dépôt de 35 à 40 grains de pollen, et les taux de pollinisation sont généralement extrêmement faibles chez les cacaoyers, de l'ordre de 2 à 10 % (Lachenaud 1991; Falque *et al.* 1995; Toledo-Hernández *et al.* 2017). En l'absence de pollinisation suffisante, la fleur subit une abscission au plus tard 36h après son ouverture (Glendinning 1972; Aneja *et al.* 1999; Groeneveld *et al.* 2010).

Le cacaoyer présente par ailleurs un exemple atypique de système d'auto-incompatibilité ovarienne tardif, assez différent de la plupart des systèmes d'incompatibilité pollinique observés dans la nature (Lanaud *et al.* 2017; López *et al.* 2021). Cette auto-incompatibilité peut être complète ou intermédiaire, avec différents degrés d'autopollinisation possibles (Lanaud 1987). Elle est par ailleurs fortement déterminée génétiquement et associée aux origines variétales de l'arbre (Falque *et al.* 1995; Lockwood *et al.* 2007; Lanaud *et al.* 2017). On estime que l'auto-incompatibilité pollinique entraîne des échecs de fertilisation dans 25 % à 100 % des cas de pollinisation suffisante des fleurs (Toledo-Hernández *et al.* 2017). En conséquence, l'auto-incompatibilité est considérée comme un des principaux facteurs limitant la production du cacaoyer et constitue un trait d'intérêt majeur dans la sélection variétale de l'espèce (Glendinning 1972; Rodriguez-Medina *et al.* 2019; Forbes *et al.* 2019; Toledo-Hernández *et al.* 2020). Finalement, les taux de nouaison des fleurs en cacaoculture commerciale s'établissent généralement autour de 0,5 % à 5 %, faisant de la pollinisation et de l'auto-incompatibilité des facteurs majeurs pour la production du cacaoyer (Aneja *et al.* 1999; Toledo-Hernández *et al.* 2020).

Dans des conditions adéquates de pollinisation et de fertilisation, le cacaoyer produit des baies. On distingue généralement le jeune fruit de moins de 10 semaines (12-15 cm de longueur max), appelé "chérelle", du fruit plus gros appelé "cabosse" (Figure 15). Cette distinction est due au fait qu'un grand nombre de jeunes fruits subissent un phénomène de flétrissement ("wilt" en anglais) avant même que les embryons ne commencent véritablement à grossir dans le fruit. Ce flétrissement peut être lié à divers facteurs biologiques ou climatiques, mais il est le plus souvent d'origine endogène et associé au statut physiologique de la plante. Ce processus est d'ailleurs souvent comparé à un "éclaircissage naturel" du cacaoyer (Melnick 2016) comparable à ce qui est observé sur les espèces fruitières en général (ex., pommier ; Dennis 2003). La cabosse met environ 5 à 7 mois pour atteindre la maturité, et une cabosse mûre peut mesurer de 15 à 35 cm de long et peser de 300 g à plus d'1 kg. Elle contient

généralement de 30 à 60 graines, appelées fèves (Wood and Lass 1987; Lachenaud 1991). De nombreux caractères morphologiques des fleurs et des fruits sont héréditaires et permettent de distinguer les différents génotypes (Lachenaud 1991; Bekele *et al.* 2006).

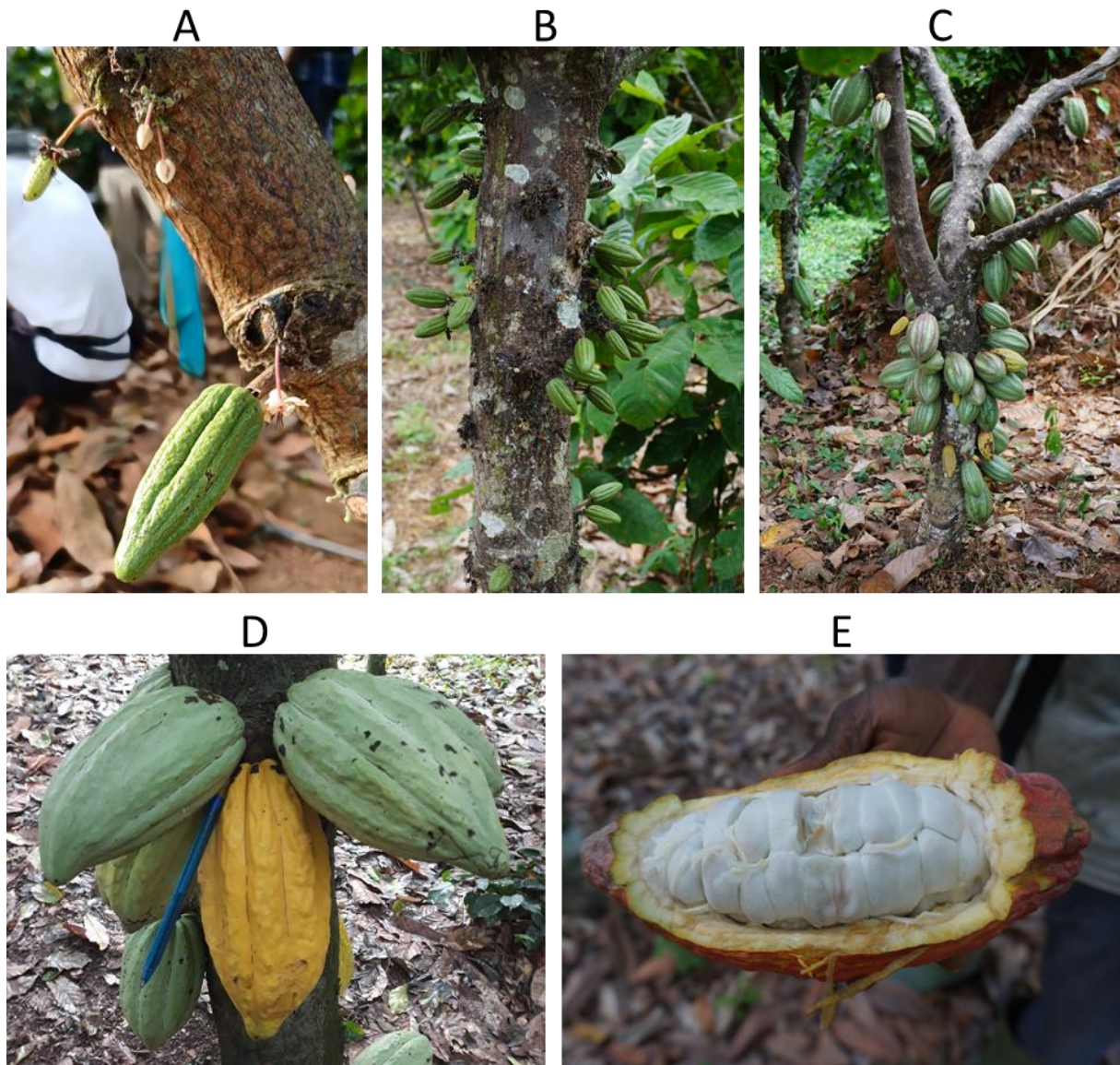


Figure 15: Fruits du cacaoyer. A - chérelle à l'aisselle d'une cicatrice de pédoncule d'une cabosse. Dans la partie haute, on distingue un jeune fruit récemment noué, avec les sépales de la fleur encore attachées à la base du fruit. B - des chérelles sur le tronc d'un cacaoyer. C - Des cabosses en fin de croissance sur le tronc et les branches primaires d'un cacaoyer. D - trois cabosses portées par un même coussinet, celle du centre est mûre. E - intérieur d'une cabosse mûre présentant une forte pigmentation rouge du péricarpe

c) Phénologie et rythmicité du développement

Phénologie foliaire

La croissance du cacaoyer est rythmique et alterne entre phases d'élongation et de quiescence, dans un cycle appelé "cycle d'élongation" ("flushing cycle", Greathouse *et al.*, 1971). Ce cycle est sous contrôle endogène, mais en conditions culturales, il est fortement modulé par les variations

climatiques, les pratiques culturales et le cycle reproductif (Almeida and Valle 2010; R Jaimez *et al.* 2023). La croissance des axes aériens et racinaires s'effectue en alternance (Taylor and Hadley 1988). Les épisodes d'élongation des axes feuillus durent de 15 à 23 jours, avec environ 3 à 6 poussées foliaires par an chez les arbres adultes et productifs (Ampofo and Bonaparte 1979; Waldburger *et al.* 2024). Cette fréquence est plus élevée chez les jeunes plants et en conditions contrôlées. Greathouse *et al.* (1971) ont observé des intervalles de l'ordre de 60 jours entre deux poussées foliaires successives sur un axe pour des arbres matures en plein champ, contre 26 jours pour des jeunes plants bouturés en chambres climatiques. Les pratiques de taille et de fertilisation peuvent faire considérablement varier les fréquences d'émissions foliaires (Tosto *et al.* 2022; R Jaimez *et al.* 2023).

En conditions contrôlées, les alternances de périodes de croissance et de quiescence peuvent être corrélées à un cycle régulier d'accumulation et d'épuisement de composés hormonaux promoteurs ou inhibiteurs de croissance au niveau des bourgeons apicaux (Owusu *et al.* 1978; Orchard *et al.* 1980; Almeida and Valle 2010). En conditions de culture, ce rythme est largement influencé par les variations climatiques, notamment en réponse aux fluctuations de température, d'ensoleillement, de pluviométrie et d'hygrométrie (Boyer 1970; Alvim 1984; Almeida and Valle 2010; Lahive *et al.* 2019). Dans les régions où la saisonnalité des précipitations est marquée, comme en Afrique de l'Ouest et en Afrique Centrale, la croissance foliaire peut être ralentie ou inhibée lors des périodes de déficit hydrique. Le retour des pluies après des épisodes de sécheresse déclenche alors des poussées foliaires synchronisées sur les axes d'un même arbre et entre différents arbres (Alvim 1993). Enfin, Galyuon *et al.* (1996) montrent dans leurs expérimentations que l'ombrage réduit le rythme d'émission foliaire.

Phénologie florale et fructification

La rythmicité de la floraison du cacaoyer est fortement influencée par le climat. En l'absence de saisons climatiques marquées par des déficits hydriques ou d'importantes fluctuations des températures, le cacaoyer peut fleurir et produire des fruits tout au long de l'année (Alvim 1984; Young 1984). À l'inverse, la floraison est fortement inhibée pendant les saisons de déficit hydrique prononcé ou de baisse des températures (Boyer 1970; Hutcheon 1975; Lachenaud 1991; Omolaja *et al.* 2009; De Almeida *et al.* 2016). Des travaux expérimentaux ont mis en évidence le rôle majeur de la ressource hydrique dans la mise à fleur de l'arbre, le maintien dans le temps et l'intensité des floraisons (Sale 1970b; Hutcheon 1975; Machado *et al.* 1981; Schwendenmann *et al.* 2010). Dans les régions marquées par des périodes de sécheresse, comme en Afrique de l'Ouest ou au Brésil, le retour des pluies après une période sèche déclenche des épisodes de floraison particulièrement intenses et synchrones entre les arbres (Alvim 1984, 1993). Cette périodicité des précipitations, dans les régions au climat marqué par une saison sèche, est souvent présentée comme le principal facteur déterminant de la rythmicité reproductive du cacaoyer. Dans ces contextes, Alvim (1993) parle "d'hydro-périodicité" du cacaoyer.

On observe également des rythmes saisonniers de floraison dans certaines zones de culture marquées par de fortes variations thermiques, notamment durant des saisons fraîches avec des températures diurnes inférieures à 23 °C (Alvim 1984; Almeida and Valle 2010; Lahive *et al.* 2019). Alvim (1984) note cependant que les régions où les effets des variations thermiques sur la floraison du cacaoyer ont été étudiés présentaient également une forte périodicité des précipitations, laquelle aurait un effet plus direct sur la rythmicité des floraisons et fructifications. Des expérimentations confirment tout de même que la floraison peut être inhibée lorsque le cacaoyer est exposé de manière prolongée à des températures inférieures à 23 °C, et que de faibles écarts de température peuvent avoir des effets significatifs sur la quantité de fleurs produites (Alvim 1966; Sale 1968). Ces mêmes travaux expérimentaux montrent par ailleurs que des épisodes floraux en cours peuvent se poursuivre malgré des baisses d'humidité relative. Les baisses de floraison au cours des saisons sèches seraient donc plus directement liées aux variations d'humidité dans le sol qu'à la baisse de l'humidité relative de l'air (Sale 1970a; Alvim 1993). Enfin, bien que le photopériodisme n'ait pas d'effet sur la floraison, l'environnement radiatif influence fortement la quantité de fleurs produites, mais n'affecte pas la distribution temporelle des floraisons (Alvim 1966; Boyer 1970; Mossu *et al.* 1981; Galyuon 1994).

Les fluctuations de floraison et de fructification en réponse aux variations climatiques dépendent également du génotype de cacaoyer. Plusieurs études mettent en évidence des différences marquées entre groupes variétaux lors d'essais multi-locaux, notamment entre cacaoyers hauts et bas amazoniens, pouvant conduire à des distributions saisonnières de floraison et de fructification très contrastées (Boyer 1970; Lockwood 1976; Mossu *et al.* 1981). En particulier, les traits physiologiques impliqués dans la résistance à la sécheresse varient considérablement d'un génotype à l'autre (Deng *et al.* 1990; Daymond *et al.* 2011; Araque *et al.* 2012; Kacou Antoine Alban *et al.* 2016; De Almeida *et al.* 2016; Lahive *et al.* 2017; Niether *et al.* 2020; Suárez *et al.* 2021; RE Jaimez *et al.* 2023; Adet *et al.* 2024). Ces traits font l'objet de nombreuses recherches et programmes de sélection variétale, la tolérance au déficit hydrique et aux températures extrêmes étant des priorités pour la sélection, dans un contexte de changement climatique (Lahive *et al.* 2019).

Alvim (1984) observe que même dans des régions sans saisonnalité climatique marquée, les cacaoyers présentent des fluctuations dans leur floraison. Celles-ci seraient liées au cycle de croissance végétative et suivraient un rythme similaire, sans être nécessairement synchrones. Il suggère que des facteurs internes pourraient influencer le rythme de floraison, notamment à l'échelle des coussinets floraux, qui alternent entre phases d'activité et de repos, à l'image des bourgeons végétatifs apicaux. Cependant, les fluctuations de floraison, indépendamment des rythmes de précipitations, sont aussi fortement corrélées à la présence de fruits sur la plante. La mise en place de fruits sur un arbre s'accompagne généralement d'une réduction de la floraison, proportionnelle au nombre de fruits présents (Mossu *et al.* 1981; Alvim 1984). À l'inverse, le retrait systématique des fruits permet de

maintenir une floraison continue, mettant en évidence le contrôle négatif exercé par les fruits sur la floraison (Alvim 1966; Valle *et al.* 1990). Cet effet d'inhibition des fruits sur la floraison pourrait s'expliquer par des mécanismes de régulation hormonale, comme c'est le cas pour de nombreuses espèces fruitières (Alvim 1984; Agustí and Primo-Millo 2020; Sadka *et al.* 2023). Compte tenu du coût énergétique élevé d'une floraison abondante chez le cacaoyer, une compétition pour les assimilats, dominée par les fruits, pourrait également être en jeu (Valle *et al.* 1990). Ce contrôle physiologique de la floraison pourrait aussi expliquer les variations d'intensité de floraison constatées chez le cacaoyer au cours de saisons successives, ainsi que les différences de floraison sous ombrage, en lien avec une réduction de la photosynthèse (Owusu *et al.* 1978; Lahive *et al.* 2019). De la même manière, le phénomène d'avortement des chérelles serait lié au statut énergétique de la plante et pourrait constituer un mécanisme d'ajustement de la fructification en fonction des ressources carbonées disponibles pour le cacaoyer (Valle *et al.* 1990).

d) Effets de l'ombrage sur la croissance et le développement

Le cacaoyer est souvent considéré comme une espèce adaptée à l'ombrage (Wood and Lass 1987). Historiquement, il a toujours été cultivé sous ombrage (Cilas and Bastide 2020; Terry *et al.* 2022). C'est assez récemment, à la suite de recherches montrant de meilleures performances de certains cacaoyers hybrides sans ombrage, que les systèmes de culture en "plein soleil" se sont développés (Boyer 1970; Lockwood 1976; Ahenkorah *et al.* 1987).

Les performances agronomiques du cacaoyer cultivé sans ombrage dépendent toutefois du matériel végétal utilisé, certains groupes variétaux ou génotypes étant plus ou moins adaptés à ce type de culture (Boyer 1970; Lockwood 1976; Mossu *et al.* 1981; Daymond *et al.* 2002b; Bartley 2005; Jaimez *et al.* 2018; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Il est également admis que l'apport d'engrais est essentiel pour maintenir durablement les systèmes en plein soleil, car les cacaoyers sans ombrage ont des besoins nutritionnels accrus pour compenser l'augmentation de leur biomasse (Murray 1954; Bonaparte 1975; Wessel 1985; Ahenkorah *et al.* 1987; Asare *et al.* 2017). Dans les systèmes agroforestiers, l'ombrage naturel a des effets complexes sur le cacaoyer. La strate d'ombrage réduit bien sûr l'accès à la lumière, mais elle impacte également toutes les conditions biophysiques du couvert de cacaoyers : température, humidité, circulation de l'air, compétition intra- et interspécifique pour les ressources hydriques et minérales du sol, biodiversité du sol et des adventices, dynamique des pathogènes, etc. (Kanazawa 1994; Beer *et al.* 1998; Ávila-Lovera *et al.* 2021; Asante *et al.* 2021; Isaac *et al.* 2024; Kohl *et al.* 2024).

Par ailleurs, la réponse physiologique du cacaoyer à l'ombrage, en ne considérant que l'aspect de la "réduction de la lumière transmise au cacaoyer", dépend du climat et de l'intensité lumineuse de la région de culture (Boyer 1970; Wessel 1985; Suárez Salazar *et al.* 2018).

Si l'on s'intéresse spécifiquement à la réponse du cacaoyer à l'éclairement (i.e., quantité de rayonnement reçu par unité de surface et de temps), la plupart des recherches scientifiques se sont concentrées sur les effets directs du rayonnement sur le fonctionnement foliaire, notamment la photosynthèse et la transpiration (Guers 1985; Daymond and Hadley 2004; Acheampong *et al.* 2013; de Araújo *et al.* 2017; Da Silva Branco *et al.* 2017; Jaimez *et al.* 2018; Suárez Salazar *et al.* 2018; Lennon *et al.* 2021; Baligar *et al.* 2021b; Lewis *et al.* 2021; Mensah *et al.* 2022; Zambrano *et al.* 2023). Ces travaux, souvent réalisés sur différents génotypes, montrent que les cacaoyers présentent des caractéristiques physiologiques d'adaptation à l'ombrage : le point de compensation de la photosynthèse est bas, entre 10 et 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et le seuil de saturation également, entre 350 et 550 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Daymond *et al.* 2011; Da Silva Branco *et al.* 2017; Lahive *et al.* 2017; Mensah *et al.* 2022). Les cacaoyers présentent également des effets de photo-inhibition à partir de faibles niveaux d'éclairement, parfois dès 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et des dommages au photosystème sous des éclaircements très élevés (Raja Harun and Kamariah 1983; Lewis *et al.* 2021). Ces seuils de tolérance, qui varient fortement d'un génotype à l'autre, illustrent la variabilité phénotypique d'adaptation à la lumière chez le cacaoyer (de Araújo *et al.* 2017; Lennon *et al.* 2021; Lewis *et al.* 2021; Mensah *et al.* 2022). Ils constituent par ailleurs un trait d'intérêt majeur pour la sélection variétale de cacaoyers adaptés à la culture intensive en plein soleil (Baligar *et al.* 2008; Da Silva Branco *et al.* 2017; Mensah *et al.* 2022).

Compte tenu des caractéristiques de son fonctionnement foliaire, les éclaircements élevés ont des effets négatifs sur la croissance, la photosynthèse et le fonctionnement hydrique du cacaoyer (Raja Harun and Kamariah 1983; Baligar *et al.* 2021b). C'est pour cette raison que les jeunes plants de cacaoyers sont systématiquement cultivés sous ombrage, au moins jusqu'à ce que la canopée soit suffisamment développée pour assurer un auto-ombrage sur une grande partie des feuilles (Lahive *et al.* 2019; Baligar *et al.* 2021a). Une fois adulte, les cacaoyers peuvent toutefois atteindre des performances agronomiques plus élevées en culture sans ombrage, ce qui peut sembler contre-intuitif. Ce phénomène dépend des capacités d'acclimatation du génotype et des mécanismes de photoprotection mis en place, mais on l'attribue également à la forte densité du feuillage du cacaoyer, qui lui permet d'optimiser la valorisation de la lumière au sein de l'arbre (Miyaji *et al.* 1997a; b; Lahive *et al.* 2019; Lennon *et al.* 2021; Suárez *et al.* 2021; Lewis *et al.* 2021; Mensah *et al.* 2022). À l'inverse, un ombrage excessif peut rapidement devenir limitant et entraîner une réduction significative de la production primaire du cacaoyer. Même lorsque le couvert bénéficie d'un éclaircissement supérieur au seuil de saturation de la photosynthèse, une grande partie du feuillage sous auto-ombrage peut se retrouver en conditions d'éclaircissement limitantes (Lahive *et al.* 2019).

Le cacaoyer étant considéré comme une espèce adaptée à l'ombrage, peu de travaux se sont finalement intéressés aux effets de l'éclaircissement sur les traits morphologiques et architecturaux des arbres. Les recherches existantes à ce sujet portent essentiellement sur des traits de morphologie

foliaire, dans l'idée qu'ils sont également liés à la réponse "physiologique" attendue pour cette espèce de sous-bois (Galyuon *et al.* 1996; Miyaji *et al.* 1997a). On sait, par exemple, que l'ombrage entraîne une augmentation de la surface des feuilles, une diminution de leur épaisseur, une hausse de leur concentration en chlorophylle et un allongement de leur longévité (Galyuon *et al.* 1996; Miyaji *et al.* 1997a; b; Daymond and Hadley 2004; Almeida and Valle 2010; Acheampong *et al.* 2013; Da Silva Branco *et al.* 2017; Baligar *et al.* 2021b; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Dans cette même approche d'évaluation des stratégies d'adaptation à l'ombrage, des traits liés à une stratégie de conservation de la croissance ont été étudiés. On observe sous ombrage une diminution significative de l'accumulation de biomasse, tant aérienne que racinaire, ainsi que du diamètre au collet, du nombre de feuilles et de la hauteur des cacaoyers (Taylor and Hadley 1988; Galyuon 1994; Miyaji *et al.* 1997b; Acheampong *et al.* 2013; Baligar *et al.* 2021b; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Ces observations correspondent bien aux réponses morphologiques attendues d'une espèce adaptée à l'ombrage (Valladares and Niinemets 2008; Pitchers *et al.* 2021). Par ailleurs, quelques études se sont intéressées à des traits associés au syndrome d'évitement de l'ombrage, et les résultats indiquent que l'ombrage provoque un allongement des entre-nœuds et des axes chez les jeunes cacaoyers (Raja Harun and Kamariah 1983; Galyuon *et al.* 1996). Ces observations suggèrent que le cacaoyer, en plus de ses caractéristiques d'espèce adaptée à l'ombrage, pourrait également présenter des réponses morphologiques et architecturales à l'ombrage relevant du syndrome d'évitement de l'ombrage.

4. Identification de la problématique de la thèse

Dans cette thèse, nous proposons d'aborder deux thèmes d'intérêt pour la cacaoculture : le cycle reproductif du cacaoyer et le fonctionnement de l'arbre sous ombrage. La littérature scientifique sur ces deux sujets est très hétérogène. Certains aspects ont été traités de manière approfondie dans de nombreux travaux expérimentaux, notamment le contrôle du climat sur la saisonnalité de la culture, les mécanismes de la pollinisation et de la nouaison, ou encore la plasticité des traits de physiologie foliaire en réponse aux conditions d'éclairement. À l'inverse, plusieurs thématiques pertinentes, tant pour l'avancée des connaissances que pour l'optimisation de la cacaoculture en conditions d'ombrage, ont reçu peu d'attention. Je présente ci-dessous certains creux de connaissances identifiées autour de ces deux thématiques, le cycle reproductif et les effets de l'ombrage, et sur lesquelles j'ai développé les travaux de cette thèse.

Cycle reproductif du cacaoyer :

- La distribution des sites reproductifs dans l'arbre en fonction des types d'axes, des positions sur ces axes et des caractéristiques de chaque position : proximité avec une ramification, présence d'une feuille sur le nœud, proximité d'autres coussinets floraux, etc.
- La synchronicité des floraisons entre coussinets floraux sur les branches, dans les différents axes de l'arbre et entre arbres, ainsi que les facteurs endogènes et exogènes qui influencent cette synchronicité.
- Le rythme des floraisons et fructifications entre cycles reproductifs successifs, ainsi que la possible présence de phénomènes d'irrégularité endogène ou d'alternance qui pourraient se manifester à l'échelle du coussinet floral, de l'axe ou de l'arbre.
- La variation phénotypique de la phénologie florale en réponse au climat, notamment la sensibilité aux fluctuations de température et de pluviométrie, l'intervalle entre le retour des pluies en fin de saison sèche et l'initiation de la floraison, ainsi que l'intensité, la durée, le timing et la synchronicité des floraisons dans les différentes parties de l'arbre.
- L'hétérogénéité des stratégies de floraison et de fructification au sein des populations cultivées issues de mélanges de descendance, telles qu'on les trouve dans les vergers de cacaoyers ivoiriens.

Réponse du cacaoyer à l'ombrage :

- Les effets d'un ombrage fort sur l'architecture des axes et les éventuels traits de réponse associés au syndrome d'évitement de l'ombre : élancement des axes, augmentation de la dominance apicale (réduction de la ramification), modifications des structures et de la géométrie des unités de croissance, et précocité de la floraison.
- Les effets de l'ombrage sur les conditions de levée de dormance des bourgeons subordonnés (installation des coussinets floraux), y compris les mécanismes potentiels de photomorphogénèse.

- Les effets de l'ombrage sur le rythme des floraisons et la synchronicité des coussinets, aux échelles du nœud, de l'axe et de l'arbre.

Sur la base de ces creux de connaissances, cette thèse propose de travailler autour de trois objectifs spécifiques, abordés dans trois chapitres de résultats :

- **Objectif 1** : *Analyser la variabilité phénotypique de la floraison et de la fructification du cacaoyer dans un verger ivoirien de mélanges de descendances.*
- **Objectif 2** : *Identifier et caractériser les effets d'un ombrage artificiel, tel que celui subi par les cacaoyers en système agroforestier, sur la croissance et le développement du cacaoyer.*
- **Objectif 3** : *Étudier les déterminants architecturaux de la mise en place et du contrôle de l'activité des coussinets floraux du cacaoyer, dans le contexte particulier de sa cauliflorie.*

Les travaux de cette thèse reposent sur deux dispositifs d'étude contrastés : une parcelle agricole standard en production, constituée de plants issus de semis en mélanges de descendances, et une parcelle expérimentale de géotypes multipliés par greffage, où nous faisons varier artificiellement l'ombrage. La structure de cette thèse est présentée dans la Figure 16.

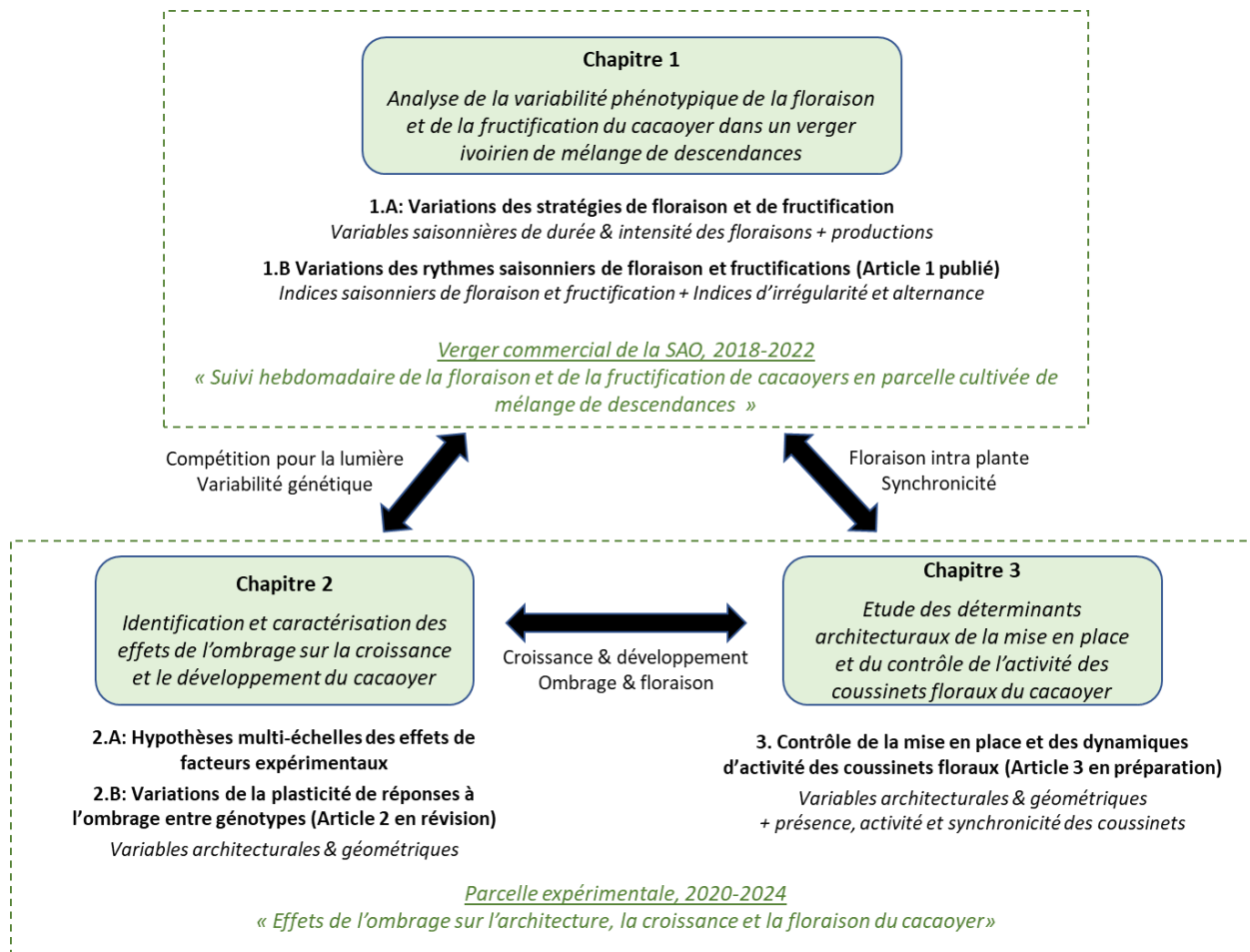


Figure 16: Organisation de la thèse. Les deux dispositifs d'étude sont illustrés par les cadres verts. Chaque Objectif principal décline les résultats présentés dans la thèse et les types de données mobilisées.

Matériels et méthodes

1. Dispositifs d'étude

A. Site de production de SAO-Zabeza

Les travaux de cette thèse ont été menés sur le site de production de la Société Agricole de l'Ouest (SAO) à Zabeza, situé dans le centre-ouest de la Côte d'Ivoire, dans la région du Goh, à proximité de la ville de Guibéroua (département de Gagnoa), aux coordonnées 6°11'20.2" de latitude nord et 6°07'31.9" de longitude ouest (Figure 17).



Figure 17: Localisation de la plantation de SAO-Zabeza en Côte d'Ivoire et emplacements des sites d'étude. "Verger d'étude 2010" : Verger agricole planté en 2010 dans lequel ont été réalisés les suivis hebdomadaires des floraisons et fructifications de cacaoyers, utilisés pour les travaux de l'objectif 1 de la thèse - "Parcelle expérimentale" : expérimentation des effets de l'ombrage sur l'architecture et la floraison du cacaoyer, où ont été menés les travaux utilisés pour les objectifs 2 et 3 de la thèse.

La zone se caractérise par un climat de type baouléen, avec un régime équatorial alternant périodes de fortes précipitations et de sécheresse (Brou *et al.* 2003). L'analyse des données climatiques collectées à la station de suivi climatique la plus proche de notre site d'étude (station de recherche du Centre National de Recherche Agronomique, CNRA, à Gagnoa) sur la période 1987-2007 indique une pluviométrie annuelle moyenne de 1 395 mm, avec 25 % des années ayant connu des déficits pluviométriques sous le seuil des 1 200 mm, seuil généralement considéré comme le minimum requis pour la culture du cacaoyer (Kassin *et al.* 2008).

Ces études indiquent qu'une "grande saison des pluies" se déroule généralement de mi-mars à début juillet, avec plus de la moitié des précipitations annuelles enregistrées durant cette période. Une seconde "petite saison des pluies" se déroule de mi-septembre à mi-novembre. Deux périodes de faibles précipitations séparent les saisons pluvieuses : la "grande saison sèche," de mi-novembre à mi-mars, et la "petite saison sèche," de mi-juillet à mi-septembre. Les variations de précipitations durant les grandes saisons pluvieuses sont généralement faibles. Par ailleurs, les faibles niveaux de précipitations relevés durant les quatre mois des grandes saisons sèches, 222 mm en moyenne sur la période, indiquent des conditions suboptimales pour la culture du cacaoyer. Les années de déficit hydrique et de sécheresse marquée semblent de plus en plus fréquentes et devraient l'être davantage dans un futur proche (Kassin *et al.* 2008; Kouacou *et al.* 2024). Les sols de cette zone sont ferrallitiques et de type schiste modal remanié (N'guessan *et al.* 2017).

Le site de SAO-Zabeza est une plantation agro-industrielle qui appartenait en 2017 à la société TOUTON-Négoce Côte d'Ivoire (TNCI, filiale du groupe TOUTON S.A). La société et ses plantations ont été rachetées à l'été 2023 par la société PALMCI, filiale du groupe SIFCA. En 2017, le site s'étendait sur une superficie de 820 ha, dont 282 ha de culture de cacao et 350,5 ha de palmier à huile, plantés en blocs de 2 à 5 ha.

Les travaux de cette thèse s'appuient sur des données collectées au cours de deux études distinctes menées sur le site de SAO-Zabeza :

- (1) une étude des déterminants de la variabilité de production du cacaoyer dans des parcelles de mélanges de descendances ("populations of mixed genotypes"), réalisée sur les vergers commerciaux de la plantation SAO, entre 2017 à 2022 ("Verger d'étude 2010", Figure 17)
- (2) une expérimentation des effets de l'ombrage sur l'architecture et le développement de clones de cacaoyers greffés et irrigués, installée pour la thèse et conduite entre 2021 et 2024 ("Parcelle expérimentale", Figure 17).

B. Etude des déterminants de variabilité de production du cacaoyer en parcelle cultivées de mélange de descendances.

Les données utilisées pour l'étude de l'objectif 1 de cette thèse proviennent d'une étude menée de 2017 à 2022 dans les vergers cacaoyers du site de SAO-Zabeza (Figure 17). L'objectif principal était d'identifier les sources de variations phénotypiques responsables de l'hétérogénéité de production constatée entre cacaoyers cultivés dans les vergers ivoiriens, issus de semis de descendances libres ou de mélanges de descendances hybrides (i.e., "mélange de descendances"). Deux vergers ont été sélectionnés pour cette étude : un verger planté en 1999 en système agroforestier (sous l'ombrage d'arbres forestiers) et un verger planté en 2010 en monoculture en plein soleil (Figure 18). Compte

tenu des différences d'accès à la lumière et des effets de compétitions inter- et intra-spécifiques subis par les cacaoyers du verger plus âgé en système agroforestier, seules les données acquises sur le verger plus jeune, planté en plein soleil ("verger d'étude 2010", Figure 17) ont été utilisées pour les analyses de l'objectif 1 de cette thèse.



Figure 18: Photographies des deux vergers utilisés dans l'étude des facteurs de variabilité de production. En haut : Parcelle en plein soleil de cacaoyers plantés en 2010 (8 ans sur cette photo) ; En bas : Parcelle agroforestière de cacaoyers plantés en 1999 (non retenue pour cette étude).

Dans ce verger d'environ 5 ha, les observations ont été réalisées sur un échantillon de 120 cacaoyers, âgés de 7 ans au début de l'étude. La méthode d'échantillonnage n'avait pas pour but de représenter l'ensemble du verger, mais plutôt de cibler des cacaoyers sains, soumis aux moindres variations exogènes possibles. Ainsi, six placettes rectangulaires de 20 cacaoyers chacune (4 rangs x 5 cacaoyers) ont été délimitées dans les zones non-ombragées et les moins dégradées du verger. Les placettes ont été choisies de manière à éviter la présence de cacaoyers manquants dans la placette elle-même ou dans les rangs adjacents, afin d'éviter tout avantage comparatif dû à un emplacement voisin vide.

Les 120 cacaoyers sélectionnés, plantés en rangs de 3 x 3 m en 2010, provenaient de graines fournies par les services techniques locaux, constituées d'hybrides produits dans des champs semenciers bi-clonaux ou de descendances libres d'hybrides sélectionnés. Malgré l'absence d'informations précises sur la nature exacte du matériel végétal du verger, les analyses de descripteurs morphologiques des arbres, fleurs et fruits (sélection de traits héréditaires couramment utilisés pour le phénotypage du cacaoyer ; Bekele and Butler, 2000) réalisées sur ces 120 cacaoyers ont révélé une importante variabilité au sein de l'échantillon, suggérant une diversité de parentés et une forte hétérozygotie dans cette population (résultats non-présentés).

Sur la base des études de diversité génétique menées dans les vergers cacaoyers ivoiriens sur cette période, nous supposons que notre échantillon est composé d'un mélange d'hybrides ou de descendances libres d'hybrides, issus de croisements entre parents hauts-amazoniens, bas-amazoniens (Amelonados) ou Trinitarios africains (Pokou *et al.* 2006, 2010).

C. Dispositif expérimental d'étude des effets de l'ombrage sur le cacaoyer

Le second jeu de données utilisé pour cette thèse a été acquis sur un dispositif expérimental mis en place sur le site de SAO-Gagnoa, visant à étudier les effets de différents niveaux d'ombrage appliqués à l'aide de filets horticoles sur des plants greffés de cacaoyer. L'expérimentation s'est déroulée sur une parcelle du verger de la plantation, située à proximité d'une retenue d'eau, dans une zone sans arbres d'ombrage. Cette parcelle, occupée jusque-là par des cacaoyers plantés en 2001, a été défrichée à l'été 2020 pour accueillir l'essai. L'installation de la parcelle expérimentale s'est étalée de juin 2020 à février 2022. La durée prolongée de cette phase s'explique par les difficultés rencontrées lors de la production du matériel végétal cloné. Le choix du plan expérimental ainsi que les modalités d'installation et de conduite de l'expérimentation ont été déterminés pour répondre aux objectifs spécifiques de notre étude :

1. Tester les effets sur le cacaoyer de trois niveaux d'ombrage tels que l'on peut observer dans une cacaoyère agroforestière "complexe" : du plein soleil à un ombrage très intense.
2. Travailler sur trois génotypes de cacaoyers présentant des phénotypes contrastés en termes d'architecture (ramification, floraison, structure des unités de croissance), de géométrie des unités de croissances (longueurs diamètres, surfaces foliaires) et de stratégies reproductives (intensité et durée des épisodes floraux, localisation des inflorescences).

Pour répondre à ces objectifs, le plan expérimental prévoyait un dispositif en blocs complets randomisés pour les différents traitements d'ombrages, avec un sous-échantillonnage, ou une conception imbriquée, des génotypes dans chaque bloc. Les principales étapes de l'installation et du déroulement de l'expérimentation sont présentées dans la Figure 19.

e) Dispositif expérimental :

La zone sélectionnée pour l'expérimentation faisait partie du verger décrit dans le chapitre précédent (Figure 17). La zone défrichée s'étendait sur 2 250 m² (50 x 45 m). Une bordure vide de 5 m a été maintenue sur le périmètre de la zone défrichée, pour limiter l'influence des cacaoyers des vergers voisins sur l'expérimentation. La parcelle expérimentale s'étendait donc sur 1 800 m², permettant d'inclure 15 rangs distants de 3 m et 300 cacaoyers plantés à espacement réguliers de 2 m sur les rangs. Douze blocs de 15 x 10 m, nommés A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, et L, ont été délimités, chacun incluant 25 cacaoyers. Pour attribuer à chaque bloc un traitement d'ombrage, la parcelle a été divisée en quatre sous-parcelles de trois blocs chacune (ABC, DEF, GHI, et JKL), en suivant le faible gradient de pente de la parcelle, allant du nord-ouest (point haut) au sud-est (point bas). Les traitements d'ombrage (FS, MS, ou HS) ont été assignés de manière aléatoire à un bloc dans chaque sous-parcelle, chaque traitement étant donc appliqué à quatre blocs de 25 cacaoyers chacun, soit un total de 100 cacaoyers par traitement.

En raison de la trajectoire du soleil et de la structure des ombrières, installées à une hauteur de 3 m, les cacaoyers des rangs et lignes de côté de chaque bloc constituaient les bordures, et seuls les neuf cacaoyers centraux de chaque bloc ont été retenus pour l'analyse. Ces neuf cacaoyers par bloc ont été greffés de manière aléatoire avec trois génotypes sélectionnés, à raison de trois arbres greffés pour chaque génotype par bloc. Chaque bloc incluant ainsi trois répétitions de chaque génotype et chaque traitement d'ombrage étant répété sur quatre blocs, chaque combinaison "ombrage X génotype" totalisait 12 répétitions. Le plan expérimental est illustré dans la Figure 20.

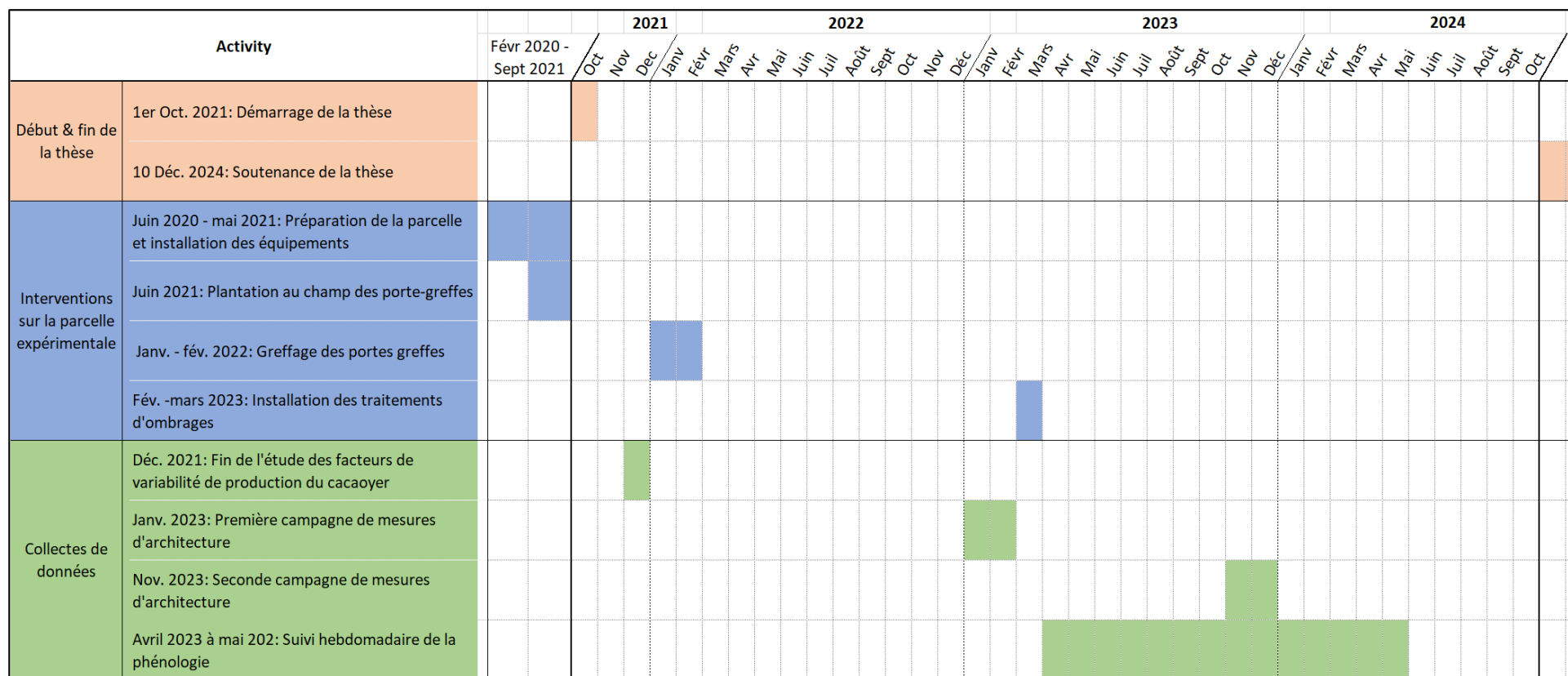


Figure 19: Diagramme des étapes d'installation et de conduite de l'expérimentation d'étude des effets de l'ombrage sur le cacaoyer

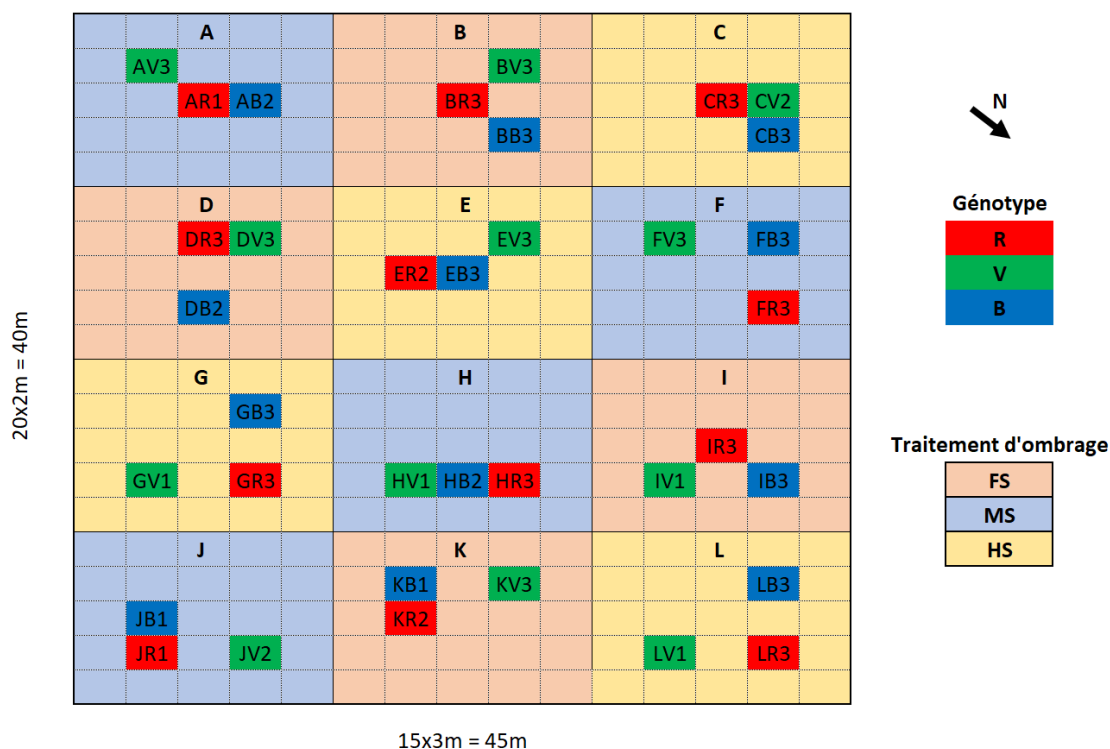


Figure 20: Plan expérimental de la parcelle d'étude des effets de l'ombrage sur le cacaoyer. Chaque cellule représente un emplacement de cacaoyer. Chaque placette est délimitée par des lignes pleines et identifiée par une lettre. Les 36 cacaoyers sélectionnés pour l'étude sont identifiés par leurs codes, regroupant la lettre de la placette, le génotype et le numéro de l'arbre dans la placette (par exemple : AV3 pour bloc A, génotype V, 3^{ème} arbre du génotype V).

a) Installation des équipements et conduite agronomique de l'expérimentation :

Lors de l'installation du dispositif, le défrichage de la parcelle a été réalisé en juin 2020, suivi de la mise en place d'une ombrière temporaire en bambou et feuilles de palmes couvrant l'ensemble de la parcelle. Cet ombrage, assurant une interception lumineuse moyenne de 30 % à 50 %, a permis de contrôler l'éclairement pendant les phases de plantation, de croissance des porte-greffes, de greffage et de développement des arbres greffés (Figure 21).

Les opérations d'irrigation et de fertilisation, à la plantation comme durant l'expérimentation, ont suivi les préconisations standards pour les plantations de cacaoyers dans la région. Avant la plantation, un système d'irrigation par micro-aspiration, alimenté par une retenue d'eau voisine, a été installé. L'irrigation était assurée durant les saisons sèche, avec un apport de 6 L d'eau par m² tous les deux jours. Des arrosages d'appoint étaient également réalisés en dehors de la saison sèche, dès qu'une période de sept jours sans pluie survenait.

Après plusieurs essais infructueux de production des plants greffés en pépinières, la parcelle a finalement été plantée avec des porte-greffes en juin 2021, selon une disposition en rangs espacés de 3 m et lignes de 2 m (Figure 20Figure 21). Chaque cacaoyer a reçu un demi-kilo d'amendement

organique dans le trou de plantation. Entre janvier et novembre 2022, des apports d'urée et de triple superphosphate ont été réalisés tous les quatre mois, avec des doses croissantes. À partir de décembre 2022, des engrais complets (NPK 0-23-18 + urée + complément de micronutriments), formulés spécifiquement pour la culture du cacaoyer, ont été appliqués tous les quatre mois de manière synchrone et à doses égales sur tous les cacaoyers de la parcelle.

Enfin, des traitements phytosanitaires ont été appliqués à intervalles réguliers, conformément aux recommandations agronomiques pour le cacaoyer et en fonction des infestations de ravageurs observées sur le site.



Figure 21: Vue de la parcelle expérimentale avec l'ombrière temporaire. A gauche : portes greffes après la plantation en août 2021 ; A droite : Cacaoyers clonés en août 2022, 6 à 7 mois après les greffages.

b) Matériel végétal :

Compte tenu de l'absence de jardin de bois de greffe et des restrictions à la diffusion de matériel végétal issu des collections clonales du CNRA, dues au risque de transmission du virus du Cocoa Swollen-Shoot (CSSV), nous avons dû sélectionner et multiplier nous-mêmes des génotypes présentant des contrastes en termes d'architecture et de floraison. Pour obtenir des génotypes adaptés à la greffe et assurer une quantité suffisante de greffons, nous avons choisi trois génotypes présents dans une parcelle expérimentale voisine (projet FIRCLONE), où avait été menée une étude sur les modes de multiplication végétative du cacaoyer. Les trois génotypes retenus, désignés dans le dispositif FIRCLONE comme SB29, SB3, et SB40 (renommés pour notre étude en génotypes "R", "V", et "B" respectivement), sont issus de prospections d'arbres élités conduites dans la zone de Soubré dans le cadre de l'essai FIRCLONE, en 2000 et 2001. Ces génotypes montrent de bonnes aptitudes à la greffe et des morphotypes contrastés : variation de la pigmentation en anthocyanes (d'absence à forte intensité) sur les organes végétatifs et reproductifs, géométries contrastées des unités de croissance, et architectures distinctes des pieds-mères. Les greffons de ces trois génotypes sélectionnés pour

l'étude ont été prélevés exclusivement sur quelques pieds-mères, pour lesquels nous avons la certitude qu'ils étaient bien des clones du même génotype, vérifiée par comparaison des descripteurs morphologiques usuels des fleurs et des fruits.

Les génotypes ont été multipliés par greffe latérale sur des porte-greffes issus de pépinières locales utilisant du matériel végétal "tout-venant." Habituellement, des porte-greffes issus de croisements de parents connus sont préférés, pour limiter la variabilité due à l'influence du porte-greffe sur le plant cloné. Cependant, les semences sélectionnées étaient également soumises aux restrictions de diffusion de matériel végétal en vigueur au moment de l'installation de l'expérimentation. Nous avons donc dû greffer les génotypes sur des porte-greffes issus de semences "tout-venant", produites par pollinisation libre dans des vergers locaux.

En cacaoculture, la pratique courante consiste à réaliser les greffages sur de jeunes plantules en pépinière. Pour notre étude, cependant, nous avons été limités par la faible disponibilité des bois de greffe, faute de disposer d'un jardin de bois de greffe. Après plusieurs essais infructueux de production de plants greffés en pépinière, n'ayant pas permis d'obtenir un nombre suffisant de plants viables, nous avons constaté de meilleurs taux de réussite lorsque les greffages étaient effectués sur des plants plus développés. Pour atteindre le nombre de clones attendu de nos génotypes avec un âge aussi homogène que possible, et compte tenu de la disponibilité limitée du matériel végétal, nous avons donc opté pour le greffage de porte-greffes plus âgés, déjà installés au champ. Les porte-greffes produits en pépinière ont été transplantés au champ en juin 2021, à l'âge de trois mois. Les greffages ont été réalisés entre janvier et mars 2022, sur les porte-greffes qui avaient atteint l'âge de 10 à 12 mois. La période de greffe s'est étendue sur deux mois, car plusieurs tentatives étaient parfois nécessaires pour obtenir une greffe réussie sur chaque porte-greffe. Les baguettes de bois de greffe étaient prélevées chaque matin sur les parties terminales d'axes plagiotropes sains et exempts de fleurs, provenant des pieds-mères sélectionnés dans la parcelle expérimentale voisine (FIRCLONE). Chaque baguette comportait entre 3 et 5 nœuds porteurs de bourgeons axillaires viables. Les greffes étaient réalisées sur les axes orthotropes des porte-greffes, à une hauteur de 20 à 50 cm du sol (ces variations de hauteur étant dues aux changements de localisation des greffes en cas de tentatives multiples), dans les quatre heures suivant le prélèvement des baguettes. Les porte-greffes étaient recépés au-dessus du point de greffe dès que le greffon présentait au moins un axe portant deux unités de croissance feuillues et en bonne santé. Après quelques mois, les axes les moins vigoureux issus de la baguette greffée étaient taillés pour ne laisser qu'un seul axe émergeant de la greffe. Pour notre étude, qui porte sur le développement architectural des cacaoyers, nous avons choisi de ne pratiquer aucune taille sur les cacaoyers durant la période de l'étude. Ce choix technique, bien qu'il diffère de la conduite agronomique habituelle de la culture, est recommandé dans le cadre d'études comme la nôtre (Costes *et al.*, 2010). Les rejets, fleurs et éventuels fruits portés par les porte-greffes (entre le

collet et le point de greffe) étaient en revanche systématiquement retirés, afin de limiter leur influence sur l'arbre et de maximiser la croissance du greffon.



Figure 22: Cacaoyers greffés des trois génotypes sélectionnés pour l'étude (de gauche à droite : génotypes R, B et V). Juillet 2023.

c) Traitements d'ombrage :

Le facteur principal d'étude de ce dispositif expérimental est l'ombrage. Des traitements d'ombrage ont été appliqués aux cacaoyers à l'aide de filets horticoles de mailles différentes sur les placettes de 150 m². Trois niveaux d'ombrage devaient être testés :

1. **FS** (pour "Full Sun") : Traitement témoin sans ombrage.
2. **MS** (pour "Medium Shade") : Traitement d'ombrage moyen, correspondant à un niveau d'interception équivalent à des conditions moyennes de culture en systèmes agroforestiers complexe (60 à 70% de lumière incidente transmise ; Beer et al., 1998 ; Miyaji et al., 1997)).
3. **HS** (pour "High Shade") : Traitement d'ombrage fort, correspondant à des conditions d'éclairement limitantes, tels que subissent des cacaoyers positionnés directement sous les houppiers d'arbres forestiers aux feuillages denses, comme le manguier, ou dominés par les houppiers de cacaoyers voisins (de 30% à 4% de lumière incidente transmise ; (Babin et al. 2010; Blaser-Hart et al. 2021; Kohl et al. 2024).

Le choix des filets d'ombrage a été limité par la disponibilité des modèles en Côte d'Ivoire. Nous avons sélectionné deux filets en polyéthylène noir : le premier, pour le traitement MS, offrant 35 % d'interception du rayonnement ; et le second, pour le traitement HS, avec 70 % d'interception du rayonnement (Figure 23). Cependant, l'interception réelle du rayonnement photosynthétique actif (PAR) dans les conditions spécifiques de notre étude s'est révélée plus élevée que celle indiquée sur les fiches techniques des filets, atteignant environ 55 % et 91 % d'interception du PAR pour les filets des traitements MS et HS, respectivement. Ces niveaux d'ombrage se situent dans les plages attendues

pour un ombrage moyen et fort, similaires à ceux que peuvent subir les cacaoyers dans des systèmes agroforestiers. Ces valeurs moyennes d'interception ont été obtenues par des mesures du PAR effectuées entre 12 h et 14 h, du 1er mars 2023 au 1er mars 2024, à l'aide de quantum-mètres (Aranet PAR sensor TDSKAR02) installés à une hauteur de 1,5 m au centre d'un bloc pour chacun des trois traitements d'ombrage. Les mesures ont été enregistrées en continu, avec un intervalle de 1 minute. Les installations des traitements d'ombrage ont été réalisées au cours du mois de mars 2023.



Figure 23: Vue sur les deux traitements d'ombrages "moyen" (MS, gauche) et "fort" (HS, droite)

2. Collecte de données

Les données mobilisées pour les travaux de thèse proviennent des deux dispositifs décrits précédemment. Elles sont organisées en trois jeux de données distincts.

- A. Suivi hebdomadaire de la croissance végétative, de la floraison et de la fructification de cacaoyers en parcelle cultivée de mélange de descendances

Les travaux réalisés pour atteindre l'objectif 1 de cette thèse reposent sur des données collectées dans le cadre d'une étude des facteurs de variabilité de production du cacaoyer en parcelles cultivées de descendances mixtes. Les observations de la croissance végétative, de la floraison et de la fructification ont été effectuées chaque semaine sur les 120 cacaoyers sélectionnés, et ce, pendant quatre années consécutives, du 1er janvier 2018 au 18 décembre 2021, soit un total de 206 semaines d'observations. Au cours de cette période, six semaines de relevés non consécutives n'ont pas pu être réalisées. Les données manquantes ont été estimées au cas par cas, en se basant sur les observations des semaines précédentes et suivantes, via des moyennes ou par report des observations des semaines voisines, selon la variable étudiée.

a) *Description des variables relevées au cours des observations hebdomadaires*

Parmi les variables relevées au cours de l'étude, seules les données de floraisons et de production de fruits ont été utilisés pour nos travaux de thèse.

- Intensité des floraisons

Le suivi des floraisons du cacaoyer se fait généralement en comptant les fleurs ou coussinets floraux présents sur des sections du tronc et/ou des branches, ou en collectant les fleurs tombées dans des pièges, pour les peser ou les compter. Cependant, ces méthodes classiques ne capturent qu'une partie de la floraison d'un arbre et négligent les floraisons qui se produisent en dehors des zones de mesure. Nos objectifs pour cette collecte de données étaient (1) de pouvoir suivre l'activité des floraisons au de la couronne et du tronc ; et (2) de réaliser ce suivi à une fréquence suffisamment élevée pour ne pas manquer un épisode floral. Pour répondre à ces exigences, nous avons adopté une méthode d'évaluation de l'intensité de la floraison. Celle-ci a été évaluée visuellement, en observant les fleurs matures - à l'anthèse ou proches de l'anthèse - séparément pour le tronc et la couronne. L'intensité de la floraison était notée de 0 (absence de fleurs matures) à 5 (fréquence élevée de coussinets floraux actifs, tous portant de nombreux bouquets de fleurs ouvertes). Dans le cas du cacaoyer, il est courant d'observer quelques fleurs dispersées tout au long de l'année, et les études font généralement la distinction entre la présence continue de quelques fleurs et les "épisodes de floraison", correspondant au développement groupé d'inflorescences sur des sections du tronc ou des branches (Alvim 1993). Pour distinguer les épisodes de floraison de la floraison continue, une note de 1 était attribuée lorsque la floraison était sporadique, avec quelques fleurs dispersées. Une note de 2 ou plus signalait des épisodes de floraison : une note de 2 indiquait une faible fréquence de coussinets floraux actifs, portant peu de fleurs; une note de 3 indiquait une fréquence plus élevée de coussinets actifs mais avec un nombre modéré de fleurs; une note de 4 correspondait à une fréquence moyenne à élevée de coussinets floraux actifs avec des densités variables de fleurs ; et une note de 5 désignait une fréquence élevée de coussinets floraux actifs, tous portant des densités élevées de fleurs (Figure 24)

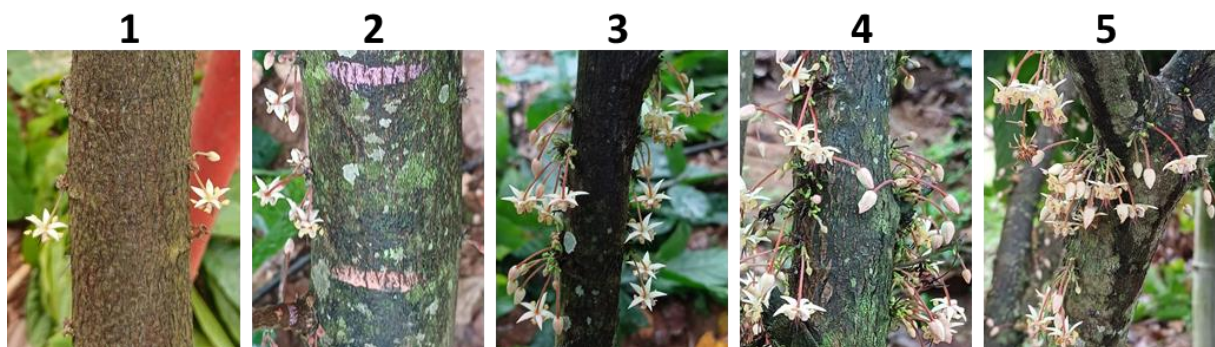


Figure 24: Axes de cacaoyers portant des fleurs et note d'intensité de floraison correspondante

- Productions de cabosses :

Les données de production ont été collectées par un comptage hebdomadaire des cabosses récoltées, mûres ou non commercialisables. Tous les fruits ayant atteint une longueur minimale de 15 cm, excluant donc les jeunes cabosses flétries (cherelles), étaient pris en compte. Les cabosses non commercialisables incluaient tous les fruits malformés ou piqués ayant mûri prématurément, ainsi que les fruits pourris ou endommagés par des animaux. Elles représentaient environ 15 % des cabosses récoltées. Les cabosses étaient récoltées et comptées sans distinction de leur emplacement sur le tronc ou les branches.

b) Calcul des variables de floraison et de production aux échelles de la saison ou des quatre années

Pour analyser les données en fonction des cycles de développement du cacaoyer, les années calendaires ont été divisées en deux saisons de six mois chacune (nommées saisons A et B), ce qui a permis de subdiviser les quatre années de données en huit saisons consécutives (saisons 1 à 8). La délimitation de ces saisons a été établie selon le cycle reproductif des cacaoyers dans la zone d'étude (Brou *et al.* 2003; Kassin *et al.* 2008; Coulibaly *et al.* 2019). La première saison de chaque année, ou "Saison A" (saisons impaires), s'étend de janvier à fin juin. Elle débute par une période sèche (janvier-mars), suivie de la grande saison des pluies (avril-juin), durant laquelle se déroule la "petite traite" (faible production de cabosses) et le principal pic de floraison (grande floraison) des cacaoyers. La deuxième saison de chaque année, ou "Saison B" (saisons paires), couvre la période de juillet à fin décembre. Elle commence généralement par la petite saison sèche (juillet-août), suivie de la petite saison des pluies (septembre-novembre), qui marque la période de la "grande traite" de cacao (forte production de cabosses) et inclut le second pic de floraison de l'année (petite floraison). La distribution saisonnière des précipitations moyennes (Kassin *et al.* 2008), la distinction des saisons A et B, ainsi que les périodes de grandes et petites floraisons et productions sont illustrées dans la Figure 25.

Les données hebdomadaires collectées au cours de notre étude ont été utilisées pour calculer des variables à l'échelle de la saison, de l'année ou de la période complète de l'étude (4 ans). Toutes les variables de chaque échelle temporelle sont présentées dans le Tableau 2.

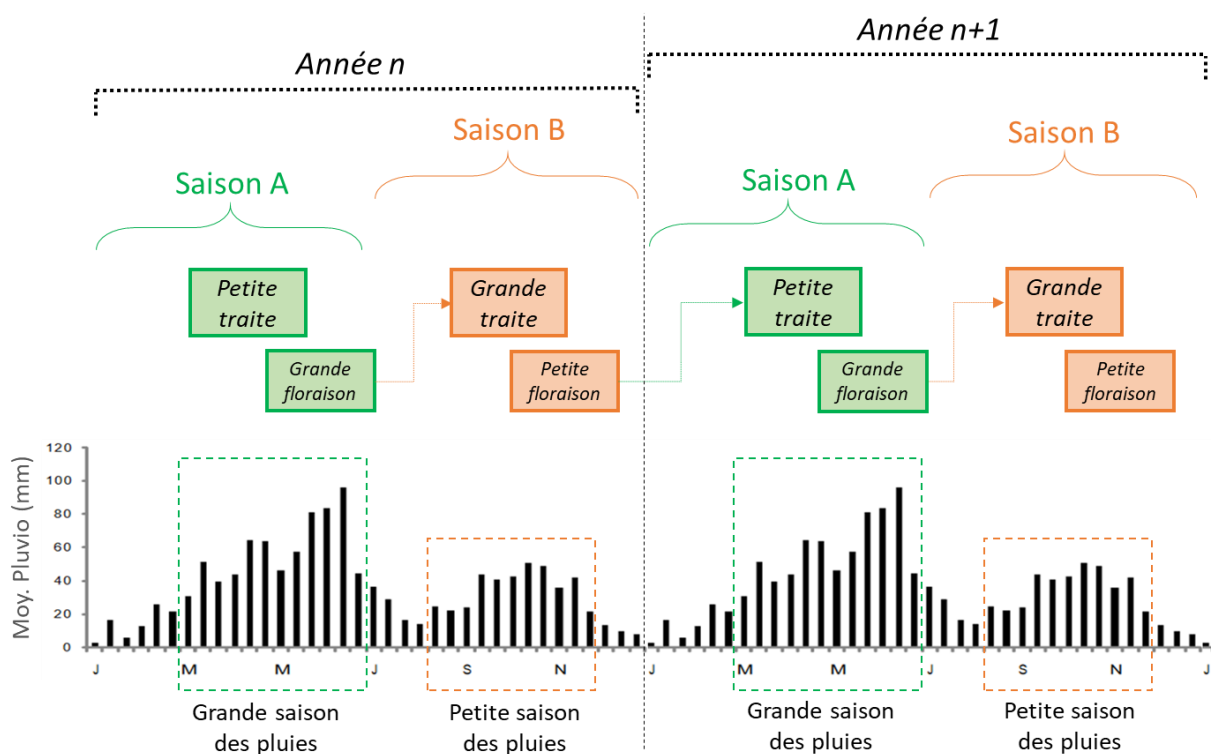


Figure 25: Représentation schématique du cycle reproductif du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Partie basse : moyennes de précipitations décadaires sur 30 ans répétée sur les deux années du graphique (station CNRA Gagnoa, Kassin et al., 2008) et localisation des grandes et petites saisons des pluies. En vert : périodes de récoltes (Petite traite) et de floraison (Grande floraison) au cours des saisons A (1^{er} janvier – 30 juin). En orange : périodes de récoltes (Grande traite) et de floraison (Petite floraison) au cours des saisons B (1^{er} juillet – 31 décembre).

- Paramètres saisonniers des stratégies de floraisons

Le cacaoyer peut présenter des modèles de phénologie florale très variables d'un individu à l'autre, en réponse au même climat. La littérature rapporte notamment des variations de fréquence, de durée et d'intensité des épisodes de floraison selon les génotypes, leurs parentés et leurs degrés d'auto-incompatibilité (Lockwood 1977; Alvim 1984; Lachenaud 1991; Bartley 2005). L'observation des séries temporelles individuelles d'intensité de floraison des arbres de notre étude met en évidence la diversité des modèles de phénologie florale au sein de notre population. À titre d'exemples, la Figure 26 présente les séries temporelles de floraison (note maximale observée chaque semaine sur le tronc ou la couronne) de trois arbres aux modèles de phénologie florale contrastés. On y distingue : en vert, un arbre très floribond, enchaînant des épisodes floraux longs et très intenses ; en bleu, un arbre à capacité florifère moyenne, avec des épisodes de floraison étalés sur plusieurs semaines consécutives ; en orange, un arbre à faible capacité florifère, avec des épisodes floraux courts, durant moins de trois semaines et très espacés (certaines saisons ne présentent aucun épisode floral).

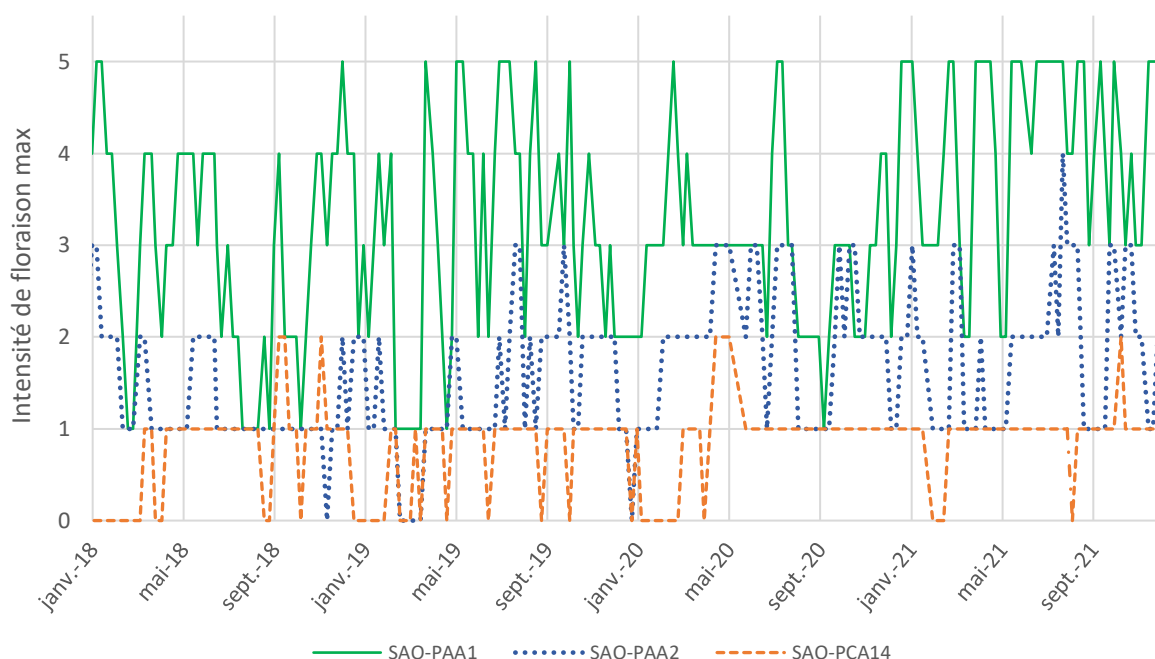


Figure 26: Exemples de séries temporelles hebdomadaires de floraisons (Intensité maximale de floraison sur tronc ou branches) pour trois arbres aux modèles de phénologies florales contrastées.

Dans cette étude, nous utiliserons le terme de "stratégie de floraison" pour désigner les différents types de floraison observés au cours d'un cycle reproductif, en fonction de l'intensité et de la durée des épisodes floraux. Pour étudier ces "stratégies de floraisons" au sein de notre population d'étude, nous nous appuierons sur deux paramètres saisonniers, calculées à partir du suivi hebdomadaire de l'intensité de floraison sur le tronc et la couronne des cacaoyers : (1) la note maximale d'intensité de floraison observée au cours de la saison, pour le tronc et pour la couronne (ou "indice de floribondité") et (2) la fréquence des semaines passées en épisodes floraux (note d'intensité de floraison >1) pour le tronc et la couronne. Ces paramètres ont été calculées pour chaque arbre et chaque saison, ainsi qu'à l'échelle des quatre années de l'étude complète (Tableau 2).

- Indices synthétiques saisonniers de floraison

Pour l'analyse des rythmes saisonniers de floraison observés sur les arbres de notre échantillon, une transformation des variables de notation des intensités de floraison a été réalisée afin d'obtenir des "indices synthétiques saisonniers" de floraison (ou "indice de floraison") pour le tronc et les branches. Afin de rendre compte de l'investissement reproductif relatif à l'échelle d'une saison, et compte tenu de la nature ordinale de la variable "note d'intensité de floraison", nous avons choisi de calculer l'indice de floraison en utilisant l'aire sous la courbe des séries saisonnières des notes d'intensité. Cette méthode, adaptée aux longues séries temporelles de données ordinales, capture l'intensité globale du phénomène sur la période étudiée. Elle facilite également l'analyse quantitative en produisant un indice numérique, discret, qui reflète l'investissement reproductif de chaque arbre sur la saison. L'aire

sous la courbe de chaque série de notes d'intensité de floraison ($N.flo$), pour chaque arbre et chaque saison, a été calculée selon la méthode des trapèzes :

$$Surf.flo_n = \sum_{i=1}^{T-1} \frac{N.flo_i + N.flo_{i+1}}{2} \times \Delta t$$

Où :

- T est le nombre total de semaines dans la saison n
- $N.flo_i$ est la note d'intensité de floraison à l'observation i
- Δt est le nombre de semaines entre les deux observations consécutives
- $Surf.flo_n$ est la valeur de l'indice de floraison pour la saison n

Compte tenu des importantes différences de stratégies de floraison observées parmi les arbres de notre échantillon, ces indices n'auront une valeur qu'en termes relatifs, lorsqu'ils sont comparés aux indices successifs calculés pour chaque arbre. Il en va de même pour les valeurs de production de fruits, les arbres de notre échantillon présentant des aptitudes de fructification très hétérogènes. Afin de permettre l'étude des variations de ces indices ou des valeurs de production de fruits au sein de notre échantillon d'arbres, les variables seront transformées en scores centrés-réduits (standardisation en 'z-score') pour chaque série de valeurs saisonnières d'indice de floraison ou de somme de fruits produits par arbre :

$$Z_n = \frac{(Surf.flo_n - \mu)}{\sigma}$$

Où :

- $Surf.flo_n$ est la valeur de l'indice de floraison pour la saison n
- μ est la moyenne arithmétique de la série d'indices de floraison saisonniers de l'arbre
- σ est l'écart type de la série d'indices de floraisons saisonniers de l'arbre
- Z_n est la valeur standardisée de l'indice de floraison saisonnier $Surf.flo_n$

Ces transformations permettent de disposer de valeurs de variations saisonnières relatives pour chaque arbre, permettant les comparaisons et les analyses communes sur les distributions et les variations saisonnières des arbres de notre population.

Tableau 2: Liste des variables d'observations hebdomadaires relevées pour l'étude des facteurs de variabilité de production du cacaoyer en populations cultivées de mélange génétique.

Echelle temporelle	Code Var.	Description de la variable	Modalités d'observations / format des variables
Semaine	N.floT	Intensité des floraisons sur le tronc	Note d'intensité de floraison :
	N.floC	Intensité des floraisons sur les branches	0 = Nulle, 1 = négligeable, 2 = faible, 3 = moyenne, 4 = abondante, 5 = très abondante
	NTCM	Nombre total de cabosses mûres récoltées	Comptées et récoltées (fruits matures)
	NTCP	Nombre total de cabosses "non commercialisables" récoltées	Comptées et retirées (fruits dégradés)
Saison	Max_Flo_C	Intensité maximale de floraison observée dans la couronne	Note d'intensité de floraison
	Max_Flo_T	Intensité maximale de floraison observée sur le tronc	Note d'intensité de floraison
	Max_Flo_Max	Intensité maximale observée sur l'arbre	Note d'intensité de floraison
	%_sem_C	Fréquence des semaines passées en épisodes florales dans la couronne	Pourcentage
	%_sem_T	Fréquence des semaines passées en épisodes florales sur le tronc	Pourcentage
	Surf_Flo_C	Indice saisonnier de floraison dans la couronne	Indice [0 ; 130]
	Surf_Flo_T	Indice saisonnier de floraison sur le tronc	Indice [0 ; 130]
	N_Pods	Somme de toutes les cabosses récoltées ou perdues	Entier
Durée de l'étude	Max_Flo_tot	Intensité maximale de floraison (capacité florifère)	Note d'intensité de floraison
	%_sem_tot	Fréquence des semaines passées en épisodes florales	Pourcentage
	N_Pods_tot	Somme de toutes les cabosses récoltées ou perdues	Entier
	Moy.Pods	Moyenne annuelle de production de cabosse	Nombre

B. Mesures architecturales et géométriques

Les objectifs 2 et en partie 3 de cette thèse visent à étudier l'expression des effets d'un ombrage artificiel sur la croissance végétative, la ramification et la floraison du cacaoyer. Les hypothèses abordées portent donc sur les variations des caractères architecturaux et géométriques à différentes échelles des unités modulaires de la plante ("plant constituents" ou encore "botanical units", Godin et al., 1999; Heuret et al., 2002) : l'axe, l'unité de croissance, le phytomère, l'entre-nœud ou le nœud (White, 1979). Ces hypothèses considèrent également les facteurs de variations intra-plante, notamment des aspects topologiques, tels que l'ordre de ramification de l'axe, le rang de l'unité de croissance sur l'axe, la position du phytomère dans l'unité de croissance, etc. La méthode d'acquisition des données architecturées devait donc couvrir ces besoins, en intégrant des échelles multiples et des relevés de géométrie et de topologie. Également, étant donné qu'il n'existe finalement que très peu de références sur l'architecture du cacaoyer et ses processus reproductifs, qui par ailleurs concernent potentiellement chaque position de la plante à tout moment de sa vie (cauliflorie), il nous était difficile d'échantillonner des parties de plantes à partir desquelles généraliser nos observations. Ainsi, deux choix méthodologiques essentiels ont été faits pour l'acquisition des données nécessaires au travail sur cet objectif de la thèse :

- Les collectes de données d'architecture ont été menées sur les parties aériennes complètes des arbres, afin d'obtenir des représentations architecturées exhaustives et d'éviter les biais que nous aurions pu rencontrer en échantillonnant dans les plantes.
- Ces données ont été collectées au format "Multi-scale tree graphs" (MTG) pour permettre de traiter des hypothèses d'effets qui s'exprimeraient à différentes échelles dans l'arbre et en considérant les relations de topologies entre les différentes unités botaniques.

Le format MTG permet de décomposer les plantes en différentes composantes modulaires d'échelles variables, de leur attacher des attributs, notamment géométriques, et d'explicitier les relations topologiques entre eux : branchement, succession ou décomposition, *i.e.*, changement d'échelle (Godin et al., 1999; Godin and Caraglio, 1998). Dans le format MTG, la représentation de la plante repose sur des éléments de décomposition naturelle, s'appuyant notamment sur ces composantes modulaires :

- Le phytomère et l'unité de croissance, qui suivent une relation de succession (entre mêmes modules successifs), de décomposition (de l'unité de croissance en phytomères), ou de branchement (axe branché sur un phytomère).
- L'axe, qui suit une relation de branchement (sur un phytomère) et qui entraîne une décomposition en unités de croissance, phytomères, entre-nœuds, etc.

Nous distinguerons donc dans nos études quatre échelles, correspondant aux composantes modulaires utilisées dans la structure des MTG et qui se décomposent successivement suivant des relations de changement d'échelle :

- L'arbre ("P" pour "Plant")
- L'axe ("A"), branché sur un phytomère et portant une valeur d'ordre de ramification
- L'unité de croissance ("GU" pour "Growth-Unit" ou "UC" pour "Unité de croissance"), qui décompose l'axe et porte une valeur de "rang sur l'axe"
- Le nœud ou phytomère ("N" pour "Node"), qui décompose l'unité de croissance et est défini par sa "position dans l'unité de croissance" et le type d'organe qui y est attaché ("C" pour "Cataphylle", "L" pour "Leaf" ou "Feuille").

Les modules et leurs relations de succession, décomposition et branchement sont présentés dans la Figure 27 et la Figure 28. Dans cette étude, nous utiliserons le terme "structure d'une UC" pour parler de sa composition en phytomères à cataphylles et à feuilles développées (Figure 11 et Figure 28). Nous distinguerons également les axes ayant été partiellement sectionnés (ou plus simplement "axes sectionnés") des axes ayant encore leurs méristèmes apicaux, notamment pour les analyses architecturales. Par ailleurs, nous distinguerons la notion "d'axe" ; qui désigne une succession de phytomères regroupés en unités de croissance et aboutissant à un unique apex terminal (méristème apical ou cicatrice sur l'axe), sans branchement ; de celle de "branche", qui désigne un axe secondaire ou d'ordre supérieur ainsi que toutes ses ramifications (Figure 27).

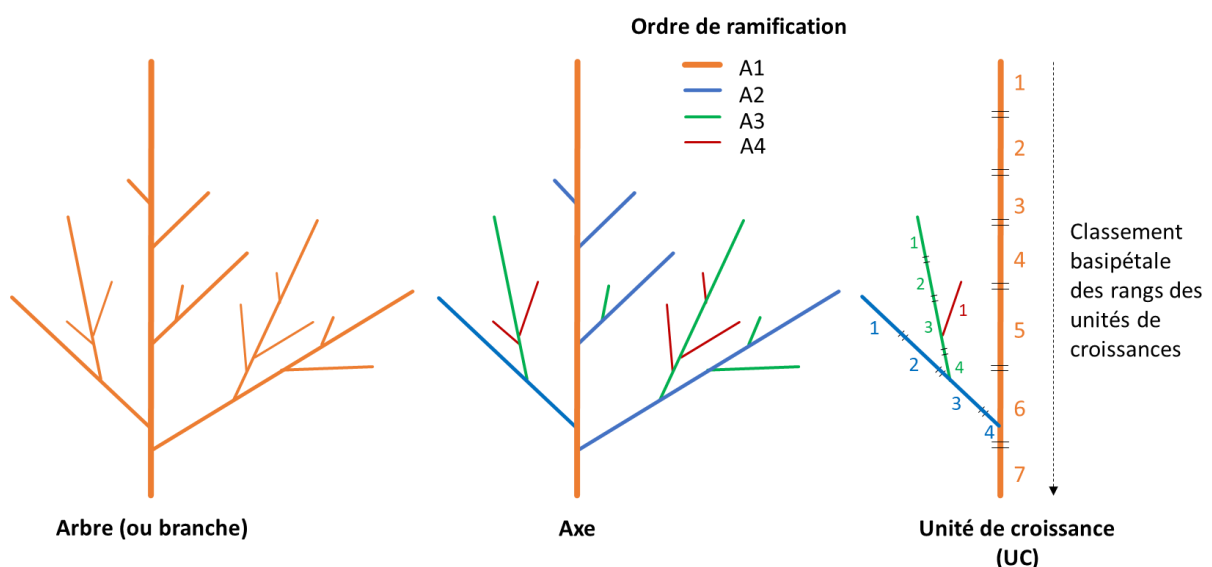


Figure 27: Schéma de présentation des unités modulaires d'architecture utilisées pour la collecte de données au format MTG



Figure 28: Structure d'une unité de croissance de cacaoyer (C = cataphylle ; L = feuille)

Deux campagnes de mesures architecturales ont été réalisées : une première, avant l'application des traitements d'ombrage, et une seconde après une période de traitement de 10 mois.

La première campagne a eu lieu en janvier-février 2023 sur les 36 cacaoyers sélectionnés pour l'étude. Ces relevés "de référence" permettent de distinguer les organes aériens établis avant et pendant l'application des traitements. Les données acquises lors de cette campagne servent de référence dans certaines analyses pour évaluer les effets des traitements d'ombrage. Elles permettent également d'établir l'état de développement initial des plantes et peuvent être intégrées comme cofacteur de variation dans nos analyses.

La seconde campagne devait initialement se tenir après une période d'un an complet, afin d'observer les effets des traitements sur la croissance et la floraison des cacaoyers adultes en conditions de champ. Cependant, le rythme de croissance des arbres a été plus rapide qu'anticipé. Compte tenu de ce développement accéléré et pour éviter que les arbres ne deviennent trop grands et difficiles à mesurer, la date de la seconde campagne a été avancée à novembre 2023 (Figure 29).



Figure 29: Photos du même cacaoyer au cours de l'étude. Gauche : février 2023, lors de la 1^{ère} campagne de mesures d'architecture, MTG_1 ; Centre : juillet 2023 ; Droite : novembre 2023, lors de la 2^{ème} campagne de mesures d'architecture, MTG_2

Au cours de l'étude, les cacaoyers sous traitement témoin en "plein soleil" ont subi d'importantes défoliations que nous n'avons pas réussi à prévenir (les causes exactes, biologiques et/ou climatiques, n'ont pu être identifiées). Ces défoliations étaient souvent accompagnées de la mort des bourgeons apicaux, ce qui entraînait un développement excessif des ramifications sur les axes et des poussées foliaires répétées. Cet état de stress d'origine inconnue a donc eu un impact important sur l'architecture des cacaoyers, nous contraignant finalement à exclure les arbres du traitement "plein soleil" de la seconde campagne de relevés architecturaux. Les dégâts subis par les cacaoyers et leurs répercussions sur l'architecture des arbres sont illustrés dans la Figure 30.

Malgré la réduction de la durée d'étude et l'abandon d'un des trois traitements, la quantité de travail requise pour réaliser les relevés MTG sur les arbres complets restait encore trop importante, ce qui nous a conduit à réduire davantage le nombre d'arbres étudiés. Nous avons choisi d'exclure un des trois génotypes de l'expérimentation pour la seconde campagne de mesures d'architecture et de suivi phénologique. Le choix s'est porté sur le "génotype R," qui avait subi des défoliations notablement plus importantes que les deux autres génotypes.



Figure 30: Photos des dégâts subis par les cacaoyers du traitement "plein soleil" (FS). Gauche : dégâts sur des jeunes feuilles en pleine saison de pluies (juin 2024) ; Droite : morts des bourgeons apicaux et augmentation des débourrements d'axillaires causés par les défoliations excessives (juillet 2023)

Ces abandons ont réduit considérablement la taille de notre échantillon, passant de 36 à 16 cacaoyers. Cependant, ils ont permis de maintenir l'objectif d'observer les parties aériennes complètes des arbres et de conserver une répétition de quatre arbres par combinaison de modalités d'ombrage et de génotype (deux traitements d'ombrage et deux génotypes conservés dans l'étude). Par la suite, au cours de la seconde campagne de mesures d'architecture, deux des 16 cacaoyers n'ont pas pu être entièrement mesurés, car ils étaient devenus trop imposants. Pour l'un des deux arbres, des relevés d'architecture ont tout de même été réalisés, mais uniquement sur l'axe de suivi phénologique (voir paragraphe suivant). Les variables géométriques et autres attributs liés aux modules relevés aux différentes échelles d'étude (arbre, axe, unité de croissance et phytomère) au cours des deux campagnes de mesures d'architecture sont présentés dans le Tableau 3.

Tableau 3: Liste des variables relevées lors des campagnes de collectes de données d'architecture. * Distance du premier nœud foliaire à la base de l'UC

Echelle	Code var.	Description de la variable	Modalités d'observations
Arbre	RS	Hauteur du porte greffe	Mesure au mètre ruban (0.5cm)
Axe	phyllotaxy	Orientation du premier nœud de l'axe	L = gauche; R = droite
	A_status	Etat de l'axe	P = sectionné ; D = mort (dieback) ; F = en flush
Unité de croissance	length_gu	Longueur de l'unité de croissance	Mesure au mètre ruban ($\pm 0.5\text{cm}$)
	length_gu_cata	Longueur de la zone de cataphylles*	Mesure au mètre ruban ($\pm 0.5\text{cm}$)
	diam_gu	Diamètre de base de l'unité de croissance	Mesure au pied à coulisse ($\pm 0.1\text{mm}$)
	Angle azimuthal	Azimut de l'unité de croissance [0° ; 359°]	Mesure à la boussole ($\pm 1^\circ$)
	Angle zénithal	Elévation de l'unité de croissance [-90° ; 90°]	Mesure à l'inclinomètre ($\pm 1^\circ$)
Nœud (Phytomer)	node_type	Type de nœud	L = feuille ; C = cataphylle
	leaf_length	Longueur de la feuille portée	Mesure au mètre ruban ($\pm 0.5\text{cm}$)
	leaf_width	Largeur de la feuille portée	Mesure au mètre ruban ($\pm 0.5\text{cm}$)
	length_petiol	Longueur du pétiole de la feuille portée	Mesure au mètre ruban ($\pm 0.5\text{cm}$)
	leaf	Présence/absence de la feuille	0 = absence ; 1 = présence
	leaf_status	Etat de la feuille	E = entière ; B = blessée ; I = immature
	N_status	Etat du bourgeon axillaire	B = en bourgeonnement ; DB = bourgeon avorté

C. Suivi phénologique sur les arbres et sur les "axes de suivi phénologiques"

Durant la période d'application des traitements d'ombrage, du 1^{er} avril 2023 au 30 avril 2024, des observations hebdomadaires ont été réalisées sur les cacaoyers de l'étude, soit 53 semaines de relevés. Une partie des observations portait sur un axe secondaire sélectionné dans chaque plante ("axe de suivi phénologique"), choisi en mars 2023 à l'issue de la première campagne de relevés architecturaux pour y mener des observations détaillées à l'échelle du phytomère (Figure 31). Cet axe secondaire, branché sur l'axe primaire unique issu du greffon, a été sélectionné parmi les axes les plus âgés et robustes.

Deux séries d'observations étaient menées chaque semaine :

- (1) **Suivi de l'activité végétative et reproductive pour chaque axe d'ordre 2 présent lors du premier relevé d'architecture** : des codes étaient attribués à chaque axe pour suivre la présence de poussées végétatives en positions apicale et latérale (incluant toute croissance sur les ramifications de l'axe secondaire), la présence de fleurs en anthèse ou proches de l'anthèse, ainsi que le nombre de fruits portés par l'axe.
- (2) **Activité végétative et reproductive des phytomères portés par "l'axe de suivi phénologique"** : Des observations hebdomadaires ont été effectuées sur tous les phytomères de l'axe de suivi phénologique. Elles portaient sur l'activité du bourgeon axillaire et de l'éventuel axe branché sur le phytomère, la présence de boutons floraux et de fleurs en anthèse (ou proches de l'anthèse), ainsi que le comptage des fruits, classés en chérelles, chérelles sèches (retirées), petites, moyennes et grosses cabosses.

Les données ont été collectées dans des bases de données individuelles pour chacun des 36 cacaoyers sélectionnés pour l'étude. À partir de juillet 2023, lorsque la décision a été prise de réduire le nombre d'arbres suivis, les relevés de données sur l'axe phénologique ont été maintenus uniquement pour les 16 cacaoyers retenus pour la seconde campagne de relevés d'architecture (soit 2 géotypes et 2 traitements d'ombrage, avec 4 arbres par modalité). Une erreur de manipulation des fichiers a entraîné la perte des données de suivi phénologique collectées entre le 5 novembre et le 4 décembre 2023 (soit 4 semaines consécutives de relevés) sur 14 des 36 cacaoyers de l'étude, dont 7 des 16 cacaoyers retenus pour la seconde campagne de relevés d'architecture. En conséquence, les analyses pour l'objectif 3 de la thèse ont été menées uniquement sur les données de 9 cacaoyers.



Figure 31: Exemple de localisation d'un "axe de suivi phénologique" sur un cacaoyer de l'étude. A gauche : sélection de l'axe après la première campagne de mesures d'architecture, février 2023; au centre : localisation du même axe sur l'arbre lors de la seconde campagne de mesures d'architecture, novembre 2023; A droite : zoom sur le point d'insertion de l'axe sur l'axe primaire, novembre 2023.

Les données relevées au cours des suivis hebdomadaires, sur les arbres et sur les axes de suivi phénologiques, sont présentés dans le Tableau 4.

Tableau 4: Liste des variables relevées au cours des suivis phénologiques hebdomadaires

TABLE	Désignation	CODE	Modalités	Détail
Pheno Noeud	Activité du bourgeons axillaire et axe branché	Axi_Acti	B F DB	Bourgeon axillaire en débourrement Axe branché en elongation Axe branché avorté
	Observation de boutons floraux	Flo_Bud	1	Présence de boutons floraux
	Observation de fleurs en anthèse	Flo_Anthesis	1	Présence de fleurs en anthèses
	Nombre de chérelles	Fruit_C	Integer	Comptage du nombre de chérelles
	Nombre de chérelles avortées	Fruit_WC	Integer	Comptage du nombre de chérelles avortées (retirées)
	Nombre de petits fruits	Fruit_SP	Integer	Comptage du nombre de petites cabosses
	Nombre de moyens fruits	Fruit_MP	Integer	Comptage du nombre de moyennes cabosses
	Nombre de grands fruits	Fruit_LP	Integer	Comptage du nombre de grandes cabosses
Pheno Axes	Observations sur les axes secondaires listés	-	A	Axe en croissance apicale (flush)
			S	Croissance latérale (activité végétative sur les ramifications)
			F	Floraison sur l'axe et/ou ses ramifications
			C+n	Présence & comptage de chérelles sur l'axe et/ou ses ramifications
			P+n	Présence & comptage de cabosses

3. Analyses des données

A. Suivi hebdomadaire des statuts végétatifs et reproductifs de cacaoyers en verger commercial de mélange de descendance

Les analyses menées sur les données collectées sur une période de 4 ans dans les vergers de cacaoyers de la plantation visaient à répondre à l'objectif 1 de cette thèse : "Décrire la variabilité phénotypique des stratégies de floraison et de fructification intra- et inter-saisonnières au sein des populations cultivées de cacaoyers". Ces analyses concernaient les paramètres et indices synthétiques de floraison et de fructification calculés pour chaque saison ou pour la durée de l'étude complète (voir le chapitre de Méthodologie et Matériel, sections 2.A.a et 2.A.b).

Trois types d'analyses ont été réalisées :

- Analyses exploratoires :

Des statistiques descriptives, des représentations graphiques des séries de données, des tests de normalité et des analyses de distribution ont été effectués sur les données de suivi hebdomadaire des intensités de floraison (sur le tronc et dans la couronne), ainsi que sur la production de cabosses. Ces analyses ont également été appliquées aux indices de floraison et aux valeurs de production de cabosses calculés à l'échelle de la saison.

- Tests statistiques :

Des tests statistiques ont été réalisés sur des séries de valeurs appariées ou non pour analyser les distributions des notes de floraison, les valeurs de production ou les fréquences de semaines passées en épisodes floraux. Les variables de tri incluaient les saisons (saisons individuelles de 6 mois chacune ou distinction entre les deux saisons annuelles) et la position sur l'arbre (pour les variables de floraison, sur le tronc ou dans la couronne). Les distributions de données étant généralement asymétriques ou catégorielles (notes de floraison), des tests non paramétriques ont été utilisés : le test de Wilcoxon pour comparer les médianes des observations entre les saisons de grandes et petites traites ou entre le tronc et la couronne ; le test de Kruskal-Wallis pour comparer les distributions de valeurs entre groupes d'arbres ; et le test de Friedman pour comparer les distributions de valeurs entre saisons (données appariées). Des tests post-hoc ont également été appliqués pour comparer les paires de groupes : le test de Dunn après un test de Kruskal-Wallis et le test de Nemenyi après un test de Friedman.

- Analyses de séries temporelles :

Les analyses des séries saisonnières d'indices de floraison et de valeurs de production de fruits pour chaque arbre de l'échantillon ont été réalisées à l'aide de deux indices calculés à partir des résidus obtenus pour chaque saison autour d'une tendance linéaire (Durand et al., 2013). Le premier indice, adapté d'un "Biennial Bearing Index", quantifie la variabilité des résidus autour d'une tendance dans les séries de données saisonnières d'indices de floraison et de valeurs de production de cabosses. Cet indice, appelé *BBI_res_norm*, a été calculé de la manière suivante :

$$BBI_res_norm = \frac{\sum_{t=2}^T |\varepsilon_t - \varepsilon_{t-1}| / (T - 1)}{\sum_{t=1}^T Y_t / T}$$

Où Y_t et ε_t correspondent respectivement à la valeur de la variable étudiée Y et au résidu gaussien par rapport à la tendance linéaire lors de la saison t , et T représente le nombre total de mesures (ici $T=8$ saisons).

Le deuxième descripteur a été calculé à partir des résidus ε_t autour d'une tendance sur les séries de données saisonnières d'indices de floraison et de valeurs de production de cabosse. Afin de détecter une structure alternante dans la série, le descripteur a été calculé à l'aide d'un modèle autorégressif d'ordre 1 appliqué aux résidus ε_t , considérant que l'alternance de production de fleurs ou de fruits correspondrait à une corrélation négative entre résidus consécutifs :

$$\varepsilon_t = \gamma \times \varepsilon_{t-1} + u_t$$

Où u_t est le résidu du modèle autorégressif lors de la saison t . Le coefficient autorégressif γ , appelé "Auto.cov" dans notre étude, illustre la dépendance entre les résidus consécutifs. Des valeurs d'Auto.cov autour de 0 indiquent l'absence d'autocorrélation entre les valeurs consécutives de la série, correspondant à une structure irrégulière de la variabilité autour de la tendance. À l'inverse, des valeurs proches de -1 indiquent une structure alternante de la variabilité autour de la tendance, avec, typiquement, une forte floraison ou production pour une saison, suivie d'une faible floraison ou production la saison suivante.

Ces deux descripteurs ont été utilisés pour distinguer les rythmes réguliers et variables (valeurs de *BBI_res_norm* proches ou éloignées de 0, respectivement) et, dans le cas de rythmes variables, pour différencier les rythmes non structurés de ceux suivant une alternance (valeurs de Auto.cov proches de 0 ou de -1, respectivement). Dans cette thèse, nous faisons référence à ces descripteurs sous les noms de "*BBI_res_norm*" ou "descripteur de variabilité" et "Auto.cov" ou "descripteur d'alternance".

L'analyse des séries temporelles à l'aide de ces deux descripteurs s'appuie sur l'analyse des distributions de valeurs pour ces deux indices et l'observation graphique des combinaisons de valeurs de *BBI_res_norm* et d'Auto.cov.

B. Données architecturales et de suivi phénologique des axes et phytomères

Les données de mesures architecturales et de suivi phénologique collectées sur la parcelle expérimentale visaient à répondre aux objectifs 2 et 3 de la thèse : "Identifier et caractériser les effets de l'ombrage sur la croissance et le développement du cacaoyer" et "Étudier les déterminants architecturaux de la mise en place et du contrôle de l'activité des coussinets floraux du cacaoyer".

Ces données ont été consignées dans des bases de données individuelles pour chaque arbre. Les codes correspondant au chemin complet de chaque composante modulaire identifiée lors des relevés d'architecture (format "Axe"-"GU"-"Phytomère") ont fait office de clé primaire, permettant de relier les bases de données entre elles. Les données de suivi phénologique des axes secondaires et des phytomères suivis sur les "axes de suivi phénologique" de chaque arbre ont ainsi pu être rattachées aux positions correspondantes dans les fichiers MTG (devenant des attributs des composantes modulaires dans le fichier de MTG).

J'ai bénéficié de l'appui méthodologique de Rémi Vezy pour les extractions de données sur Julia, à l'aide du package MultiScaleTreeGraph.jl (Vezy 2022). Après vérification des données, les différents fichiers MTG et les attributs importés depuis les fichiers de suivi phénologique ont été compilés dans un fichier unique. Les variables d'étude en ont ensuite été extraites sous forme de fichiers ".csv". Toutes les manipulations de données, analyses statistiques, et créations de figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2024).

Les analyses pour l'objectif 2 de la thèse ont principalement été menées directement sur les variables architecturales ou géométriques collectées lors des relevés de données (Tableau 3). Les analyses des variables de floraison, telles que la présence de coussinets floraux (objectifs 2 et 3) ou les variables d'activité temporelle des coussinets floraux (objectif 3), se sont appuyées sur les données de suivi phénologique (Tableau 4). Les calculs de ces variables sont détaillés ci-dessous :

- Présence d'un coussinet floral sur un phytomère :

Un nœud porte un coussinet floral lorsque des boutons floraux visibles et/ou des fleurs en anthèse ont été observés lors d'au moins un recensement au cours du suivi.

- Activité florale des coussinets floraux :

Au cours de notre étude, les observations de floraison sur un coussinet floral s'étaient généralement sur plusieurs semaines, et la plupart des coussinets ont connu des périodes de repos sans fleurs. Les périodes d'activité florale entrecoupées de périodes de repos ont été désignées comme des "épisodes floraux". Sur la base de nos observations de terrain, nous avons choisi de marquer la distinction entre

deux épisodes floraux successifs lorsque les observations d'activité florale sur un coussinet étaient séparées par au moins deux relevés consécutifs sans la présence de boutons floraux ni de fleurs en anthèse. Les analyses d'activité florale des coussinets ont été menées sur trois variables calculées à partir des données de suivi phénologique pour chaque coussinet floral : le nombre d'épisodes floraux, la durée moyenne d'un épisode floral et la fréquence des relevés durant lesquels une activité florale a été observée (présence de boutons floraux ou de fleurs).

- Calcul des indices de synchronicité de floraison entre coussinets floraux :

Dans cette partie de l'étude, nous utilisons le terme "branche" pour désigner "l'axe de suivi phénologique," afin de correspondre au terme utilisé dans l'article scientifique correspondant à l'Objectif 3 de la thèse ("Branch" en anglais). Pour étudier la synchronie des floraisons entre coussinets floraux, aux échelles de l'UC, de l'axe, ou de l'axe de suivi phénologique, nous avons adapté l'indice de synchronie proposé par Augspurger (1983). Cet indice permet de quantifier le degré de chevauchement des périodes de floraison d'un individu (arbre, plante ou autre échelle, telle qu'une branche) avec les périodes de floraison des autres individus au sein d'une même population. L'indice de synchronie (X) pour l'individu i est donné par :

$$X_i = \left(\frac{1}{(n-1)} \right) \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

Où e_j est le nombre de relevés durant lesquels les individus i et j ont tous les deux fleuri simultanément, f_i est le nombre total de relevés pendant lesquels l'individu i a fleuri et n est le nombre d'individus dans la population. X varie de 0 (l'individu n'a jamais fleuri simultanément avec un autre individu) à 1 (l'individu a systématiquement fleuri en même temps que tous les autres individus). La synchronie moyenne d'une population (Z), composée de n individus, est donnée par

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i$$

Où X_i est la synchronie de l'individu i avec le reste de la population.

Pour obtenir une image claire de la synchronie de floraison de chaque coussinet floral durant chacun de ses épisodes de floraison, nous avons choisi de normaliser la fréquence des semaines de floraison synchrone avec d'autres coussinets (première partie du calcul de l'indice) par le nombre de phytomères ayant déjà développé des coussinets floraux au moment de chaque observation. Pour ce faire, nous avons dû définir combien de coussinets floraux s'étaient déjà développés sur chaque UC, axe et "Branche" à chaque date de relevé, et calculer un indice de synchronie pour chaque épisode de

floraison d'un coussinet floral, en tenant compte du nombre réel de coussinets floraux qui avaient déjà émergé au moment de l'arrêt de l'épisodes floral en question. Nous avons ensuite fait la moyenne des indices de synchronie calculés pour chaque épisode floral d'un coussinet, afin de garder un indice moyen de synchronie de floraison (SI) pour chaque coussinet.

Les trois indices moyens, calculés pour chaque coussinet floral suivi au cours de l'étude de suivi phénologique, sont :

- *SI_GU* : l'indice moyen de synchronie des floraisons du coussinet avec les autres coussinets de l'unité de croissance
- *SI_Axis* : l'indice moyen de synchronie des floraisons du coussinet avec les autres coussinets de l'axe
- *SI_Branch* : l'indice moyen de synchronie des floraisons du coussinet avec tous les autres coussinets de la branche.

Le traitement des données architecturales et des variables de floraisons s'appuyait sur trois types d'analyses, selon les échelles d'étude, les variables visées et les objectifs des analyses :

- Tests statistiques univariés de comparaisons de groupes :

Lorsque les hypothèses de travail portaient sur l'échelle de l'arbre, avec de petits effectifs (14 arbres seulement lors de la deuxième campagne de mesures d'architecture), des tests de comparaisons de groupes ont été utilisés pour évaluer les effets de l'ombrage et du génotype. En fonction du type de données et de la distribution statistique des variables, les analyses s'appuyaient soit sur des tests t de Student, soit sur des tests non paramétriques de Mann-Whitney, pour comparer les moyennes ou les médianes des variables quantitatives à l'échelle de l'arbre.

- Analyses bivariées (allométries) :

Lorsque les hypothèses de travail portaient sur des relations géométriques entre variables, à différentes échelles dans la plante (échelle de l'axe et de l'unité de croissance), nous avons utilisé la méthode des axes majeurs standardisés (SMA, pour "Standardised Major Axis"), proposée par Warton *et al.* (2006). Cette méthode d'ajustement linéaire par "axe majeur" est particulièrement adaptée aux analyses de relations d'allométrie bivariées en biologie, car elle n'exige pas d'hypothèse sur le caractère dépendant des variables. L'axe majeur correspond à la ligne qui minimise la somme des carrés des distances perpendiculaires entre les points de données et la ligne. La version "standardisée" de cette approche (SMA) est spécialement adaptée aux variables mesurées sur des échelles différentes. L'axe majeur est d'abord calculé sur des données standardisées pour les deux variables, avant d'être remis à l'échelle pour construire la droite finale. Le package d'analyse par cette méthode

des SMA permet également de comparer des droites d'ajustement linéaire, ou axes majeurs, créés à partir des valeurs de différents groupes. Les hypothèses testées dans ce cas concernent les différences en termes de pente ("slope") ou d'ordonnée à l'origine ("elevation") des droites construites pour chaque groupe. Un décalage des intervalles de valeurs entre groupes, correspondant à une translation des valeurs d'un groupe le long d'un axe majeur commun ("shift"), peut également être testé. Ces tests ont notamment été utilisés pour étudier les effets de l'ombrage et/ou du génotype sur les relations d'allométries entre variables de géométrie des axes. Dans les résultats, j'utiliserai systématiquement les termes anglais "slope," "elevation," et "shift" pour désigner ces trois paramètres.

- Modèles mixtes :

Lorsque les hypothèses de travail concernaient les effets de facteurs d'étude (ombrage, génotype) sur des variables influencées par différentes sources de variations non contrôlées et/ou en interactions, nous avons utilisé des modèles linéaires à effets mixtes. Ces analyses concernaient notamment les données d'architecture aux échelles de l'unité de croissance et du phytomère, qui concernaient de grands effectifs. L'utilisation de modèles mixtes pour l'analyse de nos données d'architecture présente deux grands avantages : (1) ces modèles permettent de prendre en compte des variations liées aux caractéristiques topologiques des données (avec des facteurs emboîtés) ainsi qu'au plan expérimental (effets des blocs, des individus, des génotypes) ; (2) ils sont généralisables à des variables présentant des distributions spécifiques, notamment binomiales ou poissonniennes, comme c'est le cas pour plusieurs de nos variables d'étude: présence/absence d'inflorescence ou de ramification sur le phytomère, nombre de feuilles ou d'inflorescences sur les unités de croissance, etc.

La construction des modèles d'analyse de nos hypothèses de travail débutait systématiquement par la vérification des conditions d'application : test des distributions des variables dépendantes et indépendantes quantitatives, tests d'homogénéité des variances et tests de corrélation entre variables. Les effets des variables indépendantes et des facteurs aléatoires susceptibles d'influencer la variable à prédire étaient également testés individuellement via des régressions linéaires bivariées et multivariées, des analyses de distributions avec comparaisons de groupes et des observations graphiques. Seuls les facteurs ayant un effet significatif sur la variable étudiée, ou possédant une raison logique de l'influencer (en interaction ou non avec d'autres facteurs), étaient retenus pour la construction des modèles. Disposant de suffisamment de données, nous avons pu tester des modèles intégrant plusieurs facteurs simultanément, avec des interactions d'ordre 2. La méthode de modélisation parcimonieuse pas à pas ("stepwise") a été adoptée, consistant à partir du modèle incluant le plus de facteurs et cofacteurs et leurs interactions d'ordre 2 ayant un sens biologique, puis à retirer progressivement les facteurs et interactions non significatifs. Pour simplifier cette

modélisation pas à pas dans les modèles comportant plus de trois facteurs fixes, nous avons utilisé la fonction "dredge" du package R "MuMIn" (Bartoń 2024), , qui automatise la construction de modèles à partir de chaque combinaison possible de facteurs fixes, avec ou sans interactions d'ordre 2. Le choix des meilleurs modèles s'appuyait sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC). Dans le cas de modèles logistiques, les rapports de cotes ("odds ratios") étaient calculés pour interpréter les coefficients des variables indépendantes. Les corrélations entre variables étaient systématiquement vérifiées avant la construction des modèles, et l'absence de multicolinéarité dans les modèles optimisés était testée à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF).

C. Traitements statistiques

Les données collectées au cours des quatre années de suivi hebdomadaire des statuts végétatifs et reproductifs des cacaoyers dans le verger commercial (Objectif 1) ont été stockées sous forme de base de données Excel. Toutes les étapes de traitement des données, d'analyses et de production de figures ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team 2024). Les analyses exploratoires et les graphiques ont été réalisés à l'aide des packages *ggplot2* (3.5.0), *car* (3.1-2), *Hmisc* (5.1-3), *beanplot* (1.3.1), *gridExtra* (2.3) et *graphics* (4.2.0). Les tests statistiques ont été effectués à l'aide des packages *stats* (4.3.3), *dunn.test* (1.3.6), *PMCMRplus* (1.9.10) et *lmerTest* (3.1-3).

Les données d'architecture au format MTG et de suivi phénologique collectées sur les arbres de l'expérimentation des effets de l'ombrage sur l'architecture et la floraison du cacaoyer (Objectifs 2 et 3) ont été stockées sous forme de bases de données Excel. L'intégration des bases de données MTG et de suivi phénologique, ainsi que l'extraction des variables d'intérêt pour nos travaux, ont été réalisées à l'aide du package Julia *MultiScaleTreeGraph.jl* (Vezy 2022). Toutes les manipulations de données ont ensuite été effectuées sous R, à l'aide des packages *dplyr* (1.1.4) et *tidyr* (1.3.1). Les tests univariés de comparaison de moyennes, de médianes et de distributions ont été réalisés à l'aide des packages *stats* (4.3.3), *ggpubr* (0.6.0) et *PMCMRplus* (1.9.10). Les analyses allométriques et les tests de comparaison sur axes majeurs standardisés ont été réalisés avec les packages *smatr* (3.4-8) et *FSA* (0.9.5). Les analyses par modèles linéaires et généralisés mixtes ont été réalisées à l'aide des packages *lme4* (1.1-35.2), *MASS* (7.3-60.0.1), *emmeans* (1.10.0), *MuMIn* (1.48.4) et *car* (3.1-2). Tous les graphiques ont été produits à l'aide des packages *ggplot2* (3.5.0), *gridExtra* (2.3) et *graphics* (4.2.0).

Résultats

1. Analyse de la variabilité phénotypique de la floraison et de la fructification du cacaoyer dans un verger ivoirien de mélange de descendances

Ce chapitre présente les résultats des analyses portant sur l'objectif 1 de la thèse : « Analyser la variabilité phénotypique de la floraison et de la fructification du cacaoyer dans un verger ivoirien de mélange de descendances ». Ces travaux ont été réalisés à partir des données d'architecture collectées dans le cadre de l'étude intitulée « Suivi hebdomadaire de la floraison et de la fructification de cacaoyers en parcelle cultivée de mélange de descendances » (voir M&M, sections 1.B, 2.A et 3.A). Le chapitre se divise en deux parties :

- La partie A est consacrée à l'exploration des données de floraison et de fructification acquises pour étudier les facteurs de variabilité inter-arbres au sein de populations cultivées de cacaoyers. L'objectif est, sur notre population d'étude, d'évaluer la variabilité phénotypique des stratégies reproductives (floraison et production de cabosses) intra-saisonnières sur la durée de l'étude (4 ans).
- La partie B est dédiée à une analyse des motifs de rythmicité inter-saisonnière de la floraison et de la fructification des cacaoyers de notre population d'étude. L'objectif est de caractériser les différents types de rythmes reproductifs saisonniers observés dans la population : réguliers, irréguliers et alternants. Cette partie a fait l'objet d'un article publié dans la revue *Scientia Horticulturae* (Wibaux *et al.* 2024).

Les principaux résultats ainsi que des éléments de discussion sont résumés sous forme d'encadré à la fin du chapitre.

A. Variations de stratégies de floraison et de fructification dans une population de cacaoyer en mélange génétique

Dans cette étude, nous analysons les différentes stratégies de floraison déployées par les cacaoyers constituant notre population d'étude. Les liens entre ces stratégies de floraison et la fructification sont également étudiés. Ces analyses visent à mieux comprendre comment s'établit l'hétérogénéité de production des cacaoyers observée au sein des vergers ivoiriens, telle que décrite par (Wibaux, Konan, *et al.* 2017).

Les données traitées dans ce chapitre sont issues de l'étude des facteurs de variabilité de production du cacaoyer dans des populations cultivées de mélange de descendances (voir Introduction, section 1.C). Elles incluent des observations hebdomadaires de l'intensité de floraison sur le tronc et dans la couronne, ainsi qu'un comptage des fruits récoltés, c'est-à-dire la somme des cabosses récoltées à maturité et des cabosses non-commercialisables, collectées entre décembre 2017 et janvier 2022 dans un verger de monoculture (plein soleil) de cacaoyers plantés en 2010 à partir de semences de mélange génétique (voir M&M, sections 1B, 2A et 3A).

Des analyses descriptives ont d'abord été menées sur deux paramètres de floraison et un paramètre de production, calculés à l'échelle de la saison ou des 4 années de l'étude, à partir des relevés hebdomadaires d'intensité de floraison et de comptage des fruits :

- L'intensité maximale de floraison (floribondité) relevée au cours de la période,
- La durée des épisodes floraux (fréquence des semaines avec des observations d'intensité de floraison > 1) au cours de la période,
- La somme des cabosses récoltées au cours de la période.

Les effets des différentes variables saisonnières sur la production ont été testés à l'aide de modèles linéaires.

a) Intensité maximale des épisodes floraux

Une première série d'analyses de nos données de floraison porte sur l'intensité des floraisons observées pour chaque arbre au cours de chaque saison. Les notes maximales d'intensité de floraison relevées sur les troncs et les couronnes, ainsi que les notes maximales pour l'ensemble des observations d'intensité de floraison (tronc et couronne confondus), ont été calculées pour chaque arbre sur chacune des 8 saisons de l'étude. Les fréquences des observations des notes maximales, séparées par tronc et couronne et en fonction des deux types de saisons (A et B), sont présentées dans la Figure 32.

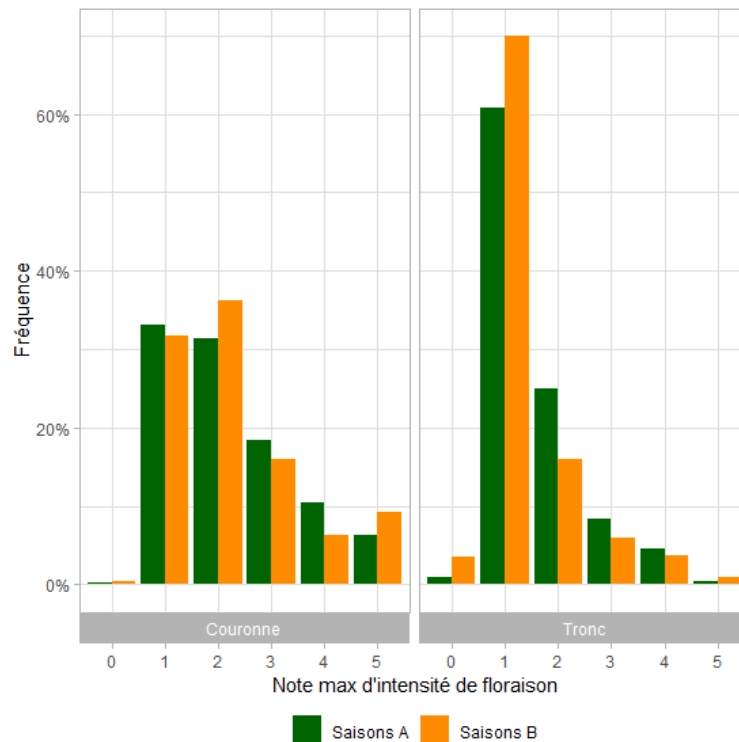


Figure 32: Fréquence d'observation des notes maximales d'intensité de floraison relevées sur la couronne ou le tronc au cours d'une saison, pour les saisons A et B. Pour chaque saison et compartiment de l'arbre, tronc et couronne, la somme des pourcentages de chacune des saisons est égale à 100%.

Les fréquences d'observations des différentes notes varient significativement entre les floraisons sur le tronc et dans la couronne (test de Wilcoxon, $p < 0.001$). On observe notamment que les saisons sans épisode de floraison marqué ($\text{Max_Flo_Max} \leq 1$) sont plus fréquentes sur le tronc que dans la couronne, avec 38,3 % et 26,5 % de saisons sans floraisons respectivement. À l'inverse, les notes d'intensité de floraison élevées (4 ou 5) sont plus souvent observées dans la couronne que sur le tronc.

Les fréquences d'observations des différentes notes maximales varient significativement entre les saisons A et B pour les observations sur le tronc, tandis que les différences entre saisons A et B ne sont pas significatives pour les floraisons dans la couronne (test de Wilcoxon).

b) Durée des épisodes floraux

Une seconde série d'analyses des données de floraison examine le temps que chaque arbre a passé en épisode floral (ou "durée des floraisons"). Pour cela, nous avons calculé, pour chaque arbre et chaque saison, la fréquence des semaines durant lesquelles des intensités de floraison supérieures à 1 ont été relevées, pour les floraisons sur le tronc (%_sem_T) et sur la couronne (%_sem_C). Le pourcentage total de semaines passées en épisode floral au cours des quatre années de l'étude a également été calculé pour les troncs (%_sem_T_Tot) et pour les couronnes (%_sem_C_Tot). Par ailleurs, la fréquence de semaines passées en épisode floral au cours de l'étude, quelle que soit la position de la floraison, a

été calculée pour chaque cacaoyer (%_sem_tot). Les distributions des fréquences de semaines en épisode floral, selon la position sur le tronc ou la couronne et selon les saisons A et B, sont présentées dans la Figure 33.

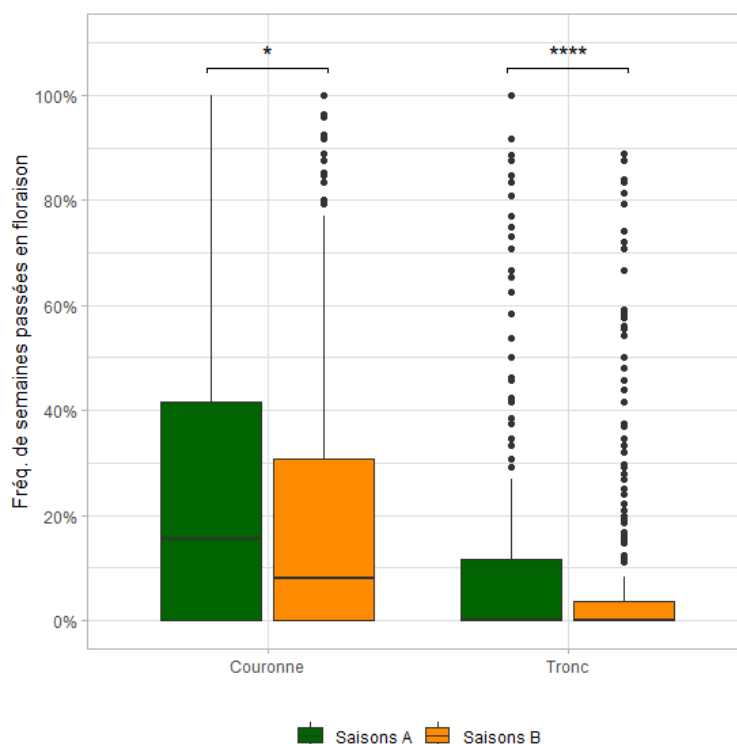


*Figure 33: Distribution des fréquences de semaines passées en épisodes floraux, pour chaque arbre durant chaque saison A et B, pour les observations de floraisons dans les couronnes et sur les troncs. Chaque boxplot a été établi pour 114 arbres x 4 saisons= 456 valeurs de fréquences (saisons A et B en vert et orange, respectivement). 100% indique que l'arbre a fleuri durant la saison entière. Les comparaisons des distributions de valeurs entre saisons A et B ont été réalisées avec des tests de Wilcoxon (p.value : * <0.05 ; ** <0.01 ; *** < 0.001).*

Les durées de floraison sont significativement plus faibles sur le tronc que dans les couronnes (test de Wilcoxon, $p < 0.001$), avec en moyenne 9 % et 23 % des semaines d'une saison passées en épisode floral marqué sur les troncs et dans les couronnes, respectivement. La figure montre également des asymétries très marquées dans les valeurs de durée de floraison sur le tronc, et les saisons sans épisode floral marqué sur le tronc ont été très fréquentes. Au cours de l'étude, 75 % et 92 % des cacaoyers ont présenté au moins une saison sans épisode floral notable dans la couronne et sur le tronc, respectivement.

Tant dans les couronnes que sur les troncs, les durées de floraison au cours des saisons A sont significativement plus élevées qu'au cours des saisons B (test de Wilcoxon, $p < 0.05$ pour les couronnes et $p < 0.001$ pour les troncs). Les saisons sans épisode floral notable sur le tronc représentaient 62 % et 73.5 % des observations pour les saisons A et B, respectivement.

c) Production de cabosses

La distribution des individus classés par moyenne annuelle de production de cabosses, ainsi que la contribution relative des individus de chaque classe à la production totale (somme des productions de fruits dans la classe ramenée au total de fruits produits par la population) sont présentées dans la Figure 34.

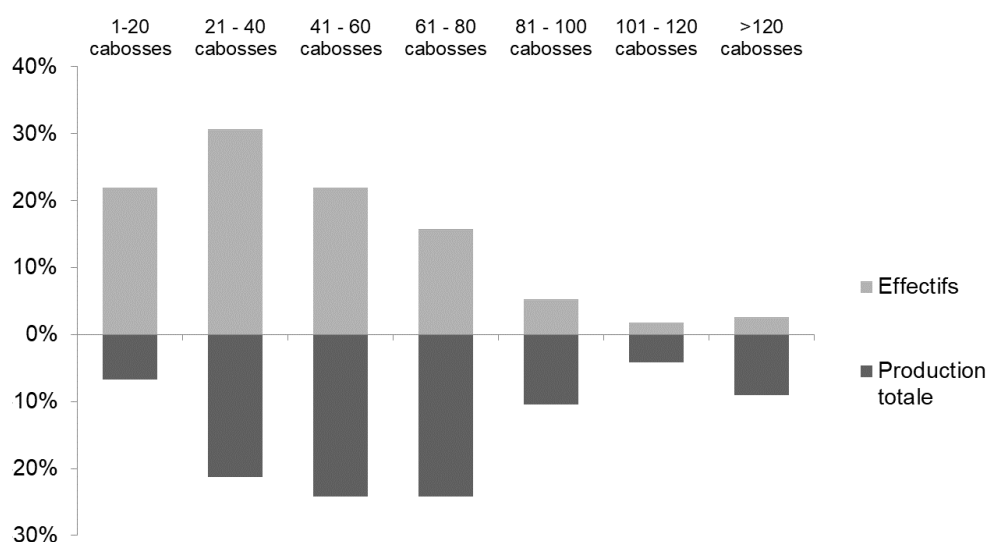


Figure 34: Fréquences de distributions des cacaoyers en classes de production moyenne annuelle de cabosses et contributions de chaque classe à la production totale de cabosses de la population d'étude (% de la production totale).

Les moyennes de production annuelle de cabosses dans notre population d'étude varient de 2 à 163 cabosses par an, avec une moyenne de 44 cabosses par arbre et par an. Cependant, on observe une forte asymétrie des niveaux de production entre les arbres (coefficient de variation = 66 %, asymétrie de Pearson = 1,46), 53 % des arbres produisant moins de 41 cabosses par an et seulement 5 % des arbres en produisant plus de 100 par an. Cette distribution asymétrique et l'importante dispersion des niveaux de production individuels entraînent des déséquilibres importants dans la contribution des arbres à la production totale du verger. Dans notre échantillon, bien que les cacaoyers aient été sélectionnés dans les zones les moins dégradées du verger d'étude, les arbres de la classe de production la plus basse (1-20 cabosses par an) représentent 23 % de la population mais ne contribuent qu'à hauteur de 7 % à la production totale de fruits. À l'inverse, les 10 % d'arbres les plus productifs assurent 25 % de la production de fruits. L'observation des valeurs de production de fruits pour chaque saison révèle des productions significativement plus faibles en saison A qu'en saison B (test de Wilcoxon, $p < 0,001$), avec des moyennes de 14,6 et 29,2 fruits produits par saison, respectivement (voir Tableau 1 de l'article 1). Dans chaque saison, les distributions des valeurs de production sont très dispersées et asymétriques, avec des coefficients de variation de 112 % et 86 % pour les saisons A et B, respectivement (voir Tableau 1 de l'article 1).

d) Relations entre paramètres de floraison et production de cabosses

Afin d'étudier les liens entre les stratégies de floraison des cacaoyers et les niveaux de fructification associés, nous avons analysé les effets des deux paramètres de floraison : la note d'intensité maximale et la fréquence des semaines passées en épisodes floraux, sur le nombre de cabosses récoltées au cours de la saison suivante. Les effets des paramètres de floraison ont d'abord été étudiés sur l'ensemble des quatre années de l'étude. La Figure 35 présente les relations entre l'intensité maximale de floraison observée sur chaque arbre au cours de l'étude (floribondité) et la fréquence des semaines passées en épisode floral par arbre sur ces quatre années. Le nombre de cabosses par arbre est également représenté sur la Figure 35, illustré par la surface des points.

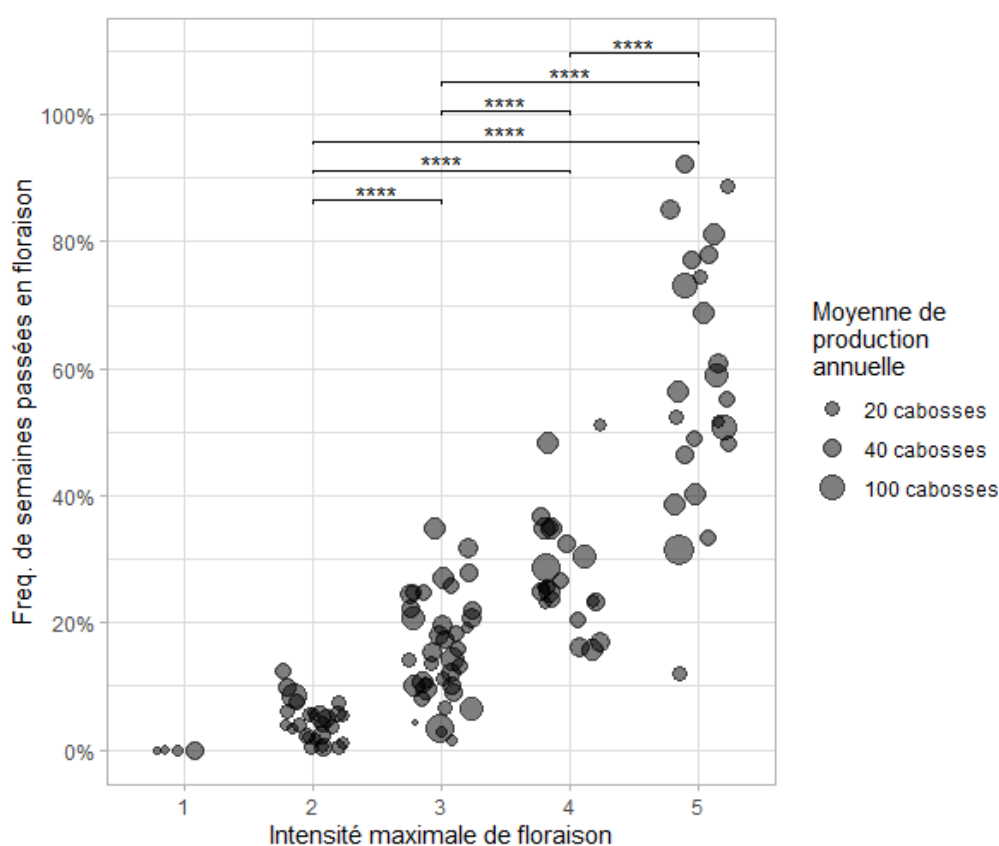


Figure 35: Relation entre l'intensité maximale de floraison relevée au cours de l'étude (ordonnées), le temps passé en floraisons (abscisse) et la moyenne de production annuelle de cabosses (surface de chaque cercle). Les comparaisons des valeurs de temps passé en floraison pour chaque valeur d'intensité maximale de floraison ont été menées avec des tests de Wilcoxon (**** = $p.value < 0.001$)

On observe une relation forte entre les deux paramètres de floraison sur l'ensemble des quatre années d'étude. Les fréquences de semaines en floraison augmentent significativement avec la note maximale d'intensité de floraison observée au cours de l'étude : plus un arbre est floribond, plus il passe de temps en floraison. Par ailleurs, seuls les arbres les plus floribonds (avec une note maximale de floraison de 5) ont enregistré des fréquences de semaines passées en épisodes floral supérieures à 50

%, atteignant jusqu'à 92 %. Le graphique montre en revanche qu'il n'existe pas de relation apparente entre la durée ou l'intensité des floraisons et la moyenne de production de cabosses.

Pour étudier les effets des paramètres de durée et d'intensité de la floraison sur le tronc et dans la couronne au cours d'une saison (%_sem_C, %_sem_T, Max_Flo_C, et Max_Flo_T) sur la production de la saison suivante (N_Pods_N+1), nous avons utilisé des modèles de régression linéaire. Les modèles ont été ajustés à l'aide de la fonction « glm.nb » (package MASS), qui permet de spécifier des paramètres de distribution non normaux dans les modèles linéaires, en raison de la distribution très asymétrique de la variable dépendante (N_Pods_N+1), qui suit une distribution de type binomiale négative. Les effets des prédicteurs ont d'abord été testés individuellement, puis en considérant les interactions entre les deux variables d'intensité et de durée pour les observations sur le tronc. Le modèle parcimonieux retenu est celui sans interactions entre prédicteurs : *Model_Flo <- glm.nb (N_Pods_N+1 ~ %_sem_C + %_sem_T + Max_Flo_C + Max_Flo_T)*. Le détail des résultats du modèle sont présentés dans l'Annexe 1.

Ce modèle met en évidence des effets significatifs de la durée des floraisons dans la couronne ($p < 0,001$) et sur le tronc ($p < 0,05$), ainsi que de la note d'intensité de floraison sur le tronc ($p < 0,001$). Ces résultats montrent que les paramètres de durée et d'intensité des épisodes floraux sont tous deux associés à la production au cours de la saison suivante. Cependant, le modèle présente de faibles qualités prédictives, avec un pseudo-coefficient de détermination de 0,15 (R^2 de vraisemblance maximale ; Cox and Snell, 1989), indiquant qu'une grande part de la variabilité des niveaux de production n'est pas expliquée par ces deux paramètres de floraison.

Compte tenu de l'influence des variables de durée et d'intensité des floraisons sur la production de la saison suivante, deux indices synthétiques saisonniers de floraison ont été calculés (voir M&M, 2.A) pour les séries d'observations de notes de floraison sur le tronc et dans la couronne des cacaoyers : Surf_Flo_T et Surf_Flo_C. Les effets de ces deux indices sur la production de la saison suivante ont été testés à l'aide de modèles linéaires paramétrés pour des distributions binomiales négatives, à la fois individuellement et en interaction. Le modèle parcimonieux retenu prend en compte les interactions entre les deux facteurs : *Model_Surf_Flo <- glm.nb (N_Pods_N+1 ~ Surf_Flo_C * Surf_Flo_T)*. Le détail des résultats de ce modèle est présenté en Annexe 2.

Les résultats montrent des effets significatifs des deux indices et de leur interaction sur la production de la saison suivante ($p < 0,001$). Ce modèle présente un pseudo-coefficient de détermination de 0,19 (R^2 de vraisemblance maximale ; Cox et Snell, 1989), supérieur à celui du modèle basé sur les valeurs d'intensité maximale et de durée des floraisons considérées séparément.

e) *Discussion des résultats*

Les résultats des analyses exploratoires de nos données de floraison concordent en grande partie avec les références trouvées dans la littérature. Nos observations de floraisons plus longues en saison A qu'en saison B sont cohérentes avec les dynamiques de floraison attendues en Côte d'Ivoire, où une saison principale de floraison est généralement observée en saison A (Mossu *et al.* 1981; Lachenaud 1991). Nos observations de floraisons plus courtes et moins intenses sur le tronc en saison B rejoignent celles d'Adjalo et al. (2012), qui ont constaté au Ghana une réduction drastique des floraisons pendant la petite saison des pluies de septembre à novembre, avec des fleurs principalement situées dans la couronne, tandis que les troncs restent presque dépourvus de fleurs. Nos observations sont cependant moins marquées, car des épisodes de floraison ont tout de même été relevés sur les troncs durant la saison B et pendant la période de septembre à novembre.

Nos analyses révèlent également des différences significatives entre les floraisons sur le tronc et sur les branches, en termes de durée et d'intensité des épisodes floraux observés. La floraison sur le tronc est souvent « diffuse » (note max < 1), et 67,5 % des relevés indiquent l'absence d'épisode floral marqué sur le tronc au cours de la saison. Tout au long de l'étude, nous avons également constaté une forte hétérogénéité des floraisons entre les branches au sein des couronnes. C'est justement en réponse à cette observation que nous avons opté pour un système de notation des intensités de floraison à l'échelle de la couronne, plutôt que pour des comptages de fleurs sur un échantillon de branches dans l'arbre. Cette observation contraste cependant avec d'autres études, qui présentent la floraison comme synchrone et homogène au niveau du tronc ou de la branche (Adjalo et al. 2012), voire de l'arbre entier (Mossu *et al.* 1981).

L'analyse de la production révèle une moyenne de 44 fruits par an, un niveau de production moyen en cacaoculture. Une proportion significative de ces fruits a été perdue avant d'atteindre la maturité : environ 15 % des fruits récoltés durant l'étude étaient dégradés, pourris ou endommagés par des rongeurs. Il est cependant important de noter que, dans notre étude, ces productions de fruits sont utilisées en tant qu'indicateur de l'investissement reproductif de l'arbre. Les valeurs de production de fruits observées dans cette étude peuvent donc différer considérablement des rendements en cacao commercialisables entre individus et entre saisons, en raison des variations dans les taux de perte de fruits, les tailles des fruits récoltés, et les facteurs de remplissage des fruits (nombre et poids des fèves), qui dépendent en partie du génotype.

Les différences significatives de production de fruits entre les saisons A et B correspondent bien à la dynamique de production saisonnière attendue du cacaoyer en Côte d'Ivoire, structurée autour d'une grande et d'une petite récolte, qui correspondent respectivement aux saisons B et A de notre étude.

Les observations d'hétérogénéité, d'asymétrie et de dispersion des valeurs de production de fruits dans notre population d'étude concordent avec la littérature (Cunningham and BurrIDGE 1959; Bartley 1970; Lockwood 1976; Enríquez *et al.* 1987; Irizarry and Rivera 1998; Sounigo *et al.* 2005; Adomako and Adu-Ampomah 2005; Wibaux, Konan, *et al.* 2017). Globalement, les variations que nous avons relevé sur les traits de floraison et de production s'alignent avec celles rapportées dans d'autres études, souvent menées sur des essais variétaux, qui mettent en évidence d'importantes variations dans les stratégies de floraison et les niveaux de production entre cacaoyers de différents génotypes (Boyer 1970; Lockwood 1976; Mossu *et al.* 1981; Sari and Susilo 2015; Restrepo *et al.* 2017) ainsi qu'entre individus au sein de populations cultivées en mélanges génétiques (Bartley 1970; Wibaux, Konan, *et al.* 2017).

Nos analyses ont également mis en évidence une forte relation positive entre la durée et l'intensité des floraisons chez les cacaoyers de notre étude. Les individus présentant des capacités florifères faibles montraient également des durées d'épisodes floraux plus courtes, confirmant un lien positif entre capacité florifère et durée des floraisons. Ce lien entre intensité et durée est partiellement lié au génotype des cacaoyers, lequel est aussi associé à la capacité d'auto-compatibilité pollinique de l'arbre (Lockwood 1977; Mossu *et al.* 1981; Alvim 1984; Lachenaud 1991). Cette relation a déjà été observée dans des populations de génotypes d'origines variées et s'explique en partie par la stratégie reproductive de certains parents "sauvages", plusieurs d'entre eux ayant co-évolué dans le bassin endémique de l'espèce (Bartley 2005). Ainsi, on attribue généralement aux génotypes classés comme "bas-amazoniens" (clusters génétiques "Amelonado" et "Guiana") et "Criollo" une forte capacité d'auto-compatibilité pollinique. Ces génotypes possèdent souvent de bonnes aptitudes à la pollinisation croisée et se distinguent par des taux de nouaison élevés, en comparaison aux groupes génétiques à auto-incompatibilité plus marquée. Les génotypes auto-compatibles ont tendance à adopter des stratégies florales avec des épisodes de floraison courts et peu intenses, optimisant les possibilités d'auto-fertilisation tout en évitant une surcharge de fruits (Bartley 2005). Inversement, les populations auto-incompatibles manifestent des stratégies reproductives opposées, avec des floraisons étalées et parfois très abondantes, ce qui maximise les chances de pollinisation croisée (Bartley 2005). L'auto-compatibilité pollinique du cacaoyer est un mécanisme complexe, sous le contrôle de plusieurs gènes et lié aux mécanismes de floraisons et de flétrissement (avortement) des chérelles (Lanaud 1987; Lanaud *et al.* 2017). L'observation de stratégies de floraisons contrastées dans notre population d'étude pourrait en partie s'expliquer par ces mécanismes génétiques, en lien avec l'hétérogénéité génétique au sein des populations de descendance hybrides, caractéristique de la majorité des vergers ivoiriens (Pokou *et al.* 2010).

Enfin, nos analyses montrent des effets importants de la durée et de l'intensité des floraisons au cours d'une saison sur la production de fruits de la saison suivante. Ces résultats illustrent les rôles complémentaires joués par l'intensité et la durée des épisodes floraux dans la définition des stratégies de floraison du cacaoyer. Le calcul des deux indices saisonniers de floraison (Surf_Flo_C pour la couronne et Surf_Flo_T pour le tronc) permet d'obtenir des variables synthétiques représentant l'investissement reproductif de l'arbre, quelle que soit la stratégie de floraison adoptée par l'arbre, avec des épisodes floraux plus ou moins intenses et longs.

Les modèles linéaires créés pour tester les effets de ces paramètres de floraison sur la production permettent de détecter des effets significatifs mais expliquent une faible part de la variabilité des productions au sein de la population étudiée. Compte tenu de la variabilité phénotypique observée dans les stratégies de floraison, il est probable que les arbres de notre échantillon présentent également des différences en matière de fertilisation et de nouaison, des caractères au déterminisme génétique important (Bartley, 2005 ; Lachenaud, 1991). Une part de la variation de production, non expliquée par les paramètres de floraison, pourrait ainsi être liée à ces variations endogènes d'aptitude à la fructification. En réponse à ces facteurs de variation individuelle entre cacaoyers, nous avons choisi de standardiser les valeurs des indices de floraison et de production pour chaque individu dans la suite de nos travaux, afin d'étudier les variations saisonnières de la reproduction du cacaoyer (section suivante).

- B. Article 1 : Caractérisation des variations saisonnières de floraison et fructifications chez des cacaoyers productifs de populations en mélange de descendance

ARTICLE 1: Does seasonal flowering and fruiting patterns of cacao only depend on climatic factors? The case study of mixed genotype populations in Côte d'Ivoire.

Thomas WIBAUX, Frédéric NORMAND, Rémi VEZY, Jean-Baptiste DURAND and Pierre-Éric LAURI

Publié au journal "Scientia Horticulturae" (Volume n°337, 1 Novembre 2024, 113529)

observés entre saisons successives, sur une population de cacaoyers échantillonnée dans une parcelle de production d'une exploitation industrielle de cacao ivoirienne. Les cacaoyers y ont été plantés à partir de graines de mélanges de descendance. L'étude examine d'abord les variations entre les cacaoyers pour chaque saison, puis, pour chaque cacaoyer, les variations entre saisons successives. Les analyses portent sur des indices de floraison calculés à partir des observations hebdomadaires d'intensité de floraison sur le tronc et dans la couronne, ainsi que sur les comptages des fruits produits chaque saison. Deux indices, quantifiant respectivement l'amplitude et la structure des variations saisonnières de floraison et de production, ont été utilisés pour étudier les rythmes saisonniers de reproduction.

Liste des figures de l'article et correspondance avec les numéros dans l'article :

Figure 36: Article 1 - Fig. 1. Photos of cacao axis bearing flowers and associated visual rating of flowering intensity from 1 to 5.

Figure 37: Article 1 - Fig. 2. Violin plots of the seasonal distributions of values for (A) crown flowering index, (B) trunk flowering index and (C) pod production among a mixed-genotype cacao trees population.

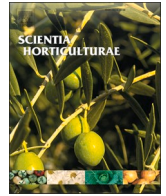
Figure 38: Article 1 - Fig. 3. Values of standardized data, seasonal averages and linear regressions of seasonal averages on seasonal values of cumulative rainfall for (A) crown flowering, (B) trunk flowering and (C) pod production, and (D) values of standardized data of pod production and linear regressions of seasonal averages on cumulative rainfall during the previous season.

Figure 39: Article 1 - Fig. 4. Correlation matrix of standardized data for the seasonal trunk flowering index, crown flowering index and pod production during the flowering season (n) and during the consecutive season (n+1).

Figure 40: Article 1 - Fig. 5. Relationships between descriptors BBI_res_norm (x-axis) and Auto.cov (y-axis) for (A) crown flowering, (B) trunk flowering and (C) pod production, calculated for each tree over eight successive seasons.

Figure 41: Article 1 - Fig. 6. Correlations between total pod production over the eight seasons and (A) irregularity index (BBI_res_norm) or (B) alternation index (Auto.cov) calculated for the variables (1) crown flowering index, (2) trunk flowering index and (3) pod production.

Figure 42: Article 1 - Fig. 7. Correlations between (A) the irregularity index (BBI_res_norm) and (B) the alternation index (Auto.cov) for (1) crown flowering and pod production, (2) trunk flowering and pod production, and (3) crown and trunk flowering.



Research Paper

Does seasonal flowering and fruiting patterns of cacao only depend on climatic factors? The case study of mixed genotype populations in Côte d'Ivoire

Thomas Wibaux^{a,b,c,*}, Frédéric Normand^{d,e}, Rémi Vezy^{f,g}, Jean-Baptiste Durand^{f,g}, Pierre-Éric Lauri^a

^a CIRAD, UMR ABSys, Montpellier F-34398, France

^b ABSys, University of Montpellier, CIHEAM-IAMM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

^c CEA-CCBAD, Félix Houphouët-Boigny University, Bingerville, Côte d'Ivoire

^d CIRAD, UPR HortSys, Saint-Pierre, La Réunion F-97455, France

^e HortSys, University of Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

^f CIRAD, UMR AMAP, Montpellier F-34398, France

^g AMAP, University of Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Montpellier, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Alternation descriptors

Cauliflory

Seasonal rainfall

Irregular bearing

Mixed genotypes population

Phenology

ABSTRACT

Theobroma cacao, a tropical cauliflorous fruit tree, typically produces flowers and fruits twice a year and exhibits alternate harvesting patterns over consecutive six-monthly seasons in regions with bi-modal rainfall distribution, such as Côte d'Ivoire. This study investigated seasonal variations in flowering and fruiting among trees in populations of mixed cacao genotypes. The intensities of crown and trunk flowering and pod production were monitored for eight consecutive six-monthly seasons on 114 adult cacao trees grown from seedlings. We investigated distributions of seasonal flowering and fruiting values, relationships between flowering and pod production, and the effects of seasonal cumulative rainfall. The patterns of seasonal flowering and fruiting series were analyzed using two descriptors: the first distinguishing between regular and variable patterns, and the second analyzing the structure of such variability, classifying it as either irregular or alternating. Despite being subjected to similar climate and agronomic management, individual trees exhibited highly variable flowering and fruiting behaviors within each season, as well as variable patterns of flowering and fruiting across seasons. Seasonal alternate fruiting on a population scale masked highly variable patterns among trees, and only 19 % of the trees exhibited marked alternate fruiting patterns. Variations in pod production on a tree scale were mainly related to variations in trunk flowering. Endogenous factors seemed to control seasonal variations in flowering and fruiting, even though exogenous factors, both climatic and agronomic, could structure flowering and fruiting patterns at the orchard scale.

1. Introduction

Cacao (*Theobroma cacao*) is a tropical tree cultivated for its fruits, called pods, and its seeds are used in the chocolate and cosmetics industries. The species is native to the Amazonian rainforest and displays cauliflory and ramiflory reproductive development, which results in a scattered distribution of flowers on the tree trunk and branches (Bell and Bryan, 1991). Inflorescences develop at the leaf or leaf scar axil on a persistent bud complex commonly called “flower cushions” (Alvim,

1984; Bell and Bryan, 1991). Each inflorescence bears several flower buds and a single tree can produce up to 100 000 flowers annually (Alvim, 1984; Lachenaud, 1991). The number of flowers produced by a tree, flower fertility, fruit set rate and length and periodicity of flowering events are highly variable between cultivars (Alvim, 1984; Lachenaud, 1991). These variations in flowering features are usually attributed to the degree of sexual self-compatibility, which is under genetic control (Boyer, 1970; Mossu et al., 1981; Omolaja et al., 2009; Restrepo et al., 2017). Variations in reproductive traits within trees have also been

Abbreviations: NA

* Corresponding author at: CEA-CCBAD, Université Félix Houphouët-Boigny, Bingerville, Côte d'Ivoire.

E-mail address: thomas.wibaux@cirad.fr (T. Wibaux).

<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113529>

Received 28 March 2024; Received in revised form 25 July 2024; Accepted 25 July 2024

Available online 7 August 2024

0304-4238/© 2024 The Author(s). Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

reported. Pollination rate, fruit set, fruit survival rate and fruit weight are greater on trunks than on branches (Cortez, 2009; Melnick, 2016; Warren et al., 1997). It is also common to observe asynchronous flowering and fruiting events on cacao trees, whether between trunk and branches, or between flower cushions (Adjaloo et al., 2012; Claus et al., 2018).

Literature on the flowering phenology of cacao trees is scarce, and most studies have focused on the effects of climatic factors. Strong correlations between flowering phenology and annual distributions of rainfall, temperature and radiation have been reported in various climates and for different cultivars (Adjaloo et al., 2012; Alvim, 1984; Owusu et al., 1978; Sale, 1970, 1969). Rainfall, or soil moisture, are often presented as the most critical factors controlling the timing and intensity of flowering (Adjaloo et al., 2012; Almeida and Valle, 2007; Alvim, 1993). In regions subjected to seasonal drought, flowering is usually inhibited during drought, and rainfall following the dry period triggers intense flowering episodes. In this case, rainfall distribution determines the onset and distribution of flowering episodes throughout the year (Bridgemohan et al., 2017; Restrepo et al., 2017). However, in tropical regions with well-distributed rainfall and low variations in temperature, a cacao orchard can flower and produce throughout the year, though it is established that individual trees usually maintain a rhythmic and alternate vegetative and reproductive phenology (Alvim, 1966; Sale, 1970). As a result, standard phenological models are often calibrated for each cacao producing region, based on the specific climate and the behavior of cacao cultivars grown in the area. In Côte d'Ivoire, where almost half of the world's cocoa is produced, production follows a biannual distribution model, which consists of two distinct and uneven harvesting seasons, known as "main-crop" and "mid-crop" harvests ("*Grande et Petite Traites*"). This pattern follows the bimodal rainfall climate found in the southern part of the country, where most of the cocoa is produced (Brou et al., 2003; Coulibaly et al., 2019). In this model, flowering peaks in the wettest months and subsequent fruiting fluctuates accordingly, i.e., the major flowering season and "mid-crop" harvest happen during the main rainy season, whereas the minor flowering season and "main-crop" harvest happen during the minor rainy season. This pattern constitutes a case of irregular bearing, structured in marked alternation between high and low reproductive seasons, under the control of climate.

Irregular bearing, i.e., irregular fruiting between consecutive reproductive events, is a frequent feature of fruit tree species. An inclination towards irregular bearing is partly controlled by genetics, and cultivars of species subjected to irregular bearing can exhibit various patterns of irregularity (Lauri et al., 1995). As a result, bearing patterns are essential criteria for varietal selection and are often studied in fruit tree breeding programs for either temperate (Laurens et al., 2000) or tropical species (Cilas et al., 2011). However, the bearing pattern of a specific cultivar is not absolute. It may differ or fluctuate depending on environmental conditions, tree management practices and individual tree features, such as age or health status (Lauri et al., 1997, 1995; Monselise and Goldschmidt, 1982). Abiotic factors are usually involved in the reproductive phenology of perennial fruit species, such as temperature, photoperiod, or water stress (Smith and Samach, 2013). However, endogenous factors such as carbon status, carbon to nitrogen ratio and hormonal balance also seem to be involved in irregular bearing (Capelli et al., 2021). Competition between vegetative and reproductive tree compartments is especially involved in alternate bearing, the specific case of irregular bearing with an alternation of heavy and low yields in consecutive reproductive events, be it on an annual scale or not (Monselise and Goldschmidt, 1982).

In cacao, the role of endogenous factors in controlling flowering phenology is often overlooked, as climate and rainfall patterns are presumed to be the main driving factors (Boyer, 1970). However, reports of endogenously controlled cacao flowering and fruiting rhythmicity exist. Cacao exhibits rhythmic flowering phenology under constant climatic conditions, suggesting an endogenous control of

flowering (Sale, 1970, 1969), with the duration of the flowering episode and the duration between consecutive flowering episodes depending on the genotype (Sale, 1970; Valle et al., 1990). Hutcheon (1981) demonstrate a strong inhibitory effect of fruit load on cacao tree flowering in the same cycle, leading to alternate patterns of high and low production between consecutive reproductive cycles. Girdling and fruit thinning induce recurrent flowering (Alvim, 1984). Vegetative events, such as flushing or root and cambial growth, also negatively impact cacao tree flowering (Almeida and Valle, 2007; Alvim, 1984; Glendinning, 1966; Hutcheon, 1981; Valle et al., 1990). It can thus be presumed that seasonal flowering and fruiting irregularity of cacao might be under the control of both exogenous (climatic and/or cultural practices) and endogenous factors.

In West Africa, cacao orchards are almost exclusively grown from seedlings of either a mix of selected hybrids, or germplasm of unknown parentage, i.e., mixed genotypes, and several studies have reported high levels of tree-to-tree variability in reproductive behavior (Adjaloo et al., 2012; Boyer, 1970; Mossu et al., 1981; Sounigo et al., 2005; Wibaux et al., 2018). We put forward the hypothesis that seasonal reproductive patterns may vary between trees in a given orchard of mixed genotypes. In order to investigate this hypothesis, we analyzed series of seasonal flowering and pod production data across four consecutive years, i.e., eight reproductive events, on a sample of cacao trees from an industrial cacao orchard in Côte d'Ivoire. Our objectives were to (1) investigate the variation in seasonal flowering and fruiting at the scale of a population of mixed genotypes and examine the possible link with seasonal cumulative rainfall, (2) determine the patterns of seasonal flowering and fruiting at the scale of individual trees from the population, and (3) investigate the relationships between trunk and crown seasonal flowering and fruiting patterns. Our discussion focuses on the respective roles of endogenous and exogenous controls of flowering and fruiting patterns at tree and orchard scales, and the consequences for crop management.

2. Material and methods

2.1. Plant material

The study took place in a commercial cacao plantation located in the region of Gagnoa (Centre-West of Côte d'Ivoire). The plantation comprised various cacao orchards of different ages and cropping systems. The orchard selected for the study was composed of cacao trees planted in 2010 under full sun, in lines and rows at a regular spacing of 3 m x 3 m. Individual trees were grown from seedlings of unclear parentage, provided by a technical institute at the time of planting. The population was supposedly composed of a mix of hybrids between Upper Amazon and Lower Amazon or African Trinitario parental genotypes, as usually found in the region (Pokou et al., 2006). Each tree was therefore genetically unique, and we refer hereafter to the population as "mixed genotypes". In the following we refer to individual cacao trees from our sample as "trees" or "individuals". Trees were over 7 years old at the beginning of the study and had already achieved a well-established flowering and fruiting behavior. Agronomic management followed recommended practices. Each tree was fertilized once a year in April with 150 g of 0–23–18 NPK fertilizer complemented with micronutrients. Trees were heavily pruned every year during February–March, after the return of precipitation following the dry season, to reduce foliage density and avoid excessive competition with neighboring trees. Maintenance pruning and sanitary operations on the trees were performed once every month to maintain a single trunk and a single crown of 2 to 5 healthy scaffold branches. Sanitary treatments with insecticides were usually performed in June–July and again in December–January, and fungicides were applied in September–October. The timing, dosage, and recurrence of sanitary treatments were rationalized depending on pest dynamics and could vary between seasons, but all management operations were applied synchronously and homogeneously at the orchard scale.

One hundred and twenty trees were sampled in a continuous 5 ha plot. A rational sampling strategy was chosen in order to avoid sampling bias while limiting the effects of biological constraints. Six areas with a low incidence of pests and diseases and tree mortality were identified in the plot. Twenty neighboring trees were selected in each area. Six trees died during the study and were removed from the sample, leaving 114 trees for data analysis. Considering the small size of the selected plot, climatic differences between the sample areas, such as rainfall, temperature and irradiance dynamics, were considered negligible.

2.2. Data collection

Flowering intensity and pod production were observed weekly on the trees from 1 December 2017 to 31 December 2021. Cacao flowering is usually monitored by either counting flowers on sections of trunk and/or branches, or by collecting fallen flowers in traps before weighing or counting them. However, these standard methods are partial and catch only a share of the flowering of a tree, overlooking flowering events outside the monitored areas or traps. Considering our objective of surveying the dynamics of flowering on the whole crown and trunk of each tree, as well as the high frequency of data collection, we chose to adopt a method to score flowering intensity. Flowering intensity was monitored by weekly rating visual observations of mature flowers, i.e., at anthesis or close to anthesis, on trunk and crown separately. The visual scoring method was calibrated between successive observers over the 4-year period of the study. The rating of flowering intensity ranged from 0 (no mature flowers) to 5 (high frequency of active flower cushions, all bearing high numbers of open flowers). It is common in cacao to observe a few scattered flowers throughout the year, and studies usually distinguish between the continuous presence of a few flowers, and the noticeable flowering event resulting in intense development of flower cushions on sections of the branches or stem (Alvim, 1993). To differentiate between flowering episodes and continuous flowering, a rating of 1 was given when flowering was scarce, usually with a few scattered flowers, and a rating of 2 or higher was given when conspicuous flowering episodes were observed. A rating of 2 was given for observations of low frequency of active flower cushions with low numbers of open flowers; a rating of 3 was given for higher frequency of active flower cushions but with low numbers of open flowers; a rating of 4 was given for medium to high frequency of active flower cushions with both high and low numbers of open flowers; and a rating of 5 was given for high frequency of active flower cushions, all with high numbers of open flowers (Fig. 1).

The production data consisted of weekly counting of harvested pods at least 15 cm long, i.e., excluding wilted young pods ('cherelles'). Pods harvested from both trunk and crown were counted together in a single measurement of "pod production". Harvested pods included either ripe or damaged pods and their number represented the reproductive investment of the whole tree in pods. Although the sizes of harvested pods were monitored during data collection, we lacked information on the size of pods lost because of pests and diseases, which accounted for

about 15 % of total pod production. As a result, we chose to focus on the number of pods produced by the plant, as a function of reproductive investment, rather than yield descriptors that would account for the size or weight of the pods.

The delineation of seasons was made according to the reproductive cycling of the cacao trees in the study area (Brou et al., 2003; Coulibaly et al., 2019; Kassim et al., 2008). The first season of each year, or "Season A" (odd numbers in the results), ran from January to the end of June. It starts with a dry period (January-March), followed by the major rainy period (April-June), during which the "mid-crop" harvest and the main flowering peak of the cacao trees are usually observed. The second season of each year, or "Season B" (even numbers in the results), ran from July to the end of December. It usually starts with the minor dry period (July-August), followed by the minor rainy period (September-November). It is usually the "main-crop" cacao harvesting period and it includes the second flowering peak of the year. In the study, each 6-month season was considered as a functional phase of cacao flowering and fruiting, and consecutive seasons were considered without reference to the year.

Time series of weekly flowering intensity ratings showed very heterogeneous patterns among the trees. Depending on the tree, the floral episodes could be more or less intense and/or could be concentrated into a short timespan or spread over long periods (see appendices: Figs. A1 and A2). In order to combine both intensity and length of the flowering episodes in a single "seasonal flowering index" on a trunk and crown scale, we calculated the area under the flowering curve of each tree for each season n ($Surf_Flo_n$) as:

$$Surf_Flo_n = \sum_{t=1}^T \frac{N_Flo_t + N_Flo_{t+1}}{2} \quad (1)$$

where T is the total number of weeks in season n , and N_Flo_t and N_Flo_{t+1} are the rating of trunk or crown flowering intensity for weeks t and $t + 1$, respectively. With a maximum of 26 weeks in a season and a maximum flowering score of 5, $Surf_Flo_n$ values can range between 0 and 130.

For each tree and each season, we computed the sum of pods harvested throughout the season. The sum of all the pods produced per tree over the course of the study, i.e., total production over the eight seasons, was also calculated. Daily rainfall was monitored with a rain gauge located close to the cacao orchard. Seasonal cumulative rainfall was computed from this data.

2.3. Analysis of seasonal flowering and fruiting patterns

The seasonal flowering and fruiting patterns of each cacao tree were calculated around their linear trend over the eight seasons studied. The individual patterns could be either regular, alternating, or irregular. A pattern was considered regular when the variability around the trend was low. In this case, it was pointless determining the structure of the variability. Conversely, the pattern was variable when the variability

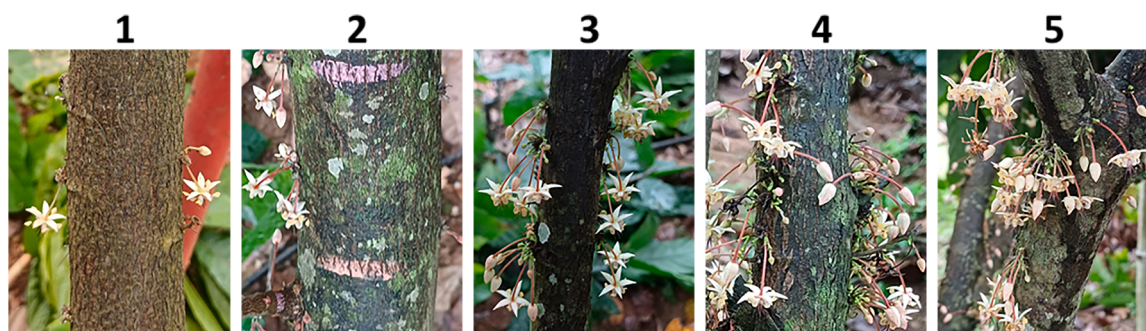


Fig. 1. Photos of cacao axis bearing flowers and associated visual rating of flowering intensity from 1 to 5.

around the trend was high. If the variability showed alternation between successive seasons, the pattern was alternating. If the variability had no regular structure, the pattern was irregular. We therefore needed two descriptors to characterize seasonal flowering and fruiting patterns, with one descriptor quantifying variability of the data around the linear trend, and the other characterizing the structure of that variability. The two descriptors were calculated for seasonal trunk and crown flowering indices, and for the seasonal pod production of each tree.

The first descriptor was derived from a classical “biennial bearing index” (BBI) that quantifies the variability of a variable (fruit number or weight) around the mean of a series of consecutive values (Wilcox, 1944). BBI has been adapted to quantify the variability of the residuals around the linear trend of a series of consecutive values of yield or flowering intensity, normalized by average yield or flowering intensity (Durand et al., 2013). The descriptor, called BBI_res_norm, was calculated in our study as:

$$\text{BBI_res_norm} = \frac{\sum_{t=2}^T |\varepsilon_t - \varepsilon_{t-1}| / (T - 1)}{\sum_{t=1}^T Y_t / T} \quad (2)$$

where Y_t and ε_t correspond to the value of the studied variable Y and the Gaussian residual from the linear trend in season t , respectively, and T is the total number of measurements (here $T = 8$ seasons).

This descriptor was used to discriminate between regular (values close to 0) and variable (higher values) patterns for the variable Y (Durand et al., 2013). Based on empirical observations of each individual series of data and in order to help in interpreting the results, BBI_res_norm value of 1 was set as an informative threshold to distinguish trees with significant variation around the trends (BBI_res_norm > 1). Calculation of the descriptor depended on the range of values achieved by the individual over the series of data, independently from the range of values observed in the rest of the population. BBI_res_norm was normalized by the average flowering index or pod production of the tree over the eight seasons, possibly leading to high BBI_res_norm values for trees that flowered or produced little, whereas the amplitude of variation around their trend was low in comparison with trees that displayed higher flowering or production. Thus, we need to also consider the average value of the variable when interpreting the calculated BBI_res_norm values. In the following we refer to this descriptor as “BBI_res_norm” or “variability descriptor”.

The second descriptor was computed from the seasonal residuals ε_t around the linear trend for each tree, to detect any alternating structure in the series. This corresponded to a negative correlation between consecutive residuals. This descriptor was calculated through a first-order autoregressive model performed on residuals ε_t :

$$\varepsilon_t = \gamma \times \varepsilon_{t-1} + u_t \quad (3)$$

Where u_t is the residual from the autoregressive model in season t . The autoregressive coefficient γ , called “Auto.cov” in our study, illustrated the dependency between consecutive residuals. Auto.cov values around 0 indicated the absence of autocorrelation between consecutive values of the series, and corresponded to an irregular structure of the variability around the trend. Values close to -1 indicated an alternating structure of the variability around the trend (Durand et al., 2013). Based on empirical observations of individual series, -0.7 was set as an informative Auto.cov threshold to distinguish trees with marked alternate patterns (Auto.cov < -0.7). In the following, we refer to this descriptor as “Auto.cov”, or “alternation descriptor”.

2.4. Data analysis

Graphics of data dispersion and dispersion statistics were used to describe the average trends and seasonal variability of trunk and crown flowering indices and pod production values over the eight seasons of the study. Considering the asymmetry of data distributions, non-

parametric Friedman and Nemenyi post-hoc tests were used to analyze the differences between the eight seasons for each variable. A Wilcoxon signed rank test was used to analyze differences between pairs of variables and between the A and B seasons for each variable.

Individual series of eight seasonal trunk flowering index, crown flowering index and pod production values were standardized using the z-score method, in order to correct the effects of individual variations in the analysis of relationships between variables. Linear regression models were used to analyze the effects of seasonal cumulative rainfall values on the flowering indices and pod production variables. Both visual representations of linear trends and interpretation of R^2 were used to comment on the relationships.

Pearson correlation tests were used to analyze the pairwise relationships between seasonal values of flowering indices on trunk and crown, and pod production over the same season and over the following season. Pearson correlation tests were also used to test the pairwise relationships between individual total pod production values over the eight seasons and BBI_res_norm and Auto.cov values calculated from pod production and flowering indices.

The various patterns of seasonal flowering and fruiting observed within the population were illustrated by the projection of each tree on the Auto.cov (y-axis) vs. BBI_res_norm (x-axis) plane. This graphical representation allowed differentiation between trees with (1) a regular pattern around the linear trend, i.e., BBI_res_norm values close to 0, in the left-hand part of the plane; (2) a variable and irregular pattern around the linear trend, i.e., high BBI_res_norm values (>1) and Auto.cov values over -0.7 , located in the center-right part of the plane; and (3) a marked alternating pattern around the linear trend, i.e., high BBI_res_norm values (>1) and Auto.cov values lower than -0.7 , in the bottom right-hand corner of the plane (see Fig. 5-C; Durand et al., 2013). Examples of trees with regular, irregular and alternating series of pod production are presented in Supplementary Materials (Fig. A3).

All statistical tests and graphic outputs were obtained using R software (R Core Team, 2022), with the R packages “stats” (version 4.2.0), “beanplot” (version 1.3.1), “graphics” (version 4.2.0), “ggplot2” (version 3.4.1) and “lmerTest” (version 3.1–3). The threshold for statistical significance for all mean comparisons was set at $P < 0.05$.

3. Results

3.1. Seasonal variability of cumulative rainfall, flowering, and pod production

Seasonal cumulative rainfall ranged from 575 to 843 mm during the study. The average values for the A seasons (January - June) and B seasons (July - December) were 702 mm and 694 mm, respectively, and were not significantly different (Table 1).

Individual values for the crown and trunk flowering indices ranged from 0 to 68.5 and 108 respectively (Fig. 2-A, 2-B and Table 1). The values of both indices were highly variable within each season, with coefficients of variation (CV) within seasons ranging from 48 % to 60 % for crown flowering, and from 52 % to 114 % for trunk flowering. There were significant differences between the eight seasons for both crown and trunk flowering. Average trunk flowering was significantly higher in the A season than in the B season, but there was no significant difference between A and B seasons for average crown flowering. Over the eight seasons, average crown flowering was significantly higher than average trunk flowering (Table 1).

Seasonal pod production values (Fig. 2-C) ranged from 0 to 183 pods per tree, with an average of 21.9 pods per tree over the eight seasons. Intra-seasonal variability was high, with CV between 75 % and 120 %, and distributions of values within each season were positively skewed. There were significant differences between seasons for pod production. There were significant differences between the average pod production in the A and B seasons, with average values of 14.6 and 29.2 pods per tree, respectively (Table 1).

Table 1

Range (Min-Max), mean and coefficient of variation (CV) for the crown flowering index, trunk flowering index and pods production for each season (1 to 8), for seasons A and B and for the 4 years of study (TOTAL). Cumul. rainfall = cumulative rainfall measured during the season. Av. = average value of cumulative rainfall over seasons A or B. Mean values among the eight seasons followed by the same lower-case letter are not significantly different (Nemenyi test). Mean values among seasons A and B followed by the same capital letters are not significantly different (T-test for Cumul. rainfall; Wilcoxon signed-rank test for the other variables).

	Cumul. rainfall (mm)	n	Crown flowering			Trunk flowering			Pod production		
			Min - Max	Mean	CV	Min - Max	Mean	CV	Min - Max	Mean	CV
Season 1	718	114	7.5 - 85.5	36.8 ^a	48 %	2 - 58.5	22.2 ^a	53 %	0 - 95	16.8 ^{bc}	120 %
Season 2	781	114	0 - 83.5	26.2 ^d	60 %	0 - 40	11.4 ^c	74 %	0 - 183	35.2 ^a	88 %
Season 3	656	114	2.5 - 74.5	22.8 ^e	51 %	0 - 46	13.1 ^c	56 %	0 - 111	17.8 ^b	103 %
Season 4	765	114	8 - 93.5	28.4 ^{cd}	52 %	0.5 - 52	13.3 ^c	81 %	1 - 95	27.2 ^a	75 %
Season 5	843	114	8.5 - 80.5	30.9 ^{bc}	45 %	6 - 58.5	23.5 ^a	52 %	0 - 51	10.3 ^c	99 %
Season 6	575	114	2 - 98	32.3 ^{ab}	50 %	0 - 62.5	12.9 ^c	114 %	0 - 167	30.9 ^a	83 %
Season 7	594	114	0 - 100.5	35.3 ^a	51 %	0 - 68.5	18.5 ^b	74 %	0 - 72	13.4 ^{bc}	106 %
Season 8	653	114	0 - 108	33.8 ^{ab}	57 %	0 - 62.5	13.4 ^c	107 %	0 - 133	23.5 ^a	84 %
A seasons (odd)	Av. 702 ^A	456	0 - 100.5	31.4 ^A	52 %	0 - 68.5	19.3 ^A	63 %	0 - 111	14.6 ^B	112 %
B seasons (even)	Av. 694 ^A	456	0 - 108	30.2 ^A	56 %	0 - 62.5	12.7 ^B	97 %	0 - 183	29.2 ^A	86 %
Total	–	912	0 - 108	30.8	54 %	0 - 68.5	16.0	79 %	0 - 183	21.9	102 %

3.2. Effect of rainfall on crown and trunk flowering and on subsequent pod production

Average values were calculated for each season on standardized crown flowering, trunk flowering and pod production data. The linear regression analysis between seasonal values of cumulative rainfall and average standardized values of crown flowering, trunk flowering and pod production yielded non-significant relationships (Fig. 3). In all cases, cumulative rainfall in the range of values recorded over our 4-year study did not explain the variations in seasonal average standardized values for the flowering indices and pod production. Data dispersion of each variable was high for each season, regardless of the value of cumulative rainfall. Both positive and negative standardized values were observed for each season, as illustrated by the dispersion of values above and below the dashed horizontal line set at $y = 0$. This indicates that trees responded both positively and negatively to every season, regardless of the level of rainfall recorded during the season, for both flowering on the trunk and crown, as well as pod production.

3.3. Relationships between flowering indices and pod production

Pairwise relationships between variables were tested on standardized data (7 seasons $\times$ 114 trees = 798 values) for crown and trunk flowering indices, pod production in the same season 'n' and pod production in following season 'n + 1' (Fig. 4). Trunk and crown flowering indices were positively correlated. Trunk and crown flowering indices were negatively correlated to pod production in the same seasons, and positively correlated to pod production in the following seasons. A negative correlation was observed between successive pod productions. The low but significant values of Pearson's correlation coefficient were probably related to the substantial dispersion of the data and the large sample ($N = 798$), increasing the statistical power of the test.

3.4. Joint distributions of BBI_{res_norm} and auto.cov–

The distributions of BBI_{res_norm} and Auto.cov calculated for the 114 cacao trees differed between the three studied variables (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$).

For crown flowering (Fig. 5-A), data distribution along the BBI_{res_norm} x-axis was grouped around a median value of 0.26, with values ranging from 0.10 to 1.04. The low values of BBI_{res_norm} indicated that crown flowering was rather regular over the eight seasons for all trees. Only one tree displayed a BBI_{res_norm} value over 1, and this tree also had the lowest value of crown flowering indices (see dot area on Fig. 5-A). BBI_{res_norm} is a normalized descriptor (Eq. (2)), which makes it very sensitive to low values. As a result, the calculation of BBI_{res_norm} for this individual yielded a high value, even though its crown flowering

indices were consistently low across the eight seasons, with low absolute variations between seasons. The distribution of data along the Auto.cov y-axis (Fig. 5-A) spread from -0.84 to 0.41 , with a median value of -0.12 . Trees displaying the lowest Auto.cov values also displayed low values for BBI_{res_norm}, corresponding to alternate patterns with low amplitudes of variations around the trend. Thus, these situations still corresponded to regular patterns.

For trunk flowering (Fig. 5-B), data distribution along the BBI_{res_norm} x-axis was more scattered than for crown flowering. The values ranged from 0.18 to 1.63, with a median of 0.64. Data distribution along the Auto.cov y-axis was also more scattered and displayed lower values than for crown flowering, ranging from -0.96 to 0.46 , and a median of -0.39 . Dispersion of individuals on the graph showed substantial variability in patterns of trunk flowering, with trees displaying regular, irregular and alternate patterns. Twenty-eight trees (25 %) displayed values over the empirical threshold of BBI_{res_norm} values > 1 . Among them, nine trees (8 %) were characterized by Auto.cov < -0.7 , corresponding to marked alternating individuals. Eighty-six trees (75%) were considered as regular for trunk-flowering, with BBI_{res_norm} < 1 .

For pod production (Fig. 5-C), data distribution along the BBI_{res_norm} x-axis was more scattered than for trunk flowering. Values ranged from 0.24 to 2.11, with a median of 0.95, illustrating less frequent regular patterns of pod production over the eight seasons. Auto.cov values varied in a range similar to trunk flowering, from -0.98 to 0.36 , but low Auto.cov values were more frequent, with a median of -0.57 . Fifty-two trees (46 %) displayed BBI_{res_norm} values > 1 . Among them, twenty-two trees (19 %) were characterized by Auto.cov < -0.7 , corresponding to marked alternating individuals. Sixty-two (54 %) trees were considered as regular producers with BBI_{res_norm} < 1 .

For each variable, the distribution of individuals along the BBI_{res_norm} vs Auto.cov plane followed a negative linear trend (Pearson's correlation tests, $P < 0.001$). Pearson's coefficients of correlation between BBI_{res_norm} and Auto.cov were -0.51 , -0.56 and -0.55 and the slopes of the linear regressions were -0.94 , -0.51 and -0.42 for crown flowering, trunk flowering and pod production, respectively (Fig. 5). These results indicated higher regularity of flowering on the crown as compared to flowering on the trunk, and more variable pod production on a whole-tree scale with, in the latter case, more individuals displaying alternate bearing.

3.5. Relationships between cumulative pod production over eight seasons and BBI_{res_norm} and Auto.cov values

A negative linear trend was found between the total pod production of trees over the eight seasons and BBI_{res_norm} for pod production (Fig. 6-A3), but the correlation was quite weak. In contrast, the correlations between the total pod production of trees over the eight seasons

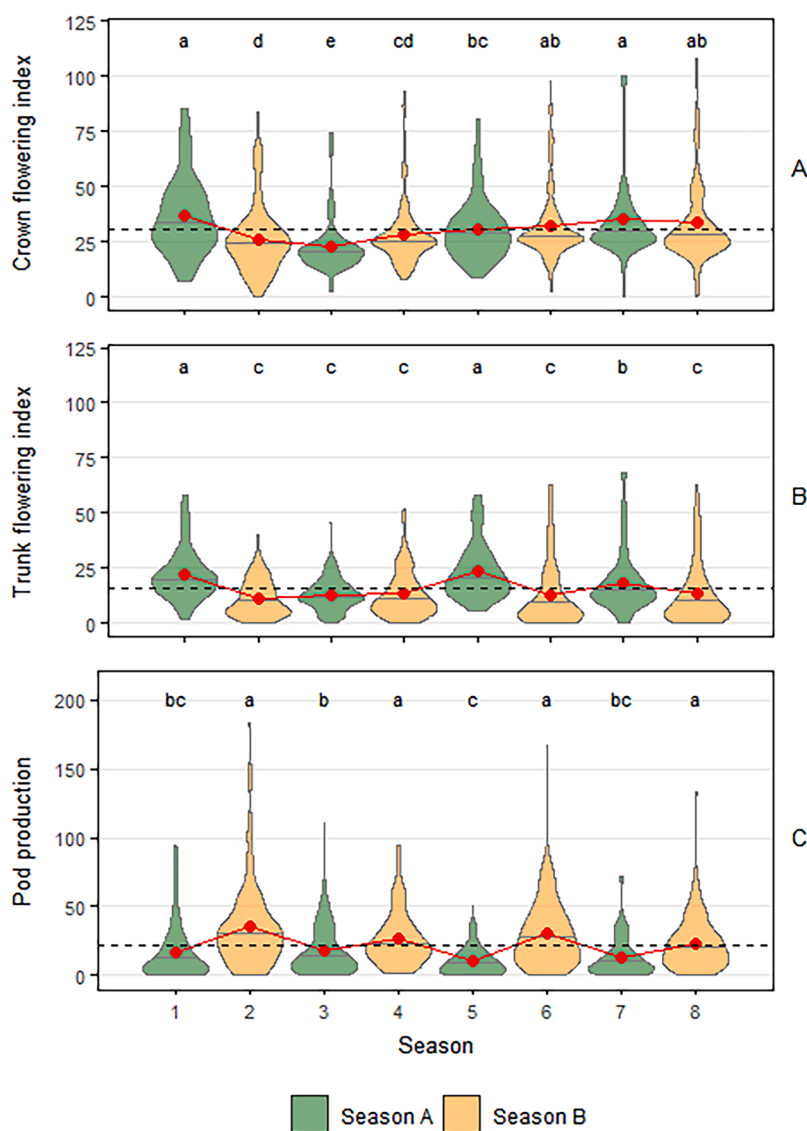


Fig. 2. Seasonal distributions of values for (A) crown flowering index, (B) trunk flowering index and (C) pod production among a mixed-genotype cacao trees population. From season 1 (January-June 2018) to season 8 (July-December 2021). $N = 114$ trees. Green and orange colors = Seasons A and B, respectively. Dashed black lines = average value over the eight seasons. Red dots and red curves = changes in seasonal average. Seasons with the same letter above the distribution do not differ in mean values (Nemenyi test).

and Auto.cov for pod production, or BBI_res_norm and Auto.cov for crown and trunk flowering, were not significant (Fig. 6).

3.6. Correlations between BBI_res_norm or Auto.cov values for pod production, crown and trunk flowering

Weak but significant positive correlations were observed between BBI_res_norm values for crown flowering and for trunk flowering (Fig. 7-A3), and between BBI_res_norm values for crown flowering and for pod production (Fig. 7-A1). However, for both cases, the correlations were stretched by the two individuals with the highest BBI_res_norm values for crown flowering indices. These two trees had the lowest values for total crown flowering indices within the population, indicating that they displayed very low flowering ability over the eight seasons. As a result, their high BBI_res_norm value resulted from the normalized calculation of BBI_res_norm (Eq. (2)). When these two individuals were removed from the sample, the correlation between BBI_res_norm values for crown flowering and trunk flowering was not significant and the correlation between BBI_res_norm values for crown flowering and pod production yielded poorer results, although still significant (Fig. 7-A1 and A3).

Significant correlations were found between both BBI_res_norm and Auto.cov values for trunk flowering and pod production, although individuals were scattered around the trends (Fig. 7-A2 and B2). No significant correlation was found between Auto.cov values for crown flowering and pod production (Fig. 7-B1), nor between Auto.cov values for crown and trunk flowering (Fig. 7-B3).

4. Discussion

In this study, we investigated the seasonal variations of flowering on trunk and crown and pod production of a cacao population of mixed genotype, and the patterns of seasonal variations of flowering and fruiting of individual trees. Our results showed high variability in flowering and fruiting of trees within each season, and significant differences between seasons. Variations in seasonal mean flowering and fruiting values were not related to seasonal cumulative rainfall values. Analysis of the two descriptors of variability and structure of seasonal series of flowering and fruiting at the tree scale, BBI_res_norm and Auto.cov, respectively, showed regular patterns of crown flowering for every tree over eight consecutive seasons. 25 % and 46 % of trees showed

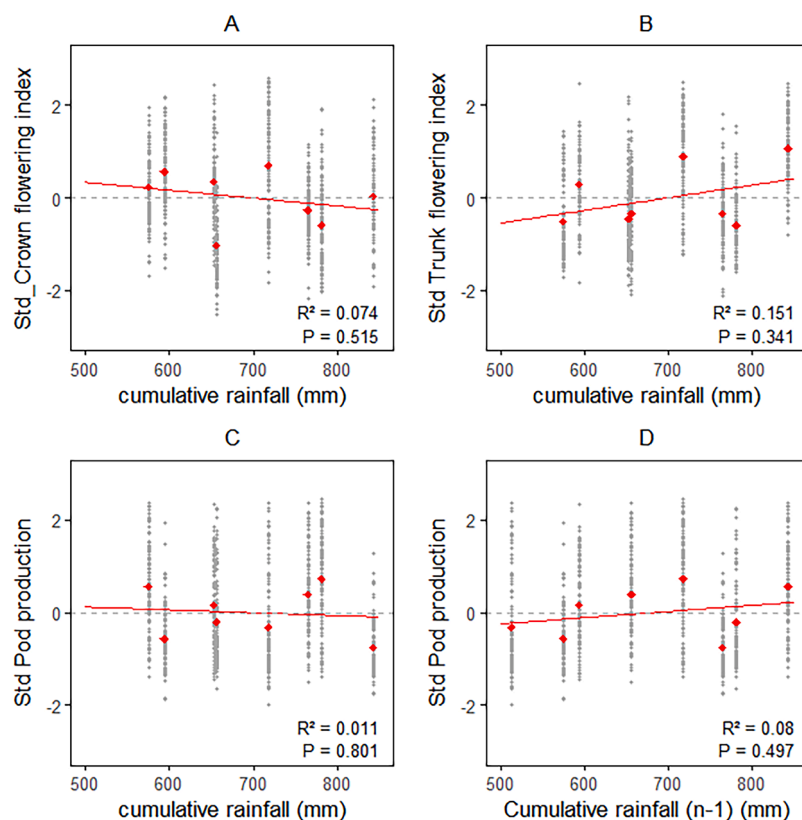


Fig. 3. Values of standardized data (grey dots, $N = 912$ [8 seasons $\times$ 114 trees]), seasonal averages (red dots, $n = 8$) and linear regressions of seasonal averages on seasonal values of cumulative rainfall (red line) for (A) crown flowering, (B) trunk flowering and (C) pod production, and (D) values of standardized data of pod production and linear regressions of seasonal averages on cumulative rainfall during the previous season ('cumulative rainfall (n-1)'). R^2 = coefficient of determination.

irregular patterns for trunk flowering and pod production, respectively, with only 8 % and 19 % of trees showing marked alternating patterns for trunk flowering and pod production, respectively. Significant correlations were found between both BBI_res_norm and Auto.cov values for trunk flowering and pod production, suggesting a relationship between the patterns of seasonal flowering on the trunk and pod production. In the following section, we discuss the roles of exogenous and endogenous factors in controlling individual patterns of flowering and fruiting, and comment on the implications of these findings for crop performance.

4.1. Seasonal alternation of orchard production hid different individual patterns of seasonal fruiting, related to trunk flowering and independent of cumulative rainfall

An analysis of data dispersion exhibited high levels of tree-to-tree variability in terms of flowering indices and pod production, not only over the whole study but also within each season. These differences reflected the various flowering strategies, i.e., more or less intense and/or prolonged flowering episodes (supplementary material, Figs. A1 and A2), and production levels showed by trees of mixed genotypes as found in a standard Ivorian orchard (Boyer, 1970; Mossu et al., 1981; Omolaja et al., 2009; Restrepo et al., 2017; Wibaux et al., 2018). Trunk flowering indices were on average significantly lower in the B seasons (July – December) than in the A seasons (January – June) (Table 1), with also more frequent null values. This result is consistent with observations made by Adjaloo et al. (2012), who reported low to null flowering on cacao trees during the minor rainy seasons in Ghana. Conversely, lower pod production was observed on cacao trees in the A seasons, in relation to the lower trunk flowering observed in the B seasons (Table 1, Fig. 2C).

The differences in trunk flowering and pod production between the A and B seasons corresponded to the expected seasonal variations in

flowering and fruiting, assumed to follow the bimodal annual climate, as described by Boyer (1970), Mossu et al. (1981) and Adjaloo et al. (2012). Differences in pod production between the A and B seasons corresponded to the “mid” and “main” crop harvesting patterns in Côte d’Ivoire. However, cumulative rainfall values recorded during our study differed from the expected pattern of high and low rainy seasons usually observed in the study area (Kassin et al., 2008) and showed no significant differences between the A and B seasons. As a result, cumulative rainfall in the range recorded during our study explained neither the average variations in flowering on either trunks or crowns, nor pod production (Fig. 3). Although this lack of relationships between reproductive pattern and variations of seasonal cumulative rainfall suggests an apparent independence between the two, other climatic factors should also be considered when studying seasonal variations in flowering and pod production, such as intra-seasonal dynamics of rainfall or soil water content, temperature, humidity and radiations (Adjaloo et al., 2012; Almeida and Valle, 2007; Alvim, 1984; Minimol et al., 2019). However, the remaining high variability of standardized values observed for each variable in each season, as illustrated by the dispersion of individual values around seasonal averages in Fig. 3, showed that, although all the trees were subjected to the same climatic conditions in each season, they displayed contrasting patterns of flowering and fruiting.

Crown and trunk flowering indices were correlated and both flowering indices were correlated to subsequent pod production (Fig. 4). However, there was a stronger effect of the trunk flowering index than the crown flowering index on subsequent pod production (Fig. 4), and a marked relationship between patterns of seasonal variations in trunk flowering and pod production (Fig. 7). Higher rates of fruit setting of flowers located on the trunk have been reported in cacao and other cauliflorous species (Cortez, 2009; Warren et al., 1997), supporting the

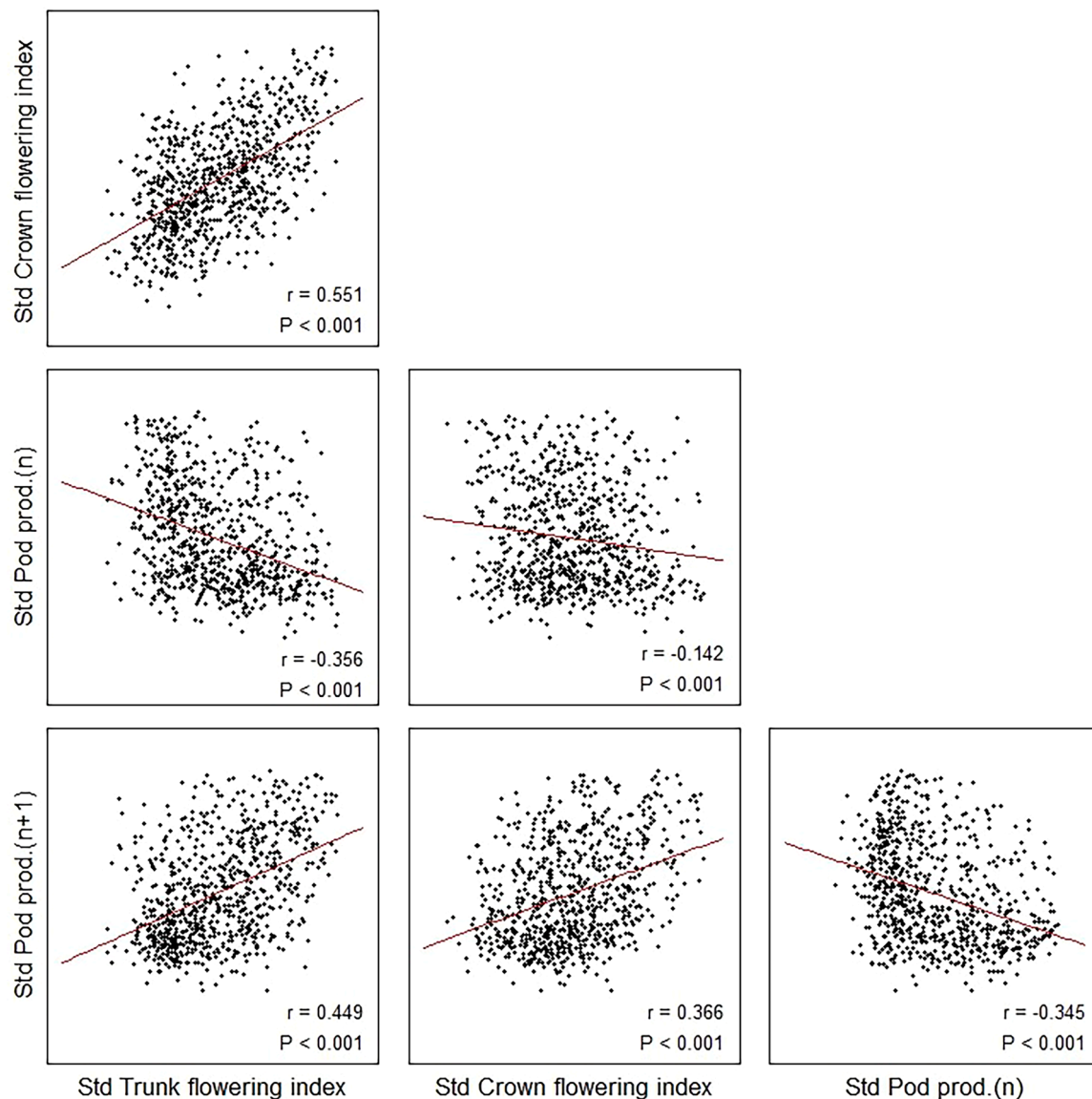


Fig. 4. Correlation matrix of standardized data for the seasonal trunk flowering index, crown flowering index and pod production during the flowering season (n) and during the consecutive season ($n + 1$). r and p -values are calculated from Pearson's correlation test. The red line is the linear trend. $N = 798$ (7 seasons [1 to 7] x 114 trees).

hypothesis of a marked and positive effect of trunk flowering on pod production. These results suggest that trunk flowering has a stronger impact on pod production on tree scale than crown flowering, and seasonal variations in trunk flowering could be responsible for seasonal variations in pod production.

An analysis of the two descriptors for the variation and structure of seasonal series showed that most of the trees displayed irregular patterns of seasonal pod production, i.e., unstructured patterns of variation around their trends over the course of our study. Only 19 % of trees actually exhibited marked alternating patterns of pod production between consecutive seasons. Thus, seasonal alternate bearing of cacao trees should not be considered as a predominant feature of the species in this orchard and presumably in Côte d'Ivoire. The alternation between seasons for "mid-crop" and "main-crop" harvests observed on a population scale (Fig. 2) did not reflect these individual habits. However, all trees that showed an alternating pattern of seasonal pod production were synchronized during our study, with lower production in the A seasons and higher production in the B seasons (data not shown). Similarly, average values of trunk flowering index and pod production in

seasons A and B were significantly different between seasons (Table 1). This observation suggests that common exogenous factors influenced the rhythmicity of trunk flowering and pod production, even though trees exhibited various patterns of regular, irregular, and alternating production between consecutive seasons. It is likely that small differences at the scale of individual trees were amplified at the scale of a larger population. The effect of exogenous factors may thus be undetectable at the tree scale but would appear when a larger number of trees are observed, revealing the structuring effect of exogenous factors on patterns of flowering and production at the orchard scale. Our two descriptors, BBI_{res}norm and Auto.cov, were not suited to quantify this phenomenon, and further research should address it.

As for the exogenous factors that may have contributed to the structuration of seasonal patterns at the orchard scale, the literature offers many references on abiotic factors, especially climatic, that influence the seasonality and intensity of flowering and pod production. Sale (1970) and Alvim (1993) demonstrate that the return of rain after a long dry period triggered intense flowering episodes. Sale (1969), Boyer (1970), and Owusu et al. (1978) show the combined effects of radiation,

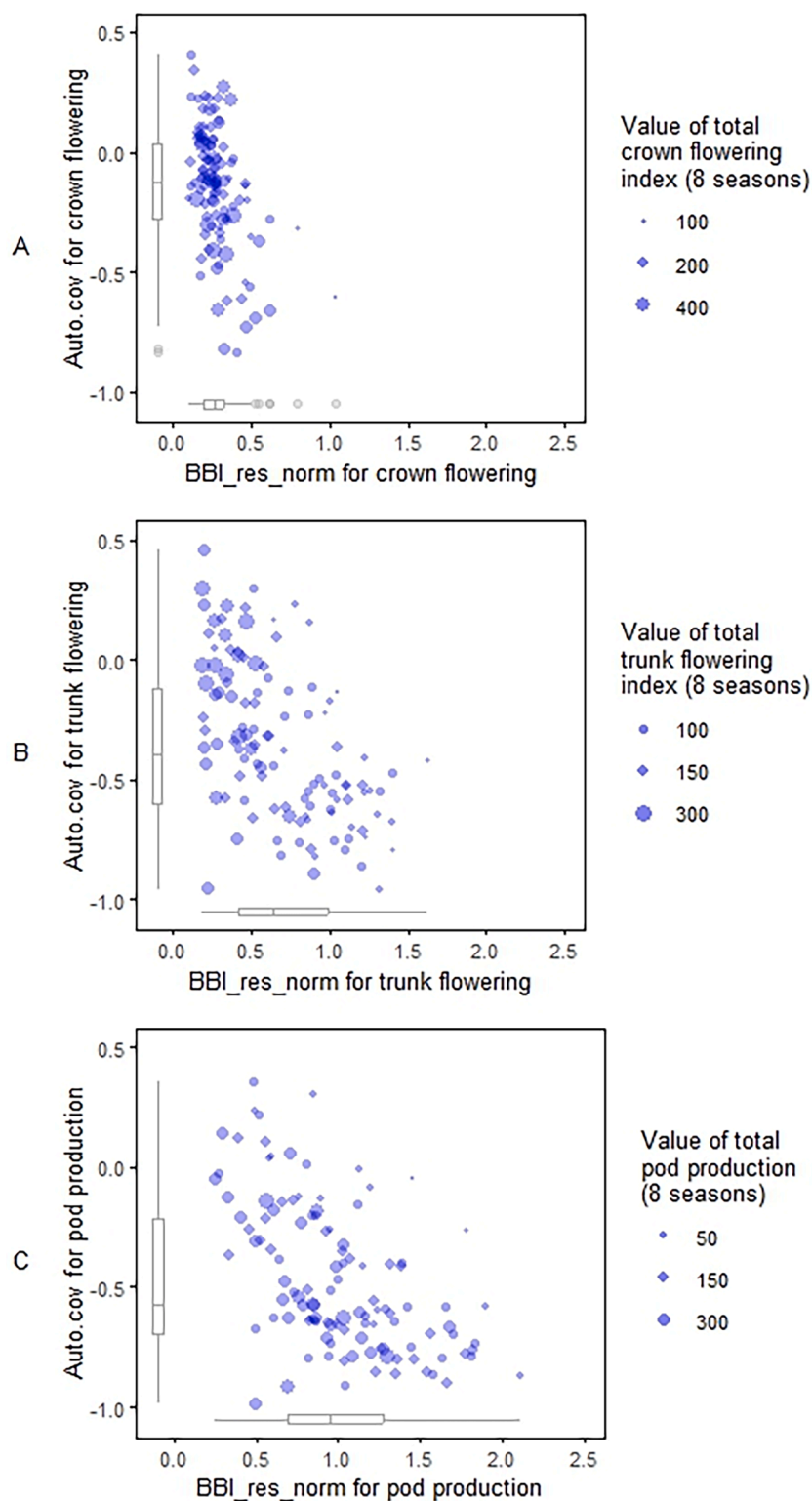


Fig. 5. Relationships between descriptors BBI_res_norm (x-axis) and Auto.cov (y-axis) for (A) crown flowering, (B) trunk flowering and (C) pod production, calculated for each tree over eight successive seasons. $N = 114$ trees. Dots area is proportional to the sum of individual values of the variable observed per tree over the 8 seasons. Horizontal and vertical boxplots located along the x-axis and the y-axis represent the distributions of BBI_res_norm and Auto.cov values, respectively.

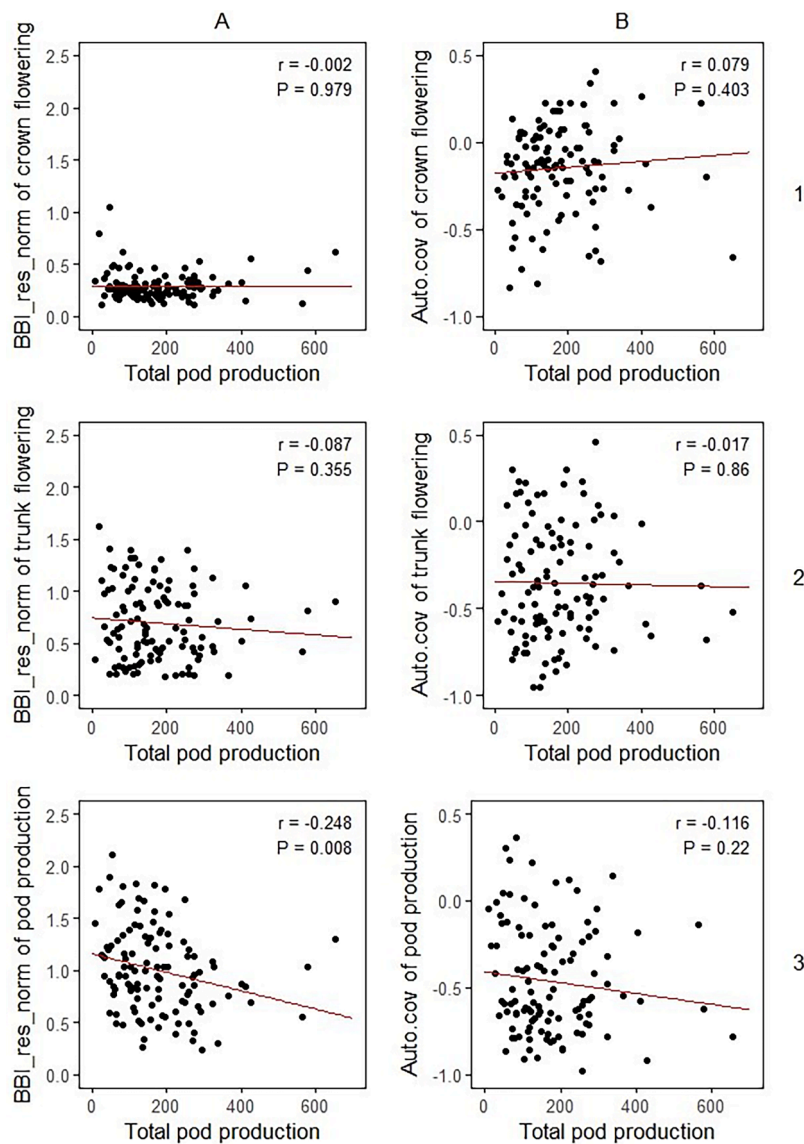


Fig. 6. Correlations between total pod production over the eight seasons and (A) variability descriptor (BBJ_res_norm) or (B) alternation descriptor (Auto.cov) calculated for the variables (1) crown flowering index, (2) trunk flowering index and (3) pod production. The r and p -values are calculated from Pearson's correlation test. The red line is the linear trend. $N = 114$ trees.

temperature, and soil moisture on flowering. Biotic factors may also influence reproductive dynamics of cacao. Mossu et al. (1981), Lachenaud (1991), Omolaja et al. (2009), and Claus et al. (2018) demonstrate the effect of climate on dynamics of pollinators and successful pollination and fruit set, which impact seasonal variations in pod production. Almeida and Valle (2007) report that cultural practices also affect tree phenology and reproductive cycles. In our study, heavy pruning and the application of fertilizers once a year, during the first season, may have contributed to the significant differences in trunk flowering and subsequent pod production recorded between seasons A and B. Variations in both biotic and abiotic exogenous factors should thus be considered when studying cacao phenology at orchard or individual tree scales.

4.2. Our findings call for new hypotheses of endogenous control of flowering and fruiting in cacao trees

As observed in the literature, micro-environmental variations due to soil and competition between trees may be sources of reproductive variations among cacao trees within orchards (Lachenaud, 2005; Wibaux et al., 2018). However, when considering the existing

knowledge of bearing control in other fruit tree species, be they tropical or temperate, genetic variability and other endogenous factors should be considered as primary factors controlling an individual propensity to irregular and alternate patterns of flowering and fruiting in cacao (Monselise and Goldschmidt, 1982).

A distinctive feature of our study, when compared to related research conducted on other fruit tree species, is that it was conducted on a population of mixed genotypes. This situation corresponds to the standard practice in western Africa, and the aim of our study was to analyze the variability of seasonal reproductive patterns generated by this specific context, on an individual tree scale and on a population scale. On the other hand, the lack of genotype replications prevented an analysis of potential genetic determinisms for flowering and fruiting variability.

A second distinctive feature of our experiment is that the cacao tree is a cauliflorous species. Literature on fruit tree species usually points out the importance of both spatial and temporal relationships between vegetative and reproductive meristems. The vegetative or reproductive fate of a meristem is partly related to its architectural position, and decisive relationships between the growth status of a shoot and its ability to bear flowers and fruits have been demonstrated on various

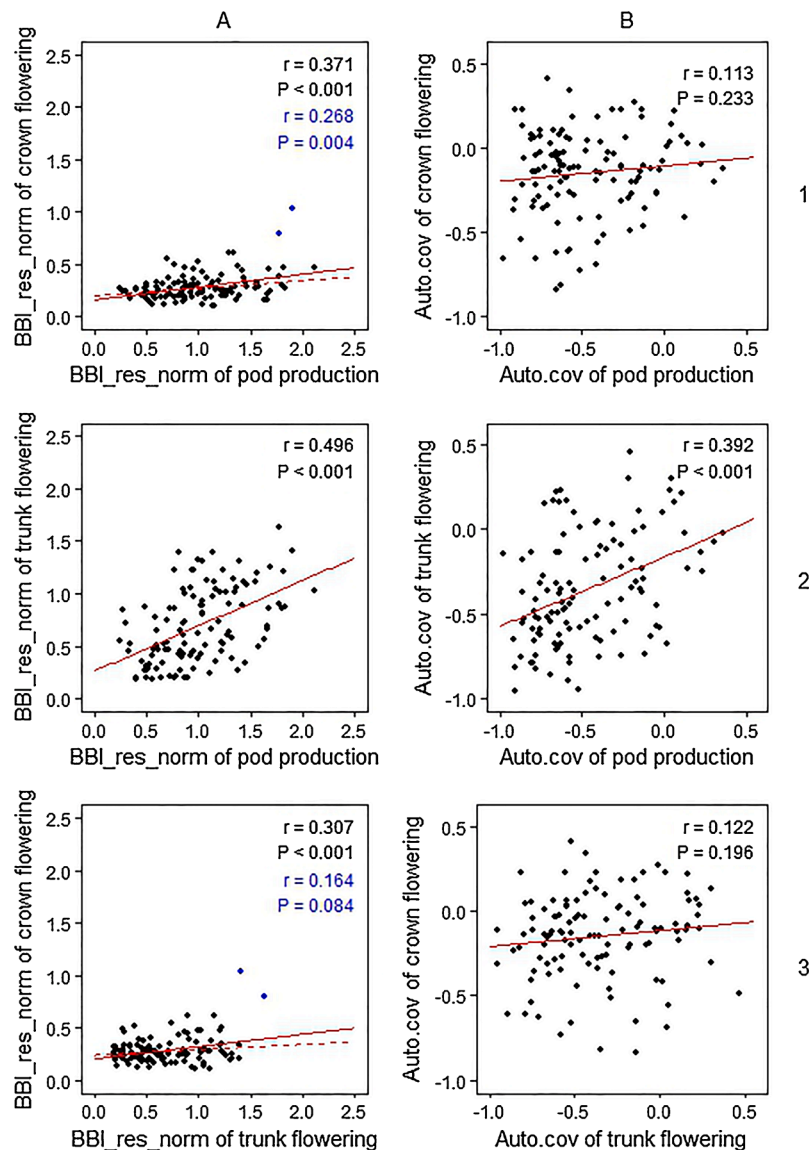


Fig. 7. Correlations between (A) the variability descriptor (BBI_res_norm) and (B) the alternation descriptor (Auto.cov) for (1) crown flowering and pod production, (2) trunk flowering and pod production, and (3) crown and trunk flowering. The r and p -values are calculated from Pearson's correlation test. The red line is the linear trend. $N = 114$ trees. Blue dots are trees with excessive BBI_res_norm values for crown flowering resulting from normalized calculation of the indices. Dashed red line and blue annotations are the linear trends and results from Pearson's correlation test obtained on samples without the blue dots.

fruit tree species (Génard et al., 2008; Julian et al., 2010; Lauri and Trottier, 2004; Puntieri et al., 2018). In these situations, irregular bearing may be attributed to the delay of vegetative growth and/or to poor vegetative growth in response to high fruit load, which in turn may limit flower induction or the number of potential flowering sites (Capelli et al., 2021; Dambreville et al., 2014; Normand et al., 2009; Wilkie et al., 2008). Due to its cauliflorous nature, the flower cushions of the cacao tree have potentially life-long return-bloom, with repeated development of inflorescences on the same persistent bud complex. This characteristic leads to a spatial disjunction between vegetative growth, which develops upwards, and reproductive sites, which remain largely on the trunk and oldest parts of branches, suppressing the topological proximity between vegetative growth and reproduction. This situation suggests that the flowering of cacao trees ought to be under the control of other endogenous factors regulating inflorescence emergence and return-bloom, as investigated in other species, such as the position of the flowering site on the growth unit (e.g., apple; Lauri et al. 1995, 1997), age of the growth unit, competition for resources and hormonal control (e.g., apple and mango; Wilkie et al. 2008, Normand et al. 2009).

Given the agronomic interest of controlling the regularity or alternation of cacao tree production, as well as the physiological interest of studying reproductive mechanisms in cauliflorous species, we recommend conducting further studies on the relationships between reproductive patterns and trophic or hormonal factors in cacao. We suggest that further studies should be conducted under experimental conditions, to control the effect of climate on the reproductive and vegetative phenology of the species, with controlled and replicated genotypes, or considering the genotypic and phenotypic variability found in cultivated populations. In view of the heterogeneity of reproductive sites in cauliflorous species, these studies should also further explore the possible architectural (e.g., trunk vs. branch as done here) and morphological (e.g., shoot orientation and circumference, position of the node along the growth unit, leaf size) determinants of flower cushion development, fruit-set ability and fruit life span, and the link with the regularity vs. alternating patterns.

4.3. The diversity of seasonal reproduction patterns impacts crop performance

Crop management and calendar of management practices of cacao are usually established based on average phenology and requirements of a crop, considering the agronomical objectives of the farmer and the contextual features of the farm and plot. As a result, most of the operations, such as fertilizer applications, phytosanitary treatments, pruning or sanitary harvests, are implemented synchronously and uniformly at the scale of the orchard. In this case, the efficiency of the crop management relies on the assumption that trees within the orchard exhibit a certain level of homogeneity in their phenology, as well as in the intensity of their vegetative and reproductive growth phases. As demonstrated in our study of a cacao orchard of mixed genotypes, trees composing the sample population displayed high levels of tree-to-tree variability regarding both flowering intensity and production during each of the eight seasons that we recorded. Individual trees also exhibited important variations in patterns of seasonal trunk flowering intensity and pod production, as compared to the expected average alternating rhythm of flowering and pod production observed at the orchard scale. As a result, we can assume that the management practices established from average behavior of the orchard is unfit to most of the trees, resulting in poor performance of the crop management. Adapting crop management to tree phenology, flowering and fruit load could be an important lever in improving crop performance (Wibaux et al., 2018). In addition, this study took place in an industrial plantation, planted at regular spacing with trees of the same age, grown under full sun and subjected to rational crop management, thus limiting micro-environment variability between trees. In Côte d'Ivoire, most cacao orchards managed by smallholders exhibit more heterogeneous spatial design, with frequent associations with shade tree species and uneven competition for resources between trees of various ages, planted at uneven distances (Assiri et al., 2009; Lachenaud, 2005). We can only assume that this enhanced heterogeneity in growth conditions found within typical smallholder cacao orchards would foster even more the variability in flowering and fruiting behavior of individual trees, with possible consequences on orchard management efficiency.

Our results indicated that there is no relationship between the pod production pattern over 8 seasons and the number of pods produced by trees (Fig. 6-B3). However, based on knowledge of other fruit tree species, we can expect irregular bearing trees to produce smaller or lighter fruits in seasons of high fruit production, in comparison with trees with regular seasonal production (Monselise and Goldschmidt, 1982). Alternate patterns may also affect the quality and quantity of harvested cacao beans. In order to assess the extent of this probable consequence of irregular seasonal fruiting patterns, data on fruit size, weight or other quality traits should be collected in further studies.

5. Conclusions

In this study, we investigated the variations in seasonal flowering and fruiting at the scale of a population of mixed genotypes of cacao and

analyzed the patterns of seasonal flowering and fruiting of individual trees over eight consecutive seasons. The apparent alternation between “main-crop” and “mid-crop” harvests observed on an orchard scale did not reflect individual habits, and trees with marked alternate patterns of seasonal pod production actually represented only 19 % of the population. It was shown here that irregular or alternate patterns of seasonal pod production on a tree were related to variations in seasonal flowering on the trunk, whereas flowering in the crown was rather regular between successive seasons. Exogenous factors, other than the cumulative amount of rainfall and common to all trees in the same orchard, structured the seasonal variations in flowering and pod production, resulting in apparent alternate patterns of pod production at the orchard scale. Given the various spatial, geometrical, and structural characteristics of axes bearing active flowering sites, as well as the potential rhythm of flowering on the scale of a persistent bud complex, we advise that further investigations into the flowering phenology of the cacao tree should include architectural and physiological (carbon allocation, hormones) approaches on various spatial and temporal scales.

CRediT authorship contribution statement

Thomas Wibaux: Writing – original draft, Visualization, Methodology, Investigation, Formal analysis, Conceptualization. **Frédéric Normand:** Writing – review & editing, Methodology. **Rémi Vezy:** Writing – review & editing, Methodology. **Jean-Baptiste Durand:** Methodology. **Pierre-Éric Lauri:** Writing – review & editing, Supervision, Methodology, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgements

The Authors thank TOUTON S.A, TNCI and S.A.O for hosting the research program and for funding of the interns who took part in the project. We also thank Prof. Cherif Mamadou (Univ. FHB/CEA-CCBAD) and Prof. Justin Kassi (Univ. FHB) for the supervision of the interns, and Olsen Pondo Kouakou for his significant inputs in data collection. Finally, we want to thank the many interns from Univ. FHB and CEA-CCBAD, who contributed to the data collection and preliminary analysis. This study was conducted as part of the Cocoa4Future (C4F) project, which is funded by the European DeSIRA Initiative under grant agreement No. FOOD/2019/412-132 and by the French Development Agency.

Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at [doi:10.1016/j.scienta.2024.113529](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113529).

Appendices

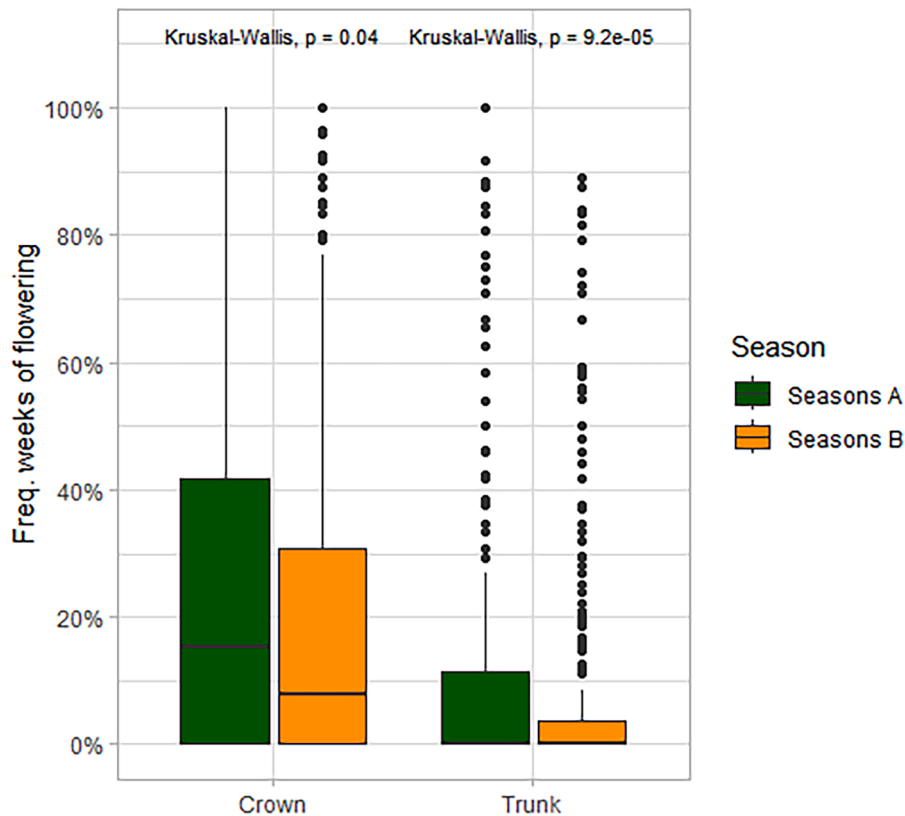


Fig. A1. Boxplots of seasonal frequencies of weeks spent in “flowering episodes”, i.e. observations of flowering intensity of grade >2, in the A and B seasons.

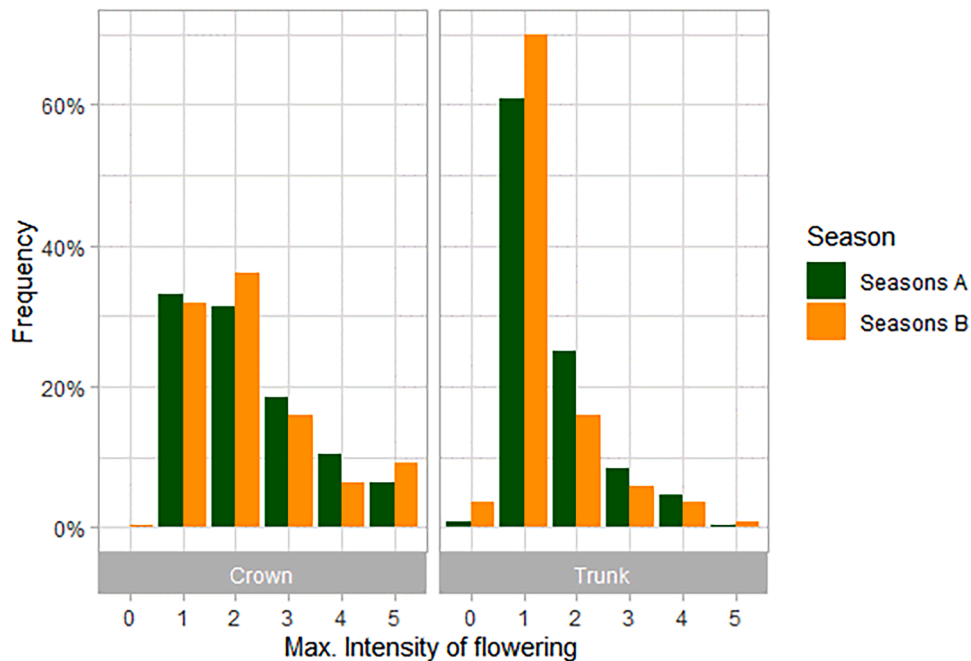


Fig. A2. Barplots of frequencies of maximum flowering grade observed during a season, from observations on crown and trunk and in the A and B seasons.

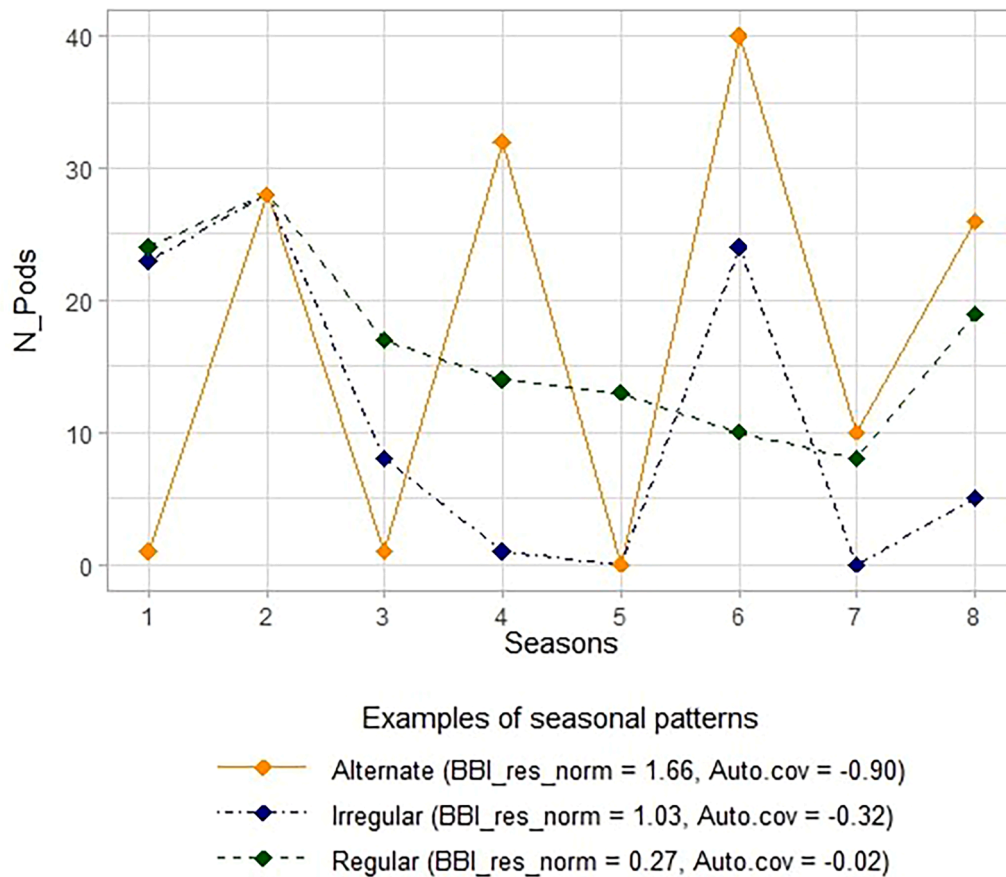


Fig. A3. Examples of series of seasonal pod production for three trees with regular, variable and alternate patterns.

References

- Adjaloo, M.K., Oduro, W., Banful, B.K., 2012. Floral phenology of upper amazon cocoa trees: implications for reproduction and productivity of cocoa. *ISRN Agron.* 2012, 1–8. <https://doi.org/10.5402/2012/461674>.
- Almeida, A.A.F., Valle, R.R., 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Braz. J. Plant Physiol.* 19, 425–448. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400011>.
- Alvim, P.D.T., 1993. Hydroperiodicity of flowering and flushing of cacao. In: *Proceedings of the 11th International Cocoa Research Conference*. Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, pp. 625–634.
- Alvim, P.D.T., 1984. Flowering of cocoa. *Cocoa Grow. Bull.* 25, 23–31.
- Alvim, P.D.T., 1966. Factors affecting flowering of the cocoa tree. *Cocoa Grow. Bull.* 7, 15–19.
- Assiri, A.A., Yoro, G.R., Deheuevels, O., KEBE, B.I., Keli, Z.J., Adiko, A., Assa, A., 2009. Les caractéristiques agronomiques des vergers de cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire. *J. Anim. Plant Sci.* 2, 55–66.
- Bell, A.D., Bryan, A., 1991. *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Oxford.
- 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* 14, 189–201.
- Bridgemohan, P., Singh, K., Cazoe, E., Perry, G., Mohamed, A., Bridgemohan, R.S., 2017. Cocoa floral phenology and pollination: implications for productivity in Caribbean Islands. *JPBCS* 9, 106–117. <https://doi.org/10.5897/JPBCS2016.0598>.
- Brou, Y.T., N'Goran, J.A.K., Bicot, S., Servat, E., 2003. Risque climatique et production agricole en Côte d'Ivoire: effet des variations pluviométriques sur la production cacaoyère. In: *Proceedings of the 14th International Cocoa Research Conference*. Accra, Ghana, pp. 259–267.
- Capelli, M., Lauri, P.E., Léchaudel, M., Normand, F., 2021. Hormones and carbohydrates are both involved in the negative effects of reproduction on vegetative bud outgrowth in the mango tree: consequences for irregular bearing. *Tree Physiol.* 41, 2293–2307. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab079>.
- Cilas, C., Montagnon, C., Bar-Hen, A., 2011. Yield stability in clones of *Coffea canephora* in the short and medium term: longitudinal data analyses and measures of stability over time. *Tree Genet. Genomes* 7, 421–429. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0344-4>.
- Claus, G., Vanhove, W., Damme, P.V., Smagghe, G., 2018. Challenges in cocoa pollination: the case of Côte d'Ivoire. In: Mokwala, P.W. (Ed.), *Pollination in Plants*. InTech, pp. 39–58. <https://doi.org/10.5772/intechopen.75361>.
- Cortez, C.J., 2009. Pollination efficiency in major trunk and branch axis of the cauliflorous *Theobroma cacao* L. *Dimensions* 11, 15–22.
- Coulibaly, K.A., Dibi-Kangah, P.A., Djé, K.B., 2019. Détection De Structures Pluviométriques Spatio-Temporelles Homogènes En Côte d'Ivoire Sur La Période 1951-2017. *Regardsuds*.
- Dambreville, A., Normand, F., Lauri, P.E., 2014. Alternating patterns of mango - quantification at the growth unit level on four cultivars. *Acta Hort.* 1058, 277–284. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2014.1058.32>.
- Durand, J.B., Guitton, B., Peyhardi, J., Holtz, Y., Guédon, Y., Trottier, C., Costes, E., 2013. New insights for estimating the genetic value of segregating apple progenies for irregular bearing during the first years of tree production. *J. Exp. Bot.* 64, 5099–5113. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert297>.
- Génard, M., Dauzat, J., Franck, N., Lescourret, F., Moitrier, N., Vaast, P., Vercambre, G., 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees* 22, 269–282. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0176-5>.
- Glendinning, D.R., 1966. Further observations on the relationship between growth and yield in cocoa varieties. *Euphytica* 15, 116–127.
- Hutcheon, W.V., 1981. *Physiological Studies on Cocoa (Theobroma Cacao) in Ghana* (Ph. D Thesis). University of Aberdeen (United Kingdom), University of Aberdeen (United Kingdom).
- Julian, C., Herrero, M., Rodrigo, J., 2010. Flower bud differentiation and development in fruiting and non-fruiting shoots in relation to fruit set in apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Trees* 24, 833–841. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0453-6>.
- Kassin, K.E., Doffangui, K., Kouamé, B., Yoro, R.G., Assa, A., 2008. Variabilité pluviométrique et perspectives pour la replantation cacaoyère dans le Centre Ouest de la Côte d'Ivoire. *J. Appl. Biosci.* 12, 9.
- Lachenaud, P., 2005. Genetic effects of inter-tree competition in mixed cocoa stands on yield, vigour and cropping efficiency. In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems*. Accra, Ghana. INGENIC, pp. 110–117, 19th–21st October 2003.
- Lachenaud, P., 1991. *Facteurs De La Fructification Chez Le Cacaoyer (Theobroma Cacao L.)*. Influence sur Le Nombre De Graines Par Fruit (PhD Thesis). Institut National Agronomique Paris-Grignon.

- Laurens, F., Audergon, J.M., Clavierie, J., Duval, H., Germain, E., Kervella, J., Lezec, M.L., Lauri, P.E., Lespinasse, J.M., 2000. Integration of architectural types in French programmes of ligneous fruit species genetic improvement. *Fruits* 55, 141–151.
- Lauri, P.E., Téroouanne, E., Lespinasse, J.M., 1997. Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing—an approach to the strategies of various cultivars. *J. Hortic. Sci.* 72, 519–530. <https://doi.org/10.1080/14620316.1997.11515539>.
- Lauri, P.E., Téroouanne, E., Lespinasse, J.M., Regnard, J.L., Kelner, J.J., 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years—An approach to regulation of fruit bearing. *Sci. Hortic.* 64, 265–281. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(95\)00836-5](https://doi.org/10.1016/0304-4238(95)00836-5).
- Lauri, P.E., Trottier, C., 2004. Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytol.* 163, 533–546. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01136.x>.
- Melnick, R.L., 2016. Cherelle Wilt of Cacao: A Physiological Condition, in: *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*. Springer International Publishing, Cham, pp. 483–499. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24789-2_15.
- Minimol, J.S., Shija, T.K., Suma, B., Chithira, P.G., Shilpa, K.S., 2019. Seasonal variation in yield and yield contributing characters of selected cocoa clones. *J. Plant. Crops* 47, 173–179. <https://doi.org/10.25081/jpc.2019.v47.i3.6053>.
- Monselesse, S.P., Goldschmidt, E.E., 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Hortic. Rev.* 4, 128–173. <https://doi.org/10.1002/9781118060773.ch5>.
- Mossu, G., Paulin, D., De Reffye, P., 1981. Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. *Liaisons mathématiques entre les données expérimentales. Equation du rendement. Café Cacao Thé* 25, 155–168.
- Normand, F., Bello, A.K.P., Trottier, C., Lauri, P.E., 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Ann. Bot.* 103, 1325–1336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp079>.
- Omolaja, S., Aikpokpodion, P., Adediji, S., Vwioko, D., 2009. Rainfall and temperature effects on flowering and pollen productions in cocoa. *Afr. Crop Sci. J.* 17, 41–48. <https://doi.org/10.4314/acsj.v17i1.54209>.
- Owusu, J.K., Adomako, D., Hutcheon, W.V., 1978. Seasonal changes in total free sugar content of field cocoa plants. *Physiol. Plant.* 44, 43–47. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1978.tb01611.x>.
- Pokou, N.D., N'Goran, J.A., Eskes, A.B., Motamayor, J.C., Schnell, R., Kolesnikova-Allen, M., Sangaré, A., 2006. Genetic diversity of selected cocoa (*Theobroma cacao* L.) in farmers' fields in Côte-d'Ivoire, in: *International Workshop on Cocoa Breeding For Farmers' Needs*. Presented at the International Workshop On Cocoa Breeding For Improved Production Systems, San José - Costa Rica, pp. 53–60.
- Puntieri, J., Torres, C., Magnin, A., Stecconi, M., Grosfeld, J., 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). *Flora* 249, 86–96. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.005>.
- R Core Team, 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Restrepo, J.P.G., Leiva-Rojas, E.I., Ramírez Pisco, R., 2017. Phenology of cocoa tree in a tropical moist forest. *Cientifica* 45, 240–252. <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2017v45n3p240-252>.
- Sale, P.J.M., 1970. Growth, flowering and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions. *J. Hortic. Sci.* 45, 99–118. <https://doi.org/10.1080/00221589.1970.11514337>.
- Sale, P.J.M., 1969. Flowering of cacao under controlled temperature conditions. *J. Hortic. Sci.* 44, 163–173. <https://doi.org/10.1080/00221589.1969.11514294>.
- Smith, H.M., Samach, A., 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Sci.* 207, 158–167. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.02.014>.
- Sounigo, O., N'Goran, J., Paulin, D., Clément, D., Eskes, A.B., 2005. Individual tree variation and selection for yield and vigour: experience from Côte d'Ivoire. In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems*. Accra, Ghana, pp. 66–73, 19th–21st October 2003. Accra.
- Valle, R.R., De Almeida, A.A.F., De, O., Leite, R.M., 1990. Energy costs of flowering, fruiting, and cherelle wilt in cacao. *Tree Physiol.* 6, 329–336. <https://doi.org/10.1093/treephys/6.3.329>.
- Warren, J.M., Emamdie, D.Z., Kalai, 1997. Reproductive allocation and pollinator distributions in cauliflorous trees in Trinidad. *J. Trop. Ecol.* 13, 337–345. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010543>.
- Wibaux, T., Konan, D.C., Snoeck, D., Jagoret, P., Bastide, P., 2018. Study of tree-to-tree yield variability among seedling-based cacao populations in an industrial plantation in Côte d'Ivoire. *Exp. Agric.* 54, 719–730. <https://doi.org/10.1017/S0014479717000345>.
- Wilcox, J.C., 1944. Some Factors Affecting Apple Yields in the Okanagan Valley: I. Tree Size, Tree Vigour, Biennial Bearing, and Distance of Planting. *Scientific Agriculture* 25, 189–213. <https://doi.org/10.4141/sa-1944-0064>.
- Wilkie, J.D., Sedgley, M., Olesen, T., 2008. Regulation of floral initiation in horticultural trees. *J. Exp. Bot.* 59, 3215–3228. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern188>.

Synthèse des points clés du chapitre 1

- Dans les cacaoyères Ivoiriennes, plantées en mélange de descendance, les arbres présentent des stratégies de floraison et des niveaux de fructification très variables.
- Les stratégies de floraison du cacaoyer varient en termes de durée et d'intensité des épisodes floraux, au cours d'une saison, et expliquent en partie la fructification de la saison suivante.
- A l'échelle d'un verger, la production de fruits suit un modèle alternant entre saisons de basses et de hautes productions.
- Le cumul saisonnier de pluies n'explique pas les variations saisonnières des indices de floraison, sur le tronc ou dans la couronne, et de production de fruits.
- Les floraisons des couronnes sont plutôt stables entre saisons, tandis que les floraisons des troncs sont généralement plus faibles et plus souvent irrégulières entre saisons.
- Les cacaoyers peuvent présenter des rythmes saisonniers de fructification plutôt réguliers, irréguliers ou alternants entre saisons de fortes et de faibles productions, mais les cacaoyers à alternance marquée sont minoritaires (19% des arbres).
- Les rythmes saisonniers de floraison sur le tronc et de productions globales à l'échelle de l'arbre sont corrélés. L'alternance de production d'un cacaoyer pourrait donc être liée à une alternance de sa floraison sur son tronc.

Éléments de discussion du chapitre 1

- Les différences d'intensité et de durée des floraisons au cours d'une saison, observées entre cacaoyers d'une même population, pourraient être en partie d'origine génétique.
- L'observation de phénotypes très différents en termes de rythmes saisonniers de floraison et de fructification chez des cacaoyers soumis aux mêmes contraintes exogènes (climat, conduite agronomique) indique que ces rythmes ont probablement un déterminisme endogène.
- Le contrôle endogène de l'alternance pourrait être lié directement à des mécanismes d'allocation des ressources dans la plante.
- La régularité apparente de floraison des couronnes du cacaoyer entre saisons pourrait cacher des phénomènes d'alternance à des échelles plus fines : entre axes ou entre coussinets floraux.
- Les rythmes saisonniers de floraison ou de fructification ne semblent pas liés à la productivité globale de l'arbre, mais ils pourraient avoir des effets sur la taille des fruits et des fèves.

2. Identification et caractérisation les effets d'un ombrage artificiel sur la croissance et le développement du cacaoyer

Dans le chapitre précédent, nous avons abordé les facteurs de variabilité phénotypique des traits reproductifs des cacaoyers au sein de vergers de mélanges de descendance, à l'échelle de l'arbre et en distinguant les troncs et les couronnes. Dans ce second chapitre, nous nous intéressons particulièrement à un facteur de variabilité : l'ombrage. Nous y développons une analyse architecturale plus fine, aux échelles de l'axe, de l'unité de croissance et du phytomère.

Ces travaux s'appuient sur le "dispositif expérimental d'étude des effets de l'ombrage sur le cacaoyer" (voir M&M, sections 1.C, 2.B et 3.B). Dans ce dispositif, nous avons collecté des données d'architecture au format "MTG" sur 14 cacaoyers greffés de deux géotypes différents et soumis à deux traitements d'ombrage contrastés : un ombrage "moyen" (55 % d'interception du rayonnement PAR incident) et un ombrage "fort" (91 % d'interception du rayonnement PAR incident). Ce chapitre se décompose en deux parties :

- La partie A présente les résultats des analyses réalisées pour tester des hypothèses d'effets de l'ombrage sur certains traits architecturaux ou géométriques, aux différentes échelles d'étude : arbre, axe, unité de croissance (UC) et phytomère.
- La partie B s'intéresse à la plasticité développementale du cacaoyer en réponse à un ombrage fort. Ces résultats ont fait l'objet d'une communication orale lors d'un symposium sur la lumière en horticulture (LightSym24) et d'un article scientifique, publié dans les actes de la conférence.

Les principaux résultats ainsi que des éléments de discussion sont résumés sous forme d'encadré à la fin du chapitre.

A. Etude des effets de l'ombrage sur l'architecture et la géométrie du cacaoyer

Notre étude des effets de l'ombrage sur la croissance et la reproduction du cacaoyer s'est appuyée sur une série d'hypothèses formulées en amont de la collecte de données, sur la base d'une analyse bibliographique et de nos observations de terrain (Tableau 5). Cette section présente les résultats des analyses menées pour répondre à chacune de ces hypothèses, certains étant rappelés et discutés dans la section suivante.

a) Construction des hypothèses

Afin de tester les effets qu'un ombrage fort (9% du PAR incident, voir M&M 1.C.d) pourrait avoir sur la croissance et la reproduction du cacaoyer, nous avons formulé des hypothèses basées sur les connaissances actuelles des effets de l'ombrage sur le cacaoyer ou sur d'autres espèces pérennes (Tableau 5). Il s'agit d'analyser quels sont les effets de l'ombrage fort comparé à l'ombrage moyen aux quatre échelles spatiales considérées dans cette étude : (1) croissance des arbres ; (2) géométrie des axes ; (3) structure et géométrie des UC ; (4) caractéristiques des phytomères. Pour chaque échelle, les grandes questions se déclinent en hypothèses scientifiques, auxquelles nous avons tenté de répondre en analysant les données d'architecture et de géométrie collectées lors de notre étude.

Tableau 5: Liste des questions scientifiques et des hypothèses des effets de l'ombrage fort sur la croissance et la reproduction du cacaoyer. Certaines hypothèses ont été formulées sur la base de nos observations de terrain sans référence bibliographique associée. Elles sont notées "Observation visuelle"

Questions de recherche	Hypothèses	Références sur T. Cacao ou autres espèces de plantes pérennes
1. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la croissance des arbres ?	Le nombre de feuilles diminue	Cacao : Galyuon <i>et al.</i> 1996; Miyaji <i>et al.</i> 1997b; Da Silva Branco <i>et al.</i> 2017; Baligar <i>et al.</i> 2021b; Arévalo-Gardini <i>et al.</i> 2021
	La longueur totale d'axes diminue	Autres : Jackson and Palmer 1977; Gottschalk 1994; Gregoriou <i>et al.</i> 2007
	La surface foliaire totale diminue	Autres : Jackson and Palmer 1977; Kappel and Flore 1983; Gottschalk 1994
	La fréquence d'émissions foliaires diminue	Cacao : Galyuon <i>et al.</i> 1996; Acheampong <i>et al.</i> 2013; Baligar <i>et al.</i> 2021b Autres : Gregoriou <i>et al.</i> 2007 Cacao : Taylor and Hadley, 1988 Autres : Bartlett and Remphrey, 1998
2. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la géométrie des axes ?	L'élancement diminue	Autres : Valladares and Niinemets 2008; Pitchers <i>et al.</i> 2021
	La croissance primaire augmente	Cacao : Arévalo-Gardini <i>et al.</i> 2021
	La croissance secondaire diminue	Autres : Bartlett and Remphrey, 1998; Henry and Aarssen, 2001; Takenaka, 2000 Autres : Jackson and Palmer 1977; Kappel and Flore 1983; Pitchers <i>et al.</i> 2021
3. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la structure et la géométrie des UC ?	La longueur augmente	Cacao : Arévalo-Gardini <i>et al.</i> , 2021
	Le nombre de Nœuds diminuent	Autres : Bartlett and Remphrey 1998
	Le nombre de phytomères à feuilles développées diminuent	Observation visuelle
	Le nombre de phytomères à cataphylles augmente	Cacao : Taylor and Hadley, 1988
	La fréquence des cataphylles sur une UC augmente	Observation visuelle
	Les surfaces foliaires portées par une UC augmentent	Observation visuelle
4. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur les caractéristiques des phytomères ?	Le rapport entre surface foliaire et diamètre d'une UC augmente	Observation visuelle
	Les longueurs des entre-nœuds des phytomères à feuilles développées augmentent	Cacao : Raja Harun and Kamariah 1983; Galyuon <i>et al.</i> 1996
	Les longueurs des entre-nœuds des phytomères à cataphylles augmentent	Autres : Kappel and Flore 1983; Gottschalk 1994; Valladares <i>et al.</i> 2012
	Les surfaces des feuilles développées augmentent	Observation visuelle
	Les probabilités qu'un bourgeon se ramifie augmente	Cacao : Almeida and Valle, 2007; Galyuon <i>et al.</i> , 1996, Miyaji <i>et al.</i> , 1997
	Les probabilités qu'un coussinet floral se développe diminuent	Autre : Gregoriou <i>et al.</i> 2007; Valladares and Niinemets 2008 Autres : Bartlett and Remphrey 1998; Takenaka 2000 Observation visuelle

b) Analyses et tests statistiques

Le choix des méthodes d'analyse statistiques dépend des objets d'étude, des caractéristiques des données et des éventuelles covariables et facteurs aléatoires considérés. Des tests sur les distributions des variables d'étude et sur les hypothèses de conditionnalité d'utilisation des outils statistiques ont été systématiquement réalisés avant chaque série d'analyse afin de choisir les outils statistiques adéquats en fonction des séries de données utilisées. Trois types d'analyses ont été réalisés pour répondre aux hypothèses formulées aux différentes échelles de mesures.

Des analyses univariées sur les distributions ont été utilisées pour tester les hypothèses reposant sur des variations statistiques des valeurs de traits d'intérêt, entre traitements d'ombrage. Les tests choisis dépendaient de la taille des séries de données et de leur distribution : tests de Student lorsque les données étaient distribuées normalement, ou tests de Wilcoxon ou Kruskal-Wallis (non paramétriques) si ce n'était pas le cas. Ils étaient accompagnés de méthodes de comparaison multiple lorsque plus de deux séries de données étaient comparées (test de Dunn suivant un test de Kruskal-Wallis). Des corrections des seuils de significativité étaient appliquées dans le cas de comparaisons multiples (méthodes de correction de Bonferroni ou Šidák, selon la méthode de comparaison multiple utilisée).

Des analyses de covariation, par la méthode de l'"axe majeur standardisé" ("standardised Major Axis" ou SMA en anglais, Warton et al., 2006) ont été utilisées pour tester les hypothèses traitant des relations d'allométrie entre différents traits géométriques. Cette méthode d'ajustement linéaire bivarié permet de tester l'évolution conjointe de deux caractères quantitatifs sans faire d'hypothèse a priori sur la dépendance d'une variable par rapport à l'autre. Les variables subissaient une transformation logarithmique en amont de l'ajustement linéaire, telle que préconisé par *Taskinen et Warton (2011)*. Les effets de l'ombrage étaient testés pour chacun des deux génotypes sur les pentes et les valeurs d'intercept des relations d'ajustement linéaire.

Des modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour les analyses des effets de l'ombrage sur la variation d'un trait, continu ou discret, menées sur des échantillons suffisamment grands et susceptibles de subir des effets de différents facteurs architecturaux : ordre de l'axe, rang de l'unité de croissance, position le long de l'axe ou dans l'unité de croissance, nature (cataphylle ou feuille développée) et statut (branché, porteur d'un coussinet floral) du phytomère, etc. Les modèles étaient construits en considérant la famille de distribution de la variable dépendante (modèles linéaires mixtes "généralisés" dans le cas de distributions non normales). Pour toutes les variables d'étude, l'effet de l'ombrage et du génotype était testé indépendamment et en interaction. Selon l'hypothèse, des variables architecturales et géométriques d'intérêt pouvaient être incluses dans les modèles, en tant que

variables aléatoires. Celles-ci étaient alors systématiquement discrétisées, et les méthodes de discrétisation utilisées dépendaient des variables. La variable "rel_Position_GU" indique les positions relatives des nœuds le long des UC, selon trois classes : "down" pour la première moitié des nœuds de l'UC, "mid" pour le troisième quart et "top" pour le dernier quart de l'UC. La variable "rel_Position_Axis" indique la position relative du nœud le long de l'axe (numéro d'index du nœud sur l'axe / nombre total de nœuds sur l'axe), classée en quatre quartiles. La variable "GU_index" présente le rang des UC sur l'axe et regroupe les rangs supérieurs au rang 4, car les effectifs devenaient trop faibles (rangs 1, 2, 3, 4 et >4) ; La variable "diameter_class" classe les diamètres de base des UC en quartiles (seuils de 4,5 mm, 6,1 mm et 8,5 mm). La variable "direction" regroupe les angles d'azimut en "classes d'orientation azimutale" (nord-est, sud-est, sud-ouest et nord-ouest). Pour chaque objectif de modélisation, un modèle parcimonieux a été identifié à l'aide d'une stratégie de sélection "pas à pas" des facteurs fixes ("Stepwise Selection" en anglais), sur la base du critère d'information d'Akaike (AIC). Le traitement d'ombrage et le génotype étaient d'abord testés en interactions d'ordre 2, puis ensemble sans interaction et un à un. La sélection des facteurs aléatoires (architecturaux, géométriques et/ou expérimentaux) se faisait sur la base des hypothèses et de leurs effets, testés individuellement, sur la variable. Ils étaient retirés du modèle parcimonieux si leur contribution au modèle était négligeable. L'interprétation des résultats des modèles s'appuyait sur les analyses de significativité des effets des facteurs fixes et sur les coefficients associés.

Les résultats des analyses menées pour répondre à chacune des hypothèses listées dans le Tableau 5 sont présentés ci-dessous. La synthèse de ces résultats est présentée dans le Tableau 6.

c) Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la croissance des arbres ?

Les effets de l'ombrage sur le nombre de feuilles, la longueur totale des axes et la surface foliaire totale des cacaoyers ont été testés pour chacun des deux génotypes. Compte tenu du faible nombre d'observations (6 et 8 arbres pour les génotypes B et V, respectivement), nous avons utilisé le test non paramétrique de rangs de Wilcoxon (test de Wilcoxon-Mann-Whitney), adapté aux petits effectifs. Les distributions des valeurs pour chacune des trois variables et les résultats des comparaisons entre traitements d'ombrage, pour chacun des deux génotypes, sont présentés dans la Figure 43. Pour le génotype B, le nombre de phytomères à feuilles développées, la somme des longueurs des axes et les surfaces foliaires des cacaoyers soumis à l'ombrage fort étaient significativement plus faibles. Pour le génotype V, l'ombrage n'a pas eu d'effet significatif sur ces trois variables.

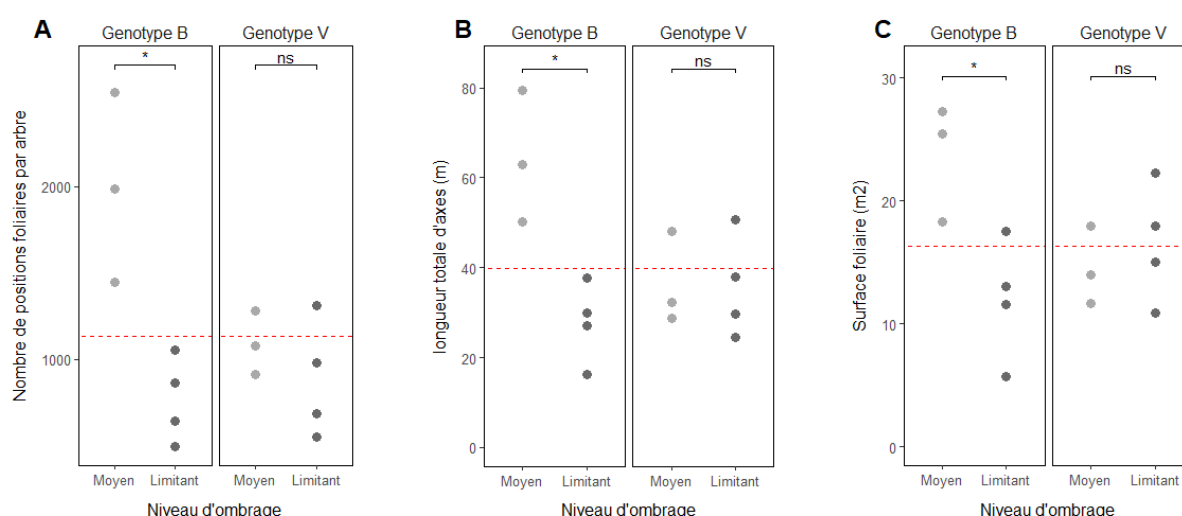


Figure 43: Nombre de positions foliaires ; B - somme des longueurs de tous les axes (m) et C- surface foliaire totale (m2) des cacaoyers, selon le niveau d'ombrage et pour chaque génotype. Lignes rouges en pointillés : valeurs moyennes des 14 cacaoyers. Tests de rangs de Wilcoxon menés entre les deux traitements d'ombrage, pour chaque génotype : (ns) non-significatif ; (*) $P < 0.05$.

L'effet de l'ombrage sur le nombre de poussées foliaires établies au cours de l'application des traitements d'ombrage sur les axes secondaires déjà présents lors du premier relevé d'architecture a été testé pour chacun des deux génotypes. Compte tenu des distributions asymétriques des valeurs, nous avons utilisé le test non paramétrique de rangs de Wilcoxon (test de Wilcoxon-Mann-Whitney). Les effectifs d'axes secondaires retenus pour cette analyse étaient de 44 et 73 axes pour les génotypes B et V, respectivement. Les distributions des valeurs de nombre de poussées foliaires établies au cours de l'application des traitements d'ombrage et les résultats des comparaisons entre traitements d'ombrage, pour chacun des deux génotypes, sont présentés dans la Figure 44. Pour le génotype B, les axes secondaires ont émis un nombre de poussées foliaires significativement plus faible lorsque les cacaoyers étaient soumis à l'ombrage fort. En moyenne, les axes d'arbres du génotype B soumis à

l'ombrage moyen ont eu cinq poussées foliaires sur la durée de l'étude, contre quatre pour ceux soumis à l'ombrage fort. Pour le génotype V, l'ombrage n'a pas eu d'effet significatif (environ quatre poussées foliaires quel que soit l'ombrage).

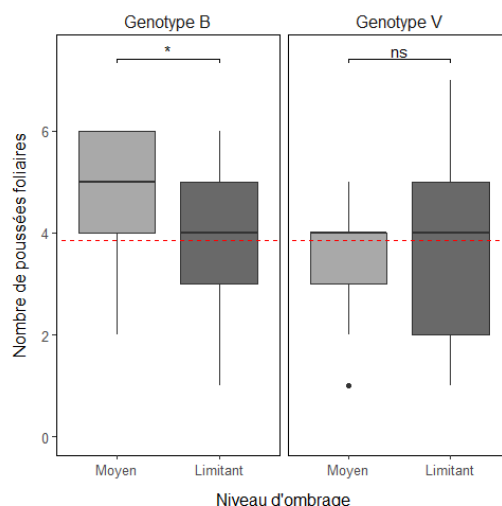


Figure 44: Nombre de poussées foliaires établies au cours de l'application des traitements d'ombrage sur les axes secondaires déjà présents lors du premier relevé d'architecture, selon le niveau d'ombrage et pour chaque génotype. Lignes rouges en pointillés : valeurs moyennes des 14 cacaoyers. Tests de rangs de Wilcoxon menés entre les deux traitements d'ombrage, pour chaque génotype : (ns) non-significatif ; (*) $P < 0.05$

d) Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la géométrie des axes ?

Pour étudier l'effet de l'ombrage sur l'élancement des axes, c'est-à-dire la relation allométrique entre le diamètre de base et la longueur d'un axe (ou de toute autre entité botanique, comme l'unité de croissance ou l'entre-nœud ; Barcellos de Souza et al., 1986; Lauri, 2019), nous avons utilisé la méthode des "Axes Majeurs Standardisés" (SMA). Les ajustements linéaires ont été réalisés entre le diamètre de base d'un axe et sa longueur, ou la somme des longueurs de l'axe et de toutes les ramifications qu'il porte, pour tous les axes non élagués et mesurant plus de 2 cm de long. Ces ajustements sont présentés dans les deux graphiques de la Figure 45. Les ajustements linéaires effectués après transformation logarithmique des valeurs de diamètre et de longueur des axes, ou de la somme des longueurs des axes et de leurs ramifications, montrent tous des coefficients de détermination élevés (de 0.81 à 0.92). Les ajustements étaient cependant meilleurs pour les valeurs de la somme des longueurs des axes et de leurs ramifications. Les pentes des ajustements ne montrent pas de différences entre les génotypes et les traitements d'ombrage, ce qui indique que la relation entre le diamètre et la longueur est conservée entre les deux génotypes et les deux traitements d'ombrage. L'ombrage a cependant eu un effet significatif sur l'ordonnée à l'origine des ajustements pour le génotype V ($p < 0.001$). La valeur plus élevée de l'ordonnée à l'origine pour l'ombrage fort correspond à une augmentation du rapport entre la longueur et le diamètre de base d'un axe, ou ratio

d'élancement ("slenderness" en anglais). Cette translation de l'ajustement linéaire indique que pour un diamètre de base équivalent, les axes seront significativement plus longs dans le traitement d'ombrage fort. Cet effet de l'ombrage sur l'élancement des axes du génotype V est également observé pour l'ajustement linéaire entre le diamètre de base de l'axe et la somme des longueurs de l'axe et de ses ramifications.

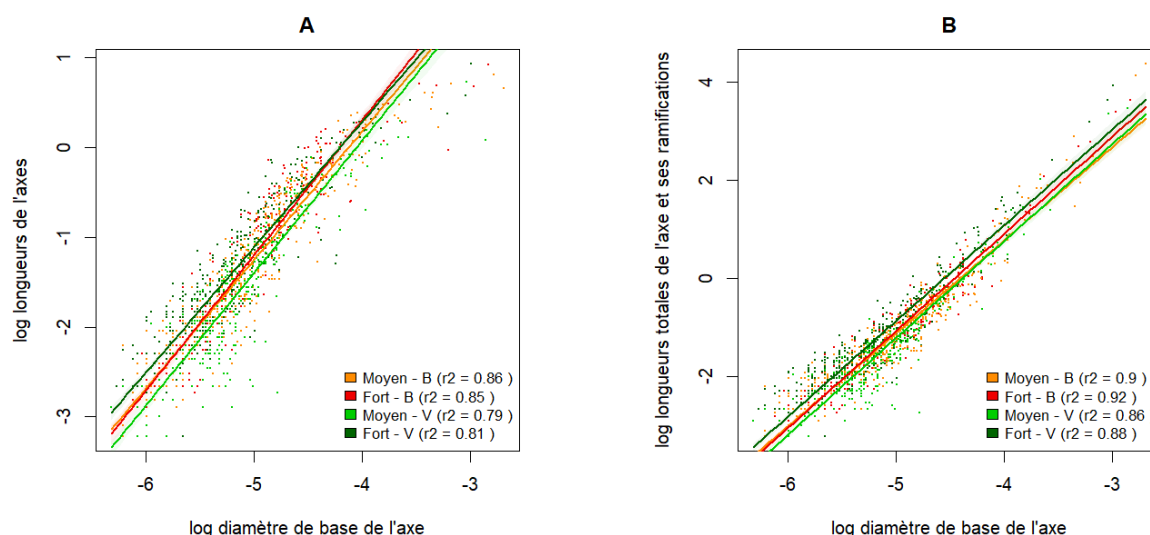


Figure 45: Ajustements linéaires par la méthode des SMA entre le diamètre de base d'un axe et A – la longueur de l'axe, et B – la somme des longueurs de l'axe et de toutes ses ramifications, selon le traitement d'ombrage moyen et fort sur le génotype B (points et lignes orange et rouge, respectivement) et le génotype V (points et lignes vert clair et foncé, respectivement). r^2 = coefficients de détermination des ajustements linéaires.

Les effets de l'ombrage sur la croissance primaire et secondaire des axes secondaires ont également été testés à l'aide de la méthode des "Axes Majeurs Standardisés" (SMA). Les analyses concernaient les axes non élagués et déjà présents lors de la première campagne de mesure d'architecture, soit 100 et 142 axes pour les génotypes B et V, respectivement. Les ajustements linéaires ont été réalisés entre les valeurs de longueur des axes mesurées lors de la première campagne de mesures d'architecture (MTG1) et celles mesurées après 10 mois d'application des traitements d'ombrage (MTG2), ainsi que sur les valeurs de diamètre de base des axes mesurées lors de la première campagne de mesures d'architecture (MTG1) et celles mesurées après 10 mois d'application des traitements d'ombrage (MTG2), pour chaque génotype et chaque traitement d'ombrage. Ces ajustements sont présentés sur les deux graphiques de la Figure 46. Les ajustements linéaires sont peu performants, avec des coefficients de détermination compris entre 0,42 et 0,6 pour les ajustements sur la longueur des axes, et entre 0,6 et 0,75 pour les ajustements sur le diamètre de base. Les pentes des ajustements ne montrent pas de différences entre traitements d'ombrage ni entre génotypes. Aucune différence d'ordonnée à l'origine ou de distribution des valeurs n'est observée pour les longueurs des axes entre

les traitements d'ombrage et les génotypes, ce qui indique que l'ombrage n'a pas eu d'effet significatif sur les croissances primaires des axes. Des différences significatives d'ordonnée à l'origine sont observées pour les valeurs de diamètre de base des axes, entre les traitements d'ombrage et pour les génotypes B ($p < 0,001$) et V ($p < 0,01$). Pour les deux génotypes, l'ordonnée à l'origine est plus basse pour les axes ayant poussé en conditions d'ombrage fort, ce qui indique que la croissance secondaire des axes a été réduite sous ombrage fort.

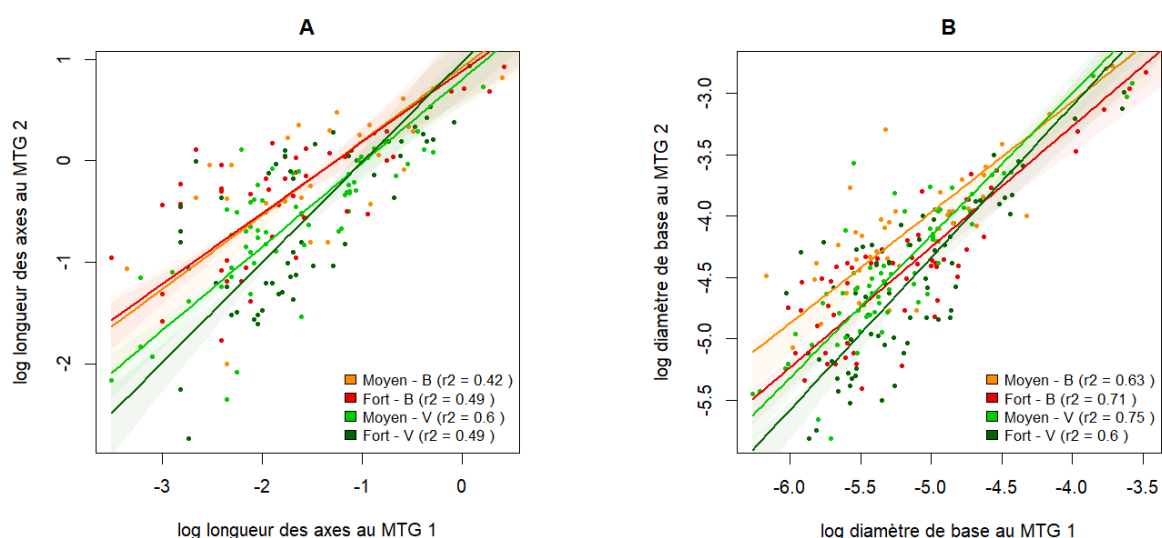


Figure 46 : Ajustements linéaires par la méthode des SMA entre les valeurs mesurées lors de la 1^{ère} (MTG1) et de la 2nd (MTG2) sessions de relevés d'architecture, de A- longueur et B- diamètre de base des axes secondaires, selon le traitement d'ombrage moyen et fort sur le génotype B (points et lignes orange et rouge, respectivement) et le génotype V (points et lignes vert clair et foncé, respectivement). r^2 = coefficients de détermination des ajustements linéaires.

e) Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la structure et la géométrie des UC ?

Des analyses ont été menées à l'aide de modèles linéaires mixtes afin de tester les effets de l'ombrage sur des variables de structure et de géométrie des unités de croissance (UC). L'effet de l'ombrage a été testé sur la longueur, le nombre de phytomères à feuilles développées, le nombre de phytomères à cataphylles, les proportions de phytomères à cataphylles sur l'ensemble des phytomères, et les surfaces foliaires des UC. Pour chaque variable dépendante, le traitement d'ombrage, le génotype, la position de l'UC sur l'axe et l'ordre de ramification de l'axe ont d'abord été testés indépendamment, puis les facteurs ayant eu des effets significatifs ont été inclus comme facteurs aléatoires dans des modèles mixtes.

La Figure 47 montre les distributions des valeurs de longueur des UC, du nombre de phytomères à feuilles développées et à cataphylles, ainsi que de la proportion de phytomères à cataphylles sur l'ensemble des phytomères de l'UC, en fonction du traitement d'ombrage et pour chaque génotype. Les analyses des effets de l'ombrage sur ces variables ont été réalisées à partir des données de toutes

les UC des arbres, à l'exception de la première UC de chaque axe et des UC appartenant à des axes ayant été sectionnés, soit 1 317 et 1 114 UC pour les génotypes B et V, respectivement. Les modèles testés et leurs interprétations sont décrits ci-dessous :

- Longueur des UC : Les valeurs suivent une distribution normale. Le rang de l'UC sur l'axe et l'ordre de ramification de l'axe ont des effets significatifs sur la longueur des UC, et ils ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *model_length_A <- lmer(length_2 ~ shade + (1 | tree_id) + (1 | GU_index))*. Les résultats du modèle indiquent que les différences entre génotypes et entre niveaux d'ombrage ne sont pas significatives lorsqu'on prend en compte la variation non contrôlée due à l'arbre (*tree_id*) et au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*). Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 3.

- Nombre de phytomères à feuilles développées : Les valeurs suivent une loi de poisson. Le rang de l'UC sur l'axe et l'ordre de ramification de l'axe ont des effets significatifs sur la longueur des UC et ils ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *model_length_A <- lmer (length_2 ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index))*. Les résultats du modèle indiquent que les différences entre niveaux d'ombrages ne sont pas significatives lorsqu'on prend en considération l'effet significatif du génotype (réduction significative du nombre de phytomères à feuilles développées chez le génotype V) et la variation non contrôlée due à l'arbre (*tree_id*) et au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*). Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 4.

- Nombre de phytomères à cataphylles : Les valeurs suivent une distribution en binomiale négative. Le rang de l'UC sur l'axe a un effet significatif sur la longueur des UC et il a été testé comme facteur aléatoire dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *Model_cataphyll <- glmer(Number_cataphyll ~ shade * genotype + (1 | tree_id), family = negative.binomial(1))*. Les résultats du modèle indiquent que lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'arbre (*tree_id*), on observe un effet significatif du traitement d'ombrage sur le nombre de cataphylles uniquement pour le génotype B ($p < 0.05$), avec une réduction du nombre de cataphylles sous ombrage fort. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 5.

- Proportions de phytomères à cataphylles sur l'ensemble des phytomères des UC : Les valeurs sont proches de la distribution normale. Le rang de l'UC sur l'axe a un effet significatif sur la longueur des UC et il a été testé comme facteur aléatoire dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *Model_cata_ratio_B <- lmer(Cataphyll_ratio ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index))*. Les résultats du modèle indiquent que les différences entre niveaux d'ombrages ne sont

pas significatives lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'arbre (*tree_id*) et au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*). Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 6.

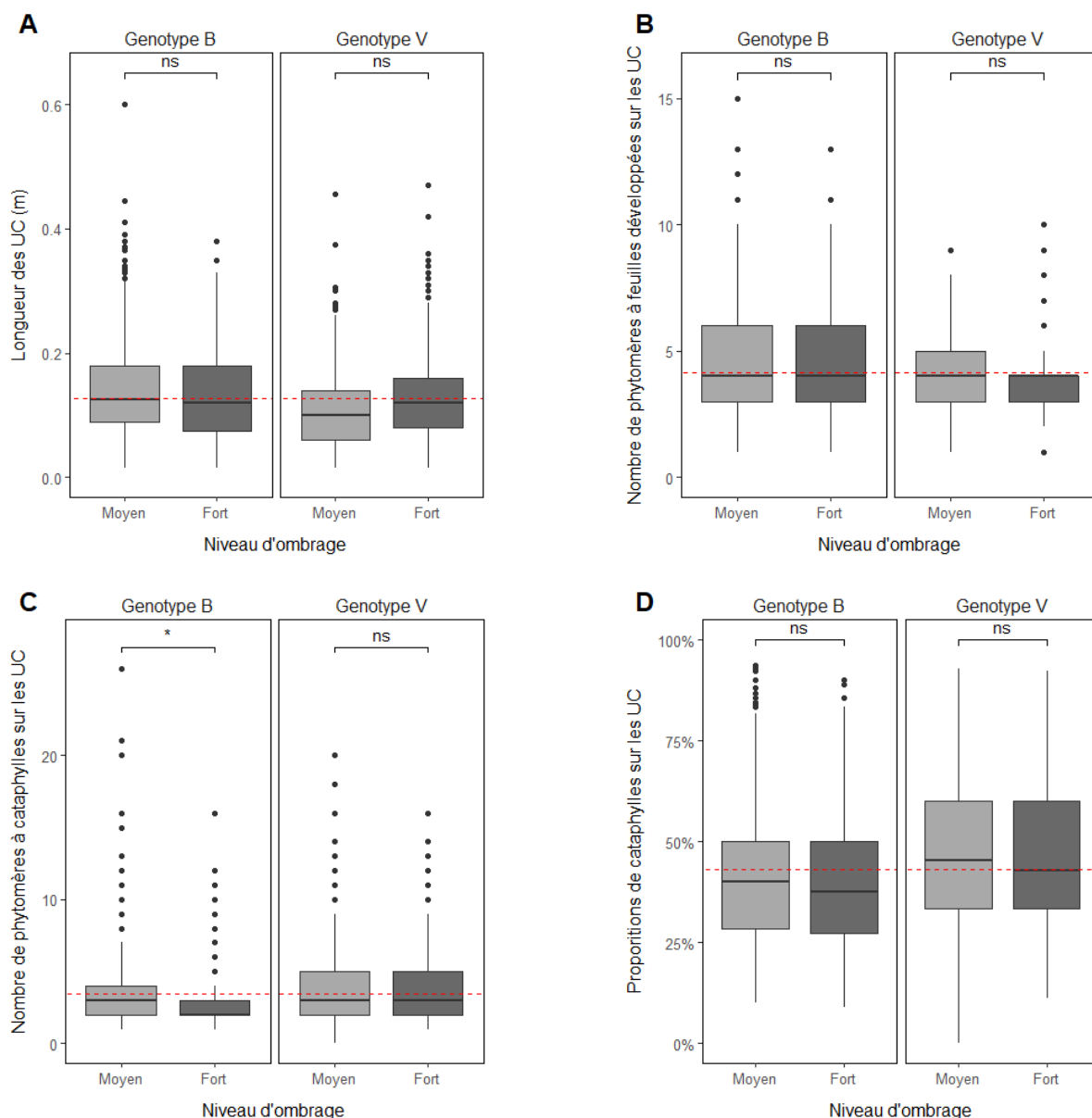


Figure 47: Distributions des A- longueurs des UC ; B- nombre de phytomères à feuilles développées ; C- nombres de phytomères à cataphylles ; D- proportions de phytomères à cataphylles sur les UC selon le traitement d'ombrage et pour chaque génotype. Comparaisons des effets moyens des traitements d'ombrage pour chaque génotype à partir d'un modèle linéaire mixte : (ns) non-significatif ; (*) $P < 0.05$.

- Pour l'analyse des effets de l'ombrage sur les surfaces foliaires, nous avons travaillé sur les UC pour lesquelles toutes les feuilles étaient présentes lors de la seconde campagne de mesure d'architecture (MTG2), soit 827 et 801 UC pour les génotypes B et V, respectivement. La surface foliaire a été calculée à partir de la somme des surfaces de chaque feuille, elles-mêmes calculées à partir des mesures de leurs longueurs et largeurs, à l'aide des équations allométriques développées pour chacun des deux génotypes et dans chaque condition d'ombrage. Les distributions des surfaces foliaires

portées par les UC ainsi que les effets moyens de l'ombrage, pour les deux génotypes, sont présentés sur les deux graphiques de la Figure 48. Compte tenu de la distribution asymétrique des valeurs de surfaces foliaires sur les UC, une transformation de Box-Cox a été appliquée afin d'obtenir une série de valeurs normalement distribuée. Les classes d'orientation azimutale de l'axe ont été ajoutées aux tests. Le rang de l'UC sur l'axe, l'ordre de ramification de l'axe et l'orientation de l'axe avaient des effets significatifs sur la surface foliaire des UC et ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : $model_Area_g \leftarrow lmer(boxcox_leaf_area_2 \sim shade + genotype + (1 | tree_id) + (GU_index | axis_index) + (1 | GU_orientation), data = Leaf_Area_GU)$. Les résultats du modèle indiquent que les différences entre niveaux d'ombrages ne sont pas significatives lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'arbre ($tree_id$), au rang de l'UC sur l'axe (GU_index) niché dans l'ordre de l'axe ($axis_index$) et à l'orientation de l'UC ($orientation_GU$). Les surfaces foliaires étaient réduites sur les axes orientés sud. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 7.

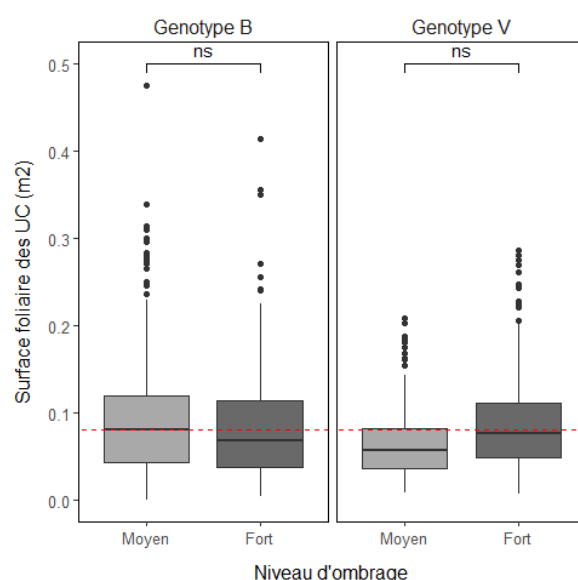


Figure 48: Distributions des surfaces foliaires sur les UC (m^2), selon le traitement d'ombrage et pour chaque génotype. Comparaisons des effets moyens des traitements d'ombrage pour chaque génotype à partir d'un modèle linéaire mixte : (ns) non-significatif

- L'effet de l'ombrage sur le rapport entre diamètre de base d'une UC et la surface foliaire qu'elle porte (loi de Corner, Barcellos de Souza et al., 1986; Corner, 1949; Lauri, 2019), a été étudié à l'aide de la méthode des "Standardised Major Axis" (SMA). L'analyse a porté sur les UC terminales d'axes non sectionnés. Seules les UC sur lesquelles toutes les feuilles étaient encore présentes lors de la collecte de données ont été sélectionnées pour l'analyse, soit 479 et 621 UC pour les génotypes B et V, respectivement. Les ajustements linéaires ont été réalisés après transformation logarithmique des valeurs de diamètre de base et de surface foliaire totale des UC. Ils sont présentés dans la Figure 49. Les

ajustements montrent des coefficients de détermination moyens de 0.49 à 0.79. Une différence significative d'intercept des ajustements est observée entre les deux traitements d'ombrage pour le génotype B ($p < 0.001$). La surface foliaire portée par l'UC terminale pour un diamètre de base donné est plus élevée lorsque l'ombrage est fort. Une différence significative entre les pentes d'ajustements des deux traitements d'ombrage est observée pour le génotype V ($p < 0.01$). La pente plus élevée de l'ajustement linéaire sur les UC soumises à l'ombrage fort correspond également à une augmentation de la surface foliaire portée par l'UC terminale pour un diamètre de base donné. On peut cependant nuancer ces interprétations par la présence probable d'UC d'âges variables dans notre échantillon. En effet, les UC terminales que nous avons mesurées au cours de notre campagne de mesures architecturales pouvaient être installées depuis plusieurs semaines et des différences importantes de diamètre de base peuvent être observées selon le temps passé depuis l'installation de l'unité de croissance.

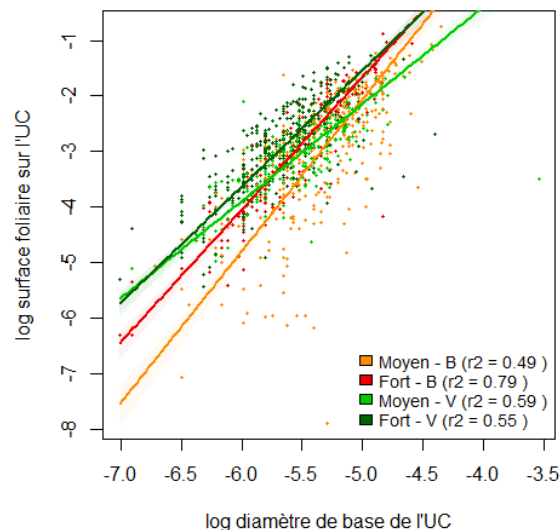


Figure 49: Ajustements linéaires par la méthode des SMA entre le diamètre de base et la surface foliaire totale des UC terminales des axes, selon le traitement d'ombrage moyen et fort sur le génotype B (points et lignes orange et rouge, respectivement) et le génotype V (points et lignes vert clair et foncé, respectivement). r^2 = coefficients de détermination des ajustements linéaires.

f) Quel est l'effet de l'ombrage fort sur les caractéristiques des phytomères ?

Les effets de l'ombrage sur la longueur des entre-nœuds des phytomères à feuilles développées et à cataphylles et sur la surface des feuilles développées ont été testés à l'aide de modèles linéaires mixtes.

Pour l'étude des longueurs d'entre-nœuds, nous avons sélectionné uniquement les phytomères portés par les UC qui ont été mises en place pendant l'application des traitements d'ombrage. Les phytomères portés par les premières UC de chaque axe (UC proximale de chaque axe) ont également été retirés.

- Pour l'étude des entre-nœuds des phytomères à cataphylles, les longueurs d'entre-nœuds ont été calculées en divisant la 'longueur de la zone de cataphylles' (distance du début de l'UC au premier nœud de feuille développée) par le 'nombre de cataphylles' +1, soit 4553 et 4449 phytomères, pour les génotypes B et V, respectivement. Le rang de l'UC sur l'axe, l'ordre de ramification de l'axe et l'orientation de l'axe avaient des effets significatifs sur les longueurs d'entre-nœuds et ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *model_Inter_node_h <- lmer(inter_node_length_Cata ~ shade + genotype + (axis_index | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | GU_orientation))*. Les résultats du modèle indiquent que lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'ordre de ramification (*axis_index*) niché dans l'arbre (*tree_id*), au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*) et à l'orientation de l'axe (*GU_orientation*), on observe un effet significatif des traitements d'ombrage sur les longueurs d'entre-nœuds pour les deux génotypes ($p < 0.01$), avec un allongement des entre-nœuds en conditions d'ombrage fort. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 8.

- Pour l'étude des entre-nœuds des phytomères à feuilles développées, les longueurs d'entre-nœuds ont été calculées en divisant la longueur de la zone de feuilles développées (longueur de l'UC – distance du début de l'UC au premier nœud de feuille développée) par le nombre de phytomères à feuilles développées - 1, soit 5044 et 3283 phytomères pour les génotypes B et V, respectivement. Le rang de l'UC sur l'axe, l'ordre de ramification de l'axe et l'orientation de l'axe avaient des effets significatifs sur les longueurs d'entre-nœuds et ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : *model_Inter_node_leaf_h <- lmer(inter_node_length_Leaf ~ shade + genotype + (axis_index | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | GU_orientation))*. Les résultats du modèle indiquent que lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'ordre de ramification (*axis_index*) niché dans l'arbre (*tree_id*), au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*) et à l'orientation de l'axe (*GU_orientation*), on observe un effet significatif des traitements d'ombrage sur les longueurs d'entre-nœuds pour les deux génotypes ($p < 0.01$), avec un allongement des entre-nœuds en conditions d'ombrage fort. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 9.

Les distributions des valeurs de longueurs d'entre-nœuds ainsi que les effets moyens de l'ombrage, pour chaque génotype, sont présentées sur les deux graphiques de la Figure 50.

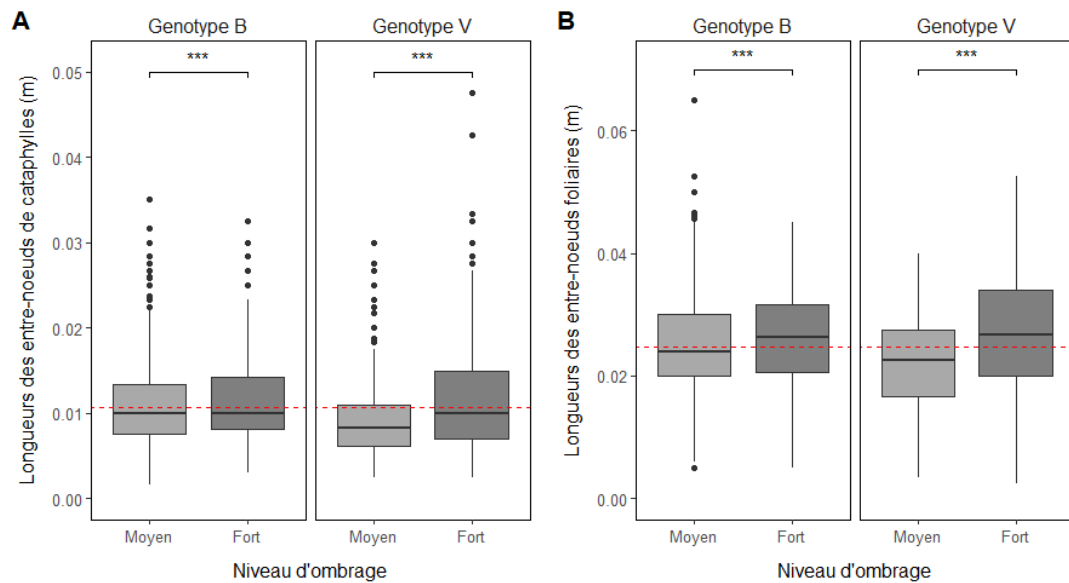


Figure 50: Distributions des longueurs d'entre-nœuds des phytomères (A) à cataphylles et (B) à feuilles développées, selon le traitement d'ombrage et pour chaque génotype. Comparaisons des effets moyens des traitements d'ombrage pour chaque génotype à partir d'un modèle linéaire mixte : (ns) non-significatif ; (***) $P < 0.001$.

- Pour l'étude des surfaces de feuilles, nous avons travaillé sur toutes les feuilles mesurées lors de la seconde campagne de mesures architecturales, à l'exception des feuilles portées par l'UC proximale des axes, soit 5052 et 3813 feuilles pour les génotypes B et V, respectivement. Les surfaces de chaque feuille ont été calculées à l'aide des équations allométriques décrites dans la section précédente. Compte tenu de la distribution asymétrique des valeurs de surface des feuilles, une transformation de Box-Cox a été appliquée afin d'obtenir une série de valeurs normalement distribuées. Les classes d'orientation azimutales ont été ajoutées aux tests. La position relative de la feuille sur l'UC, le rang de l'UC sur l'axe, l'ordre de ramification de l'axe et l'orientation de l'axe avaient des effets significatifs sur la surface foliaire des UC et ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : `model_Area_7 <- lmer(Boxcox_leaf_area ~ shade * genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | axis_index) + (1 | direction) + (1 | rel_Position_GU))`. Les résultats du modèle indiquent que lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à l'arbre (*tree_id*), à la position de la feuille sur l'UC (*rel_Position_GU*), au rang de l'UC sur l'axe (*GU_index*), à l'ordre de ramification (*axis_index*) et à l'orientation de l'axe (*GU_orientation*), on observe un effet significatif du traitement d'ombrage sur les surfaces des feuilles pour le génotype V ($p < 0.05$), avec des feuilles plus grandes en conditions d'ombrage fort, mais pas pour le génotype B. Les distributions ainsi que les effets moyens de l'ombrage, pour chaque génotype, sont présentées dans la Figure 51. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 10.

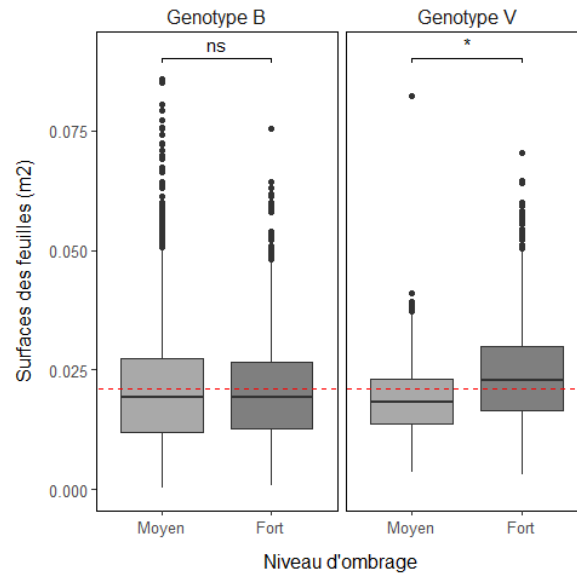


Figure 51 : Distributions des surfaces de feuilles (m^2) selon le traitement d'ombrage et pour chaque génotype. Comparaisons des effets moyens des traitements d'ombrage pour chaque génotype à partir d'un modèle linéaire mixte : (ns) non-significatif ; (*) $P < 0.05$.

Pour l'étude des effets de l'ombrage sur les probabilités qu'un bourgeon porte une ramification végétative (rameau latéral) ou reproductive (coussinet floral), nous avons travaillé uniquement sur les données collectées sur les "axes de suivi phénologique" (voir M&M, 2.C). Seuls les phytomères mis en place pendant l'application des traitements d'ombrage et portés par des axes non sectionnés ont été utilisés, soit 2925 et 1976 phytomères pour les génotypes B et V, respectivement. Les deux variables d'étude, i.e., la présence ou absence de ramification végétative ou de coussinet floral sur le phytomère, sont de types booléens, et nous avons donc utilisé des modèles linéaires mixtes logistiques. Les orientations des UC et les positions relatives des phytomères sur les axes et les UC ont été intégrées aux modèles (voir paragraphe précédent).

- Le test des effets indépendants des facteurs sur la présence d'une ramification végétative montre que le diamètre de base de l'UC porteuse (discrétisé en quartiles), la position relative du phytomère sur l'axe et la position relative du phytomère dans l'UC ont des effets significatifs sur la variable et ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était : `model_Branch_S_G_rel1 <- glmer (Branched ~ shade + genotype + (1|diameter_class) + (1|rel_Position_Axis), family = binomial)`. Les résultats du modèle indiquent que les différences entre niveaux d'ombrages ne sont pas significatives lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due au diamètre de base de l'UC porteuse (*diameter_class*) et à la position relative du phytomère sur l'axe (*rel_Position_Axis*). Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 11.

- Le test des effets indépendants des facteurs sur la présence d'un coussinet floral montre que la position relative du phytomère sur l'axe, le diamètre de base de l'UC porteuse (discretisé), le nombre d'UC composant l'axe porteur et l'orientation de l'UC porteuse avaient des effets significatifs sur la variable. Tous ces facteurs ont été testés comme facteurs aléatoires dans des modèles linéaires mixtes. Le modèle le mieux ajusté était le plus complet, sans interaction entre ombrage et génotype : *model_Flo_S_G_1 <- glmer(Flower_Cushion ~ shade + genotype + (1|rel_Position_Axis) + (1|diameter_class) + (1|direction) + (1|NB_GU_AXIS) + (1|tree_id), family = binomial)*. Les résultats du modèle indiquent que lorsqu'on prend en considération la variation non contrôlée due à la position relative du phytomère sur l'axe (*rel_Position_Axis*), à l'individu (*tree_id*), au nombre d'UC sur l'axe porteur (*NB_GU_AXIS*), au diamètre de base de l'UC porteuse (*diameter_class*) et à l'orientation de l'UC porteuse (*direction*), on observe un effet significatif de l'ombrage sur la probabilité qu'un coussinet floral se développe sur le phytomère ($p < 0.01$). Les chances qu'un phytomère porte un coussinet floral diminuaient en moyenne de 89,3 % lorsque le cacaoyer est soumis à un ombrage fort plutôt qu'à un ombrage moyen. Le détail des résultats du modèle est présenté dans l'Annexe 12.

Pour illustrer l'effet de l'ombrage sur la présence de ramifications végétatives ou de coussinets floraux sur les phytomères, la Figure 52 présente les fréquences moyennes de ramifications végétatives et de coussinets floraux observées sur les phytomères appartenant aux UC dont le diamètre de base appartient au quartile supérieur des valeurs mesurées dans notre étude, soit 8,5 mm.

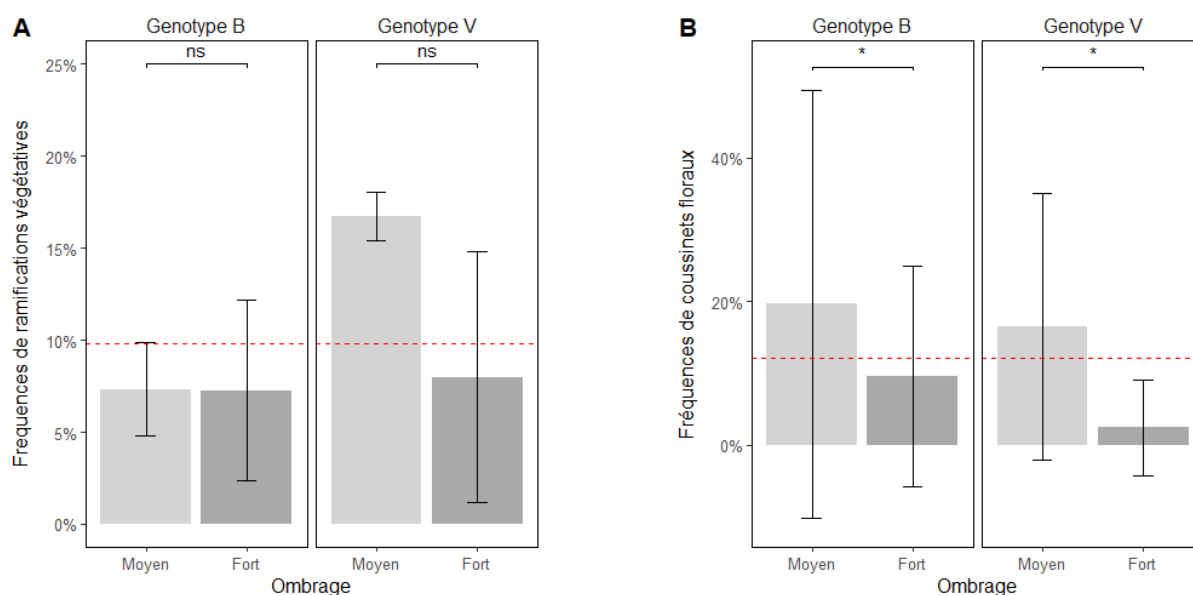


Figure 52: Fréquences moyennes des présences A- de ramifications végétatives, et B- des coussinets floraux, selon l'ombrage et le génotype, pour les phytomères portés sur les UC de diamètre > 8.5mm. Les lignes en pointillés rouges montrent les moyennes de fréquences sur les arbres de tous génotypes et ombrages ; les barres verticales montrent les écarts types selon l'ombrage et le génotype.

Comparaisons des effets moyens des traitements d'ombrage pour chaque génotype à partir d'un modèle linéaire mixte : (ns) non-significatif ; () $P < 0.05$.*

g) Synthèse et discussion des résultats

Les résultats des analyses sont résumés dans le Tableau 6. L'ombrage fort a entraîné des variations des traits d'architecture ou de géométrie à toutes les échelles d'étude. La plupart des hypothèses formulées en amont des analyses, à partir des connaissances sur le cacaoyer ou d'autres espèces, ou bien à partir d'observations faites au champ, ont pu être confirmées. Une hypothèse que nous avons formulé sur la base de nos observations au champ a cependant été infirmée : nous montrons en effet que l'ombrage fort n'affecte pas la fréquence de phytomères à cataphylles pour chacun des deux génotypes étudiés. Nous notons également que, pour beaucoup de traits étudiés, l'ombrage fort n'a eu un effet que sur un seul des deux génotypes. Ces résultats montrent des variations, selon le génotype, de la plasticité développementale du cacaoyer en réponse à l'ombrage. Il est par ailleurs probable que d'autres génotypes de cacaoyers auraient pu présenter des réponses à l'ombrage encore différentes de celles relevées sur nos deux génotypes d'étude. Nous discutons de ces résultats dans la section suivante. Le détail des résultats des modèles (coefficients des facteurs fixes, variance des facteurs aléatoires, etc.) est présenté en annexe (Annexes 3 à 12).

Tableau 6: Synthèse des résultats d'analyses des effets de l'ombrage sur la croissance et la reproduction du cacaoyer. Les niveaux de significativité des effets de l'ombrage obtenus à partir des différents tests statistiques sont : (*) $P < 0.05$; (**) $P < 0.01$; (***) $P < 0.001$.

Question de recherche	Hypothèses	Résultat : effets de l'ombrage fort
1. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la croissance des arbres ?	Le nombre de feuilles diminue	Diminution significative pour le génotype B (*)
	La longueur totale d'axes diminue	Diminution significative pour le génotype B (*)
	La surface foliaire totale diminue	Diminution significative pour le génotype B (*)
	La fréquence d'émissions foliaires diminue	Diminution significative pour le génotype B (*)
2. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la géométrie des axes ?	L'élancement ("slenderness") augmente	Augmentation significative pour le génotype V (***)
	La croissance primaire augmente	Pas d'effet significatif
	La croissance secondaire diminue	Diminutions significatives pour les génotypes B (***) et V (**)
3. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur la structure et la géométrie des UC ?	La longueur augmente	Pas d'effet significatif
	Le nombre de phytomères à feuilles développées diminuent	Pas d'effet significatif
	Le nombre de phytomères à cataphylles augmente	Diminution significative pour le génotype B (*)
	La fréquence des cataphylles sur une UC augmente	Pas d'effet significatif
	Les surfaces foliaires portées par une UC augmentent	Pas d'effet significatif
	Le rapport entre surface foliaire et diamètre d'une UC augmente	Augmentations significatives pour les génotypes B et V (***)
4. Quel est l'effet de l'ombrage fort sur les caractéristiques des phytomères ?	Les longueurs des entre-nœuds des phytomères à cataphylles augmentent	Augmentation significative pour les deux génotypes (**)
	Les longueurs des entre-nœuds des phytomères à feuilles développées augmentent	Augmentation significative pour les deux génotypes (**)
	Les surfaces des feuilles développées augmentent	Augmentation significative pour le génotype V (*)
	Les probabilités qu'un bourgeon produise une ramification végétative diminuent	Pas d'effet significatif
	Les probabilités qu'un bourgeon produise un coussinet floral diminuent	Diminution significative pour les génotypes B et V (**)

- B. Article 2 : Analyse des variations d'effets de l'ombrage fort sur la croissance et le développement de deux génotypes contrastés de cacao

ARTICLE 2: *Effects of shade on growth and flowering of the cauliflorous species Theobroma cacao*

Thomas Wibaux, Rémi Vezy, Olsen Pondo Kouakou, Antoine Alban M'Bo Kacou and Pierre-Éric Lauri

Article à paraître dans *Acta Horticulturae*, 10ème International Symposium on Light in Horticulture "LightSym2024", Séoul, République de Corée, 19 - 22 mai 2024

Cet article reprend une sélection des résultats présentés dans la section précédente, tirés de l'analyse des effets de deux traitements d'ombrages (40% et 90% d'interception du rayonnement PAR incident) sur la croissance, l'architecture et la floraison de deux génotypes de cacaoyers, aux échelles de l'arbre, de l'axe, de l'unité de croissance et du phytomère. Les résultats sélectionnés pour cet article visent à mettre en évidence des différences de stratégies de croissance selon le génotype, en réponse à un ombrage fort. La réponse du cacaoyer à ce gradient d'ombrage et les conséquences agronomiques sont discutées.

Effects of shade on growth and flowering of the cauliflorous species *Theobroma cacao*

T. Wibaux^{1,2,3,2}, R. Vezy^{4,5}, O. Pondo Kouakou¹, A.A. M'Bo Kacou³ and P.É. Lauri²

¹CIRAD, UMR ABSys, F-34398 Montpellier, France; ²ABSys, Univ Montpellier, CIHEAM-IAMM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; ³CEA-CCBAD, Univ. Felix Houphouët-Boigny, Bingerville, Côte d'Ivoire; ⁴CIRAD, UMR AMAP, F-34398 Montpellier, France; ⁵AMAP, Univ Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Montpellier, France

Abstract

Cacao, a shade-tolerant cauliflorous fruit tree originating from the amazon, is traditionally cultivated in association with other woody and fruit tree species in agroforestry systems. The heterogeneous light environment within these systems results in important variations in growth and production of cacao trees. Understanding how cacao trees respond to variations in light interception is crucial for adapting crop management in agroforestry systems. We investigated the effect of two shading nets, i.e. medium and high shading (40% and 90% intercepted radiations, respectively) on the growth, architecture and flowering of two architecturally-contrasted cacao genotypes. Data were collected using Multi-Scale tree graphs data structure. Reproductive activity at the phytomer scale was monitored weekly for a year. Analyses showed an invariant negative effect of high shade on frequency of old nodes bearing flowering sites. The effect of shade on number of leaves on tree and elongation of axes, which correspond respectively to shade tolerance and shade avoidance strategies, were dependent on the genotype. By elucidating the response of cacao trees to shading, our study contributes to a better understanding of how the species respond to variations in light environment as found in agroforestry systems.

Keywords: Cocoa tree, agroforestry, plant architecture, multi-scale Tree Graphs, cauliflory

INTRODUCTION

Theobroma cacao L., the source of cocoa and chocolate, is a fruit tree native to the understory of dense tropical amazon rainforests. It displays shade-tolerance features and it is still commonly cultivated in agroforestry systems, under the shade of forest or taller fruit trees. In these systems, intra- and inter-specific competition for light result in highly heterogeneous radiative resources available for the cacao trees, from 100% down to 30% of accessible sunlight (Asare and Anders 2016; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). These variable radiative resources impact the functioning and development of the trees, with consequences on its fruit and bean production (Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Usually, cacao is considered as a shade-tolerant species and it is assumed that its

² thomas.wibaux@cirad.fr

phenotypic plasticity in response to shade relies primarily on adapted physiological traits and reduced growth (Suárez Salazar *et al.* 2018; Ávila-Lovera *et al.* 2021; Martinez-Garcia and Rodriguez-Concepcion 2023). However, changes in plant architecture and shoot morphology in response to shade, often referred to as “shade avoidance syndrome”, have been observed on shade tolerant species, including cacao (Smith and Whitelam 1997; Charbonnier *et al.* 2017; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Increased leaf area and elongation of axis, reduced branching and increased flowering are among the most common architectural traits deployed in order to maximize light interception and space occupation in light-limited environments (Smith and Whitelam 1997; Pitchers *et al.* 2021). Still, we lack knowledge on the effects of shading on growth, architecture and functioning of cacao (Tosto *et al.* 2023).

Architecturally, *Theobroma cacao* conforms to the modular Nozeran model, characterized by dimorphic branching, namely orthotropic sympodial trunk and tiers of plagiotropic branches (Hallé *et al.* 1978). Branches expand rhythmically, and “flushing” cycle is modulated by the environment (Greathouse *et al.* 1971; Almeida and Valle 2010). Growth Units (GU) of plagiotropic axis are organized in series of cataphylls —small, scale-like modified leaves— followed by three to six pairs of leaves, in 1/2 phyllotaxy (Mialet 1990). Most leaf or cataphyll axils hold two buds, each with specific morphogenetic potential. The larger, distal “principal bud”, almost exclusively gives rise to a further plagiotropic axis or abort after some time. The smaller “subordinate bud”, located under the principal bud, can develop into an inflorescence, although we lack information about the factors controlling the meristem differentiation. Once it has flowered, the position can reiterate flowering potentially indefinitely, giving rise to a “flower cushion”. This results in flowers developing all over the oldest organs of the tree, notably on trunks and main branches. This feature is known as cauliflory, or ramiflory (Alvim 1984).

To date, architectural rules of growth have only been described on hybrid germplasm grown from seedlings, under full sun, and there are no scientific reference or observation report on spatial distribution of flowers over cacao tree axis. In this study, we investigated the effects of medium and high shading, as found in agroforestry systems, on vegetative growth and flowering of cacao. The objective of this work was to explore the effects of shade on 1) number of leaves unfolded on trees; 2) elongation of axis; 3) length, number of leaves and cataphylls on growth units; and 4) frequency of flower cushion development at phytomer scale. The experiment was carried out on two architecturally contrasted genotypes.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and experimental design

The study was carried out in an experimental cacao orchard located in an industrial plantation of cacao, near the city of Gagnoa, in Côte d'Ivoire (6°11'18.8"N, 6°07'29.5"W). A 2 250m² experimental plot was installed in 2020 and three-hundreds cacao seedlings, planted at 2x3m distance in June 2021, were side-grafted in January-February 2022 with budwood collected on plagiotropic shoots of three architecturally-contrasted genotypes, named 'Geno_A', 'Geno_B' and 'Geno_C'. Both seedlings used as rootstock and clones selected for the experiment supposedly originate from populations composed of a mix of hybrids between Upper Amazon and Lower Amazon or African Trinitario parental genotypes, as usually found in the region (Pokou *et al.* 2006). The grafted trees were grown under "moderate" shade (around 30% light interception) provided by a roof of palm leaves. Rootstocks were coppiced over the grafting points and a single axis originating from the budwood was maintained and left unpruned (considered as 1st order axis). Trees were regularly fertilized with triple super phosphate and urea, to boost their growth. The entire orchard was irrigated, in order to maintain comfortable water status in soil at all time, and frequent weeding were performed.

The factorial shade experiment started in march 2023, when the grafted trees had reached sufficient foliar development to allow full sun exposure (around 200 leaves on each tree). The experimental design was set as a randomized complete block design (shading levels), with split-plots (genotypes). The orchard was split in twelve rectangular sub-plots of 15x10m, comprising 25 trees each. Each sub-plot was assigned a random shading treatment (four plots per shading treatment), among three shading levels: a full sun control 'FS', a 40% black shading net for medium shade level 'MS' and a 90% black shading net for high shade level 'HS'. Average PPFD of 563 +/- 168 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (59% transmitted PAR); and 90 +/- 32 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (9.8% transmitted PAR) for MS and HS respectively, were measured between 12pm and 2pm from June to November, with PAR sensors (Aranet PAR sensor TDSKAR02) at 1.5m height in the center of the plots. Within each plot, a tree of each of the three genotypes, located among the center of the plots, was selected for the experiments, based on its sanitary health and vegetative development. Trees grown under full sun, trees of genotype C and trees from one of the 'MS' sub-plots presented high levels of defoliations from insects, which hampered the objectives of the study. Architectural data collection and analysis were thus performed on the remaining 14 trees: seven trees of genotypes A and seven of genotype B, three and four trees of each genotype under MS and HS treatments, respectively.

Data collection

Complete textual description of architecture of aerial parts of the whole cacao plants, at the axis, growth-unit and phytomer scale was collected in the form of multi-scale tree graphs (MTGs, (Godin and Caraglio 1998)). This data structure allows to capture topology and geometry of plant

organs at different scales, using nested tree graphs accounting for multiscale topological relationships between plant organs. Each tree was thus described as a group of axes, each composed of 1 to 12 growth-units (GU), comprising 1 to 35 phytomers each. Each phytomer comprised a node, bearing either a cataphyll or a leaf, along with an internode, a vegetative (principal) bud and a reproductive (subordinate) bud, either dormant or bearing a flower cushion. Observed or measured variables at each scale are presented in Table 7.

Table 7 : Studied variables and sample sizes at each scale for each shade X genotype group: ‘MS-Geno_A’; ‘HS-Geno_A’; ‘MS-Geno_B’; ‘HS-Geno_B’.

	Tree Scale	Axis scale	Growth-Unit scale	Phytomer scale
			‘Number of leaves’	
Studied variables	‘Number of leaves’	‘Basal diameter (m)’ ‘Length (m)’	‘Number of cataphylls’ ‘Length’	‘Floral cushion (0/1)’
Sample size	{3;4;3;4}	{439;220;369;390}	{943;544;556;649}	{102;247;79;160}

A first campaign of “baseline” architectural measurement was performed in January-February 2023, prior to the establishment of the factorial shade treatments. The measurements were repeated in November-December 2023, after nine months of shading treatment. These two sets of data collection campaigns were named “MTG 1” and “MTG 2”, respectively. Furthermore, from march 2023 to January 2024, weekly observations were performed on a single secondary axis of each tree, to record growth events (bursting of axillary buds and apical flushes) and presence of flower cushion at the phytomer scale.

Data analyses

All statistical analyses were performed with R software (R Core Team 2024). At the tree scale, we studied the effects of shade treatments on the number of leaves with Student’s t-tests of the ‘stats’ package. At the axis scale, we studied the allometric relationships between basal diameter and length of axes using “standardized major axis” (SMA) line fitting approach. Differences in slope, elevation and shift of the SMAs were tested for pairwise combinations of shade and genotype modalities, using a post-hoc multiple comparisons tests. SMA and multiple comparisons were performed with sma and multcompmatrix functions of the ‘smatr’ package (Warton *et al.* 2012). The significance threshold for the post-hoc tests was set at 0.05, with a Bonferroni correction when more than two samples. At the GU and phytomer scales, we studied the effects of shade and

genotype on numerical or Boolean variables using generalized linear mixed-effects models (GLMM) with the glmer function of the 'lme4' package (Bates *et al.* 2015). Shade (two levels) and genotypes (two levels) were set as fixed effects. When relevant, individual trees, positions of axis and GU within the tree and phytomer type (leaf or cataphyll) were set as random factors. Selections of best models were based on Akaike's Information Criterion. Multiple comparisons tests were performed with the lsmeans function, and pairwise effects of factors on the values of studied variables were calculated from transformed estimated marginal means, using the 'emmeans' package (Lenth *et al.* 2024).

RESULTS

Tree scale - Shade effects on leaf emission and leaf area

Shade had a significant effect on number of leaves unfolded during the experiment on trees of genotype A (Figure 53). For this genotype, average number of leaves established over the ten-month period were 1 992 and 765 for MS and HS treatments, respectively. For genotype B, differences were not significant and average values were 1 088 and 883 for MS and HS treatments, respectively. There were no significant differences between values of number of leaves unfolded on trees of genotype A under high shade, and trees of geno_B, under either MS of HS treatments.

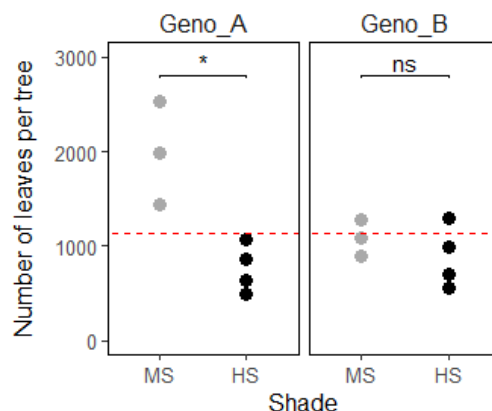


Figure 53: Number of leaves unfolded on each tree during the shade experiment, for each shade treatment (MS = Medium Shade; HS = High shade) and genotype (Geno_A; Geno_B). N = 14 trees. Dashed red line = mean value of number of leaves per tree. T-test performed between MS and HS samples for each genotype: (ns) non-significant; (*) $P < 0.05$.

Axis scale - Shade effect on axis slenderness

Standardized major axis (SMA) were fitted for each genotype on log-transformed values of length and basal diameter of tree axes of each shade level. Broken axes were not included in the analysis. Each SMA showed good fitting on data (R^2 between 0.79 and 0.89). Shade had no effect on slope or intercept of SMA of genotype A under MS or HS, and there was no significant shift of values

along the common slope (Figure 54-A). There was a significant effect of shade on slopes of SMA of genotype B (Figure 54-B), with lower intercept and increased slope of SMA fitted on HS compared to MS. There were no significant differences in distributions of values of diameter between medium and high shade, but values of length were significantly higher under high shade for axes of genotype B.

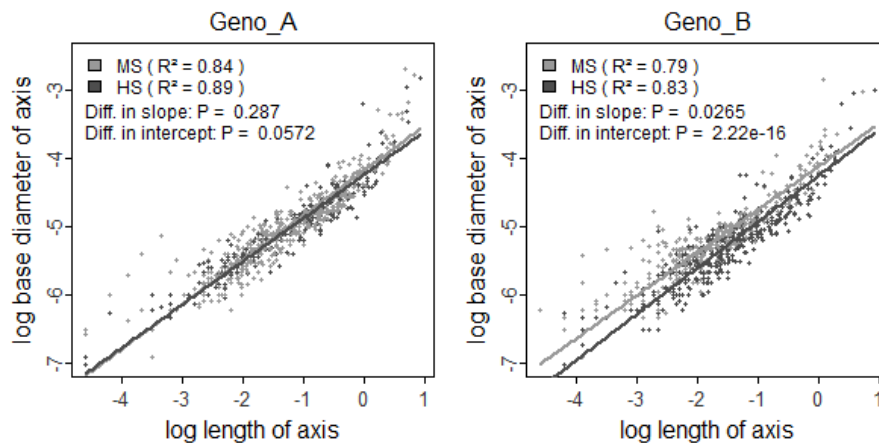


Figure 54: SMA fitted on basal diameter and length of all axes from trees measured during the shade experiment, for each shade treatment (MS = Medium Shade; HS = High shade) and genotype (Geno_A; Geno_B). $N = 1418$ axes. R^2 = coefficient of determination. P -values are given for differences in slopes and intercept between the two linear fittings.

Growth unit scale - Shade effects on growth-unit characteristics

Only unpruned axes comprising at least two GU were selected for the analysis. Glmer were parametrized for negative-binomial distributions and the effects of shade, genotype and the interaction between the two factors were tested on each of the three studied variables. Trees were set as random factor. The number of leaves per GU was not affected by shade but was affected by the genotype with GU of genotype A bearing on average 34% more leaves than Genotype B, across the two levels of shade (Figure 55-A). There was a significant effect of shade on the number of cataphylls for genotype A, with an estimated 46.4% increase in number of cataphylls expected on GU of trees under medium shade (Figure 55-B). Shade and genotype had no significant effect on the length of the GU (Figure 55-C).

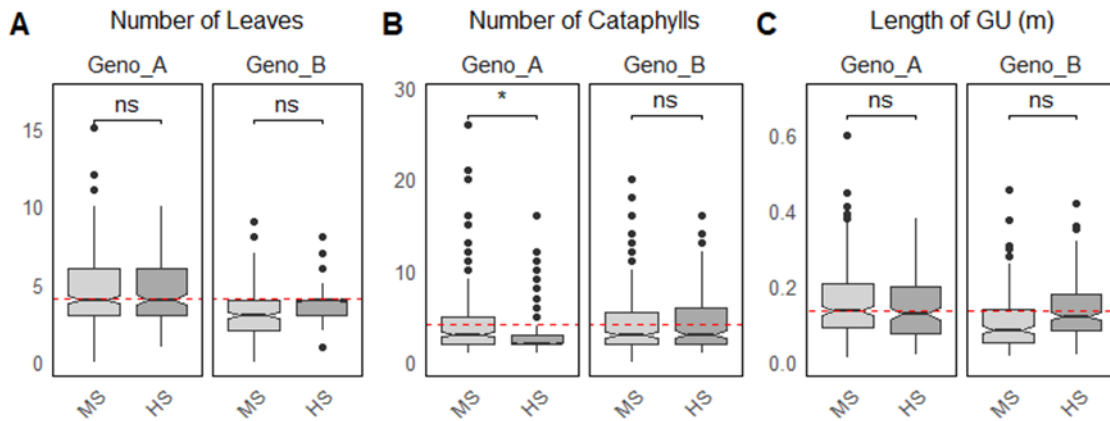


Figure 55: Distributions of (A) number of leaves and (B) number of cataphylls, and (C) length, for distal growth-unit (GU) of each axis, for each shade treatment (MS = Medium Shade; HS = High shade) and genotype (Geno_A; Geno_B). Dashed red lines = mean values on all GU. $N = 1014$ GU. Pairwise tests of shade effect on each genotype, from the glmer models: (ns) non-significant; (*) $P < 0.05$.

Phytomer scale - Shade effects on frequency of flower development

The effect of shade on the presence or absence of floral cushion was studied on every phytomer at least ten-month-old, from a single secondary branch of each of the 14 studied trees. The effect of shade, genotype, axis order, rank of the GU and node type (leaf VS cataphyll) were tested separately and in interactions, with trees set as random factor. Only shade had a significant effect on the presence of floral cushion (Figure 56). Interpretation of coefficients from the model show that odd of a subordinate bud developing a flower cushion were reduced by 74% under high shade compared to medium shade, in average.

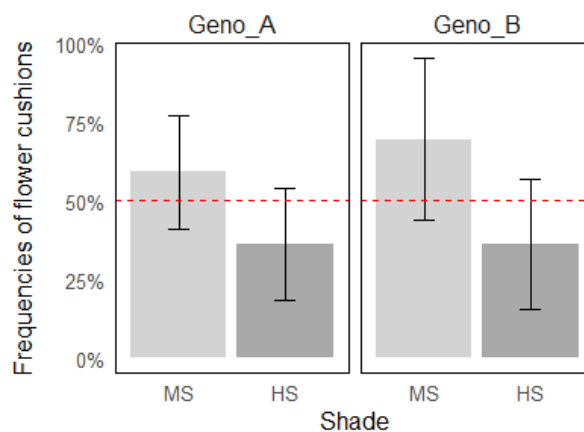


Figure 56: Frequencies of nodes bearing flower cushions, for each shade treatment (MS = Medium Shade; HS = High shade) and genotype (Geno_A; Geno_B). Dashed red line = mean frequency of all nodes. Vertical lines = standard-deviation. $N = 588$ nodes.

DISCUSSION

Our study demonstrated that growth and architecture of cacao were impacted by increased shade at various scales: tree as a whole, axis, GU and phytomer, with differences between genotypes. The results also demonstrated a significant negative effect of high shade on the frequency of floral cushions developing on ten-month old phytomers.

Shade effect on vegetative growth at various scales within cacao architecture

Trees from the two genotypes showed contrasted responses of growth to increased shade. At the tree scale, only one of the two genotypes maintained similar rates of leaf emission regardless of shade, while the other showed a negative response to shade, with significantly lower rates of leaf emission under high shade (Figure 53). Analysis of number of GU established during the shade experiment showed similar results, as number of leaves per growth units were similar for both shade treatments (Figure 55). This result is consistent with previous observations of decreasing leaf emission and growth of young cacao clones when exposed to decreasing light intensity, which is a typical response of shade tolerant species (Da Silva Branco et al., 2017; Arévalo-Gardini et al., 2021). On the contrary, shade impacted the slenderness of axes of genotype B, but not genotype A (Figure 54). The allometries between length and basal diameter of axes of genotype B showed an elongation of axes under high shade, which is a standard shade avoidance strategy (Smith and Whitelam 1997). Shade had no effect on length or number of leaves of terminal GUs, but the number of cataphylls were significantly higher under medium shade for genotype A. This response to shade may be related to a conservative growth strategy, as it goes along a reduction in total number of phytomers per GU. But it also translates into an elongation of inter-nodes length, as shade had no effect on length of GU, which is common in shade avoidant species.

The observation of two contrasted responses to high shade - decrease in foliar development and elongation of axes – each on a different genotype, demonstrate the developmental plasticity of cacao in response to variable light conditions. These results also demonstrate that cacao may deploy either shade avoidance or shade tolerance strategies in response to high shade. Considering the growing interest in adopting agroforestry management, a better understanding of cacao response to shade might help to guide breeding programs towards selection of varieties adapted to heterogenous shade conditions. It may also help adjusting the crop management to the changes in development induced by shade.

Shade effects on the development of flower cushions

Studies of reproductive biology of cacao generally report a depressive effect of shade on flowering, although some studies supported the opposite (Alvim 1984; Mensah *et al.* 2023). These references usually analyze counts of flowers, or other indicators of flowering intensity at tree, or trunk and branches scales. Our results showed a strong negative effect of high shade on frequency of nodes

bearing flower cushions indicating that flowering limitation under high shade is primarily caused by a reduction of sites developing inflorescences. To complete this result, further studies should analyse the additional effects of shade on timing, length, frequency and intensity of flowering episodes on phytomers over consecutive seasons.

Another key objective of this study was to study the architectural rules of spatial distributions of flowering over cacao axes. Cacao features cauliflory and a complex sexual self-compatibility mechanism, which result in scarce to extremely abundant flower productions (up to 120 000 flowers a year per tree, (Almeida and Valle 2010), potentially scattered all over the oldest aerial parts of the trees. However, there are no scientific references or observation report about the spatial distribution and timing of emergence of floral meristems over cacao tree axes. Literature only reports that every leaf-scar has the potential to bear inflorescences (Alvim 1984). In this study, we tested the effects of shade, along with phytomer type and architectural position, on the development of flower cushion on old phytomers. Surprisingly, our study showed that neither phytomer type, nor the rank of the GU and order of the axis bearing it, had significant effects on development of flower cushions. Further studies should include growth units of different ages and focus on supplementary architectural information, such as the position of the node on the growth unit, presence of leaf and axillary branch, base diameter of the GU or variables related to the trophic status on the phytomer.

CONCLUSIONS

Our study of shade effect on cacao demonstrated contrasted morphological and architectural responses of the two studied genotypes. One genotype showed a conservative strategy in response to shade with a reduced growth and reduced number of cataphyll nodes under high shade, which is usually a feature of shade tolerant species. The other genotype responded accordingly to shade avoidance syndrome with the elongation of its axis. Both showed a strong negative effect of high shade on frequency of development of floral cushions. To better understand the response of cacao to heterogeneous radiative conditions of agroforestry systems, further studies should examine architectural and morphological plasticity and consider the genetic variability of the species.

ACKNOWLEDGEMENTS

The Authors thank TOUTON S.A, TNCI and S.A.O for hosting the research program. This study was conducted as part of the Cocoa4Future (C4F) project, which is funded by the European DeSIRA Initiative under grant agreement No. FOOD/2019/412-132 and by the French Development Agency.

Literature cited

- Almeida, A. A. F. de, & Valle, R. R. (2010). Cacao: Ecophysiology of growth and production. In *Ecophysiology of tropical tree crops* (pp. 37–70). Nova Science Publishers, Inc.
- Alvim, P. de T. (1984). Flowering of cocoa. *Cocoa Growers' Bulletin*, 25, 23–31.
- Arévalo-Gardini, E., Farfán, A., Barraza, F., Arévalo-Hernández, C. O., Zúñiga-Cernades, L. B., Alegre, J., & Baligar, V. C. (2021). Growth, Physiological, Nutrient-Uptake-Efficiency and Shade-Tolerance Responses of Cacao Genotypes under Different Shades. *Agronomy*, 11(8), 1536. <https://doi.org/10.3390/agronomy11081536>
- Asare, R., & Anders, R. (2016). Tree diversity and canopy cover in cocoa systems in Ghana. *New Forests*, 47(2), 287–302. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9515-3>
- Ávila-Lovera, E., Blanco, H., Móvil, O., Santiago, L. S., & Tezara, W. (2021). Shade tree species affect gas exchange and hydraulic conductivity of cacao cultivars in an agroforestry system. *Tree Physiology*, 41(2), 240–253. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa119>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Charbonnier, F., Rounsard, O., le Maire, G., Guillemot, J., Casanoves, F., Lacointe, A., ... Dreyer, E. (2017). Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. *Plant, Cell & Environment*, 40(8), 1592–1608. <https://doi.org/10.1111/pce.12964>
- Da Silva Branco, M. C., De Almeida, A.-A. F., Dalmolin, Â. C., Ahnert, D., & Baligar, V. C. (2017). Influence of low light intensity and soil flooding on cacao physiology. *Scientia Horticulturae*, 217, 243–257. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.01.038>
- Godin, C., & Caraglio, Y. (1998). A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191(1), 1–46. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0561>
- Greathouse, D. C., Laetsch, W. M., & Phinney, B. O. (1971). The Shoot-Growth Rhythm of a Tropical Tree, *Theobroma Cacao*. *American Journal of Botany*, 58(4), 281–286. <https://doi.org/10.2307/2441407>
- Hallé, F., Oldeman, R. A., & Tomlinson, P. B. (1978). *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. Springer-Verlag.
- Lenth, R. V., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., ... Singmann, H. (2024). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>
- Martinez-Garcia, J. F., & Rodriguez-Concepcion, M. (2023). Molecular mechanisms of shade tolerance in plants. *New Phytologist*, 239(4), 1190–1202. <https://doi.org/10.1111/nph.19047>
- Mensah, E. O., Ræbild, A., Asare, R., Amoatey, C. A., Markussen, B., Owusu, K., ... Vaast, P. (2023). Combined effects of shade and drought on physiology, growth, and yield of mature cocoa trees. *Science of The Total Environment*, 899, 165657. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165657>
- Mialet, I. (1990). *Cocoa, Theobroma cacao: Modelling the architecture and growth of the hybrid UPA402 x C410*. (Mémoire de DEA, Université des Sciences et Techniques du Languedoc). Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Pitchers, B., Do, F. C., Pradal, C., Dufour, L., & Lauri, P. (2021). Apple tree adaptation to shade in agroforestry: An architectural approach. *American Journal of Botany*, 108(5), 732–743. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1652>
- Pokou, N. D., N'Goran, J. A., Eskes, A. B., Motamayor, J. C., Schnell, R., Kolesnikova-Allen, M., & Sangaré, A. (2006). Genetic diversity of selected cocoa (*Theobroma cacao* L.) in farmers' fields in Côte-d'Ivoire. *International Workshop on Cocoa Breeding for Farmers' Needs*, 53–60. San José - Costa Rica.

- Smith, H., & Whitelam, G. C. (1997). The shade avoidance syndrome: Multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20(6), 840–844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-104.x>
- Suárez Salazar, J. C., Melgarejo, L. M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., DaMatta, F. M., & Armas, C. (2018). Photosynthesis limitations in cacao leaves under different agroforestry systems in the Colombian Amazon. *PLOS ONE*, 13(11), e0206149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206149>
- Tosto, A., Evers, J. B., Anten, N. P. R., & Zuidema, P. A. (2023). Branching responses to pruning in young cocoa trees. *Scientia Horticulturae*, 322, 112439. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112439>
- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). Smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257–259.

Synthèse des points clés du chapitre 2

- Les effets d'un ombrage fort (9% de la lumière incidente) sur le développement végétatif du cacaoyer varient fortement selon le génotype et l'échelle de mesure.
- Chez le génotype B, l'ombrage fort entraîne une réduction importante du branchage et du feuillage mis en place par l'arbre, ainsi qu'une réduction du nombre de phytomères portant des cataphylles.
- Chez le génotype V, l'ombrage fort entraîne une augmentation de l'élancement des axes, ainsi qu'une augmentation des surfaces des feuilles du génotype V.
- Pour les deux génotypes, l'ombrage fort entraîne une diminution de la croissance secondaire et un allongement des entre-nœuds.
- Pour le génotype V, l'ombrage a un effet indirect sur la baisse des fréquences de phytomères portant des ramifications végétatives, qui est liée à l'élancement des axes et à réduction du diamètre des unités de croissance.
- Lorsqu'un arbre subit un ombrage fort, la probabilité qu'un phytomère développe un coussinet floral est réduite de 89%.

Éléments de discussion du chapitre 2

- Les effets variables de l'ombrage fort sur l'architecture et la géométrie de la plante selon le génotype semble indiquer une plasticité développementale du cacaoyer variable selon le génotype considéré.
- Selon le génotype et l'échelle d'observation, le cacaoyer semble pouvoir répondre à l'ombrage avec des modifications architecturales relevant du syndrome d'évitement de l'ombre (SAS).
- L'ombrage fort semble avoir un effet suppressif sur la floraison indépendamment des caractéristiques architecturales et géométriques des axes, UC et phytomères.
- La plasticité des réponses du cacaoyer à l'ombrage apparaît plus importante que ce qui est attendu d'une espèce "adaptée à l'ombrage", et cette qualification peut donc être débattue.
- Compte tenu des variations génotypiques de réponses à l'ombrage observées dans cette étude, la sélection variétale orientée vers l'agroforesterie pourrait s'appuyer sur des traits favorables de réponse à l'ombrage.

3. Etude des déterminants architecturaux de la mise en place et du contrôle de l'activité des coussinets floraux du cacaoyer

Dans les précédents chapitres, nous avons d'abord étudié les variations intra- et inter-saisonnières des floraisons et des productions sur les troncs et dans les couronnes, puis nous nous sommes intéressés aux effets de l'ombrage sur la croissance et l'architecture du cacaoyer. Dans ce dernier chapitre, nous faisons une analyse architecturale des facteurs impliqués dans la mise en place et dans l'activité dynamique des structures florales du cacaoyer, les coussinets floraux.

Ces travaux ont été menés à partir des données d'architecture et de suivi phénologique collectées au cours de l'étude du « Suivi hebdomadaire de la floraison et de la fructification de cacaoyers en parcelle cultivée de mélange de descendances » (voir M&M, 1.C, 2.B-C et 3.B). Un suivi de l'activité des sites de floraisons, à l'échelle du phytomère, a été réalisé durant 10 mois sur 9 cacaoyers. Ces données ont été couplées aux mesures architecturales réalisées au format MTG.

Les analyses portent sur l'étude des effets de facteurs expérimentaux et architecturaux sur le développement des coussinets floraux, ainsi que sur le nombre, la durée, la fréquence et la synchronicité des épisodes floraux à l'échelle du coussinet. Les résultats sont présentés dans un article en préparation, prévu pour soumission dans un journal scientifique en novembre-décembre 2024.

Les résultats principaux et des éléments de discussion sont résumés sous forme d'encadré à la fin du chapitre.

Article 3: Reproductive behavior of young cacao (*Theobroma cacao* L.): Branch architecture and geometry determine flower cushion position, not flowering timing

T. Wibaux^{1,2}, P-É. Lauri², O.Pondo Kouakou¹, R. Vezy^{3,4}.

¹CIRAD, UMR ABSys, F-34398 Montpellier, France; ²ABSys, Univ Montpellier, CIHEAM-IAMM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; ³CIRAD, UMR AMAP, F-34398 Montpellier, France; ⁴AMAP, Univ Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Montpellier, France

Article en préparation pour soumission à un journal scientifique en décembre 2024.

Abstract

Theobroma cacao L., a tropical fruit-tree originating from the understory of Amazon rainforest, exhibits cauliflorous habits. Its persistent flowering sites, known as flower cushions, develop from floral buds located at the axils of leaves after a period of suppressed growth lasting a few weeks to several years. Each flower cushion can sustain recurrent flowering and contribute to the tree's fruit production throughout its lifespan. However, there are very few studies on the factors controlling the functioning of these flower cushions. In particular, it remains unclear which positions within the cacao tree gain the ability to develop flower cushions and under what conditions they emerge and produce flowers over time. We investigated the influence of architectural and geometrical traits on the presence and activity of flower cushions in cacao. Architectural measurements and weekly monitoring of flowering activity at the phytomer level were conducted on individual plagiotropic branches of two cacao genotypes, grown under medium and high shade. Floral buds developed flower cushions only after the phytomer reached a specific ontogenetic stage. The probability of flower cushion formation was further determined by the node's position within the growth unit and its diameter. High shade significantly reduced the development of flower cushions, regardless of architectural and growth characteristics of the phytomer, growth-unit or axis. However, the temporal activity of the flower cushions showed no correlation with architectural or geometrical factors, and flowering occurred with moderate synchrony at the growth unit, axis, and branch levels. These findings provide new insights into the factors regulating flowering establishment in cacao and paves the way for further analyses of the hormonal and/or carbohydrate control of flowering in this cauliflorous species.

Key word: Cauliflory, plant architecture, floral bud, flower cushion

INTRODUCTION

Cauliflory refers to the development of flowers and fruits on the lower parts of trees - directly on the trunks, branches, and woody twigs (Endress 2010). It is a common reproductive strategy among tropical understory species, offering several advantages, particularly by providing easier

access to pollinators and dispersers (Warren *et al.* 1997; Fonseca and Lohmann 2017). There are various types of cauliflory, with flowering either restricted to the trunk (trunciflory), or spread across both trunk and main branches (ramiflory), whether leafless or leafy (Endress 2010; Quintanar *et al.* 2023). Cauliflorous inflorescences can sometimes develop adventitiously, but they typically originate from axillary buds at node level formed during stem elongation, as for most plants (Bell and Bryan 1991; Endress 2010). However, cauliflorous species exhibit two key differences from typical plants in their flowering mechanisms. First, the buds can remain suppressed, maintaining minimal growth until conditions are favorable for a primary inflorescence to emerge. This delay can be short, similar to most plants, but the suppression may last longer, allowing inflorescences to develop even on the oldest, basal parts of the tree (Corner 1949; Bell and Bryan 1991). Second, new buds form at the base of dehiscent flowers, enabling recurrent flowering at the same floral site. This strategy allows flowering to continue on aging nodes, along the trunk or woody branches (Owens *et al.* 1995; Endress 2010; Fonseca and Lohmann 2017). The sites of recurrent flowering typically retain the ability to produce flowers throughout the life of the tree and are commonly referred to as “flower cushions” (Lent 1966; Leal and Paull 2023).

The cacao tree (*Theobroma cacao* L.), a species of major agricultural importance (FAO 2022), is native from the understory of amazon forests and exhibits both cauliflory and ramiflory. The tree follows Nozeran’s architectural model, which is characterized by a dimorphic branching system (Hallé 1961; Hallé *et al.* 1978). The orthotropic shoot, with determinate growth and spiral phyllotaxy, forms the trunk. Its vertical growth ceases after 1-3 years when the apex aborts, and a whorl of 3-6 plagiotropic branches, known as the “jorquette”, is produced by syllepsis from the distal axillary buds. The primary plagiotropic branches have distichous phyllotaxy, arranged in dorsiventral symmetry. They produce additional plagiotropic branches through prolepsis from axillary buds. Further ramifications of plagiotropic branches maintain similar morphology. Growth is rhythmic and each flush produces a succession of 0-10 cataphylls, followed by 2 to 12 developed leaves (Greathouse and Laetsch 1969; Vogel 1975). The tree resumes vertical growth, or reiterates from its base, by emitting new orthotropic axes, reproducing the same dimorphic model each time (Greathouse and Laetsch 1969; Hallé *et al.* 1978; Wheat 1979). Cultivated cacao is still largely grown from seedlings, with trees typically maintained on one or two stems and kept low through pruning of orthotropic shoots (Tosto *et al.* 2023). Vegetative propagation, through grafting or budding, is also used, though to a lesser extent. When propagated from plagiotropic shoots, the plagiotropy, along with the associated architecture and morphology of the axes, largely persists (Hallé *et al.* 1978; Bartley 2005). Along both orthotropic and plagiotropic axes of cacao, each leaf - either a developed leaf or a cataphyll - bears two axillary buds: a principal, vegetative bud and a subordinate bud, almost exclusively dedicated to flowering (Wheat 1979). The

subordinate bud is located in a depression beneath the main vegetative axillary bud, and above the base of the subtending leaf, leaf scar or cataphyll, following the phyllotaxy of the axis (Lent 1966; Greathouse and Laetsch 1969; Wheat 1979). It is not always visible to the naked eye, particularly on the plagiotropic axes of the tree and oldest nodes, and can remain dormant for long periods, sustaining a minimal growth until the release of its dormancy (Lent 1966; Wheat 1979; Bell and Bryan 1991; Swanson *et al.* 2008). During the initial floral induction, the subordinate bud develops a floral buttress, which will support the first floral buds. The inflorescence of the cacao tree is a cyme with short branches (less than 1 mm). Its base is usually hidden under the bark, and the flower pedicel is long and arises from the bark (*Figure 57-A*). Shortly before flower abscission, a new floral bud will develop at the base of the pedicel, which allows to sustain the recurrent flowering at the floral site across months and years (Swanson *et al.* 2008). The inflorescences that successively develop at the same position form clusters of compressed cymes, which ultimately lead to the formation of the characteristic swelling called “flower cushion” (Alvim 1984; Lachenaud 1991; Swanson *et al.* 2008) (*Figure 57-B and C*). Cacao grown from seedling usually starts flowering after two to four years, in a sudden transition initiated by the establishment of the “jorquette” (Swanson *et al.* 2008; Carr and Lockwood 2011). During the initial flowering, inflorescences develop at the axils of the oldest nodes on the orthotropic stem, where subordinate buds had remained suppressed for up to four years. Gradually, as the plagiotropic axes elongate and branch, inflorescences also develop along the primary branches and on higher-order ramifications. When cacao is propagated from plagiotropic axes taken from adult trees, branches keep their plagiotropic behavior, with more or less upward reorientation of growth (i.e. “topophysis”; Bell and Bryan 1991), and they begin flowering much more rapidly (Bartley 2005). Carr and Lockwood (2011) report that clones of budded plagiotropic axes can begin flowering as soon as the second flush has hardened.

There is a lack of knowledge about the conditions that activate flower buds and induce initial flowering. It also remains unclear which nodes will gain the ability to flower and under what architectural, physiological, or growth conditions. Some authors report that a node can flower once the growth-unit has lignified (Bartley 2005) or when it has reached a diameter of about 1 cm (Alvim 1984). While the literature provides limited information on the factors involved in the emergence of a floral cushion, more references address the factors controlling the temporal dynamics of cacao tree flowering. Most studies, however, focus on flowering timing and intensity at the tree scale, often monitoring sample areas of the trunk and/or branches, and assuming synchronous and homogeneous activity of the flower cushions across the tree (Alvim 1966; Boyer 1970; Asomaning *et al.* 1971; Ampofo and Bonaparte 1979; Mossu *et al.* 1981; Young 1984; Valle *et al.* 1990; Tosto *et al.* 2022). Few studies have employed finer measurement scales, distinguishing between the orthotropic trunk(s) and the plagiotropic branches of the crown, again

assuming a degree of homogeneity in the temporal activity of all flower cushions at these scales (Omolaja *et al.* 2009; Adjaloo *et al.* 2012; Wibaux *et al.* 2024). Each of these studies reported differences in timing, intensity and durations of flowering observed in different parts of the trees. Finally, only a set of experiments, conducted in controlled conditions of a growth chamber in 1965, addressed the temporal variations in the activity of individual flower cushions of cacao (Sale 1969, 1970a; b). However, the reports from these experiments summarized data at the tree scale. As a result, the literature lacks information on the dynamics of flowering activity at the scale of individual flower cushions, as well as across axes and trees. Such knowledge would be valuable for improving agronomic practices and breeding in cacao.

Our objective was to gain a better understanding of the architectural (order of branching, position of GU in the axis, position of the subtending node within the GU) and geometrical (axis diameter) traits, as well as shade, that were related to the spatial positioning of flower cushions and further on the timing of flowering. In a study of shade effects on architecture, growth and flowering of cacao, we monitored the formation and activity of flower cushions at node scale on young clones of grafted cacao trees. The objectives of the study were (1) to investigate the factors involved in formation of a flower cushion on a phytomer; (2) to describe the activity of flower cushions and investigate factors controlling the recurrence of flowering activity on the flower cushion and the duration of subsequent flowering episodes; and (3) to examine the synchrony of flowering activity among flower cushions within growth-units, axes, and branches.

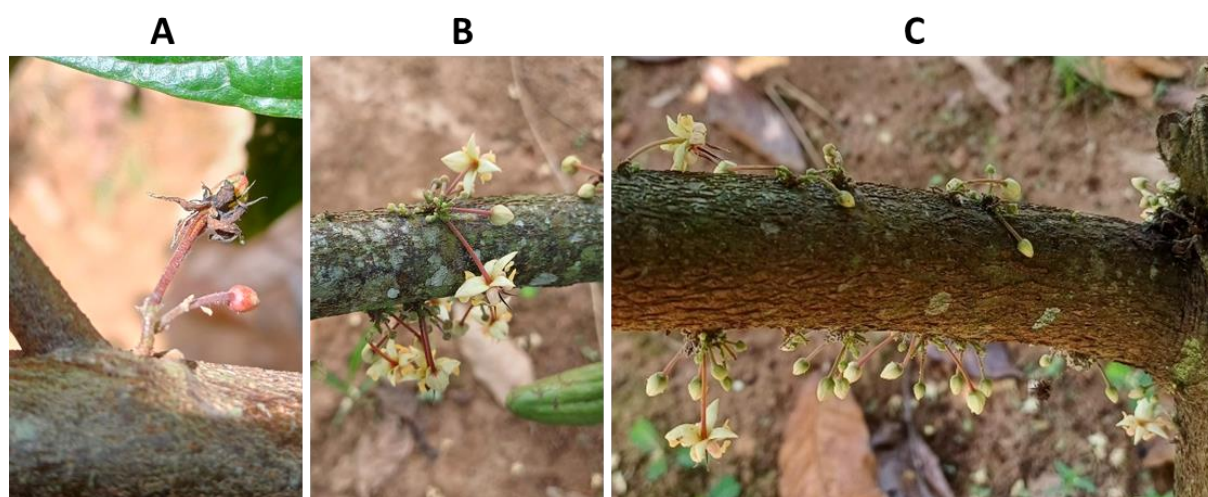


Figure 57: Flowers of *Theobroma cacao*. Unopened and recently pollinated flowers, borne on visible cyme, located between a vegetative ramification and a leaf scar (A); flower cushions bearing flower buds, growing flowers and flower at anthesis and (B) flower cushions along an axis, following the phyllotaxy (C)

MATERIALS & METHODS

Plant material and experimental design

The analyses were performed on data acquired in a study of shade effect on growth and reproduction of *Theobroma cacao*, conducted between 2022 and 2024 on an industrial cacao plantation in center-west of Côte d'Ivoire. See Wibaux et al. (2024b) for further information on experimental conditions. An experiment was conducted on 24 cacao trees that were propagated by side-grafting of the rootstock of unknown origin ("tout-venant") in January-February 2022, with budwood collected on plagiotropic shoots of two architecturally-contrasted genotypes of local selection ("Genotype B" and "Genotype V"). The trees were planted at 2m distance, on rows oriented toward south-west and separated by 3m. A single axis emerging from the budwood was maintained on the graft and considered thereafter as the first order axis. This first order axis and all its ramifications were left untrained for the duration of the study. After a year of growth under similar medium shade (ca. 60% of ambient sunlight) two contrasted shading treatments were applied on the trees in march 2023. The shade treatments consisted in shading nets of different light interception levels placed over the cacao trees, at 3m height: a "Medium shade" treatment, where trees received around 60% of ambient sunlight; and a "High shade" treatment, where trees received around 10% of ambient sunlight. Out of the 24 trees, nine trees were selected for this study: two of genotype V under medium shade and two under high shade, and three of genotype B under medium shade and two under high shade. A single healthy and well-developed second order axis, branched on the main first order axis, was selected on each tree. This axis and all its ramifications, which we will be referred to as the «selected branch», or more simply thereafter "branch", was used for the monitoring of flower cushions development. Only data collected on these "selected branches" will be used in the analysis of this study.

Data collection

Branch, axis and growth-unit architecture and geometry

A detailed quantification of the aerial architecture of the "selected branch" of the nine cacao trees was carried out at the axis, growth-unit, and phytomer scales, utilizing multi-scale tree graphs (MTGs, Godin and Caraglio, 1998) and the Julia package "MultiScaleTreeGraph" (Vezy 2022). This data structure effectively captures the topology (adjacency of organs) and geometry (organ dimensions) of plant organs across different scales, by employing nested tree graphs that represent the multiscale topological relationships between plant components. An initial "baseline" architectural measurement campaign (MTG_1) was conducted in January-February 2023, prior to the implementation of the factorial shade treatments. The measurements were repeated in a second architectural measurement campaign (MTG_2) in November-December 2023, following nine months of shading treatment. In this study, we consider that every organ that had not been recorded during the first data collection campaign grew under the influence of shading treatments.

The architectural, geometrical and experimental variables used in this study are detailed in *Table 8*. For each “selected branch” of each of the nine selected tree, the architectural data set was characterized as a collection of axes, each containing between 1 and 10 growth-units (“GU”), with each GU comprising between 1 and 28 phytomers. In total, we recorded 186 axes, 557 GU and 3857 phytomers.

Axes were characterized by their branching order. Axes that were damaged during the experiment, usually due to insects or physical damage, resulting in a partial cut of the axis, were recorded as “severed axis”. Each GU was characterized by its rank along the axis. A basipetal ranking of GU positions along the axis was used and rank “1” corresponded to the distal GU of an axis (*Figure 58*).

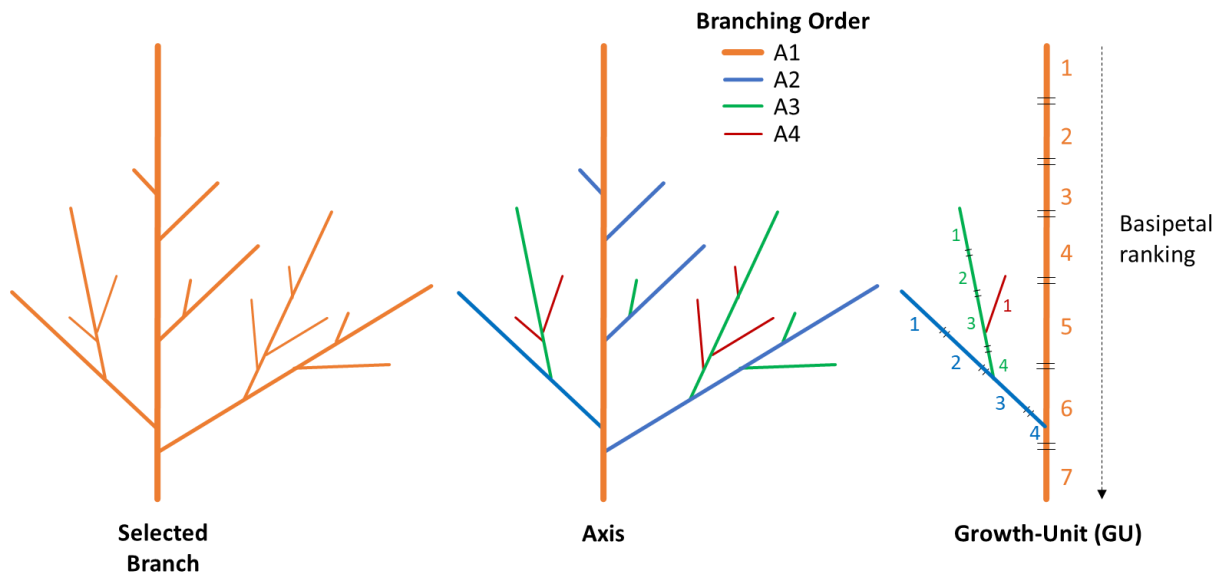


Figure 58: Schematic representation of topology encoding at three scale: The selected ranch, the axis and the growth-unit (GU). The selected branch comprises every component of the tree, starting from its insertion point. It is segmented into axes, each bearing a unique apical meristem. Axes are characterized by their branching order, starting with main axis as first order axis. The Axis are segmented into growth units (GU), each corresponding to a distinct flush. GU are characterized by their basipetal rank of succession along the axis.

Geometrical measurements were performed for each GU. The base diameter was measured in the middle of its proximal internode. Azimuthal orientation angles were measured from base to tip of each GU and then discretized into four quarters of azimuthal orientation: North-East (NE), South-East (SE), South-West (SW), and North-West (NW). The GU’s length was measured from the base of the proximal inter-node to the distal node.

Each phytomer was characterized by its position along the GU, discretized by quartiles of nodes along the GU. The phytomer’s “node type” were identified as either a cataphyll or a developed leaf, and the status of its vegetative bud as branched or wilted (Boolean variables). Each phytomer included a node that bore either a cataphyll or a “developed leaf” (1480 and 2377 phytomers,

respectively), a principal vegetative bud which could be either dormant, branched or aborted (total of 3596, 177 and 84 phytomers, respectively) and a subordinate floral bud which could be either suppressed or developed into a flower cushion (total of 3361 and 496 phytomers, respectively). The cataphylls were always located in the proximal part of the GU, with shorter internodes compared to the developed leaves (*Figure 59-A*). The nodes of developed leaves were easily identifiable even when leaves were abscised by observing a characteristic leaf scar. Each phytomer comprised a single vegetative bud, allowing for a single axis branching on the node and each axis was thus attached to a distinct phytomer and characterized by its branching order (*Figure 59-B*).

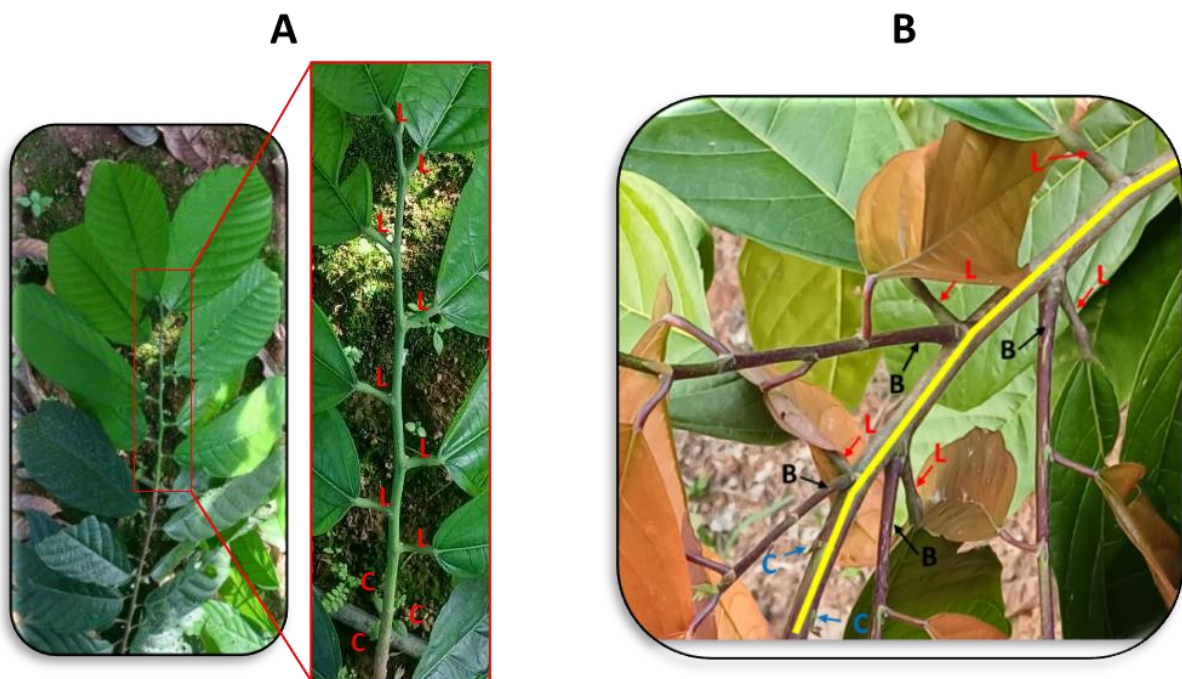


Figure 59: Illustration of the distal growth-unit (GU) of an axis, with the position of leaves 'L' and cataphylls 'C' (1); Nodes along an axis (yellow line), bearing developed leaves 'L', cataphylls 'C' and branches 'B' (2)

Monitoring flowering activity

A weekly monitoring was done after the installation of the shading treatments, from April 1st 2023 until January 20th 2024, corresponding to 42 weeks of observations, termed census hereafter. Each census detailed the observation of floral buds or flowers at anthesis on each phytomer of the «selected branch». Notation started from the first visible apparition of floral buds at the leaf axil, which corresponds to the phenological stage of inflorescence emergence defined as “Flower bud visible” (BBCH 501, Niemenak et al. 2010). The weekly monitoring started prior to the first flowering occurrence, and the date of first observation of flower buds on a phytomer was set as the date of apparition of its “flower cushion”.

This study aims to clarify the role of architectural, geometrical and experimental factors in the formation and temporal activity of flower cushions. To address the three objectives of the study, the response variables were defined as follows:

- Presence of a flower cushion on a phytomer: The presence of a flowering cushion was defined for each phytomer when visible flower buds and/or flower at anthesis were recorded for at least one census during the monitoring. The second architectural measurement campaign (MTG 2), took place between November 2nd and December 8th 2023, but the monitoring was maintained until January 20 2024, to increase the records of flower cushions recorded in the experiment. A total of 496 flower cushions were recorded. 40 flower cushions had developed prior to the beginning of the monitoring and were removed from analysis on flower cushion activity, as we have no record of their date of emergence and activity prior to the beginning of the weekly monitoring.

- Dynamics of flowering activity on flower cushions: The presence on each phytomer of either floral buds or developed flowers was monitored weekly. In our experiment on cacao, a cauliflorous species, each phytomer can potentially develop a flower cushion and experiment return bloom. During our experiment, each flower cushion usually showed flowering observations spread over several weeks (a flower takes approximately 30 days to mature; Swanson et al., 2008), but most experienced periods of rest without flowers. These periods of floral activity interspersed with rest periods were designated as “floral episodes”. Based on preliminary field observations, we chose to set the distinction between successive floral episodes as observations of floral activity on a cushion separated by at least two consecutive censuses without flowers (either flower buds and/or flowers at anthesis), which indicated a marked cessation of floral meristem activity for at least seven consecutive days. Given the behavior of the cushions, which alternate between flowering episodes and rest periods, we focused our analysis on three key variables: the number of floral episodes completed by the cushion, the average duration of these episodes and the frequency of censuses with flower observations. Each variable was calculated for each phytomer bearing a flower cushion.

- Synchrony of flowering : To study the synchrony of flowering among flower cushions at the scale of the GU, axis or selected branch, we adapted the Synchrony Index proposed by Augspurger (1983). This index allows to quantify the degree to which an individual's flowering duration overlaps with other individuals within a population. The individual can be a tree, a branch or any other organ. The index of synchrony (X) for the individual i is given by:

$$X_i = \left(\frac{1}{(n-1)} \right) \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

where e_j is the number of censuses during which flowering of the individuals i and j overlapped, f_i is the total number of censuses during which individual i was flowering and n is the number of individuals in the population. X varies from 0 for no overlap, to 1 where the flowering of a given individual overlaps with that of all individuals in the population. The average synchrony of a population (Z), consisting of n individuals, is given by:

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i$$

Where X_i is the synchrony of individual i with other individuals of the population.

We adapted the index to calculate a synchrony index (SI_i) of each flower cushion i , considering the overlaps of flowering with other flower cushions at:

The “GU scale” (SI_{GU_i}),

The “Axis scale” (SI_{Axis_i}), not considering ramifications,

The “Branch scale” (SI_{Branch_i}), including all ramifications.

Our sample plants/branches were young, and new flower cushions continuously emerged on phytomers throughout the duration of the experiment. To account for this dynamic, we first calculated the Synchrony Index for each flower cushion during each flowering episode, considering overlaps only with other flower cushions that had already formed by the time the episode ended. The Synchrony Index values calculated for each flowering episode of a given flower cushion were then averaged to represent the average synchrony of the flower cushion with others, considering the continuous emergence of new flower cushions throughout the experiment. These indices were calculated for each flower cushion borne on the selected axes.

Table 8: List of variables recorded in the experiment and used in modelling of development and activity of flower cushions

Response variables	Presence of flower cushion	Boolean, “True/False”
	Number of flowering episodes	Discrete (1 to 7)
	Av. duration of flowering episodes	Continuous (Nb censuses)
	Synchrony within GU (SI_GU)	Continuous [0;1]
	Synchrony within axis (SI_Axis)	Continuous [0;1]
	Synchrony within branch (SI_Branch)	Continuous [0;1]
Experimental factors	Shade	Categorical, “Medium” or “High”
	Genotype	Categorical, “V” or “B”
	Branch	Categorical, 15 levels (AB2, GV1, etc...)
Architectural factors (topology of phytomers)	Branching order of axis	Ordinal (2, 3, >3)
	Rank of GU (from tip)	Ordinal (1, 2, 3, 4, >4)
	Position of phytomer on GU	Ordinal (Down, Mid-down, Mid-top, Top)
	Number of GU on axis	Discrete (1 to 11)
	Number of nodes on the GU	Discrete (2 to 35)
Architectural factors (status of phytomers)	Node type	Categorical, “Cataphyll” or “Leaf”
	Branched node	Boolean, True/False
	Wilted vegetative bud	Boolean, True/False
Geometrical factors	Base diameter of GU	Continuous (mm)
	Length of GU	Continuous (cm)
	Orientation (Azimuth) of axis	Discrete (1° to 365°)
Other factors	Pruned axis	Boolean, True/False
	Measurement session	Categorical, “MTG 1” or “MTG 2”

Data Processing

Filtering data & selection of factors for modelling

Prior to the analyses of architectural and experimental factors on the response variables, the datasets were prepared to match with the objectives of each set of analysis. For each response variable, we also tested the independent effect of each factor that could be responsible for uncontrolled variations in the variable. Factors with significant effects were included as random factors in the models.

For the analysis of probability of a phytomer bearing a flower cushion, all phytomers borne on severed axes were removed from the dataset. Newly formed axes bearing a unique GU were also excluded from the dataset (none bore any flower cushion). In the model, branch, branching order of the axis, number of GUs on the axis and measurement session (to distinguish phytomers established before and after the shading treatments) were included as random factors.

For the analysis of number of flowering episodes, the models needed to take into account the age of the flower cushions. To do this, the date of flower cushion formation was discretized into four categories (“early”, “mid-early”, “mid-late” and “late”), based on quartiles of dates of censuses during our experiment, and it was set as a random factor, along with the branch and the branching order.

For the analysis of average duration of flowering episodes, flower cushions with flowering episodes that were still ongoing by the end of the experiment or that bore fruits during the experiment (28% and 1.4% of all flower cushions, respectively), were removed from the dataset. Discretized date of flower cushion formation, branching order and number of GU of the bearing axis were set as random factors.

For the analysis of frequency of censuses with flowering observations, flower cushions with flowering episodes that were still ongoing by the end of the experiment, or that bear fruits during the experiment, or that only showed a single flowering episode during the experiment were removed from the dataset (total of 47% of flower cushions). The number of GUs on the axis bearing the flower cushion was set as the single random factor.

For the analysis of flowering synchrony among flower cushions, two trees grown under high shade presented selected branches that developed only 4 and 16 flower cushions by the end of our experiment respectively. We considered that these numbers were too low for studying synchrony, and chose to remove these two branches from the analysis of flowering synchrony.

Modelling effects of architectural and experimental factors on development and temporal activity of flower cushions

The list of response variables and factors tested as independent variables is presented in *Table 8*. We used generalized mixed-effect linear models (GLMM) to test the effect of predictors on (1) the presence of flower cushions (logistic models); (2) the variations of the number and the duration of flowering episodes, and the frequency of flowering censuses, and (3) the synchrony of flowering among flower cushions within GU, axis and selected branch. A stepwise model construction strategy was adopted. GLMM were fitted using the “glmer” function from the “lme4” package in R (Bates *et al.* 2015). Prior to model selection, we examined the distributions of each response variable to determine the appropriate type of model. For continuous variables, we assessed normality of their distributions using histograms and Shapiro tests from the “stats” package in R (R Core Team 2024) and adapted the distributions when normality was not met. For binary or count variables, we evaluated their distribution to identify the most suitable family and link function for the GLMM. For each response variable, we relied on *a priori* established hypotheses to identify the predictors, as well as their interactions, which will be tested in the models. The selection of random factors depended on the hypothesis and the need to account for grouping factors that would not provide information on the interpretation of results (see above). We employed the “dredge” function from the “MuMIn” package in R (Bartoń 2024) to perform automated model selection for each combination of predictors, including 2nd order interactions between pairs of predictors. Model performance was evaluated using the Akaike Information Criterion (AIC), and models with lowest AIC values were considered to have a better fit. The correlations between variables were checked and absence of multicollinearity in the model with best fit was tested with the variance inflated factor (VIF). The final model was chosen based on AIC values and biological relevance.

RESULTS

Modelling the effects of architectural and experimental factors on the presence of a flower cushion on a node

After filtering of data, the dataset included a total of 3 237 phytomers, of which 436 bore flower cushions. The predictors included in the logistic model with the best fit according to the stepwise regression method, along with their coefficients, standard errors, and significance, are presented in *Table 9*. The rank of the GU along the axis had the strongest effect on the probability of a phytomer developing a flower cushion, increasing positively along the basipetal (downward) gradient of the axis. The probability of flower cushion presence decreased progressively along the acropetal (upward) gradient of node positions on the GU. However, this negative effect is counterbalanced by the base diameter of the GU, which exerts an increasingly positive effect on flower cushion presence as the nodes become more distal, indicating an interaction between position and diameter. Axes oriented toward the inter-rows (North-West and South-East) had

significantly reduced probabilities of formation of a flower cushion than axes oriented toward the row (North-East and South-East). High shade and the presence of a developed ramification on the axillary position of a phytomer negatively affected the presence of flower cushion. Genotype “V” had increased probabilities of presence of flower cushion.

To illustrate the combined effects of architectural and geometrical traits of a phytomer on the formation of a flower cushion, we calculated the probabilities of a flower cushion’s presence on phytomer from the model. The calculation was performed assuming that the phytomer bore a node with a developed leaf, no axis branching on its axillary position, and was located on an axis oriented South-West. These parameters were chosen as they were the prominent modalities in our dataset. The results are presented in *Figure 60*. It shows the probabilities of presence of flower cushions according to the base diameter and rank of the GU on the axis, as predicted from the model with best fit. The predictions were calculated for nodes located in either proximal (*Figure 60-A* and *C*) or distal (*Figure 60-B* and *D*) parts of a GU, and trees grown under either medium (*Figure 60-A* and *B*) or high (*Figure 60-C* and *D*) shade.

The probabilities of a flower cushions developing on phytomers of the most distal GUs of an axis (rank 1 or 2) were less than 5%, regardless of shade level. For phytomers located in the proximal part of the GU (*Figure 60-A* and *C*), this probability increased accordingly with the rank of the GU along the axis, and base diameter had only a small effect on it. Maximum probability of flower cushions developing in proximal positions of the GU was 58%.

In contrast, for phytomers located in the distal part of the GU (*Figure 60-B* and *D*), both GU rank and base diameter had strong, positive effect on the probabilities of flower cushion presence. In this case, the probabilities were low (< 20%) for GU with small base diameters (<1cm), regardless of GU rank. But the probability increased rapidly for larger diameters, and for trees under medium shade, base diameter followed a sigmoidal relationship with the probability of flowering, as illustrated by *Figure 60-B*. As a result, on GU of low base diameters, most of the flower cushions were borne on proximal parts of the GU and the higher the rank of the GU, the higher the probability of flower cushion’s presence on the phytomer. But as the diameter of the GU increases, flower cushions developed on more distal positions of the GU. Ultimately, on GUs with large diameter (> 20-25mm), phytomers in distal positions on the GU had higher probabilities of bearing flower cushions than those in proximal positions. The maximum probability of flower cushions developing in distal positions of the GU was 90%. Shade had a strong limiting impact on the probabilities of flower cushion developing on a phytomer, regardless of topology and geometry (*Figure 60-C* and *D*).

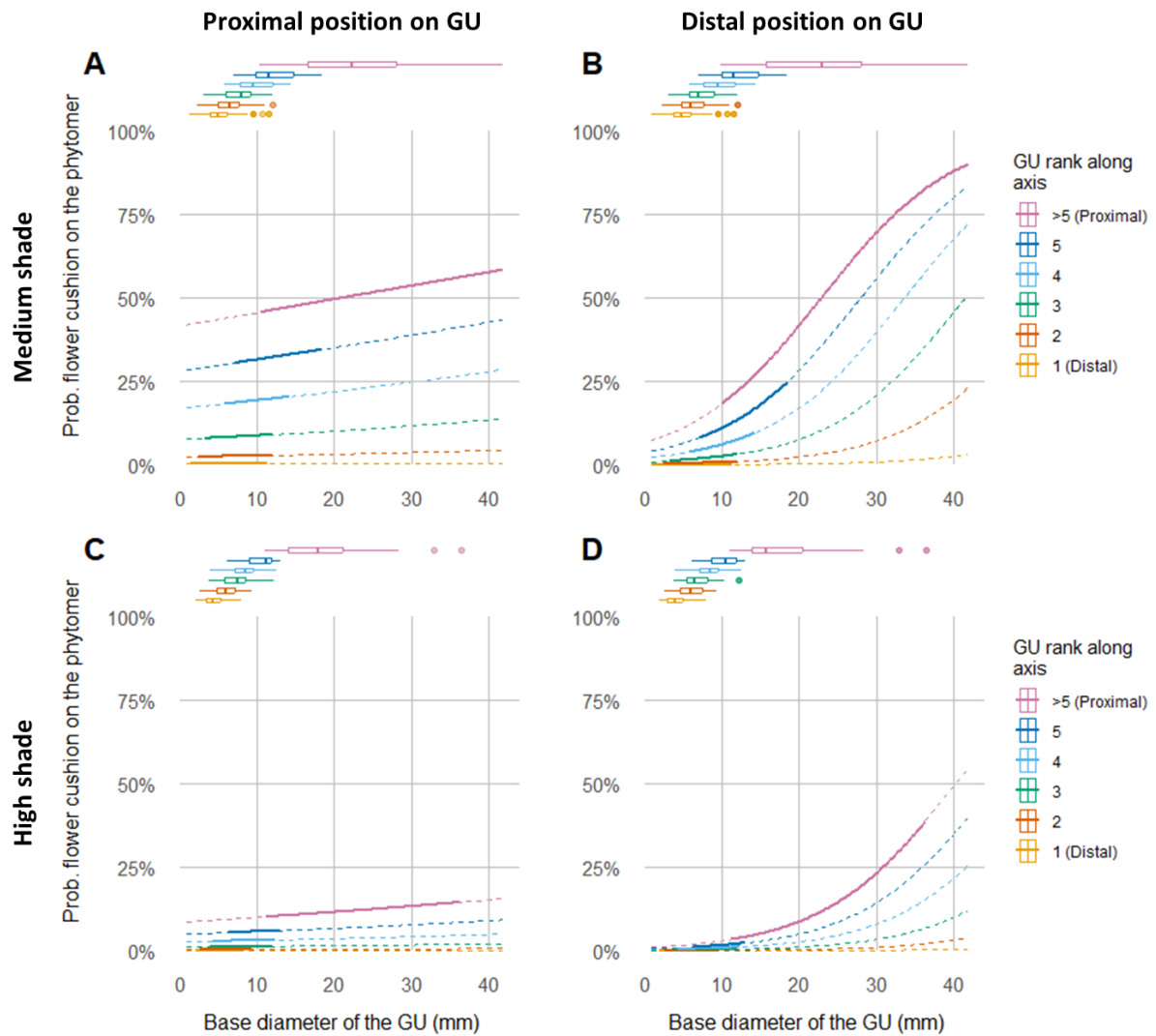


Figure 60 : Combined effects of the base diameter and rank along the axis of the GU on probabilities of flower cushion presence on a node, for phytomers positioned on proximal (A-C) and distal (B-D) parts of the GU, and trees subjected to Medium (A-B) or High (C-D) shade. Horizontal boxplots show distributions of diameter values, for each level of GU rank along axis. Plain lines represent the predicted probabilities of presence of a flower cushion on a phytomer, calculated on values of diameter ranging within the interval of actual values measured in our study, for each level of GU rank along axis. Dashed lines represent the predicted probabilities before and beyond the intervals of diameter values measured in the study.

Table 9: Effects of fixed factors in selected model for the probability of flower cushion's presence on a phytomer (Logistical mixed-effect linear model)

Presence of flower cushion	Effect (predictor and "modality")	Estimate	Std. Error	z value	Pr (> z)	
Binomial (logit) N = 3237 phytomers (436 flower cushions)	(Intercept)	-5,24	1,05	-5,00	5,73E-07	***
	Rank of GU (from tip) "2"	2,22	0,34	6,53	6,81E-11	***
	Rank of GU (from tip) "3"	3,46	0,39	8,91	< 2E-16	***
	Rank of GU (from tip) "4"	4,37	0,42	10,33	< 2E-16	***
	Rank of GU (from tip) "5"	5,02	0,46	10,83	< 2E-16	***
	Rank of GU (from tip) ">5"	5,61	0,56	10,01	< 2E-16	***
	Position on GU "Mid-down"	-1,38	0,36	-3,82	0,000134	***
	Position on GU "Mid-top"	-1,75	0,41	-4,31	1,61E-05	***
	Position on GU "Top"	-2,31	0,41	-5,64	1,72E-08	***
	Orientation of the axis "S-E"	-1,22	0,22	-5,43	5,68E-08	***
	Orientation of the axis "S-W"	-0,44	0,31	-1,42	0,155562	-
	Orientation of the axis "N-W"	-0,69	0,30	-2,27	0,022945	*
	Vegetative bud status "Branched"	-1,82	0,32	-5,71	1,14E-08	***
	Base diameter of GU X Position on GU "Down"	0,02	0,03	0,56	0,577055	-
	Base diameter of GU X Position on GU "Mid-down"	0,11	0,03	3,40	0,000665	***
	Base diameter of GU X Position on GU "Mid-top"	0,11	0,03	3,31	0,00095	***
	Base diameter of GU X Position on GU "Top"	0,12	0,03	3,80	0,000145	***
	Shade "High"	-2,04	0,59	-3,47	0,000519	***
	Genotype "V"	2,00	0,60	3,35	0,000813	***
	Node type "Leaf"	0,57	0,21	2,67	0,007709	**

Analyzing the effects of architectural and experimental factors on activity of flower cushions

The weekly monitoring of flowering activity at the phytomer scale allowed us to track the temporal dynamics of flower cushion activity. Rates of flower cushion formation were particularly high between weeks 20 (August 14th) and 28 (October 13th) and between week 39 (November 27th) and the end of the experiment (January 19th). Half of the flower cushions recorded during the experiment were formed before week 31 (October 27th). On average, a flower cushion experienced 1.8 flowering episodes over the duration of our experiment, and the maximum number of flowering episodes observed on a single flower cushion was 7. Once they formed, flower cushions were active during 47% of the censuses on average, and the average flowering episode consisted in 4 consecutive censuses with observations of either flower buttons or flowers at anthesis on the cushion, indicating a minimum of 21 days considering that monitoring was performed each week. The maximum duration of a flowering episode recorded on a flower cushion was 26 consecutive censuses, or at least 167 consecutive days. Distributions of values of the average duration of flowering episodes and frequencies of flowering censuses are presented in *Figure 61* and *Figure 62*.

Number of flowering episodes:

The stepwise modeling method was performed on the 456 phytomers that had developed flower cushions on the selected branches during the course of the experiment. The model yielded no significant effect of the architectural and geometrical factors on the number of flowering episodes experienced by flower cushion during our experiment. Only genotype had a significant effect on the number of flower cushions ($p < 0.05$). The small, positive coefficient (0.176) associated with genotype “V” indicates that the flower cushions on trees of this genotype experience a moderate increase in number of flowering events over time.

Average duration of flowering episodes

The stepwise modeling method was performed on 316 flower cushions, after filtering of data. The distribution of values of average duration of flowering episode was positively skewed (*Figure 61*). The model with best fit yielded no significant effect of either architectural, geometrical or experimental factors on the average duration of flowering episodes experienced by a flower cushion.

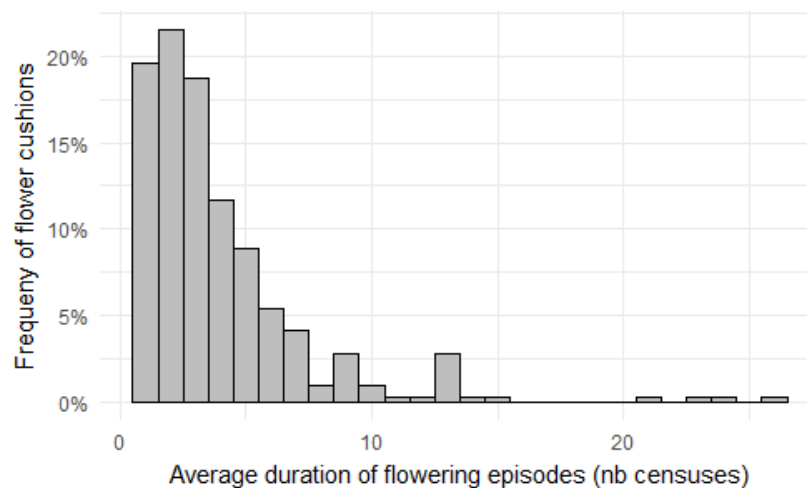


Figure 61: Distribution of flower cushions (%) in classes of average duration (number of consecutive censuses) of flowering episodes

Frequency of flowering censuses

The stepwise modeling method was performed on 215 flower cushions, after filtering of data. The model with best fit yielded no significant effect of architectural and geometrical factors. Only genotype had a significant effect on the frequency of censuses with flowering activity on the flower cushions ($p < 0.001$). The positive coefficient (0.449) associated with genotype “V” indicates that the flower cushions on trees of this genotype were flowering more often than flower cushions of genotype “B”. In average, flower cushions were active during 34% and 45% of censuses for genotype B and V, respectively. The distribution of values of frequency for each genotype are presented in Figure 62.

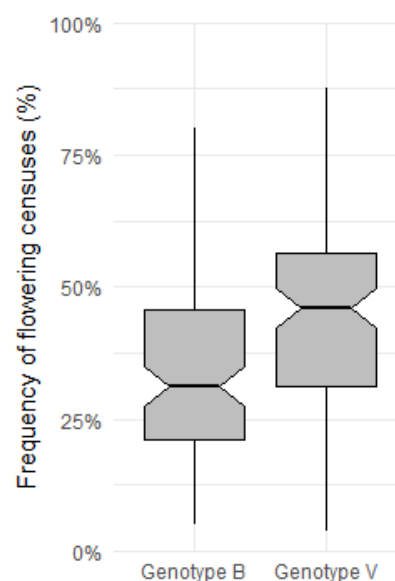


Figure 62: Distribution of frequencies of censuses with flowering observations, for flower cushions of genotypes B and V.

Analysis of flowering synchrony of flower cushions on GU, axis and tree

For each of the 476 flower cushions present on the seven selected branch flower used for this analysis, we used the modified Augspurger (1983) synchrony index (SI) to evaluate its level of flowering overlap with other flower cushions present on the same GU, on the same axis or the same branch.

The distributions of SI values calculated at the GU, axis or branch scale are presented in *Figure 63*. Due to the sensitivity of SI to population size—specifically, the total number of flower cushions on the GU, axis, or branch—a reduction in average SI values, as well as in dispersion and the frequency of extreme values (near 0 or 1), is observed as the scale increases from GU to axis to tree. Consequently, average values of SI among all flower cushions indicated that a flower cushion's flowering period overlapped with 58.9%, 56.7% and 50.9% of the flowering periods of other flower cushions from the same GU, axis or branch, respectively. On average, the synchrony of flowering activity between flower cushions was moderate, but SI values were also quite dispersed, especially for flower cushions at GU and axis scales, meaning that extreme cases of perfect flowering synchrony and asynchrony were observed in these two cases (*Figure 63*).

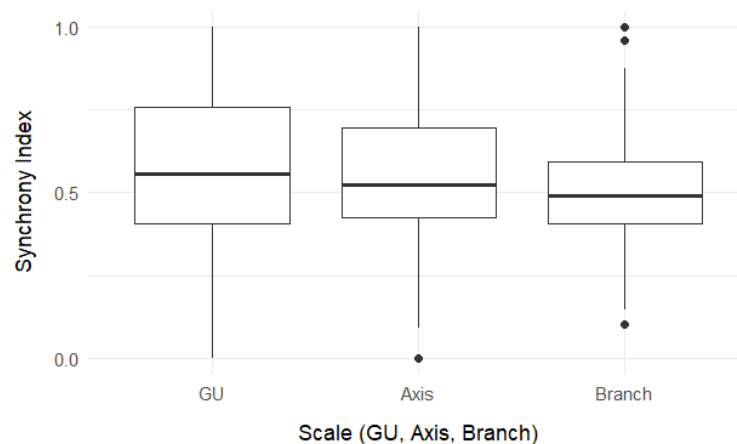


Figure 63: Distribution of values of “Synchrony Index” of each flower cushions calculated at the scale of GU, axis and branch of genotypes V and B.

The graphical representation of flowering activity among flower cushions of each axis during each census (*Figure 64*) illustrates the average “moderate” synchrony level observed between flower cushions within axis. Frequent censuses showing perfect overlaps of flowering of flower cushions of an axis (censuses with 100% of flower cushions flowering, illustrated with dots with black crosses), interspersed with periods with either no flowering activity, or lower flowering overlaps of flower cushions.

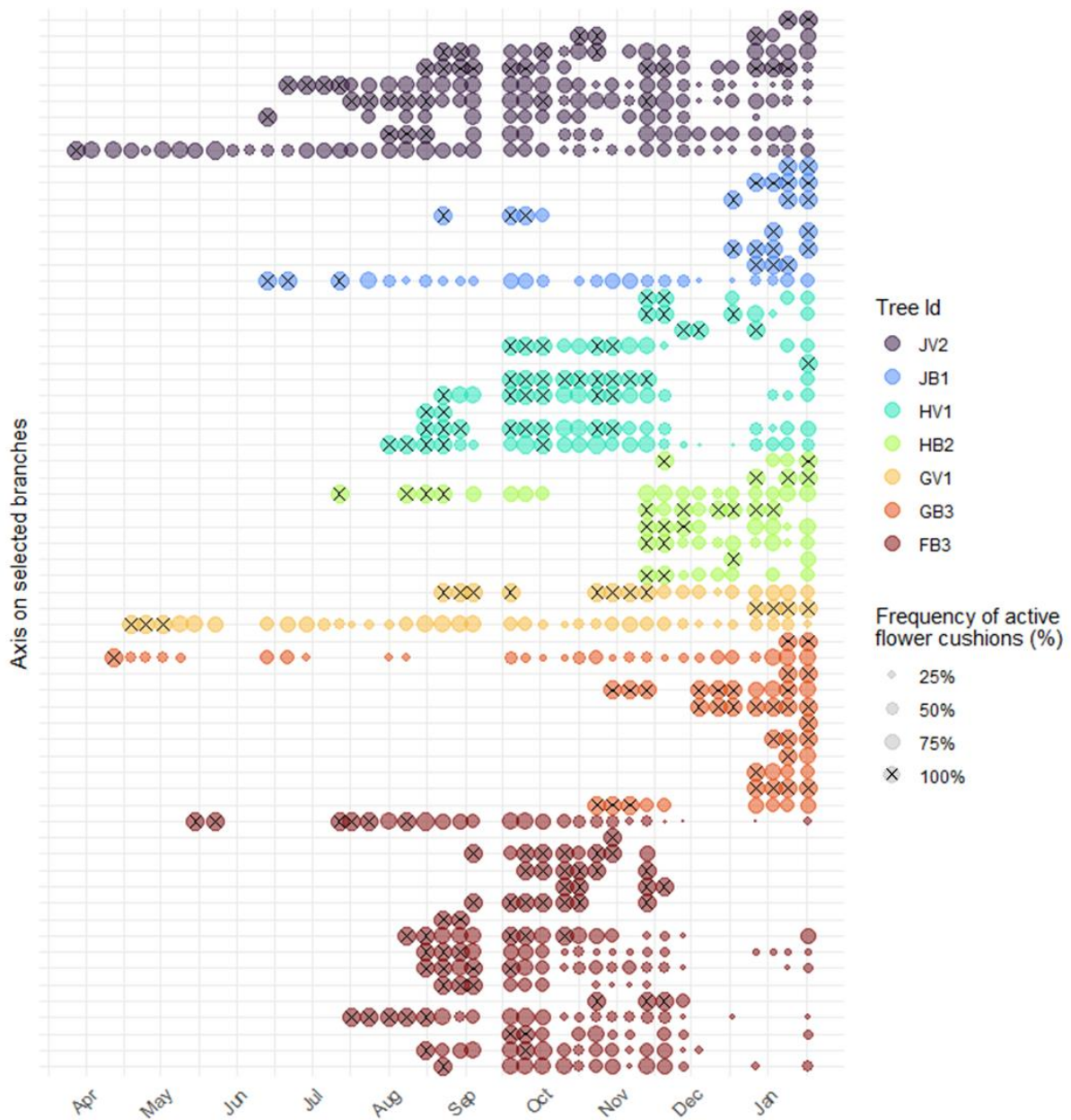


Figure 64: Flowering overlap on flower cushions of each 3rd order axis (y-axis), for each week of the census (x-axis), and each tree (different colors). Each dot represents a census where at least one flower cushion of the axis was flowering. The size of the dots corresponds to the percentage of flower cushions of the axis that were flowering during that census (flowering overlap). The dots with black crosses represent censuses with 100% flowering overlap among all flower cushions on the axis.

For the analysis of the effects of architectural and experimental factors on the flowering synchrony of flower cushions at the GU scale, we worked only on GU that bore at least two flower cushions (25 flower cushions removed). As SI is sensitive to the total number of flower cushions borne on a GU, as well as the number of flowering episodes experienced by the GU, these two variables were set as random factors in the models testing the effect of architectural and experimental factors on variations of SI among flower cushions. The branch and branching order

of the bearing axis were also set as random factors. The model with best fit indicated that architectural and experimental factors had no significant effect on the variations of the SI values calculated at GU scale, and variability in the synchrony index was essentially related to the number of flower cushions on the GU, followed by the number of flowering episodes.

Axis bearing a single flower cushion were removed from the dataset (8 flower cushions removed) for analysis of SI at axis scale. The total number of flower cushions born on the axis or branch were set as a random factor for modeling of SI values at axis and branch scale, respectively. Branch, branching order of bearing axis number of GU on the bearing axis were also set as random factors in both analyses. Only the presence of a branch on the node had a significant and positive effect on the synchrony of a flower cushions at the axis scale ($p < 0.05$, estimate coef = 0.377) and branch scale ($p < 0.01$, estimate coef = 0.355). There was no effect of the other architectural or experimental factors on flowering synchrony among flower cushions.

DISCUSSION

Our analyses revealed that the formation of flower cushions on a phytomer was determined by both architectural factors (such as position within the GU, axis, and branch) and geometric factors (such as the diameter of the GU). In addition, high shade had a strong suppressive effect on flower cushion formation. However, neither architectural nor geometric factors explained the variations in the number and average duration of flowering episodes, nor the frequency of flowering observations in flower cushions. The moderate levels of synchrony among flower cushions within GU, axes, or branches, with average synchrony indices around 0.5, suggested that most flower cushions alternated between periods of synchronous flowering, interspersed with periods of sparse flowering. The variations in synchrony observed among flower cushions were not related to architectural or geometrical factors. Our findings on young cacao trees therefore suggest that while architecture and geometry determined the spatial location of flower cushions and the dynamics of their formation across branches, they did not influence their temporal flowering activity.

Architecture, geometry and exogenous factors affected the ability of a node to develop flower cushions

Our results indicated that the formation of floral cushions on phytomers was primarily controlled by the ontogenetic age of the phytomer (i.e., the rank of the GU on the axis and the position of the phytomer within the GU). The youngest GUs on an axis exhibited very low probabilities of bearing flower cushions, regardless of other architectural or geometrical factors. Since only unsevered axes were used in this analysis, this suggested that a minimum ontogenetic age must be reached before a floral bud developed and formed a flower cushion. This observation aligns with previous

reports indicating that flowers only develop on shoots of a certain diameter, typically where leaves have fallen, and rarely on the youngest flushes (Alvim 1984; Mialet 1990; Bartley 2005). As we move downwards along the GUs on an axis, the ontogenetic age increases, and so does the probability of flower cushion formation. The increase in base diameter of the GU also has a positive effect on the presence of flower cushions, in relation to the node's position within the GU. Since an increase in diameter is both a growth parameter and a function of time for a given GU, these results suggested that: (1) for a GU of any ontogenetic age sufficient for flowering, flower cushions will develop first on the proximal nodes of the GU; (2) as the GU's diameter increases, other nodes on the GU will gradually develop flower cushions along the upward gradient; and (3) ultimately, the distal nodes of a GU will have a higher probability of bearing flower cushions than the proximal nodes, once the GU has reached its full potential for flower cushion development. Regardless of these effects of architecture and geometry, the likelihood of bearing a flower cushion was highly reduced when a node was branched or when the tree was grown under high shade.

Although significant relationships were found between the architectural characteristics of a given phytomer or GU and the formation of flower cushions, our results did not reveal any notable differences between axes based on their reproductive capacities. In our study, each axis followed the same development: younger GU bore photosynthetically active leaves and contribute to primary production (when photosynthesis conditions are favorable), while older GU gradually shift from a vegetative to a reproductive state, with flower cushions forming on the oldest nodes. Conversely, in temperate and tropical fruit trees it is common to observe specific variations in the architectural traits of axes related to their fate, either vegetative or reproductive. It has been shown that these functional differentiations are associated with differences in the relative proportion of leaf and axis biomass within a given botanical entity, such as a phytomer, a GU, or an axis (i.e. the "Axialisation" of the entity; Lauri and Térouanne 1998; Lauri and Kelner 2001; Normand *et al.* 2009; Lauri and Normand 2017). It is interesting to note that in cacao, there appears to be no functional differentiation among plagiotropic axes regarding the ability to bear flower cushions. But this is likely related to the fact that the studied trees were grafts propagated from plagiotropic branches, and functional differentiations may be observed when comparing orthotropic stems, primary axes of the jorquette and branches of higher branching order. It is also important to note that our study focused on a single branch selected from each grafted tree and this sample branch represented an average of 23% of all axes of a tree, which might not be fully representative of the entire tree.

While architectural and geometrical traits are closely linked to a node's ability to develop a flower cushion, both shading and genotype also significantly influenced the probability of flower cushion

formation. Variations between genotypes were expected, as the two genotypes in this experiment were chosen for their contrasting architectural and reproductive traits. Differences in the intensity, timing and temporal distribution of flowering between cacao genotypes are well documented, particularly among populations of contrasting geographical origins (Boyer 1970; Lockwood 1976; Mossu *et al.* 1981; Bartley 2005). While the genetic pedigree of the two clones selected for the present study is unknown, they likely result from crosses between trees of distant parentages, and such mixed progenies can exhibit highly contrasting flowering abilities (Mossu *et al.* 1981; Sounigo *et al.* 2005; Pokou *et al.* 2010; Wibaux *et al.* 2024).

In both genotypes, high shade significantly limited the development of flower cushions, with much lower frequencies of nodes bearing flower cushions on trees subjected to high shade compared to medium shade. This suppressive effect of heavy shading on cacao flowering is well documented (Alvim 1966; Boyer 1970; Asomaning *et al.* 1971; Ampofo and Bonaparte 1979; Ahenkorah *et al.* 1987; Almeida and Valle 2007; Famuwagun and Agele 2021). This effect is commonly attributed to photomorphogenic mechanisms, based on the assumption that floral buds require direct light exposure to initiate flowering (Asomaning *et al.* 1971; Adjaloo *et al.* 2012). Although this hypothesis has never been experimentally confirmed, it remains the key rationale behind cacao pruning practices, which typically recommend trimming the center of the canopy to allow light to reach the main branches, thereby stimulating flowering. Conversely, some researchers suggest that the effect of increased light exposure indirectly influences flowering by altering carbohydrate production and distribution within the plant (Lahive *et al.* 2017; Tosto *et al.* 2022). In our study, light exposure was significantly limited for trees under high shade treatment, with only 9% of transmitted PAR (photosynthetically active radiation) reaching the top foliage. Although shade affects tree growth differently for each genotype (Wibaux *et al.*, 2024b), phytomers in equivalent topological positions and with similar vegetative development had significantly reduced probabilities of bearing flower cushions when exposed to high shade compared to medium shade. This suggested that while the formation of flower cushions on a node was influenced by its architectural position and the diameter of the bearing axis, this relationship was modulated by external factors such as light exposure. Noticeably, flower cushions were more likely to develop on axes oriented toward the rows (North-East and South-West), which contrasted with the expected advantage of axes oriented toward the inter-row (North-West and South-East), where light access was typically improved.

Once initiated, the activity of flower cushions appeared unrelated to architectural and geometrical factors, at least during early flowering.

The flowering activity recorded in our experiment consisted of relatively short flowering episodes, typically lasting one to six weeks (with an average of four weeks), separated by similar

intervals of rest. Occasionally, flower cushions were able to sustain flowering for longer periods, lasting up to 26 consecutive weeks. Our analysis revealed more frequent flowering in the flower cushions of genotype V, indicating greater flowering activity in this genotype compared to genotype B. However, we did not count the actual number of flowers borne on the flower cushions, so it is possible that although Genotype B had shorter flowering episodes, it could also have higher number of flowers produced during each flowering episode.

The analysis of flowering synchrony indices calculated at the scales of the GU, axis, and branch provides more insight into the temporal variability of flowering at these scales. At each scale, the indices suggested a moderately synchronous functioning of the flower cushions. The average synchrony values, around 0.5, indicated that while the cushions were not completely independent, there was generally some overlap in flowering periods between them. However, flowering was not entirely synchronous, meaning that there were periods when only some flower cushions on the GU, axis, or branch were active, while others remained quiescent. The graphical representation of the frequencies of flowering cushions on each axis and during each census illustrated this alternation between phases of synchronous flowering of all flower cushions along the axis and intermediate phases where only some of the flower cushions were active (*Figure 64*). This pattern, combined with the incomplete synchrony among axes on the same branch, might explain the impression of continuous flowering noted in several studies (Alvim 1966, 1984; Mossu *et al.* 1981; Bartley 2005).

Neither architectural nor geometrical variables provided valuable information regarding the variations in the number, duration, and synchrony of the flowering episodes observed on flower cushions during our experiment. Only the presence of a branching shoot on the node had a positive effect on synchrony at the axis and branch scales. However, it is important to note that the observations were made on young trees, where flowering was gradually being established. Several studies have reported observations of continuous flowering during this phase of initial flowering (Alvim 1966; Sale 1969). It is expected that more structured cycles, with more synchronous flushing and flowering rhythms, would emerge later in the life of the tree, influenced by climate variations and the rhythmic alternation between vegetative growth, flowering and fruiting (Alvim 1966; Boyer 1970; Young 1984). The absence of relationships between architectural or geometrical factors and the variables related to flowering activity in our study might be linked to the continuous and unstructured flowering patterns typically seen in young trees during their early flowering seasons. Further experiments on mature trees with established phenological rhythms are necessary to better evaluate the patterns of flowering activity of flower cushions, the levels of synchrony between them, and the potential factors driving these variations.

Although this study provides first insights into the temporal activity of flower cushions, it is important to note that our records of flowering activity included observations of both floral buds and flowers close to anthesis. Given that the observations were made in field conditions on fairly dense, mature trees, we estimate that the floral buds became noticeable when they reached a diameter of 1-2 mm, shortly before the pedicel began to form. At this size, the bud is approximately 10-days old, leaving around 20 more days for it to develop into fully expanded flowers (Swanson *et al.* 2008). Since observations were made every seven days, a floral episode lasting only one census would not have resulted in an open flower. However, it was quite common for floral buds to abort before fully developing into flowers, or even before significant pedicel growth. These abortions were particularly frequent during the initial flowering of a cushion, which typically involved a very small number of floral primordia, leading to a high frequency of flowering episodes that lasted for just one census, especially during the initial flowering observation at a node.

The effects of architectural and geometrical variables pave the way for further analyses of the internal control of flower cushions formation

The variations in the reproductive fate of a phytomer, which change over time or in response to the growth status of the bearing GU, raise questions about the mechanisms controlling the formation of flower cushions in cacao and other cauliflorous species. One key observation is that the delayed activation of subordinate (floral) buds more closely resembles “proleptic” bud break rather than classical floral bud dormancy.

In cacao, we know that the subordinate meristem forms during vegetative growth and may remain suppressed for a long period of time (Greathouse and Laetsch 1969; Wheat 1979; Swanson *et al.* 2008). For cacao grown from seedlings the tree typically acquires its reproductive ability only after the first crown of plagiotropic branches has developed, usually after two to three years of growth. This event triggers the development of floral cushions on the oldest nodes of the plant, demonstrating the capacity of floral buds to remain suppressed for extended periods (Alvim 1984; Wood and Lass 1987). It also highlights that an ontogenetic event controls the activation of floral buds that have been suppressed for long periods of time. This ontogenetic event may be linked to the death of the apical meristem on the orthotropic stem, the outgrowth of distal axillary buds on the orthotropic stem or the establishment of the first leaves on plagiotropic shoots. This phenomenon seems somewhat specific to cauliflorous species, and the endogenous mechanisms driving this 'proleptic' growth of reproductive organs have not yet been studied. We can only speculate on these mechanisms based on the existing knowledge of proleptic bud break and floral bud dormancy.

In our study, the trees were grafted from budwood collected on plagiotropic axes of adult trees, that already produced flowers and fruits. In this context, the consistent relationships between ontogenetic age, diameter of the bearing GU and the probability of flower cushion formation suggest that internal factors also regulate the activation of floral buds on plagiotropic axes. In cases of proleptic branching or delayed floral bud break - commonly observed in tropical perennials under favorable environmental conditions, it is generally assumed that dormancy and bud break are regulated remotely by certain organs, typically apical meristems, young leaves, flowers or fruits (para-dormancy, referring to within-tree growth inhibition; Lang *et al.* 1987). This regulation is exerted through hormonal signals, as well as carbohydrate balance and source-sink relationships between organs (Nozeran *et al.* 1971; Shimizu-Sato and Mori 2001; Ongaro and Leyser 2007; Smith and Samach 2013; Capelli *et al.* 2021). Many studies on the physiology of flowering in cacao have focused on endogenous mechanisms involved in fruit set, particularly sexual self-compatibility and floral abscission (Aneja *et al.* 1999; Hasenstein and Zavada 2001; Almeida and Valle 2007; Swanson *et al.* 2008). However, there are no reports addressing the physiological factors involved in floral induction and floral bud activation in cacao. A hormonal control of floral induction was hypothesized based on girdling experiments, which demonstrated the stimulating effect of removing a ring of bark on flowering above the wound and the suppressing effect below it (Alvim 1984). Nevertheless, it remains unclear whether the observed variations in flowering were due to changes in the activity of established flower cushions or the development of new ones, as neither hormonal nor carbohydrate balances were assessed in the present or any previous study.

However, our results demonstrated that flower cushions formed on nodes that have reached a certain ontogenetic maturity (as observed in proleptic branching), but only in a defined chronological sequence, depending on the node's position within the GU. This indicated that factors other than hormonal signals, transmitted upward or downward, may maintain dormancy in subordinate buds at distal positions on the GU.

In our study, the axes examined were intact and bore no fruit. Therefore, potential sources of localized correlative inhibition on floral bud activation may have included leaves, other flower cushions or active axillary buds or shoots. As expected, our results show that the presence of a branched shoot at a node had a significant negative effect on the formation of a flower cushion, whereas the loss of the principal axillary bud had no significant effect. The suppressive effect of the presence of a branch on the development of a flower cushion was limited, as only few nodes had branched (4% of all phytomers). The differences in timing of formation of flower cushions depending on the node's position within the GU, may also be linked to the presence and/or photosynthetic activity of the leaf attached to the node. This hypothesis is supported by the

increased probability of presence of flower cushions for nodes bearing developed leaves, as compared to nodes that bear cataphylls. Unfortunately, we were unable to monitor leaf abscission dates or to measure all leaves that had abscised prior to the architectural measurement campaigns. Future research should explore this hypothesis, particularly by investigating the inhibitory effect of attached leaves and the potential delay in flower cushion emergence in response to leaf abscission timing and carbohydrate balances across nodes, and over the GU and axis.

CONCLUSION

Our study examined the effects of architecture and growth on the presence and activity of flower cushions in cacao, a cauliflorous tropical fruit tree. Architectural measurements and weekly monitoring of flowering activity at the node level were conducted on single branches of cacao trees from two genotypes, grown under medium and high shade, with 60% and 10% ambient sunlight, respectively. Dormant floral buds developed into flower cushions only when the phytomer reached a certain ontogenetic age. Beyond this threshold, probability of flower cushion formation depended on the position of the node within the growth unit, its diameter and ontogenetic age. While flower bud activation was under endogenous control, shade had a strong negative impact on flowering, regardless of architectural and growth characteristics. Temporal activity of the flower cushions was not correlated with architectural or growth traits of the phytomer, and flowering occurred in moderate synchrony within the growth unit, axis and branch. These findings provide new insights into the factors regulating floral bud outgrowth and the patterns and variations of flowering activity in cacao's persistent flower cushions. Future investigations should focus on adult trees with well-established flower cushions to gain a more comprehensive understanding of flower cushion activity and further fruiting behavior. A deeper understanding of the factors involved in the variations of flowering activity of flower cushions, as well as their variation within a plant, would be valuable for agronomic and breeding purposes.

Bibliography

- Adjaloo MK, Oduro W, Banful BK. 2012. Floral Phenology of Upper Amazon Cocoa Trees: Implications for Reproduction and Productivity of Cocoa. *ISRN Agronomy* 2012: 1–8.
- Ahenkorah Y, Halm BJ, Appiah MR, Akrofi GS, Yirenkyi JEK. 1987. Twenty Years' Results from a Shade and Fertilizer Trial on Amazon Cocoa (*Theobroma cacao*) in Ghana. *Experimental Agriculture* 23: 31–39.
- Almeida A-AFD, Valle RR. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19: 425–448.
- Alvim P de T. 1966. Factors affecting flowering of the cocoa tree. *Cocoa Growers Bulletin* 7: 15–19.

- Alvim P de T. 1984. Flowering of cocoa. *Cocoa Growers' Bulletin* 25: 23–31.
- Ampofo ST, Bonaparte E. 1979. Flushing, flowering and pod-setting of hybrid cocoa in a cocoa shade/spacing/cultivar experiment In: *Proceedings 7th International Cocoa Research Conference*. Douala, Cameroun, 103–108.
- Aneja M, Gianfagna T, Ng E. 1999. The roles of abscisic acid and ethylene in the abscission and senescence of cocoa flowers. *Plant Growth Regulation* 27: 149–155.
- Asomaning EJA, Kwakwa RS, Hutcheon WV. 1971. Physiological studies on an Amazon shade and fertilizer trial at the Cocoa Research Institute, Ghana.
- Augspurger CK. 1983. Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica* 15: 257.
- Bartley BGD. 2005. *The genetic diversity of cacao and its utilization*. Cambridge, MA: CABI Pub.
- Bartoń K. 2024. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- Bell AD, Bryan A. 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford: Oxford University Press.
- 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* 14: 189–201.
- Capelli M, Lauri P-E, Léchaudel M, Normand F. 2021. Hormones and carbohydrates are both involved in the negative effects of reproduction on vegetative bud outgrowth in the mango tree: consequences for irregular bearing. *Tree Physiology* 41: 2293–2307.
- Carr MKV, Lockwood G. 2011. The water relations and irrigation requirements of cocoa (*Theobroma cacao* L.): a review. *Experimental Agriculture* 47: 653–676.
- Corner EJJ. 1949. The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree. *Annals of Botany* 13: 367–414.
- Endress PK. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 225–239.
- Famuwagun IB, Agele SO. 2021. Micro-Climate Conditions, Weed Diversity, Flowering and Yield of Young Cacao Plants as Affected by Shade Regimes. *International Letters of Natural Sciences* 81: 31–41.
- FAO. 2022. *The State of Agricultural Commodity Markets 2022*. FAO.
- Fonseca LH, Lohmann L. 2017. *Adenocalymma cauliflorum* (Bignoniaceae, Bignoniaceae), a New Cauliflorous Species from the Atlantic Forest of Eastern Brazil. *Systematic Botany* 42: 584–589.
- Godin C, Caraglio Y. 1998. A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* 191: 1–46.

- Greathouse DC, Laetsch WM. 1969. Structure and Development of the Dimorphic Branch System of *Theobroma cacao*. *American Journal of Botany* 56: 1143.
- Hallé N. 1961. Flore du Gabon, volume 2: Sterculiacées. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag.
- Hasenstein KH, Zavada MS. 2001. Auxin modification of the incompatibility response in *Theobroma cacao*. *Physiologia Plantarum* 112: 113–118.
- Lachenaud P. 1991. Facteurs de la fructification chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Influence sur le nombre de graines par fruit.
- Lahive F, Handley LR, Hadley P, Daymond AJ. 2017. The impacts of climate change variables on vegetative and reproductive development of six genotypes of cacao In: *Proceedings*.11.
- Lang GA, Early JD, Martin GC, Darnell RL. 1987. Endo-, Para-, and Ecodormancy: Physiological Terminology and Classification for Dormancy Research. *HortScience* 22: 371–377.
- Lauri P-É, Kelner J-J. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus ×domestica*). *Canadian Journal of Botany* 79: 1270–1273.
- Lauri P-E, Normand F. 2017. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. *Tree Physiology* 37: 1137–1139.
- Lauri P-E, Térouanne E. 1998. The Influence of Shoot Growth on the Pattern of Axillary Development on the Long Shoots of Young Apple Trees (*Malus domestica* Borkh.). *International Journal of Plant Sciences* 159: 283–296.
- Leal F, Paull RE. 2023. The soursop (*Annona muricata*): Botany, horticulture, and utilization. *Crop Science* 63: 362–389.
- Lent R. 1966. The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*.
- Lockwood G. 1976. A comparison of the growth and yield during a 20 year period of Amelonado and upper amazon hybrid cocoa in Ghana. *Euphytica* 25: 647–658.
- Mialet I. 1990. Cocoa, *Theobroma cacao*: modelling the architecture and growth of the hybrid UPA402 x C410.
- Mossu G, Paulin D, De Reffye P. 1981. Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. *Liaisons mathématiques entre les données expérimentales. Equation du rendement. Café, Cacao, Thé* 25: 155–168.
- Niemenak N, Cilas C, Rohsius C, Bleiholder H, Meier U, Lieberei R. 2010. Phenological growth stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH scale. *Annals of Applied Biology* 156: 13–24.
- Normand F, Bello AKP, Trottier C, Lauri PE. 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of Botany* 103: 1325–1336.

- Nozeran R, Bancilhon L, Neville P. 1971. Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in morphogenesis* 9: 1–66.
- Omolaja S, Aikpokpodion P, Adedeji S, Vwioko D. 2009. Rainfall and temperature effects on flowering and pollen productions in cocoa. *African Crop Science Journal* 17: 41–48.
- Ongaro V, Leyser O. 2007. Hormonal control of shoot branching. *Journal of Experimental Botany* 59: 67–74.
- Owens SA, Ewers FW, Flegler SL, Klomparens KL. 1995. Architecture of cauliflory in the genus *Cercis* (Fabaceae : Caesalpinioideae). *Canadian Journal of Botany* 73: 1270–1282.
- Pokou N, N’Goran JA, Eskes A, et al. 2010. Genetic diversity of cacao (*Theobroma cacao* L.) cultivated in farmers’ field in Côte-d’Ivoire assessed by microsatellite markers In: *Proceedings 15th International Cocoa Research Conference*. San José - Costa Rica: Cocoa Producers’ Alliance, 591–598.
- Quintanar A, Harris DJ, Nguema D, Barberá P. 2023. Notes on cauliflory, sexual dimorphism and biogeography in *Drypetes* (Putranjivaceae, Malpighiales) and a taxonomic treatment for *D. gabonensis* and two new cauliflorous threatened species from Central Africa, *D. aphanes* sp. nov. and *D. cauta* sp. nov. *European Journal of Taxonomy* 888: 175–202.
- R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing.
- Sale PJM. 1969. Flowering of cacao under controlled temperature conditions. *Journal of Horticultural Science* 44: 163–173.
- Sale PJM. 1970a. Growth and flowering of cacao under controlled atmospheric relative humidities. *Journal of Horticultural Science* 45: 119–132.
- Sale PJM. 1970b. Growth, flowering and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions. *Journal of Horticultural Science* 45: 99–118.
- Shimizu-Sato S, Mori H. 2001. Control of Outgrowth and Dormancy in Axillary Buds. *Plant Physiology* 127: 1405–1413.
- Smith HM, Samach A. 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: Heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Science* 207: 158–167.
- Sounigo O, N’Goran J, Paulin D, Clément D, Eskes AB. 2005. Individual Tree Variation and Selection for Yield and Vigour: Experience from Côte d’Ivoire In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems*, Accra, Ghana, 19th-21st October 2003. Accra, 66–73.
- Swanson J, Carlson JE, Gultinan MJ. 2008. Comparative Flower Development in *Theobroma cacao* Based on Temporal Morphological Indicators. *International Journal of Plant Sciences* 169: 1187–1199.
- Tosto A, Evers JB, Anten NPR, Zuidema PA. 2023. Branching responses to pruning in young cocoa trees. *Scientia Horticulturae* 322: 112439.
- Tosto A, Zuidema PA, Goudsmit E, Evers JB, Anten NPR. 2022. The effect of pruning on yield of cocoa trees is mediated by tree size and tree competition. *Scientia Horticulturae* 304: 111275.

- Valle RR, Almeida AAF de, Leite RM de O. 1990. Energy costs of flowering, fruiting, and cherelle wilt in cacao. *Tree Physiology* 6: 329–336.
- Vezy R. 2022. MultiScaleTreeGraph.jl: Read, Write, Analyze, Compute and Plot Multi-scale Tree Graph Files.
- Vogel M. 1975. Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* 19: 265–290.
- Warren JM, Emamdie DZ, Kalai. 1997. Reproductive allocation and pollinator distributions in cauliflorous trees in Trinidad. *Journal of Tropical Ecology* 13: 337–345.
- Wheat D. 1979. Branch formation in cocoa (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae). *Turrialba* 29: 275–284.
- Wibaux T, Normand F, Vezy R, Durand J-B, Lauri P-É. 2024. Does seasonal flowering and fruiting patterns of cacao only depend on climatic factors? The case study of mixed genotype populations in Côte d’Ivoire. *Scientia Horticulturae* 337: 113529.
- Wood GAR, Lass RA. 1987. *Cocoa*. London; New York; New York: Longman Scientific & Technical ; Wiley.
- Young AM. 1984. Flowering and fruit-setting patterns of cocoa trees (*Theobroma cacao* L.) (Sterculiaceae) at three localities in Costa Rica. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).

Synthèse des points clés du chapitre 3

- Treize mois après les greffes, les premières observations de boutons floraux au niveau des bourgeons subordonnés axillaires marquent la mise en place des coussinets floraux.
- Les coussinets floraux ne se développent pas sur les unités de croissances (UC) les plus récentes (en positions distales sur les axes). Les probabilités qu'un coussinet floral se développe sur un phytomère augmentent avec l'âge ontogénétique des UC.
- Sur les UC de faible diamètre, ce sont d'abord les phytomères en position proximale sur l'UC qui développeront des coussinets floraux. Les probabilités que les autres phytomères développent des coussinets floraux augmentent avec la croissance secondaire de l'axe.
- Sur les UC les plus âgées et les plus développées, les probabilités qu'un phytomère porte un coussinet floral sont plus élevées pour les phytomères en positions distales sur les UC, que pour ceux en position proximale.
- Les probabilités qu'un phytomère porte un coussinet floral diminuent lorsque celui-ci porte une cataphylle ou une ramification. Elles varient également selon le génotype.
- L'ombrage fort limite la probabilité qu'un coussinet floral se développe, quel que soient les caractéristiques topologiques et géométriques de l'UC et du phytomère.
- Les coussinets floraux alternent entre des phases d'activités et de quiescence. En moyenne, les phases d'activité, ou « épisodes floraux », durent 4 semaines et les coussinets sont actifs durant 39% des relevés.
- La synchronicité des périodes de floraisons, entre coussinet floraux d'une même unité de croissance, d'un même axe ou d'une même branche était modérée. A ces trois échelles, des périodes de floraisons fortement synchrones alternaient avec des périodes de repos, au cours desquelles seuls une partie des coussinets fleurissaient.
- Les facteurs architecturaux et la géométrie des axes et unités de croissances n'expliquent pas les variations d'activité et les niveaux de synchronicités entre coussinets floraux.

Eléments de discussion du chapitre 3

- Le développement des coussinets floraux semble lié à l'âge ontogénétique des phytomères et à la croissance secondaire des axes, d'une manière semblable au développement de ramifications proleptiques.
- Sur des mêmes unités de croissances, les phytomères en position proximales acquèrent la capacité à développer des inflorescences avant ceux en position distale, ce qui suggère que la répression des bourgeons subordonnés serait contrôlée localement, possiblement en lien avec la présence et l'activité photosynthétique des feuilles développées.
- L'ombrage fort diminue la probabilité qu'un coussinet floral se développe au niveau d'un phytomère, indépendamment des caractéristiques de croissance et de topologie de celui-ci. L'effet suppressif de l'ombrage sur la floraison pourrait être lié à des facteurs trophiques, mais également à des mécanismes de photomorphogénèse.
- Les coussinets floraux enchainent des épisodes floraux sans lien avec l'architecture et la géométrie des phytomères. Ces épisodes floraux sont modérément synchrones entre coussinets floraux. On suppose qu'une rythmicité plus marquée, à l'échelle des coussinets et/ou des axes, pourrait se manifester plus tard dans la vie de l'arbre, sous l'effet des variations climatiques et de la fructification.

Discussion et perspectives

Cette thèse a été réalisée dans un contexte particulier, car j'ai eu la chance de pouvoir la concevoir et la mettre en œuvre moi-même, dans le cadre de mes propres activités de recherche en tant qu'agent permanent au CIRAD. Arrivé au CIRAD en 2015, j'ai rapidement été surpris de constater que, malgré l'importance économique de la cacaoculture, la littérature scientifique et technique autour de ce domaine présente encore de nombreux creux de connaissances. En particulier, l'étude bibliographique révèle que la recherche agronomique s'est historiquement davantage intéressée au cacaoyer comme élément d'un couvert homogène et continu – la cacaoyère – plutôt qu'en tant qu'« arbre fruitier » (Wood and Lass 1987).

J'en propose deux explications. La première tient à l'histoire coloniale de la cacaoculture contemporaine. L'histoire du cacaoyer hors de son continent d'origine est celle d'une culture extensive, développée dans les colonies, dont la rentabilité reposait sur la disponibilité « sans limite » du foncier et le très faible coût de la main-d'œuvre. Cette approche extensive de la culture, à l'échelle de la plantation, contraste avec celle de la plupart des autres cultures fruitières, souvent plus intensives et technologiques, qu'elles soient tropicales ou tempérées. La deuxième explication tient aux deux grandes spécificités du cacaoyer : sa nature sciaphile et sa cauliflorie. Ce sont ces deux caractéristiques qui expliquent son mode de culture traditionnel très particulier, visant à établir une canopée fermée où les houppiers des arbres sont volontairement jointifs. Ce modèle de culture, qui est resté sensiblement le même depuis l'introduction de la culture en Afrique, donne à la cacaoyère classique cette physionomie caractéristique : idéalement, la cacaoyère doit former un couvert continu de branches et de feuilles, soutenu par des troncs sur lesquels se développent les fruits. À ma connaissance, il n'existe aucune autre culture pérenne avec cet aspect, hormis les parcelles d'exploitation forestière, à la différence que le produit d'une forêt concerne le fût, plutôt que les fruits (Figure 65). C'est donc à l'échelle de l'arbre que nous avons choisi de mener cette thèse, afin de combler certaines des lacunes de connaissances persistantes sur cette espèce.

Parmi les connaissances manquantes sur le cacaoyer, j'aborde dans cette thèse deux sujets que je considère particulièrement pertinents dans le contexte actuel de la cacaoculture ivoirienne et, plus largement, mondiale : la variabilité phénotypique des traits de production et la réponse de la plante à l'ombrage. Cette section présente une discussion critique de mes travaux et de mes résultats, ainsi que les perspectives de recherche pour la poursuite des travaux engagés dans cette thèse.

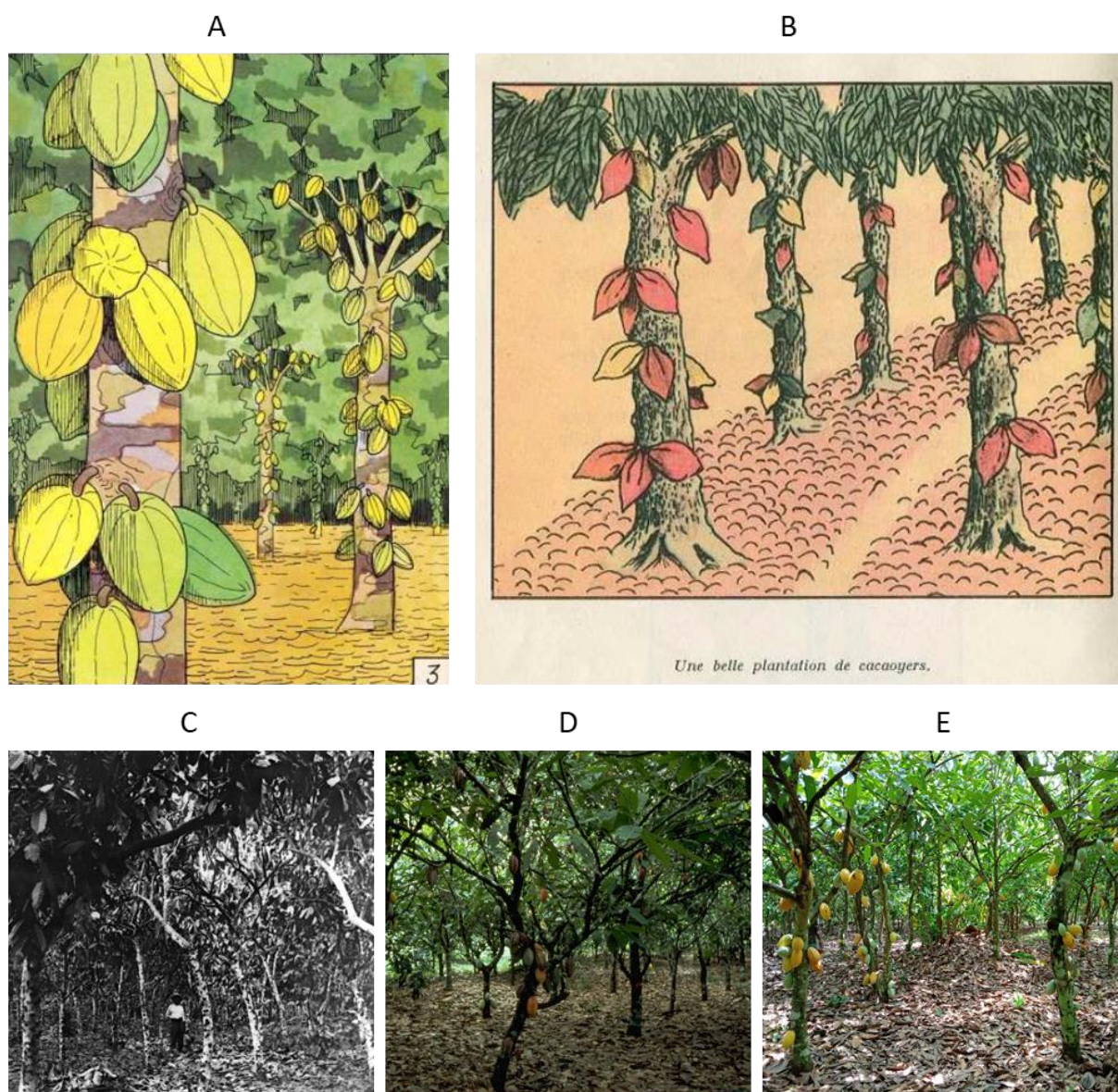


Figure 65: Modèles de cacaoyères productives Africaines. A – Guide technique « Récolte et préparation du cacao », Ministère de l’agriculture - SATMACI, Abidjan 1977 ; B – Guide technique « la production du cacao au Cameroun », Inspection générale de l’agriculture, Paris 1953 ; C – Ghana 1912 (Yves Henry © Cirad) ; D – Côte d’Ivoire 1980 (Claire Lanaud © Cirad) ; E – Côte d’Ivoire 2021 (Thomas Wibaux)

1. La variabilité phénotypique dans les vergers Ivoiriens

A. Stratégies de floraison et de fructification intra- et inter-saisonnières

Dans cette thèse, j’ai mis en évidence une forte variabilité des stratégies de floraisons (i.e. durée et intensité des épisodes floraux au cours d’un cycle reproductif) et des niveaux de production (i.e. nombre de fruits produits au cours d’un cycle reproductif) entre cacaoyers cultivés sur une même parcelle de mélanges de descendance. Des variations d’intensité et de durée des floraisons saisonnières ont été observées non seulement entre arbres, mais également entre saisons pour un

même arbre. La relation positive observée entre la durée et l'intensité des épisodes floraux indique que les cacaoyers combinent ces traits pour présenter une large gamme de stratégies florales, déployées à l'échelle d'un cycle reproductif, ici le semestre : allant de très faible en intensité et en durée, à très intense et étalée dans le temps. Il existe par ailleurs des différences marquées entre les floraisons dans les couronnes et celles sur les troncs, avec des floraisons généralement moins intenses et plus courtes sur les troncs. Si la production de fruits associée à un épisode floral semble positivement corrélée à son intensité et sa durée, cette relation n'explique toutefois qu'une faible part des variations de production relevées entre arbres. Nos analyses montrent également que les cacaoyers de notre étude ont présenté, au cours de quatre années d'observation, des rythmes de fructification variables – réguliers, irréguliers ou alternant entre saisons successives – là où une alternance entre grandes et petites saisons de production était attendue. Ces rythmes saisonniers de production étaient associés à des variations de floraison, notamment sur les troncs des cacaoyers.

B. Sources de variation phénotypique des traits reproductifs dans les cacaoyères ivoiriennes

La grande diversité des modes de floraison et des capacités de fructification est largement documentée chez le cacaoyer. La capacité florifère et la stratégie temporelle de floraison, plus ou moins étalées dans le temps, sont déterminées génétiquement (Bartley 2005; Pang and Lockwood 2008). On attribue cependant la saisonnalité des cycles reproductifs (floraison et fructification) aux fluctuations climatiques, en particulier à l'effet structurant de la répartition des périodes de fortes et faibles précipitations au cours de l'année (Alvim 1993). Les réponses variétales aux fluctuations climatiques peuvent néanmoins être contrastées. Ainsi, des cacaoyers de groupes variétaux différents peuvent présenter des modèles phénologiques et des rythmes reproductifs variables en réponse aux mêmes conditions climatiques et culturelles, en lien avec les niveaux d'hétérozygotie dans la population cultivée (Boyer 1970; Lockwood 1976; Mossu *et al.* 1981; Pang and Lockwood 2008).

Nos observations montrent bien un rythme moyen des floraisons et des productions, à l'échelle du verger, structuré en alternance de grandes et petites saisons de production, correspondant au modèle de distribution des précipitations bimodal attendu dans la région. Cependant, nos résultats révèlent également que, bien que le rythme moyen de production du verger suive un modèle alternant, les individus présentent des variations marquées dans leurs rythmes individuels de floraison et de fructification, indépendamment du climat et des pratiques culturelles appliquées de manière uniforme au verger. Ces variations seraient donc soit d'origine endogène, soulevant des questions sur un éventuel déterminisme génétique, soit dues à des facteurs exogènes intra-parcellaires, liés à des variations de conditions édaphiques ou aux effets de compétition entre cacaoyers.

Dans les vergers de cacaoyers ivoiriens plantés à partir de graines issues de mélanges de descendance, la forte hétérozygotie des génotypes, résultant de croisements volontaires (dans les programmes de sélection variétale) et involontaires (recombinaisons naturelles), se traduit par une grande hétérogénéité phénotypique entre cacaoyers. Cette hétérogénéité a été observée dans des travaux visant à caractériser les variations génétiques entre populations cultivées dans différentes régions du pays (Pokou *et al.* 2010). On sait par ailleurs que certains individus au sein de ces populations de mélanges de parentés peuvent être improductifs ou très peu productifs, indépendamment de leurs niveaux de croissance (Wibaux *et al.* 2017). Il est donc probable qu'un déterminisme génétique explique, au moins en partie, les variations phénotypiques observées dans les vergers de cacaoyers ivoiriens, notamment en ce qui concerne les traits de floraison et de production. Comme pour d'autres espèces fruitières présentant des phénomènes d'irrégularité de production, les variations endogènes des rythmes reproductifs successifs pourraient impliquer des mécanismes de contrôle hormonal et de gestion-reconstitution des réserves carbonées et minérales (Valle *et al.* 1990; Almeida and Valle 2007; Capelli *et al.* 2021).

Par ailleurs, les compétitions pour les ressources – hydriques, minérales et lumineuses – entre cacaoyers voisins pourraient également expliquer une partie des variations de stratégies de floraison, de production et de rythmicité observées dans notre étude. Des travaux de sélection variétale mettent en évidence l'importance des compétitions entre cacaoyers, particulièrement lorsque ceux-ci sont plantés avec des espacements standards (2,5 m ou 3 m ; Lachenaud and Montagnon 2002; Lachenaud 2005; Trebissou *et al.* 2021). Ceux-ci sont directement liés à la vigueur des cacaoyers et à leur développement spatial (Tosto *et al.* 2022). Les compétitions racinaires, en particulier, peuvent débuter tôt et avoir un fort impact sur la croissance et l'entrée en production des cacaoyers (Trebissou *et al.* 2021). Les effets de compétition s'intensifient progressivement avec l'établissement du couvert cacaoyer et contribuent au déclin de la production au cours du cycle de culture, en lien avec la mortalité des cacaoyers (Lachenaud and Oliver 1998; Lachenaud and Montagnon 2002; Bastide *et al.* 2008; Trebissou *et al.* 2021). Ils sont d'autant plus visibles lorsque les houppiers des cacaoyers se rejoignent, illustrant l'importante compétition pour l'accès à la lumière qui s'installe entre cacaoyers dans les systèmes de culture standards issus de graines (Yapp and Hadley 1991; Tosto *et al.* 2022; Somarriba *et al.* 2024).

Les compétitions pour les ressources entre cacaoyers sont amplifiées dans le cas de couverts hétérogènes, lorsque les arbres présentent des différences d'âge, des cinétiques de croissance variées ou lorsque les espacements entre arbres sont irréguliers. Par ailleurs, dans les systèmes agroforestiers, l'accès inégal à la lumière sous les strates d'arbres d'ombrage affecte fortement la croissance des cacaoyers en phase juvénile. Cela contribue à l'hétérogénéité du couvert de cacao et aux asymétries

de croissance, influençant à leur tour les compétitions entre cacaoyers, notamment pour l'accès à la lumière (Jagoret *et al.* 2017; Notaro *et al.* 2021; Saj *et al.* 2023; Tosto *et al.* 2023; Ariza-Salamanca *et al.* 2024). Si les compétitions sont particulièrement intenses dans le cas de cacaoyers issus de graines, notamment des hybrides vigoureux, elles affectent également les cacaoyers greffés ou bouturés, qui présentent eux aussi des phénotypes de vigueur contrastés en fonction du génotype (Efron *et al.* 2005; Trebissou *et al.* 2021).

Enfin, il est important de préciser que les traits de vigueur végétative associés aux cacaoyers plutôt « dominants » dans le couvert – notamment la croissance en hauteur et l'établissement d'un houppier dense et volumineux – traduisent souvent une faible efficacité dans l'utilisation des ressources par l'arbre (Bastide *et al.* 2010). En effet, ces arbres vigoureux tendent à être plus productifs mais également plus consommateurs de ressources (lumière, eau et nutriments), qui sont en grande partie allouées à la croissance végétative et au maintien de leur domination spatiale (Yapp and Hadley 1991; Thomas and Balasimha 1992; Daymond *et al.* 2002a; b; Efron *et al.* 2005; Trebissou *et al.* 2021).

C. Quelles conséquences pour l'agronomie ? La nécessaire recherche d'un compromis entre résilience et efficacité

La variabilité phénotypique est généralement gage de résilience et d'équilibre dans les communautés végétales, qu'elles soient naturelles ou cultivées, en particulier dans un contexte de changement climatique (Aspinwall *et al.* 2015; Maynard *et al.* 2019). En cacaoculture, la stratégie d'amélioration variétale par hybridation de cacaoyers de parentés éloignées, dans des schémas de sélection récurrente, a permis de créer des populations présentant des gains significatifs en matière de performances agronomiques, notamment en termes de croissance, de vigueur, de précocité, de production, de résistance à la sécheresse et de résistance aux maladies et ravageurs. Cependant, ces stratégies d'hybridation ont également contribué à diffuser une grande variabilité génétique, illustrée par les niveaux élevés d'hétérozygotie mesurés chez les cacaoyers cultivés, ainsi que par les importantes variations phénotypiques observées dans les vergers (Pang and Lockwood 2008; Pokou *et al.* 2010). Parmi les bénéfices attribuables à cette variabilité génétique et phénotypique dans les vergers de cacaoyers, on peut logiquement citer un gain de résilience des systèmes face aux variations climatiques ou aux pressions sanitaires (maladies, ravageurs). On peut également mentionner l'étalement des productions au cours de l'année et du cycle de vie de la culture, ce qui peut représenter un avantage pour le producteur, ou encore l'intérêt potentiel du mélange génétique dans l'amélioration de la qualité du cacao. De plus, le cacaoyer étant souvent auto-incompatible, la variabilité génétique favorise les chances de pollinisation croisée.

Cependant, la forte variabilité phénotypique présente aussi certains inconvénients. En particulier, les différences de comportements observées entre cacaoyers dans un verger compliquent la gestion agronomique, car celle-ci doit être adaptée à la croissance de chaque variété en fonction de sa vigueur, de l'intensité de sa ramification ou encore de ses caractéristiques de floraison (ex. Pommier ; Lauri and Laurens 2005). En cacaoculture, les pratiques culturales sont majoritairement appliquées de manière uniforme et synchrone à l'échelle de la parcelle, notamment pour la mise en place de la culture, les pratiques de taille, de fertilisation et de traitements phytosanitaires. Lorsque les arbres ont des besoins différents – selon leur stade de développement, leur niveau de production ou leur capacité d'assimilation et d'utilisation des ressources – les pratiques raisonnées sur la base des besoins « moyens » des cacaoyers, peuvent s'avérer fortement décalées par rapport aux besoins individuels très hétérogènes des arbres du verger. Par exemple, les différences de stratégies de floraison et de régularité de production observées entre cacaoyers engendrent d'importantes variations dans leurs besoins nutritionnels à un moment donné. Cela complique la rationalisation d'une fertilisation à l'échelle de la parcelle, comme c'est généralement le cas en cacaoculture, et limite donc l'efficacité de l'utilisation des nutriments par les cacaoyers. Un autre exemple est celui des réponses variables des arbres aux pratiques de taille : l'élagage de certaines branches peut être bénéfique ou non à la floraison et à la production selon l'architecture de l'arbre, sa phénologie, son stade de développement et son rythme saisonnier de production. Enfin, comme mentionné précédemment, les différences de vigueur et de cinétique de croissance entre arbres, en lien avec les arrangements spatiaux, l'âge des cacaoyers et le matériel végétal utilisé, peuvent accroître les effets de compétition entre cacaoyers, ce qui peut avoir un impact négatif sur la production (Efron *et al.* 2005; Trebissou *et al.* 2021; Tosto *et al.* 2022).

Nos travaux soulèvent donc la question du compromis entre les bénéfices et les contraintes de l'importante variabilité phénotypique observée dans les vergers de cacaoyers ivoiriens. Cette observation me semble d'autant plus cruciale qu'elle conditionne le succès et la performance de presque toutes les pratiques culturales en cacaoculture. Dans un objectif d'amélioration des performances agroécologiques de la cacaoculture ivoirienne, il apparaît donc essentiel de mieux maîtriser cette variabilité phénotypique. Cet objectif demandera, en priorité, un effort de réduction de l'hétérogénéité génétique trouvée dans les cacaoyères, via l'adoption de cultivars plus homogènes et présentant des traits d'intérêt agronomiques.

2. L'ombrage dans les systèmes de cacaoculture agroforestiers

A. Premiers résultats sur la réponse architecturale du cacaoyer à l'ombrage

Dans mes travaux de thèse, j'ai étudié les effets de l'ombrage sur la croissance et le développement de cacaoyers greffés de deux génotypes différents, en comparant un ombrage très intense, où seulement 10 % de la lumière incidente est transmise, avec un ombrage modéré, permettant la transmission de 60 % de la lumière incidente. Ces deux niveaux d'ombrage illustrent les conditions moyennes et extrêmes auxquelles peuvent être exposés les cacaoyers dans des systèmes agroforestiers (Beer *et al.* 1998; Kohl *et al.* 2024). Mes résultats révèlent des réponses contrastées entre les deux génotypes, avec une plasticité architecturale variable en réponse à l'ombrage, s'exprimant à des échelles et sur des traits différents selon le génotype. À l'échelle de l'arbre, seul le génotype B répond à l'ombrage fort par une diminution des émissions foliaires. En revanche, un ombrage intense entraîne, pour les deux génotypes, un ralentissement de la croissance secondaire des axes, une augmentation du rapport entre la surface foliaire et le diamètre des unités de croissance (UC), ainsi qu'un allongement des entre-nœuds. Par ailleurs, seul le génotype V a répondu à l'ombrage par une modification de son architecture, avec un élancement des axes et une augmentation de la surface de ses feuilles. Finalement, nous avons pu observer un effet très limitant de l'ombrage fort sur le développement de coussinets floraux. Cet effet a été observé sur tous les nœuds des cacaoyers, y compris les plus âgés, indépendamment des variations de croissance secondaire et d'élongation induites par le traitement d'ombrage. Ce résultat montre donc que l'ombrage fort a directement limité la capacité des bourgeons à développer des coussinets floraux.

Compte tenu de son caractère sciaphile, les effets de l'ombrage sur l'architecture du cacaoyer n'avaient jamais été spécifiquement étudiés. Nos résultats montrent que certains génotypes sont susceptibles de répondre à un ombrage intense par des variations marquées de leur architecture, notamment un élancement des axes et une diminution de la ramification, associés à une réduction de la croissance secondaire des axes. De plus, nous avons observé un effet suppressif très prononcé de l'ombrage intense sur la floraison, indépendamment de la croissance de l'arbre. Il semble donc que le niveau d'ombrage auquel est soumis un cacaoyer ait un impact significatif non seulement sur sa photosynthèse et sa croissance – déjà bien documentés dans la littérature – mais également sur son architecture et la mise en place de sa floraison dès le stade de jeune arbre, ce qui est en revanche peu étudié.

À la lumière de ces observations, il serait pertinent d'étudier, dans différentes conditions d'ombrage, les effets des pratiques culturales influençant la croissance et le développement spatial du cacaoyer,

telles que les espacements entre arbres, les méthodes de taille et les formulations et dosages d'engrais. Adapter ces pratiques aux conditions d'ombrage des systèmes agroforestiers, en tenant compte des réponses génotypiques variables à l'ombrage, pourrait constituer un levier agronomique important pour la cacaoculture en systèmes agroforestiers.

B. Les creux de connaissances autour de l'ombrage en cacaoculture

Historiquement, l'étude de la réponse du cacaoyer à l'ombrage s'est principalement concentrée sur les traits liés au fonctionnement foliaire, notamment la photosynthèse, la respiration et la plasticité phénotypique de ces processus en fonction de l'éclairement (Guers 1985; Daymond and Hadley 2004; Acheampong *et al.* 2013; de Araújo *et al.* 2017; Da Silva Branco *et al.* 2017; Jaimez *et al.* 2018; Suárez Salazar *et al.* 2018; Baligar *et al.* 2021b; Zambrano *et al.* 2023). Par ailleurs, ces travaux visaient principalement à identifier les mécanismes impliqués dans la photosynthèse et la photo-inhibition, dans le but de sélectionner des génotypes mieux adaptés aux conditions de plein soleil. La plupart de ces études, menées en conditions expérimentales ou dans des parcelles de production, mettent également en évidence des variations morphologiques des feuilles et de certains traits de croissance, comme la hauteur et le diamètre des troncs (Galyuon *et al.* 1996; Miyaji *et al.* 1997a; b; Daymond and Hadley 2004; Almeida and Valle 2010; Acheampong *et al.* 2013; Da Silva Branco *et al.* 2017; Baligar *et al.* 2021a). Elles montrent généralement une diminution de la croissance et de la production chez les cacaoyers soumis à un ombrage accru, en lien avec la réduction de la photosynthèse (Galyuon *et al.* 1996; Arévalo-Gardini *et al.* 2021). Cependant, aucune de ces études ne traite des effets de l'ombrage sur l'architecture, le développement et la capacité de floraison des cacaoyers adultes, productifs, en conditions de culture.

Dans cette thèse, nous présentons des premiers résultats obtenus sur de jeunes plants de deux génotypes, soumis à deux niveaux d'ombrage simulés à l'aide de filets horticoles. Cependant, il est probable que les effets observés sur ces deux génotypes ne reflètent qu'une partie de la plasticité des réponses de l'espèce à l'ombrage. De plus, notre travail a porté sur de jeunes plants produits par greffage d'axes plagiotropes. Les réponses pourraient différer chez des plants issus de graines, présentant le modèle architectural complet du cacaoyer, avec un dimorphisme axial net, intégrant des axes orthotropes successifs et des couronnes plagiotropes. Par ailleurs, pour les besoins de cette étude, nous avons opté pour un dispositif d'ombrage par filet, qui simule un certain niveau d'interception lumineuse sans reproduire les autres caractéristiques de l'éclairement sous ombrage naturel (Varela *et al.* 2011). Sur ce point, il existe encore d'important manques de connaissances à la fois sur les caractéristiques de l'éclairement en systèmes agroforestiers, et sur le fonctionnement des cacaoyers en réponse aux variations quantitatives et qualitatives du rayonnement. En particulier, deux

aspects de l'éclairement en systèmes agroforestiers et leurs effets sur le fonctionnement des cacaoyers restent peu étudiés : les fluctuations et l'intermittence de la lumière (ex. « *fluctuating light* » et « *sunflecks* » ; (Chazdon and Pearcy 1991; Company *et al.* 2016; Power *et al.* 2021) et les variations de la composition spectrale de la lumière transmise par les arbres d'ombrage, notamment concernant le rapport entre rouges proche et lointain (Vandenbussche *et al.* 2005; Valladares *et al.* 2012; Rosati *et al.* 2023). Une meilleure connaissance de l'environnement radiatif des cacaoyers dans les systèmes agroforestiers pourrait ouvrir de nouvelles pistes de travail pour des études plus fines des effets de l'ombrage sur le cacaoyer.

C. L'ombrage au bénéfice de la cacaoculture

Le cacaoyer présente des traits fonctionnels favorables à sa culture sous ombrage, permettant ainsi son association avec d'autres arbres, qu'ils soient forestiers ou fruitiers, se développant au-dessus de lui. En Côte d'Ivoire et dans de nombreux autres pays producteurs de cacao, des programmes de développement de la cacaoculture encouragent donc l'adoption ou le renforcement de l'agroforesterie. Parmi les avantages des systèmes agroforestiers à cacaoyers, on peut citer leur capacité à stocker du carbone, à contribuer à la conservation ou à la régénération de la biodiversité ou à diversifier les productions agricoles (tubercules, fruits, fourrage...) et non agricoles (plantes médicinales, bois d'œuvre et de chauffage). La composition et la structure de ces systèmes permettent également d'offrir des services de régulation bénéfiques à la culture, en améliorant les cycles des éléments minéraux et en facilitant le contrôle des bioagresseurs. Ces services fournis par les systèmes agroforestiers ont fait l'objet de nombreux travaux scientifiques (Jaimes-Suárez *et al.* 2022; Mattalia *et al.* 2022; François *et al.* 2023; Ambele *et al.* 2023; Aaron *et al.* 2024). Différentes études comparent également les performances agricoles des systèmes agroforestiers, souvent en fonction de leur degré de diversification ou de complexité structurelle, avec celles du cacaoyer cultivé en monoculture sans ombrage (Mattalia *et al.* 2022). Bien que le cacaoyer cultivé sans ombrage permette potentiellement d'atteindre des rendements plus élevés, il est établi que l'efficacité de ces systèmes en plein soleil dépend de l'utilisation de matériel végétal sélectionné et nécessite des investissements importants en intrants : engrais, produits phytosanitaires, voire irrigation. Cette intensification de la cacaoculture, promue notamment dans le cadre de la « révolution verte », a fait l'objet de nombreuses analyses documentant ses impacts positifs mais aussi ses effets négatifs (Pingali 2012). D'autre part, la performance du cacaoyer cultivé sous ombrage dépend également de plusieurs facteurs influant sur son environnement de croissance et de production, notamment la disponibilité des ressources hydriques, minérales et lumineuses, ainsi que les conditions climatiques auxquelles il est exposé (Kanazawa 1994; Beer *et al.* 1998; Ávila-Lovera *et al.* 2021; Asante *et al.* 2021; Isaac *et al.* 2024; Kohl *et al.* 2024). Il est d'ailleurs bien établi qu'une plus grande complexité structurelle dans les systèmes

agroforestiers s'accompagne d'une plus grande hétérogénéité dans la distribution des ressources au sein du couvert (Rao *et al.* 1997; Charbonnier *et al.* 2013; Jaimes-Suárez *et al.* 2022; Isaac *et al.* 2024).

Dans notre étude, nous avons constaté que différents niveaux d'éclairement peuvent influencer non seulement la croissance du cacaoyer, mais aussi son architecture, son développement et sa capacité à fleurir. Une plus grande hétérogénéité dans la distribution des ressources, notamment de la lumière, augmente la variabilité phénotypique au sein des cacaoyères agroforestiers, compliquant ainsi la gestion de la culture et limitant l'adaptation des pratiques aux besoins spécifiques des arbres, comme expliqué précédemment. Il me semble donc essentiel de préciser que le développement d'une cacaoculture agroforestière plus performante, tel que le promeuvent des programmes comme l'initiative Cacao-Forêt en Côte d'Ivoire (Cocoa & Forests Initiative 2017), devra être accompagné d'une meilleure maîtrise des facteurs d'hétérogénéité au sein des cacaoyères. Comme évoqué dans le premier point de cette discussion, il est crucial de mieux contrôler la variabilité génétique ; j'ajouterais ici l'importance d'utiliser un matériel végétal spécifiquement adapté à la culture sous ombrage. La définition d'idéotypes de cacaoyers combinant des traits de fonctionnement foliaire et une plasticité architecturale favorable à la culture sous ombrage pourrait constituer un premier pas vers l'élaboration de catalogues variétaux dédiés à ce modèle de culture.

Par ailleurs, la gestion de l'ombrage dans les vergers doit être maîtrisée pour limiter les effets négatifs d'un ombrage excessif, ainsi que l'hétérogénéité spatiale de l'éclairement, qui peut entraîner des déséquilibres de croissance et des compétitions entre cacaoyers. La gestion de l'ombrage doit être planifiée en amont de l'installation des parcelles, en réfléchissant au choix des espèces associées au cacaoyer, à leur répartition spatiale dans la parcelle, à leur phénologie (à feuillage caduc ou persistant) et à leur cycle de vie.

Enfin, compte tenu des effets de l'ombrage sur la croissance, l'architecture et le développement des cacaoyers, il est essentiel d'adapter les itinéraires techniques de conduite de la culture aux différentes conditions d'ombrage auxquelles les cacaoyers seront exposés. En particulier, les densités de plantation et les techniques de taille devraient être ajustées à la croissance et à l'architecture spécifiques du géotype cultivé, en fonction des conditions d'ombrage de la parcelle. Cette réflexion doit couvrir l'ensemble du cycle de vie de la cacaoyère (son entrée en production, son pic de production, son déclin et sa phase de sénescence), et inclure, si nécessaire, l'élagage des cacaoyers et/ou des arbres d'ombrage, comme le préconise le concept d'« agroforesterie dynamique » (Andres *et al.* 2016).

3. Limites et perspectives de l'étude

A. Limites de notre étude

Mes travaux de recherche visent à identifier et comprendre les facteurs limitants ainsi que les leviers d'amélioration des performances agronomiques de la cacaoculture en Côte d'Ivoire. L'objectif de cette thèse était donc, dans un premier temps, de travailler sur des vergers ivoiriens classiques, plantés à partir de graines de mélanges de descendance. Comme je l'explique en début de ce chapitre, j'ai choisi de travailler à l'échelle de l'arbre pour étudier les facteurs de variation des performances individuelles au sein du verger. Cette approche me paraissait nécessaire, mais sa mise en œuvre dans des exploitations classiques de "petits producteurs" s'est avérée complexe, en raison de la forte hétérogénéité présente dans ces vergers : espacement variable entre cacaoyers ; âges différents des cacaoyers remplacés au fil des mortalités ; âges variés des troncs lorsque les cacaoyers sont recépés ; effets complexes des arbres associés sur les cacaoyers voisins, etc. Pour le chapitre 1, j'ai donc choisi de mener cette étude sur les vergers d'une plantation "agro-industrielle." Ces vergers représentent le système "modèle" de la cacaoculture ivoirienne, car ils respectent les recommandations agronomiques des instituts techniques ivoiriens. Ils présentent en particulier l'avantage d'être plantés avec un espacement régulier et d'être gérés de manière homogène et synchrone à l'échelle du verger, deux conditions qui me semblaient essentielles pour mener cette étude. Grâce à ces caractéristiques, nous avons pu étudier la variabilité phénologique de la floraison et de la fructification des cacaoyers dans le cadre d'une conduite agronomique homogène, mettant ainsi en évidence des facteurs de variation notamment endogènes. Il faut cependant souligner que ces conditions sont assez exceptionnelles en Côte d'Ivoire, où la majorité des vergers sont plantés sans espacement régulier, avec des cacaoyers d'âges variables, et soumis à une conduite souvent moins rigoureuse.

Malgré notre choix de travailler sur des plantations industrielles, la culture de cacaoyers en mélanges de descendance dans ces vergers limite fortement nos capacités d'analyse des effets de certains facteurs d'intérêt, tel que l'ombrage, car il nous est impossible de distinguer l'effet du génotype des effets du facteur d'intérêt. C'est pourquoi nous avons choisi, dans le cadre des travaux développés dans les chapitres 2 et 3, d'installer une parcelle expérimentale de cacaoyers greffés pour étudier spécifiquement les effets de l'ombrage sur l'architecture et la floraison du cacaoyer. Ce dispositif nous permettait de maîtriser l'effet du génotype et de l'ombrage et de contrôler la plupart des autres facteurs exogènes de variations, mais il présente lui aussi certains inconvénients.

Premièrement, nous n'avons pas eu accès à du matériel végétal contrôlé et avons donc dû multiplier nous-mêmes des génotypes issus de sélections locales. Par conséquent, ces génotypes ne bénéficient pas d'une caractérisation fine, comme le seraient des clones standards internationaux.

Deuxièmement, la multiplication végétative du cacaoyer par greffage ou bouturage ne permet pas de reproduire l'intégralité du modèle architectural de Nozeran (voir Introduction, 2.A). Nos observations sur l'architecture du cacaoyer sont donc limitées aux branches plagiotropes, telles qu'on les trouve dans les couronnes de cacaoyers issus de graines. De plus, n'ayant pas accès à du matériel végétal clonal, nous avons utilisé des porte-greffes issus de graines, donc hétérogènes, ce qui a introduit une certaine variabilité entre les arbres greffés d'un même génotype.

Troisièmement, notre dispositif d'ombrage à l'aide de filets horticoles visait à reproduire des conditions de limitation du rayonnement ambiant, mais cette approche ne reflète pas pleinement les autres facteurs de variation de l'éclairement en systèmes agroforestiers. En particulier, les filets d'ombrage en plastique noir que nous avons utilisé interceptent le rayonnement et réduisent l'irradiance de manière quantitative, mais ils modifient peu la qualité spectrale de la lumière (Kappel and Flore 1983; Varella *et al.* 2011; Kotilainen *et al.* 2018). En revanche, l'éclairement sous ombrage naturel d'un couvert arboré est modifié tant quantitativement que qualitativement (Chazdon and Pearcy 1991; Vandenbussche *et al.* 2005; Rosati *et al.* 2023). En particulier, notre dispositif ne permet pas de maîtriser deux aspects de l'éclairement qui peuvent affecter significativement le fonctionnement foliaire, la croissance, le développement et l'architecture du cacaoyer : (1) la composition spectrale de la lumière transmise, qui subit sous une strate d'ombrage végétale une diminution des longueurs d'onde du bleu et du rouge, ainsi qu'une réduction du ratio de rouge proche sur rouge lointain ; et (2) la distribution spatiale et temporelle du rayonnement, qui est transmise sous une strate d'ombrage végétale sous une forme combinée d'éclairement direct intermittent et de rayonnement diffus, avec d'importantes fluctuations liées à l'hétérogénéité et aux mouvements du couvert arboré (Smith 1982; Varella *et al.* 2011; Rosati *et al.* 2023).

Enfin, nos travaux sur le développement et l'activité temporelle des coussinets floraux se sont concentrés sur la première saison de reproduction des cacaoyers, à un stade encore jeune de leur vie. Au cours de l'étude, nous avons observé des floraisons relativement continues, avec des épisodes floraux successifs sur les mêmes coussinets et très peu de nouaisons. Plusieurs auteurs ont également noté cette continuité de la floraison durant les premières saisons reproductives du cacaoyer, et suggèrent que les rythmes reproductifs apparaissent plus tard, sous l'effet combiné du climat et de la production de fruits (Alvim 1966; Sale 1969). Bien que nos travaux apportent de nouvelles informations sur les facteurs impliqués dans le développement des coussinets, il serait sans doute nécessaire

d'étudier des arbres plus âgés pour analyser les rythmes de floraison et les éventuels phénomènes d'irrégularité ou d'alternance à l'échelle des coussinets floraux. Ces limites méthodologiques des deux études menées dans cette thèse ouvrent néanmoins des perspectives pour de futurs travaux dans la continuité de mon projet scientifique.

B. Travailler sur le fonctionnement de la plante et s'inspirer de l'arboriculture fruitière

La recherche agronomique sur le cacaoyer n'a pas vraiment suivi la trajectoire classique d'étude des autres espèces fruitières à fort intérêt économique. Nous sommes cependant de nombreux chercheurs à penser que la cacaoculture doit être plus largement considérée comme une culture fruitière. En particulier, la recherche agronomique sur le cacaoyer doit s'appuyer sur les connaissances existantes, les outils d'analyse et les techniques de conduite agronomique de l'arboriculture fruitière. Dans cette thèse, nous essayons de franchir un premier pas dans cette direction en mobilisant deux approches assez classiques d'étude des arbres fruitiers : l'analyse de l'irrégularité de production et l'analyse architecturale, les deux étant d'ailleurs corrélées pour des espèces fruitières comme le pommier ou le manguier.

Parmi les différences agronomiques qui distinguent le développement de la cacaoculture des autres cultures fruitières, il me semble particulièrement important de parler du contrôle de l'allocation de la biomasse vers la production de fruits. Chez la plupart des arbres fruitiers, l'efficacité d'utilisation des ressources pour leur allocation vers la production de fruits a été un objectif central dans la sélection variétale, le développement des méthodes de propagation et la définition de pratiques visant à maîtriser la croissance, l'architecture et le cycle de développement de l'arbre (*i.e.* "conduite de l'arbre" ; Stevenson and Shackel 1998; Costes *et al.* 2000; Obeso 2004; Goldschmidt 2013; Rosati *et al.* 2018). Chez le cacaoyer, plusieurs études se sont intéressées à la partition de la production primaire de l'arbre entre biomasse végétative et reproductrice. Ces études mettent en évidence le déterminisme génétique de la capacité du cacaoyer à allouer ses ressources à la production de fruits. Daymond *et al.* (2002a) proposent d'ailleurs d'utiliser un indice de "yield-efficiency," qui illustre le rapport entre production et développement végétatif, comme trait d'intérêt pour la sélection variétale. Cependant, la prise en compte de ce rapport entre végétatif et reproductif se limite à ces travaux de sélection variétale et ne prend pas en compte la complexité des phénomènes d'irrégularité, voire d'alternance, de production que je présente dans cette thèse. Par ailleurs, l'équilibre entre croissance végétative et production est souvent négligé dans les travaux agronomiques sur le cacaoyer, que ce soit dans l'évaluation des performances des vergers ou dans l'étude et la définition des pratiques de conduite de la culture (fertilisation, taille, méthode de propagation, agencement spatial, etc.). Pourtant, il me semble qu'une meilleure maîtrise de l'efficacité d'utilisation des ressources par la plante pourrait

constituer un levier majeur dans l'amélioration des performances agronomiques de la cacaoculture ivoirienne, comme observé par Bastide *et al.* (2010).

La cacaoculture aurait donc, selon moi, intérêt à s'inspirer des travaux menés sur d'autres espèces fruitières, notamment autour du fonctionnement de la plante et plus particulièrement des mécanismes d'allocation des ressources. Il faut néanmoins prendre en compte que la plupart des travaux et des connaissances à ce sujet, acquis sur les modèles classiques d'arbres fruitiers tempérés (ex. pommier, cerisier, citronnier, pêcher, olivier) ou tropicaux (manguier), ne sont pas toujours transférables au cacaoyer cauliflore. En particulier, la cauliflorie implique une forte disjonction morphologique, qui croît au cours du cycle de vie de l'arbre, entre le compartiment végétatif du cacaoyer et sa reproduction : les fleurs et les fruits étant portés sur les troncs et branches les plus anciennes, le cacaoyer n'a théoriquement pas besoin d'émettre continuellement de nouvelles pousses pour assurer un potentiel de floraison et de fructification.

Par ailleurs, les relations de proximité entre la feuille assimilatrice, source d'assimilats, et la fleur puis le fruit, comme puits métabolique reproductif, ne sont pas aussi déterminantes chez le cacaoyer qu'elles le sont chez les arbres fruitiers non cauliflores. En effet, les fruits se développent parfois très loin des sites de photosynthèse, à plusieurs mètres de distance lorsqu'ils sont portés sur le tronc. Ces particularités suggèrent que les mécanismes de transfert, de stockage et de mobilisation des assimilats seront particulièrement importants pour comprendre les mécanismes de floraison et de fructification du cacaoyer. Il en va de même pour les mécanismes de contrôle endogène de la reproduction, impliquant des signaux hormonaux et des sucres. Là encore, la cauliflorie du cacaoyer soulève des questions originales sur les mécanismes impliqués dans l'activation des bourgeons subordonnés, la rythmicité de l'activité des coussinets floraux et leur durée de vie. Il serait donc pertinent de s'appuyer sur les connaissances autour du retour à fleur chez d'autres espèces fruitières, comme le pommier (Lauri *et al.* 1995) ou le manguier (Normand *et al.* 2009; Dambreville *et al.* 2014), pour étudier ces mécanismes dans le cas particulier du cacaoyer.

Ces caractéristiques propres aux espèces cauliflores constituent donc des terrains d'analyse originaux, notamment autour des mécanismes hydrauliques sous-jacents aux relations « source-puits » qui régissent le transport des assimilats, des nutriments et des signaux endogènes impliqués dans la floraison et la fructification chez le cacaoyer. Une meilleure compréhension de ces mécanismes chez le cacaoyer pourrait permettre d'identifier des leviers d'action pour orienter la conduite de la plante au bénéfice de l'allocation des ressources vers les fruits, par exemple par la détermination de voies hydrauliques privilégiées reliant certains types d'axes de la frondaison à certaines zones de floraison. Là encore, nous pourrions nous inspirer des travaux menés sur d'autres cultures fruitières, comme

ceux reliant l'hydraulique xylémienne et l'organogenèse du bourgeon chez le pommier (Lauri *et al.* 2008).

Enfin, les futurs travaux de recherche agronomiques devraient s'intéresser à la caractérisation de l'environnement radiatif des systèmes agroforestiers à cacaoyer, en particulier en ce qui concerne les variations quantitatives et qualitatives du rayonnement sous la canopée des arbres associés. Ces connaissances devront être couplées à des travaux de sélection variétale pour identifier des génotypes adaptés aux conditions d'ombrage, ainsi qu'à des recherches agronomiques visant à adapter les pratiques de gestion aux réponses spécifiques de ces génotypes aux conditions d'éclairement des systèmes agroforestiers. Ces travaux pourraient notamment tirer profit des nouvelles technologies d'imagerie, telles que le LIDAR ou la photogrammétrie, qui permettent d'explorer les interactions entre génotype, environnement et conduite (GxExC) à différentes échelles, de la plante au système.

C. Prise de recul vis-à-vis du développement de la cacaoculture africaine

Je souhaite conclure cette discussion par un commentaire sur l'impact des travaux que nous avons menés au cours de cette thèse, dans le contexte actuel de la cacaoculture ivoirienne.

Les deux sujets abordés dans cette thèse concernent des thématiques importantes pour comprendre les facteurs limitant les performances des systèmes de cacaoculture ivoiriens. Dans les paragraphes précédents, j'ai discuté des différents leviers agronomiques qui pourraient être adoptés en réponse à ces problématiques : un meilleur contrôle du matériel végétal du cacaoyer et l'adaptation du matériel végétal et de la conduite des cacaoyers aux spécificités du système de culture, notamment pour les systèmes agroforestiers. L'idée à la base du projet scientifique dans lequel s'inscrit cette thèse est donc bien de prioriser l'efficacité d'utilisation des ressources par les arbres dans le système de culture, avant de parler d'intensification et d'investissement en intrants ou en force de travail.

Mais, de façon plus pragmatique, les facteurs les plus limitants et les leviers agronomiques permettant de débloquer le potentiel productif des cacaoyers, y compris ceux abordés dans les paragraphes précédents, sont déjà bien connus des agronomes. Pourtant, après des décennies de programmes de développement, la plupart des recommandations agronomiques restent encore très peu adoptées par les cacaoculteurs. Certains leviers techniques demeurent hors de portée des producteurs, soit parce qu'ils nécessitent des investissements inabordables, soit parce que leur accès est limité, comme dans le cas du matériel végétal amélioré. Mais d'autres leviers plus fondamentaux, notamment l'adoption des bonnes pratiques d'établissement de la culture, telles que l'installation anticipée d'un ombrage temporaire, le respect des espacements entre cacaoyers ou la mise en terre de plantules au bon stade

de développement, ne sont généralement pas appliqués par les cacaoculteurs ivoiriens (Wessel and Quist-Wessel 2015; Bymolt *et al.* 2018; Daymond *et al.* 2022).

L'enjeu soulevé par cette observation est celui d'un défaut d'adoption des pratiques, plutôt que d'un manque d'options techniques disponibles pour le cacaoculteur. Cela ne doit pas nous empêcher, en tant qu'agronomes et chercheurs, de continuer à faire progresser les connaissances sur le fonctionnement du cacaoyer et l'amélioration des pratiques. Mais il est également important de comprendre que le premier levier d'action, préalable à toutes les innovations agronomiques que nous pourrions proposer, sera d'ordre sociétal et humain.

Enfin, il faut aussi rappeler que la cacaoculture est une activité particulièrement précaire, notamment en Côte d'Ivoire, où 80 % des ménages de cacaoculteurs ne perçoivent pas un revenu décent et 43 % vivent sous le seuil de pauvreté extrême fixé par la Banque Mondiale (Impact Institute 2021). De plus, Waarts *et al.* (2021) montrent que l'adoption des bonnes pratiques agricoles et l'amélioration des performances des cacaoyers ne sont qu'un des nombreux facteurs limitant l'accès à un revenu décent. Selon la situation du foyer et les conditions agroécologiques de la cacaoyère, l'augmentation de la performance des cacaoyers peut d'ailleurs être secondaire. Dans de nombreuses situations, l'abandon de la cacaoculture au profit d'une autre activité peut même apparaître comme plus favorable pour le producteur (Wessel and Quist-Wessel 2015; Bymolt *et al.* 2018).

Malgré tout, les travaux menés dans cette thèse contribueront à faire progresser les connaissances sur le cacaoyer et sa culture, avec pour objectif de renforcer la durabilité des systèmes de production du cacaoyer. Et si nos travaux ne feront pas forcément écho auprès des plus petits producteurs pour qui le défi technique est encore secondaire, ou dans les situations où la priorité est à la diversification ou à la transition vers une autre culture, ils pourront bénéficier à tous les cacaoculteurs qui comptent sur une amélioration des performances agronomiques de leurs cacaoyères.

BIBLIOGRAPHIE

Aaron W, Amritbir R, Saj S, et al. 2024. The ecological and socioeconomic sustainability of organic agroforestry: a systematic review. *Agroforestry Systems*: 1–17.

Acebo-Guerrero Y, Hernández-Rodríguez A, Heydrich-Pérez M, Jaziri ME, Hernández-Lauzardo AN. 2012. Management of black pod rot in cacao (*Theobroma cacao* L.): a review. *Fruits* **67**: 41–48.

Acheampong K, Hadley P, Daymond AJ. 2013. Photosynthetic activity and early growth of four cacao genotypes as influenced by different shade regimes under west african dry and wet season conditions. *Experimental Agriculture* **49**: 31–42.

Adeniyi DO, Asogwa EU. 2023. Chapter 14 - Complexes and diversity of pathogens and insect pests of cocoa tree In: Asiegbu FO, Kovalchuk A, eds. *Forest Microbiology. Forest Microbiology*. Academic Press, 285–311.

Adet L, Rozendaal DMA, Tapi A, Zuidema PA, Vaast P, Anten NPR. 2024. Genotypic differences in water deficit effects on leaf and crown traits in mature field-grown cocoa. *Scientia Horticulturae* **325**: 112658.

Adjaloo MK, Banful BKB, Oduro W. 2013. Evaluation of Breeding Substrates for Cocoa Pollinator, *Forcipomyia* spp. and Subsequent Implications for Yield in a Tropical Cocoa Production System. *American Journal of Plant Sciences* **4**: 203–210.

Adjaloo MK, Oduro W, Banful BK. 2012. Floral Phenology of Upper Amazon Cocoa Trees: Implications for Reproduction and Productivity of Cocoa. *ISRN Agronomy* **2012**: 1–8.

Adomako B, Adu-Ampomah Y. 2005. Assessment of the Yield of Individual Cacao Trees in Four Field Trials In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems, Accra, Ghana, 19th-21st October 2003*. Accra, Ghana: INGENIC, 41–49.

Agustí M, Primo-Millo E. 2020. Chapter 11 - Flowering and fruit set In: Talon M, Caruso M, Gmitter FG, eds. *The Genus Citrus*. Woodhead Publishing, 219–244.

Ahenkorah Y, Halm BJ, Appiah MR, Akrofi GS, Yirenkyi JEK. 1987. Twenty Years' Results from a Shade and Fertilizer Trial on Amazon Cocoa (*Theobroma cacao*) in Ghana. *Experimental Agriculture* **23**: 31–39.

Aikpokpodion PO. 2012. Phenology of flowering in cacao (*Theobroma cacao*) and its related species in Nigeria. *African Journal of Agricultural Research* **7**: 3395–3402.

Almeida A-AFD, Valle RR. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**: 425–448.

Almeida AAF de, Valle RR. 2010. Cacao: ecophysiology of growth and production In: *Ecophysiology of tropical tree crops*. Nova Science Publishers, Inc., 37–70.

Alvim P de T. 1966. Factors affecting flowering of the cocoa tree. *Cocoa Growers Bulletin* **7**: 15–19.

Alvim P de T. 1984. Flowering of cocoa. *Cocoa Growers' Bulletin* **25**: 23–31.

Alvim P de T. 1993. Hydroperiodicity of flowering and flushing of cacao In: *Proceedings 11th International Cocoa Research Conference*. Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 625–634.

Ambele CF, Bisseleua HDB, Djuideu CTL, Akutse KS. 2023. Managing insect services and disservices in cocoa agroforestry systems. *Agroforestry Systems* **97**: 965–984.

Ampofo ST, Bonaparte E. 1979. Flushing, flowering and pod-setting of hybrid cocoa in a cocoa shade/spacing/cultivar experiment In: *Proceedings 7th International Cocoa Research Conference*. Douala, Cameroun, 103–108.

Andres C, Comoé H, Beerli A, Schneider M, Rist S, Jacobi J. 2016. Cocoa in Monoculture and Dynamic Agroforestry In: Lichtfouse E, ed. *Sustainable Agriculture Reviews*. Cham: Springer International Publishing, 121–153.

Aneani F, Ofori-Frimpong K. 2013. An Analysis of Yield Gap and Some Factors of Cocoa (*Theobroma cacao*) Yields in Ghana. *Sustainable Agriculture Research* **2**: p117.

Aneja M, Gianfagna T, Ng E. 1999. The roles of abscisic acid and ethylene in the abscission and senescence of cocoa flowers. *Plant Growth Regulation* **27**: 149–155.

Araque O, Jaimez RE, Tezara W, Coronel I, Urich R, Espinoza W. 2012. Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile criollo cacao cultivars (*Theobroma cacao*.) during dry and wet seasons. *Experimental Agriculture* **48**: 513–522.

de Araújo RP, de Almeida A-AF, Barroso JP, et al. 2017. Molecular and morphophysiological responses cocoa leaves with different concentrations of anthocyanin to variations in light levels. *Scientia Horticulturae* **224**: 188–197.

Arévalo-Gardini E, Farfán A, Barraza F, et al. 2021. Growth, Physiological, Nutrient-Uptake-Efficiency and Shade-Tolerance Responses of Cacao Genotypes under Different Shades. *Agronomy* **11**: 1536.

Ariza-Salamanca AJ, Navarro-Cerrillo RM, Crozier J, et al. 2024. Drivers of cocoa yield and growth in young monoculture and agroforestry systems. *Agricultural Systems* **219**: 104044.

Asante PA, Rozendaal DMA, Rahn E, et al. 2021. Unravelling drivers of high variability of on-farm cocoa yields across environmental gradients in Ghana. *Agricultural Systems* **193**: 103214.

Asare R, Anders R. 2016. Tree diversity and canopy cover in cocoa systems in Ghana. *New Forests* **47**: 287–302.

Asare R, Asare RA, Asante WA, Markussen B, Ræbild A. 2017. INFLUENCES OF SHADING AND FERTILIZATION ON ON-FARM YIELDS OF COCOA IN GHANA. *Experimental Agriculture* **53**: 416–431.

Asigbaase M, Dawoe E, Lomax BH, Sjogersten S. 2021. Temporal changes in litterfall and potential nutrient return in cocoa agroforestry systems under organic and conventional management, Ghana. *Heliyon* **7**: e08051.

Asitoakor BK, Ræbild A, Vaast P, et al. 2024. Shade Tree Species Matter: Sustainable Cocoa-Agroforestry Management In: Olwig MF, Skovmand Bosselmann A, Owusu K, eds. *Agroforestry as Climate Change Adaptation: The Case of Cocoa Farming in Ghana*. Cham: Springer International Publishing, 59–92.

Asomaning EJA, Kwakwa RS, Hutcheon WV. 1971. Physiological studies on an Amazon shade and fertilizer trial at the Cocoa Research Institute, Ghana.

Aspinwall MJ, Loik ME, Resco De Dios V, Tjoelker MG, Payton PR, Tissue DT. 2015. Utilizing intraspecific variation in phenotypic plasticity to bolster agricultural and forest productivity under climate change. *Plant, Cell & Environment* **38**: 1752–1764.

Assiri AA, Yoro GR, Deheuvels O, et al. 2009. Les caractéristiques agronomiques des vergers de cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire. *Journal of Animal & Plant Sciences* **2**: 55–66.

Augspurger CK. 1983. Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. *Biotropica* **15**: 257.

Ávila-Lovera E, Blanco H, Móvil O, Santiago LS, Tezara W. 2021. Shade tree species affect gas exchange and hydraulic conductivity of cacao cultivars in an agroforestry system (K Steppe, Ed.). *Tree Physiology* **41**: 240–253.

Babin R, Ten Hoopen GM, Cilas C, Enjalric F, Gendre P, Lumaret J-P. 2010. Impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* in traditional cocoa agroforests. *Agricultural & Forest Entomology* **12**: 69–79.

Bai SH, Gallart M, Singh K, et al. 2022. Leaf litter species affects decomposition rate and nutrient release in a cocoa plantation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **324**: 107705.

Baligar VC, Bunce JA, Machado RCR, Elson MK. 2008. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica* **46**: 216.

Baligar VC, Elson MK, Almeida A-AF, de Araujo QR, Ahnert D, He Z. 2021a. The Impact of Carbon Dioxide Concentrations and Low to Adequate Photosynthetic Photon Flux Density on Growth, Physiology and Nutrient Use Efficiency of Juvenile Cacao Genotypes. *Agronomy* **11**: 397.

Baligar VC, Elson MK, Almeida A-AF, de Araujo QR, Ahnert D, He Z. 2021b. Carbon Dioxide Concentrations and Light Levels on Growth and Mineral Nutrition of Juvenile Cacao Genotypes. *American Journal of Plant Sciences* **12**: 818–839.

Ballaré CL. 1994. Light Gaps: Sensing the Light Opportunities in Highly Dynamic Canopy Environments In: Caldwell MM, Pearcy RW, eds. Physiological Ecology. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. Boston: Academic Press, 73–110.

Barcellos de Souza I, Lauri PE, Blanc P. 1986. Évolution de paramètres morphologiques au cours du cycle de croissance de *Callisia fragrans* (Commelinaceae). *Canadian Journal of Botany* **64**: 1664–1670.

Barlow PW. 1989. Meristems, metamers and modules and the development of shoot and root systems. *Botanical Journal of the Linnean Society* **100**: 255–279.

Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* **99**: 375–407.

Bartlett GA, Remphrey WR. 1998. The effect of reduced quantities of photosynthetically active radiation on *Fraxinus pennsylvanica* growth and architecture. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1359–1365.

Bartley BGD. 1970. Yield variation in the early productive years in trials with cacao (*Theobroma cacao* L.). *Euphytica* **19**: 199–206.

Bartley BGD. 2005. *The genetic diversity of cacao and its utilization*. Cambridge, MA: CABI Pub.

Bartoń K. 2024. MuMIn: Multi-Model Inference.

Bastide P, Aguilar P, Lachenaud P, Paulin L, Jimmy I, Bouletare G. 2010. Yield variation and biomass measurements on mature cocoa trees in Vanuatu In: *Proceedings 15th International Cocoa Research Conference*. San José - Costa Rica: Cocoa Producers' Alliance, 291–297.

- Bastide P, Paulin D, Lachenaud P. 2008.** Influence de la mortalité des cacaoyers sur la stabilité de la production dans une plantation industrielle. *Tropicultura* **26**: 33–38.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- Bayer C, Hope JR. 1990.** Floral development of *Theobroma cacao* L. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **65**: 301–312.
- Beer J, Muschler R, Kass D, Somarriba E. 1998.** Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* **38**: 139–164.
- Bekele FL, Bekele I, Butler DR, Bidaisee GG. 2006.** Patterns of Morphological Variation in a Sample of Cacao (*Theobroma Cacao* L.) Germplasm from the International Cocoa Genebank, Trinidad. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 933–948.
- Bekele FL, Butler DR. 2000.** Proposed list of cocoa descriptors for characterisation. Working procedures for cocoa germplasm evaluation and selection. In: *Proceedings of the CFC/ICCO/IPGRI Project Workshop, Montpellier, France, 1-6 February, 1998, IPGRI*. Montpellier: Eskes, A.B., J.M.M. Engels and R.A. Lass editors, 41–48.
- Bekoin TR. 2023.** Pesticides et développement agricole de la Côte d'Ivoire : le cas du binôme café-cacao, de la colonisation à nos jours. *Environnement, Risques & Santé* **22**: 179–184.
- Bell AD, Bryan A. 1991.** *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford: Oxford University Press.
- Blaser-Hart WJ, Hart SP, Oppong J, Kyereh D, Yeboah E, Six J. 2021.** The effectiveness of cocoa agroforests depends on shade-tree canopy height. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **322**: 107676.
- Bonaparte EENA. 1975.** Yield gradients in cocoa (*Theobroma cacao* L.) - shade and fertilizer experiments. *Acta Horticulturae* **49**: 251–258.
- 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* **14**: 189–201.
- Brou YT, Akindès F, Bigot S. 2005.** La variabilité climatique en Côte d'Ivoire: entre perceptions sociales et réponses agricoles. *Cahiers Agricultures* **14**: 533–540.

- Brou YT, N’Goran JAK, Bicot S, Servat E. 2003.** Risque climatique et production agricole en Côte d’Ivoire: effet des variations pluviométriques sur la production cacaoyère In: *14th International Cocoa Research Conference, Accra, Ghana*.259–267.
- Burle L. 1962.** The Cacao Tree.
- Bymolt R, Laven A, Tyzler M. 2018.** *Demystifying the cocoa sector in Ghana and Côte d’Ivoire*. Amsterdam, The Netherlands: The Royal Tropical Institute (KIT).
- Company CE, Tjoelker MG, Von Caemmerer S, Duursma RA. 2016.** Coupled response of stomatal and mesophyll conductance to light enhances photosynthesis of shade leaves under sunflecks. *Plant, Cell & Environment* **39**: 2762–2773.
- Capelli M, Lauri P-E, Léchaudel M, Normand F. 2021.** Hormones and carbohydrates are both involved in the negative effects of reproduction on vegetative bud outgrowth in the mango tree: consequences for irregular bearing. *Tree Physiology* **41**: 2293–2307.
- Capelli M, Lauri P-É, Normand F. 2016.** Deciphering the Costs of Reproduction in Mango – Vegetative Growth Matters. *Frontiers in Plant Science* **7**: 1531.
- Carr MKV, Lockwood G. 2011.** The water relations and irrigation requirements of cocoa (*Theobroma cacao* L.): a review. *Experimental Agriculture* **47**: 653–676.
- Champagnat P, Barnola P, Lavarenne S. 1986.** Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux In: *Colloque international sur l’arbre*.279–302.
- Charbonnier F, Le Maire G, Dreyer E, et al. 2013.** Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agricultural and forest meteorology* **181**: 152–169.
- Charbonnier F, Roupsard O, le Maire G, et al. 2017.** Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. *Plant, Cell & Environment* **40**: 1592–1608.
- Chazdon RL, Pearcy RW. 1991.** The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants: Photosynthetic machinery appears adapted to brief, unpredictable periods of radiation. *BioScience* **41**: 760–766.
- Cheesman EE. 1944.** Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of cacao populations.
- Cilas C, Bastide P. 2020.** Challenges to Cocoa Production in the Face of Climate Change and the Spread of Pests and Diseases. *Agronomy* **10**: 1232.

- Cilas C, Montagnon C, Bar-Hen A. 2011.** Yield stability in clones of *Coffea canephora* in the short and medium term: longitudinal data analyses and measures of stability over time. *Tree Genetics & Genomes* **7**: 421–429.
- Claus G, Vanhove W, Damme PV, et al. 2018.** Challenges in Cocoa Pollination: The Case of Côte d'Ivoire In: *Pollination in Plants*. IntechOpen, 39–58.
- Cocoa & Forests Initiative. 2017.** Cadre d'Action Commune – Côte d'Ivoire.
- Coe SD, Coe MD. 2007.** *The True History of Chocolate*. Thames and Hudson.
- Cook OF. 1916.** Branching and flowering habits of cacao and patashte. *Contributions from the national herbarium* **17**: 609–625.
- Cornejo OE, Yee M-C, Dominguez V, et al. 2018.** Population genomic analyses of the chocolate tree, *Theobroma cacao* L., provide insights into its domestication process. *Communications Biology* **1**: 167.
- Corner EJH. 1949.** The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree. *Annals of Botany* **13**: 367–414.
- Cortez CJ. 2009.** Pollination Efficiency in Major Trunk and Branch Axis of the Cauliflorous *Theobroma cacao* L. *Dimensions* **11**: 15–22.
- Costes E, Fournier D, Salles JC. 2000.** Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasmet'® apricot trees. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **75**: 510–519.
- Costes E, Guédon Y. 2002.** Modelling Branching Patterns on 1-year-old Trunks of Six Apple Cultivars. *Annals of Botany* **89**: 513–524.
- Costes E, Lauri P-E, Regnard J-L. 2010.** Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. *Horticultural Reviews* **32**: 1–61.
- Coulibaly KA, Dibi-Kangah PA, Djè KB. 2019.** Détection de structures pluviométriques spatio-temporelles homogènes en Côte d'Ivoire sur la période 1951-2017. *REGARDSUDS*.
- Cox DR, Snell EJ. 1989.** *Analysis of Binary Data, Second Edition*. CRC Press.
- Cuatrecasas J. 1964.** *Cacao and Its Allies: A Taxonomic Revision of the Genus Theobroma*. Smithsonian Institution.
- Cunningham RK, BurrIDGE JC. 1959.** The Effect of the Yield Variability of Amelonado Cacao on the Design of Fertilizer Field Experiments in Ghana. *Journal of Horticultural Science* **34**: 229–237.
- Da Silva Branco MC, De Almeida A-AF, Dalmolin ÂC, Ahnert D, Baligar VC. 2017.** Influence of low light intensity and soil flooding on cacao physiology. *Scientia Horticulturae* **217**: 243–257.

- Dambreville A, Lauri P-E, Normand F, Guedon Y. 2015.** Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages. *Annals of Botany* **115**: 93–105.
- Dambreville A, Lauri PE, Trottier C, Guedon Y, Normand F. 2013.** Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany* **64**: 2467–2480.
- Dambreville A, Normand F, Lauri PE. 2014.** Alternating patterns of mango - quantification at the growth unit level on four cultivars. *Acta Horticulturae* **1058**: 277–284.
- Daymond AJ, Acheampong K, Prawoto A, et al. 2018.** Mapping cocoa productivity in Ghana, Indonesia and Côte d'Ivoire.
- Daymond A, Giraldo Mendez D, Hadley P, Bastide P. 2022.** *A global review to cocoa farming systems*. ICCO.
- Daymond AJ, Hadley P. 2004.** The effects of temperature and light integral on early vegetative growth and chlorophyll fluorescence of four contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Annals of applied biology* **145**: 257–262.
- Daymond AJ, Hadley P, Machado RCR, Ng E. 2002a.** Genetic variability in partitioning to the yield component of cacao (*Theobroma cacao* L.). *HortScience* **37**: 799–801.
- Daymond AJ, Hadley P, Machado RCR, Ng E. 2002b.** Canopy characteristics of contrasting clones of cacao (*Theobroma cacao*). *Experimental Agriculture* **38**: 359–367.
- Daymond AJ, Tricker PJ, Hadley P. 2011.** Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum* **55**: 99–104.
- De Almeida J, Tezara W, Herrera A. 2016.** Physiological responses to drought and experimental water deficit and waterlogging of four clones of cacao (*Theobroma cacao* L.) selected for cultivation in Venezuela. *Agricultural Water Management* **171**: 80–88.
- Deng X, Joly RJ, Hahn DT. 1990.** The influence of plant water deficit on photosynthesis and translocation of ¹⁴C-labeled assimilates in cacao seedlings. *Physiologia Plantarum* **78**: 623–627.
- Dennis F Jr. 2003.** Flowering, pollination and fruit set and development. In: Ferree DC, Warrington IJ, eds. *Apples: botany, production and uses*. Wallingford: CABI, 153–166.
- Díaz-Valderrama JR, Leiva-Espinoza ST, Aime MC. 2020.** The History of Cacao and Its Diseases in the Americas. *Phytopathology*® **110**: 1604–1619.

Durand J-B, Allard A, Guitton B, Weg E van de, Bink M, Costes E. 2017. Predicting Flowering Behavior and Exploring Its Genetic Determinism in an Apple Multi-family Population Based on Statistical Indices and Simplified Phenotyping. *Frontiers in Plant Science* **8**: 858.

Durand J-B, Guitton B, Peyhardi J, et al. 2013. New insights for estimating the genetic value of segregating apple progenies for irregular bearing during the first years of tree production. *Journal of Experimental Botany* **64**: 5099–5113.

Edwin J, Masters WA. 2005. Genetic improvement and cocoa yields in Ghana. *Experimental Agriculture* **41**: 491–503.

Efombagn MIB, Sounigo O, Nyasse S, Manzanares-Dauleux M, Eskes AB. 2009. Phenotypic variation of cacao (*Theobroma cacao* L.) on farms and in the gene bank in Cameroon. *Journal of Plant Breeding and Crop Science* **1**: 258–264.

Efron Y, Epaina P, Tade E, Marfu J. 2005. The relationship between vigour, yield and yield efficiency of cocoa clones planted at different densities. In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems, Accra, Ghana, 19th-21st October 2003*. INGENIC, 92–102.

El-Motaium RA, Shaban AEA, Badawy SH, Ibrahim ASA. 2019. Alleviation of alternate bearing phenomenon in mango (*Mangifera indica* L.) trees using boron and nitrogen fertilization. *Journal of Plant Nutrition* **42**: 2861–2872.

Endress PK. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* **48**: 225–239.

Engels JM, Bartley BG, Enríquez GA. 1980. Cacao descriptors, their states and modus operandi. *Turrialba* **30**: 209–218.

Enríquez GA, Cruz A, Mora A. 1987. Variabilidad de los componentes de producción y selección de plantas superiores por el método de índices en híbridos interclonales de cacao In: *10a Conferencia Internacional de Investigación en Cacao 17-23 May 1987, Santo Domingo (R. Dominicana)*. 657–663.

Evans HC, Bailey BA, Meinhardt LW. 2016. *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*. Springer International Publishing, Cham.

Evans JP, Cain ML. 1995. A Spatially Explicit Test of Foraging Behavior in a Clonal Plant. *Ecology* **76**: 1147–1155.

Falque M, Vincent A, Vaissiere BE, Eskes AB. 1995. Effect of pollination intensity on fruit and seed set in cacao (*Theobroma cacao* L.). *Sexual Plant Reproduction* **8**: 354–360.

Famuwagun IB, Agele SO. 2021. Micro-Climate Conditions, Weed Diversity, Flowering and Yield of Young Cacao Plants as Affected by Shade Regimes. *International Letters of Natural Sciences* **81**: 31–41.

FAO. 2022. *The State of Agricultural Commodity Markets 2022*. FAO.

Fassbender HW, Beer J, Heuveldop J, Imbach A, Enriquez G, Bonnemann A. 1991. Ten year balances of organic matter and nutrients in agroforestry systems at CATIE, Costa Rica. *Forest Ecology and management* **45**: 173–183.

Ferguson L, Beede R. 1993. Using mechanical pruning to mitigate alternate bearing of pistachios. *HortScience* **28**: 560e–5560.

Fonseca LH, Lohmann L. 2017. *Adenocalymma cauliflorum* (Bignoniaceae, Bignoniaceae), a New Cauliflorous Species from the Atlantic Forest of Eastern Brazil. *Systematic Botany* **42**: 584–589.

Forbes SJ, Mustiga G, Romero A, Northfield TD, Lambert S, Motamayor JC. 2019. Supplemental and Synchronized Pollination May Increase Yield in Cacao. *HortScience* **54**: 1718–1727.

François M, Pontes MCG, Lima da Silva A, Mariano-Neto E. 2023. Impacts of cacao agroforestry systems on climate change, soil conservation, and water resources: a review. *Water Policy* **25**: 564–581.

Galyuon IKA. 1994. A study of the response of cacao (*Theobroma cacao* L.) to high irradiance.

Galyuon IKA, McDavid CR, Lopez FB, Spence JA. 1996. The effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): I. Growth and leaf adaptations. *Tropical agriculture* **73**: 23–28.

Génard M, Dautat J, Franck N, et al. 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees* **22**: 269–282.

Givnish TJ. 1988. Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Functional Plant Biology* **15**: 63–92.

Glendinning DR. 1972. Natural Pollination of Cocoa. *New Phytologist* **71**: 719–729.

Godin C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. *Annals of Forest Science* **57**: 413–438.

Godin C, Caraglio Y. 1998. A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1–46.

Godin C, Costes E, Sinoquet H. 1999. A Method for Describing Plant Architecture which Integrates Topology and Geometry. *Annals of Botany* **84**: 343–357.

- Goldschmidt EE. 2013.** The Evolution of Fruit Tree Productivity: A Review. *Economic Botany* **67**: 51–62.
- Gómez-Pompa A, Flores JS, Fernández MA. 1990.** The Sacred Cacao Groves of the Maya. *Latin American Antiquity* **1**: 247–257.
- Gopaulchan D, Motilal LA, Bekele FL, et al. 2019.** Morphological and genetic diversity of cacao (*Theobroma cacao* L.) in Uganda. *Physiology and Molecular Biology of Plants* **25**: 361–375.
- Gottschalk KW. 1994.** Shade, leaf growth and crown development of *Quercus rubra*, *Quercus velutina*, *Prunus serotina* and *Acer rubrum* seedlings. *Tree Physiology* **14**: 735–749.
- Greathouse DC, Laetsch WM. 1969.** Structure and Development of the Dimorphic Branch System of *Theobroma cacao*. *American Journal of Botany* **56**: 1143.
- Greathouse DC, Laetsch WM, Phinney BO. 1971.** The Shoot-Growth Rhythm of a Tropical Tree, *Theobroma Cacao*. *American Journal of Botany* **58**: 281–286.
- Gregoriou K, Pontikis K, Vemmos S. 2007.** Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* **45**: 172–181.
- Groeneveld JH, Tschardt T, Moser G, Clough Y. 2010.** Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**: 183–191.
- Grubb PJ. 1998.** A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**: 3–31.
- Guers J. 1985.** Photosynthesis potentialities of the cacao tree (*Theobroma cacao* L.) in accordance with lighting, temperature and ambient CO₂. *Café, Cacao, Thé* **29**: 245–254.
- Guitton B, Kelner J-J, Velasco R, Gardiner SE, Chagne D, Costes E. 2012.** Genetic control of biennial bearing in apple. *Journal of Experimental Botany* **63**: 131–149.
- Hallé N. 1961.** Flore du Gabon, volume 2: Sterculiacées. *Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*.
- Hallé F, Martin R. 1968.** Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Mull.-Arg. Euphorbiacees-Crotonoidees). *Adansonia ser* **28** (4): 475–503.
- Hallé F, Oldeman RA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson Paris.
- Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag.

Hasenstein KH, Zavada MS. 2001. Auxin modification of the incompatibility response in *Theobroma cacao*. *Physiologia Plantarum* **112**: 113–118.

Henderson JS, Joyce RA, Hall GR, Hurst WJ, McGovern PE. 2007. Chemical and archaeological evidence for the earliest cacao beverages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 18937–18940.

Henry HAL, Aarssen LW. 2001. Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. *Oikos* **93**: 477–487.

Heuret P, Barthélémy D, Guédon Y, Coulmier X, Tancre J. 2002. Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *American Journal of Botany* **89**: 1180–1187.

Higonnet E, Bellantonio M, Hurowitz G. 2017. *Chocolate's Dark Secret, Mighty Earth*. United States of America.

Hilty J, Muller B, Pantin F, Leuzinger S. 2021. Plant growth: the What, the How, and the Why. *New Phytologist* **232**: 25–41.

Hutcheon WV. 1975. *Water relations and other factors regulating the seasonal periodicity and productivity of cocoa in Ghana*. sl.

Hutchings MJ, de Kroon H. 1994. Foraging in Plants: the Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition In: Begon M, Fitter AH, eds. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, 159–238.

ICCO. 2024. ICCO Quaterly Bulletin of Cocoa Statistics, Vol. L-No.-3.

Impact Institute. 2021. *Revenu des producteurs de cacao. Le revenu des ménages des producteurs de cacao en Côte d'Ivoire et des stratégies d'amélioration*. Amsterdam, The Netherlands.

Irizarry H, Rivera E. 1998. Early yield of five cacao families at three locations in Puerto Rico. *Journal of agriculture of the University of Puerto Rico* **82**: 163–171.

Isaac ME, Gagliardi S, Ordoñez JC, Sauvadet M. 2024. Shade tree trait diversity and functions in agroforestry systems: A review of which traits matter. *Journal of Applied Ecology* **61**: 1159–1173.

Isaac ME, Timmer VR, Quashie-Sam SJ. 2007. Shade tree effects in an 8-year-old cocoa agroforestry system: biomass and nutrient diagnosis of *Theobroma cacao* by vector analysis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **78**: 155–165.

Jackson JE, Palmer JW. 1977. Effects of Shade on the Growth and Cropping of Apple Trees. I. Experimental Details and Effects on Vegetative Growth. *Journal of Horticultural Science* **52**: 245–252.

- Jagoret P, Kwessey J, Messie C, Michel-Dounias I, Malézieux E. 2014.** Farmers' assessment of the use value of agrobiodiversity in complex cocoa agroforestry systems in central Cameroon. *Agroforestry Systems* **88**: 983–1000.
- Jagoret P, Michel I, Ngnogué HT, Lachenaud P, Snoeck D, Malézieux E. 2017.** Structural characteristics determine productivity in complex cocoa agroforestry systems. *Agronomy for Sustainable Development* **37**.
- Jaimes-Suárez YY, Carvajal-Rivera AS, Galvis-Neira DA, Carvalho FEL, Rojas-Molina J. 2022.** Cacao agroforestry systems beyond the stigmas: Biotic and abiotic stress incidence impact. *Frontiers in Plant Science* **13**.
- Jaimez R, Cañarte C, Márquez V. 2023.** Effects of pruning and nitrogen fertilization on flushing and pod production in cacao. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* **26**.
- Jaimez RE, Peña G, Barragán L, Chica E, Arteaga F, Cedeño G. 2023.** The effect of water deficit on leaf stomatal conductance, water relations, chlorophyll fluorescence and growth of rootstock-scion combinations of cacao. *Scientia Horticulturae* **321**: 112335.
- Jaimez RE, Puyutaxi FA, Vasco A, et al. 2018.** Photosynthetic response to low and high light of cacao growing without shade in an area of low evaporative demand. *Acta Biológica Colombiana* **23**: 95–103.
- Jaramillo MA, Reyes-Palencia J, Jiménez P. 2024.** Floral biology and flower visitors of cocoa (*Theobroma cacao* L.) in the upper Magdalena Valley, Colombia. *Flora* **313**: 152480.
- Jonkers H. 1979.** Biennial bearing in apple and pear: A literature survey. *Scientia Horticulturae* **11**: 303–317.
- Julian C, Herrero M, Rodrigo J. 2010.** Flower bud differentiation and development in fruiting and non-fruiting shoots in relation to fruit set in apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Trees* **24**: 833–841.
- Kacou Antoine Alban M, Elain Apshara S, Hebbar KB, Mathias TG, Séverin A. 2016.** Morpho-physiological criteria for assessment of two month old cocoa (*Theobroma cacao* L.) genotypes for drought tolerance. *Indian Journal of Plant Physiology* **21**: 23–30.
- Kallsen CE, Parfitt DE, Holtz B. 2007.** Early Differences in the Intensity of Alternate Bearing Among Selected Pistachio Genotypes. *HortScience* **42**: 1740–1743.
- Kanazawa Y. 1994.** Management of light climate in multistoried agroforestry systems In: *JIRCAS International Symposium Series*. Japan, 85–91.

- Kappel F, Flore JA. 1983.** Effect of Shade on Photosynthesis, Specific Leaf Weight, Leaf Chlorophyll Content, and Morphology of Young Peach Trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**: 541–544.
- Kassin KE, Doffangui K, Kouamé B, Yoro RG, Assa A. 2008.** Variabilité pluviométrique et perspectives pour la replantation cacaoyère dans le Centre Ouest de la Côte d’Ivoire. *Journal of Applied Biosciences* **12**: 9.
- Kohl T, Niether W, Abdulai I. 2024.** Impact of common shade tree species on microclimate and cocoa growth in agroforestry systems in Ghana. *Agroforestry Systems* **98**: 1579–1590.
- Kotilainen T, Robson TM, Hernández R. 2018.** Light quality characterization under climate screens and shade nets for controlled-environment agriculture (RP Niedz, Ed.). *PLoS ONE* **13**: e0199628.
- Kouacou BA, Anornu G, Gibrilla A, Adiaffi B, Gyamfi C. 2024.** Hydrochemical evolution of groundwater in Soubré and Gagnoa counties, Côte d’Ivoire. *Groundwater for Sustainable Development* **24**: 101079.
- Kouamé IK, N’Guessan AE, Dago MR, et al. 2024.** Maximizing Tree Diversity in Cocoa Agroforestry: Taking advantage of Planted, Spontaneous, and Remnant Trees.
- Kouassi A, Zo-Bi I, Aussenac R, et al. 2023.** The Great Mistake of Plantation Programs in Cocoa Agroforests – Let’s Bet on Natural Regeneration to Sustainably Provide Timber Wood. *Trees, Forests and People* **12**: 100386.
- Krasniqi A-L, Blanke MM, Kunz A, Damerow L, Lakso AN, Meland M. 2017.** Alternate bearing in fruit tree crops: past, present and future In: *Acta Horticulturae*. 241–248.
- Lachenaud P. 1991.** Facteurs de la fructification chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Influence sur le nombre de graines par fruit.
- Lachenaud P. 2005.** Genetic effects of inter-tree competition in mixed cocoa stands on yield, vigour and cropping efficiency. In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems, Accra, Ghana, 19th-21st October 2003*. Accra, Ghana: INGENIC, 110–117.
- Lachenaud P, Montagnon C. 2002.** Competition effects in cocoa (*Theobroma cacao* L.) hybrid trials. *Euphytica* **128**: 97–104.
- Lachenaud P, Motamayor JC. 2017.** The Criollo cacao tree (*Theobroma cacao* L.): a review. *Genetic Resources and Crop Evolution* **64**: 1807–1820.
- Lachenaud P, Oliver G. 1998.** Influence d’éclaircies sur les rendements d’hybrides de cacaoyers. *Plantations, recherche, développement* **5**: 34–40.

Lachenaud P, Sounigo O, Sallée B. 2005. Les cacaoyers spontanés de Guyane française: état des recherches. *Acta Botanica Gallica* **152**: 325–346.

Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2019. The physiological responses of cacao to the environment and the implications for climate change resilience. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **39**.

Lahive F, Handley LR, Hadley P, Daymond AJ. 2017. The impacts of climate change variables on vegetative and reproductive development of six genotypes of cacao In: *Proceedings of the International Symposium on Cocoa Research (ISCR), Lima, Peru, 13-17 november 2017*.11.

Lanaud C. 1987. Nouvelles données sur la biologie du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) : diversité des populations, système d'incompatibilité, haploïdes spontanés. Leurs conséquences pour l'amélioration génétique de cette espèce.

Lanaud C, Fouet O, Legavre T, et al. 2017. Deciphering the *Theobroma cacao* self-incompatibility system: from genomics to diagnostic markers for self-compatibility. *Journal of Experimental Botany* **68**: 4775–4790.

Lanaud C, Vignes H, Utge J, et al. 2024. A revisited history of cacao domestication in pre-Columbian times revealed by archaeogenomic approaches. *Scientific Reports* **14**: 2972.

Lang GA, Early JD, Martin GC, Darnell RL. 1987. Endo-, Para-, and Ecodormancy: Physiological Terminology and Classification for Dormancy Research. *HortScience* **22**: 371–377.

Laurens F, Audergon J-M, Claverie J, et al. 2000. Integration of architectural types in French programmes of ligneous fruit species genetic improvement. *Fruits* **55**: 141–151.

Lauri P-É. 2019. Corner's rules as a framework for plant morphology, architecture and functioning – issues and steps forward. *New Phytologist* **221**: 1679–1684.

Lauri P, Bourdel G, Trottier C, Cochard H. 2008. Apple shoot architecture: evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. *New Phytologist* **178**: 798–807.

Lauri PE, Combe F, Brun L. 2014. Regular bearing in the apple - Architectural basis for an early diagnosis on the young. *Scientia Horticulturae* **174**: 10–16.

Lauri PE, Corelli Grappadelli L. 2014. Tree architecture, flowering and fruiting - Thoughts on training, pruning and ecophysiology. *Acta Horticulturae* **1058**: 291–298.

Lauri P-É, Kelner J-J. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus ×domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270–1273.

- Lauri PE, Laurens F. 2005.** Architectural types in apple (*Malus X domestica* Borkh.). *Crops: growth, quality and biotechnology. Helsinki: World Food Limited*: 1300–1314.
- Lauri P-E, Normand F. 2017.** Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. *Tree Physiology* **37**: 1137–1139.
- Lauri P-E, Térouanne E. 1998.** The Influence of Shoot Growth on the Pattern of Axillary Development on the Long Shoots of Young Apple Trees (*Malus domestica* Borkh.). *International Journal of Plant Sciences* **159**: 283–296.
- Lauri P-E, Térouanne E, Lespinasse J-M. 1997.** Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing—an approach to the strategies of various cultivars. *Journal of Horticultural Science* **72**: 519–530.
- Lauri P-E, Térouanne E, Lespinasse J-M, Regnard J-L, Kelner J-J. 1995.** Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years—an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**: 265–281.
- Lauri P-E, Trottier C. 2004.** Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytologist* **163**: 533–546.
- Lavee S. 2007.** Biennial bearing in olive (*Olea europaea*). *Annales: Series Historia Naturalis* **17**: 101–112.
- Leal F, Paull RE. 2023.** The soursop (*Annona muricata*): Botany, horticulture, and utilization. *Crop Science* **63**: 362–389.
- Lennon AM, Lewis VR, Farrell AD, Umaharan P. 2021.** Photochemical responses to light in sun and shade leaves of *Theobroma cacao* L. (West African Amelonado). *Scientia Horticulturae* **276**: 109747.
- Lent R. 1966.** *The origin of the cauliflorous inflorescence of Theobroma cacao*.
- Lenth RV, Bolker B, Buerkner P, et al. 2024.** emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.
- Lewis V, Farrell A, Umaharan P, Lennon A. 2021.** Genetic variation in high light responses of *Theobroma cacao* L. accessions. *Heliyon* **7**: e07404.
- Lockwood G. 1976.** A comparison of the growth and yield during a 20 year period of Amelonado and upper amazon hybrid cocoa in Ghana. *Euphytica* **25**: 647–658.

- Lockwood G. 1977.** Studies on the Effects of Cross-Incompatibility on the Cropping of cocoa in Ghana. *Journal of Horticultural Science* **52**: 113–126.
- Lockwood G, Owusu-Ansah F, Adu-Ampomah Y. 2007.** Heritability of single plant yield and incidence of black pod disease in cocoa. *Experimental Agriculture* **43**: 455–462.
- López ME, Ramírez OA, Dubón A, Ribeiro THC, Díaz FJ, Chalfun-Junior A. 2021.** Sexual compatibility in cacao clones drives arrangements in the field leading to high yield. *Scientia Horticulturae* **287**: 110276.
- Machado RCR, Alvim P de T, Milde LCE. 1981.** Physiological reactions of cacao to water deficiency in the soil. In: *Proceedings of the 7th International Cocoa Research Conference*. Douala, Cameroon: Cocoa Producers' Alliance, 121–127.
- Martínez-García JF, Galstyan A, Salla-Martret M, Cifuentes-Esquivel N, Gallemí M, Bou-Torrent J. 2010.** Regulatory Components of Shade Avoidance Syndrome In: Kader J-C, Delseny M, eds. *Advances in Botanical Research*. Academic Press, 65–116.
- Martinez-Garcia JF, Rodriguez-Concepcion M. 2023.** Molecular mechanisms of shade tolerance in plants. *New Phytologist* **239**: 1190–1202.
- Mattalia G, Wezel A, Costet P, et al. 2022.** Contribution of cacao agroforestry versus mono-cropping systems for enhanced sustainability. A review with a focus on yield. *Agroforestry Systems* **96**: 1077–1089.
- Maynard DS, Serván CA, Capitán JA, Allesina S. 2019.** Phenotypic variability promotes diversity and stability in competitive communities. *Ecology Letters* **22**: 1776–1786.
- Melnick RL. 2016.** Cherelle Wilt of Cacao: A Physiological Condition In: *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*. Cham: Springer International Publishing, 483–499.
- Mensah EO, Asare R, Vaast P, et al. 2022.** Limited effects of shade on physiological performances of cocoa (*Theobroma cacao* L.) under elevated temperature. *Environmental and Experimental Botany* **201**: 104983.
- Mensah EO, Ræbild A, Asare R, et al. 2023.** Combined effects of shade and drought on physiology, growth, and yield of mature cocoa trees. *Science of The Total Environment* **899**: 165657.
- Mialet I. 1990.** Cocoa, *Theobroma cacao*: modelling the architecture and growth of the hybrid UPA402 x C410.
- Minimol JS, Shija TK, Suma B, Chithira PG, Shilpa KS. 2019.** Seasonal variation in yield and yield contributing characters of selected cocoa clones. *Journal of Plantation Crops* **47**: 173–179.

Miyaji K-I, Da Silva WS, Alvim P de T. 1997a. Longevity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to position within the canopy and time of emergence. *New Phytologist* **135**: 445–454.

Miyaji K-I, Da Silva WS, Alvim P de T. 1997b. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy. *New Phytologist* **137**: 463–472.

Monselise SP, Goldschmidt EE. 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural reviews* **4**: 128–173.

Monselise SP, Goldschmidt EE, Golomb A, Rolf R. 1983. Alternate Bearing in Citrus: Long-term Effects of a Single Girdling Treatment on Individual ‘Michal’ Tangerine Branches. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**: 373–376.

Mossu G, Paulin D, De Reffye P. 1981. Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Liaisons mathématiques entre les données expérimentales. Equation du rendement. *Café, Cacao, Thé* **25**: 155–168.

Motamayor JC, Lachenaud P, da Silva e Mota JW, et al. 2008. Geographic and Genetic Population Differentiation of the Amazonian Chocolate Tree (*Theobroma cacao* L) (JO Borevitz, Ed.). *PLoS ONE* **3**: e3311.

Motamayor JC, Risterucci AM, Heath M, Lanaud C. 2003. Cacao domestication II: progenitor germplasm of the Trinitario cacao cultivar. *Heredity* **91**: 322–330.

Murray DB. 1954. A shade and fertiliser experiment with cacao. III. In: *ICTA. A Report on Cacao Research*. St. Augustine, Trinidad and Tobago., 30–37.

Netsawang P, Damerow L, Lammers PS, Kunz A, Blanke M. 2022. Alternative approaches to chemical thinning for regulating crop load and alternate bearing in apple. *Agronomy* **13**: 112.

N’guessan KJ-C, Traore MJ, Snoeck D, et al. 2017. Mapping cacao fertiliser requirements in Côte d’Ivoire. *Imperial Journal of Interdisciplinary Research* **3**: 504–515.

Niemenak N, Cilas C, Rohsius C, Bleiholder H, Meier U, Lieberei R. 2010. Phenological growth stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH scale. *Annals of Applied Biology* **156**: 13–24.

Niether W, Glawe A, Pfohl K, et al. 2020. The effect of short-term vs. long-term soil moisture stress on the physiological response of three cocoa (*Theobroma cacao* L.) cultivars. *Plant Growth Regulation* **92**: 295–306.

- Niinemets Ü. 2010.** A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* **25**: 693–714.
- Normand F, Bello AKP, Trottier C, Lauri PE. 2009.** Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of Botany* **103**: 1325–1336.
- Normand F, Capelli M, Lauri P-É. 2016.** The costs of reproduction in plants: a novel approach to study irregular bearing of fruit crops. *Acta Horticulturae*: 207–214.
- Notaro M, Collado C, Depas JK, et al. 2021.** The spatial distribution and height of associated crops influence cocoa tree productivity in complex agroforestry systems. *Agronomy for Sustainable Development* **41**.
- Nozeran R, Bancelhon L, Neville P. 1971.** Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in morphogenesis* **9**: 1–66.
- Obeso JR. 2004.** A hierarchical perspective in allocation to reproduction from whole plant to fruit and seed level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 217–225.
- Omolaja S, Aikpokpodion P, Adedeji S, Vwioko D. 2009.** Rainfall and temperature effects on flowering and pollen productions in cocoa. *African Crop Science Journal* **17**: 41–48.
- Ongaro V, Leyser O. 2007.** Hormonal control of shoot branching. *Journal of Experimental Botany* **59**: 67–74.
- Opoku SY, Bhattacharjee R, Kolesnikova-Allen M, Asante EG, Dadzie MA, Adu-Ampomah Y. 2009.** Profile and genetic diversity of planting materials in Ghana cocoa farms In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Farmers' Needs*. San José - Costa Rica: INGENIC and CATIE, 61–72.
- Orchard JE, Collin HA, Hardwick K. 1980.** Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*) IV. Changes in growth inhibitors. *Plant Science Letters* **18**: 299–305.
- Owens SA, Ewers FW, Flegler SL, Klomparens KL. 1995.** Architecture of cauliflory in the genus *Cercis* (Fabaceae : Caesalpinioideae). *Canadian Journal of Botany* **73**: 1270–1282.
- Owusu JK, Adomako D, Hutcheon WV. 1978.** Seasonal Changes in Total Free Sugar Content of Field Cocoa Plants. *Physiologia Plantarum* **44**: 43–47.
- Pang JT-Y, Lockwood G. 2008.** A re-interpretation of hybrid vigour in cocoa. *Experimental Agriculture* **44**: 329–338.

Paulin D, Eskes AB. 1995. Le cacaoyer: stratégies de sélection. *Plantations Recherche Développement* **2**: 5–18.

Pearcy RW, Muraoka H, Valladares F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* **166**: 791–800.

Pingali PL. 2012. Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**: 12302–12308.

Pitchers B, Do FC, Pradal C, Dufour L, Lauri P. 2021. Apple tree adaptation to shade in agroforestry: an architectural approach. *American Journal of Botany* **108**: 732–743.

Ploetz RC. 2007. Cacao Diseases: Important Threats to Chocolate Production Worldwide. *Phytopathology* **97**: 1634–1639.

Pokou ND, N’Goran JA, Eskes AB, et al. 2006. Genetic diversity of selected cocoa (*Theobroma cacao* L.) in farmers’ fields in Côte-d’Ivoire In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Farmers’ Needs*. San José - Costa Rica, 53–60.

Pokou N, N’Goran JA, Eskes A, et al. 2010. Genetic diversity of cacao (*Theobroma cacao* L.) cultivated in farmers’ field in Côte-d’Ivoire assessed by microsatellite markers In: *Proceedings 15th International Cocoa Research Conference*. San José - Costa Rica: Cocoa Producers’ Alliance, 591–598.

Posnette AF. 1945. Incompatibility in Amazon cacao. *Trop Agric Trin* **22**: 184–187.

Power SC, Verboom GA, Bond WJ, Packer KF, Cramer MD. 2021. The role of shade in maintaining alternative stable states between open- and closed-canopy vegetation. *Journal of Ecology* **109**: 3835–3848.

Puntieri J, Torres C, Magnin A, Stecconi M, Grosfeld J. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). *Flora* **249**: 86–96.

Quintanar A, Harris DJ, Nguema D, Barberá P. 2023. Notes on cauliflory, sexual dimorphism and biogeography in *Drypetes* (Putranjivaceae, Malpighiales) and a taxonomic treatment for *D. gabonensis* and two new cauliflorous threatened species from Central Africa, *D. aphanes* sp. nov. and *D. cauta* sp. nov. *European Journal of Taxonomy* **888**: 175–202.

R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing.

Raja Harun R, Kamariah IH. 1983. The Effects of Shading Regimes on the Growth of Cocoa Seedlings. *Pertanika* **6**: 1–5.

Rao MR, Nair PKR, Ong CK. 1997. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems* **38**: 3–50.

Reddy YTN, Kurian RM, Ramachander PR, Singh G, Kohli RR. 2003. Long-term effects of rootstocks on growth and fruit yielding patterns of ‘Alphonso’ mango (*Mangifera indica* L.). *Scientia Horticulturae* **97**: 95–108.

Restrepo JPG, Leiva-Rojas EI, Ramírez Pisco R. 2017. Phenology of cocoa tree in a tropical moist forest. *Científica* **45**: 240–252.

Riedel J, Kägi N, Armengot L, Schneider M. 2019. Effects of rehabilitation pruning and agroforestry on cacao tree development and yield in an older full-sun plantation. *Experimental Agriculture* **55**: 849–865.

Rodriguez-Medina C, Arana AC, Sounigo O, Argout X, Alvarado GA, Yockteng R. 2019. Cacao breeding in Colombia, past, present and future. *Breeding Science* **69**: 373–382.

Rosati A, Kyle P, Azad D, et al. 2023. Agroforestry versus agrivoltaic: spectral composition of transmitted radiation and implications for understory crops. *Agroforestry Systems*.

Rosati A, Paoletti A, Al Hariri R, Morelli A, Famiani F. 2018. Resource investments in reproductive growth proportionately limit investments in whole-tree vegetative growth in young olive trees with varying crop loads (R Oren, Ed.). *Tree Physiology* **38**: 1267–1277.

Sadka A, Walker CH, Haim D, Bennett T. 2023. Just enough fruit: understanding feedback mechanisms during sexual reproductive development (R Melzer, Ed.). *Journal of Experimental Botany* **74**: 2448–2461.

Saj S, Jagoret P. 2017. Traditional cacao agroforestry in Central Africa can provide both respectable yields and levels of ecosystem services In: *Proceedings of the International Symposium on Cocoa Research (ISCR), Lima, Peru, 13-17 november 2017*. Lima, Peru, 8.

Saj S, Jagoret P, Ngnogue HT, Tixier P. 2023. Effect of neighbouring perennials on cocoa tree pod production in complex agroforestry systems in Cameroon. *European Journal of Agronomy* **146**: 126810.

Sale PJM. 1968. Flushing and Leaf Growth of Cacao Under Controlled Temperature Conditions. *Journal of Horticultural Science* **43**: 475–489.

Sale PJM. 1969. Flowering of cacao under controlled temperature conditions. *Journal of Horticultural Science* **44**: 163–173.

- Sale PJM. 1970a.** Growth and flowering of cacao under controlled atmospheric relative humidities. *Journal of Horticultural Science* **45**: 119–132.
- Sale PJM. 1970b.** Growth, flowering and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions. *Journal of Horticultural Science* **45**: 99–118.
- Samach A, Smith HM. 2013.** Constraints to obtaining consistent annual yields in perennials. II: Environment and fruit load affect induction of flowering. *Plant Science* **207**: 168–176.
- Sanial E. 2018.** L'appropriation de l'arbre, un nouveau front pour la cacaoculture ivoirienne ? Contraintes techniques, environnementales et foncières. *Cahiers Agricultures* **27**: 55005.
- Sanial E. 2019.** À la recherche de l'ombre, géographie des systèmes agroforestiers émergents en cacaoculture ivoirienne post-forestière.
- Sari IA, Susilo AW. 2015.** Phenology of Flowering and Pod Maturity on Some Cocoa Clones (*Theobroma cacao* L). *Pelita Perkebunan (a Coffee and Cocoa Research Journal)* **31**: 73–80.
- Schmitt J. 2003.** The Adaptive Evolution of Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade Avoidance Responses. *Integrative and Comparative Biology* **43**: 459–469.
- Schwendenmann L, Veldkamp E, Moser G, et al. 2010.** Effects of an experimental drought on the functioning of a cacao agroforestry system, Sulawesi, Indonesia. *Global Change Biology* **16**: 1515–1530.
- SEP-REDD+, FAO. 2017.** *Données Forestières de Base Pour la REDD+ en Côte d'Ivoire: Cartographie de la Dynamique Forestière de 1986 à 2015*. Abidjan, Côte d'Ivoire.
- Sharma N, Singh SK, Mahato AK, Ravishankar H, Dubey AK, Singh NK. 2019.** Physiological and molecular basis of alternate bearing in perennial fruit crops. *Scientia Horticulturae* **243**: 214–225.
- Shimizu-Sato S, Mori H. 2001.** Control of Outgrowth and Dormancy in Axillary Buds. *Plant Physiology* **127**: 1405–1413.
- Smith H. 1982.** Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. *Annual Review of Plant Physiology* **33**: 481–518.
- Smith Dumont E, Gnahoua GM, Ohouo L, Sinclair FL, Vaast P. 2014.** Farmers in Côte d'Ivoire value integrating tree diversity in cocoa for the provision of ecosystem services. *Agroforestry Systems* **88**: 1047–1066.
- Smith HM, Samach A. 2013.** Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: Heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Science* **207**: 158–167.

- Smith H, Whitelam GC. 1997.** The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment* **20**: 840–844.
- Snoeck D, Koko L, Joffre J, Bastide P, Jagoret P. 2016.** Cacao Nutrition and Fertilization In: Lichtfouse E, ed. *Sustainable Agriculture Reviews*. Cham: Springer International Publishing, 155–202.
- Somarriba E, Saj S, Orozco-Aguilar L, Somarriba A, Rapidel B. 2024.** Shade canopy density variables in cocoa and coffee agroforestry systems. *Agroforestry Systems* **98**: 585–601.
- Sounigo O, N’Goran J, Paulin D, Clément D, Eskes AB. 2005.** Individual Tree Variation and Selection for Yield and Vigour: Experience from Côte d’Ivoire In: *Proceedings of the International Workshop on Cocoa Breeding for Improved Production Systems, Accra, Ghana, 19th-21st October 2003*. Accra, 66–73.
- Steeves TA, Sussex IM. 1989.** *Patterns in Plant Development*. Cambridge University Press.
- Stevenson MT, Shackel KA. 1998.** Alternate Bearing in Pistachio as a Masting Phenomenon: Construction Cost of Reproduction versus Vegetative Growth and Storage. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **123**: 1069–1075.
- Suárez JC, Casanoves F, Bieng MAN, Melgarejo LM, Di Rienzo JA, Armas C. 2021.** Prediction model for sap flow in cacao trees under different radiation intensities in the western Colombian Amazon. *Scientific Reports* **11**: 10512.
- Suárez Salazar JC, Melgarejo LM, Casanoves F, Di Rienzo JA, DaMatta FM, Armas C. 2018.** Photosynthesis limitations in cacao leaves under different agroforestry systems in the Colombian Amazon (MD Lambrevia, Ed.). *PLOS ONE* **13**: e0206149.
- Swanson J-D. 2005.** Flower development in *Theobroma cacao* L.: An assessment of morphological and molecular conservation of floral development between *Arabidopsis thaliana* and *Theobroma cacao*.
- Swanson J, Carlson JE, Gultinan MJ. 2008.** Comparative Flower Development in *Theobroma cacao* Based on Temporal Morphological Indicators. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 1187–1199.
- Takenaka A. 2000.** Shoot growth responses to light microenvironment and correlative inhibition in tree seedlings under a forest canopy. *Tree Physiology* **20**: 987–991.
- Taskinen S, Warton DI. 2011.** Robust estimation and inference for bivariate line-fitting in allometry. *Biometrical Journal* **53**: 652–672.

- Taylor SJ, Hadley P. 1988.** Relationships between root and shoot growth in cocoa (*Theobroma cacao* L.) grown under different shade regimes. In: *proceedings, 10th International Conference on Cocoa Research, Santo Domingo*.177–183.
- Terry RE, Brown BM, Stanton TW, et al. 2022.** Soil biomarkers of cacao tree cultivation in the sacred cacao groves of the northern Maya lowlands. *Journal of Archaeological Science: Reports* **41**: 103331.
- Thomas G, Balasimha D. 1992.** Canopy architecture, photosynthesis and yield of cocoa trees. *Café, cacao, thé* **36**: 103–108.
- Toledo-Hernández M, Tcharntke T, Tjoa A, Anshary A, Cyio B, Wanger T. 2020.** Hand pollination, not pesticides or fertilizers, increases cocoa yields and farmer income. *Agriculture Ecosystems & Environment*: 107160.
- Toledo-Hernández M, Wanger TC, Tcharntke T. 2017.** Neglected pollinators: Can enhanced pollination services improve cocoa yields? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **247**: 137–148.
- Tosto A. 2023.** Pruning cocoa trees : Combining models and experimental data.
- Tosto A, Evers JB, Anten NPR, Zuidema PA. 2023.** Branching responses to pruning in young cocoa trees. *Scientia Horticulturae* **322**: 112439.
- Tosto A, Zuidema PA, Goudsmit E, Evers JB, Anten NPR. 2022.** The effect of pruning on yield of cocoa trees is mediated by tree size and tree competition. *Scientia Horticulturae* **304**: 111275.
- Trebissou CI, Tahi MG, Munoz F, et al. 2021.** Cocoa breeding must take into account the competitive value of cocoa trees. *European Journal of Agronomy* **128**: 126288.
- Valladares F, Niinemets Ü. 2008.** Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**: 237–257.
- Valladares F, Saldaña A, Gianoli E. 2012.** Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology* **37**: 35–43.
- Valle RR, Almeida AAF de, Leite RM de O. 1990.** Energy costs of flowering, fruiting, and cherelle wilt in cacao. *Tree Physiology* **6**: 329–336.
- Vandenbussche F, Pierik R, Millenaar FF, Voeselek LA, Van Der Straeten D. 2005.** Reaching out of the shade. *Current Opinion in Plant Biology* **8**: 462–468.

- Varella AC, Moot DJ, Pollock KM, Peri PL, Lucas RJ. 2011.** Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? *Agroforestry Systems* **81**: 157–173.
- Vezy R. 2022.** MultiScaleTreeGraph.jl: Read, Write, Analyze, Compute and Plot Multi-scale Tree Graph Files.
- van Vliet JA, Giller KE. 2017.** Mineral Nutrition of Cocoa: A Review In: Sparks DL, ed. *Advances in Agronomy*. Academic Press, 185–270.
- Vogel M. 1975.** Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* **19**: 265–290.
- Vogel M. 1978.** Existence d'un gradient morphogène au niveau des bourgeons végétatifs supérieurs des axes orthotropes chez le cacaoyer (THEOBROMA CACAO L. STERCULIACEAE) : Apparition de la plagiotropie. *Café Cacao Thé* **22**: 13–30.
- Waarts Y, Janssen V, Aryeetey R, et al. 2021.** Multiple pathways towards achieving a living income for different types of smallholder tree-crop commodity farmers. *Food Security* **13**: 1467–1496.
- Waldburger T, Anken T, Walter A, Nasser H-R, Monney P, Cockburn M. 2024.** Growing cocoa in semi-arid climate and the rhythmicity of stem growth and leaf flushing determined by dendrometers. *Heliyon* **10**: e32266.
- Warren JM, Emamdin DZ, Kalai. 1997.** Reproductive allocation and pollinator distributions in cauliflorous trees in Trinidad. *Journal of Tropical Ecology* **13**: 337–345.
- Warren JM, Kalai, Misir S. 1995.** An unnatural breeding system polymorphism in cacao (T, Sterculiaceae) in Trinidad. *American Journal of Botany* **82**: 1126–1130.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012.** smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in ecology and evolution* **3**: 257–259.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006.** Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**: 259–291.
- Wessel M. 1985.** Shade and nutrition In: *Cocoa*. 166–194.
- Wessel M, Quist-Wessel PMF. 2015.** Cocoa production in West Africa, a review and analysis of recent developments. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* **74–75**: 1–7.

Wheat D. 1979. Branch formation in cocoa (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae). *Turrialba* **29**: 275–284.

White J. 1979. The Plant as a Metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 109–145.

Wibaux T, Bastide P, Snoeck D, N’guessan KJ-C, Jagoret P. 2017. L’hétérogénéité de production entre cacaoyers en Afrique de l’Ouest et Centrale : Réflexions sur des voies d’intensification de la culture cacaoyère Africaine In: *Proceedings of the International Symposium on Cocoa Research (ISCR), Lima, Peru, 13-17 november 2017*.

Wibaux T, Konan D-C, Snoeck D, Jagoret P, Bastide P. 2017. Study of tree-to-tree yield variability among seedling-based cacao populations in an industrial plantation in Côte d’Ivoire. *Experimental Agriculture* **54**: 719–730.

Wibaux T, Normand F, Vezy R, Durand J-B, Lauri P-É. 2024. Does seasonal flowering and fruiting patterns of cacao only depend on climatic factors? The case study of mixed genotype populations in Côte d’Ivoire. *Scientia Horticulturae* **337**: 113529.

Wilcox JC. 1944. Some Factors Affecting Apple Yields in the Okanagan Valley: I. Tree Size, Tree Vigour, Biennial Bearing, and Distance of Planting. *Scientific Agriculture* **25**: 189–213.

Wilkie JD, Sedgley M, Olesen T. 2008. Regulation of floral initiation in horticultural trees. *Journal of Experimental Botany* **59**: 3215–3228.

Wood GAR, Lass RA. 1987. *Cocoa*. London; New York; New York: Longman Scientific & Technical ; Wiley.

Yao CYA, Kpangui KB, Vroh BTA, Ouattara D. 2016. Pratiques culturelles, valeurs d’usage et perception des paysans des espèces compagnes du cacaoyer dans des agroforêts traditionnelles au centre de la Côte d’Ivoire. *Revue d’ethnoécologie* **9**.

Yao CYA, N’Guessan EK. 2006. Diversité floristique spontanée des plantations de café et de cacao dans la forêt classée de Monogaga, Côte d’Ivoire | Spontaneous floristic diversity of cocoa and coffee plantations in the classified forest of Monogaga, Côte d’Ivoire (reviewed paper). *Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen* **157**: 31–36.

Yapp JHH, Hadley P. 1991. Inter-relationships between canopy architecture, light interception, vigour and yield in cocoa: implications for improving production efficiency In: *Proceedings of the International Cocoa Conference: Challenges in the 90’s*. 332–350.

Young AM. 1984. Flowering and fruit-setting patterns of cocoa trees (*Theobroma cacao* L.) (Sterculiaceae) at three localities in Costa Rica. *Turrialba* **34**: 129–142.

Zambrano MAO, Pérez LR, Ríos RS, Terán W. 2023. Curvas de respuesta fotosintética a la luz: elucidando la capacidad fotosintética de plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) aclimatadas a luz solar plena en Cundinamarca, Colombia Photosynthetic light response curves: elucidating the photosynthetic capacity of cacao plants (*Theobroma cacao* L.) to full sun light in Cundinamarca, Colombia. *Botanical Sciences* **101**: 435–448.

Zarrillo S, Gaikwad N, Lanaud C, et al. 2018. The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. *Nature Ecology & Evolution* **2**: 1879–1888.

Annexes

1. Modélisation des effets des paramètres de floraisons (durée, intensité) de la saison n sur la production de cabosses de la saisons n+1

Model Formula:

$N_Pods_N1 \sim \%_sem_C + Max_Flo_C + \%_sem_T + Max_Flo_T$

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	-20,30	10989,75	-0,002	0,9985
`%_sem_C`	1,51	0,30	4,998	<0,001
Max_Flo_C1	21,95	10989,75	0,002	0,9984
Max_Flo_C2	22,06	10989,75	0,002	0,9984
Max_Flo_C3	22,12	10989,75	0,002	0,9984
Max_Flo_C4	22,21	10989,75	0,002	0,9984
Max_Flo_C5	22,01	10989,75	0,002	0,9984
`%_sem_T`	-0,86	0,39	-2,183	0,0290
Max_Flo_T1	1,08	0,28	3,812	<0,001
Max_Flo_T2	1,10	0,30	3,708	<0,001
Max_Flo_T3	1,04	0,36	2,920	0,0035
Max_Flo_T4	0,71	0,40	1,794	0,0728
Max_Flo_T5	1,02	0,68	1,506	0,1320

2. Modélisation des effets des indices synthétiques saisonniers de floraison de la saison n sur la production de cabosses de la saisons n+1

Model Formula:

$N_Pods_N1 \sim Surf_Flo_Trunk * Surf_Flo_Crown$

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	1,478	0,121	12,184	<0,001
Surf_Flo_Trunk	0,052	0,006	8,177	<0,001
Surf_Flo_Crown	0,045	0,005	9,609	<0,001
Surf_Flo_Trunk:Surf_Flo_Crown	-0,001	0,000	-8,789	<0,001

3. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur la longueur des unités de croissance

Model Formula:

$length_2 \sim shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index)$

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	0,18	0,02	9,79	<0,001
shadeFort	0,01	0,01	0,64	0,54
genotypeGenotype V	-0,01	0,01	-0,87	0,40

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,015
GU_index	sd__(Intercept)	0,052
Residual	sd__Observation	0,062

4. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur le nombre de phytomères à feuilles développées des unités de croissance

Model Formula:

Number_leaves ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | axis_index)

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	1,67	0,08	21,69	<0,001
shadeFort	-0,07	0,05	-1,36	0,172
genotypeGenotype V	-0,16	0,05	-3,28	0,001

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,079
GU_index	sd__(Intercept)	0,141
axis_index	sd__(Intercept)	0,080

5. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur le nombre de phytomères à cataphylles des unités de croissance

Model Formula:

Number_cataphyll ~ shade * genotype + (1 | tree_id)

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	1,25	0,07	18,36	<0,001
shadeFort	-0,22	0,10	-2,25	0,025
genotypeGenotype V	0,06	0,10	0,59	0,558
shadeFort:genotypeGenotype V	0,22	0,14	1,55	0,121

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,094

6. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur la proportion de phytomères à cataphylles sur l'ensemble des phytomères des UC

Model Formula:

Cataphyll_ratio ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index)

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	0,41	0,02	18,98	<0,001
shadeFort	-0,02	0,02	-0,68	0,511
genotypeGenotype V	0,06	0,02	2,81	0,017

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,040
GU_index	sd__(Intercept)	0,013
Residual	sd__Observation	0,168

7. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur les surfaces foliaires des unités de croissance

Model Formula:

boxcox_leaf_area_2 ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | axis_index) + (1 | GU_orientation)

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	-1,67	0,07	-25,38	<0,001
shadeFort	0,03	0,04	0,68	0,513
genotypeGenotype V	0,01	0,04	0,26	0,798

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,067
GU_index	sd__(Intercept)	0,160
axis_index	sd__(Intercept)	0,015
GU_orientation	sd__(Intercept)	0,030
Residual	sd__Observation	0,278

8. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur les longueurs d'entre-nœuds des phytomères à cataphylles

Model Formula:

$$\text{inter_node_length_Cata} \sim \text{shade} + \text{genotype} + (1 \mid \text{tree_id}) + (1 \mid \text{GU_index}) + (1 \mid \text{axis_index}) + (1 \mid \text{GU_orientation})$$

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	0,0116	0,0009	12,5422	<0,001
shadeFort	0,0015	0,0005	3,3380	0,007
genotypeGenotype V	-0,0003	0,0005	-0,7526	0,468

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,0008
GU_index	sd__(Intercept)	0,0014
axis_index	sd__(Intercept)	0,0014
GU_orientation	sd__(Intercept)	0,0005
Residual	sd__Observation	0,0048

9. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur les longueurs d'entre-nœuds des phytomères à feuilles développées

Model Formula:

```
inter_node_length_Leaf ~ shade + genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | axis_index) + (1 | GU_orientation)
```

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	0,02748	0,00205	13,37631	0,001
shadeFort	0,00292	0,00094	3,10727	0,010
genotypeGenotype V	0,00027	0,00093	0,28782	0,779

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,0017
GU_index	sd__(Intercept)	0,0039
axis_index	sd__(Intercept)	0,0031
GU_orientation	sd__(Intercept)	0,0007
Residual	sd__Observation	0,0073

10. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur la surface des feuilles

Model Formula:

```
Boxcox_leaf_area ~ shade * genotype + (1 | tree_id) + (1 | GU_index) + (1 | axis_index) + (1 | direction) + (1 | rel_Position_GU)
```

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	-1,682	0,016	-108,189	<0,001
shadeFort	-0,001	0,010	-0,151	0,883
genotypeGenotype V	0,002	0,010	0,204	0,842
shadeFort:genotypeGenotype V	0,032	0,014	2,338	0,041

Random Effects

group	term	estimate
tree_id	sd__(Intercept)	0,0122
GU_index	sd__(Intercept)	0,0249
axis_index	sd__(Intercept)	0,0223
direction	sd__(Intercept)	0,0043
rel_Position_GU	sd__(Intercept)	0,0081
Residual	sd__Observation	0,0653

11.Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur la présence de ramification végétative sur les phytomères

Model Formula:

Branched ~ shade + genotype + (1 | diameter_class) + (1 | tree_id) + (1 | rel_Position_Axis)

Fixed Effects

term	estimate	std.error	statistic	p.value
(Intercept)	-5,81	1,50	-3,89	0,000
shadeFort	0,22	0,19	1,14	0,255
genotypeGenotype V	1,04	0,19	5,45	0,000

Random Effects

effect	group	term	estimate
ran_pars	tree_id	sd__(Intercept)	0,000
ran_pars	rel_Position_Axis	sd__(Intercept)	0,921
ran_pars	diameter_class	sd__(Intercept)	2,726

12. Modélisation des effets de l'ombrage et du génotype sur la présence de coussinets floraux sur les phytomères

Model Formula:

Flower_Cushion ~ shade + genotype + (1 | rel_Position_Axis) + (1 | diameter_class) + (1 | direction) + (1 | NB_GU_AXIS) + (1 | tree_id)

Fixed Effects

effect	term	estimate	std.error	statistic	p.value
fixed	(Intercept)	-3,82	1,25	-3,05	0,002
fixed	shadeFort	-2,23	0,72	-3,10	0,002
fixed	genotypeGenotype V	0,78	0,73	1,08	0,282

Random Effects

effect	group	term	estimate
ran_pars	tree_id	sd__(Intercept)	1,25
ran_pars	NB_GU_AXIS	sd__(Intercept)	1,11
ran_pars	direction	sd__(Intercept)	0,29
ran_pars	diameter_class	sd__(Intercept)	0,87
ran_pars	rel_Position_Axis	sd__(Intercept)	1,79