

UNIVERSITE DE YAOUNDE I
THE UNIVERSITY OF YAOUNDE I

FACULTE DES SCIENCES
FACULTY OF SCIENCE



**CENTRE DE RECHERCHE ET DE FORMATION DOCTORALE EN
SCIENCE DE LA VIE, SANTE ET ENVIRONNEMENT**

**GRADUATE PROGRAM FOR LIFE SCIENCES
HEALTH AND THE ENVIRONMENT**

**DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES
DEPARTMENT OF PLANT BIOLOGY**

**Phénologie reproductive chez *Dacryodes edulis*
(G. Don) H.J. Lam) et variation de quelques
métabolites primaires associés**

**Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de Doctorat/Ph.D de
Biologie des Organismes Végétaux
Option: Biotechnologies Végétales**

Par

MPEMBOURA NSANGO Salamatou

D.E.A. ès Sciences

Matricule: 02U020

Sous la direction de:

YOUMBI Emmanuel

Professeur



Année 2022



DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES
DEPARTEMENT OF PLANT BIOLOGY

Yaoundé, le

ATTESTATION DE CORRECTION

Nous soussignés, membres du jury de soutenance de la thèse de **Doctorat/Ph.D en Biologie et Physiologie Végétales**, soutenue le vendredi **21 janvier 2022** par Madame **MPEMBOURA NSANGOU Salamatou**, D.E.A. ès Sciences, Matricule **02U020**, intitulée «**Phénologie reproductive chez *Dacryodes edulis* ((G. Don) H.J. Lam) et variation de quelques métabolites primaires associés**», certifions qu'elle a effectué les corrections conformément aux remarques et recommandations du jury.

En foi de quoi, nous lui délivrons cette attestation de correction pour servir et valoir ce que de droit. /-

Examineur

DJOCGOUE Pierre François
Professeur

Examineur

NYASSE Salomon
Directeur de Recherche

Examineur

TONFACK Libert Brice
Maître de Conférences

Rapporteur

YOUMBI Emmanuel
Professeur

Président du Jury

MOSSEBO Dominique
Professeur

LISTE PROTOCOLAIRE

UNIVERSITE DE YAOUNDE I Faculté des Sciences Division de la Programmation et du Suivi des Activités Académiques		THE UNIVERSITY OF YAOUNDE I Faculty of Science Division of Programming and Follow-up of Academic Affairs
LISTE DES ENSEIGNANTS PERMANENTS	LIST OF PERMANENT TEACHING STAFF	

ANNÉE ACADEMIQUE 2021/2022
 (Par Département et par Grade)
DATE D'ACTUALISATION 22 Septembre 2021

ADMINISTRATION

DOYEN : TCHOUANKEU Jean- Claude, *Maître de Conférences*
VICE-DOYEN / DPSAA : ATCHADE Alex de Théodore, *Maître de Conférences*
VICE-DOYEN / DSSE : NYEGUE Maximilienne Ascension, *Professeur*
VICE-DOYEN / DRC : ABOSSOLO Monique, *Maître de Conférences*
Chef Division Administrative et Financière : NDOYE FOE Marie C. F., *Maître de Conférences*
Chef Division des Affaires Académiques, de la Scolarité et de la Recherche DAASR :
 AJEAGAH Gideon AGHAINDUM, *Professeur*

1- DÉPARTEMENT DE BIOCHIMIE (BC) (38)

N°	NOMS ET PRÉNOMS	GRADE	OBSERVATIONS
1	BIGOGA DIAGA Jude	Professeur	En poste
2	FEKAM BOYOM Fabrice	Professeur	En poste
3	FOKOU Elie	Professeur	En poste
4	KANSCI Germain	Professeur	En poste
5	MBACHAM FON Wilfried	Professeur	En poste
6	MOUNDIPA FEWOU Paul	Professeur	<i>Chef de Département</i>
7	NINTCHOM PENLAP V. épouse BENG	Professeur	En poste
8	OBEN Julius ENYONG	Professeur	En poste
9	ACHU Merci BIH	Maître de Conférences	En poste
10	ATOCHO Barbara Mma	Maître de Conférences	En poste
11	AZANTSA KINGUE GABIN BORIS	Maître de Conférences	En poste
12	BELINGA née NDOYE FOE M. C. F.	Maître de Conférences	<i>Chef DAF / FS</i>
13	BOUDJEKO Thaddée	Maître de Conférences	En poste
14	DJUIDJE NGOUNOUE Marcelline	Maître de Conférences	En poste
15	EFFA NNOMO Pierre	Maître de Conférences	En poste
16	NANA Louise épouse WAKAM	Maître de Conférences	En poste
17	NGONDI Judith Laure	Maître de Conférences	En poste
18	NGUEFACK Julienne	Maître de Conférences	En poste
19	NJAYOU Frédéric Nico	Maître de Conférences	En poste

20	MOFOR née TEUGWA Clotilde	Maître de Conférences	<i>Inspecteur de Service MINESUP</i>
21	TCHANA KOUATCHOUA Angèle	Maître de Conférences	En poste

22	AKINDEH MBUH NJI	Chargée de Cours	En poste
23	BEBOY EDZENGUELE Sara Nathalie	Chargée de Cours	En poste
24	DAKOLE DABOY Charles	Chargée de Cours	En poste
25	DJUJKWO NKONGA Ruth Viviane	Chargée de Cours	En poste
26	DONGMO LEKAGNE Joseph Blaise	Chargé de Cours	En poste
27	EWANE Cécile Anne	Chargée de Cours	En poste
28	FONKOUA Martin	Chargé de Cours	En poste
29	BEBEE Fadimatou	Chargée de Cours	En poste
30	KOTUE KAPTUE Charles	Chargé de Cours	En poste
31	LUNGA Paul KEILAH	Chargé de Cours	En poste
32	MANANGA Marlyse Joséphine	Chargée de Cours	En poste
33	MBONG ANGIE M. Mary Anne	Chargée de Cours	En poste
34	PECHANGOU NSANGOU Sylvain	Chargé de Cours	En poste
35	Palmer MASUMBE NETONGO	Chargé de Cours	En poste

36	MBOUCHE FANMOE Marceline Joëlle	Assistante	En poste
37	OWONA AYISSI Vincent Brice	Assistant	En poste
38	WILFRIED ANGIE Abia	Assistante	En poste

2- DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES (BPA) (48)
--

1	AJEAGAH Gideon AGHAINDUM	Professeur	En poste
2	BILONG BILONG Charles-Félix	Professeur	<i>Chef de Département</i>
3	DIMO Théophile	Professeur	En Poste
4	DJIETO LORDON Champlain	Professeur	En Poste
5	DZEUFJET DJOMENI Paul Désiré	Professeur	En poste
6	ESSOMBA née NTSAMA MBALA	Professeur	<i>Vice Doyen/FMSB/UYI</i>
7	FOMENA Abraham	Professeur	En Poste
8	KAMTCHOING Pierre	Professeur	En poste
9	KEKEUNOU Sévilor	Professeur	En poste
10	NJAMEN Dieudonné	Professeur	En poste
11	NJOKOU Flobert	Professeur	En Poste
12	NOLA Moïse	Professeur	En poste
13	TAN Paul VERNYUY	Professeur	En poste
14	TCHUEM TCHUENTE Louis Albert	Professeur	<i>Inspecteur de service Coord.Progr./MINSANTE</i>
15	ZEBAZE TOGOUET Serge Hubert	Professeur	En poste

16	BILANDA Danielle Claude	Maître de Conférences	En poste
17	DJIOGUE Séfirin	Maître de Conférences	En poste
18	JATSA BOUKENG Hermine épouse MEGAPTCHÉ	Maître de Conférences	En Poste
19	LEKEUFACK FOLEFACK Guy B.	Chargé de Cours	En poste
20	MEGNEKOU Rosette	Maître de Conférences	En poste
21	MONY Ruth épouse NTONE	Maître de Conférences	En Poste
22	NGUEGUIM TSOFAK Florence	Maître de Conférences	En poste
23	TOMBI Jeannette	Maître de Conférences	En poste
24	ALENE Désirée Chantal	Chargée de Cours	En poste
25	ATSAMO Albert Donatien	Chargé de Cours	En poste

26	BELLET EDIMO Oscar Roger	Chargé de Cours	En poste
27	DONFACK Mireille	Chargée de Cours	En poste
28	ETEME ENAMA Serge	Chargé de Cours	En poste
29	GOUNOUE KAMKUMO Raceline	Chargée de Cours	En poste
30	KANDEDA KAVAYE Antoine	Chargé de Cours	En poste
31	MAHOB Raymond Joseph	Chargé de Cours	En poste
32	MBENOUN MASSE Paul Serge	Chargé de Cours	En poste
33	MOUNGANG LucianeMarlyse	Chargée de Cours	En poste
34	MVEYO NDANKEU Yves Patrick	Chargé de Cours	En poste
35	NGOULATEU KENFACK Omer Bébé	Chargé de Cours	En poste
36	NGUEMBOK	Chargé de Cours	En poste
37	NJUA Clarisse Yafi	Chargée de Cours	<i>Chef Div. UBA</i>
38	NOAH EWOTI Olive Vivien	Chargée de Cours	En poste
39	TADU Zephyrin	Chargé de Cours	En poste
40	TAMSA ARFAO Antoine	Chargé de Cours	En poste
41	YEDE	Chargé de Cours	En poste

42	BASSOCK BAYIHA Etienne Didier	Assistant	En poste
43	ESSAMA MBIDA Désirée Sandrine	Assistante	En poste
44	FEUGANG YOUMSSI François	Assistant	En poste
45	FOKAM Alvine Christelle Epse KEGNE	Assistante	En poste
46	GONWOUO NONO Legrand	Assistant	En poste
47	KOGA MANG DOBARA	Assistant	En poste
48	LEME BANOCK Lucie	Assistante	En poste
49	MAPON NSANGO Indou	Assistante	En poste
50	NWANE Philippe Bienvenu	Assistant	En poste
51	YOUNOUSSA LAME	Assistant	En poste

3- DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES (BPV) (32)

1	AMBANG Zachée	Professeur	<i>Chef Division/UYII</i>
2	BELL Joseph Martin	Professeur	En poste
3	DJOCGOUE Pierre François	Professeur	En poste
4	MOSSEBO Dominique Claude	Professeur	En poste
5	YOUMBI Emmanuel	Professeur	<i>Chef de Département</i>
6	ZAPFACK Louis	Professeur	En poste
7	MBOLO Marie	Professeur	En poste

8	ANGONI Hyacinthe	Maître de Conférences	En poste
9	BIYE Elvire Hortense	Maître de Conférences	En poste
10	MALA Armand William	Maître de Conférences	En poste
11	MBARGA BINDZI Marie Alain	Maître de Conférences	<i>DAAC/UDla</i>
12	NDONGO BEKOLO	Maître de Conférences	<i>CE / MINRESI</i>
13	NGODO MELINGUI Jean Baptiste	Maître de Conférences	En poste
14	NGONKEU MAGAPTCHE Eddy L.	Maître de Conférences	<i>CT/ MINRESI</i>
15	TONFACK Libert Brice	Maître de Conférences	En poste
16	TSOATA Esaïe	Maître de Conférences	En poste

17	DJEUANI Astride Carole	Chargée de Cours	En poste
18	GOMANDJE Christelle	Chargée de Cours	En poste
19	MAFFO MAFFO Nicole Liliane	Chargée de Cours	En poste
20	MAHBOU SOMO TOUKAM. Gabriel	Chargé de Cours	En poste
21	NGALLE Hermine BILLE	Chargée de Cours	En poste

22	NNANGA MEBENGA Ruth Laure	Chargé de Cours	En poste
23	NOUKEU KOUAKAM Armelle	Chargé de Cours	En poste
24	ONANA JEAN MICHEL	Chargé de Cours	En poste
25	GODSWILL NTSOMBOH-NTSEFONG	Assistant	En poste
26	KABELONG BANAHO Louis-Paul-Roger	Assistant	En poste
27	KONO Léon Dieudonné	Assistant	En poste
28	LIBALAH Moses BAKONCK	Assistant	En poste
29	LIKENG-LI-NGUE Benoit C	Assistant	En poste
30	TAEDOUNG Evariste Hermann	Assistant	En poste
31	TEMEGNE NONO Carine	Assistant	En poste
32	MANGA Jude	Assistant	En poste

4- DÉPARTEMENT DE CHIMIE INORGANIQUE (CI) (35)

1	AGWARA ONDOH Moïse	Professeur	<i>Vice Recteur Univ, Bda</i>
2	ELIMBI Antoine	Professeur	En poste
3	Florence UFI CHINJE épouse MELO	Professeur	<i>Recteur Univ.Ngaoundere</i>
4	GHOGOMU Paul MINGO	Professeur	<i>Ministre Chargé de Miss.PR</i>
5	NANSEU Njiki Charles Péguy	Professeur	En poste
6	NDIFON Peter TEKE	Professeur	<i>CT MINRESI/Chef de Département</i>
7	NGOMO Horace MANGA	Professeur	<i>Vice Chancelor/UB</i>
7	NDIKONTAR Maurice KOR	Professeur	<i>Vice-Doyen Univ. Bamenda</i>
8	NENWA Justin	Professeur	En poste
9	NGAMENI Emmanuel	Professeur	<i>DOYEN FS UD's</i>

10	BABALE née DJAM DOUDOU	Maître de Conférences	<i>Chargée Mission P.R.</i>
11	DJOUFAC WOUMFO Emmanuel	Maître de Conférences	En poste
12	KAMGANG YOUNBI Georges	Maître de Conférences	En poste
13	KEMMEGNE MBOUGUEM Jean C.	Maître de Conférences	En poste
14	KONG SAKEO	Maître de Conférences	En poste
15	NDI NSAMI Julius	Maître de Conférences	En poste
17	NJIOMOU C. épse DJANGANG	Maître de Conférences	En poste
18	NJOYA Dayirou	Maître de Conférences	En poste

19	ACAYANKA Elie	Chargé de Cours	En poste
20	BELIBI BELIBI Placide Désiré	Chargé de Cours	<i>CS/ ENS Bertoua</i>
21	CHEUMANI YONA Arnaud M.	Chargé de Cours	En poste
22	EMADACK Alphonse	Chargé de Cours	En poste
23	KENNE DEDZO GUSTAVE	Chargé de Cours	En poste
24	KOUOTOU DAOUA	Chargé de Cours	En poste
25	MAKON Thomas Beaugard	Chargé de Cours	En poste
26	MBEY Jean Aime	Chargé de Cours	En poste
27	NCHIMI NONO KATIA	Chargé de Cours	En poste
28	NEBA nee NDO SIRI Bridget NDOYE	Chargée de Cours	<i>CT/ MINFEM</i>
29	NYAMEN Linda Dyorisse	Chargée de Cours	En poste
30	PABOUDAM GBAMBIE A.	Chargée de Cours	En poste
31	TCHAKOUTE KOUAMO Hervé	Chargé de Cours	En poste
32	NJANKWA NJABONG N. Eric	Assistant	En poste
33	PATOUOSSA ISSOFA	Assistant	En poste
34	SIEWE Jean Mermoz	Assistant	En Poste

5- DÉPARTEMENT DE CHIMIE ORGANIQUE (CO) (35)			
1	DONGO Etienne	Professeur	En poste
2	GHOGOMU TIH Robert Ralph	Professeur	<i>Dir. IBAF/UDA</i>
3	NGOUELA Silvère Augustin	Professeur	<i>Chef de Département UDS</i>
4	NYASSE Barthélemy	Professeur	En poste
5	PEGNYEMB Dieudonné Emmanuel	Professeur	<i>Directeur/ MINESUP/ Chef de Département</i>
6	WANDJI Jean	Professeur	En poste

7	Alex de Théodore ATCHADE	Maître de Conférences	<i>VICE-DOYEN / DPSAA</i>
8	EYONG Kenneth OBEN	Maître de Conférences	<i>Chef Service Programme & Diplomes</i>
9	FOLEFOC Gabriel NGOSONG	Maître de Conférences	En poste
10	FOTSO WABO Ghislain	Maître de Conférences	En poste
11	KEUMEDJIO Félix	Maître de Conférences	En poste
12	KEUMOGNE Marguerite	Maître de Conférences	En poste
13	KOUAM Jacques	Maître de Conférences	En poste
14	MBAZOA née DJAMA Céline	Maître de Conférences	En poste
15	MKOUNGA Pierre	Maître de Conférences	En poste
16	NOTE LOUGBOT Olivier Placide	Maître de Conférences	<i>Chef Service/MINESUP</i>
17	NGO MBING Joséphine	Maître de Conférences	<i>Sous/Direct. MINERESI</i>
18	NGONO BIKOBO Dominique Serge	Maître de Conférences	En poste
19	NOUNGOUE TCHAMO Diderot	Maître de Conférences	En poste
20	TABOPDA KUATE Turibio	Maître de Conférences	En poste
21	TCHOUANKEU Jean-Claude	Maître de Conférences	<i>Doyen /FS/ UYI</i>
22	TIH née NGO BILONG E. Anastasie	Maître de Conférences	En poste
23	YANKEP Emmanuel	Maître de Conférences	En poste

24	AMBASSA Pantaléon	Chargé de Cours	En poste
25	KAMTO Eutrophe Le Doux	Chargé de Cours	En poste
26	MVOT AKAK CARINE	Chargé de Cours	En poste
27	NGNINTEDO Dominique	Chargé de Cours	En poste
28	NGOMO Orléans	Chargée de Cours	En poste
29	OUAHOUE WACHE Blandine M.	Chargée de Cours	En poste
30	SIELINOU TEDJON Valérie	Chargé de Cours	En poste
31	TAGATSING FOTSING Maurice	Chargé de Cours	En poste
32	ZONDENDEGOUMBA Ernestine	Chargée de Cours	En poste

34	MESSI Angélique Nicolas	Assistant	En poste
35	TSEMEUGNE Joseph	Assistant	En poste

6- DÉPARTEMENT D'INFORMATIQUE (IN) (27)			
--	--	--	--

1	ATSA ETOUNDI Roger	Professeur	<i>Chef Div.MINESUP</i>
2	FOUDA NDJODO Marcel Laurent	Professeur	<i>Chef Dpt ENS/Chef IGA.MINESUP</i>

3	NDOUNDAM René	Maître de Conférences	En poste
---	---------------	-----------------------	----------

4	ABESSOLO ALO'O Gislain	Chargé de Cours	En poste
5	AMINOUE Halidou	Chargé de Cours	<i>Chef de Département</i>
6	DJAM Xaviera YOUH - KIMBI	Chargé de Cours	En Poste
7	EBELE Serge Alain	Chargé de Cours	En poste

8	KOUOKAM KOUOKAM E. A.	Chargé de Cours	En poste
9	MELATAGIA YONTA Paulin	Chargé de Cours	En poste
10	MOTO MPONG Serge Alain	Chargé de Cours	En poste
11	TAPAMO Hyppolite	Chargé de Cours	En poste
12	KAMGUEU Patrick Olivier	Chargé de Cours	En poste
13	MONTHE DJIADEU Valery M.	Chargé de Cours	En poste
14	OLLE OLLE Daniel Claude Delort	Chargé de Cours	<i>C/D Enset. Ebolowa</i>
15	TINDO Gilbert	Chargé de Cours	En poste
16	TSOPZE Norbert	Chargé de Cours	En poste
17	WAKU KOUAMOU Jules	Chargé de Cours	En poste
18	DOMGA KOMGUEM Rodrigue	Chargé de Cours	En poste

19	BAYEM Jacques Narcisse	Assistant	En poste
20	EKODECK Stéphane Gaël Raymond	Assistant	En poste
21	HAMZA Adamou	Assistant	En poste
22	JIOMEKONG AZANZI Fidel	Assistant	En poste
23	MAKEMBE. S. Oswald	Assistant	En poste
24	MESSI NGUELE Thomas	Assistant	En poste
25	MEYEMDOU Nadège Sylvianne	Assistante	En poste
26	NKONDOCK. MI. BAHANACK.N.	Assistant	En poste

7- DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES (MA) (30)

1	AYISSI Raoult Domingo	Professeur	<i>Chef de Département</i>
2	EMVUDU WONO Yves S.	Professeur	<i>CD Info/ Inspecteur MINESUP</i>

3	NKUIMI JUGNIA Célestin	Maître de Conférences	En poste
4	NOUNDJEU Pierre	Maître de Conférences	En poste
5	MBEHOU Mohamed	Maître de Conférences	En poste
6	TCHAPNDA NJABO Sophonie B.	Maître de Conférences	<i>Directeur/AIMS Rwanda</i>
7	MBANG Joseph	Maître de Conférences	En poste

8	AGHOUKENG JIOFACK Jean Gérard	Chargé de Cours	<i>Chef Cellule MINPLAMAT</i>
9	CHENDJOU Gilbert	Chargé de Cours	En poste
10	DJIADEU NGAHA Michel	Chargé de Cours	En poste
11	DOUANLA YONTA Herman	Chargé de Cours	En poste
12	FOMEKONG Christophe	Chargé de Cours	En poste
13	KIANPI Maurice	Chargé de Cours	En poste
14	KIKI Maxime Armand	Chargé de Cours	En poste
15	MBAKOP Guy Merlin	Chargé de Cours	En poste
16	MBELE BIDIMA Martin Ledoux	Chargé de Cours	En poste
17	MENGUE MENGUE David Joe	Chargé de Cours	En poste
18	NGUEFACK Bernard	Chargé de Cours	En poste
19	NIMPA PEFOUNKEU Romain	Chargée de Cours	En poste
20	POLA DOUNDOU Emmanuel	Chargé de Cours	En poste
21	TAKAM SOH Patrice	Chargé de Cours	En poste
22	TCHANGANG Roger Duclos	Chargé de Cours	En poste
23	TCHOUNDJA Edgar Landry	Chargé de Cours	En poste
24	TETSADJIO TCHILEPECK M. E.	Chargée de Cours	En poste
25	TIAYA TSAGUE N. Anne-Marie	Chargée de Cours	En poste
26	BITYE MVONDO Esther Claudine	Assistante	En poste
27	MBATAKOU Salomon Joseph	Assistant	En poste
28	MBIAKOP Hilaire George	Assistant	En poste

29	MEFENZA NOUNTU Thiery	Assistant	En poste
30	TCHEUTIA Daniel Duviol	Assistant	En poste

8- DÉPARTEMENT DE MICROBIOLOGIE (MIB) (18)

1	ESSIA NGANG Jean Justin	Professeur	<i>DRV/IMPM</i>
2	NWAGA Dieudonné M.	Professeur	En poste
3	NYEGUE Maximilienne Ascension	Professeur	<i>VICE-DOYEN / DSSE</i>

4	ASSAM ASSAM Jean Paul	Maître de Conférences	En poste
5	BOYOMO ONANA	Maître de Conférences	En poste
6	KOUITCHEU MABEKU Epsé KOUAM Laure Brigitte	Maître de Conférences	En poste
7	RIWOM Sara Honorine	Maître de Conférences	En poste
8	SADO KAMDEM Sylvain Leroy	Maître de Conférences	En poste
9	BODA Maurice	Chargé de Cours	En poste
10	BOUGNOM Blaise Pascal	Chargé de Cours	En poste
11	ESSONO OBOUGOU Germain G.	Chargé de Cours	En poste
12	NJIKI BIKOÏ Jacky	Chargée de Cours	En poste
13	TCHIKOUA Roger	Chargé de Cours	En poste
14	ESSONO Damien Marie	Assistante	En poste
15	LAMYE Glory MOH	Assistant	En poste
16	MEYIN A EBONG Solange	Assistante	En poste
17	MONI NDEDI Esther Del Florence	Assistante	En poste
18	NKOUDOU ZE Nardis	Assistant	En poste
19	SAKE NGANE Carole Stéphanie	Assistante	En poste
20	TAMATCHO KWEYANG Blandine Pulchérie	Assistante	En poste
21	TOBOLBAÏ Richard	Assistant	En poste

9. DEPARTEMENT DE PHYSIQUE(PHY) (42)

1	BEN- BOLIE Germain Hubert	Professeur	En poste
2	ESSIMBI ZOBO Bernard	Professeur	En poste
3	KOFANE Timoléon Crépin	Professeur	En poste
4	NANA ENGO Serge Guy	Professeur	En poste
5	NDJAKA Jean Marie Bienvenu	Professeur	<i>Chef de Département</i>
6	NOUAYOU Robert	Professeur	En poste
7	NJANDJOCK NOUCK Philippe	Professeur	<i>Sous Directeur/ MINRESI</i>
8	PEMHA Elkana	Professeur	En poste
9	TABOD Charles TABOD	Professeur	<i>Doyen Univ/Bda</i>
10	TCHAWOUA Clément	Professeur	En poste
11	WOAFO Paul	Professeur	En poste

12	BIYA MOTTO Frédéric	Maître de Conférences	<i>DG/HYDRO Mekin</i>
13	BODO Bertrand	Maître de Conférences	En poste
14	DJUIDJE KENMOE épouse ALOYEM	Maître de Conférences	En poste
15	EKOBENA FOUA Henri Paul	Maître de Conférences	<i>Chef Division. UN</i>
16	EYEBE FOUA Jean Sire	Maître de Conférences	En poste
17	FEWO Serge Ibraïd	Maître de Conférences	En poste
18	HONA Jacques	Maître de Conférences	En poste
19	MBANE BIOUELE César	Maître de Conférences	En poste

20	NANA NBENDJO Blaise	Maître de Conférences	En poste
21	NDOP Joseph	Maître de Conférences	En poste
22	SAIDOU	Maître de Conférences	MINRESI
23	SIEWE SIEWE Martin	Maître de Conférences	En poste
24	SIMO Elie	Maître de Conférences	En poste
25	VONDOU Derbetini Appolinaire	Maître de Conférences	En poste
26	WAKATA née BEYA Annie	Maître de Conférences	Sous Directeur/ MINESUP
27	ZEKENG Serge Sylvain	Maître de Conférences	En poste

28	ABDOURAHIMI	Chargé de Cours	En poste
29	EDONGUE HERVAIS	Chargé de Cours	En poste
30	ENYEGUE A NYAM épouse BELINGA	Chargée de Cours	En poste
31	FOUEDJIO David	Chargé de Cours	Chef Cell. MINADER
32	MBINACK Clément	Chargé de Cours	En poste
33	MBONO SAMBA Yves Christian U.	Chargé de Cours	En poste
34	MELI'I Joelle Larissa	Chargée de Cours	En poste
35	MVOGO ALAIN	Chargé de Cours	En poste
38	OBOUNOU Marcel	Chargé de Cours	DA/Univ Inter Etat/Sangmalima
39	WOULACHE Rosalie Laure	Chargée de Cours	En poste

40	AYISSI EYEBE Guy François Valérie	Assistant	En poste
41	CHAMANI Roméo	Assistant	En poste
42	TEYOU NGOUPOU Ariel	Assistant	En poste

10- DÉPARTEMENT DE SCIENCES DE LA TERRE (ST) (43)

1	BITOM Dieudonné	Professeur	Doyen / FASA / UDs
2	FOUATEU Rose épouse YONGUE	Professeur	En poste
3	KAMGANG Pierre	Professeur	En poste
4	NDJIGUI Paul Désiré	Professeur	Chef de Département
5	NDAM NGOUPAYOU Jules-Remy	Professeur	En poste
6	NGOS III Simon	Professeur	DAAC/Uma
7	NKOUMBOU Charles	Professeur	En poste
8	NZENTI Jean-Paul	Professeur	En poste

9	ABOSSOLO née ANGUE Monique	Maître de Conférences	Vice-Doyen / DRC
10	GHOOGOMU Richard TANWI	Maître de Conférences	CD/Uma
11	MOUNDI Amidou	Maître de Conférences	CT/ MINIMDT
12	NGUEUTCHOUA Gabriel	Maître de Conférences	CEA/MINRESI
13	NJILAH Isaac KONFOR	Maître de Conférences	En poste
14	ONANA Vincent Laurent	Maître de Conférences	En poste
15	BISSO Dieudonné	Maître de Conférences	Directeur/Projet Barrage Memve'ele
16	EKOMANE Emile	Maître de Conférences	En poste
17	GANNO Sylvestre	Maître de Conférences	En poste
18	NYECK Bruno	Maître de Conférences	En poste
19	TCHOUANKOUE Jean-Pierre	Maître de Conférences	En poste
20	TEMDJIM Robert	Maître de Conférences	En poste
21	YENE ATANGANA Joseph Q.	Maître de Conférences	Chef Div. /MINTP
22	ZO'O ZAME Philémon	Maître de Conférences	DG/ART

23	ANABA ONANA Achille Basile	Chargé de Cours	En poste
----	----------------------------	-----------------	----------

24	BEKOA Etienne	Chargé de Cours	En poste
25	ELISE SABABA	Chargé de Cours	En poste
26	ESSONO Jean	Chargé de Cours	En poste
27	EYONG JOHN TAKEM	Chargé de Cours	En poste
28	FUH Calistus Gentry	Chargé de Cours	<i>Sec. D'Etat/MINMIDT</i>
29	LAMILEN BILLA Daniel	Chargé de Cours	En poste
30	MBESSE CECILE OLIVE	Chargée de Cours	En poste
31	MBIDA YEM	Chargé de Cours	En poste
32	METANG Victor	Chargé de Cours	En poste
33	MINYEM Dieudonné-Lucien	Chargé de Cours	<i>CD/Uma</i>
34	NGO BELNOUN Rose Noël	Chargée de Cours	En poste
35	NGO BIDJECK Louise Marie	Chargée de Cours	En poste
36	NOMO NEGUE Emmanuel	Chargé de Cours	En poste
37	NTSAMA ATANGANA Jacqueline	Chargé de Cours	En poste
38	TCHAKOUNTE J. épse NOUMBEM	Chargée de Cours	<i>Chef.cell / MINRESI</i>
39	TCHAPTCHET TCHATO De P.	Chargé de Cours	En poste
40	TEHNA Nathanaël	Chargé de Cours	En poste
41	TEMGA Jean Pierre	Chargé de Cours	En poste
42	FEUMBA Roger	Assistant	En poste
43	MBANGA NYOBE Jules	Assistant	En poste

Répartition chiffrée des Enseignants de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I

NOMBRE D'ENSEIGNANTS					
DÉPARTEMENT	Professeurs	Maîtres de Conférences	Chargés de Cours	Assistants	Total
BCH	8 (01)	14 (10)	13 (05)	05 (02)	40 (18)
BPA	15 (01)	8 (06)	18 (05)	10 (03)	51 (15)
BPV	07 (01)	9 (01)	8 (06)	07 (01)	31 (9)
CI	10 (01)	09 (02)	10 (02)	03 (0)	32 (5)
CO	6 (0)	21 (05)	05 (02)	08 (02)	40 (9)
IN	2 (0)	1 (0)	14 (01)	08 (01)	25 (2)
MAT	2 (0)	8 (0)	15 (01)	09 (02)	34 (7)
MIB	3 (0)	5 (03)	06 (01)	06 (02)	20 (6)
PHY	15 (0)	14 (02)	09 (03)	08 (03)	46 (8)
ST	7 (1)	15 (01)	18 (05)	02 (0)	42 (7)
Total	75 (5)	104 (30)	116 (31)	66 (16)	361 (86)

Soit un total de **361 (86)** dont :

- Professeurs **75 (5)**
- Maîtres de Conférences **104 (30)**
- Chargés de Cours **116 (31)**
- Assistants **66 (16)**

() = Nombre de Femmes

86

DEDICACES

A mes parents:

mes exemples éternels, ces résilients silencieux qui se tiennent debout alors que d'autres finiraient par baisser les bras, trouvez ici le résultat de longues années de sacrifice pour m'aider à avancer dans la vie; merci pour les valeurs nobles, l'éducation, l'amour inconditionnel et le soutien venu de vous.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé à l'Unité de Physiologie et Amélioration des Plantes du Laboratoire de Biotechnologies et Environnement, Département de Biologie et Physiologie Végétales, de la Faculté des Sciences (Université de Yaoundé I). Il n'aurait pas été effectif sans le soutien de nombreuses personnes auxquelles j'exprime toute ma reconnaissance.

Je remercie particulièrement:

- Youmbi Emmanuel, Professeur, Chef de Département de Biologie et Physiologie Végétales, chef du Laboratoire de Biotechnologies et Environnement, pour avoir accepté de superviser ce travail. Par ailleurs, il a mis à ma disposition toute forme d'appui moral, logistique et financier;
- tout le corps enseignant du Département de Biologie et Physiologie Végétales de la Faculté des Sciences (Université de Yaoundé I) à qui je dois ma formation;
- Tonfack Libert Brice, Maître de Conférences, pour sa disponibilité et l'orientation nouvelle qu'il a donnée à ce travail;
- le feu Kengne Noumsi Ives Magloire, Maître de Conférences, pour m'avoir permis de travailler avec les équipements de l'Unité de recherche «Water Resarch Unit» dont il était le responsable;
- Dr Godswill Ntsomboh Ntsefong et Dr Temegne Nono Carine pour leurs valeurs humaines et leur abnégation;
- Dr Mapon Nsangou Indou, celle avec qui j'ai essuyé les chocs et qui a réitéré le fait que la générosité est la marque de la fraternité;
- Dr Takam Patrice, Dr Libalah Moises et Dr Christian G. NEMBOT FOMBA pour m'avoir permis d'améliorer les analyses statistiques des résultats de ce travail de recherche;
- Messieurs Clovis Gamaleu, Justin Lowé, Eric Kwe et Nsangou Aliyou pour avoir fourni des arbres grâce auxquels cette étude a été réalisée et pour leur assistance technique;
- le Laboratoire d'Analyse des Lipides de l'IRAD de la Dibamba (Cameroun), où les lipides ont été extraits du mésocarpe de safou;
- Vincent Arondel de regrété mémoire et Laetitia Fouillen du CNRS (Centre national de la recherche scientifique), du Laboratoire de Biogénèse Membranaire, UMR5200 et de la plateforme Métabolome MetaboHUB de Bordeaux, en France, pour nous avoir permis d'effectuer l'analyse des lipides;

- Dr Didier Mbeguié-à-Mbeguié du CIRAD de Montpellier, pour sa grande collaboration dans la rédaction et la publication des articles scientifiques en relation avec ce travail de thèse;
- mes amis, M. Aoudou Jean, Dr Njayou Zénabou, Dr Djabou Astride, Dr Nzeuekouo Elisabeth pour leur soutien moral et financier infaillible;
- mes frères Chintouo Aboubakar Sidick, Dine Salihou, Ntieche Ismaël Nasser, Njikam Daouda et Tafon Illiassou, pour toute l'aide qu'ils m'ont apportée;
- mon grand-père le Dr Ndam Mama dont le soutien n'a point de cesse;
- mes oncles M. Yende Salifou, M. Ntieche Mamouda et M. Mouliom Ousman pour avoir été toujours là pour moi;
- ma tante Mme Touikeu née Ntentié Alima, plus qu'une mère, tu l'as été;
- les familles Tawet, Foupoignigni, Njikam et Fouamonba pour toute l'assistance dont elles ont fait preuve toute ma vie;
- l'équipe du laboratoire de Biotechnologies et Environnement de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I pour sa collaboration dans la réalisation de ce travail;
- tous ceux qui à un moment ou un autre ont apporté une pierre à l'édification de ce projet.

SOMMAIRE

LISTE PROTOCOLAIRE.....	I
DEDICACES	X
REMERCIEMENTS	XI
SOMMAIRE	XIII
LISTE DES FIGURES.....	XVI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES ABREVIATIONS.....	XX
LISTE DES ANNEXES.....	XXI
RESUME.....	XXII
ABSTRACT	XXIV
CHAPITRE I. GENERALITES	1
I.1. INTRODUCTION	2
I.2. REVUE DE LA LITTERATURE	5
I.2.1. Généralités sur la phénologie végétale	6
I.2.2. Notion de temps thermique	6
I.2.3. Généralités sur la croissance et le développement des fruits	7
I.2.3.1. Croissance et développement des fruits charnus	7
I.2.3.2. Régulation hormonale du développement des fruits.....	9
I.2.3.3. Fruits climactériques et non climactériques.....	10
I.2.4. Généralités sur <i>Dacryodes edulis</i>	12
I.2.4.1. Origine et répartition.....	12
I.2.4.2. Position taxonomique.....	13
I.2.4.3. Description du fruitier.....	14
I.2.4.4. Ecologie du fruitier et multiplication	18
I.2.4.5. Phénologie de <i>Dacryodes edulis</i>	20
I.2.4.6. Typologie des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	23
I.2.4.7. Caractéristiques physico-chimiques des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	24
I.2.4.8. Importance de <i>Dacryodes edulis</i>	27
I.2.4.9. Production des fruits et contraintes.....	31
I.2.5. Métabolisme dans les fruits en développement	34
I.2.5.1. Origine des hydrates de carbone des organes de réserves	37
I.2.5.2. Mécanisme de l'acidification de la pulpe des fruits charnus	38
I.2.5.3. Métabolisme des parois cellulaires	41

I.2.5.4. Métabolisme des glucides	43
I.2.5.5. Constituants lipidiques des végétaux	47
I.2.6. Effet du climat sur le développement et le mûrissement des fruits	55
I.2.6.1. Influence du climat sur l'accumulation des lipides.....	56
I.2.6.2. Effet du climat sur l'accumulation des autres métabolites primaires	57
CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES	60
II.1. MATERIEL	61
II.1.1. Présentation des sites d'étude	61
II.1.2. Matériel végétal	63
II.1.3. Matériel de terrain et de laboratoire.....	67
II.1.3.1. Matériel de terrain	67
II.1.3.2. Matériel de laboratoire.....	67
II.2. METHODES	68
II.2.1. Identification des phases de développement et de mûrissement et les stades phénologiques des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	68
II.2.1.1. Echantillonnage	68
II.2.1.2. Mesure des changements physiques au cours du développement et du mûrissement	68
II.2.1.3. Détermination des stades de développement et de mûrissement des fruits	69
II.2.1.4. Détermination des phénophases de reproduction	70
II.2.2. Détermination de la relation entre les stades de développement et l'accumulation spatio temporelle des éléments biochimiques dans les fruits.....	70
II.2.2.1. Teneur relative en eau.....	70
II.2.2.2. Teneurs en lipide et en acide gras.....	70
II.2.2.3. Extraction et dosage des glucides	72
II.2.3. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur les dates d'occurrence des stades identifiés et sur la variation des paramètres biochimiques	77
II.2.3.1. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur les dates d'occurrence des stades de développement et les phénophases des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	77
II.2.3.3. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur la variation des paramètres biochimiques dans le mésocarpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	78
II.2.4. Analyse statistique des données	78

CHAPITRE III. RESULTATS ET DISCUSSION.....	79
III.1. RESULTATS	80
III.1.1. Phases de développement, de mûrissement et phénophases des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	80
III.1.1.1. Caractéristiques des phases de développement, de mûrissement et phénophases	80
III.1.1.2. Caractéristiques des fruits mûrs de <i>Dacryodes edulis</i>	114
III.1.2. Relation entre les stades de développement, les phénophases reproductives et l'accumulation des éléments biochimiques dans la pulpe de safou	116
III.1.2.1. Profils d'accumulation de l'eau au cours du développement et du mûrissement des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	116
III.1.2.2. Profils d'accumulation de lipides totaux au cours du développement et du mûrissement du safou.....	120
III.1.2.3. Profil d'accumulation des acides gras dans le mésocarpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> au cours du développement et du mûrissement.....	125
III.1.2.4. Accumulation des sucres solubles totaux et de l'amidon dans le mésocarpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	136
III.1.2.5. Teneur en éléments biochimiques dans la pulpe des fruits matures de <i>Dacryodes edulis</i>	140
III.1.3. Impact des paramètres climatiques sur les dates d'occurrence des stades de développement et sur la variation des paramètres biochimiques.....	142
III.1.3.1. Paramètres climatiques.....	142
III.1.3.2. Relation entre les paramètres climatiques, les dates d'occurrence des stades de développement et les paramètres biochimiques	144
III.2. DISCUSSION.....	158
III.2.1. Identification des phases de développement et de mûrissement, ainsi que les stades phénologiques des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>.....	158
III.2.2. Influence des paramètres climatiques sur les dates d'occurrence des stades identifiés	158
III.2.3. Cinétique de l'accumulation des éléments biochimiques.....	160
III.2.4. Influence des paramètres climatiques sur l'accumulation des éléments biochimiques	165
CHAPITRE IV. CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	168
IV.1. CONCLUSION	169
IV.2. PERSPECTIVES.....	171
LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES TIREES DE LA THESE	172
BIBLIOGRAPHIE	173
ANNEXES.....	203

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Aire de répartition du safoutier en Afrique.....	12
Fig. 2. Arbre fructifère de <i>Dacryodes edulis</i>	15
Fig. 3. Feuille de <i>Dacryodes edulis</i>	16
Fig. 4. Inflorescence femelle du safoutier	17
Fig. 5. Graine de safou (fruit de <i>Dacryodes edulis</i>).....	18
Fig. 6. Aire de répartition de <i>Dacryodes edulis</i> au Cameroun.....	19
Fig. 7. Différentes couleurs du mésocarpe de safou (fruit de <i>Dacryodes edulis</i>) à maturité ...	23
Fig. 8. Diversité morphologique des fruits mûrs de <i>Dacryodes edulis</i>	25
Fig. 9. Représentation schématique du métabolisme primaire des fruits.....	36
Fig. 10. Schéma général du devenir du saccharose dans une cellule végétale.....	39
Fig. 11. Structure des parois cellulaires chez les plantes	41
Fig. 12. Structure de l'amidon.....	44
Fig. 13. Synthèse des acides gras et constitution du pool d'Acyl-CoA	53
Fig. 14. Génération des précurseurs des triglycerides chez les plantes oléagineuses	54
Fig. 15. Modifications des phospholipides chez la bactérie.....	57
Fig. 16. Carte des zones agro-écologiques du Cameroun	61
Fig. 17. Pieds de <i>Dacryodes edulis</i> dans leur écosystemes.....	65
Fig. 18. Variations de taille et de couleur des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> collectés à Fouban (ZAE III), Makénéne (ZAE V), Njombé (ZAE IV) et Yaoundé (ZAE V).	81
Fig. 19. Profil de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> issus de la localité de Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013.....	84
Fig. 20. Profil de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> issus de la localité de Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013.....	89
Fig. 21. Profil de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> issus de la localité de Njombé (ZAE IV) en 2012..	93

Fig. 22. Profil de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> issus de la localité de Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013.....	95
Fig. 23. Périodes de références pour les changements des paramètres morphologiques au cours du développement et du mûrissement des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> étudiés au Cameroun, 2012 et 2013.	98
Fig. 24. Vitesse de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> récoltés à Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013.....	100
Fig. 25. Vitesse de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> récoltés à Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013.....	104
Fig. 26. Vitesse de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> récoltés à Njombé (ZAE IV) en 2012.....	108
Fig. 27. Vitesse de croissance des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> récoltés à Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013.....	109
Fig. 28. Périodes de références pour les vitesses de croissances des paramètres morphologiques mesurés au cours du développement et du mûrissement des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> étudiés au Cameroun, 2012 et 2013.	112
Fig. 29. Cinétique d'accumulation de l'eau dans le mésocarpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	116
Fig. 30. Cinétique d'accumulation des lipides dans le mésocarpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i>	120
Fig. 31. Teneur en acides gras saturés et insaturés totaux de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction du stade de développement et de l'année d'étude.	126
Fig. 32. Profil en acide gras saturés de l'huile de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction du stade de développement, de son origine géographique et de l'année d'étude. ...	127
Fig. 33. Profil en acide gras insaturés de l'huile de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction du stade de développement du fruit, de son origine géographique et de l'année d'étude.....	130
Fig. 34. Profil en acide gras saturés et insaturés totaux de l'huile de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction du stade de développement et de son origine géographique en 2012.....	134

Fig. 35. Profil en acides gras saturés et insaturés totaux de l'huile de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction du stade de développement et de son origine géographique en 2013.....	135
Fig. 36. Teneur moyenne annuelle en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction de son stade de développement et de l'année d'étude.	136
Fig. 37. Teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction de son stade de développement et de son origine géographique.	138
Fig. 38. Analyse comparée de la teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction de son stade de développement, de l'origine géographique et de l'année d'étude.....	139
Fig. 39. Données météorologiques des différents sites d'étude de 2011 à 2013.....	143
Fig. 40. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de <i>Dacryodes edulis</i> ainsi que les données climatiques les régissant en 2012.	148
Fig. 41. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de <i>Dacryodes edulis</i> ainsi que les données climatiques les régissant en 2013.	150
Fig. 42. Corrélations bilatérales de Pearson et de Spearman	154
Fig. 43. Teneur moyenne en lipide et profil en acides gras de l'huile de la pulpe de <i>Dacryodes edulis</i> en fonction des phénophases reproductives et des températures cumulées les régissant.....	155

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Structure chimique de différentes classes lipidiques.	47
Tableau II. Exemples de nomenclature de molécules d'acides gras avec leur extrémité méthyle et carboxylique.	49
Tableau III. Coordonnées géographiques des localités d'étude et types de sol.	62
Tableau IV. Quelques caractéristiques du matériel végétal expérimental.	64
Tableau V. Dates de référence pour la succession des stades de développement et des phénophases de reproduction pour chaque pied de <i>Dacryodes edulis</i> étudié au Cameroun en 2012 et 2013.	82
Tableau VI. Caractéristiques physiques des fruits matures de <i>Dacryodes edulis</i> issus de quatre sites d'étude en 2012 et 2013.	115
Tableau VII. Comparaison temporelle des stades de développement, de mûrissement, des phénophases reproductives et de la période d'accumulation maximale des lipides des pulpes de safous.	124
Tableau VIII. Corrélation bilatérale entre la chronologie de l'accumulation de l'eau et celle des lipides dans la pulpe des fruits de <i>Dacryodes edulis</i> en 2012 et 2013.	125
Tableau IX. Teneur en eau et en lipide des mésocarpes des fruits matures de <i>Dacryodes edulis</i> issus de quatre localités d'étude en 2012 et 2013.	140
Tableau X. Caractéristiques biochimiques des fruits matures de <i>Dacryodes edulis</i> issus de quatre sites d'étude en 2012 et 2013.	141
Tableau XI. Dates d'obtention de la teneur maximale en lipides des pulpes de safous étudiés au Cameroun en 2012 et 2013 en comparaison aux dates de références des stades de développement et des phénophases reproductives.	144
Tableau XII. Comparaison temporelle de la durée des phénophases des safous et les conditions climatiques les régissant.	145
Tableau XIII. Temps et température nécessaires pour atteindre la teneur maximale en lipide chez les fruits de <i>Dacryodes edulis</i> étudiés au Cameroun en 2012 et 2013.	157

LISTE DES ABREVIATIONS

ACP	Acyl carier protein
AGS	Acide Gras Saturé
AGInsat	Acides Gras Insaturés
AGMoinsat	Acides Gras Monoinsaturés
AGPolinsat	Acides Gras Polyinsaturés
AN	Anthèse
ANOVA	Analyse de Variances
ATP	Adénosine Tri-phosphate
BF	Bouton floral
CG-DIF	Chromatographie en phase Gazeuse couplée à un Détecteur à Ionisation de Flamme
CIRAD	Centre de cooperation Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
DC	Division cellulaire
DM	Durée mûrissement
EL	Elongation
EMAG	Esters Méthyliques d'Acides Gras
FAO	Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture
FEL	Fin élongation
FIM	Fin mûrissement
IRAD	Institut de Recherche Agricole pour le Développement
ICRAF	International Centre for Research in Agroforestry
MINADER	Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural
N	Nouaison
PFNL	Produits Forestiers Non Ligneux
PREM	Pré-mûrissement
SPSS	Statistical Package for the Social Science
SST	Sucres solubles totaux
VLCFA	Very Long chain Fatty Acid
ZAE	Zone agro-écologique

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Fixation du CO ₂ dans la photosynthèse et cycle de Calvin	203
Annexe 2. Mesure de paramètres morphologiques (longueur et diamètre) du safou.....	204
Annexe 3. Chromatographe en phase gazeuse	204
Annexe 4. Courbes d'étalonnage du glucose et de l'amidon	204
Annexe 5. Variations de taille et de couleur chez les fruits de <i>Dacryodes edulis</i> collectés dans la zone agro-écologique V.....	205
Annexe 6. Période s'écoulant entre la nouaison et la teneur maximale en lipide en comparaison à la fin de la maturation pour chaque pied de <i>Dacryodes edulis</i> étudié au Cameroun, 2012 et 2013..	205
Annexe 7. Données météorologiques du Ministère des Transports du Cameroun	206
Annexe 8. Droites de régression permettant de prédire le temps thermique chez <i>Dacryodes edulis</i>	242

RESUME

La population mondiale ne cesse de croître et a franchi les 7,8 milliards d'habitants en 2020, avec pour conséquence l'augmentation de la pauvreté et de l'insécurité alimentaire. Au Cameroun, 40 % de la population vit en dessous du seuil de pauvreté, notamment les agriculteurs. Pourtant, les arbres fruitiers locaux présentent divers avantages. C'est le cas de *Dacryodes edulis* dont les fruits ont une valeur nutritive majeure et leur vente est une source de revenus importante. Néanmoins, plusieurs contraintes empêchent les agriculteurs de tirer pleinement profit de cette espèce. Il s'agit par exemple de la grande périssabilité de ses fruits communément appelés safous à l'état frais. En raison de l'absence de techniques appropriées pour leur stockage à long terme, les agriculteurs les transforment généralement pour la production d'huile. Aujourd'hui, l'exploitation de ce fruitier doit tenir compte des contraintes environnementales afin d'y tirer le maximum de bien. Ainsi, dans le but de faciliter la prise de décision au champ, les agriculteurs bénéficient actuellement de plusieurs outils, dont les modèles bioclimatiques, permettant la prédiction des processus biologiques. L'objectif général de ce travail est d'améliorer la gestion de la filière safou à travers la maîtrise de sa phénologie reproductive en association aux variations de quelques métabolites primaires.

Seize safoutiers ont été sélectionnés dans quatre grandes localités de production de safou au Cameroun, localités correspondant à trois des cinq principales zones agro-écologiques (ZAE) du pays (Foumban (ZAE III), Njombé (ZAE IV), Makénéne et Yaoundé (ZAE V)). Les modifications temporelles des paramètres physiques des safous ont été observées afin d'identifier leurs phases de développement et de mûrissement, ainsi que leurs phénophases reproductives. Ensuite, une analyse biochimique a été réalisée pour décrire la chronologie de l'accumulation des lipides, des glucides et de l'eau dans le mésocarpe de safous, en comparaison à leurs stades de développement et de mûrissement. Enfin, grâce aux données climatiques (précipitations, température et humidité relative) des différentes localités d'étude, les dates d'occurrence des phases de développement et de mûrissement des safous ainsi que la teneur en éléments biochimiques quantifiés ont été corrélées à l'hétérogénéité spatiale et climatique des milieux de croissance du safoutier. Ce travail s'est déroulé durant deux années de production consécutives (2012 et 2013).

Au vu des résultats, quatre stades de développement et de mûrissement et leurs durées respectives ont été déterminés comme suit: les phases de division cellulaire (DC) (7-14 jours); d'élongation (70-98 jours); de pré-mûrissement (14-35 jours) et de mûrissement (21-35 jours). L'accumulation des sucres solubles totaux (SST), de l'amidon et des lipides commencent dès

la DC et évoluent différemment jusqu'à la maturité des fruits. La teneur en SST est plus élevée au stade de DC ($11,62 \pm 7$ (2012) et $11,47 \pm 9,5$ (2013) $\mu\text{g}/\text{mg}$ PF) et n'est pas significativement différente entre les deux années d'étude pour chaque stade de développement. Durant tout le développement et le mûrissement du fruit, la teneur en amidon est faible (< 1 $\mu\text{g}/\text{mg}$ PF) et constante dans la pulpe du safou.

C'est au stade DC que la teneur en acide gras saturés totaux est la plus élevée (71,85 (2012) et 95,5 (2013) %) avec pour acides gras majoritaires respectivement les acides palmitiques et stéariques (teneurs des deux $>$ à 65 % de la teneur totale en acides gras saturés). Par contre, c'est au stade de fin pré-mûrissement que la teneur maximale en acides gras insaturés totaux est atteinte (54,33 (2012) et 37,69 (2013) %), avec pour acides gras majoritaires respectivement les oléique, linoléique, linolénique (teneur des trois $>$ à 45 % de la teneur totale en acides gras insaturés).

La teneur en eau de la pulpe de safou est la plus élevée au stade DC et la plus faible au stade fin mûrissement. Au cours du développement des fruits de *D. edulis*, il y a eu une concomitance entre le moment où la teneur en eau diminue et celui où la teneur en lipide augmente ($100,63 \pm 14,66$ (2012) et $97,42 \pm 13,17$ jours (2013) à partir de la nouaison). Il n'y a pas eu de différence significative (pour les sites et les deux années d'étude) entre la période allant de la nouaison à l'obtention de la teneur maximale en lipide ($133,88 \pm 18,41$ (2012) et $128,92 \pm 12,11$ jours (2013), correspondant au stade de mûrissement). Pour la même période, la température cumulée était sensiblement plus basse en 2013 ($2914,11 \pm 396,58$ °C) par rapport à 2012 ($3291,29 \pm 472,63$ °C). Mais, il n'y a pas eu de différence significative entre la température cumulée des différents sites au cours de la même année. Les basses températures moyennes et cumulées associées au retard dans les dates d'apparition des boutons floraux, de l'anthèse et de la nouaison des fruits en 2013 sont probablement la cause de l'augmentation significative de la teneur moyenne annuelle en lipide ($33,09 \pm 2,77$ (2012) et $39,36 \pm 2,65$ (2013) %). La fin du stade de pré-mûrissement ($141,17 \pm 9,16$ - $143,94 \pm 20,6$ jours) à partir des boutons floraux) offre le meilleur profil en acides gras avec moins d'acides gras saturés. Le temps thermique (température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit) peut être déterminé par les données de température régissant certaines phénophases, telle que la température moyenne de l'émergence du bouton floral à la nouaison. Les résultats de cette étude sont une importante contribution permettant de mettre sur pied un calendrier de récolte afin d'éviter les pertes, et de déterminer le moment propice pour extraire de la pulpe de safou une huile de meilleure qualité.

Mots-clés: *Dacryodes edulis*, métabolites primaires, phénologie reproductive, safou.

ABSTRACT

The world population has been growing and passed the 7.8 billion mark in 2020, resulting in increased poverty and food insecurity. In Cameroon, 40 % of the population lives below poverty, especially farmers, in a context where local fruit trees present numerous advantages. This is the case of *Dacryodes edulis*, the fruits of which have major nutritional values and their sale is an important source of income. Yet, several constraints prevent farmers from taking full advantage of this tree. For example, its fruits, commonly known as safou or African plum, are highly perishable when fresh. Due to the lack of appropriate techniques for long-term storage, farmers generally process them for oil production. Today, its exploitation must take into account the environmental constraints in order to earn maximum benefit from it. Thus, in order to facilitate decision-making in the field, agricultural stakeholders currently benefit from several tools, including bioclimatic models, allowing the prediction of biological processes. The general objective of this work is to improve the management of the safou sector through the control of its reproductive phenology in association with variations of some primary metabolites.

Sixteen safou trees were selected in four major safou production localities in Cameroon, corresponding to three of the five main agro-ecological zones (AEZ) of the country (Foumban for AEZ III, Njombe for AEZ IV, Makenene and Yaounde for AEZ V). The temporal changes in the physical parameters of safou fruits were observed in order to identify their development and ripening phases, as well as their reproductive phenophases. Then, biochemical analyses were performed to describe the chronology of lipid, carbohydrate and water accumulation in safou mesocarp compared to their development and ripening stages. Finally, thanks to the climatic data (precipitation, temperature and relative humidity) of the different study localities, the dates of occurrence of the development and ripening phases of safou as well as the content of quantified biochemical elements were correlated to the spatio-climatic heterogeneity of the growth environments. This work was conducted during two consecutive production years (2012 and 2013).

Four developmental and ripening stages of safou and their respective durations were determined as follows: cell division (CD) (7-14 days); fruit elongation (70-98 days); pre-ripening (14-35 days) and ripening (21-35 days) phases. Accumulation of total soluble sugars (TSS), starch, and lipids begins at CD and evolves differentially during fruit maturity. TSS content is highest at the CD stage (11.62 ± 7 (2012) and 11.47 ± 9.5 (2013) $\mu\text{g}/\text{mg}$ FW) and is not significantly different between the two study years for each developmental stage. During

the whole development and ripening of the fruit, the starch content is low ($<1 \mu\text{g}/\text{mg}$ FW) and constant in the safou pulp.

Total saturated fatty acid content was highest at the cell division stage (71.85 (2012) and 95.5 (2013) %) with palmitic and stearic acids as the majority fatty acids, respectively (contents of both $> 65\%$ of the total saturated fatty acid content). On the other hand, it is at the end of pre-ripening stage that the maximum content of total unsaturated fatty acids is reached (54.33 (2012) and 37.69 (2013) %), with oleic, linoleic, linolenic (contents of the three $> 45\%$ of the total unsaturated fatty acid content) as the majority fatty acids respectively.

The water content of safou pulp is highest at the CD stage and lowest at the end of ripening stage. During the development of *D. edulis* fruits, there was a concomitance between the time of decreasing water content and increasing lipid content (100.63 ± 14.66 (2012) and 97.42 ± 13.17 days (2013) from fruit set). There was no significant difference (for the sites and both study years) between the period from fruit set to maximum lipid content (133.88 ± 18.41 days in 2012 and 128.92 ± 12.11 days in 2013, corresponding to the ripening stage). For the same period, the cumulative temperature was significantly lower in 2013 (2914.11 ± 396.58 °C) compared to 2012 (3291.29 ± 472.63 °C). Nevertheless, there was no significant difference between the cumulative temperatures of different sites in the same year. The low average and cumulative temperatures associated with the delay in the dates of flower bud appearance, anthesis, and fruit set in 2013 are probably the cause of the significant increase in the annual average lipid content (33.09 ± 2.77 (2012) and 39.36 ± 2.65 (2013) %). The late pre-ripening stage (141.17 ± 9.16 - 143.94 ± 20.6 days from flower buds) provides the best fatty acid profile with less saturated fatty acids and more essential fatty acids. Thermal time (cumulative temperature required from flower bud emergence to full safou ripening) can be determined by temperature data governing certain phenophases, such as the average temperature from flower bud emergence to fruit set. The results of this study is an important contribution to set up a harvesting schedule to avoid losses, and determine the right time to extract higher quality oil.

Keywords: *Dacryodes edulis*, primary metabolites, reproductive phenology, safou.

CHAPITRE I. GENERALITES

I.1. Introduction

Les forêts tropicales d'Afrique centrale et notamment celles du Cameroun regorgent de milliers d'espèces de produits forestiers non ligneux (PFNL) (Anonyme 1, 2008). Les PFNL sont des biens d'origine biologique autres que le bois, provenant de paysages forestiers naturels, modifiés ou gérés (Awono et *al.*, 2013). Au Cameroun, comme dans la plupart des pays en développement disposant d'un couvert forestier, les PFNL assurent le maintien de la sécurité alimentaire. Les paysans utilisent ces produits pour se soigner ou tirer des revenus nécessaires pour subvenir aux dépenses de premières nécessités (Anonyme 2, 2012; Gonmadje et *al.*, 2015). Essentiellement destinés au départ à l'autoconsommation et au marché intérieur, les PFNL sont de plus en plus exportés par des micros, petites et moyennes entreprises dans les pays frontaliers et dans les marchés internationaux (Tabuna et Kana, 2008). Ils représentent jusqu'à environ 80 % des revenus moyens annuels d'un ménage en zone forestière tels que le Cameroun et la République Démocratique du Congo (Angelsen et Babigumira, 2010; Ingram, 2014).

Les études de Tabuna (2007) sur le commerce régional et international des produits agricoles traditionnels et les PFNL ont montré que le Cameroun était le premier exportateur des PFNL alimentaires dans la sous-région. Quatre PFNL alimentaires d'origine végétale sont dominants dans les exportations: l'okok ou fumbua (*Gnetum africanum*) frais et sec, l'andok ou odika (*Irvingia gabonensis*), le pygeum (*Prunus africana*) et le safou (fruit de *Dacryodes edulis*) (Awono et *al.*, 2013). Ce dernier, en plus d'être un PFNL, est aussi qualifié de produit agroforestier, car aujourd'hui, il n'est presque plus récolté dans les forêts. Il a été transféré au fil du temps dans le monde agricole par les populations qui le consomment (Schreckenberget *al.*, 2002). Ainsi, faisant dorénavant partie de la vie des populations, il a vu sa production, sa transformation et sa commercialisation bénéficier des savoir-faire traditionnels. Désormais, il est possible d'envisager une production importante et durable du produit, nécessaire à l'amélioration des revenus des paysans producteurs (Tchoundjeu et *al.*, 2002). D'ailleurs, l'enquête sur les cultures fruitières dans les exploitations familiales agricoles en zone humide du Cameroun menée par Kuate et *al.* (2006) a révélé que la composition spécifique du verger est aussi variable mais quatre espèces majeures (respectivement safoutier, oranger, manguiet et avocatier) constituent 78 % des plants recensés. Cette répartition corrobore les préférences exprimées par les producteurs pour ces espèces fruitières. *Dacryodes edulis* est ainsi classé parmi les cinq fruitiers locaux prioritaires identifiés pour l'Afrique (Elomo et *al.*, 2014). L'une des raisons de son succès serait le fait que son fruit est consommé comme un légume

accompagné en général de féculents cultivés dans la sous-région. Ce qui n'est pas le cas pour les autres fruits et justifie la particularité de cet aliment qui serait donc plus adapté aux habitudes alimentaires des populations de l'Afrique Centrale. Ainsi, l'utilisation des fruits de *D. edulis* comme aliment occupe largement la première position en termes de poids dans son exploitation, avec 95,53 % (Dossou et al., 2018). Tandis que 4,47 % de produits dérivés de *D. edulis* sont exploités par la population rurale pour leurs vertus médicamenteuses. Diverses parties de l'arbre (les feuilles, les écorces, la sève et les racines) sont utilisées en médecine traditionnelle (Ogboru et al., 2015). Cette espèce soigne le mal de dents, la diarrhée, les brûlures, l'amaigrissement chronique, le zona, le hoquet, la dysenterie, l'épilepsie, le retard de croissance et la malnutrition (Omonhinmin, 2012; Riwoom et al., 2015). Elle assure également la régulation de la production du lait maternel en quantité et en qualité (Awono et al., 2008).

Dacryodes edulis (G. Don) H.J. Lam) (safoutier) est originaire du Golfe de Guinée (Ondo-Azi et al., 2017). Il appartient à la famille des Burséracées. Son fruit, le safou est une drupe elliptique charnue (4 à 15 cm de long et 3 à 6 cm de diamètre (Todou, 2015)) produite semestriellement, annuellement ou tous les deux ans par l'arbre. Dans l'ensemble, le safou a une haute valeur nutritionnelle. Son mésocarpe ou pulpe, se mange sec, cru, torréfié ou bouilli dans de l'eau chaude (Kadji et al., 2016) et contient 40 % à 70 % (sur matière sèche) de lipides. Cette teneur en lipide varie en fonction du processus d'extraction, du stade de maturation, du génotype et de l'origine géographique des fruits (Anegbeh et al., 2005; Ondo-Azi et al., 2014; Poligui, 2014). L'huile végétale de safou a une teneur égale ou supérieure à celle de plusieurs plantes oléagineuses populaires (Ribier et Rouzière, 1993) et est principalement constituée d'acide palmitique (35-65 %), d'acide oléique (16-35 %), d'acide linoléique (14-27 %), d'acide stéarique (4 %) (Kinkéla et al., 2006; Poligui, 2014). Kapseu et al. (1998) et Law (2010) ont montré que l'huile de la graine de safou (endocarpe) et l'huile de sa pulpe ont le même profil chromatographique, impliquant un gain de graisse de l'ordre de 10 % à 50 %. Extraite, cette huile est utilisée dans les industries pharmaceutique, cosmétique et alimentaire (Mbofung et al., 2002). La poudre de safou peut être utilisée directement comme substitut partiel de graisse animale (beurre) dans la fabrication de biscuits sans passer par le processus d'extraction d'huile coûteux et laborieux (Ndindeng et al., 2012a). En pourcentage de matière sèche, la pulpe contient également environ 25,9 % de protéines et 17,9 % de fibres (Iloamaeke et al., 2016), ainsi que du calcium, du potassium, du phosphore, du magnésium, du fer et du manganèse (Kadji et al., 2016). Malgré toutes ces qualités, moins de 6 % du safou produit au Cameroun est exporté au Gabon, en Guinée équatoriale, en Angola et en Europe (Anonyme 3, 2012) car les fruits mûrs sont naturellement très périssables et ne se

conservent que 2-3 jours à température ambiante (Ndindeng et *al.*, 2012b). Cette nature très périssable se justifie par leur forte teneur en eau à maturité (Omogbai et Ojeaburu, 2010; Kadji et *al.*, 2016). Ainsi, les pertes post récolte représentent environ 50 % de la production (Ndindeng et *al.*, 2012b; Dossou et *al.*, 2012). La meilleure pratique de stockage à long terme consiste actuellement à sécher les fruits (Oluwatooyin et *al.*, 2010; Ndindeng et *al.*, 2012b). Mais, la production de produits dérivés du safou tels que la pâte et l'huile de safou permet également de réduire les pertes post récolte. Bien que la production d'huile reste la filière la plus prometteuse en raison de la forte teneur en lipides de ce fruit, des efforts ont été faits par la communauté scientifique, pour améliorer la durée de conservation du safou. Ainsi, Ndindeng et *al.* (2012b), en traitant les fruits avec du 1-méthylcyclopropène ont atteint une durée de conservation proche de deux semaines. Diakabana et *al.* (2021), grâce à la méthode de déshydratation-imprégnation par immersion de la pulpe de safou dans la saumure dosée à 2 % NaCl, ont pu conserver la pulpe cuite pendant trois mois. Ces succès étant limités, améliorer les connaissances sur les processus physico-chimiques de développement de ces fruits est une autre approche (Youmbi et *al.*, 2010) permettant de limiter les pertes post récolte. D'ailleurs, Anegebeh et *al.* (2005) ont montré que les propriétés chimiques du safou dépendent des accessions, des localités, des facteurs pédo-climatiques et génétiques.

Le safoutier est une espèce allogame et dioïque (Kengue et *al.*, 2002). Tchinda et *al.* (2016) ont étudié la diversité génétique au sein de trois populations et ont constaté que le taux d'hétérozygotie très élevé au sein des populations était dû au potentiel de dispersion élevé du pollen et à la pollinisation croisée dominante, qui à leur tour entraînent un flux génétique important entre les populations. Ce modèle de reproduction a non seulement induit une grande variabilité dans les performances agronomiques et la qualité du fruit, mais également une grande plasticité écologique qui aide l'espèce à s'adapter et à se développer dans une gamme variée de conditions climatiques. Cette hétérogénéité spatiale climatique a entraîné à son tour une grande hétérogénéité dans les dates d'occurrence de développement et du mûrissement du safou. Il s'agit d'une réponse plastique de traits ou de stades phénologiques (Berteaux et *al.*, 2004). En arboriculture fruitière, l'identification et la compréhension de la progression spatio-temporelle de ces stades phénologiques est une condition préalable à toute intervention culturale en fonction d'un stade précis, mais aussi à toute prédiction du stade phénologique permettant une récolte optimale des cultures ainsi que leur gestion efficace (Lepage et Bourgeois, 2012). La gestion efficace des cultures passe aussi par la maîtrise des processus physico-chimiques de développement et de mûrissement du fruit (Ndindeng et *al.*, 2012a). Mais, comment la compréhension de la variation spatio-temporelle de la chronologie des

phénophases reproductives chez *Dacryodes edulis* peut-elle permettre de prédire les dates de récoltes des fruits matures et la période d'extraction optimale des lipides?

Plusieurs outils, dont les modèles bioclimatiques sont mises en places par la communauté scientifique et utilisés par les intervenants agricoles afin de représenter le plus efficacement possible la réalité des processus biologiques observés chez les végétaux. Ces modèles établissent des liens entre les conditions météorologiques et les processus biologiques à l'aide de relations mathématiques (Jones et *al.*, 2003; Stockle et *al.*, 2003). Pourtant, à notre connaissance, aucune donnée disponible ne permet d'établir la relation entre le climat, la phénologie reproductive de *Dacryodes edulis*, les changements physico-chimiques intervenant au cours du développement et du mûrissement du safou et leur variation spatio-temporelle. Cette étude a donc été réalisée dans le but d'évaluer le rôle du climat dans les changements physico-chimiques intervenant au cours du développement et du mûrissement du safou, afin de déterminer la période idéale de récolte des fruits en fonction de l'espace et du temps, mais aussi d'obtenir les informations pour la programmation/gestion efficace des récoltes. Les hypothèses de recherche émises sont les suivantes:

- les modifications temporelles des paramètres physiques des safous permettraient d'identifier leurs phases de développement et de mûrissement, ainsi que leurs phénophases de reproduction;
- l'accumulation maximale des déterminants biochimiques de référence chez les safous n'est pas liée au stade final de mûrissement;
- l'hétérogénéité spatiale et climatique des zones de croissance du safou entraînerait une hétérogénéité dans les dates d'occurrence des phases de développement et de mûrissement, mais pas dans la composition biochimique.

L'objectif général de ce travail est d'améliorer la gestion de la filière safou à travers la maîtrise de sa phénologie reproductive en association aux variations de quelques métabolites primaires. Plus spécifiquement, il est question de:

- identifier les phases de développement et de mûrissement, ainsi que les stades phénologiques des fruits de *D. edulis*;
- déterminer la relation existante entre les stades identifiés et l'accumulation spatio-temporelle des éléments biochimiques dans les fruits;
- déterminer à l'aide de relation (s) mathématique (s), le (s) modèle (s) bioclimatique (s) permettant d'établir les liens entre les conditions météorologiques et les processus biologiques suscités.

I.2. Revue de la littérature

I.2.1. Généralités sur la phénologie végétale

La phénologie végétale est l'étude de l'apparition des événements périodiques chez les végétaux et leurs liens avec les conditions climatiques. Les différentes étapes la constituant sont la croissance et le développement du fruitier, la floraison et la fructification aboutissant à la maturation des fruits (Bloesch et Viret, 2013).

La phénologie des végétaux varie en fonction de plusieurs facteurs incluant les particularités spécifiques de l'espèce et de ses variétés, la conduite de la culture, les conditions météorologiques, les caractéristiques du sol et la photopériode. Ces facteurs agissent différemment sur la phénologie selon la phase de développement de la culture. Par exemple, les caractéristiques du sol ont surtout un impact durant la phase semis-émergence des cultures annuelles, lors de la germination de la semence. Par contre, la température de l'air et la photopériode influenceront davantage les phases de développement subséquentes. Ces deux paramètres sont des facteurs importants dans la date de manifestations des étapes de développement de la plante. La phénologie est ainsi un bon indicateur du réchauffement climatique (Adra, 2017).

I.2.2. Notion de temps thermique

Les processus caractérisant le développement de la plante dépendent fortement de la température. Ainsi on peut caractériser le temps nécessaire pour la croissance d'un organe ou le passage d'une phase de développement à une autre en utilisant un cumul de température appelé temps thermique ou somme de degrés-jours.

Le temps thermique est utilisé pour décrire la durée des processus biologiques (McMaster et Wilhelm, 1997) et pour estimer les dates de la floraison et du débourrement (Cannell et Smith, 1983). Appliquer le temps thermique pour représenter des phénomènes, ou évaluer leur vitesse en fonction de la température, consiste à faire l'hypothèse d'une réponse «à peu près linéaire» dans une gamme de températures données. Il faut donc évoquer le domaine de validité thermique dans lequel on réalise l'étude.

La croissance des fruits dépend du cumul des températures à partir de la floraison (Day et *al.*, 2008; Adra, 2017). L'effet de la température joue sur l'ensemble du cycle de la croissance des fruits, depuis la division cellulaire jusqu'à la maturation. Une élévation de

température peut augmenter la division cellulaire, mais avoir un effet également sur le taux d'importation du carbone dans le fruit (Okello et *al.*, 2015).

Lorsque les cumuls thermiques sont utilisés pour prédire la phénologie d'une culture, il est important de savoir que ces cumuls sont fondés uniquement sur la température, ce qui rend difficile l'intégration des autres facteurs agissant sur la phénologie, tels que la photopériode ou l'eau disponible pour les plantes (Lepage et Bourgeois, 2012).

La modélisation dynamique de la phénologie d'une espèce végétale consiste à quantifier, à l'aide d'équations mathématiques, son évolution en fonction de la conduite de la culture et des conditions météorologiques. Les modèles phénologiques dynamiques permettent la prédiction de l'évolution des stades phénologiques chaque jour, plutôt que la prédiction d'un seul stade à un moment donné comme le propose l'approche des cumuls thermiques. De plus, ils intègrent les fonctions de réponse spécifiques de la culture à différents facteurs, tels la température de l'air ou du sol, la photopériode ou les stades phénologiques précédents, et ce, pour chaque phase majeure de développement, soit les phases semis-émergence (cultures annuelles) ou débourrement (cultures vivaces), foliaire et reproductive (Plouffe et Bourgeois, 2012).

I.2.3. Généralités sur la croissance et le développement des fruits

I.2.3.1. Croissance et développement des fruits charnus

Les fruits charnus présentent différents profils d'évolution (croissance) au cours de leur développement (Coombe, 1976; Opara, 1999). Certains fruits croissent suivant une simple sigmoïde comme la pomme, la poire, la tomate, le poivron, le melon, ou l'avocat. Au stade précoce, les fruits possèdent une phase de croissance exponentielle rapide jusqu'à atteindre un maximum. Puis s'ensuit une phase de croissance stable jusqu'à la maturité du fruit. D'autres fruits croissent suivant une double sigmoïde. C'est le cas pour la plupart des drupes (pêche, cerise, abricot) et des fruits composés comme l'ananas et la figue. Le raisin, le cassis et la framboise présentent également ce modèle de développement. Cette croissance triphasique possède deux phases de croissance rapide séparées par une phase de croissance lente. De plus, les durées de développement du fruit peuvent être très variables, de trois semaines pour la fraise à 60 semaines pour l'orange. Les vitesses de croissance peuvent être calculées à partir d'un modèle mathématique adapté à chaque type de profil d'évolution.

La croissance est liée au développement du fruit qui est divisé en trois phases caractérisées à l'aide d'observations cytologiques et qui parfois se superposent (Pabon-Mora et Litt, 2011):

- la phase de division cellulaire,
- la phase d'expansion cellulaire,
- la phase de maturation.

La phase de division cellulaire correspond à la période où les cellules se divisent rapidement dans le fruit après pollinisation. Sa durée, calculée à partir de la fécondation varie d'une espèce végétale à l'autre (Gillaspy et *al.*, 1993). Cette phase peut tout de même être absente dans le fruit, comme observé dans le péricarpe du raisin de Corinthe. A contrario, dans l'avocat, la division cellulaire continue tout au long du développement (Coombe, 1976).

Au cours de la phase d'expansion cellulaire, la taille des vacuoles augmente particulièrement et le volume cytoplasmique diminue. Ce phénomène est induit par une accumulation des sucres et acides organiques dans la cellule permettant alors une entrée d'eau qui va exercer une pression dite de turgescence sur les parois. Les cellules convertissent la pression de turgescence en croissance en régulant le dépôt et la modification des composants de la paroi cellulaire (Braidwood et *al.*, 2014). Cette période d'expansion cellulaire peut durer plusieurs semaines comme chez la tomate (Pabon-Mora et Litt, 2011) et peut également se superposer à la phase de maturation comme chez le raisin, où elle débute au moment de la véraison (lorsque la baie commence à changer de couleur) (Ollat et *al.*, 2002; Deluc et *al.*, 2007). Ainsi, la taille finale du fruit est principalement régie par trois composantes, le nombre de cellules, la densité cellulaire et le volume cellulaire (Roch, 2018).

La maturation est caractérisée pour la majorité des fruits par un ramollissement des tissus, une modification de couleur et un changement dans la composition en composés non volatils et volatils qui rendent le fruit attractif et savoureux pour les animaux. La coloration est induite par une dégradation des chlorophylles associée à une accumulation de caroténoïdes comme le lycopène pour la tomate, ou d'anthocyanes comme la pélagonidine-3-glucoside pour la fraise. Les activités de certaines protéines interviennent dans la modification des parois cellulaires et donc dans la texture du fruit. La pectine méthyl-estérase (PME) déméthyle les pectines et facilite ainsi l'action de la polygalacturonase (PG) qui dépolymérise et solubilise les pectines. L'action d'autres enzymes comme la β -galactosidase et les β -galactanases provoque la porosité des parois. En clivant les résidus galactose des pectines elles augmentent la porosité et donc facilitent l'accès à d'autres enzymes comme la PME et la PG. Enfin les xyloglucanes endotransglycosylases (XET) contribuent au relâchement des

parois en intervenant dans le clivage du réseau cellulose/hémicellulose (Morot-Gaudry et *al.*, 2017a).

Enfin, le goût savoureux des fruits est généralement associé à une diminution des teneurs en acides organiques comme l'acide tartrique, le malate et le citrate (Pillet, 2011) et une augmentation de celles des composés aromatiques et des sucres (glucose, fructose et saccharose) majoritairement importés depuis les feuilles et/ou issus de la dégradation de l'amidon. D'autres composés solubles s'accumulent dans le fruit mûr (Coombe, 1976), comme des sucres-alcools (inositol), des acides aminés, des esters, des composés phénoliques, des vitamines, des glycoalcaloïdes, des terpènes et des ions minéraux (principalement potassium (K^+), chlorure (Cl^-), sulfate (SO_4^{2-}), phosphate (PO_4^{2-}), calcium (Ca^{2+}) et magnésium (Mg^{2+})). En plus des parois mentionnées plus haut, des lipides et des protéines contribuent à la structure et au fonctionnement des cellules. L'ensemble des processus impliqués dans le développement du fruit, de la division cellulaire à la maturation, sont sous le contrôle de différents facteurs hormonaux et génétiques (Roch, 2018).

I.2.3.2. Régulation hormonale du développement des fruits

La mise à fruit est généralement associée à l'action de trois types d'hormones, les auxines, les gibbérellines et les cytokinines. La teneur de cytokinines augmente dans l'ovaire dès la pollinisation. Ces hormones jouent un rôle dans la stimulation de la division cellulaire et favorisent la synthèse de l'auxine (McAtee et *al.*, 2013; Beauvoit et *al.*, 2018). L'auxine est synthétisée dans les ovules lors de la fécondation et est ensuite transportée dans le péricarpe où elle induit l'activation de la biosynthèse des gibbérellines et entraîne ainsi la croissance du fruit via l'expansion cellulaire (de Jong et *al.*, 2011; Carrera et *al.*, 2012). Elle contrôle également la division cellulaire lors de la mise à fruit. De plus, l'acide indole-3-acétique, une auxine, serait impliqué dans la synthèse de l'invertase acide soluble qui peut induire la croissance du fruit d'aubergine (Lee et *al.*, 1997). Tandis que les taux d'auxines, de cytokinines et de gibbérellines augmentent pendant cette période, les niveaux d'éthylène et d'acide abscissique diminuent (Vriezen et *al.*, 2008). En parallèle, des études fonctionnelles ont permis de montrer que le facteur de réponse à l'auxine de la tomate (SIARF7) contrôlait en partie la signalisation de l'auxine et de la gibbérelline pendant la mise à fruit et le développement de la tomate. En effet, lorsque celui-ci subit une mutation, il provoque le développement de fruits parthénocarpiques dont l'aspect morphologique est similaire à celui des fruits induits par la gibbérelline et les auxines pendant la croissance du fruit (de Jong et

al., 2009, 2011; Azzi et *al.*, 2015). D'ailleurs, chez de nombreuses espèces, l'application exogène de ces hormones peut entraîner la parthénocarpie (Joldersma et Liu, 2018).

L'initiation de la maturation du fruit, à savoir le moment où le fruit est prêt à subir le processus de mûrissement, serait principalement contrôlé par deux types d'hormones, les auxines et les cytokinines. En effet, l'étude du mutant inhibiteur de la maturation de la tomate (*rin*) pour lequel les fruits ne mûrissent pas, présente des niveaux plus élevés d'auxine et de cytokinines dans les stades de début de coloration du fruit (McAtee et *al.*, 2013). Chez le pommier, une concentration élevée d'auxines est maintenue lors de la maturation grâce à la suppression d'un gène MADS-box de type *rin-like*, ce qui a pour conséquence l'inhibition de la maturation des fruits (Schaffer et *al.*, 2013). De plus, le retrait des akènes chez la fraise provoque la maturation précoce du réceptacle avec accumulation accélérée d'anthocyanes mais cette maturation peut être stoppée par l'ajout d'auxine exogène (Given et *al.*, 1988).

Le mûrissement des fruits et les changements biochimiques et physiologiques qui l'accompagnent sont principalement influencés par l'acide abscissique et l'éthylène. Le mûrissement chez les fruits climactériques comme la tomate, la banane ou la pomme est généralement associé à la production d'un pic d'éthylène et de respiration. Les études sur le mutant de tomate *rin*, qui présente un défaut de maturation, ont permis d'observer un déficit de production d'éthylène ainsi qu'une réponse diminuée à l'application exogène de celui-ci. Ce déficit bloquerait également l'accumulation des caroténoïdes et le ramollissement du fruit (Morot-Gaudry et *al.*, 2017a). Pour les fruits non climactériques comme le raisin et les agrumes, la teneur en éthylène est constante mais très faible, l'acide abscissique et les brassinostéroïdes jouent un rôle important dans le contrôle de la maturation du fruit et en sont les déclencheurs (Symons et *al.*, 2006; Fortes et *al.*, 2015). Cependant, l'éthylène jouerait un rôle dans l'augmentation de la taille des fruits, la diminution de leur acidité et l'accumulation des anthocyanes chez les fruits non climactériques comme montré chez les baies de raisin (Chervin et *al.*, 2004). L'ensemble de ces hormones, auxine, éthylène et l'acide abscissique est nécessaire à la maturation des fruits climactériques et non climactériques en interaction avec de nombreux facteurs de transcription et avec des modifications épigénétiques (Giovannoni et *al.*, 2017).

I.2.3.3. Fruits climactériques et non climactériques

La différenciation entre les fruits climactériques et non climactériques se base généralement sur les processus de maturation qui incluent la respiration du fruit ainsi que sur

la production d'éthylène (Paul *et al.*, 2012). Cependant, cette classification et description de fruits climactériques et non climactériques est discutée car, la quantité d'éthylène synthétisée et l'intensité de la crise respiratoire pendant le mûrissement varient considérablement selon les fruits climactériques (Mikol-Segonne, 2015). Par ailleurs, il a été montré que l'éthylène est également impliquée dans le mûrissement de certains fruits non climactériques (Paul *et al.*, 2012; Dong *et al.*, 2014), bien que la régulation moléculaire de la maturation de ces fruits et la relation entre l'éthylène et les fruits non climactériques ne soit pas toujours claire.

La composition du fruit permet aussi, dans une certaine mesure, de séparer ces deux groupes de fruits. Osorio *et al.* (2012) avaient déjà suggéré que la régulation de la synthèse de l'amidon pourrait permettre d'expliquer la différence entre les fruits climactériques et non climactériques, en les comparant autour du début de la période de croissance. Les fruits climactériques seraient donc plus riches en certains sucres neutres qui composent la paroi cellulaire et en amidon (Roch, 2018). Pourtant, certains travaux menés par Berüter (1985); Cordenunsi et Lajolo (1995); Biais *et al.* (2014); Mesa *et al.* (2016) ont montré que l'amidon est retrouvé en teneur plus élevée chez certains fruits climactériques tels que le kiwi, la pomme, la poire, la tomate ou encore la banane avant le début de la maturation et très peu chez d'autres (l'aubergine (Makrogianni *et al.*, 2017), le concombre (Davies et Kempton, 1976), ou juste en début de développement pour la fraise (Moing *et al.*, 2001). De même, Gross et Sams (1984) et Roch (2018) ont montré que les teneurs en glucose, arabinose et fructose pariétaux qui caractérisent les fruits climactériques sont généralement plus élevées que chez les fruits non climactériques, notamment chez la pomme et la pêche. Par contre, le kiwi présente parfois des valeurs proches des fruits non climactériques. De plus, pour la pomme et le kiwi, lorsque l'amidon augmente, les concentrations en sucres neutres et en cellulose diminuent puis ré-augmentent lorsque l'amidon commence à se dégrader. Pour le kiwi également, il existerait un compromis ou «trade-off» entre la synthèse des polymères des parois cellulaires et celle de l'amidon pour soutenir la crise respiratoire des fruits. Ces éléments suggèrent que les fruits climactériques se distinguent par une accumulation plus importante de certains types de polysaccharides des parois et d'amidon. Ces polymères sont ensuite dégradés massivement pendant le mûrissement, une partie de l'énergie libérée pouvant être dissipée via des oxydations non phosphorylantes (Colombié *et al.*, 2017). Le caractère climactérique des fruits pourrait donc être lié à la nature des composés accumulés pendant la phase de croissance du fruit, bien avant le déclenchement de la crise climactérique dont l'orchestration par l'éthylène est bien connue (Paul *et al.*, 2012).

Jadis, le safoutier était appelé «prunier», en référence à la ressemblance des safous avec les fruits du vrai prunier (Kabantu et Tshiombe, 2011). Actuellement, il est désigné sous différentes appellations vernaculaires spécifiques à chaque pays: Atangatier au Gabon, prunier au Cameroun, NSafouen en République Démocratique du Congo, Safuà à Sao Tomé. Les termes safoutier (arbre) et safou (fruit) constituent également des appellations francisées conventionnellement utilisées dans tous ces pays (Kengue, 1990). En anglais, il est appelé «African plum tree» (prunier d’Afrique), «African pear tree» (avocatier d’Afrique), «African black pear», «Bush butter tree», en référence, à sa richesse en acides gras et son exploitation à l’état sauvage; à la ressemblance de ses fruits à ceux du prunier et de l’avocatier (Kengue, 2006). Au Cameroun, les noms locaux diffèrent selon les dialectes: *Assa* (Bassa, Boulou, Ewondo); *Kiyom* (Bafia); *Youom* (Bamoun); *Tchou* (Bangangté); *Ché* (Bafang); *Sas* (Bakoko); *Sao* (Bakwéri, Douala); *Séné* (Pygmée Baka) (Eyog Matig et al., 2006).

I.2.4.2. Position taxonomique

La position systématique du safoutier est la suivante Todou (2015):

Règne: Végétal

Sous-Règne: Trachéobionta

Super-Embranchement: Spermaphyta

Embranchement: Angiospermes (Magnoliophyta / Spermaphytes à fleurs)

Classe: Dicotylédones (Magnoliopsida)

Sous-classe: *Rosidae*

Ordre: *Sapindales* (*Rosidae*)

Famille: *Burseraceae*

Genre: *Dacryodes*

Espèce: *Dacryodes edulis*. (G.Don) H.J.Lam (1932).

Dacryodes edulis appartient donc à la famille des *Burseraceae* et est connu aussi sous plusieurs synonymes tels *Pachylobus edulis* G. Don (1832), *Canarium edule* Hook. (1849), *Pachylobus saphu* Engl. (Engl.) (1896) et *Pachylobus edulis* G. Don var *sylvestris* A. Chev (1916) (Chevalier, 1916; Aubréville, 1962).

Selon Okafor (1983), il existe chez *D. edulis* deux variétés, dont *D. edulis* var. *edulis* (type cultivé) et *D. edulis* var. *parvicarpa* (type sauvage). Cette délimitation était basée sur les dimensions des fruits et l’architecture de l’arbre. Ce qui justifie l’assertion de Onana (2008) qui estimait que la clé utilisée pour distinguer une nouvelle variété au sein de *D. edulis* serait

basée sur les caractères horticulturaux. Par contre, Silou et *al.* (2002) ont classé les espèces de *Dacryodes edulis* d'Afrique Centrale en trois types: Type I, arbres à petits fruits (poids < 30 g); Type II, arbres à fruits de taille moyenne (poids entre 30 et 60 g); et Type III, arbres à fruits de grande taille (poids > 70 g). La même classification a été suggérée par Ondo-Azi et *al.* (2009) sur les safoutiers de Franceville au Gabon. En plus de la taille du fruit, d'autres critères de classification tels que la couleur de la peau (épicarpe) et de la pulpe (mésocarpe), l'uniformité de la couleur de l'épicarpe à pleine maturité et le niveau d'acidité ont été ajoutés par Ndingeng et *al.* (2008). Ils ont fait valoir que l'espèce pouvait être classée en 9 groupes avec un groupe d'espèces non classifiées en utilisant leurs critères. Des études menées au Nigeria puis au Congo (Silou et *al.*, 2000; Ondo-Azi et *al.*, 2017) ont conduit à classer les safous en fonction de leur masse en trois grandes catégories (petit, moyen et grand). Les valeurs produites étaient < 20 g, 20-40 g et > 40 g pour le Nigeria et < 30 g, 30-70 g et > 70 g pour le Congo. Ces résultats illustrent la complexité de la classification des safoutiers en utilisant les caractéristiques morphologiques de leurs fruits. L'analyse de la structure génétique par Todou et *al.* (2013) a montré que ces caractères ne se reflètent pas au niveau génétique. Par conséquent, bien que les variations s'observent au niveau des caractères végétatifs, au niveau des organes de reproduction et sur le comportement phénologique des arbres, aucune délimitation tranchée justifiant une séparation variétale au sein de *D. edulis* n'a été prouvée par les analyses génétiques (Todou et *al.*, 2013; Tchinda et *al.*, 2016).

I.2.4.3. Description du fruitier

I.2.4.3.1. Caractères généraux du genre *Dacryodes*

Le genre *Dacryodes* appartient à la famille des Burseracées qui compte 18 genres groupés en tribus et sous-tribus (Weeks et *al.*, 2005). Les espèces de cette famille sont des arbres ou des arbustes natifs des régions tropicales d'Afrique, d'Asie et d'Amérique, à tendance gynodioïque. Elles se caractérisent par des résines dont des triterpénoïdes et des huiles essentielles présentes dans le tissu végétal (Cronquist, 1981; Todou, 2015). Arbres moyens à grands avec ou sans contreforts à la base, rhytidome se détachant en plaques plus ou moins épaisses de formes irrégulières. Les *Dacryodes* sont des arbres dioïques avec des inflorescences en panicules tomenteuses axillaires parfois terminales. Les fruits sont drupacés de formes très variées (globuleuse, oblongue, conique, elliptique ou ovoïde) avec une seule graine ou rarement deux. Les feuilles sont généralement alternes, en spirale et composées imparipennées, souvent à longs pétioles, entières à dentées (Kengue, 2002).

I.2.4.3.2. Caractères généraux de *Dacryodes edulis*

D'après Kengue (2002), le nombre de chromosomes chez *Dacryodes edulis* est de $2n = 40-42$. Les informations relatives aux mensurations de ce fruitier et de ses fruits varient souvent d'un auteur à un autre. Ainsi, Chevalier (1916) rapporte que le safoutier peut avoir jusqu'à 50 mètres de hauteur, lorsqu'il pousse en milieu forestier où il est livré à la compétition avec d'autres arbres. Kengue (2002) situe la hauteur de l'arbre à 30 mètres, Anegbeh et *al.* (2005) entre 4 et 22 mètres, et Kinkéla et *al.* (2006) entre 8-12 mètres de hauteur. Selon Todou (2015) son fût va jusqu'à 70-90 cm de diamètre tandis que Kengue (1990) le situe même à 105 cm de diamètre (Fig. 2).



Fig. 2. Arbre fructifère de *Dacryodes edulis* (Anonyme 4, 2021)

La cime du safoutier est hémisphérique, profonde à feuillage dense. Son fût est court à base cylindrique à légèrement conique. L'écorce est grise et s'exfoliant en plaques épaisses de forme irrégulière en tranche rouge à brunâtre-rose, exsudant une résine blanchâtre à odeur de térébenthine. Les jeunes feuilles sont rouges. Les feuilles sont alternes et groupées en bouquets aux extrémités des rameaux, composées imparipennées avec 1-2 paires de pseudo-stipules souvent caduques sur le pétiole, 5-8 paires de folioles, limbes oblongs à elliptiques mesurant jusqu'à 20 x 7 cm. Leurs sommets sont acuminés et les bases sont asymétriques, pubescentes ou glabres, coriaces ou papyracés (Eyog Matig et *al.*, 2006) (Fig. 3).

Les travaux de Hutchinson et Dalziel (1937), Aubreville (1962), Bourdeaut (1971) et Kengue (1990) montrent que le safoutier est une espèce gynodioïque avec 3 types de fleurs réparties sur 2 types d'arbres:

- des arbres femelles portant exclusivement des fleurs femelles, sexe constant au fil des ans et durant toute la vie de la plante.
- des arbres portant à la fois des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites dans des proportions variables d'un individu à un autre et d'une année à l'autre.

Les arbres femelles assurent l'essentiel de la production. Les arbres ayant une forte proportion de fleurs hermaphrodites ont aussi une production satisfaisante. Ceux ayant une forte proportion de fleurs mâles ont une production très aléatoire et leur rôle se limite à la production du pollen nécessaire aux arbres femelles pour leur fructification (Kengue, 1990).

Les safoutiers sont donc unisexués, femelles ou bisexués mâles et hermaphrodites. Leurs inflorescences sont axillaires en panicules de cymes bipares sur les rameaux feuillés. Les fleurs sont brun-rougeâtres, unisexuées ou hermaphrodites, trimères; 3 sépales libres; 3 pétales libres; 6 étamines, 6 staminodes dans les fleurs femelles; disque charnu et annulaire pistil à ovaire biloculaire, pistillode à ovaire rudimentaire dans les fleurs mâles (Eyog Matig et *al.*, 2006) (Fig. 4).



Fig. 3. Feuille de *Dacryodes edulis*. A: Rameau florifère, B: portion de feuille montrant les nervures avec des poils étoilés (Kengue, 2002).



Fig. 4. Inflorescence femelle du safoutier (Poligui, 2014)

Les fruits sont des drupes (fruits charnus) oblongues à ellipsoïdes, ou subglobuleuses, roses, puis bleu-sombre à maturité, atteignant 4-12 (-15) cm × 3-6 cm (Todou, 2015). La pulpe entoure un noyau à tégument lisse, mince et membraneux. Les safous sont monospermes. La graine est unique à 2 cotylédons palmatisés, 5 segments charnus par cotylédon (Eyog Matig et *al.*, 2006) (Fig. 5). Mais on rencontre parfois des fruits contenant deux noyaux. Dans ce cas, les deux noyaux ont chacun sa face centrale tournée vers l'autre. Cette disposition montre qu'ils sont toujours issus d'ovules contenus dans 2 loges carpellaires différentes. On peut penser qu'après la pollinisation il existe une compétition entre les ovules de la même loge d'une part, et d'autre part entre les ovules fécondés de différentes loges carpellaires. La graine, de couleur beige ou vert clair est formée de deux cotylédons divisés chacun en 5 lobes dont un lobe central et 2 lobes latéraux digités 2 à 2 de part et d'autre. La forme varie comme celle des fruits, mais elle a toujours une face aplatie du côté où se trouvent les pétioles cotylédonaires. A maturité, la graine, présente déjà une radicule longue d'environ 2 cm. Il n'y a aucune relation de proportionnalité entre la taille ou le poids du fruit et la taille ou le poids de la graine. En d'autres termes, un fruit de grande taille peut renfermer une graine de très petite taille (Kengue, 2002).



Fig. 5. Graine de safou (fruit de *Dacryodes edulis*) (Mapon, 2018)
 A: graines entières; B: Coupe longitudinale du fruit et de sa graine

I.2.4.4. Ecologie du fruitier et multiplication

Dans son aire de culture, *Dacryodes edulis* s'adapte très facilement à de nombreux types d'écosystèmes, mais aussi aux sols pauvres (Mulumba, 2007). Il pousse aussi facilement derrière les cases, même sans avoir été planté par l'homme, au milieu des ordures ménagères jetées dans l'arrière-cour de l'habitat. Cette plante extrêmement plastique, s'adapte et pousse dans une gamme variée de conditions climatiques (Iloamaeke et *al.*, 2016). Isseri (1998), a rapporté que les températures annuelles moyennes favorables au développement du safoutier, dans le contexte du Cameroun, étaient comprises entre 23 et 25 °C, correspondant à la zone partant de la vallée du Ntem jusqu'à l'escarpement de Ngaoundéré. Par ailleurs, il a relevé qu'au niveau de la zone agro-écologique des Hauts Plateaux de l'Ouest où la température moyenne annuelle se situe autour de 20 °C, la croissance est très lente et l'entrée en production des safoutiers est tardive (cinq à sept ans). Par contre, selon le même auteur, pour les zones de Kribi, Douala et Limbé situées au bord de l'océan Atlantique (avec des précipitations moins favorables) où les températures moyennes annuelles sont de l'ordre de 26 °C, la croissance végétative prend le pas sur la fructification et rend peu rentable l'exploitation du safoutier. La pluviométrie idéale se situe entre 1 400 et 2 500 mm (Kengue, 1990; 2002). Ainsi, grâce à cette plasticité écologique, *D. edulis* se développe aussi bien en basse altitude depuis le niveau de la mer qu'à une altitude de 1 000 m.

La combinaison des exigences climatiques (température, précipitations) et édaphiques (sols) pour la croissance et le développement du safoutier permet d'obtenir pour le cas du Cameroun une carte phytogéographique décrite par Isseri (1998) présentant trois zones ou aires de production de safou:

- la première est la zone où tous les facteurs sont favorables. Dans ce cas, on peut citer les localités telles que Njombé, Loum, Mbanga et Manjo (toutes situées dans le Département du Moungo), Makénéne (située dans la zone de savanes périforestières du Mbam), Yaoundé (dans la zone de forêt dégradée), Obala et Sa'a (dans la zone de savanes périforestières de la Lékié);
- la deuxième zone de production regroupe tous les secteurs où deux des trois facteurs sont favorables. Il s'agit d'une bonne partie de la région des hauts plateaux de l'Ouest, en particulier l'ancien département de la Mifi, le département des Bamboutos, et les parties basses de la région du Nord-Ouest;
- la troisième zone de production, moins importante que les deux premières, est constituée des secteurs où seul un des trois facteurs est favorable. Il s'agit en particulier des régions sableuses le long de la côte atlantique de Douala, Limbé et Kribi (Fig. 6).

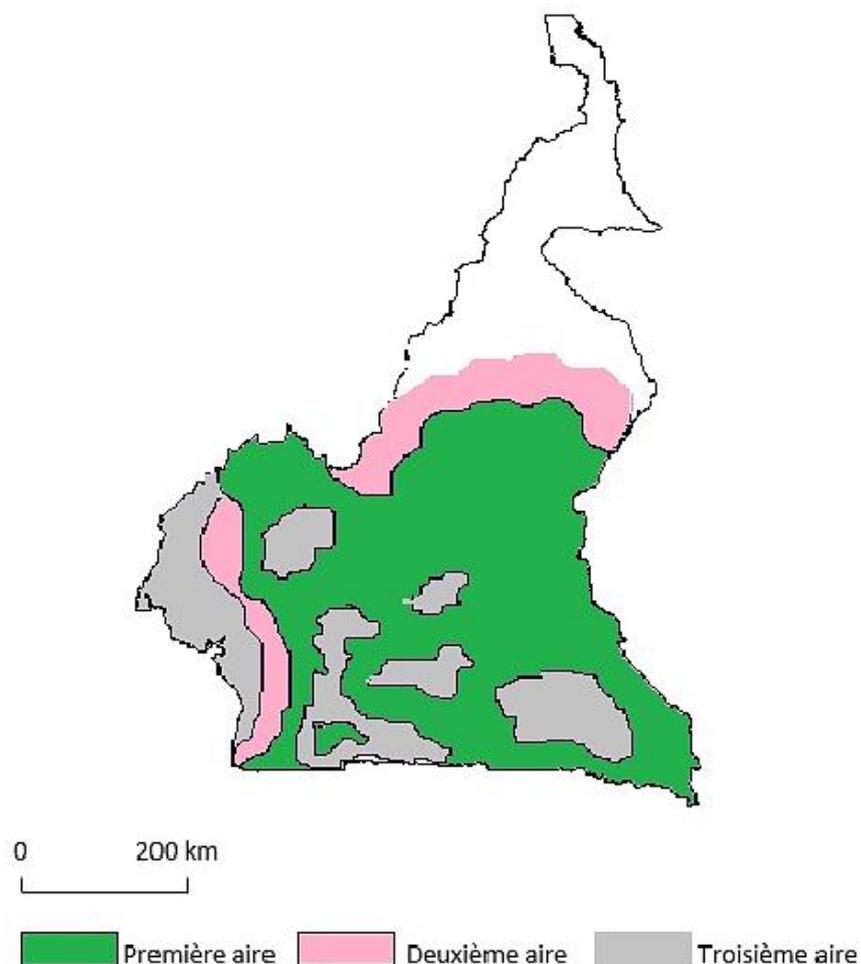


Fig. 6. Aire de répartition de *Dacryodes edulis* au Cameroun (Isseri, 1998).

D'après les travaux de Tchotsoua et Mapongmetsem (1997), le safoutier présente un développement optimal dans les zones forestières et les savanes périforestières comprises entre 1°40'N et 8° N. C'est l'aire la plus étendue qui couvre partiellement ou totalement 8 des 10 régions que compte le pays (Isseri, 1998). C'est la principale zone de production. Dans certaines zones comme la région des Hauts Plateaux de l'Ouest fortement agricoles, l'activité humaine explique la forte présence du safoutier malgré les conditions naturelles pas toujours favorables. A contrario, la vaste zone forestière de l'Est Cameroun se caractérise par des faibles densités du safoutier, malgré les conditions climatiques et édaphiques relativement favorables. Le faible développement de l'activité agricole et les habitudes alimentaires d'une population éparse caractérisée par une économie de subsistance, expliquent cette situation. Dans le plateau de l'Adamaoua et la zone pastorale du Nord-Ouest, l'effet des conditions climatiques et édaphiques défavorables se conjugue à la vocation pastorale et au nomadisme des populations pour expliquer le faible développement de la culture du safoutier.

I.2.4.5. Phénologie de *Dacryodes edulis*

Le safoutier pousse dans une gamme variée de conditions de sol et de climat, son comportement phénologique varie d'un endroit à un autre en rapport avec les paramètres locaux de climat et de sol (Silou, 1994; Anegebeh et *al.*, 2005).

I.2.4.5.1. Croissance et développement

La croissance du safoutier est rythmique et se fait en vagues successives au cours desquelles se mettent en place des organes tels que les feuilles, les bourgeons et les entre-nœuds. Une vague de croissance dure environ deux mois et se fait en cinq stades: le débourrement du bourgeon (10 jours), l'allongement des entre-nœuds (8 jours), la croissance foliaire (10 jours), la maturation foliaire (10 jours) et le repos végétatif (21 jours). Les vagues de croissance sont plus fréquentes chez les jeunes arbres et ont généralement lieu en saison sèche (Kengue, 2002). Sur un même safoutier, les rameaux dans une zone bien délimitée du houppier, peuvent avoir un comportement phénologique totalement différent d'une autre zone. On peut ainsi distinguer une aire en pleine croissance végétative alors que l'autre est complètement en repos. Dans certains cas, une partie de la couronne est en fleur ou en fruit alors que le reste est soit en repos, soit en croissance végétative. Ce phénomène est appelé l'erraticisme (Kengue, 2002). La période juvénile dure quatre à six ans et prend fin avec la floraison suivie de la fructification (Kengue, 1990).

I.2.4.5.2. Floraison et fructification

Dacryodes edulis commence à produire entre cinq et six ans après la mise en champs (Omogbai et Ojeaburu, 2010). Certains individus sont précoces et d'autres tardifs, par rapport à la floraison et la fructification (Awono et *al.*, 2008). La floraison du safoutier est initiée à la base de l'aisselle des feuilles et des rameaux (floraison axillaire). Le bourgeon apical reste végétatif pour assurer la croissance ultérieure. La floraison du safoutier est étalée et dure environ un mois par arbre et trois mois pour la population totale des arbres. Les arbres mâles fleurissent chaque année, tandis que les arbres femelles observent un à trois ans de repos de production (phénomène d'alternance et d'irrégularité de production), du fait de l'épuisement de leurs réserves après la production des fruits. Une forte production entraîne forcément l'épuisement des réserves nécessaires à l'initiation florale. L'arbre ayant besoin d'un temps plus ou moins long qui peut aller d'une à trois années en fonction de sa vigueur végétative initiale pour se reconstituer, la disponibilité des éléments nutritifs nécessaires à cette reconstitution est un facteur déterminant. Ainsi, un safoutier qui pousse sur un sol épuisé sera plus alternant que celui qui pousse sur un sol riche (Kengue, 2002).

La floraison chez *D. edulis* intervient généralement après deux mois de saison sèche, au moment où les arbres évoluent dans des conditions de stress hydrique. Contrairement à d'autres espèces pérennes tels que le caféier et les agrumes chez lesquelles la floraison est déclenchée par un apport d'eau après un stress hydrique, le safoutier fleurit dès que le seuil de stress hydrique est atteint, sans attendre le retour des pluies ou l'apport d'eau par arrosage. Ainsi, au Cameroun la floraison débute généralement vers fin décembre dans la région climatique du Littoral-Sud-Ouest (zone de forêts denses humides à pluviométrie monomodale (zone IV)), vers fin janvier dans la région du Centre-Sud (zone de forêts humides à pluviométrie bimodale (zone V)), et un peu plus tard vers fin février dans la région des Hauts Plateaux de l'Ouest (zone des Hauts Plateaux de l'Ouest (zone III)). Les deux floraisons observées par an exclusivement dans la région de climat bimodale, confirment le rôle que joue le stress hydrique dans la mise à fleur du safoutier) (Kengue, 2002).

La pollinisation du safoutier est principalement effectuée par les insectes, notamment *Apis mellifera andansonii* (Poligui, 2014) et *Meliponula erythra* (Tchuenguem et *al.*, 2001). Un éclaircissement suffisant des houppiers des arbres permet non seulement un meilleur butinage par les insectes, mais évite une humidité susceptible de favoriser les maladies cryptogamiques (Mouaragadja et Mbatchi, 1994). Au terme de la floraison, les fleurs disparaissent progressivement et cèdent la place aux jeunes fruits. *D. edulis* est à reproduction sexuée

essentiellement allogame et la multiplication par semis induit une descendance à forte variabilité (Youmbi, 2000). Cette allogamie est obligatoire aux pieds femelles du fait de la séparation des sexes. Pour les arbres portant des fleurs hermaphrodites, Kengue (2001) a par contre montré qu'il n'existe aucune barrière d'incompatibilité entre le pollen et le stigmate de la même fleur et qu'il existe une autogamie facultative chez ce fruitier. Il existe également des cas de développement parthénocarpique des safous (Kengue, 1990; Anebeh et *al.*, 2005). Ainsi, certains safoutiers ont la particularité de produire exclusivement ou essentiellement des fruits sans graines. De tels arbres représentent certes un faible pourcentage, mais il s'agit d'un caractère constant qui se répète au cours des saisons successives. Pour certains d'entre eux, les fruits restent longtemps sur l'arbre sans acquérir la couleur qui caractérise la maturité. D'autres par contre mûrissent partiellement sur une moitié latérale ou sur un pôle, soit le pôle du pédoncule, soit le pôle opposé. En conséquence, la pulpe entière ou la partie non mûre ne se ramollit pas à la cuisson. D'autres enfin, bien que ne renfermant pas de graine mûrissent parfaitement. C'est parmi ces fruits sans noyau que se rencontrent les plus gros safous.

D'après Dumas et *al.* (1984), une activation d'origine variée n'entraînant pas nécessairement une fécondation est susceptible de déclencher une évolution d'un ovaire en fruit. Il s'agirait en fait d'une substitution aux processus usuels de reproduction sexuée, d'un mécanisme qui n'implique ni fécondation, ni recombinaison génétique. La nature du stimulus qui intervient dans l'activation du sac embryonnaire n'est pas bien connue, mais il pourrait s'agir:

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

La formation de fruits dépourvus de graines peut avoir 3 déterminismes possibles (Rivals, 1980):

- existence de gènes particuliers entraînant une forte teneur en certaines hormones dans la fleur;
- activation par les grains de pollen sans fécondation effective, soit par suite d'un avortement prématuré de graines, soit par suite d'incompatibilité génétique;
- les conditions de l'environnement.

Dès la nouaison, la croissance du fruit est très rapide. Selon Kengue (2002), le fruit atteint sa taille maximale au bout de sept semaines, alors qu'il faut attendre deux mois environ pour voir apparaître les premiers signes de maturation pour les individus les plus précoces. Le fruit arrive à maturité cinq mois après la floraison (Omokhua et al., 2009). Mais sur une même inflorescence fructifère portant des fruits d'âge différents, le mûrissement se fait de façon successive, en commençant par les premiers formés. Ces étalements de la floraison, de la fructification et de la maturité des fruits, permettent non seulement de trouver le safou toute l'année dans les plus grands marchés du Cameroun et de l'Afrique centrale, mais aussi d'alimenter des échanges réciproques entre les différentes régions du Cameroun d'une part et d'autre part les différents pays de l'Afrique centrale (Awono et al., 2002).

I.2.4.6. Typologie des fruits de *Dacryodes edulis*

Les fruits de *Dacryodes edulis* se caractérisent par une extrême diversité de formes, de dimensions (longueur, largeur, volume, masse, épaisseur et masse de la pulpe, gravité spécifique et rapport de la masse de pulpe / la masse du fruit), de couleur et de goût. La couleur de l'épicarpe peut être bleue, bleu violacé, verdâtre, bleu panaché de rose ou de blanchâtre. Le mésocarpe, pulpe comestible du fruit, peut être rose, blanchâtre, verdâtre ou jaunâtre (Ndindeng et al., 2012b) (Fig. 7).

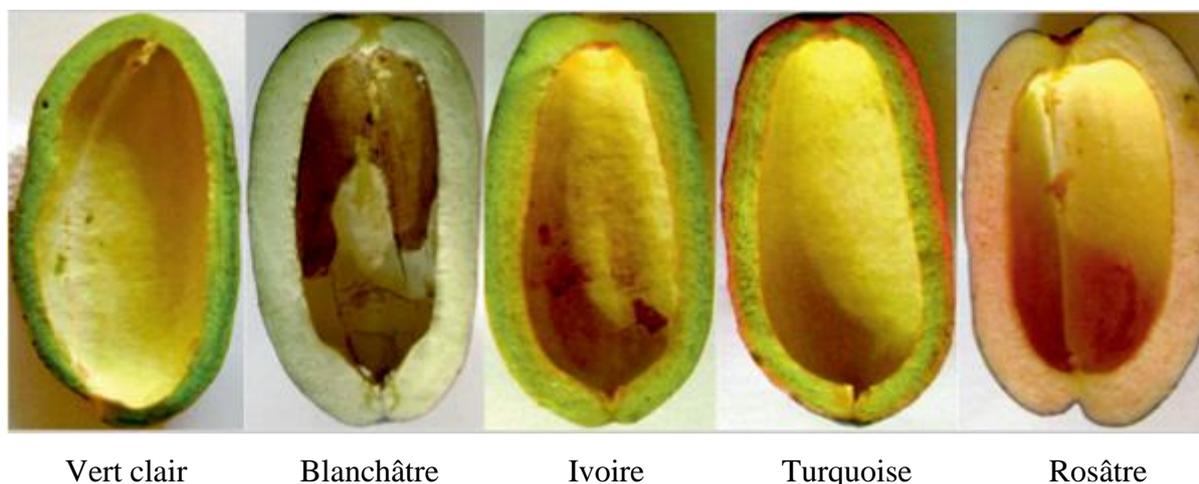


Fig. 7. Différentes couleurs du mésocarpe de safou (fruit de *Dacryodes edulis*) à maturité (Ndindeng et al., 2012b).

Les safous sont des fruits charnus et comme tout fruit de ce type, leur mise en place comprend trois étapes distinctes, à savoir la nouaison, le développement et la maturation. D'après Giovannoni (2001 et 2004), le mûrissement des fruits est considéré comme une

procédure dans laquelle la physiologie et la biochimie de l'organe est progressivement déformée pour influencer l'apparence, l'arôme, la texture, la saveur et le goût. En fonction des mécanismes de régulation qui sous-tendent le processus de maturation, les fruits sont divisés en deux groupes:

- les fruits climactériques tels que la pomme, la poire, la tomate, le melon, la mangue, l'avocat et la banane. Ils sont caractérisés par une augmentation de la respiration et la production d'une importante quantité d'éthylène liée au mûrissement;
- les fruits non climactériques, comme le raisin, l'orange, l'ananas et le safou, sont définis par l'absence de pic respiratoire lié à l'éthylène (Cherian et *al.*, 2014).

Les safous étant des fruits non climactériques, ils ne peuvent pas mûrir après récolte. Ils ne présentent pas de synthèse auto-catalytique d'éthylène ni de crise respiratoire. L'éthylène accélère leur sénescence d'autonomie de maturation et le taux de respiration évolue relativement peu et a même tendance à diminuer. Ils sont donc en opposition aux fruits climactériques, dont le processus de maturation se caractérise par une émission autocatalytique de l'éthylène associée à une crise respiratoire (ou crise climactérique). Une fois la capacité à répondre à l'éthylène acquise, ils ont la propriété d'autonomie de maturation (Mbéguié-A-Mbéguié, 2013).

I.2.4.7. Caractéristiques physico-chimiques des fruits de *Dacryodes edulis*

L'aspect physico-chimique des fruits de *Dacryodes edulis* est le domaine le plus étudié, avec des résultats de recherche les plus avancés (Ucciani et Busson, 1963; Tchendji et *al.*, 1981; Soulier, 1987; Youmbi, 1991; Silou et *al.*, 1991; Kapseu et Tchiegang, 1994; Kadji et *al.*, 2016).

I.2.4.7.1. Caractéristiques physiques

Les caractéristiques morphologiques des fruits de *Dacryodes edulis* étudiées sur des échantillons à grande échelle du Cameroun, du Gabon et du Nigeria, ont montré une large variabilité (Waruhiu et *al.*, 2004; Ondo-Azi et *al.*, 2009) qui seraient liées aux conditions pédo-climatiques et aux facteurs génétiques (Silou, 1994; Anegbeh et *al.*, 2005). Poligui (2014) a également déterminé plus d'une vingtaine de types de fruits au Gabon, différents par la forme, la couleur et la taille (Fig. 8). Par contre, Kengue (1990) avait déjà relevé l'existence d'au moins dix formes caractéristiques des fruits de *D. edulis* trouvés sur le marché camerounais et dont la conformation géométrique peut-être oblongue, ellipsoïde, conique,

ovale, globuleuse, avec des sillons longitudinaux, des épaulements ou des bosselures. Ndindeng et *al.* (2008) quant à eux ont identifié quatorze clones de safou au Cameroun. Cependant, il n'existe aucune diversité variétale entre les safoutiers du Gabon et du Cameroun (Todou et *al.*, 2013).

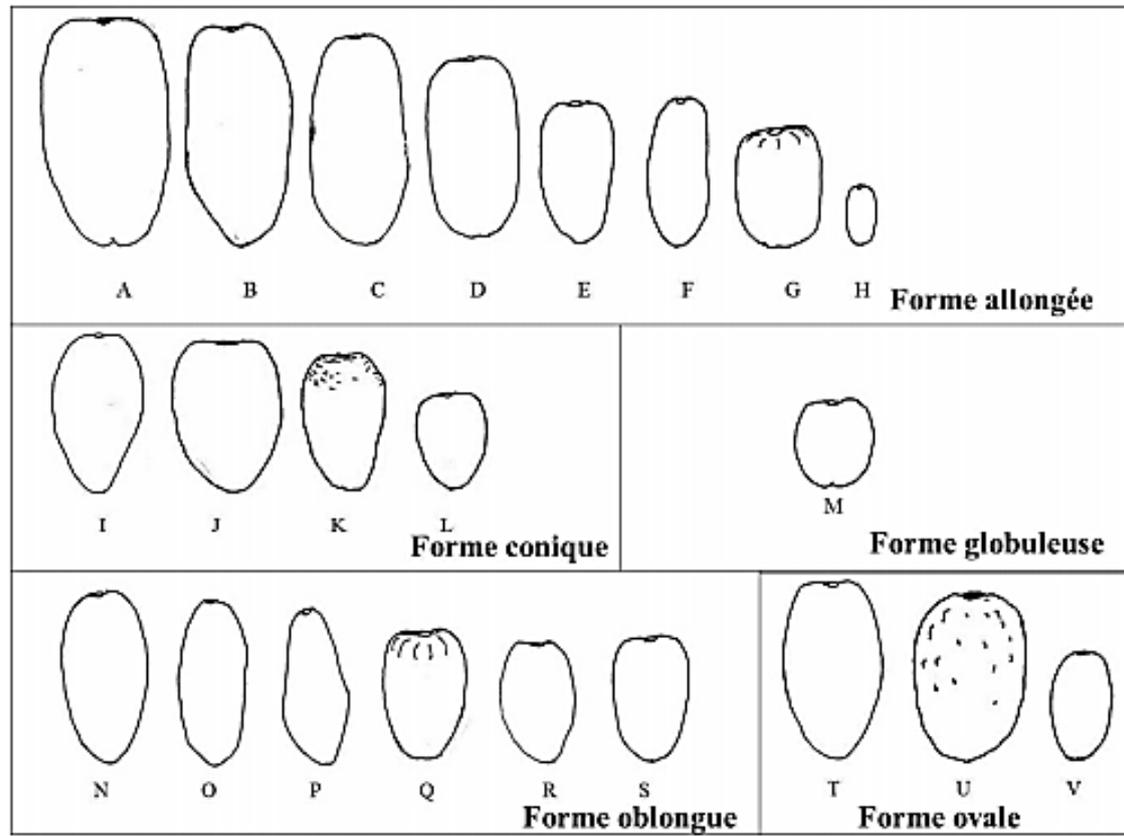


Fig. 8. Diversité morphologique des fruits mûrs de *Dacryodes edulis* (1/4 grandeur nature) (Poligui, 2014).

Kadji et *al.* (2016) dans une étude physico-chimique des propriétés du safou (*Dacryodes edulis*) en Côte d'Ivoire, ont montré que toutes les valeurs des caractéristiques morphologiques (longueur, diamètre, poids, épaisseur) obtenues pour le safou ivoirien (*D. edulis*) étaient en accord avec celles rapportées dans la littérature par Onuegbu et Ihediohanma (2008); Poligui et *al.* (2013); et Youmbi et *al.* (2010).

I.2.4.7.2. Caractéristiques biochimiques

Kapseu et *al.* (1998) ont déterminé les propriétés physico-chimiques des fruits de *Dacryodes edulis* du Cameroun en fonction des zones agro-écologiques. Il en est ressorti une grande variabilité, en ce qui concerne les paramètres morphologiques et chimiques (teneur en eau, en lipide, en triglycérides et en acides gras) de ces fruits. De même, Silou (1994);

Anegbeh et al. (2005) ont montré que les propriétés chimiques du safou dépendent des accessions, des localités, des facteurs pédo-climatiques et génétiques.

Ainsi, la teneur en eau des fruits de *Dacryodes edulis* est élevée et variable, soit 31,27 % et 32,10 % respectivement pour les fruits du Cameroun et du Nigeria (Youmbi et al., 2010); Duru et al., 2012), 43,02 à 46,80 % pour ceux de la Côte d'ivoire (Kadji et al., 2016).

La teneur en protéines varie de 18,66 à 20,20 % (Kadji et al., 2016) en Côte d'ivoire. Celle des safous du Gabon de 14 à 30 % (Poligui et al., 2013), tandis que celle rapportée par Omoti et Okyi (1987) pour les safous nigérien est de 25,90 %. La teneur en protéines du safou est donc moins importante que celle de certains oléagineux comme le soja (40 %) ou l'arachide (30 %). Mais, elle est au moins deux fois plus élevée que celle de la plupart de céréales consommées quotidiennement tels que le maïs (10 %), le sorgho (11 %), le blé (8-11 %) et le riz (8 %).

De même, la composition en acides aminés essentiels (lysine: 6,27 %, histidine: 2,41 %, phénylalanine: 2,97 %, leucine: 9,57 %, isoleucine: 3,87 %, thréonine: 4,39 %, méthionine + cystine: 1,02 %, valine: 3,73 %, arginine: 3,3 %) est fort semblable à celle de l'œuf de poule ou du lait de vache. En outre, la pulpe sèche contient 13,5 à 38 % d'hydrates de carbone, 18 % de fibres, 11 % de cendres. La teneur en fibre (18 %) montre bien que le safou est un aliment qui peut faciliter la digestibilité et le transit intestinal (Kengue, 2002).

La teneur en glucides des fruits du safoutier varie de 14,66 à 17,82 % en Côte d'ivoire (Kadji et al., 2016). Ces niveaux suggèrent que la pulpe est une bonne source de calories. Celle trouvée par Ondo-Azi et al. (2013) dans le safou gabonais est de 30,91 %.

Les fruits de *D. edulis* contiennent un taux élevé de lipides (48,39 à 52,66 %). La pulpe, seule partie comestible du fruit, en est particulièrement riche, ce qui indique que le safou pourrait être une source importante d'huile (Ondo-Azi et al., 2013). Kengue (2002) rapporte que, de la pulpe séchée, on peut extraire 25-49 % d'huile (extraction mécanique) à 40-65 % d'huile (extraction chimique). Par ailleurs, la graine séchée contient 10 à 50 % d'huile (Arisa et al., 2008; Law, 2010). L'huile de safou renferme 35 à 65 % d'acide palmitique, 16 à 35 % d'acide oléique, 14 à 27 % d'acide linoléique et 4 % d'acide stéarique (Omoti et Okyi, 1987; Silou et al., 2002; Ajayi et al., 2006; Kinkéla et al., 2006). La valeur énergétique de 100 g de la pulpe de safou est de 444,7 Kcal (Kengue, 2002).

Les niveaux de fibres brutes (2,70 à 3,13 %) et de cendres (0,83 à 1,40 %) dans les safous sont faibles (Duru et al., 2012; Kadji et al., 2016). D'après les travaux de Kadji et al. (2016) réalisés en Côte d'ivoire, le calcium (531,31-1337,02 mg/kg) est le minéral le plus abondant dans les safous, suivi du potassium (552,39-646,05 mg/kg), du zinc (130,48-136,18)

mg/kg) et de sodium (51,54 à 108,01 mg/kg). Poligui et *al.* (2013) ont signalé des valeurs de 690 mg/kg (calcium) et 80 mg/kg (sodium) dans les safous du Gabon. De même, Omogbai et Ojeaburu (2010) ont rapporté 540,81 à 553,15 mg/kg de potassium et 3,43 à 3,58 mg/kg de fer dans les safous du Nigéria.

Le safou a donc une valeur alimentaire avérée, sa pulpe contient en moyenne, par rapport à la matière sèche, 50 % des lipides, 10 % des protéines, et 27 % des fibres et 10 % des glucides digestibles et apporte, en plus, des minéraux et des vitamines. L'huile extraite de la pulpe de safou est également intéressante sur le plan nutritionnel par la présence de l'acide linoléique (C18:2, ω 6) de 18 à 27 % (acide gras indispensable) et celle de l'acide oléique de 10 à 30 % (Kabantu et Tshiombe, 2011).

I.2.4.8. Importance de *Dacryodes edulis*

I.2.4.8.1. Importance nutritionnelle

L'enquête sur les cultures fruitières dans les exploitations familiales agricoles en zone humide du Cameroun menée par Kuate et *al.* (2006) a révélé que la composition spécifique des vergers bien que variable, indique la présence de quatre espèces majeures (safoutier, oranger, manguier et avocatier) constituant 78 % des plants recensés, et que cette répartition corrobore les préférences exprimées par les producteurs pour ces espèces fruitières. Les fruits de *Dacryodes edulis* (safous) sont populaires dans l'alimentation de nombreux Africains (Duru et *al.*, 2012). Le safou est un fruit, mais gastronomiquement il est consommé comme un légume. Son mode de consommation varie selon les pays, l'ethnie, la région et le village. Mais ce qui est commun à toutes les ethnies, c'est l'utilisation d'une source de chaleur pour le rendre prêt à la consommation. Celle-ci peut être l'eau chaude, une micro-onde, un four, une braise, etc. Aussi trouve-t-on des safous braisés vendus dans les rues au Cameroun, des safous cuits à l'eau chaude dans les gargotes à Brazzaville et Kinshasa. Le safou cuit est consommé soit en nature, soit en accompagnement avec le tubercule de manioc (*Manihot esculenta*), le manioc transformé à l'image du bâton de manioc du Cameroun, avec le plantain (*Musa sp.*) braisé, ou du maïs (*Zea mays*) cuit ou rôti. La pulpe des fruits peut être transformée après cuisson en une pâte alimentaire (beurre de safou) qui se conserve deux à trois mois après la récolte. Ce beurre est utilisé comme pâte à tartiner pour manger du pain (Duru et *al.*, 2012). La pulpe de safou entre dans la composition de plusieurs recettes telles que la préparation des galettes, des biscuits, des gâteaux, des beignets, etc. (Kengue, 2006). À partir de la pulpe et du noyau de safou, on peut également extraire une huile alimentaire et cosmétique (Tabuna et

Tanoë, 2009). Les tourteaux recueillis peuvent être incorporés dans l'alimentation des enfants et servir d'ingrédient dans la préparation des aliments pour bétail (Kengue, 2006).

I.2.4.8.2. Importance économique

Dacryodes edulis est un vivier de revenus dans les ménages qui en exploitent (Schreckenberget al., 2002). Des travaux de Biloso et al. (2012), il en ressort que *D. edulis* totalise plus de la moitié des revenus issus de la commercialisation des PFNL dans les ménages du Bas Congo. Son bois sert au bois de chauffage et à la menuiserie (Eyog Matig et al., 2006). Avec la baisse et la fluctuation constante des prix des principaux produits de rente sur le marché international, le safou, fruit de *D. edulis*, est devenu comme plusieurs autres PFNL, une source de revenu pour les populations des zones rurales. Les ventes de safou ne profitent pas seulement aux producteurs des zones rurales, mais également aux autres acteurs de la filière. Les études menées par Awono et al (2000) ont révélé que les commerçants impliqués dans la vente du safou dans neuf marchés de la zone forestière du Cameroun réalisaient des marges hebdomadaires deux fois supérieures au Salaire Minimum Interprofessionnel Garanti (SMIG) dans le pays. Au Congo Brazzaville, une enquête réalisée entre 1993 et 1998 dans le district de Boko révélait que la région produisait 1 063 tonnes de fruits frais en mauvaise saison et 4 220 tonnes de fruits en bonne saison (Silou et al., 2000). Au niveau régional, les transactions commerciales qui s'opèrent dans les circuits informels, entre le Cameroun, le Congo, le Gabon, le Nigeria et la Guinée Equatoriale sont importantes. A l'échelle internationale, Tabuna (1999) relève que chaque année, environ 105 tonnes de *D. edulis* sont exportées de l'Afrique Centrale vers l'Europe et les prix au kilogramme sur les marchés spécialisés européens sont de 8,72 euros (environ 5600 F CFA) à Bruxelles, 6,097 euros (sensiblement 4 000 F CFA) à Paris et 7,62 euros (soit 5000 F CFA) à Lyon. La taille du fruit est un facteur déterminant dans le mécanisme de fixation du prix (Awono et al., 2008). D'autres caractéristiques telles que le goût, la couleur ou l'épaisseur du mésocarpe affectent aussi la valeur marchande du safou (Atangana et al., 2002). Les prix de vente varient donc en fonction de la qualité (goût, couleur, taille) du fruit et de la période de production. Le début et la fin de la saison sont caractérisés par les prix élevés par rapport à la période d'abondance où les prix sont assez bas (Awono et al., 2008). Temple (1999) a évalué à 13 000 tonnes (surface non déterminée) par an la production de *D. edulis* au Cameroun. Tandis que des travaux de Awono et al. (2002), il ressort que 11 000 tonnes (surface non déterminée) de safous sont produites annuellement au Cameroun, avec une valeur marchande de 7,5 million

de \$ US en 1997. Le rapport le plus récent du MINADER (Ministère de l'agriculture et du développement rural) (Anonyme 3, 2012) indique que seules 607,3 tonnes ont été exportées du Cameroun vers le Gabon, la Guinée équatoriale et l'Union Européenne en 2010.

Au Gabon, la pâte (beurre) de safou, qui peut constituer 55 % du poids fruit frais, est également élaborée et commercialisée (500 FCFA/kg) soit par les commerçants recyclant les fruits abîmés ou en cours de ramollissement, soit par des propriétaires des arbres dont les fruits présentent peu d'intérêt sur le marché (fruits peu luisants, acides). Cette transformation permet aux ménages qui la pratiquent de diversifier leurs revenus et de disposer du safou au-delà de sa saison, tout en évitant les pertes et en valorisant les fruits de mauvaises qualités (Poligui et *al.*, 2013).

Giacomo (1982) estimait à 7 tonnes/hectare le rendement en huile d'un verger sélectionné de safoutier. Silou (1994) avait estimé la production par arbre entre 7 000 et 10 500 fruits par an, avec une moyenne de 32 grammes par fruit, un rendement d'extraction d'huile de 18 % par rapport à la matière fraîche, soit entre 40 et 50 litres d'huile par arbre. D'après Silou (1996), le rendement en safou d'un hectare de 100 safoutiers (95 femelles et 5 males) théoriquement estimé entre 22 et 34 tonnes/hectare correspond à un potentiel de 4-5 tonnes/ha d'huile de pulpe, et au moins 1 tonne/hectare d'huile de graine. Ce rendement peut être doublé si l'on augmente la densité des safoutiers à 200 arbres par hectare, ce qui constitue un potentiel intéressant pour l'exploitation industrielle, notamment la production d'huile pouvant servir au bio-carburant (Law, 2010). De plus, l'extraction de l'huile donne aussi un tourteau utilisable dans l'alimentation animale (Ano et *al.*, 2018). Barika (2004) quant à lui a rapporté que, pour un verger sélectionné, le rendement en huile se situerait entre 7 et 8 tonnes/hectare. Pourtant, le palmier à huile qui reste la plus importante culture oléagineuse avec 1/3 (environ 32 %) de part du marché mondial (Morcillo et *al.*, 2013) et plus de 90 % au Cameroun (Ntsomboh-Ntsefong, 2017), a un rendement potentiel en huile de 6 à 7 tonnes/ha, donc proche de celui de *D. edulis*.

I.2.4.8.3. Importance médicinale

Dacryodes edulis présente de multiples vertus curatives car cette espèce soigne plusieurs maladies dans les villages. Ainsi, malgré la réticence des dépositaires de ce savoir de le divulguer, il est connu que les feuilles en décoction sont données aux femmes ayant accouché afin d'assurer la régulation des seins pour un lait maternel abondant et de bonne qualité (Awono et *al.*, 2008). Jiofack et *al.* (2010) ont signalé que les feuilles ont été utilisées

au Sud-Ouest du Cameroun pour guérir une morsure de serpent. Des décoctions de feuilles sont ingérées pour traiter des troubles du tractus digestif, les maux de dents et les maux d'oreilles (Todou, 2015). L'écorce associée à d'autres ingrédients soulage des abcès chez les Ewondo du Cameroun (Mapongmetsem, 1994) et la fièvre typhoïde à l'Ouest du pays (Noumi et *al.*, 2006). L'extrait de l'écorce de cette plante est utilisé pour cicatriser la plaie (Okunomo et Egho, 2010) et également utilisé pour le traitement de la lèpre, de la dysenterie, de l'anémie, des crachats de sang, de la débilité, la raideur, l'amygdalite et les maladies de la peau (Ogunmoyole et *al.*, 2012). De plus, les feuilles en décoction avec diverses autres feuilles servent contre la fièvre jaune (Noumi et *al.*, 2006) tandis que leur cendre est utilisée en gargarisme sur les brûlures comme un puissant cicatrisant à l'Ouest du Cameroun. Les maladies de la peau telles que la gale, la teigne, l'éruption cutanée et la plaie sont traitées avec le jus des feuilles écrasées (Ajibesin, 2011). Les feuilles servent également d'antiémétique. Les infections de l'oreille, la fièvre, les maux de tête, le paludisme et la céphalée sont traités avec la sève des feuilles. L'utilisation de la tige ou des rameaux de tige comme bâton à mâcher aide à maintenir une bonne hygiène buccale (Ogunmoyole et *al.*, 2012). L'écorce macérée, en décoction ou en bain de bouche soigne les maux de dents, la dysenterie, l'anémie etc. (Maponmetsem, 1994). La résine de *D. edulis* est utilisée au Nigéria dans le traitement des dermatoses. La section de l'écorce de *D. edulis* exsude un encens en très faible quantité. Les feuilles ou les écorces bouillies dans une eau fermentée à base de graines sont administrées aux enfants nigériens pour le traitement de l'épilepsie et le retard de croissance (Omonhinmin, 2012). Très riche en protéines, lipides et hydrates de carbones, le safou peut être utilisé pour traiter les enfants mal nourris (Ajayi et Adesanwo, 2009). Oyetunji et Opeyemi (2017) indiquent que diverses parties de *D. edulis* ont une activité antibactérienne à large spectre. Ainsi, des décoctions de différentes parties de la plante sont utilisées pour soulager certains troubles digestifs causés par une infection microbienne (Ebana et *al.*, 2016). Selon Grigoras (2012), la consommation du safou permet de réduire la prévalence de certaines maladies telles que le cancer, l'hypertension, l'anémie, la dysenterie, la lèpre et les maladies cardiovasculaires.

I.2.4.8.4. Importance environnementale

Sur le plan environnemental, le safoutier est parmi les espèces fruitières traditionnelles, celle qui s'associe le mieux aux cultures de rente telles que le cacaoyer et le caféier, et qui est utile comme arbre d'ombrage pour ces espèces principales (Orwa et *al.*,

2009, Todou, 2015). La décomposition de la litière serait favorable à l'humification et la fertilisation profitable à ces espèces. Ainsi, l'arbre entier est utilisé dans les systèmes agroforestiers pour la conservation des sols, la fertilité, l'ombre et l'apiculture (Ndangang, 1989). Bien que les populations sauvages diminuent dans de nombreuses régions à cause de la déforestation et de la dégradation des forêts, *D. edulis* n'est pas une espèce gravement menacée (Mayele, 2011). D'ailleurs, des vergers purs de safoutiers ont été observés au Cameroun et la domestication conduite par l'ICRAF (International Centre for Research in Agroforestry) au Cameroun et dans plusieurs pays de la sous-région Afrique Centrale permet aujourd'hui d'envisager une production importante et durable du produit (Tchoundjeu et *al.*, 2002).

Bien que le rendement en huile des fruits de *D. edulis* soit sensiblement égal à celui du palmier à huile (Barika, 2004), la culture du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) est confrontée à des controverses environnementales (Feintrenie, 2012). Ces controverses découlent principalement des préoccupations liées à la conservation des espèces naturelles contre le développement (Rival et Levang, 2014). Le développement du palmier à huile entraînerait plus que celui de *Dacryodes edulis*, la dégradation des systèmes forestiers, la perte d'habitats végétaux et animaux, la dégradation extrême des terres et la pollution.

De plus, Law (2010) a montré que le safoutier a un potentiel énergétique susceptible de permettre son exploitation en biocarburant.

I.2.4.9. Production des fruits et contraintes

I.2.4.9.1. Techniques de multiplication du safoutier

La multiplication du safoutier par la graine, bien qu'étant la technique la plus ancienne et la plus pratiquée, présente des limites. Aujourd'hui, la plantation des sauvageons prélevés au pied des arbres et la plantation en semis direct des graines ont progressivement cédé la place à la technique de production des plants en pépinière avant le passage en champs (Eyog Matig et *al.*, 2006). Mais, le safoutier étant une espèce dioïque à régime de reproduction essentiellement allogame, toutes les formes de multiplication par graine posent de sérieux problèmes quant à la reproduction des caractères qui sont pour la plupart des caractères maternels (Youmbi, 2000). De ce fait, des techniques de multiplications végétatives ont émergé (Eyog Matig et *al.*, 2006). Parmi ces techniques, le greffage s'est soldé par un échec (Kengue, 2002; Verheij, 2002). Le bouturage a connu des avancées considérables (Mialoundama et *al.*, 2002; Assah, 2012) malgré quelques points à raffiner. Le marcottage

aérien a présenté les meilleurs résultats jusqu'aujourd'hui. La série de résultats obtenue pendant les travaux de marcottage aérien menés par Kengue et *al.* (1998) sur le diamètre de la branche (Mialoundama et *al.*, 2002), le substrat d'enracinement de *D. edulis* pourrait être complété par la position de la marcotte dans le houppier, jusqu'ici mené uniquement sur *Irvingia gabonensis* (Tchoundjeu et *al.*, 2010). La technique du marcottage aérien permet d'obtenir avec un succès relatif, des plants conformes à leur pied-mère, ce qui garantit une production de fruits de la qualité recherchée (Mbeuyo, 2012). Ainsi, le marcottage semble garantir de plus en plus la conservation des caractères génétiques d'un arbre à l'autre, de reproduire les caractères désirables et raccourcir l'âge d'entrée en production des arbres de moins de deux ans (Tchoundjeu et *al.*, 2002; Eyog Matig et *al.*, 2006). Néanmoins, cette technique comporte des limites quant à la multiplication à grande échelle des arbres sélectionnés. Ce qui justifie la nécessité de la mise au point d'une technique de greffage. Parmi les techniques de greffage expérimentées à l'IRAD (Institut de Recherche Agricole pour le Développement), le greffage par approche donne de bons résultats mais cette technique comporte un inconvénient puisqu'elle ne permet pas la multiplication à grande échelle. Le greffage en double fente de côté pour le moment ne réussit qu'avec des greffons prélevés sur des jeunes plants âgés de moins de 6 mois qui, malheureusement, sont génétiquement aussi mal connus que la graine (Kengue, 2002; Poligui et *al.*, 2013). Par conséquent, le marcottage aérien reste actuellement la voie de multiplication végétative la plus efficace et la plus pratique. Il permet d'obtenir jusqu'à 80 % de réussite (Kengue, 1990; Mialoundama et *al.*, 2000), 88 % de réussite après 4 mois de culture (Okorie, 2000), un taux de survie et d'enracinement de 95 % des marcottes après deux mois (Mbeuyo, 2012). En ce qui concerne la culture *in vitro* de *D. edulis*, les travaux réalisés par Youmbi et Benbadis (2001) ont permis d'obtenir 50 % de plantules viables. Ces résultats sont certes prometteurs, mais traduisent le besoin d'affiner la technologie afin de permettre une application pratique et plus efficace pour la multiplication de cette espèce.

Dans certaines régions du Cameroun le safoutier se plante de plus en plus en vergers purs. Les écarts de plantations recommandés varient en fonction des conditions pédoclimatiques locales et de la vigueur du type d'arbre à planter. Dans les régions chaudes de basses altitudes, les plants de semis doivent avoir un écart minimum de 10 m x 10 m et les marcottes de 6 m x 8 m. Dans la région des Hauts Plateaux de l'Ouest où la vitesse de croissance et la vigueur des plants sont fortement atténuées par l'effet d'altitude, l'espacement recommandé est de l'ordre de 6 m x 8 m pour les plants de semis et 5 m x 6 m pour les plants de marcotte (Kengue, 2001). Le safoutier étant moins sensible aux maladies racinaires que

d'autres espèces fruitières telles que l'avocatier, la plantation se fait dans des trous de 50 x 50 x 50 cm préalablement préparés et contenant une fumure organique de fond bien décomposée (Eyog Matig et al., 2006). Les arbres peuvent être plantés, suivant le cas, en lignes simples ou en quinconce (Kengue, 2002).

I.2.4.9.2. Récolte, conservation et transformation

Le niveau de production du *Dacryodes edulis* est tributaire de l'âge de l'arbre. Les aléas climatiques constituent, par ailleurs, un facteur capable d'influencer la production des arbres, d'autant plus que le *D. edulis* produit généralement une fois tous les deux ans (Awono et al., 2002).

D. edulis commence à produire entre quatre et cinq ans après la culture. Les fruits sont récoltés de l'arbre quand ils ont atteint leur maturité. Les safous sont mûrs lorsque l'épicarpe prend une couleur bleue, bleu violacé, pourpre, bleu panaché de rose ou de blanc, bleu foncé et le mésocarpe est vert, blanc ou rose. La récolte des fruits se fait essentiellement par cueillette. Les techniques utilisées sont le gaulage depuis le sol ou sur l'arbre en grim pant. Une fois sur l'arbre, les grimpeurs peuvent choisir les fruits mûrs en tirant les branches qui portent les fruits à l'aide d'un crochet ou en coupant directement les grappes pour lesquels tous les fruits sont mûrs (Ondo-Azi et al., 2009). Toutefois, les fruits sont parfois ramassés. Le safoutier a un avantage important du fait que même à maturité, les fruits sains peuvent rester longtemps attachés au pédoncule. La maturité n'entraîne donc pas la chute du fruit comme chez l'avocatier. Ce comportement peut permettre de programmer sans précipitation la récolte, mais en courant le risque de perdre beaucoup de fruits à cause des dommages que causent les oiseaux (Kengue, 2006; Poligui, 2014). Toutefois, le safou cueilli se conserve difficilement, en moyenne pendant trois jours à l'air libre et à température ambiante. Le ramollissement naturel des fruits occasionne des pertes post-récoltes pouvant atteindre 50 % de la production (Ndindeng et al., 2012b; Dossou et al., 2012). Pour juguler ce problème les paysans mettent en œuvre diverses stratégies à partir de la cueillette des fruits jusqu'à la conservation proprement dite. Ainsi, pour la récolte, les précautions suivantes sont prises: la programmation de la récolte par temps sec (on évite de récolter en temps pluvieux, juste après la pluie ou tôt le matin quand il y a la rosée (Ondo-Azi et al., 2009)); le fait d'éviter la survenue de blessures chez les fruits, constituant généralement le point de départ de leur ramollissement; le fait d'éviter au maximum d'abimer les fruits pendant la récolte en les cueillant avec des gaules pour éviter la chute au sol; la préservation du point d'intersection du

pédoncule pendant la récolte, car il constitue dans la majorité des cas le point de départ du ramollissement précoce du fruit. D'ailleurs, Mulumba (2007) a montré que la technique de récolte qui laisse le morceau de pédoncule sur le fruit permet une conservation de durée plus longue. Pour la conservation proprement dite, elle se fait dans une salle aérée en étalant les fruits en monocouche sur le sol sec ou sur une natte. Certains paysans mélangent le safou avec des citrons. Toutefois, avant la conservation, les fruits sont soigneusement triés pour éliminer ceux qui sont attaqués et blessés. Les stratégies ainsi développées permettent de conserver le safou pendant 7 à 10 jours, la durée de conservation étant toutefois fonction de la qualité des fruits. Diakabana et *al.* (2021), grâce à la méthode de déshydratation-imprégnation par immersion de la pulpe de safou dans la saumure dosée à 2 % NaCl ont pu conserver la pulpe cuite pendant trois mois. Ndindeng et *al.* (2012b), en traitant les fruits avec du 1-méthylcyclopropène ont atteint une durée de conservation proche de deux semaines. Mais, sécher les safous avant l'emballage ou les transformer en pâte, huile essentielle, huile végétale, constituent les meilleures pratiques de stockage à long terme (Ndindeng et *al.*, 2012b; Oluwatooyin et *al.*, 2010). Le secteur de l'huile reste le plus prometteur car ce fruit peut produire 25 % à 70 % de lipide sur matière sèche (selon le processus d'extraction, le stade de maturation, la méthode d'extraction et d'analyse, l'origine géographique des fruits, le potentiel génétique du fruit (Silou et *al.*, 2002; Anegbah et *al.*, 2005; Awono et *al.*, 2008; Poligui, 2014), la méthode d'échantillonnage (Kinkéla et *al.*, 2006). Néanmoins, la contrainte dans la filière safou est que, dès la récolte des fruits, il faut les mettre dans des conditions de températures et d'humidité qui limitent leur ramollissement précoce, c'est-à-dire à température ambiante peu élevée et dans un milieu où l'air circule. C'est pourquoi leur transport se fait sur le marché dans les 24 heures suivant la récolte et de préférence dans les filets à grosses mailles pour permettre la circulation de l'air (Ngakinono, 2007; Omogbai et Ojeaburu, 2010). Kengue (2006) a également montré que, la réfrigération à 4 °C peut conserver jusqu'au-delà d'une semaine la qualité du safou, tandis que la congélation entre -10 et -20 °C conserve le safou en gardant sa fermeté et sa fraîcheur initiale au-delà de 6 mois.

I.2.5. Métabolisme dans les fruits en développement

Chez les plantes, le métabolisme peut être subdivisé en deux sous-groupes, le métabolisme primaire et le métabolisme spécialisé (Pichersky et Lewinsohn, 2011). Le métabolisme primaire est commun à la plupart des espèces et organes et concerne les familles des acides nucléiques, des protéines, des lipides mais également des glucides, des sucres

phosphorylés, des acides organiques, et des acides aminés. C'est lui qui va fournir les précurseurs et l'énergie nécessaires pour soutenir la croissance et la maturation du fruit (Morot-Gaudry et *al.* 2017b). Le métabolisme spécialisé est dépendant des espèces et des organes, il est réceptif aux changements environnementaux et joue un rôle dans la protection contre les agents pathogènes et les ravageurs dont les herbivores. Il regroupe notamment les familles des flavonoïdes, des alcaloïdes et des terpènes.

En fonction des espèces fruitières et du stade de développement du fruit, la topologie du métabolisme primaire reste la même (Fig. 9), mais la régulation de ses voies varie, influençant ainsi la composition finale du fruit.

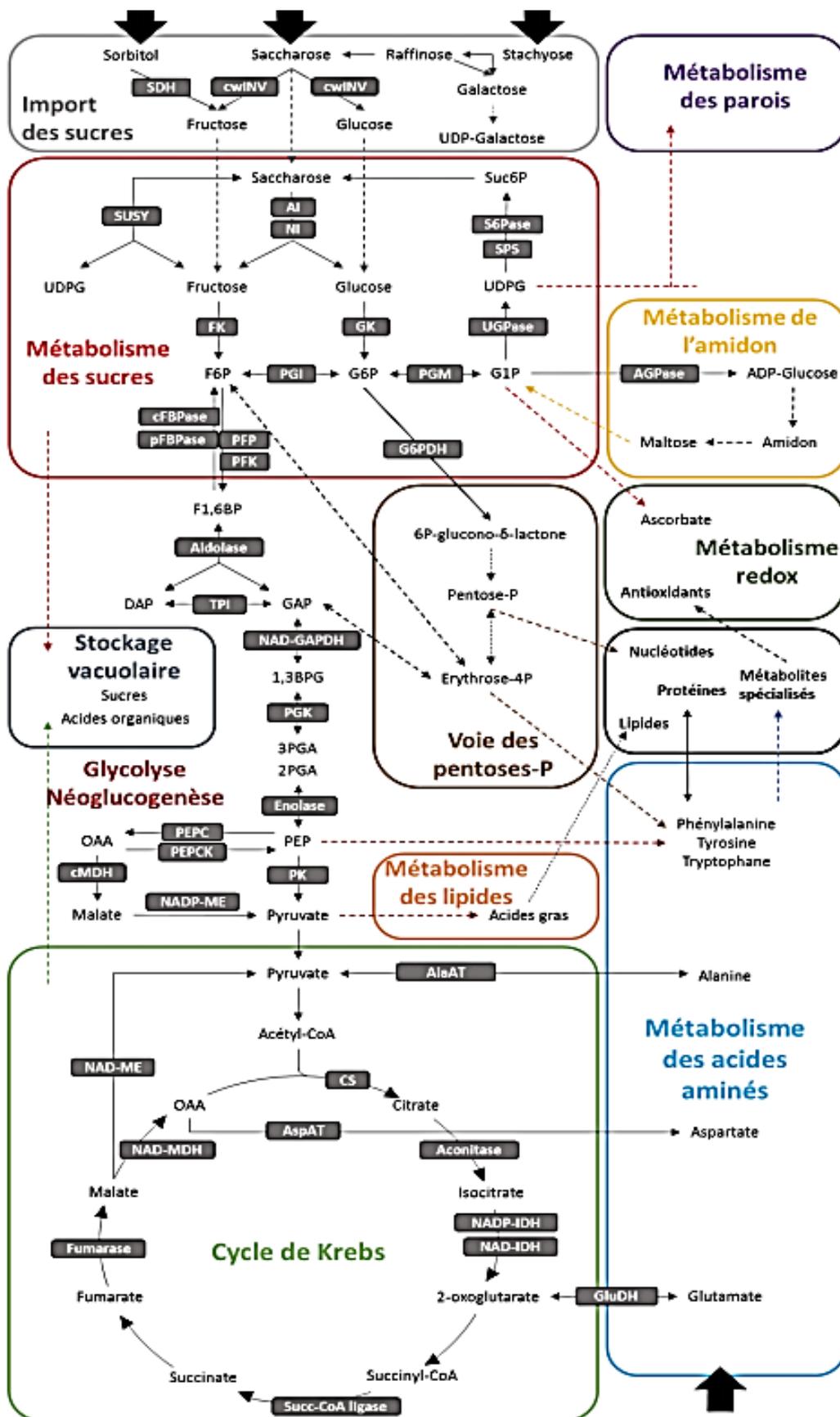


Fig. 9. Représentation schématique du métabolisme primaire des fruits (Roch, 2018). 1,3BPG: glycérate-1,3-bisphosphate; 2PGA: 2-phospho-glycérate; 3PGA: 3-phosphoglycérate; 6P-

glucono- δ -lactone: 6-phosphogluconolactone; AGPase: ADP-glucose-pyrophosphorylase; AI: invertase acide; AlaAT: alanine aminotransférase; AspAT: aspartate aminotransférase; cFBPase: fructose-1,6-bisphosphatase cytosolique; cMDH: malate déshydrogénase cytosolique; CS: citrate synthase; cwINV: invertase pariétale; DAP: dihydroxyacétone phosphate; Erythrose-4P: érythrose-4-phosphate; F1: 6BP: fructose-1,6-bisphosphate; F6P: fructose-6-phosphate; FK: fructokinase; G1P: glucose-1-phosphate; G6P: glucose-6-phosphate; G6PDH: glucose-6-phosphate déshydrogénase; GAP: glycéraldéhyde-3-phosphate; NAD-GAPDH: glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase à NAD; GK: glucokinase; GluDH: glutamate déshydrogénase; NADIDH: isocitrate déshydrogénase à NAD; NAD-ME: enzyme malique à NAD; NADP-IDH: isocitrate déshydrogénase à NADP; NADP-ME: enzyme malique à NADP; NI: invertase neutre; MDH: malate déshydrogénase; OAA: oxaloacétate; Pentose-P: pentose phosphate; PEP: phosphoénolpyruvate; PEPC: phosphoénolpyruvate carboxylase; PEPCCK: phosphoénolpyruvate carboxykinase; pFBpase: fructose-1,6-bisphosphatase plastidiale; PFK: phosphofructokinase; PFP: pyrophosphate phosphofructokinase; PGI: phosphoglucoisomérase; PGM: phosphoglucomutase; PK: pyruvate kinase; S6Pase: saccharose phosphatase; SDH: sorbitol déshydrogénase; SPS: saccharose phosphate synthase; Succinyl-CoA: succinyl-coenzyme-A; Succ-CoA ligase: succinyl-coenzymeA ligase; Suc-6P: saccharose-6-phosphate; SUSY: saccharose synthase; TPI: triose-phosphate isomérase; UDPG: UDP-glucose; UGPase: UDP-glucose-pyrophosphorylase.

I.2.5.1. Origine des hydrates de carbone des organes de réserves

Les plantes sont des organismes autotrophes. Elles sont capables, au cours de la réaction de photosynthèse, d'utiliser l'énergie du rayonnement solaire grâce à des pigments assimilateurs pour assimiler le dioxyde de carbone atmosphérique. Celui-ci sera ensuite incorporé dans des molécules organiques (sucres, lipides, acides aminés...) nécessaires à la croissance des végétaux (Lebas, 2012).

La photosynthèse est un mécanisme composé de deux phases se passant à des moments distincts. La première phase (phase lumineuse ou photochimique) est caractérisée par le déroulement d'une activité photochimique, qui correspond à un déclenchement de transfert d'électrons suite à la capture de l'énergie électromagnétique des photons lumineux. Ces transferts d'électrons conduisent à la synthèse d'un composé réducteur riche en énergie, l'ATP. La seconde phase (phase métabolique ou phase de fixation du carbone ou cycle de Calvin) est celle au cours de laquelle l'utilisation de cette énergie chimique permet la fixation du CO₂ et d'assurer le déroulement des voies de biosynthèse des molécules carbonées. Cette activité photosynthétique permet donc la fixation du CO₂ en hydrates de carbone aussi appelés photoassimilats. Cependant, seuls les organes sources (les feuilles matures) d'une plante sont photosynthétiquement autonomes, les organes puits (les fleurs, les graines, les fruits, les tubercules, les racines et les jeunes feuilles) peuvent même être incapables de

photosynthétiser. Ces derniers doivent donc importer les photoassimilats nécessaires à leur croissance à partir des organes sources qui exportent leurs surplus de photosynthétats (Angeles-Núñez, 2008).

Dans la plupart des plantes, les produits de photosynthèse qui sont destinés à l'exportation vers les organes puits sont d'abord transformés en saccharose dans les tissus de la feuille. C'est sous cette forme que seront généralement chargés les sucres dans les tissus conducteurs du phloème. Ainsi, une partie de l'amidon synthétisé en journée dans les plastes de cellules à la fois photosynthétiques et non photosynthétiques est dégradée durant la nuit pour fournir des substrats pour la respiration des feuilles et pour poursuivre la synthèse de saccharose, permettant l'exportation de glucides vers le reste de la plante (Zeeman et *al.*, 2010).

Dans les organes non photosynthétiques (tels que les racines, les rhizomes, les tubercules, les tiges ou les graines), le saccharose provenant de la photosynthèse ou de la dégradation de l'amidon des chloroplastes foliaires est amené via le phloème. Le plus souvent, le chargement du saccharose dans les tubes criblés requiert de l'énergie sous forme d'ATP; on parle de chargement actif du saccharose dans le phloème (Zeeman et *al.*, 2010). Les molécules carbonées importées vont intervenir dans le métabolisme carboné (la glycolyse, la voie des pentoses phosphates, le cycle de Krebs) des organes puits et produire les précurseurs nécessaires à la synthèse des acides gras, des acides aminés, des acides organiques, des composés glucidiques et des polyphénols (Fig. 9) (Roch, 2018)

I.2.5.2. Mécanisme de l'acidification de la pulpe des fruits charnus

L'acidité est l'un des principaux déterminants du goût des fruits charnus. La saveur acide est liée à la perception de l'ion hydrogène (H^+). La mesure de l'acidité est définie par trois paramètres: le pH, l'acidité titrable et la composition en acides organiques et aminés (Ulrich, 1970).

Le modèle général de l'acidification de la pulpe des fruits charnus représenté dans la Figure 10 montre les voies possibles en fonction de l'état énergétique de la cellule: si la cellule favorise la production d'énergie donc d'ATP et/ou si celle-ci privilégie les synthèses (lipides, acides organiques et aminés).

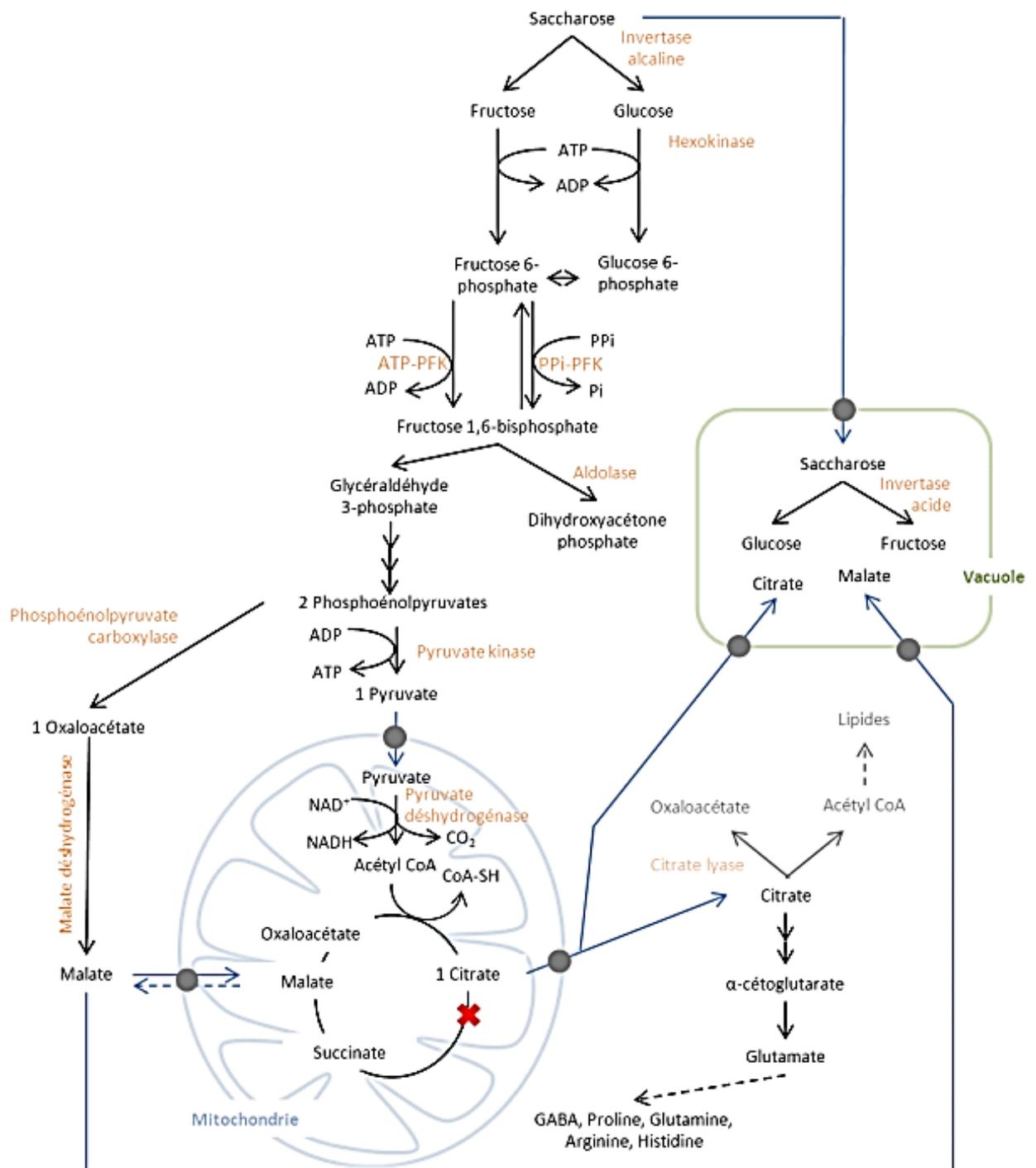


Fig. 10. Schéma général du devenir du saccharose dans une cellule végétale (Antoine, 2013). La croix rouge représente l'éventuelle interruption du cycle de Krebs et les ronds gris les transporteurs. PFK: Phosphofructokinase; Pi: Phosphate inorganique; PPI: pyrophosphate inorganique

La régulation des voies de la respiration et du métabolisme des acides organiques diffère lors du développement et selon les espèces de fruits.

La maturation de la tomate est caractérisée par une augmentation de l'activité de nombreuses enzymes du métabolisme primaire, un maintien de la teneur en protéines et une accumulation d'hexoses dans la vacuole (Biais et *al.*, 2014), des processus coûteux en énergie. Cela est corroboré par l'augmentation d'activités enzymatiques impliquées dans la glycolyse comme l'aldolase et la pyruvate kinase (PK) et dans le cycle de Krebs comme la citrate synthase et la succinyl CoA ligase. L'accumulation de citrate a également été observée durant la maturation et correspond à une activité élevée de la citrate synthase et une accumulation du glutamate (Biais et *al.*, 2014) (Fig. 9).

Dans la baie de raisin, lors de la véraison, la plupart des intermédiaires du cycle de Krebs (citrate, malate, aconitate, isocitrate et le 2-oxoglutarate) présente un pic d'accumulation puis leurs teneurs diminuent lors de la maturation. La malate déshydrogénase cytosolique (MDH) et l'enzyme malique (EM) augmentent progressivement lors de la maturation et pourraient être la cause au déclin de la teneur en malate après véraison (Wang et *al.*, 2017) (Fig. 9).

Dans la pêche, la teneur en citrate augmente alors que celles en quinate et en malate ne montre pas de changement durant le développement et le murissement du fruit (Lombardo et *al.*, 2011). Roch (2018) a suggéré que l'enzyme malique à NADP (NADP-ME) et la PEPCCK (phosphoénolpyruvate carboxykinase), qui fonctionnent comme des enzymes décarboxylantes, pourraient être impliquées dans le catabolisme des acides organiques aux premiers stades de développement, et par conséquent empêcher l'accumulation de malate (Fig. 9).

Lors de la maturation de la fraise, les niveaux de transcrits de l'enzyme malique, de la fructose-bisphosphate aldolase (FBPase) et de la pyruvate kinase (PK) augmente. L'augmentation des niveaux de transcrits codant l'enzyme malique conduirait à une consommation du malate par la respiration du pyruvate formé et donc une diminution de l'acidité pendant la maturation (Aharoni et O'Connell, 2002) (Fig. 9).

Chez les agrumes, le citrate s'accumule dans le fruit avant de décliner lors de la phase de maturation. Le rôle d'une isocitrate déshydrogénase à NADP (NADP-IDH) cytosolique dans le catabolisme de l'acide citrique dans la pulpe du citron a été proposé (Sadka et *al.*, 2000) (Fig. 9).

I.2.5.3. Métabolisme des parois cellulaires

Le métabolisme primaire est étroitement lié à celui des parois cellulaires notamment via l'uridine-diphosphate-glucose (UDPG) qui sert de substrat pour la synthèse des composants de la paroi.

Le métabolisme des parois cellulaires peut être considéré comme partie intégrante du métabolisme primaire car celles-ci jouent un rôle majeur dans la formation, la protection et la croissance des cellules. Elles contribuent en outre largement aux caractéristiques de la texture du fruit. La composition des parois peut varier entre les espèces mais les principaux constituants sont les pectines, l'hémicellulose, la cellulose, la lignine et des protéines structurales (Dheilly et *al.*, 2016) (Fig. 11).

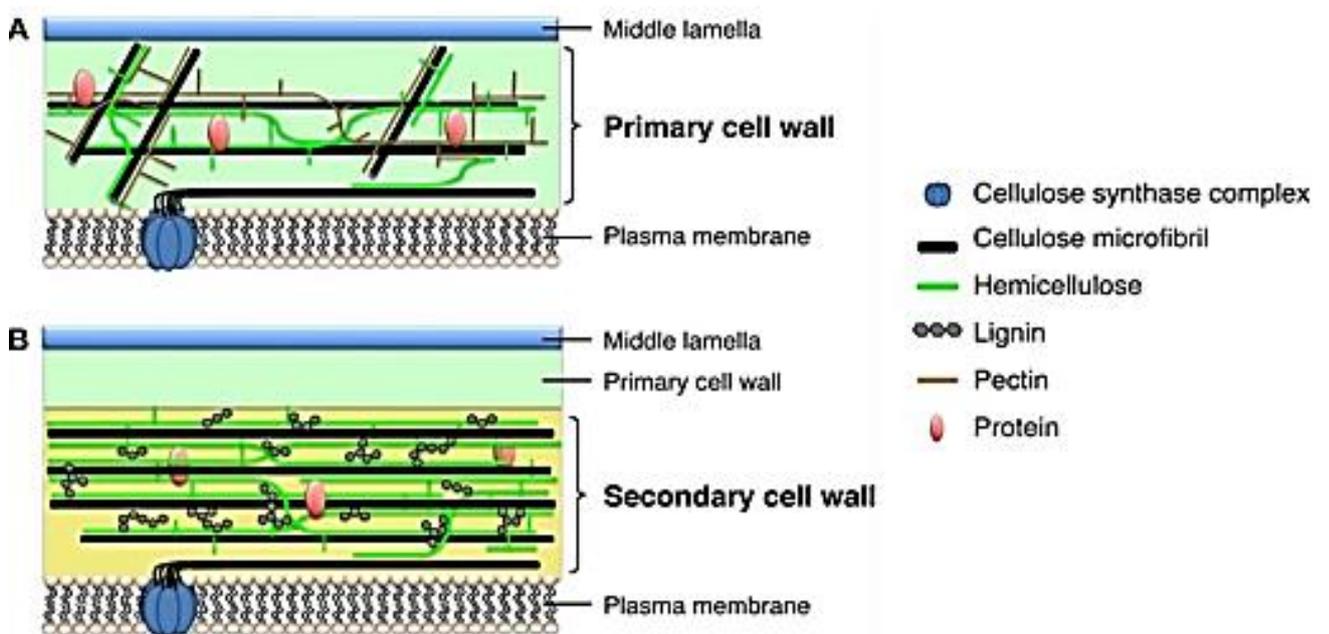


Fig. 11. Structure des parois cellulaires chez les plantes (Nakano et *al.*, 2015). A: paroi cellulaire primaire; B: paroi cellulaire secondaire.

La paroi cellulaire peut être divisée en trois parties:

- la lamelle moyenne qui est une couche pectique mitoyenne entre deux cellules et qui se forme lors de la division cellulaire. Elle servira de base sur laquelle viendront se déposer la paroi primaire puis la paroi secondaire et permettra les échanges intercellulaires (Carpita et *al.*, 2015),
- la paroi primaire située sous la lamelle moyenne et qui est composée d'hémicellulose, de pectines et de cellulose sous forme d'un réseau de microfibrilles souples qui donne à la paroi

sa flexibilité et sa capacité d'extensibilité. La paroi primaire agit alors comme un régulateur critique de l'allongement et de l'expansion des cellules (Nakano et *al.*, 2015),

- la paroi secondaire, plus épaisse que la paroi primaire, située en-dessous de celle-ci et qui est composée d'hémicellulose, de cellulose et de lignine. Ici les microfibrilles sont ordonnées en strates et confèrent une rigidité à la paroi qui l'empêchera de croître lors de la maturation du fruit (Nakano et *al.*, 2015).

Lors de la croissance, les parois cellulaires jouent un rôle majeur dans le façonnage et la protection du fruit. Ensuite leur dégradation partielle via la solubilisation des pectines est en grande partie responsable de l'assouplissement et des changements de texture lors du mûrissement du fruit (Brummell et Harpster, 2001). Pour chaque espèce fruitière, les modifications de la paroi qui s'opèrent lors du développement du fruit sont différentes.

La dégradation et la dissolution de la lamelle moyenne, riche en pectines, commence au début du murissement chez un fruit mou comme la tomate, mais à des stades bien plus avancés chez un fruit croquant comme la pomme (Ben-Arie et *al.*, 1979). Pour la tomate cette dissolution est corrélée avec l'apparition d'une pectine dépolymérase, qui lors de son application sur des tissus de fruits verts a reproduit les mêmes modifications de structure de la paroi (Crookes et Grierson, 1983). D'autres études portent sur les mutants affectés pour la maturation, notamment rin, qui présente peu de ramollissement et montrent une faible activité de la polygalacturonase (PG) (Seymour et *al.*, 1987). De la même manière une augmentation de l'expression des gènes polygalacturonase et pectate lyase liés à la dégradation de la paroi cellulaire pendant la maturation a été observée chez la tomate, mais pas aux stades de développement équivalents dans les mutants de maturation nor et rin (Osorio et *al.*, 2011).

Chez la pêche, aucune activité de la polygalacturonase (PG) n'a été détectée dans les fruits non mûrs mais l'activité de la PG apparaît et augmente durant la maturation du fruit et son apparition coïncide avec la formation de pectines hydrosolubles (Pressey et *al.*, 1971). Cependant, le processus de diminution de la fermeté des fruits commence avant la détection de l'activité PG puis s'accélère. La PG jouerait donc un rôle dans la solubilisation des pectines pendant la maturation des pêches.

Chez la poire, le ramollissement est aussi associé à la dissolution de la lamelle moyenne (par la PG et la cellulase), mais également à une désintégration de la matière fibrillaire (Ben-Arie et *al.*, 1979).

Les structures des polysaccharides de même que leur composition en sucres neutres varient également au cours de la maturation ainsi qu'entre les différentes espèces fruitières (Gross et Sams, 1984). Le sucre neutre majeur des polysaccharides de la paroi des

Cucurbitacées et des Solanacées est le galactose, celui des petits fruits comme la fraise et la framboise est le xylose, ceux des drupes comme la pêche ou la prune sont le galactose et l'arabinose et celui des fruits à pépins comme la pomme et la poire est l'arabinose. Cependant une perte de sucres neutres est observée au moment du murissement chez la plupart des espèces fruitières (Gross et Sams, 1984).

Selon une étude réalisée sur des baies de raisin présentant différents niveaux de fermeté, le métabolisme des sucres pourrait influencer la dynamique de la paroi cellulaire et jouerait un rôle dans la fermeté du raisin (Zepeda et *al.*, 2018). En effet les baies «molles» accumulent plus de sucres solubles (notamment le glucose, le fructose, le saccharose, l'arabinose et le rhamnose) à la véraison, alors que les baies «fermes» accumulent ces mêmes sucres lors de la récolte mais avec une plus grande quantité du monomère de glucose pariétal qui pourrait provenir de la dégradation de la cellulose ou de l'hémicellulose qui participe à la résistance et à la rigidité de la paroi.

Le métabolisme des parois est aussi relié à celui de l'ascorbate. Chez les fraises mûres, lors de la dégradation de la paroi cellulaire, le recyclage de l'acide D-galacturonique, un des composants principaux des pectines contribue en partie à l'augmentation de la teneur en ascorbate dans le fruit (Agius et *al.*, 2003).

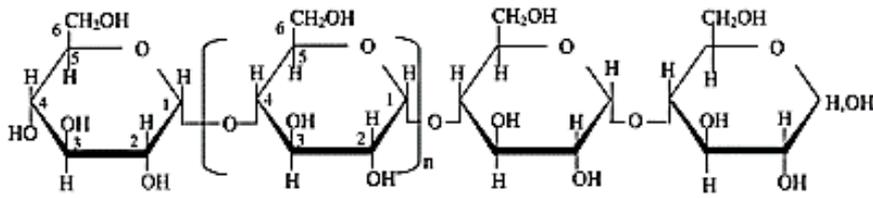
I.2.5.4. Métabolisme des glucides

I.2.5.4.1. Constituants glucidiques de réserves des végétaux

L'amidon est le principal polysaccharide de réserve des végétaux supérieurs (Mbougoung, 2009), bien que d'autres formes telles que des fructanes et des glucomannanes peuvent également être présents à la place de, ou en plus, de l'amidon (Miller, 1992). L'amidon joue un rôle important pendant le cycle de vie de la plante.

L'amidon est un glucide insoluble ayant une structure complexe, semi-cristalline à amorphe composée de deux polymères de glucose qui sont l'amylose (Fig. 12A) et l'amylopectine (Fig. 12B).

A



B

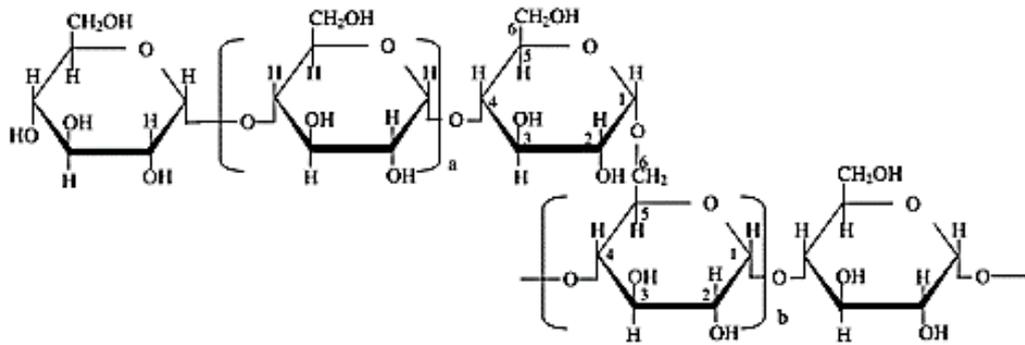


Fig. 12. Structure de l'amidon (Tester *et al.*, 2004). A: structure de l'amylose; B: structure de l'amylopectine.

1.2.5.4.2. Métabolisme des sucres et de l'amidon

Le métabolisme des sucres et de l'amidon a été largement étudié chez de nombreuses espèces fruitières, notamment par l'observation de variations de la composition en sucres, en amidon et des activités enzymatiques associées au cours du développement. Ces résultats d'étude suggèrent une grande variabilité inter espèces mais également des points communs.

L'amidon s'accumule de manière plus ou moins transitoire lors du développement du fruit de certaines espèces ou est très peu présent chez d'autres (Roch, 2018).

La plupart des fruits climactériques accumulent de l'amidon avant le début de la maturation, puis l'amidon est décomposé en sucres solubles après le début de la maturation. Par contre dans les fruits non climactériques, la teneur en amidon chute très rapidement après l'anthèse et ils accumulent principalement des sucres solubles tout au long du développement et de la maturation (Chervin, 2020).

Ainsi, chez les fruits climactériques tel que la tomate, la teneur en amidon augmente jusqu'à 10-20 mg/g (de matière fraîche) au stade de véraison, puis diminue d'environ 0,1 mg/g (de matière fraîche) lorsque le fruit mûrit (Schaffer et Petreikov, 1997; Petreikov *et al.*, 2009; Hou *et al.*, 2019). Cette accumulation s'accompagne d'une forte activité de l'AGPase (ADP-glucose-pyrophosphorylase) qui reste élevée jusqu'au stade vert-mûr puis diminue fortement au cours du mûrissement (Roch, 2018). Chez la banane, la teneur en amidon est

relativement élevée, atteignant 100-300 mg/g de matière fraîche avant la récolte, tandis que la teneur en amidon dans les fruits mûrs tombe en dessous de 150 à <10 mg/g de matière fraîche, selon le cultivar (Cordenunsi-Lysenko et *al.*, 2019). Dans la chair de la pomme, la teneur en amidon peut atteindre 20-25 mg/g de matière fraîche, 90-120 jours après l'anthèse, selon les cultivars, puis chute à des niveaux inférieurs à 0,5 mg/g de matière fraîche dans les fruits mûrs (Ohmiya et Kakuishi, 1990; Brookfield et *al.*, 1997). Chez la mangue, l'amidon s'accumule jusqu'à 60 mg/g de matière fraîche à la récolte, puis chute à < 5 mg/g de matière fraîche à 10 jours de maturation (Simão et *al.*, 2008). Il a été suggéré que la diminution de l'amidon ne résultait pas d'une limitation en substrat mais plutôt d'une diminution des activités des enzymes impliquées dans sa synthèse (Dai et *al.*, 2013).

En ce qui concerne les fruits non climactériques, le profil de la teneur en amidon est clairement différent. Dans la fraise, la teneur en amidon chute rapidement de 15 à < 1 mg/g (de matière fraîche) 20 jours après l'anthèse dans les fruits en développement. L'activité de l'AGPase (ADP-glucose-pyrophosphorylase) n'est pas détectée ou est très faible dans la fraise en développement, en accord avec le fait que ce fruit n'accumule pas d'amidon après le stade vert et n'en possède pas dans le fruit mûr (Basson et *al.*, 2010). Dans la chair des baies de raisin, l'accumulation de l'amidon au cours du développement et de la maturation est très limitée, avec une chute rapide de 0,5 mg/g (de matière fraîche) à des concentrations stables inférieures à 0,1 mg/g (de matière fraîche) dès que la baie atteint 20 jours. Les fraises et les raisins accumulent une grande quantité de sucres solubles au lieu de l'amidon, pendant la période de développement du fruit (Souleyre et *al.*, 2004). Ces glucides solubles (sucres) vont jouer un rôle important dans les propriétés organoleptiques des fruits, puisque la saveur résulte de la balance sucres/acides organiques dans le fruit (Delroise, 2003).

Cette grande différence entre fruits climactériques et non climactériques conduit à des stratégies de récolte différentes: les fruits climactériques peuvent être cueillis tôt, et la réserve en amidon sera convertie en sucre au cours des étapes postérieures à la récolte, tandis que les fruits non climactériques doivent être cueillis lorsque la teneur en sucres solubles souhaitée est atteinte (Chervin, 2020).

Le métabolisme de l'amidon est étroitement lié à celui du saccharose qui lui fournit les précurseurs nécessaires, mais pas de la même manière chez tous les fruits. Chez les très jeunes fruits de tomate, la saccharose synthase (SUSY) présente une forte activité et pourrait jouer un rôle dans la régulation de l'importation du saccharose dans le fruit et donc dans la disponibilité de substrats pour l'accumulation d'amidon et la synthèse de cellulose ou de composants pour la paroi cellulaire (Wang et *al.*, 1993). Lors de la division cellulaire chez le

kiwi, le glucose s'accumule alors que la teneur en amidon et saccharose diminue. Cette accumulation est concomitante d'une augmentation de l'activité de la NI (invertase neutre). Lors de l'expansion cellulaire, l'amidon et le saccharose s'accumulent et l'activité de la SPS (saccharose phosphate synthase) augmente. A contrario, la teneur en glucose ainsi que l'activité de l'invertase neutre diminuent. Au moment de l'initiation de la maturation du kiwi, la teneur en amidon atteint son maximum puis se stabilise, alors que le saccharose et les hexoses commencent à s'accumuler. L'activité de la SPS (saccharose phosphate synthase) est plus élevée dans les géotypes à haute teneur en amidon suggérant qu'elle contribue à la synthèse de l'amidon. Alors que l'activité NI (invertase neutre), de l'AI (invertase acide) et la teneur en glucose augmentent à maturité, l'activité de la saccharose synthétase diminue pendant l'accumulation de l'amidon et demeurent faibles dans les fruits mûrs, ce qui suggère un rôle plus critique pour l'invertase dans le métabolisme des sucres du kiwi (Nardoza et *al.*, 2013). Chez la pomme lors de la nouaison, l'activité de l'AI (invertase acide) est très forte et la teneur en saccharose est très faible, suggérant qu'il est la principale source de carbone pour les jeunes fruits. Par la suite, la diminution forte de l'activité de l'AI (invertase acide) jusqu'à sa disparition n'est suivie d'une accumulation du saccharose dans les fruits qu'après un délai d'un mois (Berüter, 1985). L'enzyme ne serait donc pas impliquée dans le stockage des hexoses dans cette espèce qui importe aussi du sorbitol et accumule du fructose pendant la maturation. Des analyses biochimiques réalisées au cours du développement de la fraise n'ont pas permis de détecter d'activité SUSY mais ont montré que l'activité de la NI était élevée à tous les stades. Cette différence suggère que SUSY ne joue pas un rôle significatif dans la détermination de la force de puits ou dans la répartition du carbone (Basson et *al.*, 2010). Dans la pêche, la teneur en saccharose augmente graduellement au cours du développement jusqu'à la maturité du fruit. Entre la première phase de croissance exponentielle et le plateau, cette augmentation s'accompagne d'une forte augmentation des activités de l'invertase acide et de l'invertase neutre ce qui suggère qu'elles sont régulées de manière post-traductionnelle (Lombardo et *al.*, 2011).

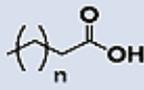
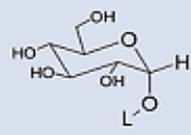
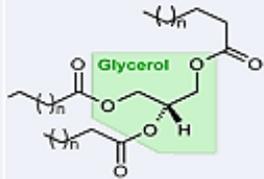
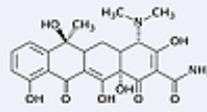
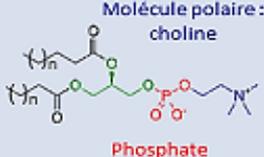
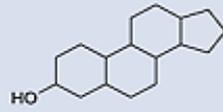
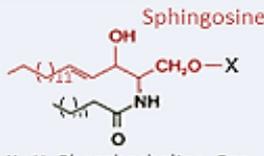
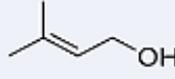
A elles seules les activités enzymatiques ne permettent cependant pas d'expliquer la différence de composition en sucres du phénotype mais suggèrent un ajustement du réseau métabolique.

I.2.5.5. Constituants lipidiques des végétaux

I.2.5.5.1. Différentes classes lipidiques

Les lipides sont des composés chimiquement hétérogènes regroupés en raison d'une propriété physique commune: la solubilité dans les solvants organiques, plutôt que sur celles de leurs structures chimiques (Roche, 2005; Leger, 2010). Ils ont peu ou pas d'affinité avec l'eau (solvant polaire) mais une affinité élevée dans les solvants organiques non polaires ou faiblement polaire (méthanol, chloroforme, cyclohexane, éther éthylique, acétone, etc.). Le comportement hydrophobe des lipides repose sur leur structure moléculaire. Malgré la présence de quelques liaisons polaires associées à l'oxygène, les lipides sont en majeure partie constitués de liaisons non polaires carbone-oxygène (Leger, 2010). Les lipides sont donc des molécules apolaires ou amphiphiles très variées. Selon leur nature et leur structure, ils peuvent être solides (les cires) ou liquides (les huiles). Cependant, l'Union Internationale de Chimie Pure et Appliquée (IUPAC) a permis une classification des lipides en huit catégories: les acides gras, les glycérides (ou glycérolipides ou acylglycérols), les phosphoglycérides (ou glycérophospholipides), les sphingolipides, les glycolipides, les polycétides, les stérols, les prénoles (Degournay, 2018) (Tableau I).

Tableau I. Structure chimique de différentes classes lipidiques (Degournay, 2018).

Classe lipidique	Structure chimique	Classe lipidique	Structure chimique
Acides gras		Glycolipides	 L : Lipide
Glycérides		Polycétides	 Classe très diverse : exemple de la tétracycline
Phosphoglycérides	 Molécule polaire: choline Phosphate	Stérols	 Noyaux des stérols
Sphingolipides	 Sphingosine X : H, Phosphocholine, Ose	Prénoles	 Unité d'isoprène

Dans le cadre de ce travail, seuls les acides gras sont quantifiés et étudiés. En tant que principaux constituants des huiles et des graisses, ils sont estérifiés en glycérol et jouent un rôle important dans la croissance des plantes et le développement végétatif (Chen et *al.*, 2014).

Les acides gras sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe (Tableau I). Il s'agit d'acides organiques faibles qui ne possèdent qu'une seule fonction acide par molécule (-Triacylglycérol Stéride Sphingolipide-6-COOH) et sont formés d'un nombre de carbone presque toujours pair, généralement compris entre 4 et 30 (Alais et *al.*, 2008), ou entre 4 et 36. L'autre extrémité de la chaîne se termine par un groupement méthyle CH₃. La longueur de la chaîne carbonée permet une classification des acides gras en 4 catégories: les acides gras volatils, avec 2, 3 ou 4 atomes de carbone, les acides gras à chaîne courte qui possèdent entre 6 et 10 atomes de carbone, les acides gras à chaîne moyenne, avec 12 à 14 atomes de carbone et les acides gras à chaîne longue, avec 16 ou plus de 16 atomes de carbone (Cuvelier et *al.*, 2004). Ils représentent 90 à 96 % de la masse molaire des triacylglycérols (triglycérides). Les acides gras existent rarement à l'état libre dans la cellule, le plus souvent ils sont liés à un alcool pour former un lipide (Guilloton et Quintard, 2003; Cuvelier et *al.*, 2004).

La commission sur la nomenclature biochimique a fixé les règles de la nomenclature des acides gras (Anonyme 5, 1968; Anonyme 6, 1978). Selon cette nomenclature internationale normalisée, après avoir déterminé le nombre d'atomes de carbone de la molécule, ceux-ci sont identifiés et le carbone du groupement carboxyle est toujours noté 1. Les autres carbones portent leur numéro d'ordre. Les acides gras se différencient ainsi par le nombre de carbone, mais également par le niveau d'insaturation (Pellon, 1994). Les acides gras vont donc être désignés par deux nombres, le premier se rapportant au nombre de carbone et le second au nombre de doubles liaisons. Les acides gras sans doubles liaisons, tels que C16:0 (acide palmitique) et C18:0 (acide stéarique) sont saturés, tandis que ceux avec une ou plusieurs doubles liaisons sont mono- (C18:1 Acide oléique) et poly-insaturés (C18:2, acide linoléique) respectivement (Chowdhury et *al.*, 2014). Les doubles liaisons peuvent avoir deux types de conformation spatiale, *cis* ou *trans* (Cuvelier et *al.*, 2004). De plus, les acides gras peuvent avoir divers dérivés comme des dérivés aminés. Leur diversité est donc grande.

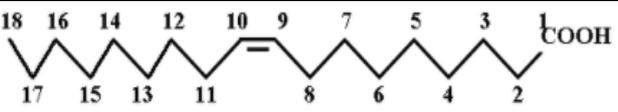
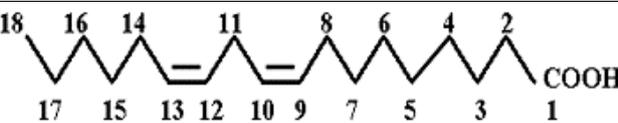
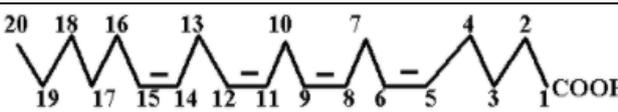
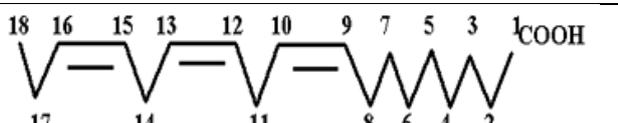
Une méthode d'identification alternative consiste à attribuer aux atomes de carbone adjacents au carbone 1 les lettres de l'alphabet grec. Le carbone 2 est ainsi le carbone α , le

carbone 3 est le carbone β , etc. La lettre ω désigne toujours le dernier carbone de la chaîne aliphatique, soit le carbone du groupement méthyle terminal, CH_3 (Cuvelier et *al.*, 2004).

La commission sur la nomenclature biochimique a néanmoins estimé qu'il était parfois intéressant de réaliser une numérotation de la chaîne carbonée à partir du groupement méthyle terminal. Ainsi, le carbone du groupement méthyle terminal est noté 1. Ainsi, Pour les acides gras insaturés, la nomenclature n-x (ω x) où Δ y indique la position x de la première double liaison à partir du radical méthyle terminal et y pour celle à partir du groupe carboxyle (Cuvelier et *al.*, 2004) (Tableau II). Dans le domaine alimentaire, en médecine clinique et en biologie, la désignation des acides gras insaturés la plus courante est celle qui fait appel au symbole oméga (ω) (Sanya, 2019).

Par ailleurs, les acides gras font l'objet, depuis très longtemps, d'une nomenclature usuelle. L'acide gras C16:0 est ainsi appelé, dans le langage courant, acide palmitique. Ces noms usuels ne s'appliquent toutefois qu'au composé présent à l'état naturel lorsque des isomères de la molécule existent (Anonyme 6, 1978).

Tableau II. Exemples de nomenclature de molécules d'acides gras avec leur extrémité méthyle et carboxylique.

Nom de l'acide gras	Structure chimique de l'acide gras	Type d'acide gras
Acide palmitique C16:0		Saturé
Acide stéarique C18:0		Saturé
Acide oléique C18:1 ω 9 / C18:1 Δ 9		Mono-insaturé
Acide linoléique C18:2 ω 6 / C18:2 Δ 9, 12		Poly-insaturé
Acide arachidonique C20:4 ω 6 / Δ 5, 8, 11, 14		Poly-insaturé
Acide α linoléique C18:3 ω 3 / C18:3 Δ 9, 12, 15		Poly-insaturé

I.2.5.5.2. Rôle des lipides chez les végétaux

Les lipides sont une classe de molécules biologiques essentielles pour les organismes vivants. Les organismes oléagineux sont capables d'accumuler de grandes quantités de lipides de réserve, essentiellement sous la forme de triglycérides. C'est le cas de *Dacryodes edulis* dont l'organe de réserve est son fruit.

Les lipides accumulés chez les végétaux permettent le stockage de l'énergie cellulaire par l'intermédiaire des triglycérides et sont impliqués dans de nombreux processus de la vie cellulaire. Au niveau de la plante entière, les lipides prennent part à l'édification des structures de protection de surface des organes aériens (cires). Au niveau cellulaire, les lipides polaires (phospholipides) participent largement à la constitution des membranes biologiques (plasmalemme, membranes chloroplastique et mitochondriale...). Ils assurent ainsi la séparation de compartiments cellulaires ainsi que la capacité à s'adapter à certaines variations environnementales, telles que les changements de température qui entraînent des modifications de la composition en acides gras poly-insaturés de ces lipides membranaires. Les lipides peuvent étendre les fonctionnalités des protéines par le biais d'acylation (greffage d'un radical acyl sur une protéine) ou être impliqués dans la signalisation intra et extra cellulaire, ainsi que dans certains mécanismes de défense cellulaire (Roche, 2005).

I.2.5.5.3. Place des oléagineux dans le marché mondial

Les oléagineux sont des plantes dont les organes de réserves contiennent une huile pouvant être extraite par des procédés appropriés. Cette huile constitue les lipides de réserves nécessaires à la germination de la plante (Zago, 2015).

La production annuelle mondiale des oléagineux s'élève à 603,1 millions de tonnes (Mt), avec également 204,4 Mt d'huiles végétales produites par an (Anonyme 7, 2018). L'huile de palme (*Elaeis guineensis*) et de soja (*Glycine max*) représentent à elles seules plus de 60 % de cette production (35 et 29 % respectivement) (Degournay, 2018; Anonyme 8, 2020). L'huile de colza (*Brassica napus* L.) vient en troisième position (12 %) et celle de tournesol (*Helianthus annuus*) (7 %) en quatrième (Acket, 2015). Les plantes oléagineuses peuvent avoir comme organes de réserves des graines (c'est par exemple le cas des graines de lin (*Linum usitatissimum*), de tournesol, de colza, d'arachide (*Arachis hypogaeae*)) ou les fruits produits par des arbres (la palme, l'olive (*Olea europaea*) par exemple). Selon l'organisme producteur, chaque huile possède un profil spécifique en acides gras et par conséquent, Il existe une grande diversité de composition en matières grasses chez les plantes oléagineuses.

Certaines sont riches en acides gras essentiels (c'est le cas de la graine de lin, très riche en C18:3 (45-70 % d'acide linoléique), l'huile de tournesol riche en acides gras de type oméga-6 (ω 6) et le colza pour ses oméga-9 (ω 9). D'autres sont cultivées ou étudiées pour leur capacité à synthétiser des lipides plus atypiques: on parle d'acides gras inhabituels (AGI). Il peut s'agir d'acides gras à très longues chaînes (20 à 32 carbones), à chaînes très courtes (<14 carbone), présentant des insaturations à des positions inhabituelles, des triples liaisons, une conformation cyclique ou encore des groupements fonctionnels peu communs (méthyl, époxy, hydroxyl) (exemples *Brassica napus*, riche en acide erucique C22:1- Δ^{13} (55 %) (Guan et al., 2014); *Coco nucifera* riche en acide laurique C22:0 (50 %) (Dyer et al., 2008); *Crepis alpina* riche en acide crépénynique C18:1- Δ^9 -12A (74 %) (Lee et al., 1998); *Litchi chinensis* riche en acide cyclopropanique C19:CA (50 %) (Gontier et al., 2000); *Ricinus communis* riche en acide ricinoléique C18:1- Δ^9 -12OH (90 %) (Dyer et al., 2008); *Sterculia foetida* riche en acide cyclopropénique C19:CE (75 %) (Bao et al., 2002). L'huile de palme est l'huile végétale la plus produite de la planète, avec 68 millions de tonnes par an (Anonyme 7, 2018). Elle est constituée majoritairement d'acides gras saturés (acide palmitique (C16) à 44 % des acides gras totaux) (Sambanthamurthi et al., 2000). Mais, Il existe une grande diversité de composition en matières grasses saturées chez les plantes oléagineuses. Ainsi, les acides caproïque (C6), caprilique (C8), caprique (C10) sont présents dans l'huile de palme et de coprah, l'acide laurique (C12) dans les huiles de coprah, de palme et de laurier; l'acide ricinoléique (C18) dans l'huile de ricin; l'acide arachidique (C20) dans l'huile d'arachide et l'acide érucique (C22) de l'huile de colza (anciennes variétés). Deux huiles provenant d'organes différents de la même espèce peuvent avoir des compositions dissemblables (cas du palmier à huile) (Chen et al., 2014).

I.2.5.5.4. Métabolisme lipidique chez les oléagineux

Le saccharose est le sucre prédominant considéré comme principale source de carbone pour la synthèse des acides gras des organismes oléagineux (Degournay, 2018). Cependant, certains hexoses (fructose et glucose) et acides aminés (glutamine) peuvent également contribuer à cet apport (Schwender et Ohlrogge, 2002). Selon Blanchet et al. (1990) et Roche, (2005), plus les feuilles du végétal sont actives longtemps, plus la lipogenèse est favorisée. Ceci vient du fait que la biosynthèse de l'huile requière trois fois plus d'énergie que la synthèse des glucides. L'accumulation des lipides dans les organes de réserve est largement

conditionnée par l'assimilation intervenant en phase post-florale (Blanchet et *al.*, 1982; Roche, 2005).

Chez les plantes, la biosynthèse des lipides se déroule dans un premier temps dans le chloroplaste et permet la synthèse des acides gras, constituants indispensables à tous les lipides (Leger, 2010). Ainsi, les acides contenant jusqu'à 18 atomes de carbone et une double liaison sont synthétisés dans les plastides par condensation d'unités à 2 atomes de carbone provenant d'acétyl-CoA (Li-Beisson et *al.*, 2010). L'acétyl-CoA carboxylase catalyse la première étape de la synthèse des acides gras, c'est-à-dire la formation de malonyl-CoA à partir de la carboxylation d'acétyl-CoA. Un complexe multi-enzyme, FA synthetase, catalyse ensuite la formation d'acide gras par ajouts successifs d'unités à deux carbones (résultant du malonyl-CoA) à la chaîne allongée d'acide gras estérifiée en protéine Acyl Carrier (ACP), conduisant à la synthèse de 16:0-ACP. Le 16:0-ACP peut encore être allongé par condensation de l'isozyme KASII (β -cétoacyl-ACP-synthétase) (Bates et *al.*, 2013) pour former 18:0-ACP, qui peut à son tour être désaturé par l'insertion d'une double liaison pour former 18:1-ACP. Les chaînes d'acide gras de l'acide palmitique (16:0), l'acide stéarique (18:0) et l'acide oléique (18:1) sont ensuite libérées de l'ACP par des thioestérases dont il existe deux classes (FATA, spécifique aux acides gras monoinsaturés et FATB spécifique aux acides gras saturés) (Ntsomboh-Ntsefong, 2017) (Fig. 13). Ces acides gras sont activés sous la forme CoA (via des enzymes spécifiques: les LACS (long chain acyl-CoA synthase)) et vont constituer le pool d'acyl-CoA (Degournay, 2018). Ainsi, pour produire les acides gras à 16 ou à 18 carbones, 30 réactions enzymatiques sont nécessaires à partir des deux précurseurs métaboliques que sont l'acétyl-CoA et du malonyl-CoA. Cette synthèse des acides gras se fait par l'intervention de plusieurs complexes multi protéiques, l'acétyl-CoA carboxylase (ACCase) et la fatty acid synthase (FAS) (Baud et Lepiniec, 2010; Bates et *al.*, 2013; Sidorov et Tsydendambaev, 2014).

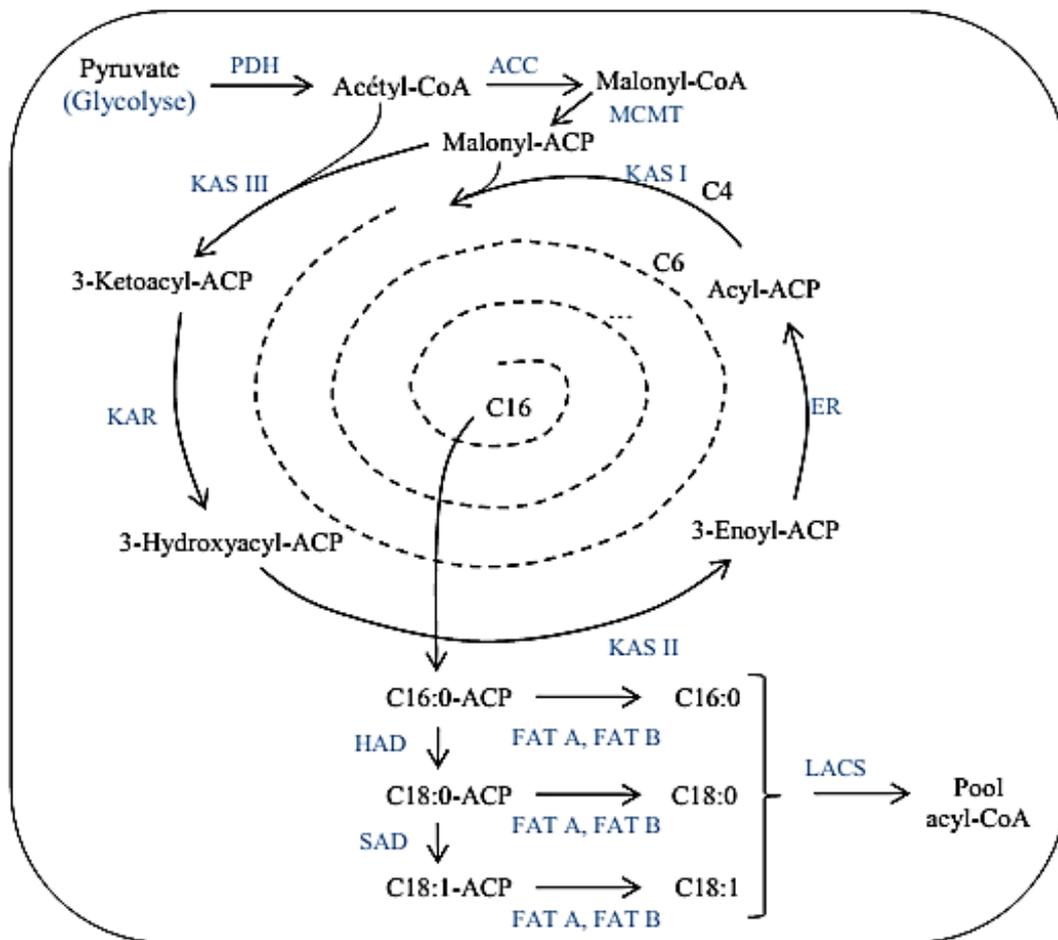


Fig. 13. Synthèse des acides gras et constitution du pool d'acyl-CoA (Degournay, 2018). ACC: acétyl-CoA carboxylase; ACP: acyl carier protein; ER: enoyl-ACP réductase; LACS: longchain acyl-CoA synthase; FAT: fatty acyl-ACP thioestérèse; HAD: hydroxyacyl-ACP; KAR: cétoacyl-ACP réductase; KAS: cétoacyl-ACP synthase; MCMT: malonyl-CoA ACP malonyltransférèse; PDH: pyruvate déshydrogénase; SAD: stearoyl-ACP desaturase.

Les acyls CoA formés sont exportés dans le cytosol ou vers le réticulum endoplasmique. Dans le réticulum, les acides gras peuvent emprunter 2 voies: ils peuvent estérifier le glycerol-3-phosphate et donner des phospholipides, ou bien subir une élongation et participer à la synthèse de VLCFA (very longchain fatty acid) (Fig. 14) (Leger, 2010). Néanmoins, pour la synthèse des acides gras, chaque espèce végétale peut avoir sa propre particularité. En effet, des différences de précurseurs pour la synthèse des composés de réserves, des différences de voies conduisant à la synthèse des acides gras et de l'origine des cofacteurs nécessaires à la synthèse et à l'accumulation des huiles ont été reportées entre les embryons de colza, de *Arabidopsis thaliana*, de tournesol (Acket, 2015) et de lin (Troufflard, 2004).

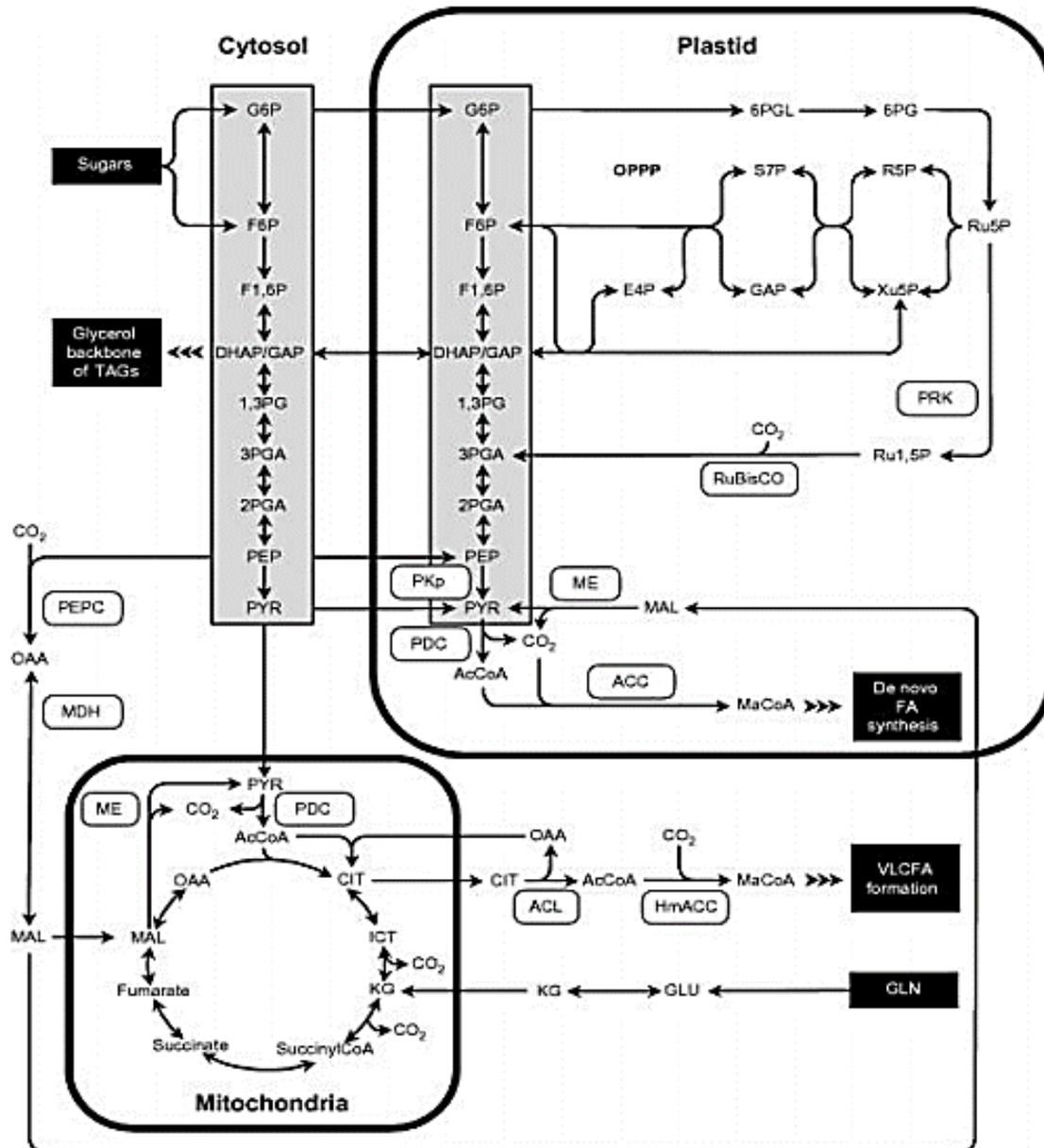


Fig. 14. Génération des précurseurs des triglycérides chez les plantes oléagineuses (Baud et Lepiniec, 2010). Les flèches représentent les flux de carbones. Les voies de la glycolyse sont en gris. ACC: acétyl-CoA carboxylase; AcCoA: acétylcoenzyme A; ACL: ATP-citrate lyase; CIT: citrate; DHAP: dihydroxyacétone-3-phosphate; E4P: érythrose-4-phosphate; FA: fatty acid; F1,6P: fructose-1,6-bisphosphate; F6P: fructose-6-phosphate; GAP: glyceraldéhyde-3-phosphate; G6P: glucose-6-phosphate; HmACC: homomeric acétyl-CoA carboxylase; ICT: isocitrate; KG: alpha-kétoglutarate; MaCoA: malonyl-coenzyme A; MAL: malate; MDH: NADdependent malate dehydrogenase; ME: enzyme malique; OAA: oxaloacétate; OPPP: oxidative pentose phosphate pathway; PDC: pyruvate dehydrogenase complex; PEP: phosphoenolpyruvate; PEPC: phosphoenolpyruvate carboxylase; 6PG: 6-phosphogluconate; 6PGL: 6-phosphogluconolactone; 1,3PG: 1,3-bisphosphoglycérate; 2PGA: 2-phosphoglycérate; 3PGA: 3-phosphoglycérate; PKp: plastidial pyruvate kinase; PRK: phosphoribulokinase; PYR: pyruvate; R5P: ribose-5-phosphate; Ru1,5P: ribulose-1,5-bisphosphate; Ru5P: ribulose-5-phosphate; RuBisCO: ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase; S7P: sedoheptulose-7-phosphate; VLCFA: very longchain fatty acid; Xu5P: xylulose-5-phosphate.

I.2.6. Effet du climat sur le développement et le mûrissement des fruits

Le facteur thermique est avec le stress hydrique les facteurs dont l'impact est le plus important sur les plantes cultivées. Le facteur thermique agit sur la phénologie (durée du cycle par exemple) et les rendements potentiels (nombre de fleurs ou d'épis fertiles, taille des fruits ou des grains, qualité) (Anonyme 9, 2009). C'est ainsi que Day *et al.* (2008) et Impa *et al.* (2019) ont montré que les températures élevées après la floraison accélèrent la vitesse de la phénologie reproductive, réduisent le temps de développement des fruits, accélèrent leur croissance et avancent par conséquent la date de récolte. Tandis que Aparicio *et al.* (2002) et Dag *et al.* (2013) ont indiqué que le climat a une influence majeure sur le processus de maturation et donc sur l'accumulation d'huile et sa composition chimique. Chez le blé (*Triticum aestivum* L) par exemple, il a été observé qu'une augmentation de la température nocturne entraîne une diminution significative des paramètres de croissance (la longueur et le diamètre du grain) et un raccourcissement significatif de la durée de maturation de cette céréale (Akter et Rafiqul Islam, 2017). Pour les cultures pérennes, essentiellement les arbres fruitiers (Seguin *et al.*, 2004), le facteur primordial est l'avancée des stades phénologiques. Pour la vigne, la période de la maturation est décalée, ce qui a pour effet de démultiplier le réchauffement, en ajoutant au seul effet climatique un effet lié à l'avancée du calendrier, avec des conséquences certaines sur la qualité de la vendange, plus chargée en sucre (et donc en degré alcoolique) et moins en acide (Lebon, 2005).

Depuis longtemps, il est connu que les températures élevées peuvent provoquer une abscission importante des jeunes fruits, induisant une diminution importante du taux de nouaison (Addicott et Lyon 1973). Depuis, des études sur l'arachide (Wheeler *et al.*, 1997; Prasad V.V.V. *et al.*, 1999, 2000), le colza (Young *et al.*, 2004), la tomate (Sato *et al.*, 2002), le poivron (Erickson et Markhart, 2002) et la mandarine (*Citrus reticulata* L.) (Ogata *et al.*, 2002) ont confirmé cet impact négatif des températures élevées sur le taux de nouaison. Chez la vigne, la température conditionne la germination du pollen (Staudt, 1982). Ceci explique la production plus importante de pollen sous des conditions de températures favorables, à 25 °C le jour et 20 °C la nuit (Ebadi *et al.*, 1995). Cependant, les effets positifs d'une augmentation de la température ne sont visibles qu'à des températures inférieures à 32 °C. Au-delà, les températures réduisent la nouaison suite à la réduction de la fertilité des ovules (Buttrose, 1974; Kliewer, 1977).

L'horticulture est très exposée aux changements climatiques. L'avancée de la floraison, à des périodes où les gels nocturnes sont particulièrement fréquents, augmente le

risque de dégâts printaniers. D'autres impacts sont également attendus, comme la modification de la qualité du fruit (coloration, rapport sucres/acides), de la dynamique de croissance reproductive et végétative. De plus, les arbres fruitiers se caractérisent par un cycle de croissance et de développement long, avec des investissements importants pour une durée de vie du verger de 15 à 20 ans. Les enjeux sont majeurs pour ces cultures pérennes à fort impact économique (Chmielewski et *al.*, 2004). Ainsi comparée aux cultures annuelles, l'arboriculture fruitière est particulièrement exposée aux impacts du fait de conséquences pluriannuelles et cumulatives.

Au-delà du fonctionnement de la plante, le changement climatique est aussi associé à des risques accrus de maladies et de prolifération des ravageurs qui entraînent des pertes importantes de rendement (Peltonen-Sainio et *al.*, 2010).

I.2.6.1. Influence du climat sur l'accumulation des lipides

Les changements de température affectent presque tous les processus cellulaires et biochimiques chez les eucaryotes, et induisent des réponses adaptatives pour le maintien de l'homéostasie cellulaire. Par exemple, l'élévation ou la baisse de la température augmente ou diminue la fluidité de la membrane plasmique (Ma et *al.*, 2015). Les changements de température qui s'opèrent en dehors de la plage optimale tolérable pour la croissance d'une cellule eucaryote induisent des anomalies dans plusieurs processus biologiques. Les activités enzymatiques (Singh et *al.*, 2016; Razavi et *al.*, 2017) et la fluidité des membranes cellulaires (Hassan et *al.*, 2016) sont des processus biologiques soumis à l'effet de la température. La modification du degré de saturation et celle de la longueur moyenne des acides gras (Russell, 2008) sont utiles pour maintenir la fluidité membranaire à un niveau optimal favorable aux activités biologiques. Les désaturases de lipides convertissent les acides gras saturés en acides gras insaturés en réponse aux changements de températures (de Mendoza, 2014; Holthuis et Menon, 2014; Romero et *al.*, 2018). Les doubles liaisons dans les lipides génèrent des repliements dans la chaîne hydrocarbonées acyle des acides gras et ainsi accroissent la fluidité de la membrane. Ce processus fondamental de maintien de la fluidité membranaire est appelée adaptation homéovisqueuse et se produit dans les eucaryotes, les bactéries et les archées (Fig. 15) (Shmeeda et *al.*, 2002; Zhang et Rock, 2008; Ma et *al.*, 2015).

Les acides gras insaturés à chaînes courtes induisent plus de lipides fluides que ceux saturés à chaînes longues (Puig-Castellvi et *al.*, 2018). Néanmoins, Il est bien connu que la capacité des plantes à s'adapter à différents régimes climatiques varie considérablement d'une

espèce à l'autre et au sein d'une même espèce. Les chloroplastes servent de centres métaboliques et jouent un rôle clé dans les processus d'adaptation physiologiques au stress thermique (Qing-Long *et al.*, 2018).

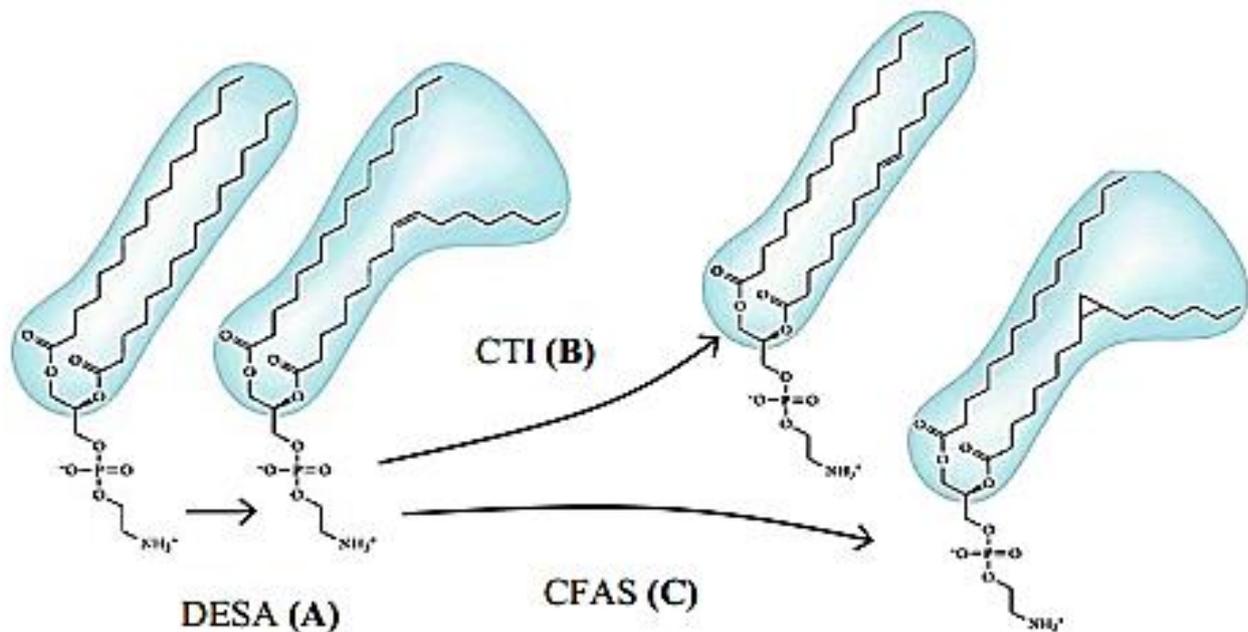


Fig. 15. Modification des phospholipides chez la bactérie (Zhang et Rock, 2008). CFAS: cyclopropane fatty acid synthase; CTI: phospholipid cis-trans isomérase; DESA: phospholipid acyl-chain desaturase.

I.2.6.2. Effet du climat sur l'accumulation des autres métabolites primaires

Un mécanisme d'adaptation clé de nombreuses plantes en situation de stress thermique (mais également lors de déficit hydrique ou de stress salin) est l'accumulation de composés organiques à faible poids moléculaires appelés osmolytes compatibles (Hare *et al.*, 1998; Sakamoto et Murata, 2002). En condition de stress, différentes espèces peuvent accumuler un large éventail d'osmolytes comme des sucres, des polyols, de la proline ou bien des composés azotés tertiaires et quaternaires (Sairam et Tyagi, 2004). L'accumulation de telles molécules contribue à développer la tolérance au stress des plantes. Par exemple, chez de nombreuses espèces la proline s'accumule en forte quantité sous l'influence de stress environnementaux (Kishor *et al.*, 2005). Cette accumulation provoquerait un effet tampon sur le potentiel rédox de la cellule (Wahid et Close, 2007). Chen *et al.* (2007) ainsi que Harsh *et al.* (2016) ont également montré que pour résister à une élévation de la température afin de survivre au stress thermique, les plantes oléagineuses à défaut d'accumuler plus d'acides gras saturés, peuvent plutôt accumuler des solutés compatibles tels que la proline, les sucres et les polyols.

Mohanty et Matysik (2001) ont montré que l'accumulation de la proline dans les tissus végétaux en réponse à différents stress abiotiques joue un rôle important contre les dommages oxydatifs causés par les espèces réactives de l'oxygène (ROS).

Le mécanisme développé par les végétaux pour résister au stress thermique varie également en fonction du stade de développement des fruits et en fonction de l'espèce fruitière. Ainsi, chez la pomme, les températures élevées après la floraison augmentent l'hydrolyse de l'amidon, les concentrations en composés solubles et diminuent la fermeté de la chair (Warrington et *al.*, 1999). De même, sur la mandarine, des températures élevées pendant la première phase de croissance favorisent l'accumulation des sucres solubles totaux (Marsh et *al.*, 1999; Richardson et *al.*, 2004). En revanche, l'augmentation de la température pendant la phase de croissance des fruits de kiwis peut réduire à la fois l'accumulation de matière sèche, la concentration de sucres solubles et la fermeté des fruits (Snelgar et *al.*, 2005).

L'accumulation de sucre dans le fruit est principalement due à leur transport actif via le phloème (Lescourret et *al.*, 2001). Une élévation de la température peut augmenter les transferts d'assimilats de la plante vers le fruit, ce qui aura pour conséquence d'augmenter la croissance et la teneur en sucres dans les fruits. Sur le kiwi, l'augmentation de la température peut allonger la durée de développement des fruits et en conséquence la quantité d'assimilats importés dans le fruit (Richardson et *al.*, 2004). La composition du fruit à la récolte résulte des entrées et des sorties d'eau et de carbone dans le fruit et de l'utilisation du carbone pour former de la matière sèche structurale ou pour alimenter les voies du métabolisme primaire et secondaire. Selon Richardson et *al.* (2004), l'augmentation de la température à n'importe quel stade de développement des fruits entraîne une réduction transitoire de la teneur en matière sèche et des teneurs en glucide des fruits.

Pendant la phase de maturation des fruits, l'augmentation de la température favorise l'accumulation des sucres qui peuvent être stockés sous forme d'amidon dans le fruit. Ainsi, les fruits de kiwi cultivés à des températures de 3 à 4 °C au-dessus de la température ambiante présentent des concentrations plus faibles en sucres solubles, mais des concentrations plus élevées en amidon dans les tissus (Hopkirk et *al.*, 1989) à la récolte. Après stockage, ils présentent des teneurs en sucres plus élevées que les témoins. De même chez le raisin, l'accumulation de sucre est accélérée par des températures élevées pendant la maturation (aux stades où les sucres s'accumulent le plus), ce qui conduit à des vins ayant un degré d'alcool plus important lorsque le climat est plus chaud (Rienth, 2014).

Les acides organiques représentent un élément clé de la qualité organoleptique des fruits et leur concentration est fortement influencée par la température. La teneur en acide au moment de la maturation est plus faible lorsque les fruits ont été soumis à des températures plus élevées après la floraison (Tromp, 1997). Lorsque les fruits sont soumis à des températures plus élevées au cours de leur maturation (Budde et *al.*, 2006), l'acidité diminue également. Ainsi, des températures élevées pendant les phases précoces et la maturation des raisins réduisent la concentration en acides organiques (notamment en malate) et influencent la perception de la qualité du fruit qui dépend de l'équilibre sucre-acide (Sweetman et *al.*, 2014).

Le goût est un trait complexe qui est équilibré avec les différents teneurs en sucres et en acides organiques. Par exemple, l'acide malique semble améliorer la perception du saccharose, à l'inverse, l'acide citrique masque la perception du saccharose et du fructose (Lobit et *al.*, 2003). La perte d'acidité des pêches avec l'élévation de la température est probablement due à l'utilisation des acides organiques comme substrats respiratoires (Budde et *al.*, 2006). Une diminution de l'acide malique associée à une respiration accélérée de l'acide malique a été observé sur des fruits ayant poussé à plus forte température (Rienth, 2014).

Le développement de la couleur naturelle des fruits est l'un des paramètres de qualité externe visuellement recherchés par le consommateur. Certaines enzymes intervenant dans les voies de synthèse des pigments sont inhibées à faibles ou à fortes températures, avec des seuils différents selon les enzymes, ce qui peut induire des défauts de coloration des fruits. Ainsi, l'accumulation de lycopène (principal pigment de la tomate qui lui donne sa couleur rouge) est inhibée dans les fruits de tomate à des températures au-dessus de 32 °C (Dumas et *al.*, 2003). Ceci est dû à une inhibition de la voie de synthèse du lycopène alors que la lycopène β -cyclase, l'enzyme qui intervient dans la transformation du lycopène en β -carotène n'est pas inhibée et en conséquence les fruits exposés à des températures supérieures à 35 °C ne développent pas leur coloration rouge. La température élevée réduit généralement l'accumulation d'anthocyanes (responsable en grande partie de la coloration rouge des fruits) dans les cultures fruitières (Kumar et *al.*, 2011). Chez la pomme, les concentrations d'anthocyanes des fruits sont plus faibles dans des conditions climatiques chaudes (Lin-Wang et *al.*, 2011; Ivanova et *al.*, 2012). En particulier les températures élevées de nuit auraient un effet défavorable sur l'établissement de la couleur chez les pommes en été (Lakatos et *al.*, 2012).

CHAPITRE II. MATERIEL ET METHODES

II.1. Matériel

II.1.1. Présentation des sites d'étude

Situé en Afrique centrale, le Cameroun s'étend du Golfe de Guinée au Lac Tchad, entre le 2° et le 13° de latitude Nord et le 8° 30' et le 16° 10' de longitude Est. Sur le plan agricole, la diversité des conditions pédo-climatiques permet de subdiviser le territoire national en 5 grandes zones agro-écologiques (ZAE) à savoir la zone soudano sahélienne (Zone I); la zone des hautes savanes guinéennes (Zone II); la zone des hauts-plateaux (Zone III); la zone forestière humide monomodale (Zone IV); la zone des forêts à pluviométrie bimodale (Zone V) (Kana *et al.*, 2013) (Fig.16).

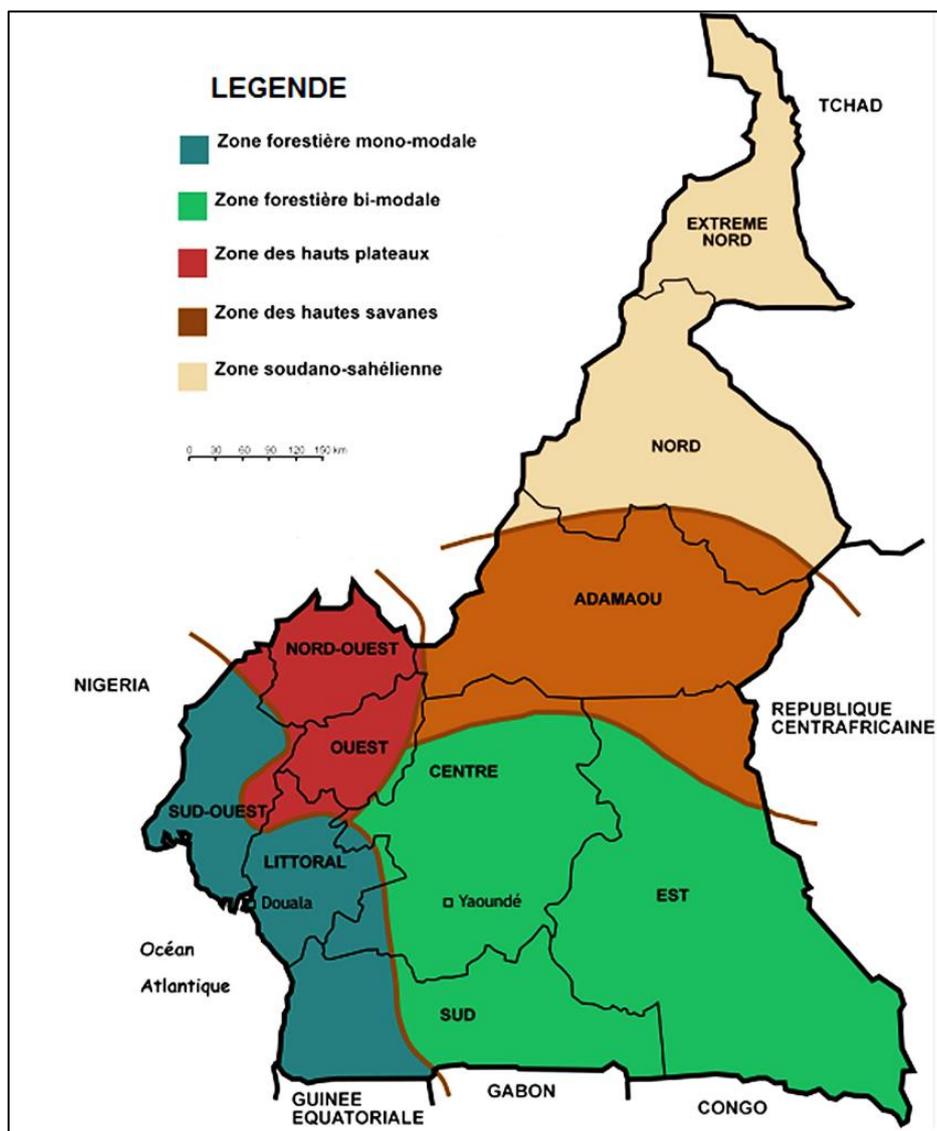


Fig. 16. Carte des zones agro-écologiques du Cameroun (Anonyme 10, 2000)

Cette étude s'est effectuée dans les localités de Foumban appartenant à la zone des hauts-plateaux (ZAE III); Njombé appartenant à la zone forestière humide monomodale (ZAE IV); Makénéne et Yaoundé (ZAE V) appartenant à la zone des forêts à pluviométrie bimodale (Tableau III). Ces localités correspondent aux zones de grande production du safou au Cameroun (Kengue, 2002).

Tableau III. Coordonnées géographiques des localités d'étude et types de sol.

Localités / Paramètres	Foumban (ZAE III)	Makénéne (ZAE V)	Njombé (ZAE IV)	Yaoundé (ZAE V)
Latitudes Nord	5°43'35"	4°53'04"	4°35' 00 "	3° 52 ' 00 "
Longitudes Est	10°53'55"	10°47'40"	9°40' 00 "	11°31'00"
Altitudes (m)	1 400	700	80	726
Types de sol	Sols ferralitiques hydromorphes et peu évolués	Sols ferralitiques à prédominance sablo-argileux	Sols bruns eutrophes	sols volcaniques, à texture argilo-limoneuse.

La zone des hauts-plateaux (Zone III) est comprise entre 4°54" à 6°36" de latitude Nord et 9°18" à 11°24" de longitude Est et couvre les régions de l'Ouest et du Nord-Ouest et représente une superficie totale de 3,1 millions d'hectares. Elle offre une grande diversité de reliefs: vers 1 240 m d'altitude s'étend le plateau Bamoun; le plateau Bamiléké qui va jusqu'au mont Bamboutos (2 740 m) et vers 1 800 m se situent les plateaux volcaniques de Bamenda. Le climat est de type "camerounien d'altitude", marqué par deux saisons d'inégales longueurs: une saison sèche, plus marquée qu'en zone IV et qui va de la mi-novembre à la mi-mars, et une saison des pluies qui dure de la mi-mars à la mi-novembre. Les températures moyennes sont basses (19 °C), et les pluies abondantes (1 500-2 000 mm) tombent suivant une configuration monomodale. Les paysages, caractéristiques de moyennes montagnes, présentent par endroits une végétation de savane, des plateaux étagés, des bassins déprimés et des plaines traversées par des forêts-galeries. Toutes sortes de cultures y sont pratiquées: caféier, théier, bananier, maïs, arachide, riz, cultures maraîchères (Kengue et *al.*, 2008).

La zone forestière humide monomodale (Zone IV) est comprise entre 2°6" et 6°12" de latitude Nord, et 8°48" et 10°30" de longitude Est. Elle couvre les régions du Littoral et du Sud-Ouest, ainsi que la bordure côtière de la région du Sud. Elle occupe une superficie de 4,5 millions d'hectares dont 282 000 (soit 6,3 %) sont cultivés. Le terrain, plat dans l'ensemble, comprend les pentes volcaniques du Mont Cameroun qui culmine à 4 095 m, les sédiments d'origine rocheuse le long de la côte. Le climat est de type "camerounien", très humide et

chaud, variante du climat équatorial. Les pluies sont abondantes, en moyenne 2 500 à 4 000 mm, à l'exception de la localité de Debundscha considérée comme l'une des régions les plus pluvieuses du monde, avec 11 000 mm d'eau par an qui tombent suivant un régime pluviométrique monomodal avec une saison sèche très peu prononcée. La température varie entre 22 et 29 °C et l'humidité de l'air entre 85 et 90 %, d'où le caractère lourd de l'atmosphère. Les cultures annuelles dites vivrières sont ici difficilement quantifiables. A côté de celles-ci, la zone regorge de grandes cultures d'exportation: caféier, cacao, théier, bananier et bananier plantain, palmier à huile, hévéa (Kengue et *al.*, 2008).

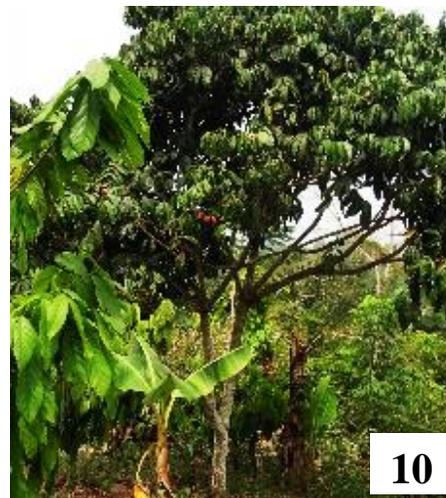
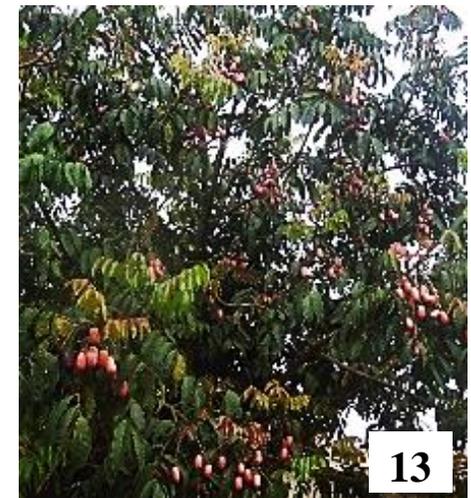
La zone des forêts à pluviométrie bimodale (Zone V), comprise entre 2°6" à 4°54"/5°48" de latitude Nord et 10°30" à 16°12" de longitude Est. Elle s'étend sur la majeure partie du plateau sud-camerounais entre 500 et 1 000 m d'altitude. Elle couvre les régions du Centre, du Sud et de l'Est, sur une superficie totale de 22,5 millions d'hectare. Chaud et humide, le climat est de type "guinéen", avec des températures moyennes de 25 °C et une pluviométrie de 1 500-2 000 mm par an, répartie en deux saisons humides bien distinctes, permettant deux cycles de cultures et un calendrier agricole étalé avec les semis et les récoltes échelonnés. La végétation est composée de forêts denses semi-décidues et sempervirentes. La pratique de la culture itinérante sur brûlis suivie de jachères pour la restauration de la productivité du sol est traditionnelle. Il s'agit essentiellement de cultures pérennes (cacao, caféier robusta, divers arbres fruitiers) annuelles et pluriannuelles (bananier plantain, canne à sucre, maïs, tabac, cultures maraîchères, tubercules) (Kengue et *al.*, 2008).

II.1.2. Matériel végétal

Les fruits utilisés au cours de ce travail sont issus de pieds de safoutiers sélectionnés dans chaque localité d'étude sur la base des entretiens avec les agriculteurs portant sur l'âge des arbres, la fréquence de production, la qualité des fruits, la densité de floraison, la chute des fruits et l'accessibilité, la taille des fruits. Ainsi, quatre safoutiers par localités sont choisis. Ces arbres sont issus soit d'un semis, soit du marcottage et sont intégrés dans des agroforêts à base de cacao ou de plantain à Fouban (arbre 1, arbre 2, arbre 3 et arbre 4), Makénéne (arbre 5, arbre 6, arbre 7 et arbre 8) et Njombé (arbre 9, arbre 10, arbre 11 et arbre 12). Tandis qu'à Yaoundé, les arbres sélectionnés sont des safoutiers de cases (arbre 13, arbre 14, arbre 15 et arbre 16) (Tableau IV et Fig. 17).

Tableau IV. Quelques caractéristiques du matériel végétal expérimental. ZAE III: zone agro-écologique des hauts plateaux; ZAE IV: zone agro-écologique des forêts humides à pluviométrie monomodale; ZAE V: zone agro-écologique des forêts denses à pluviométrie bimodale; nd. Non déterminé. Enquête menée en 2011.

Numeros des arbres	Localités	Zones agro-écologiques (ZAE)	Âge de l'arbre	Fréquence de production	Accessibilité	Types de fruits produits	Densité de floraison	Chute des fruits	Origine de la plante	Ecosystème
1	Foumban	III	10	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Agroforêt
2	Foumban	III	40	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Agroforêt
3	Foumban	III	10	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Agroforêt
4	Foumban	III	10	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Agroforêt
5	Makénééné	V	8	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
6	Makénééné	V	20	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Agroforêt
7	Makénééné	V	8	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
8	Makénééné	V	8	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
9	Njombé	IV	15	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
10	Njombé	IV	15	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
11	Njombé	IV	15	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
12	Njombé	IV	15	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Agroforêt
13	Yaoundé	V	7	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Marcottage	Safoutier de case
14	Yaoundé	V	>20	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Safoutier de case
15	Yaoundé	V	nd	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Safoutier de case
16	Yaoundé	V	>20	Annuelle	Bonne	Moyens	Forte	Pas intense	Sémis	Safoutier de case



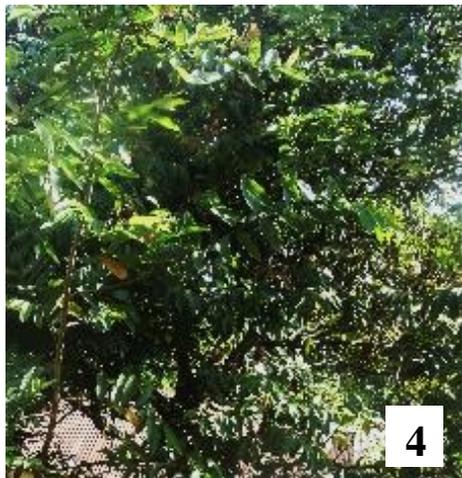
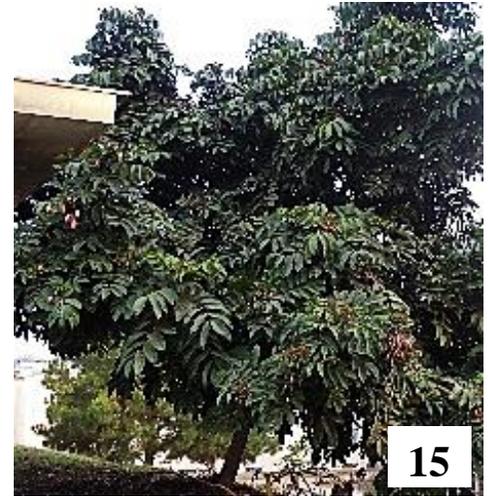
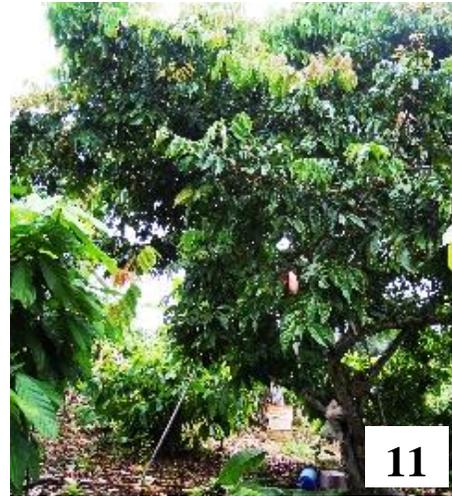
Foumban (ZAE III)

Makénéne (ZAE V)

Njombé (ZAE IV)

Yaoundé (ZAE V)

Fig. 17A. Pieds de *Dacryodes edulis* dans leur écosystème (photos Mpemboura). ZAE: zone agro-écologique.



Foumban (ZAE III)

Makénéne (ZAE V)

Njombé (ZAE IV)

Yaoundé (ZAE V)

Fig.17B. Pieds de *Dacryodes edulis* dans leurs écosystèmes (photos Mpemboura). ZAE: zone agro-écologique.

II.1.3. Matériel de terrain et de laboratoire

II.1.3.1. Matériel de terrain

Le matériel suivant est utilisé pour l'échantillonnage:

- des étiquettes de différentes couleurs (trois couleurs) pour marquer les trois phases d'étiquetage (bourgeonnement, anthèse, nouaison);
- un appareil photographique (SAMSUNG LENS) pour la prise de vue;
- un pied à coulisse numérique (pied à coulisse Vernier, 200 mm, précision $\leq 0,02$ mm, MITUTOYO, Paris, France) pour mesurer la longueur et le diamètre de chaque fruit;
- une glacière rigide et réfrigérée pour transporter les fruits du terrain au laboratoire.

II.1.3.2. Matériel de laboratoire

Le matériel utilisé au laboratoire est constitué de:

- une balance électronique sensible (RADWAG, Clarkson Laboratory & Supply Inc., Etats Unis) pour déterminer le poids frais de chaque fruit et peser les produits chimiques;
- une étuve (MEMMERT UN 30, Allemagne) utilisée pour sécher les fruits frais afin de déterminer leur teneur en eau;
- une éprouvette graduée pour déterminer le volume des fruits;
- un bécher gradué pour la préparation du milieu réactionnel à l'anthrone;
- un congélateur (LIEBHERR) utilisé pour conserver les fruits à -20 °C avant les analyses biochimiques;
- un spectrophotomètre (HACH DR3900) qui a permis de mesurer les absorbances;
- un bain-marie (DAGLEF PATZ) pour chauffer les solutions et les échantillons;
- une centrifugeuse (ROTANTA) qui a permis de séparer les extraits glucidiques des culots;
- les réactifs (acides sulfurique, anthrone, acide chlorhydrique, chloroforme, méthanol, alcool, chlorure de sodium, amidon de pomme de terre, glucose, toluène, hexane);
- un chromatographe en phase gazeuse HEWLETT-PACKARD 5890 série II couplé à un détecteur à ionisation de flamme équipé d'une colonne HP-1 (30 m \times 0,32 mm \times 0,25 mm) utilisée pour préparer les esters méthyliques d'acide gras;
- l'hélium utilisé comme gaz vecteur et le C17 comme étalon interne;
- des tubes à essai pour le dosage des glucides;
- les micopipettes et pipettes pasteurs pour le prélèvement des extraits.

II.2. Méthodes

II.2.1. Identification des phases de développement et de mûrissement et les stades phénologiques des fruits de *Dacryodes edulis*

II.2.1.1. Echantillonnage

Quatre safoutiers, séparés par des intervalles d'au moins 50 m sont sélectionnés par site. Toutes les fleurs accessibles sur chaque arbre sont étiquetées au stade du bourgeonnement. Les bourgeons floraux sont contrôlés chaque semaine et les fleurs sont ensuite étiquetées au stade de l'anthèse. Le troisième étiquetage est effectué au stade de la nouaison. À deux semaines d'intervalle et de la nouaison à la maturation, dix fruits étiquetés sont sélectionnés au hasard et collectés sur chaque arbre pour la mesure des paramètres morphologiques. Cinq de ces fruits par arbre ont par la suite servi de matériel biologique pour l'évaluation des paramètres biochimiques (teneurs en eau, en lipides totaux, en acides gras, en sucres solubles totaux et en amidon). Ils sont transportés au laboratoire soit dans une glacière réfrigérée pour les échantillons qui ont servi à l'extraction et la quantification des lipides totaux et des acides gras, soit dans l'éthanol à 80 ° pour ceux qui ont servi à l'extraction et la quantification des sucres solubles totaux et l'amidon. A chaque échantillonnage, un horaire précis a été respecté, soit l'intervalle de temps 8 h-11 h du matin. Cette heure de collecte est standardisée afin de minimiser l'impact de sa variation sur la composition biochimique des échantillons de même nature (Roper et *al.*, 1988; Wullschleger et *al.*, 1992; Gomez et *al.*, 2003). L'expérience est menée sur deux années de production consécutives, c'est-à-dire 2012 et 2013. En raison de la chute des fruits, les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12 de l'année 2012 et sur les arbres 9, 10, 11, 12, 15 et 16 de l'année 2013.

II.2.1.2. Mesure des changements physiques au cours du développement et du mûrissement

La longueur et le diamètre de chaque fruit sont mesurés avec un pied à coulisse numérique (MITUTOYO).

La longueur du fruit est mesurée sur son axe polaire, c'est-à-dire entre l'apex et le bas. Le diamètre du fruit est considéré comme la largeur maximale du fruit, mesurée perpendiculairement à l'axe polaire.

Le volume du fruit est déterminé à l'aide de la méthode de mesure du volume de déplacement (Hughes, 2005). Ainsi, le fruit est plongé dans une éprouvette graduée contenant

un volume d'eau connu V_i , puis le volume d'eau final V_f obtenu après élévation du niveau de l'eau est relevé. Le volume V du fruit est déterminé par la formule $V = V_f - V_i$.

Les fruits sont pesés individuellement sur une balance électronique sensible (RADWAG).

Le taux de croissance quotidien des fruits (TCQF) est calculé avec la formule suivante:

$$\text{TCQF} = \frac{\Delta X}{t},$$

où ΔX représente l'augmentation de croissance, c'est-à-dire la différence entre deux valeurs de paramètre mesurées consécutives;

t représente le temps (en jours) entre deux mesures consécutives.

Un panel composé de cinq spécialistes des Sciences Végétales a noté la couleur, la forme et la texture apparente des fruits.

II.2.1.3. Détermination des stades de développement et de mûrissement des fruits

Les différentes phases de développement et de mûrissement des fruits sont déterminées en fonction des changements des paramètres morphologiques observés et mesurés comme préalablement fait chez quelques fruits tels que la mangue (*Mangifera indica*) (Subramanyam et al., 1975) et l'abricot (*Prunus armeniaca*) (Signoret, 2004), afin de déterminer les grandes étapes de leur développement. Ces phases sont la division cellulaire supposée (DC), l'élongation supposée (EL), la phase de pré-mûrissement (PREM) et celle de mûrissement. Ainsi, la phase de division cellulaire présumée est considérée comme le temps qui s'écoule entre la nouaison et le début de l'augmentation de la longueur, du diamètre et du volume des fruits. La phase d'élongation présumée est définie comme la période pendant laquelle il y a eu une augmentation continue des paramètres morphologiques mesurés. La phase de pré-mûrissement est définie comme le temps entre l'absence de changement dans la croissance du fruit et le changement de couleur du fruit (début du noircissement). La phase de mûrissement est considérée comme le temps allant du début du noircissement du fruit à la fin de ce processus (Pabon-Mora et Litt, 2011). La durée de chaque stade a également été évaluée.

II.2.1.4. Détermination des phénophases de reproduction

Pour chaque safoutier étudié, l'observation de l'évolution des organes reproducteurs de la floraison jusqu'à la maturité a été faite et la chronologie des phénophases de reproduction au cours des deux années d'étude consécutives a été enregistrée.

Afin de déterminer la durée des stades phénologiques, le temps s'écoulant entre l'apparition des boutons floraux et la succession de chaque phénophase a été calculé à partir de la date de leur apparition.

II.2.2. Détermination de la relation entre les stades de développement et l'accumulation spatio temporelle des éléments biochimiques dans les fruits

Quelques paramètres biochimiques des pulpes des fruits de *D. edulis* ont été évalués. Il s'agit d'une part, des lipides totaux et de l'eau, dont les teneurs ont été quantifiées tout au long du processus de développement et de mûrissement de ces fruits. D'autre part, les sucres solubles totaux, l'amidon et les acides gras quantifiés au début et à la fin de chaque phase de développement.

II.2.2.1. Teneur relative en eau

Pour déterminer la teneur en eau de la pulpe des fruits de *Dacryodes edulis*, une quantité de matière fraîche (Mf) est séchée dans un four (MEMMERT) à 60 °C jusqu'à un poids sec constant (Ms). Cette teneur en eau (Te) exprimée en pourcentage de matière fraîche est donnée par la formule suivante:

$$Te = \frac{(Mf - Ms) \times 100}{Mf}$$

II.2.2.2. Teneurs en lipide et en acide gras

II.2.2.2.1. Extraction et quantification des lipides totaux sur matière sèche

L'extraction des lipides du mésocarpe de safou et l'analyse par chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à ionisation de flamme (CG-DIF) sont effectuées respectivement au laboratoire de l'IRAD Dibamba (Cameroun) et au Laboratoire de biogénèse membranaire de Bordeaux (France).

L'extraction à froid a été effectuée selon le protocole modifié de Folch et *al.* (1957), basé sur l'utilisation d'un mélange binaire de solvants, le chloroforme-méthanol. Une solution de chloroforme/méthanol (2:1 v/v) est premièrement préparée. Ensuite, des tubes de verre sont rincés avec cette solution de chloroforme/méthanol, puis séchés en les retournant. 100 mg d'échantillon séché et broyé y sont introduits. 2 ml de chloroforme/méthanol (2:1 v/v) sont ajoutés et laissés pendant 12 h avant de passer au vortex (7 tours/seconde). Le surnageant est transféré dans un tube fraîchement nettoyé et 500 µl de solution de NaCl à 0,9 % y sont ajoutés afin d'éliminer les composants non lipidiques. Le substrat obtenu est vortexé pendant 3 à 5 min, puis laissé reposer pendant 15 min. Un tube fraîchement nettoyé et étiqueté (tube d'hémolyse de 4 ml) est pesé et la phase inférieure du mélange (précédemment agité au vortex) est ajoutée à l'aide d'une pipette pasteur. Ce tube et son contenu sont séchés dans une étuve à 65 °C jusqu'à obtention d'un poids constant (soit 2 h de séchage). La différence de masse entre les tubes contenant les lipides secs et les tubes vides permet d'obtenir la quantité de lipides extraits.

II.2.2.2.2. Dosage des acides gras

➤ Extraction des acides gras libres et préparation d'esters méthyliques d'acides gras

Afin d'analyser la composition en acides gras présents dans l'huile, il est nécessaire de réaliser une transestérification. Ainsi, les échantillons de lipides sont transformés en esters méthyliques d'acides gras (EMAG) afin de rendre ces derniers plus volatils, stables et détectables pour une analyse détaillée de leur composition. Pour cela, les lipides séchés (100 µg à 5 mg) obtenus comme ci-dessus sont placés dans des tubes de verre de 8 ml avec des bouchons à vis garnis de téflon, pré-rincés au chloroforme. À ceux-ci, on ajoute 2 ml de méthanol contenant 2,5 % d'acide sulfurique (v/v) et 0,6 ml de toluène (pour solubiliser les lipides neutres), en veillant à ce que ce mélange ne contienne pas d'eau. Le tout est chauffé sur un bain sec à 80 °C pendant une heure et laissé refroidi à température ambiante. Ensuite, 1 ml d'hexane est ajouté, suivi de 2 ml de NaCl 0,9 % (p/v). Le mélange est agité au vortex et brièvement centrifugé. Ensuite, la phase supérieure (EMAG dans l'hexane) est transférée dans un nouveau tube étiqueté et maintenue à -20 °C pour l'analyse par chromatographie en phase gazeuse. Plus tard, 100 µl de l'EMAG ont été transférés dans un flacon de chromatographie en phase gazeuse (CG) (avec insert) et soumis à une analyse par chromatographie en phase

gazeuse couplée à un détecteur à ionisation de flamme (CG-DIF) (Ntsomboh-Ntsefong, 2017).

➤ **Analyse par chromatographie en phase gazeuse des esters méthyliques d'acides gras**

La chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à ionisation de flamme (CG-DIF) est utilisée dans cette phase de l'étude afin de quantifier chaque acide gras présent (Noh et *al.*, 2002). Les EMAG (esters méthyliques d'acides gras) sont analysés par chromatographie en phase gazeuse (CG) Hewlett-Packard 5890 série II avec détecteur à ionisation de flamme (FID) équipé d'une colonne HP-1 (30 m×0,32 mm×0,25 mm) comme décrit dans Maneta-Peyret et *al.* (2014). La température du four est programmée comme suit: 160 °C pendant 1 minute, portée à 190 °C à 20 °C/min, maintenue à 190 °C pendant 0,3 minute, puis portée à 210 °C à 5 °C/min, maintenue pendant 0,3 minute supplémentaire, puis portée à 230 °C à 20 °C/min, et la température finale du four est maintenue pendant 10 minutes. Les températures de l'injecteur et du détecteur sont respectivement de 230 °C et 250 °C. L'hélium est utilisé comme gaz vecteur à un débit de 3 ml/min. Les EMAG sont identifiés par comparaison de leurs temps de rétention avec ceux des EMAG standard, puis sont quantifiés en fonction de leur pourcentage de surface obtenu et des quantités connues d'étalon interne (C17) (Ntsomboh-Ntsefong, 2017).

II.2.2.3. Extraction et dosage des glucides

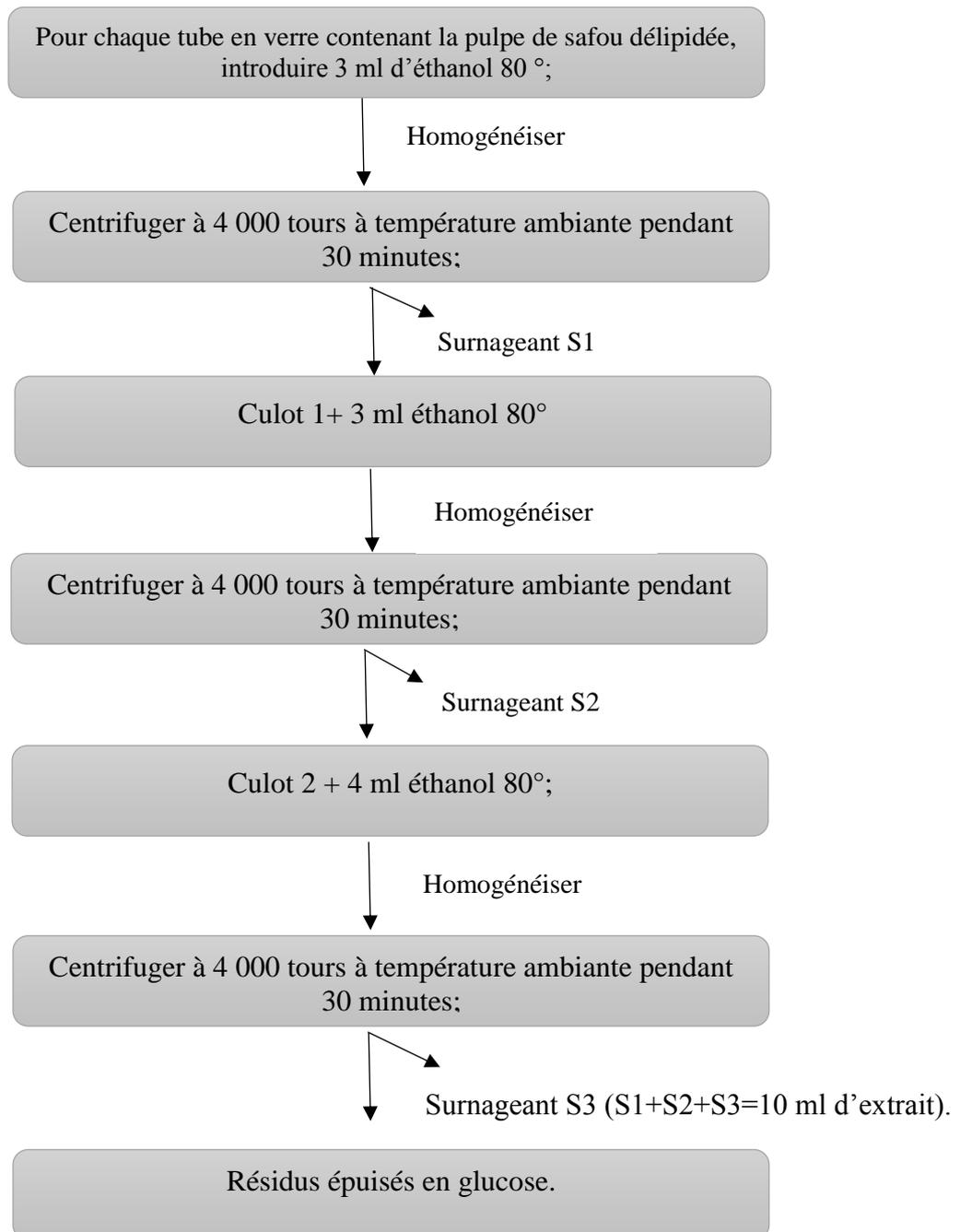
II.2.2.3.1. Extraction des sucres solubles totaux et de l'amidon

Les sucres solubles totaux sont extraits des pulpes des fruits de *Dacryodes edulis* à l'éthanol 80° selon la méthode modifiée de Dubois et *al.* (1956) (Aparjot Kaur et Thind, 2017). Le safou étant un oléagineux, sa pulpe a tout d'abord été délipidée à l'hexane suivant le protocole ci-dessous:

- pesée de 200 mg de pulpe pour chaque échantillon;
- broyage dans des pots correspondant à chaque échantillon;
- ajout de 4 ml d'hexane pour les échantillons des stades les plus riches en lipides, soit les stades DEM (début mûrissement), FIPREM (fin pré-mûrissement), FIM (fin mûrissement) (teneur en lipide déjà connue) et 2 ml pour ceux des stades DC (division cellulaire) et FEL (fin élongation) (moins riches en lipides car teneur est déjà connue);

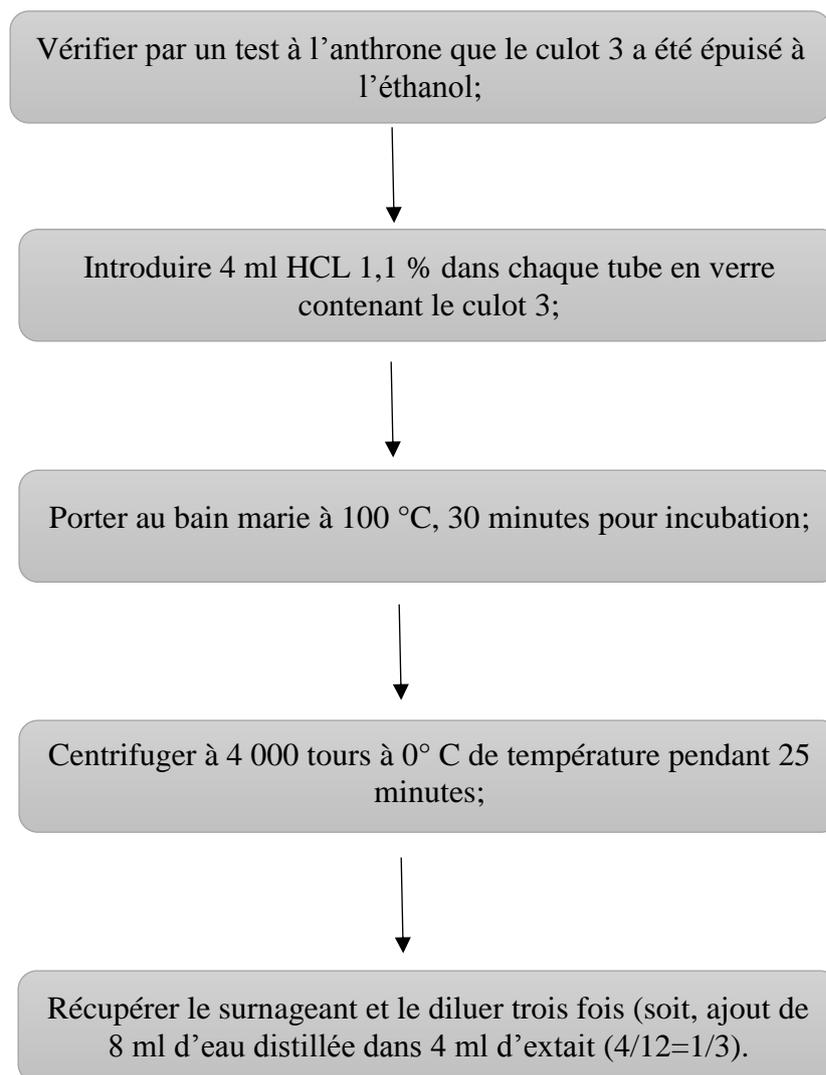
- 24 h de macération avec tubes fermés;
- centrifugation des échantillons à 4 000 tours, 24 °C à 30 minutes;
- séparation de l'hexane du culot;
- séchage pendant 24 h.

L'extraction des sucres solubles totaux s'est donc faite à partir des échantillons délipidés suivant le protocole ci-dessous:



L'extraction de l'amidon s'est faite à chaud à 100 °C (permettant l'éclatement des grains d'amidon (Gomez et *al.*, 2003)) et grâce à une solution d'acide chlorhydrique à 1,1 % (car une attaque chimique trop forte peut hydrolyser des constituants pariétaux comme la pectine (Marshall, 1985) et libérer des glucides de structure) sur des résidus précédemment épuisés en glucose à l'aide de l'éthanol. Cette dernière mesure vise à éviter toute contamination par du glucose soluble.

La procédure d'extraction de l'amidon est donc la suivante:



II.2.2.3.2. Dosage des sucres solubles totaux par la méthode colorimétrique à l'anthrone

Les sucres solubles sont dosés selon la méthode à l'anthrone (Yemm et Willis, 1954). Cette méthode utilise la propriété qu'ont les oses simples possédant au moins cinq atomes de carbone d'être déshydratés et transformés en furfural ou dérivés furfuraliques en milieu acide concentré et à chaud. Les pentoses sont transformés en furfural et les hexoses en 5-hydroxyméthylfurfural. Ces dérivés furfuraliques sont susceptibles de se combiner avec diverses substances phénoliques possédant des hydrogènes mobiles (anthrone, orcinol, résorcinol...) pour donner des produits colorés dont les propriétés sont caractéristiques des glucides de départ. Ainsi en présence d'anthrone, ces dérivés furfuraliques donnent un complexe coloré allant du vert au bleu-vert, selon la concentration en glucide de la solution analysée (Bachelier et Gavinelli, 1966). Ce dosage n'intègre pas les alditols comme le sorbitol ou l'inositol dont la prise en compte nécessiterait une oxydation préalable. Que ce soit pour le dosage colorimétrique des sucres solubles totaux ou celui du glucose provenant de l'hydrolyse de l'amidon, la méthode à l'anthrone est la plus courante chez les ligneux. Cette méthode présente l'avantage d'être utilisable sur des extraits éthanoliques (Goldschmidt et Golomb, 1982).

Le milieu réactionnel à l'anthrone est préparé à l'abri de la lumière. Pour 1 000 ml du réactif à l'anthrone:

- couler 710 ml de H₂SO₄ 98 % concentré dans 290 ml d'eau distillée;
- laisser refroidir dans la glace fondante;
- y ajouter 1g d'anthrone;
- agiter.

NB: Le réactif obtenu est de couleur jaune clair. Il est préparé le jour du dosage, car sa durée de conservation n'est pas longue.

Dans chaque tube à essai, ajouter 2 ml de ce réactif et 10 µl d'extrait alcoolique. L'ensemble est homogénéisé et porté au bain marie à 80 °C pendant 20 min. Après refroidissement dans la glace fondante, l'absorbance du complexe vert formé est mesurée à 620 nm. Une gamme d'étalonnage est établie avec une solution de glucose (1 mg.ml⁻¹) dans l'alcool 80°.

La quantité de glucose en µg/mg Pf est mesurée selon la formule suivante:

$$\text{Quantité} = \frac{\Delta\text{Dox} \times \text{Vet}}{a \times \text{Vep} \times \text{Pf}}$$

- a: coefficient directeur de la droite d'étalonnage;
- V_{et}: volume d'extrait total en ml;
- V_{ep}: volume d'extrait prélevé en µl;
- Pf: masse de la pulpe utilisée pour l'extraction en mg;
- ΔDox: variation de la densité optique.

II.2.2.3.3. Dosage de l'amidon

L'amidon est dosé en suivant la méthode colorométrique à anthrone, décrite par McCready *et al.* (1950). L'acide sulfurique hydrolyse les liaisons glycosydes des glucides, ce qui produit des monosaccharides qui sont déshydratés en furfural et ses dérivés. Le furfural réagit avec l'anthrone pour donner un complexe bleu-vert (Pavan, 2013). L'amidon de pomme de terre est utilisé comme standard.

Dans chaque tube à essai, sont introduits 2,5 ml du réactif à l'anthrone et 200 µl d'extrait amidonique. L'ensemble est homogénéisé et porté au bain marie à 100 °C pendant 11 minutes. Après refroidissement dans la glace fondante, l'absorbance du complexe vert-bleu formé est mesurée à 630 nm. Une gamme d'étalonnage est établie avec une solution d'empois d'amidon de pomme de terre préparé au HCL 1,1 % (solution d'amidon de pomme de terre (2 mg.ml⁻¹)).

La quantité d'amidon en µg/mg PF est mesurée selon la formule suivante:

$$\text{Quantité} = \frac{\Delta\text{Dox} \times \text{Vet}}{a \times \text{Vep} \times \text{Pf}}$$

- a: coefficient directeur de la droite d'étalonnage;
- V_{et}: volume d'extrait total en ml;
- V_{ep}: volume d'extrait prélevé en µl;
- Pf: masse de la pulpe utilisée pour l'extraction en mg;
- ΔDox: variation de la densité optique.

II.2.3. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur les dates d'occurrence des stades identifiés et sur la variation des paramètres biochimiques

II.2.3.1. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur les dates d'occurrence des stades de développement et les phénophases des fruits de *Dacryodes edulis*

Pour chaque pied de safou étudié, la chronologie des changements entre l'émergence des bourgeons floraux et la maturation des fruits au cours de deux cycles de production consécutifs est enregistrée.

Les paramètres climatiques pris en compte au cours de cette étude sont la température, la pluviométrie et l'humidité relative. Leurs valeurs journalières enregistrées pendant l'année 2011 (année précédent le début des échantillonnages sur les pieds de *Dacryodes edulis* sélectionnés) et les deux années d'étude (2012 et 2013) sont obtenues via le service de météorologie du Ministère des transports du Cameroun. De ces données brutes, les températures moyennes et cumulées, la pluviométrie cumulée et l'humidité relative moyenne couvrant chaque phénophase reproductive chez *D. edulis* sont calculées.

La corrélation entre la chronologie des stades de développement des safous et les paramètres climatiques est établie. Ces corrélations doivent permettre de concevoir un modèle mathématique pour la prévision des phénophases reproductives à partir des données climatiques.

II.2.3.2. Modélisation de la phénologie reproductive chez *Dacryodes edulis*

La démarche de modélisation mathématique de la phénologie reproductive chez *D. edulis* inspirée des travaux de Pambo Bello (2006) sur le manguier a consisté à décomposer le développement reproductif de ce fruitier en phénophases, à les caractériser et à rechercher l'effet de différents facteurs climatiques sur ces stades phénologiques.

La théorie utilisée a été celle du modèle statistique où une variable explicative X (qui peut être le moment des événements phénologiques ou un processus biologique), influence une variable réponse Y (qui est un facteur climatique) (Chuine et *al.*, 2003). Le but du modèle mathématique est de déterminer une fonction f tel que $y = f(x)$. Le modèle le plus simple est le modèle linéaire (f est une fonction linéaire) et s'écrit sous la forme $y = ax + b$ (Jestin, 2013).

L'approche des cumuls thermiques a servi pour la constitution de ce modèle phénologique, permettant la prédiction de l'évolution des stades phénologiques chez les fruits de *D. edulis* et du temps thermique. Pour cela, les dates d'occurrence de chaque phénophasse ont servi de repère pour le calcul des températures cumulées les régissant.

II.2.3.3. Evaluation de l'impact des facteurs climatiques sur la variation des paramètres biochimiques dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*

La corrélation entre les paramètres climatiques (température moyenne, températures cumulées, précipitations cumulées, humidité relative moyenne) et biochimiques est établie. Ces corrélations doivent permettre de concevoir un modèle mathématique pour la prévision des phases de développement permettant une synthèse d'huile de pulpe de safou combinant les critères de qualité (meilleur profil en acides gras) et de quantité.

II.2.4. Analyse statistique des données

Plusieurs analyses statistiques ont été sélectionnées afin de pouvoir explorer le jeu de données et visualiser les changements métaboliques et morphologiques au cours du développement des fruits de *Dacryodes edulis*. Ces analyses ont également permis de visualiser les différences et les ressemblances entre les stades de développement, les sites et les années d'étude.

Ainsi, les analyses de variance (ANOVA) sont faites grâce au logiciel SPSS version 20. Les différences sont déclarées significatives à $p < 0,05$. Le test de classement des moyennes SNK (Student et Newman-Keuls) au seuil de 5 % est utilisé pour structurer les traitements et identifier ceux qui sont différents. Les tests non paramétriques de Kruskal-Wallis (Test sur les rangs basés sur le χ^2) sont utilisés pour analyser les paramètres à variances inégales et/ou à population non normale. La structuration de ces moyennes est faite par le test de Mann-Whitney U au seuil de 5 %. Les résultats, présentés sous forme de courbes, de tableaux et d'histogrammes sont réalisés à l'aide des logiciels Excel 2013 et de R.

Afin d'évaluer la dépendance entre plusieurs variables simultanément et de mettre en évidence celles qui sont les plus corrélées entre elles, une matrice de corrélation a été calculée et les coefficients de corrélation sont représentés par un corrélogramme. La matrice a été générée par le logiciel R et les corrélations entre les variables sont mises en évidence grâce au test de corrélation de Pearson et Spearman.

CHAPITRE III. RESULTATS ET DISCUSSION

III.1. Résultats

III.1.1. Phases de développement, de mûrissement et phénophases des fruits de *Dacryodes edulis*

III.1.1.1. Caractéristiques des phases de développement, de mûrissement et phénophases

Les résultats sur l'observation des paramètres physiques des fruits de *Dacryodes edulis* révèlent que le temps qui s'écoule entre la nouaison et le mûrissement de ces fruits varie de 133 à 175 jours en 2012 et est de 147 jours en 2013 (sur les mêmes arbres de la localité de Foumban). Cette période est de 126 à 147 jours en 2012 et de 133 à 147 jours en 2013 à Makénééné. Cependant, les safoutiers de la localité de Njombé ont eu besoin de 126 à 154 jours en 2012 pour le développement et le mûrissement de leurs fruits. Par contre, il a fallu aux safoutiers de Yaoundé 133 à 182 jours en 2012 et de 133 à 161 jours en 2013 pour couvrir la période entre la nouaison et le mûrissement (Fig. 18). Néanmoins, la durée moyenne entre la nouaison et le mûrissement de ces fruits en 2012 ($149,52 \pm 17,92$ jours) n'est pas significativement différente ($P \geq 0,05$) de celle de 2013 ($142,1 \pm 7,77$ jours).

Dans la population de safoutiers étudiée, les bourgeons floraux sont apparus tardivement en 2013 par rapport à 2012 (en 2012, les bourgeons floraux sont apparus sur 92,86 % des arbres en janvier et 7,14 % en février; en 2013, les bourgeons floraux sont apparus sur 80 % des arbres en février, le reste étant apparu en janvier (10 %) et en mars (10 %)). Parallèlement, le retard de la date d'émergence des bourgeons floraux a entraîné un retard global de la date de récolte (fin du mûrissement) de juin à juillet (pour l'arbre 2 Foumban, l'arbre 5 Makénééné, l'arbre 6 Makénééné, l'arbre 7 Makénééné, l'arbre 8 Makénééné) et de début juillet à fin juillet (pour l'arbre 3 Foumban), ou de fin juillet à début août (pour l'arbre 13 Yaoundé et l'arbre 14 Yaoundé) (Tableau V).

Les figures 19, 20, 21 et 22 illustrent le profil de croissance des safous. Ces fruits croissent suivant une simple sigmoïde. Au stade précoce, juste après la nouaison qui est une phase supposée de division cellulaire (DC), ils présentent une phase de croissance exponentielle rapide jusqu'à atteindre un maximum correspondant à la fin de l'élongation. Puis s'ensuit une phase de croissance stable jusqu'à la maturité du fruit.

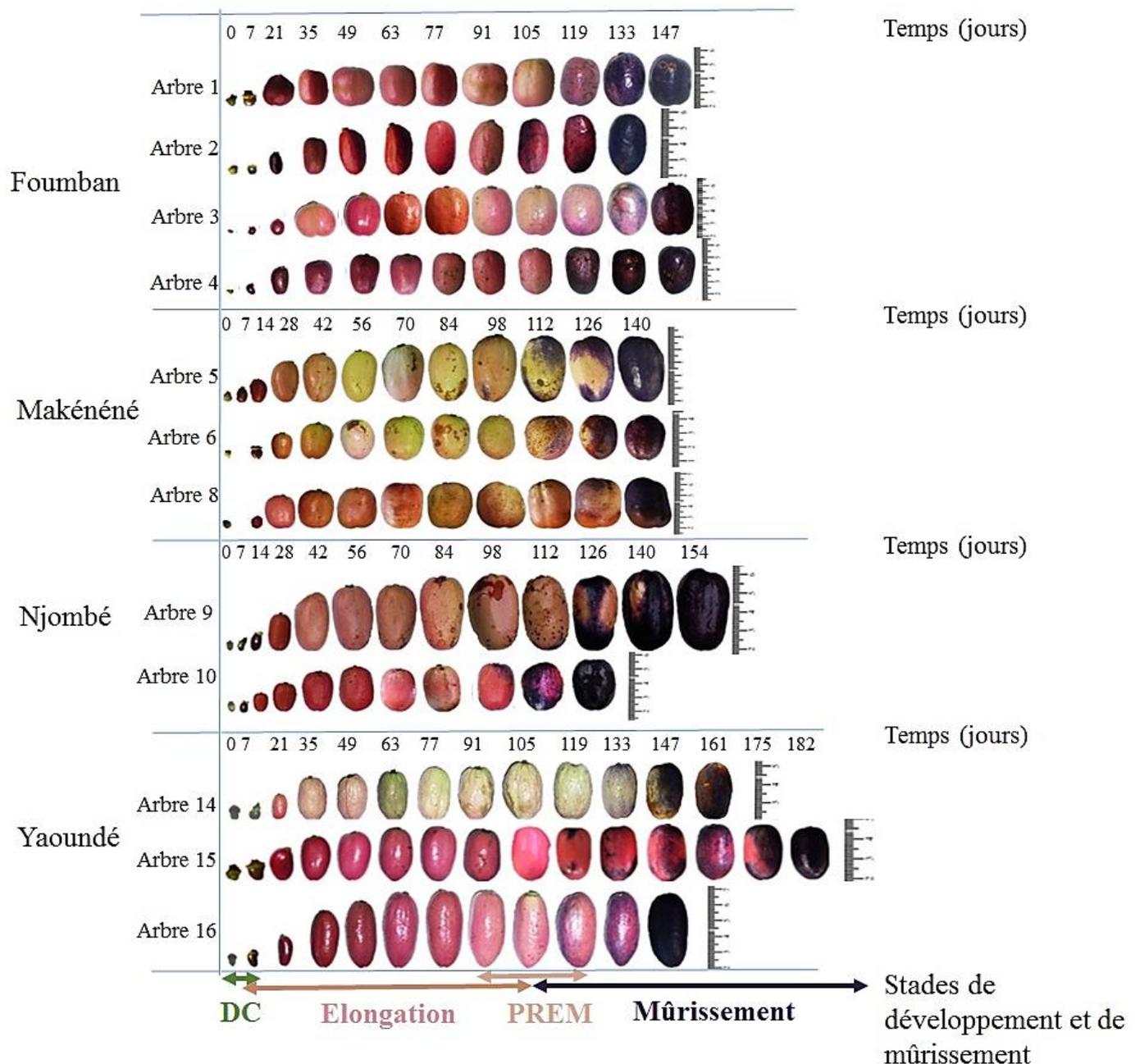


Fig. 18. Variations de taille et de couleur des fruits de *Dacryodes edulis* collectés à Fouban (ZAE III), Makénéne (ZAE V), Njombé (ZAE IV) et Yaoundé (ZAE V). DC: division cellulaire; PREM: pré-mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

Le tableau V présente la chronologie de la succession des stades de développement et des phénophases de reproduction pour chaque pied de safou étudié en 2012 et en 2013.

Tableau V. Dates de référence pour la succession des stades de développement et des phénophases de reproduction pour chaque pied de *Dacryodes edulis* étudié au Cameroun en 2012 et 2013. nd, non déterminé. Les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12 de l'année 2012 et sur les arbres 9, 10, 11, 12, 15 et 16 de l'année 2013.

Dates Arbres	Bouton floral	Anthèse	Nouaison	Début supposé élongation	Début mûrissement	Fin mûrissement
Arbre 1	11/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	06/06/2012	18/07/2012	01/08/2012
	06/03/2013	20/03/2013	27/03/2013	12/06/2013	24/07/2013	21/08/2013
Arbre 2	18/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	23/05/2012	23/05/2012	20/06/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	12/06/2013	26/06/2013	24/07/2013
Arbre 3	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	08/06/2012	08/06/2012	06/07/2012
	30/01/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	26/06/2013	24/07/2013
Arbre 4	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	11/05/2012	06/07/2012	03/08/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	26/06/2013	24/07/2013
Arbre 5	09/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	29/04/2012	14/05/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	06/05/2013	17/06/2013	15/07/2013
Arbre 6	30/01/2012	13/02/2012	20/02/2012	07/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	10/06/2013	10/06/2013	22/07/2013
Arbre 7	02/01/2012	23/01/2012	30/01/2012	14/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	01/07/2013	15/07/2013
Arbre 8	16/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	14/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	17/06/2013	15/07/2013
Arbre 9	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	07/05/2012	03/06/2012	15/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Arbre 10	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	28/05/2012	20/05/2012	17/06/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Arbre 13	07/02/2012	28/02/2012	06/03/2012	29/05/2012	26/06/2012	24/07/2012
	24/02/2013	17/03/2013	24/03/2013	09/06/2013	21/07/2013	04/08/2013
Arbre 14	22/01/2012	12/02/2012	19/02/2012	06/05/2012	01/07/2012	29/07/2012
	03/02/2013	17/02/2013	24/02/2013	02/06/2013	07/07/2013	04/08/2013
Arbre 15	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	13/05/2012	24/06/2012	26/08/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Arbre 16	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	29/04/2012	24/06/2012	22/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd

En considérant les paramètres morphologiques permettant de déterminer la taille des safous (longueur, diamètre et volume) (Fig. 19, 20, 21 et 22), ainsi que les modifications de couleur de ces fruits au cours du temps (Fig. 18), la durée des différents stades de développement du safou a été déterminée.

A Fouban (ZAE III), pour l'arbre 1, la longueur est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 119 jours en 2012 et 77 jours en 2013. Cette fin de l'élongation des fruits a marqué le début de la phase de pré-mûrissement qui s'est étendue sur 42 jours les deux années d'étude. Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 14 jours en 2012 et 28 jours en 2013 (Fig. 19A)

Concernant l'arbre 2, la valeur maximale de tous les paramètres déterminant la taille des fruits est atteinte 105 jours après la nouaison en 2012. En 2013 par contre, le diamètre est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit également à 105 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie en 2013 par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 14 jours), absente ou masquée en 2012. Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 28 jours les deux années d'étude (Fig. 19B).

Concernant les fruits de l'arbre 3, c'est le volume et la longueur qui sont respectivement en 2012 et 2013 les paramètres dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 119 et 91 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie en 2013 par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 28 jours), absente ou masquée en 2012. Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 28 jours les deux années d'étude (Fig. 19C).

Chez les fruits de l'arbre 4, la valeur maximale de tous les paramètres déterminant leur taille est atteinte 91 jours après la nouaison en 2012. En 2013 par contre le diamètre et le volume sont les paramètres dont les valeurs maximales sont atteintes le plus tardivement après la nouaison, soit également 91 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie par la phase de pré-mûrissement, d'une durée de 56 jours en 2012 et 28 jours en 2013. La phase de mûrissement qui boucle le développement de ces fruits a une durée 28 jours les deux années d'étude (Fig. 19D).

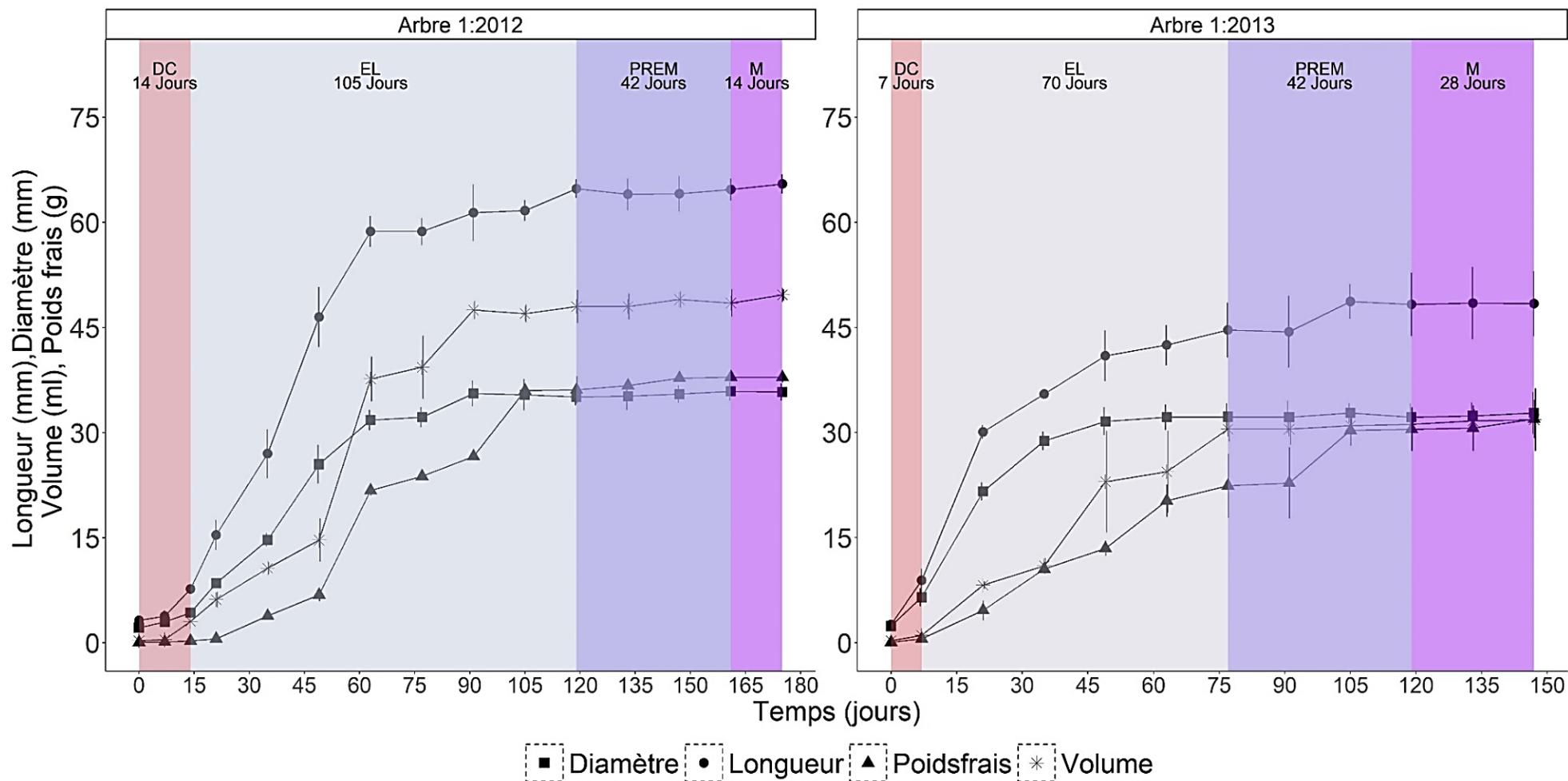


Fig. 19A. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

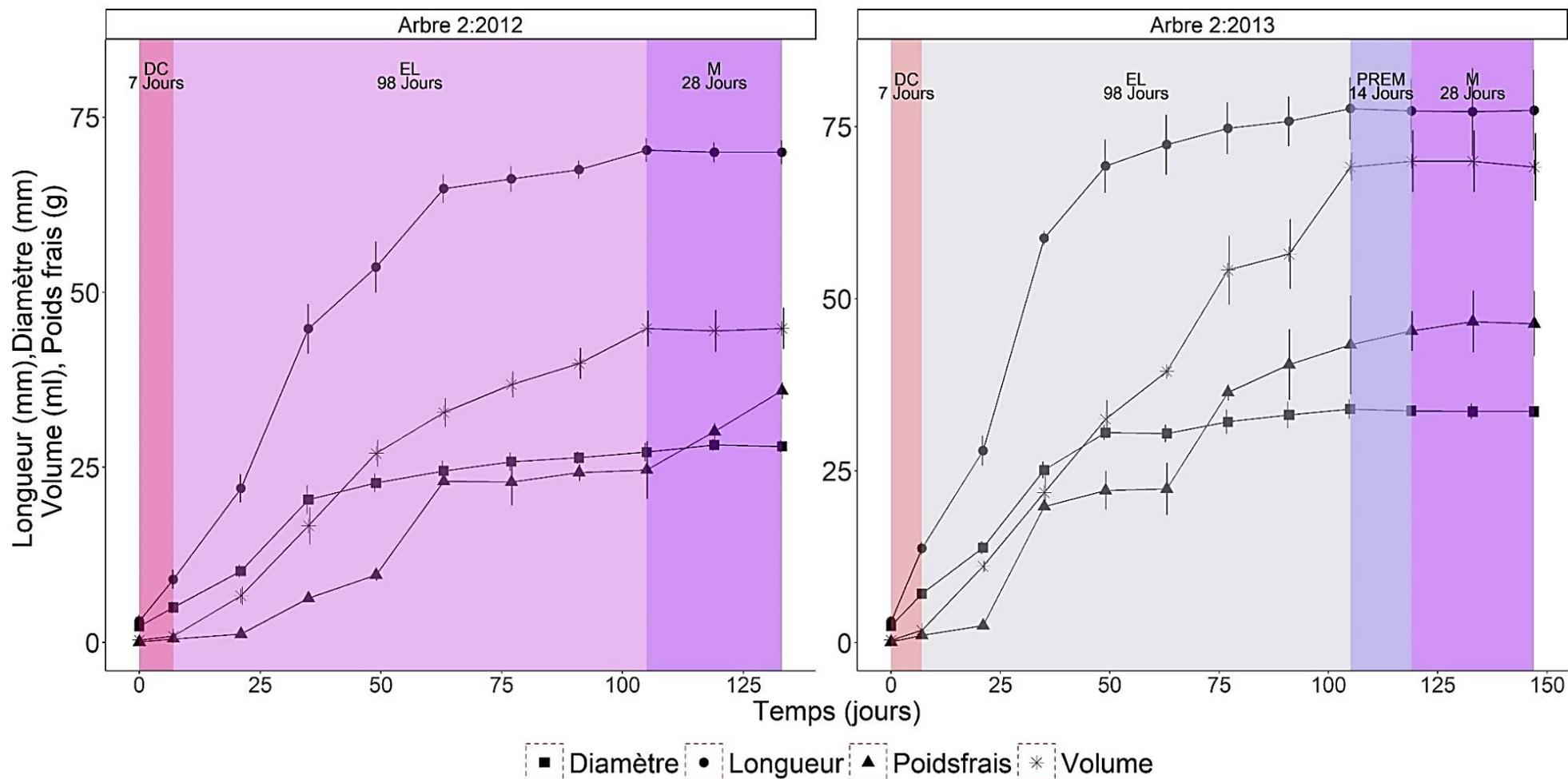


Fig. 19B. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

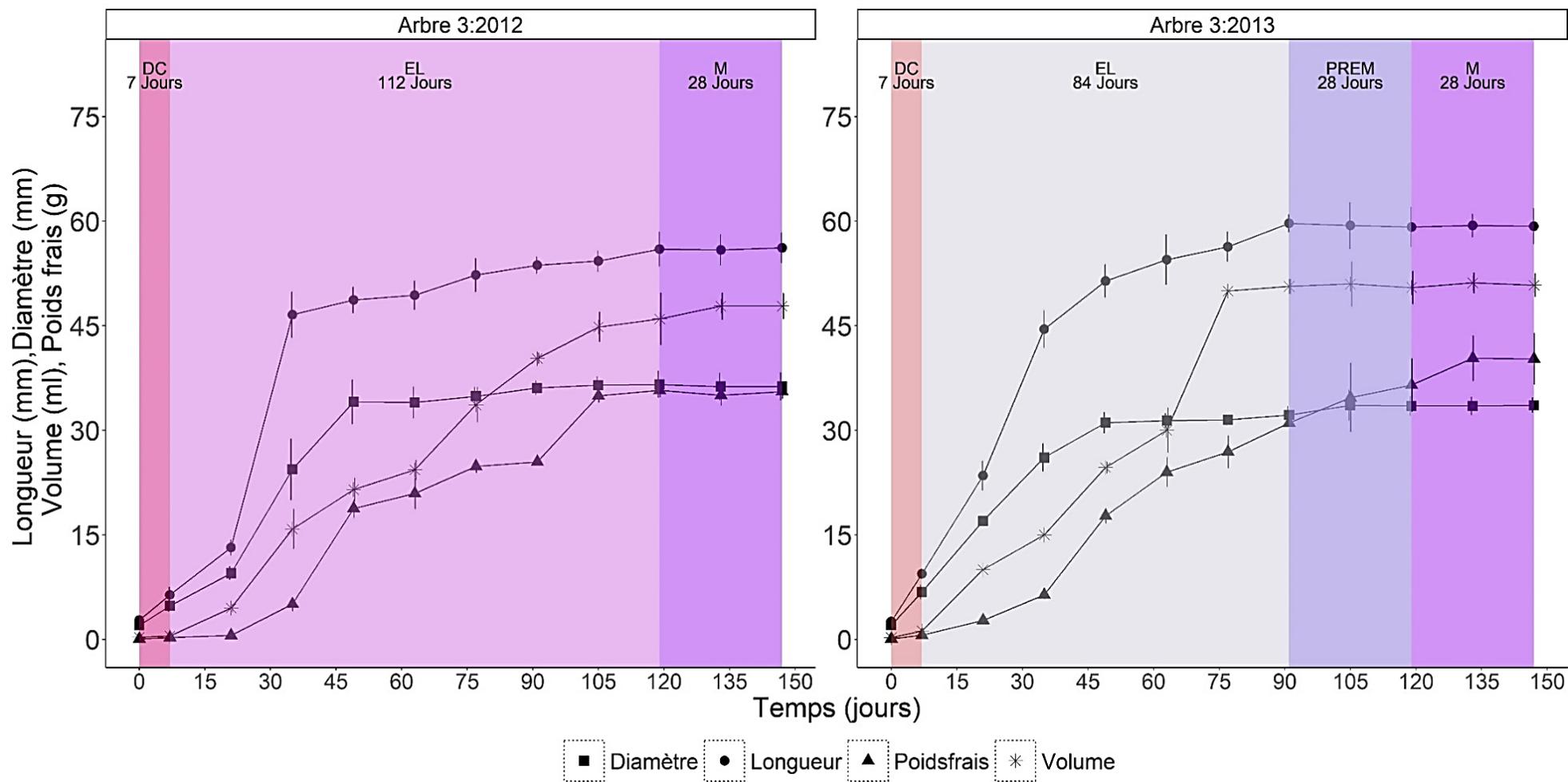


Fig. 19C. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

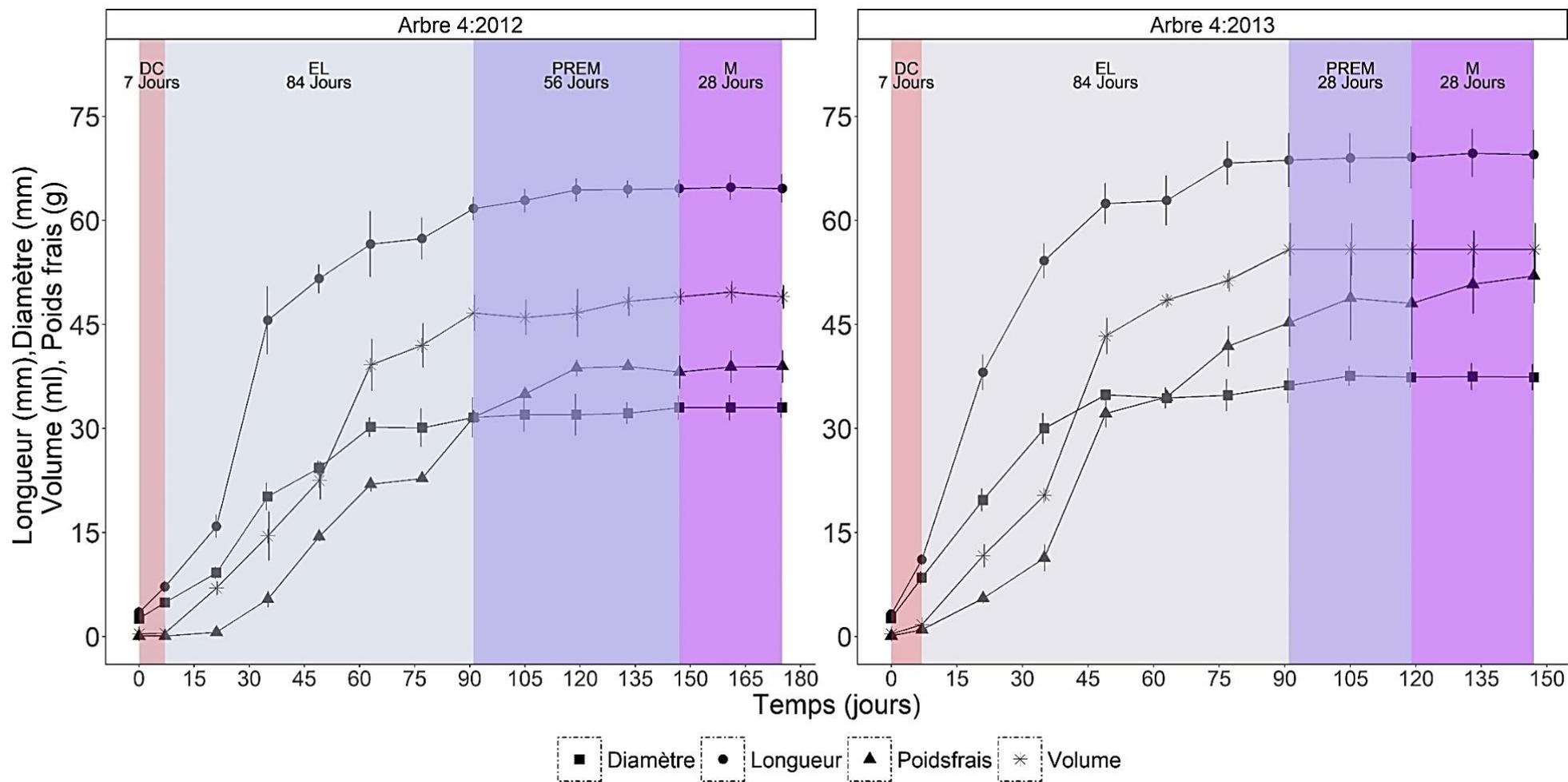


Fig. 19D. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

A Makéné (ZAE V), pour l'arbre 5, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 84 jours en 2012 et 63 jours en 2013. Cette fin de l'élongation des fruits correspond au début de la phase de pré-mûrissement qui s'étend sur 14 jours en 2012 et 42 jours en 2013. La phase de mûrissement qui boucle le développement de ces fruits a une durée de 42 jours en 2012 et 28 jours en 2013 (Fig. 20A).

Concernant l'arbre 6, la valeur maximale de tous les paramètres déterminant la taille des fruits est atteinte 84 jours après la nouaison en 2012. En 2013 par contre, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 98 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie en 2012 par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 28 jours), absente ou masquée en 2013. Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 14 jours en 2012 et 42 jours en 2013 (Fig. 20B).

Concernant l'arbre 7, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 105 jours en 2012 et 91 jours en 2013. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie pour les deux années d'étude, par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 28 jours). Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 14 jours les deux années d'étude (Fig. 20C).

Chez l'arbre 8, la longueur et le volume sont respectivement en 2012 et en 2013 les paramètres dont les valeurs maximales sont atteintes le plus tardivement après la nouaison, soit respectivement après 98 et 91 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie de la phase de pré-mûrissement, d'une durée de 28 jours en 2012 et 14 jours en 2013. La phase de mûrissement qui boucle le développement de ces fruits a une durée 14 et 28 jours respectivement en 2012 et 2013 (Fig. 20D).

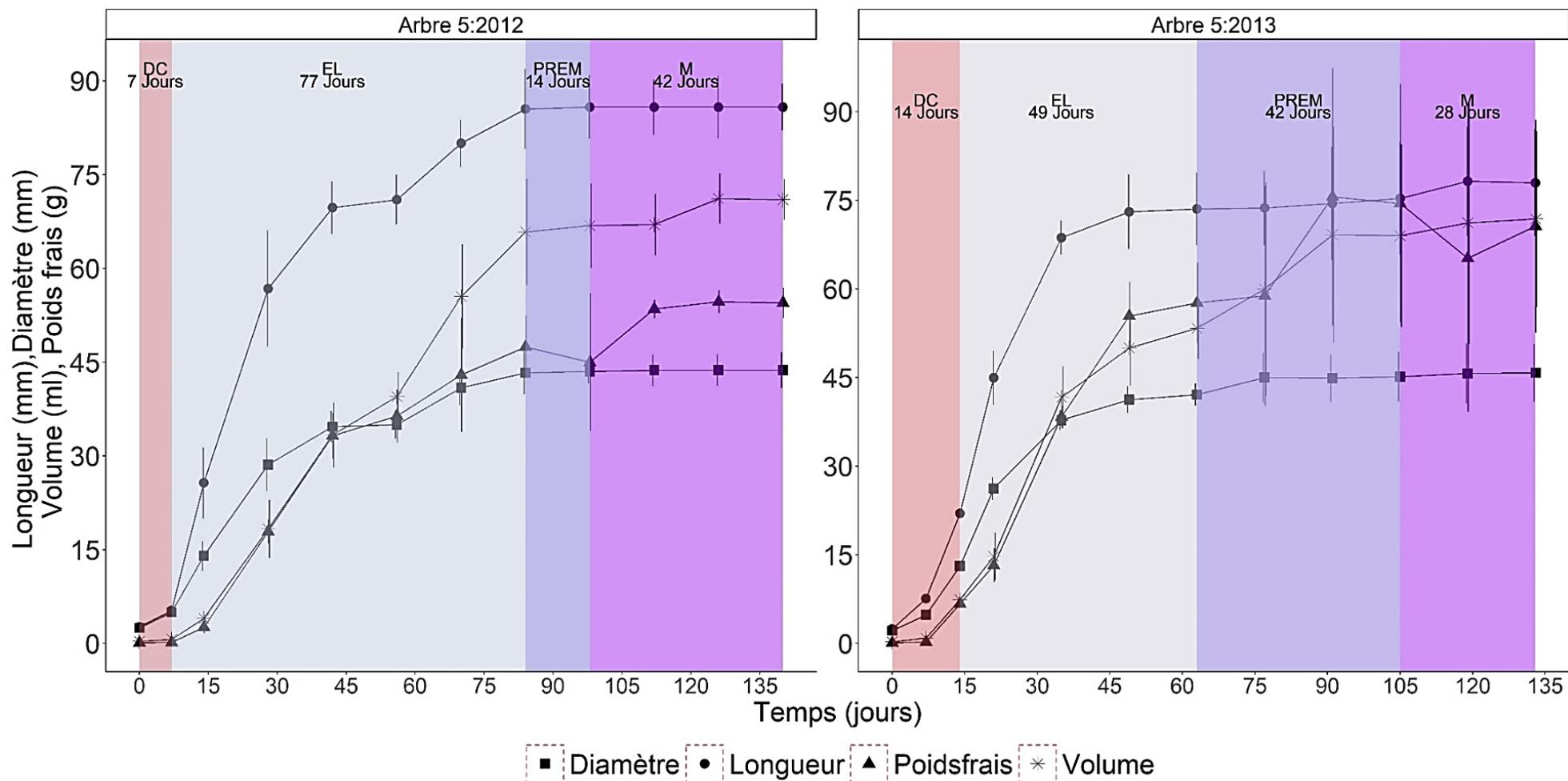


Fig. 20A. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

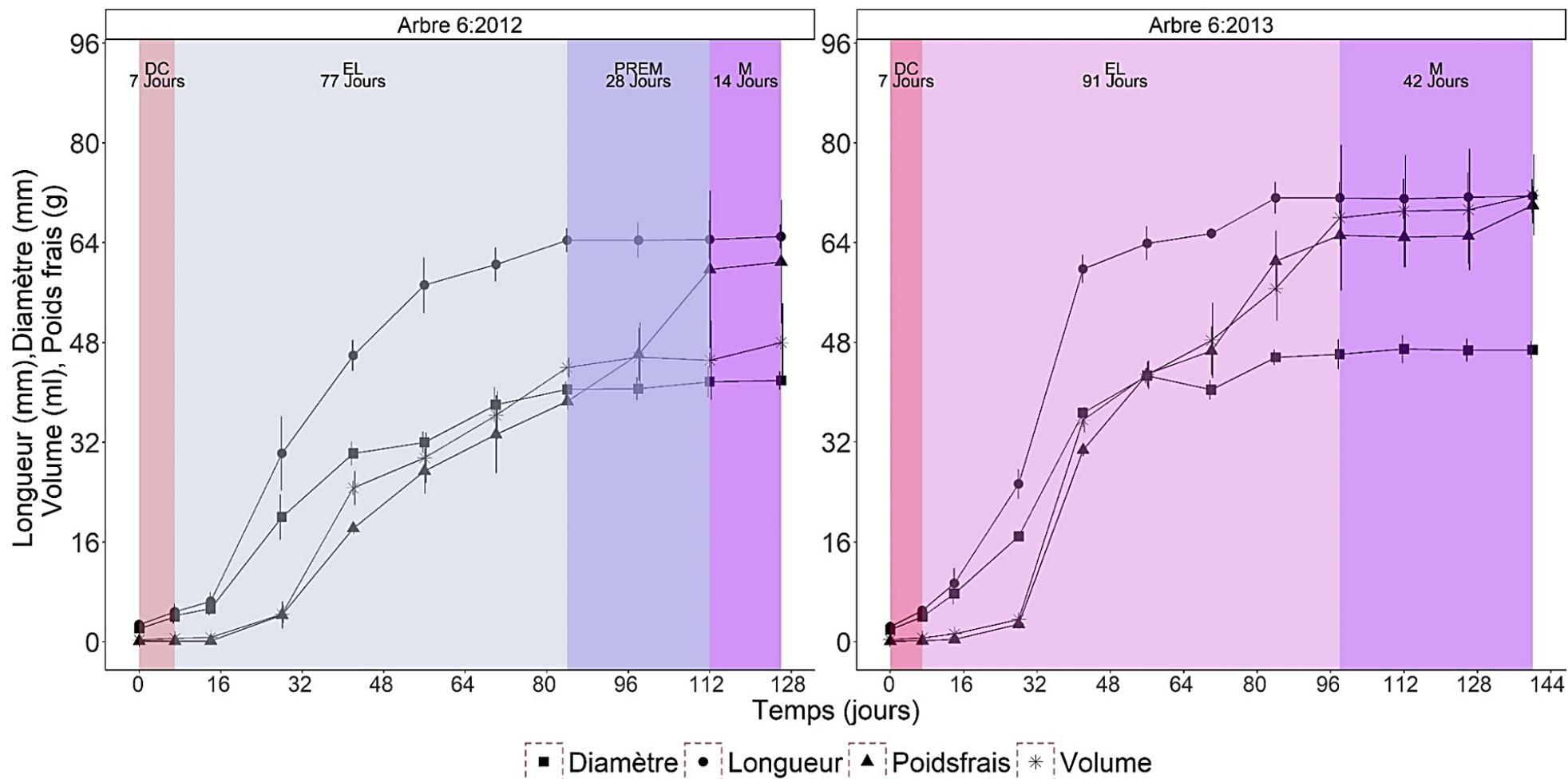


Fig. 20B. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

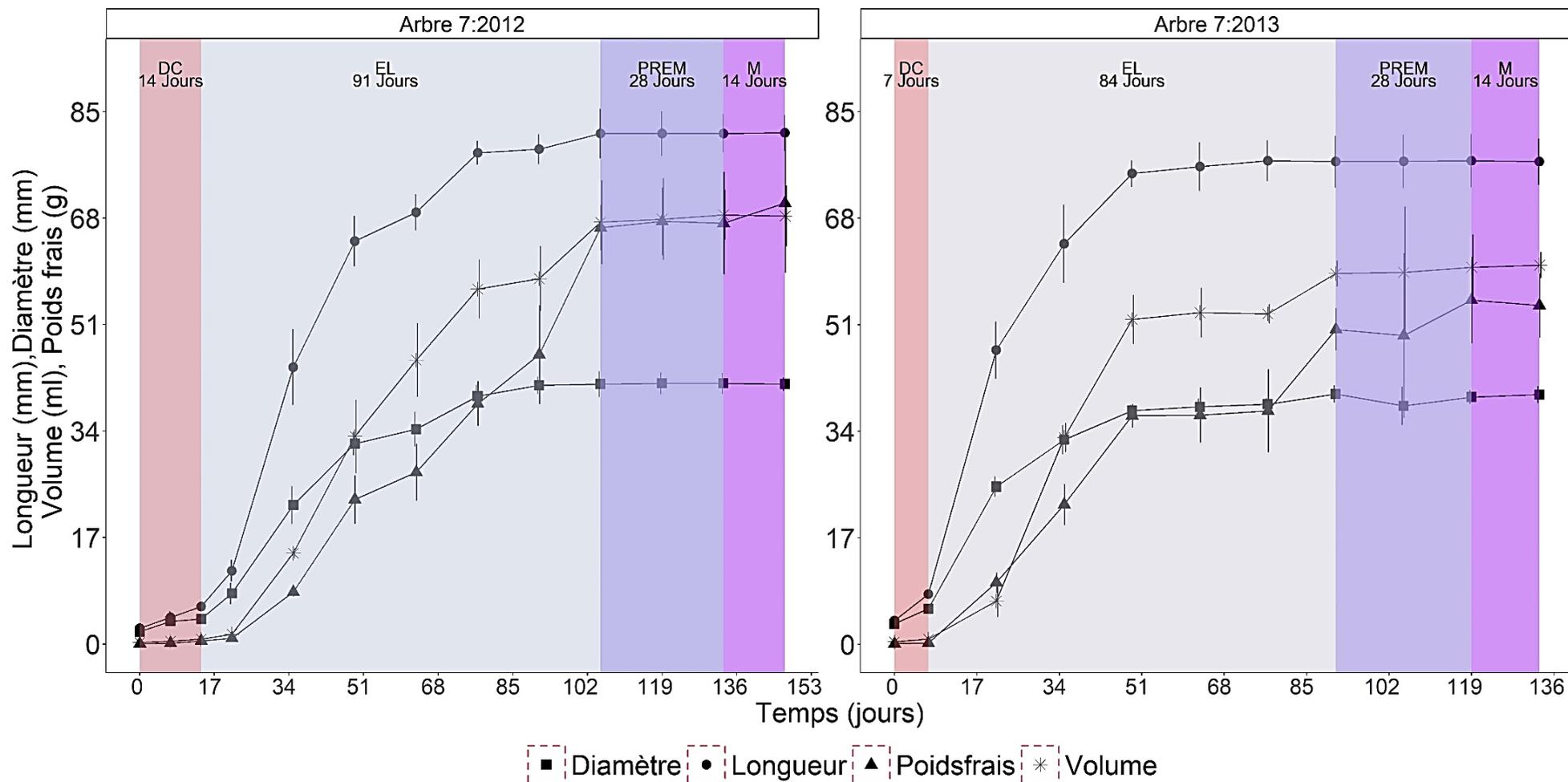


Fig. 20C. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

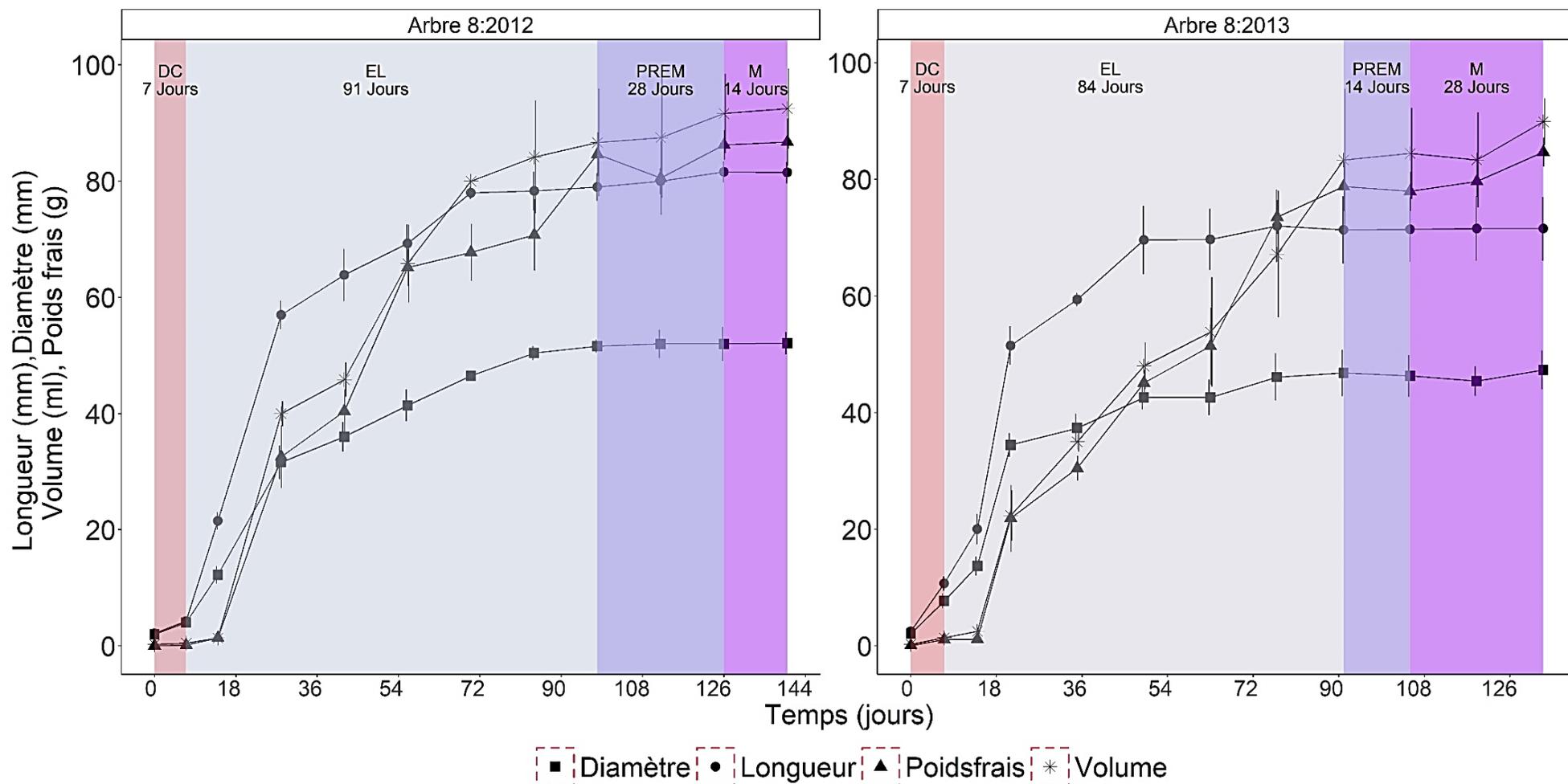


Fig. 20D. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

En 2012 à Njombé, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison pour l'arbre 9, soit après 84 jours. La fin de l'élongation des fruits est suivie de la phase de pré-mûrissement qui s'étend sur 28 jours. La phase de mûrissement qui boucle le développement de ces fruits a une durée de 42 jours (Fig. 21). Pour l'arbre 10 par contre, la longueur est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 98 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie de la phase de mûrissement qui boucle le développement des fruits et qui a une durée de 28 jours (Fig. 21)

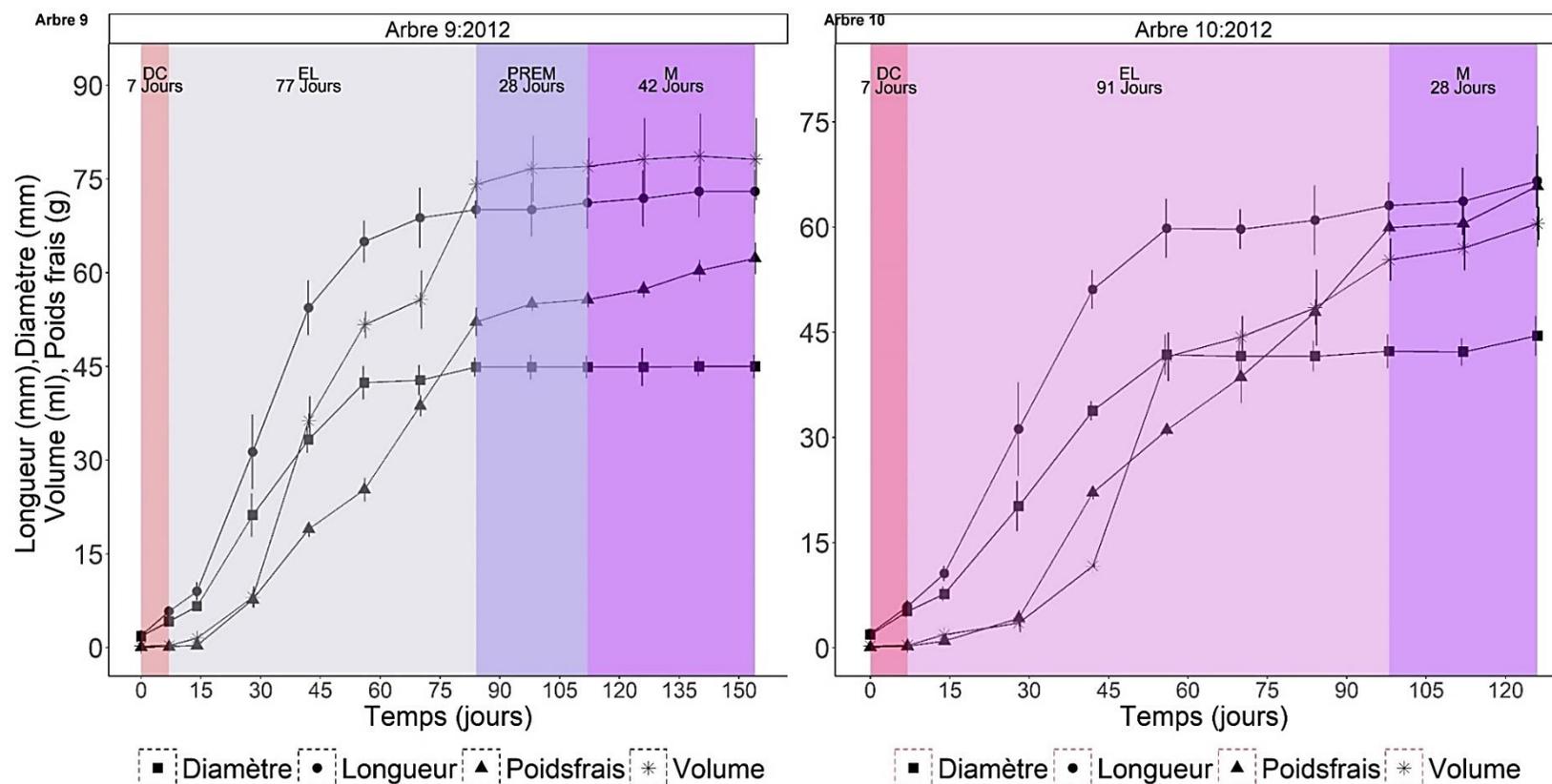


Fig. 21. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Njombé (ZAE IV) en 2012. Les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

A Yaoundé, pour l'arbre 13, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 84 jours en 2012 et 91 jours en 2013. Cette fin de l'élongation des fruits correspond au début de la phase de pré-mûrissement qui s'étend sur 28 jours en 2012 et en 2013. La phase de mûrissement qui boucle le développement de ces fruits a une durée de 28 jours en 2012 et 14 jours en 2013 (Fig. 22A).

Concernant l'arbre 14, la valeur maximale de tous les paramètres déterminant la taille des fruits est atteinte 77 jours après la nouaison en 2012. En 2013 par contre le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 91 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie par la phase de pré-mûrissement d'une durée de 56 jours en 2012 et 42 jours en 2013. Tandis que la phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 28 jours les deux années d'étude (Fig. 22B).

Concernant l'arbre 15, en 2012, le volume est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 77 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 42 jours). La phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 63 jours (Fig. 22C).

Chez l'arbre 16, en 2012, la longueur est le paramètre dont la valeur maximale est atteinte le plus tardivement après la nouaison, soit après 63 jours. Cette fin de l'élongation des fruits est suivie par la phase de pré-mûrissement (d'une durée de 56 jours). La phase de mûrissement qui a bouclé le développement de ces fruits a duré 28 jours (Fig. 22C).

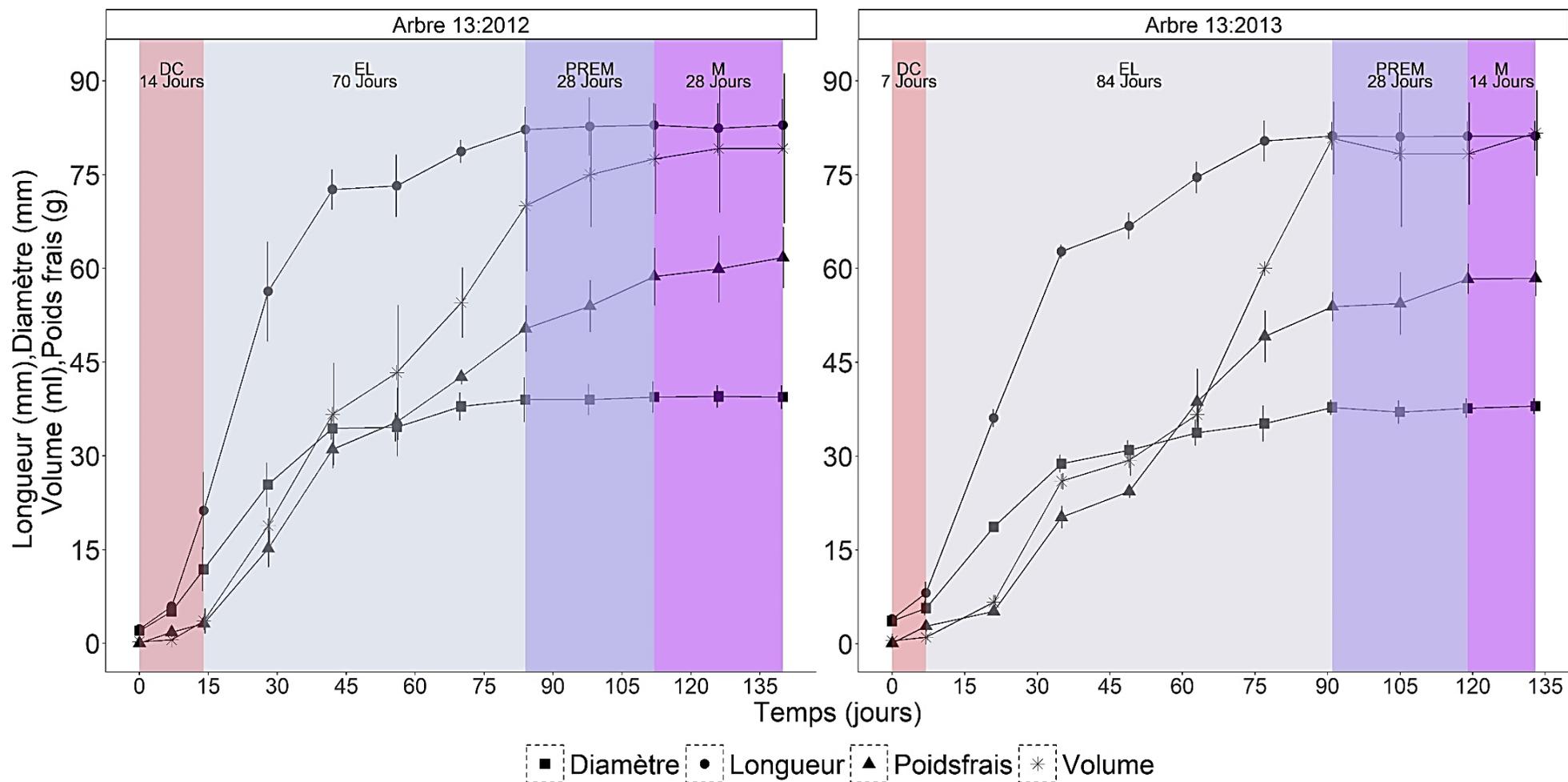


Fig. 22A. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

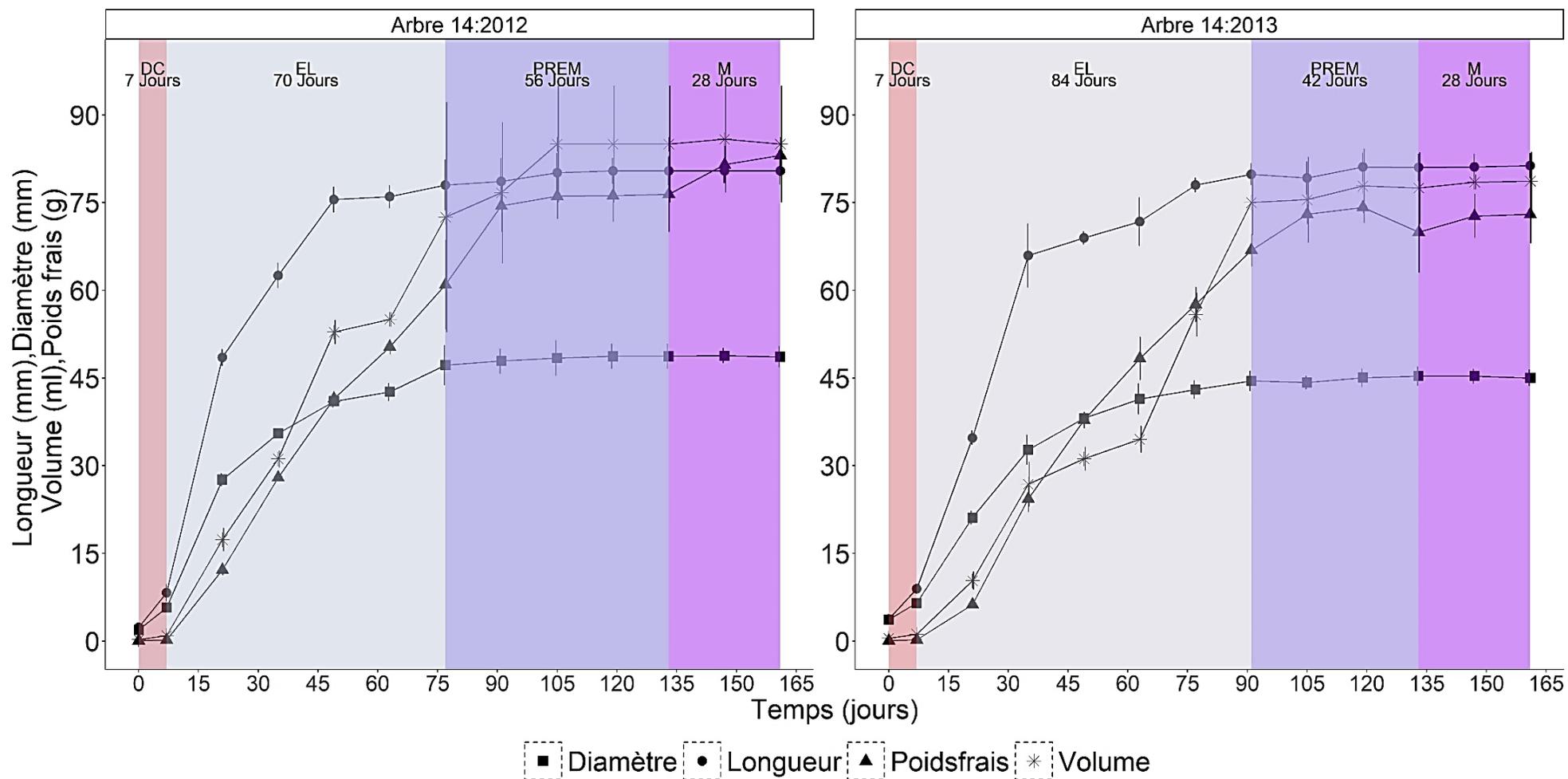


Fig. 22B. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

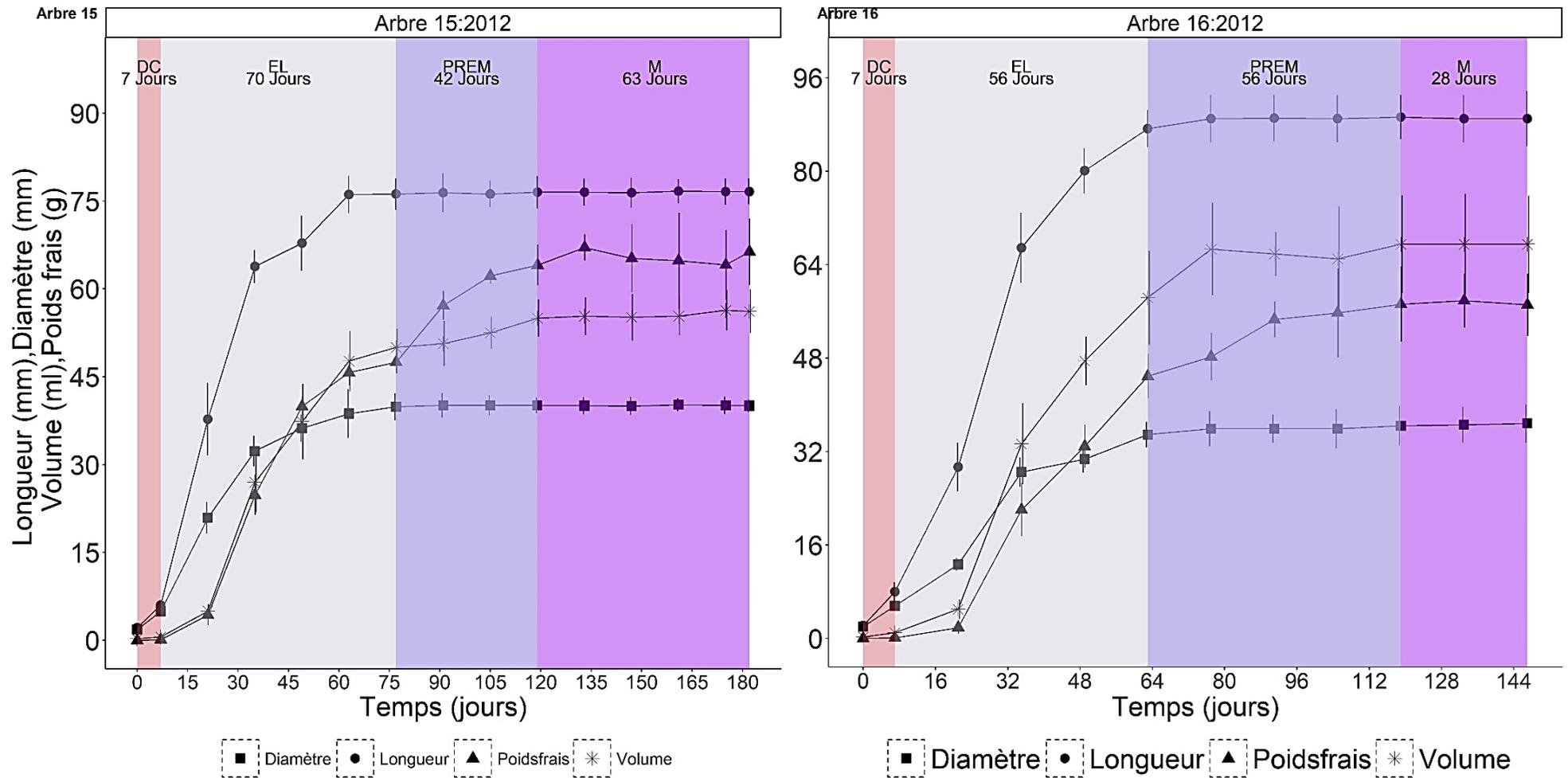


Fig. 22C. Profil de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* issus de la localité de Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

En moyenne, pour toutes les localités d'étude, les fruits atteignent la valeur maximale des paramètres morphologiques mesurés (respectivement longueur, diamètre, volume, poids frais) entre $58 \pm 17,5$ et $105 \pm 11,5$; 68 ± 7 et $94,5 \pm 7$; 75 ± 9 et $101,5 \pm 13,5$; 89 ± 35 et 140 ± 20 jours. A l'exception de Foumban en 2012 pour la longueur et Njombé en 2012 pour le poids frais, le temps entre la nouaison et l'atteinte soit de la longueur, soit du diamètre ou encore du volume et du poids frais maximaux des fruits n'est pas significativement différent quelle que soit la localité et l'année d'étude (Fig. 23)

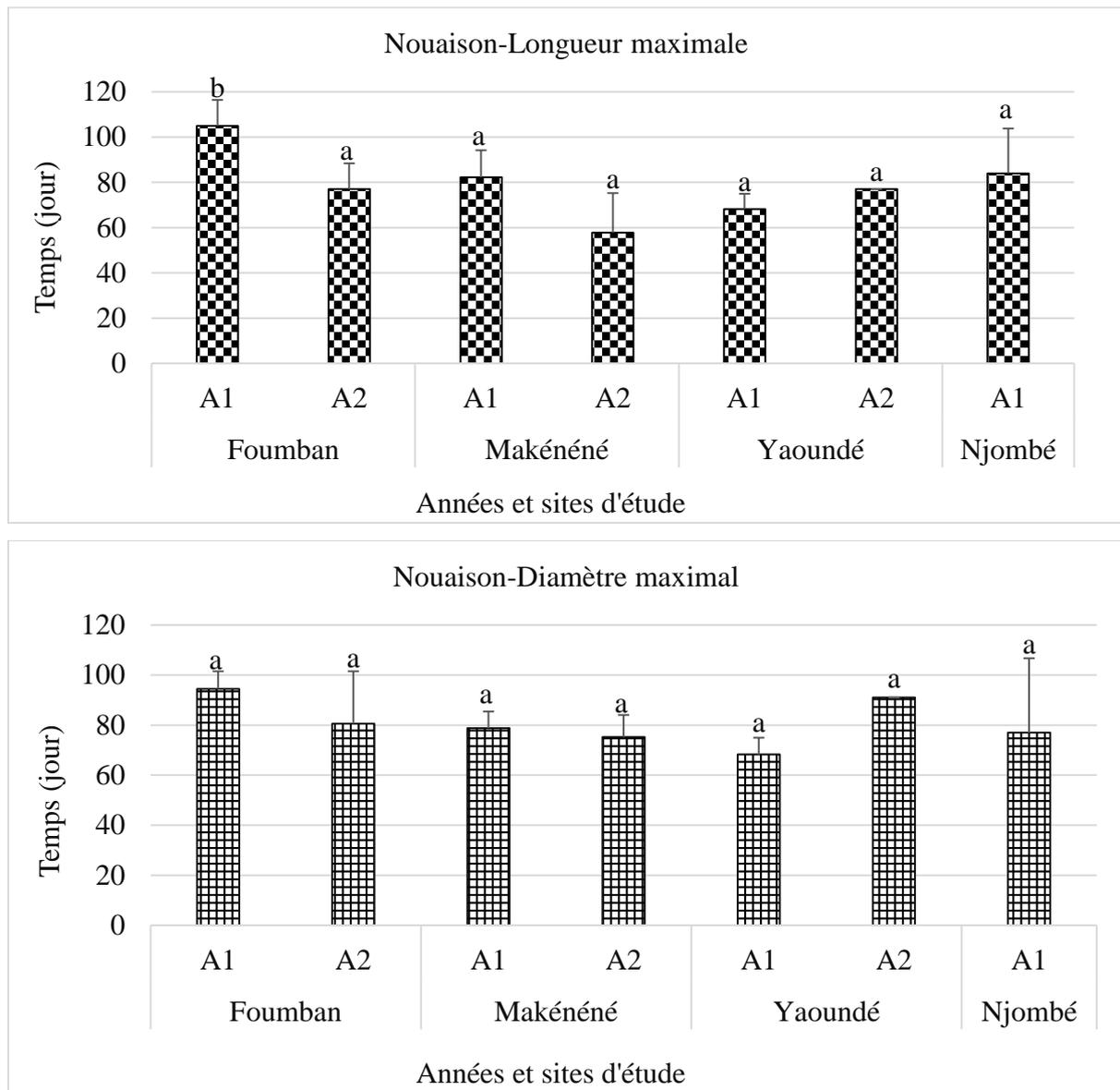


Fig. 23A. Périodes de références pour les changements des paramètres morphologiques au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* étudiés au Cameroun, 2012 et 2013. A1: 2012; A2: 2013.

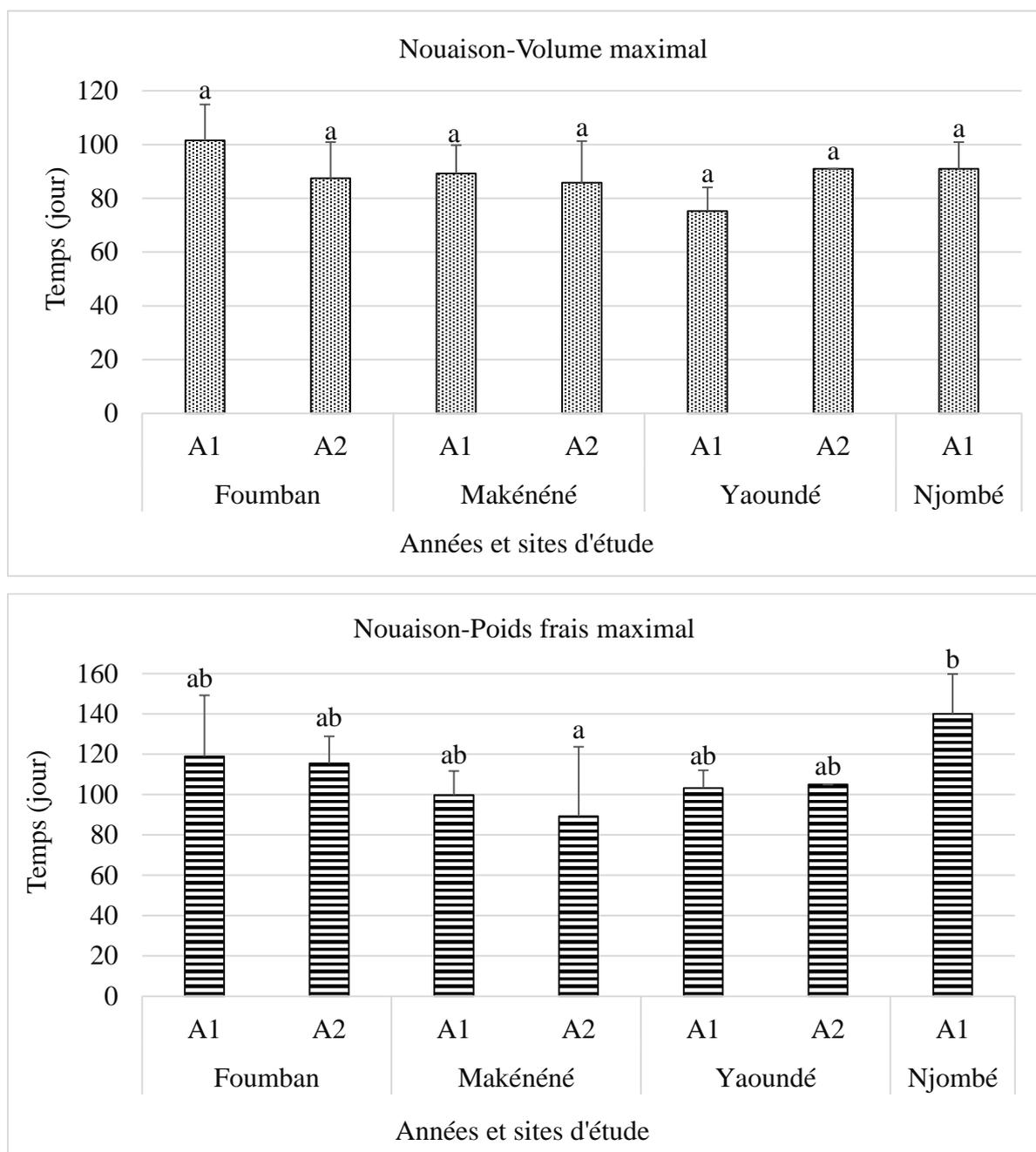


Fig. 23B. Périodes de références pour les changements des paramètres morphologiques au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* étudiés au Cameroun, 2012 et 2013. A1: 2012; A2: 2013.

La vitesse de croissance maximale de tous les paramètres morphologiques mesurés (longueur, diamètre, volume, poids frais) est atteinte pendant la phase d'élongation pour les fruits de tous les arbres ayant fait l'objet de cette étude.

A Fouban, il s'agit respectivement pour la longueur, le diamètre, le volume et le poids frais, de la période allant de 21-49; 7-49; 35-77; 35-63 jours (Fig. 24).

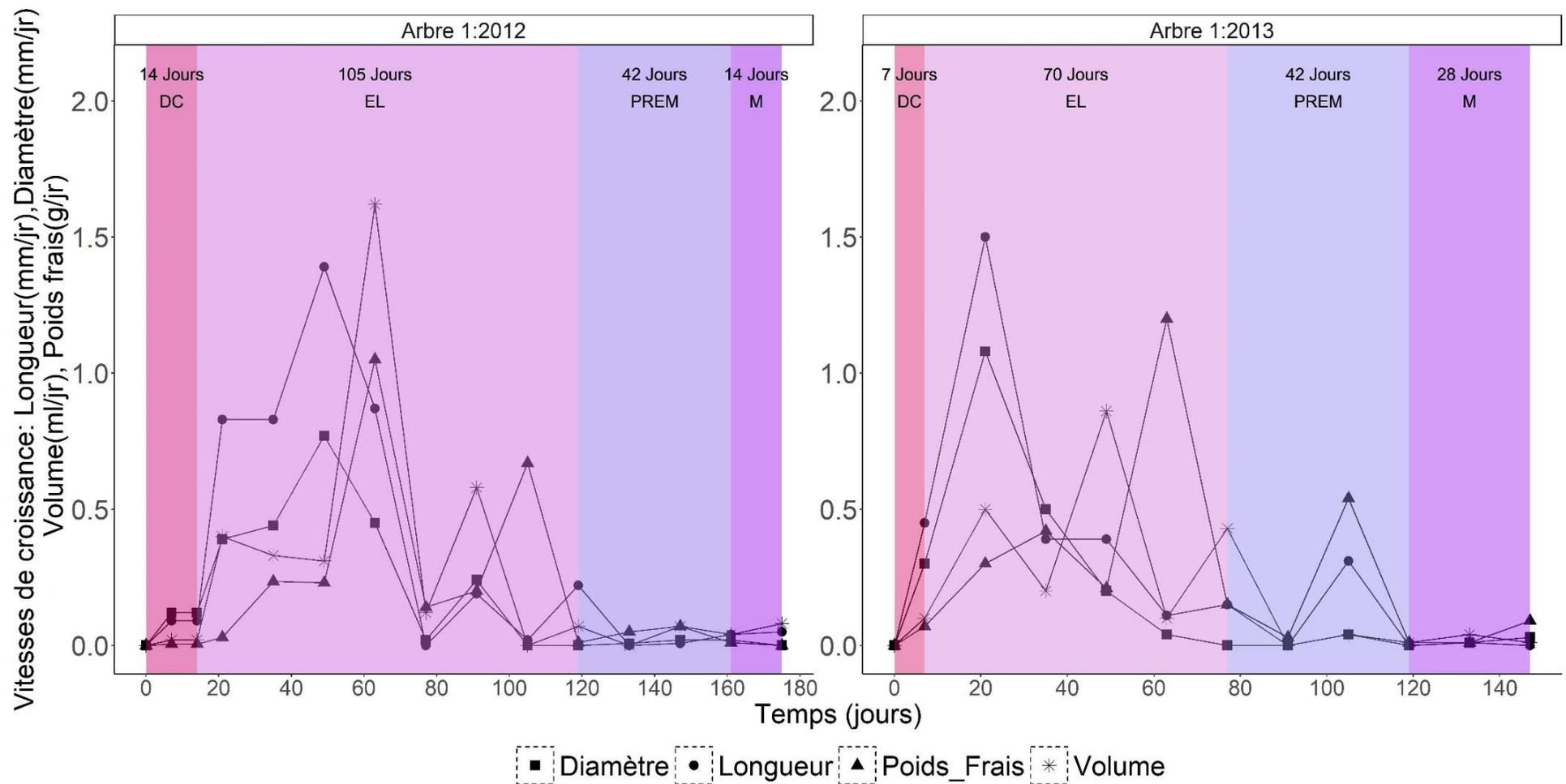


Fig. 24A. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

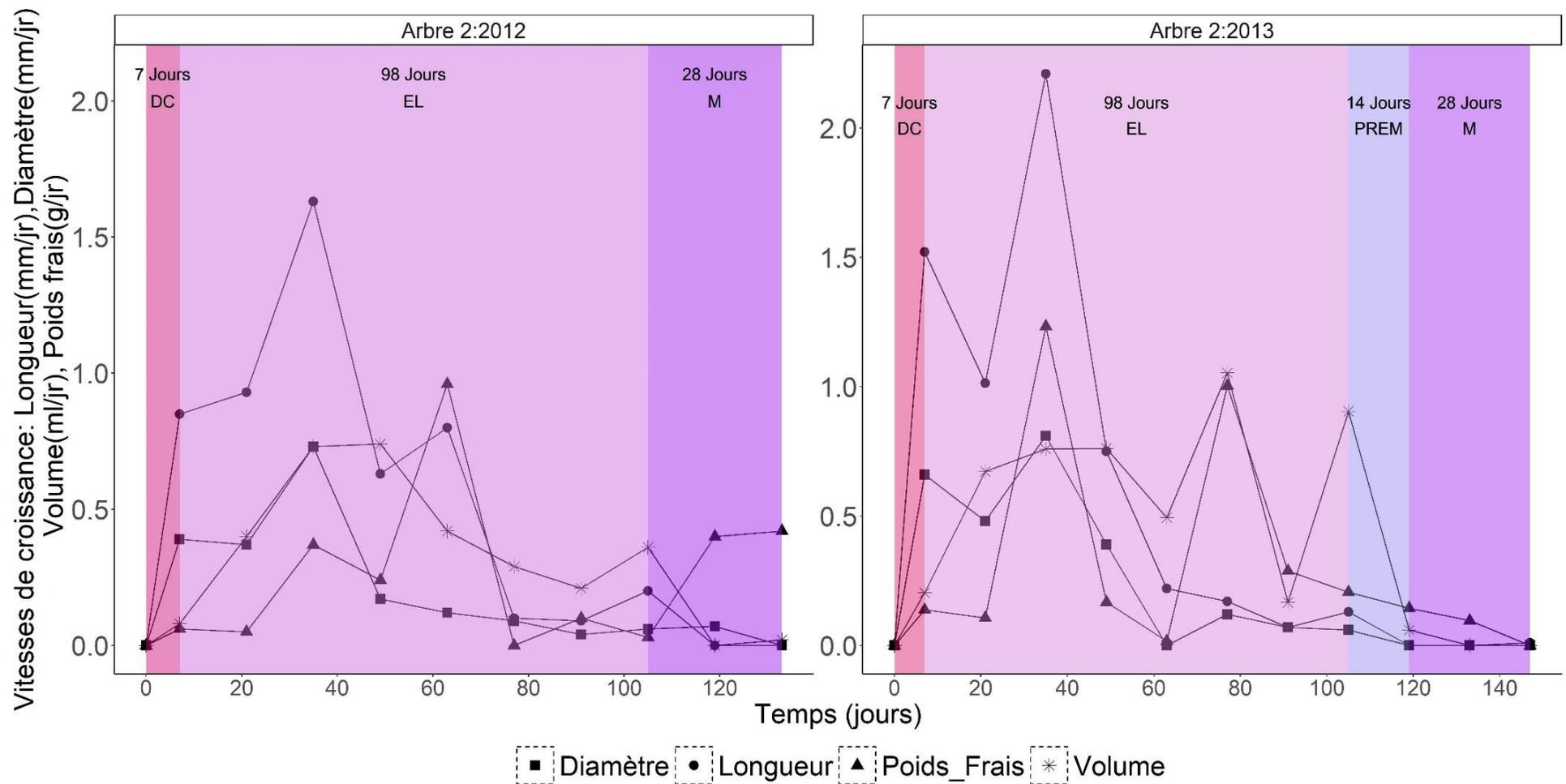


Fig. 24B. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Foumban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

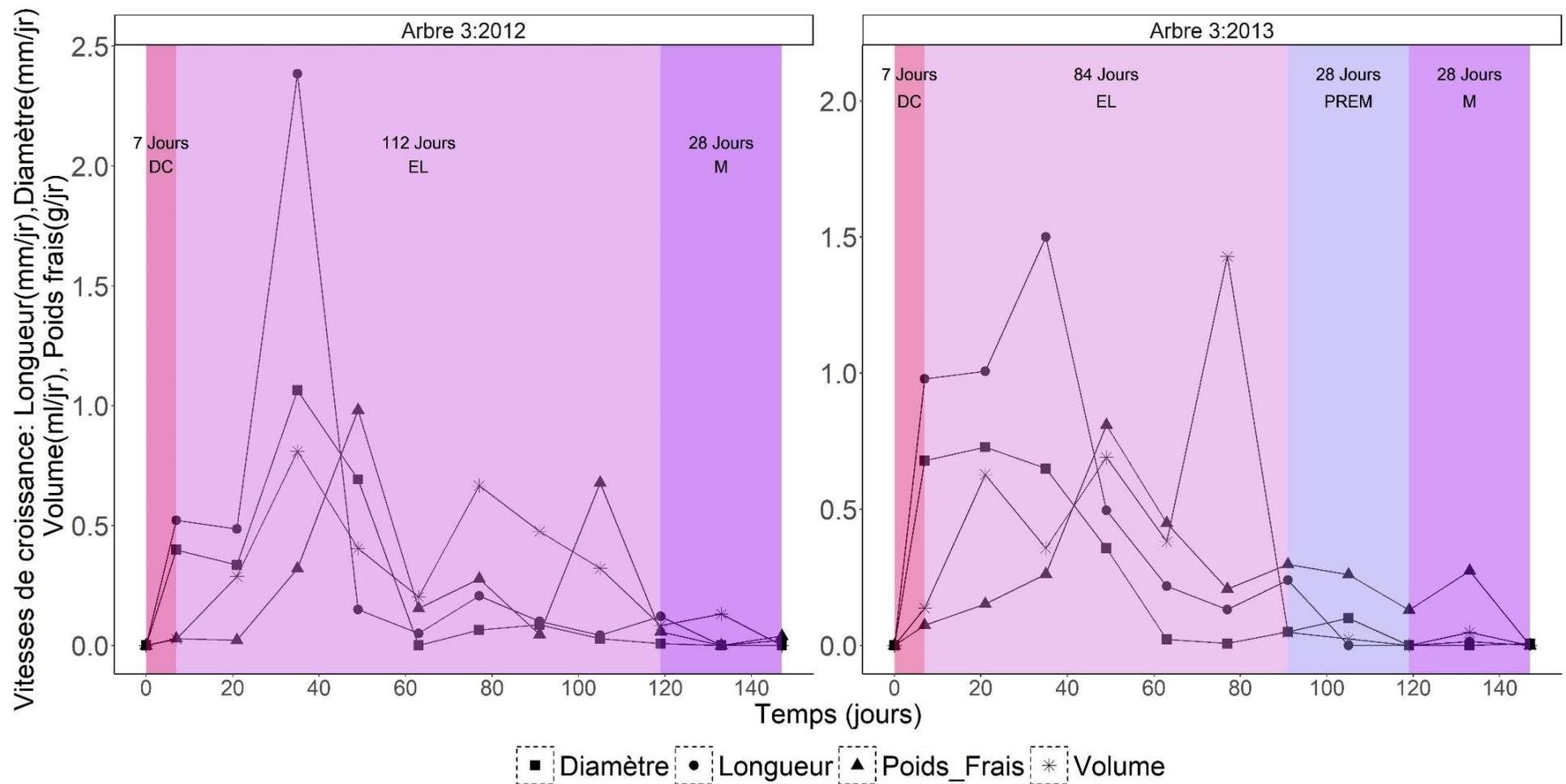


Fig. 24C. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

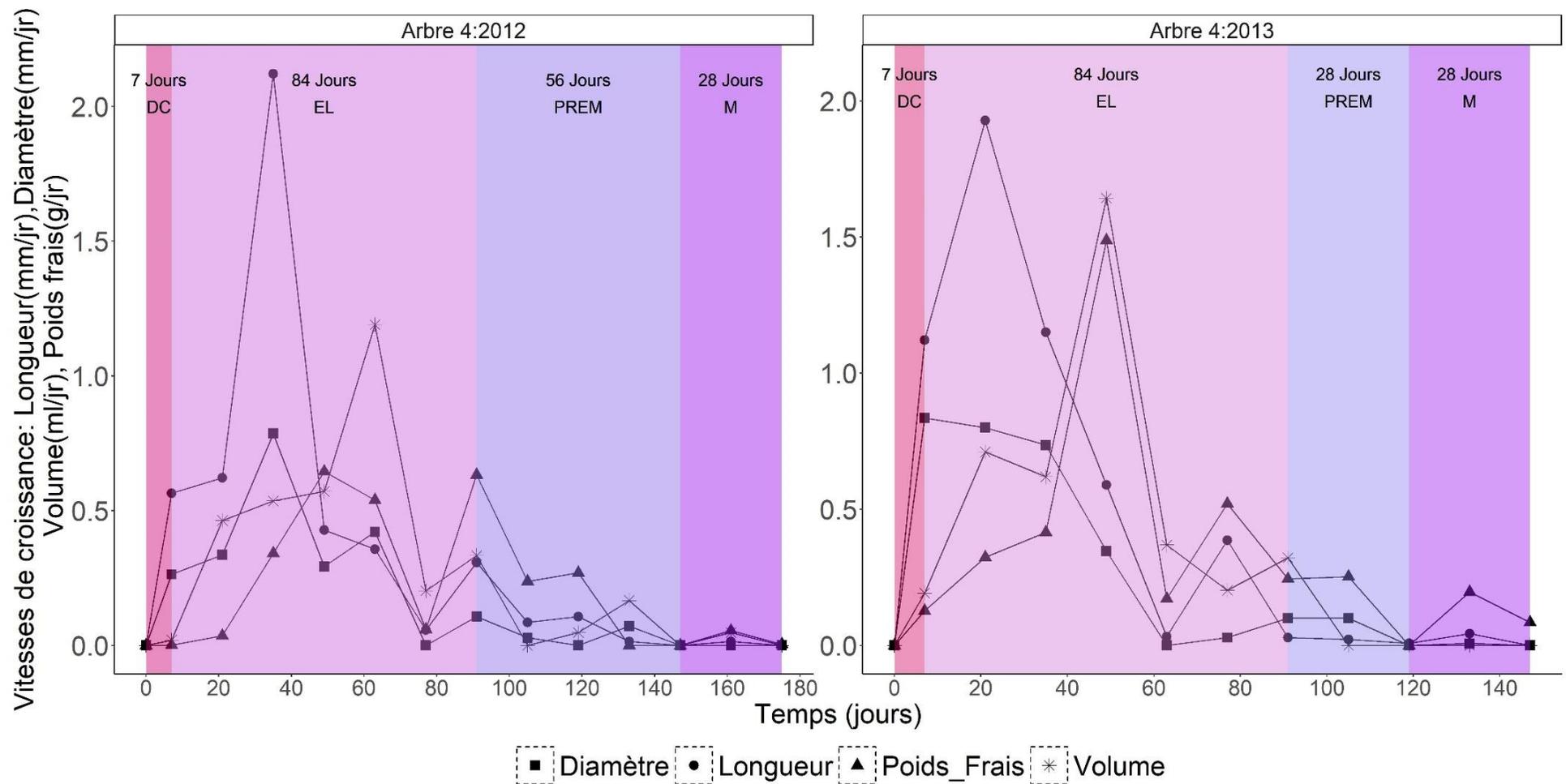


Fig. 24D. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Fouban (ZAE III) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

A Makéné, la vitesse de croissance maximale des paramètres morphologiques mesurée est atteinte respectivement pour la longueur, le diamètre, le volume et le poids frais, entre 21-42; 21-42; 21-49; 21-105 jours (Fig. 25).

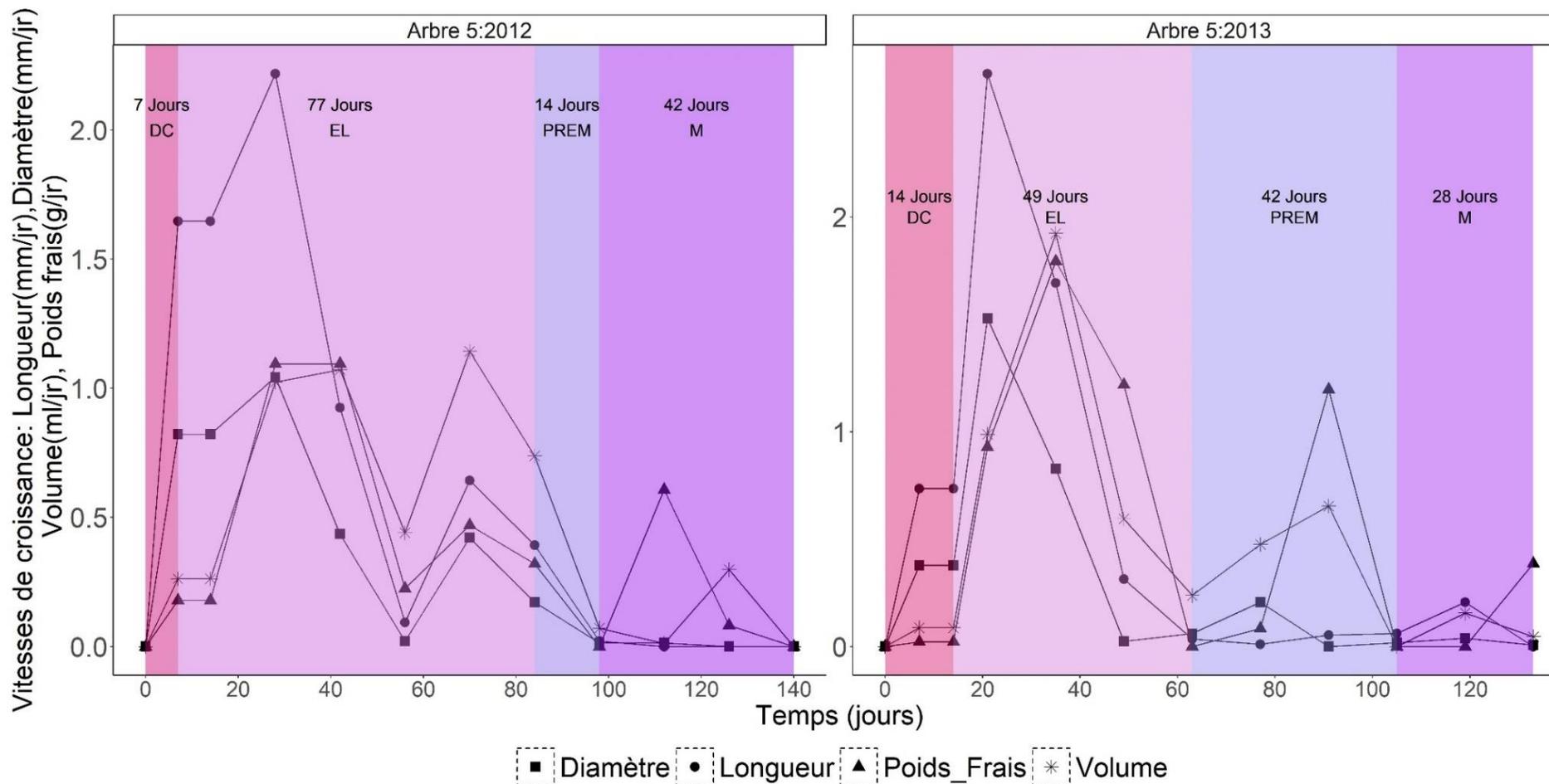


Fig. 25A. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Makéné (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

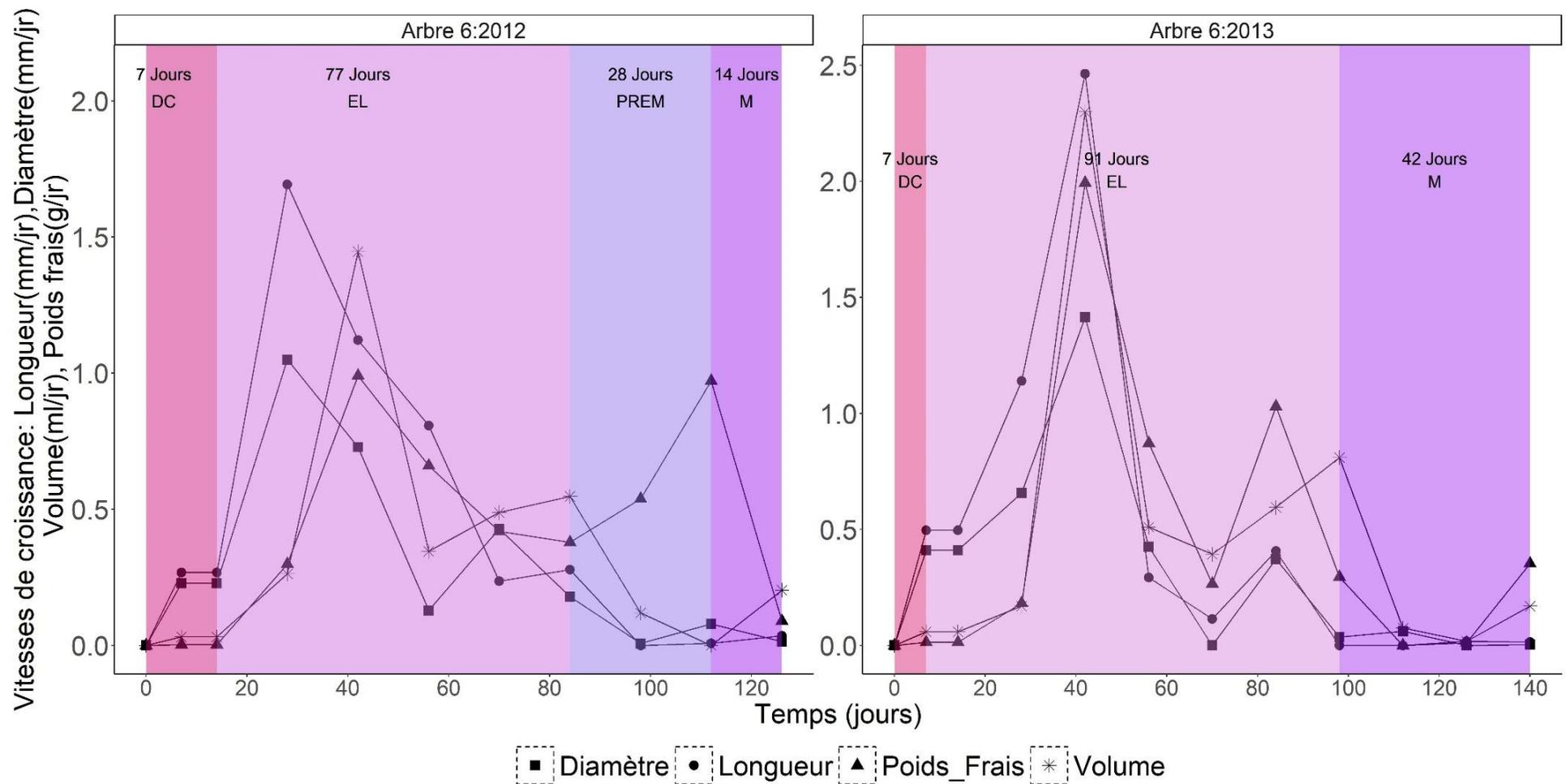


Fig. 25B. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

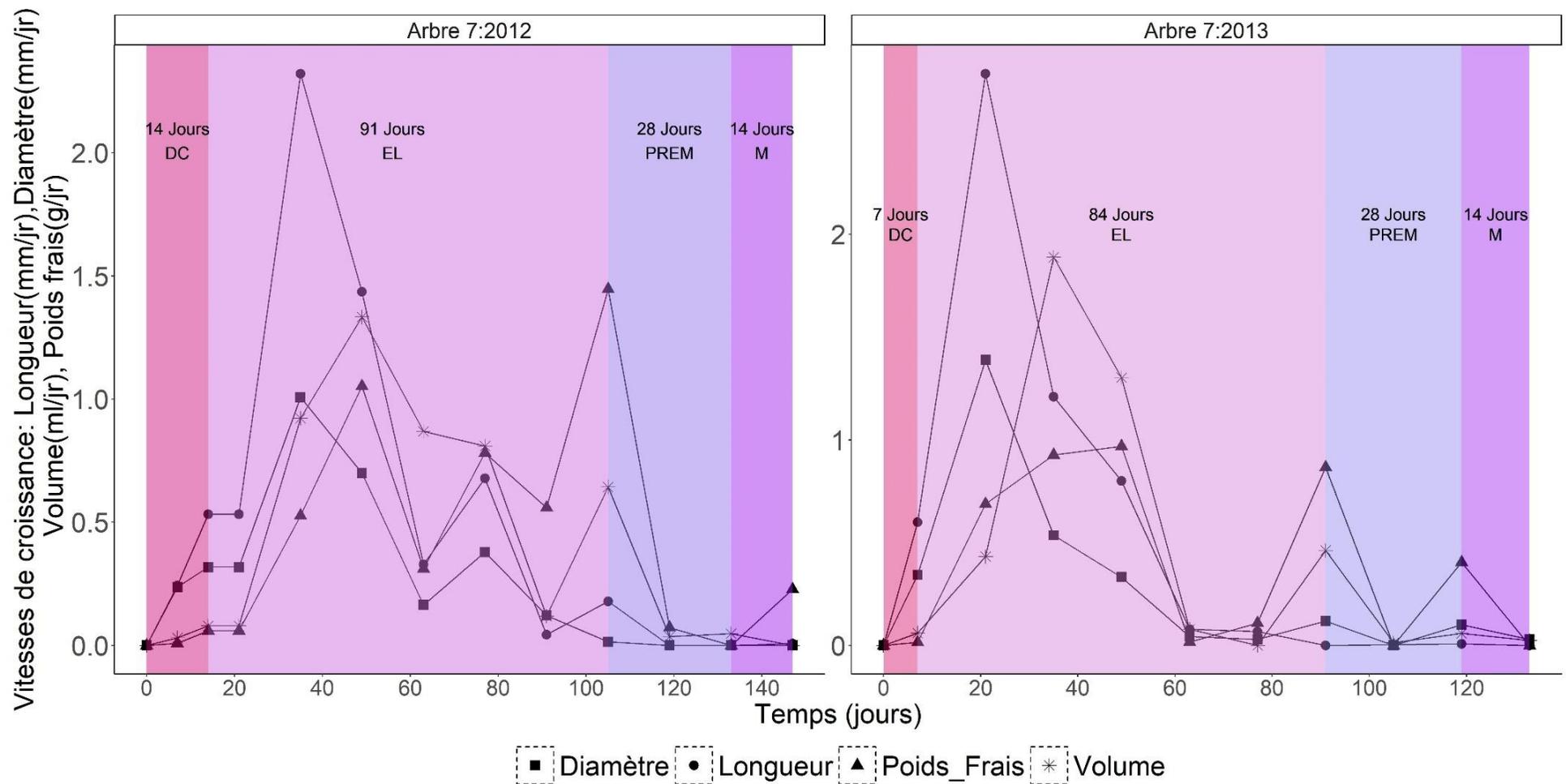


Fig. 25C. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

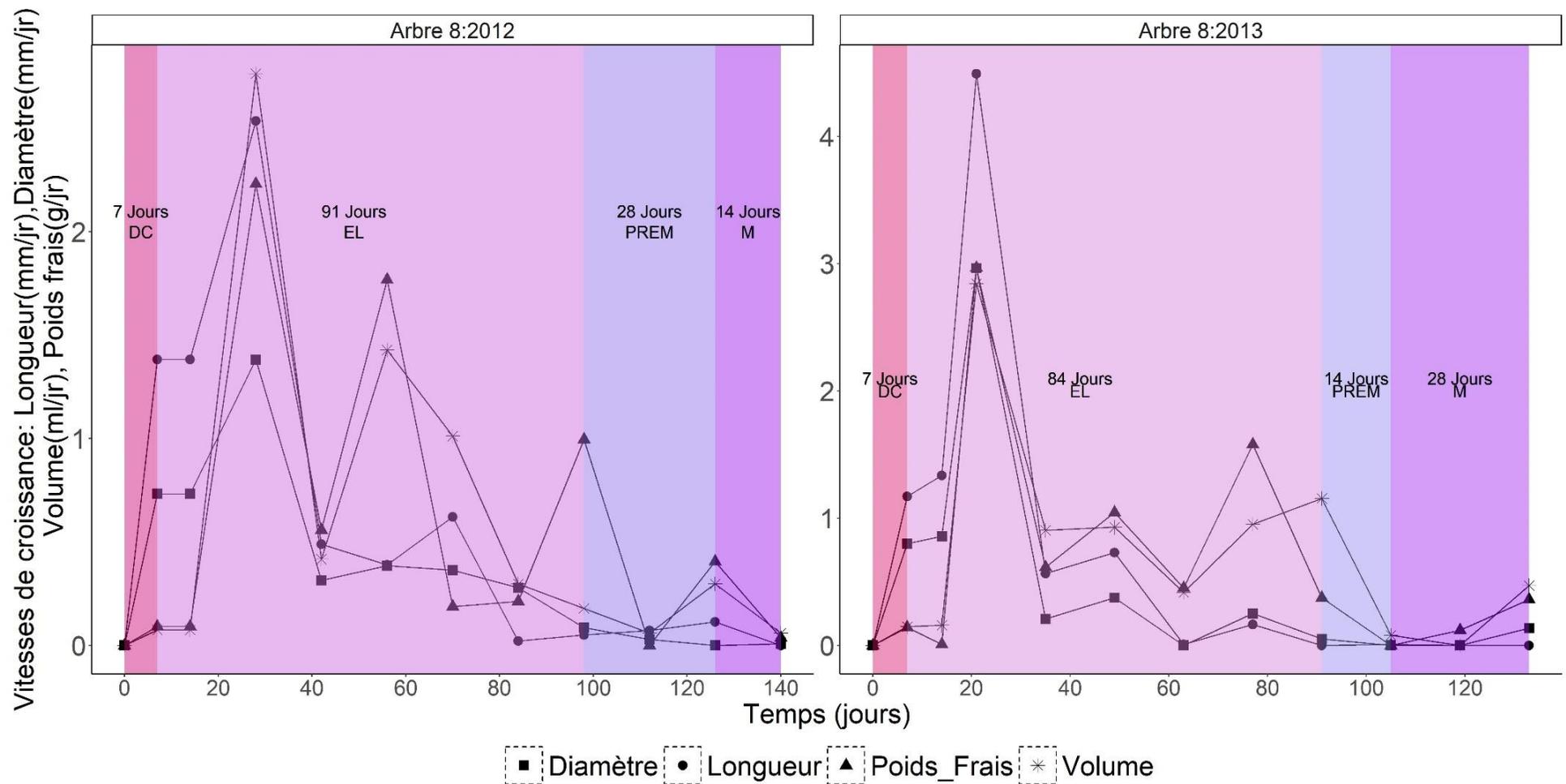


Fig. 25D. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Makénéne (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

A Njombé, la vitesse de croissance maximale des paramètres morphologiques mesurée est atteinte respectivement pour la longueur, le diamètre, le volume et le poids frais, entre 28-42; 28-42; 28-56; 42-70 jours (Fig. 26).

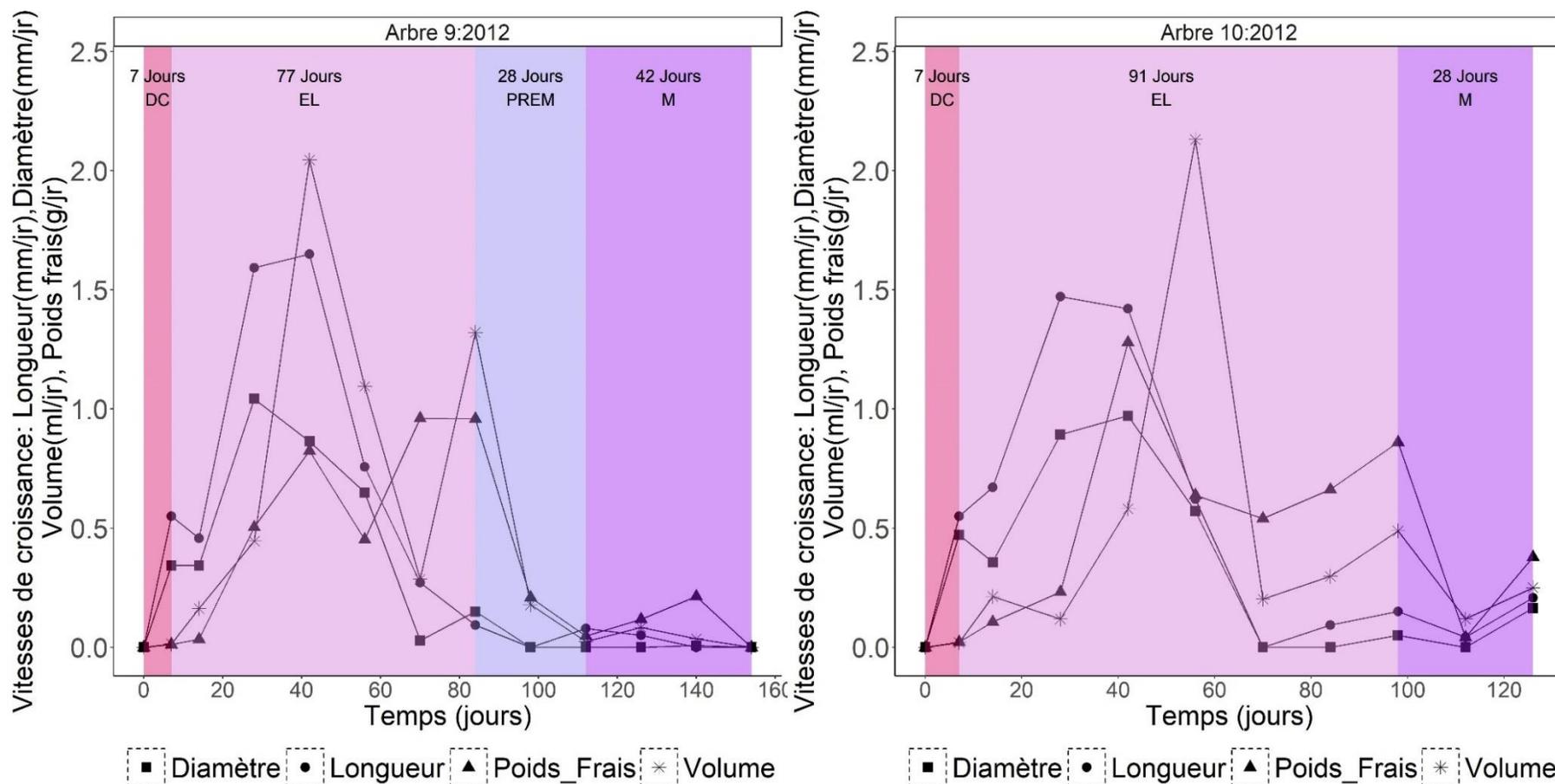


Fig. 26. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Njombé (ZAE IV) en 2012. Les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

A Yaoundé, la vitesse de croissance maximale des paramètres morphologiques mesurée est atteinte respectivement pour la longueur, le diamètre, le volume et le poids frais, entre 21-35; 14-35; 35-77; 35-42 jours (Fig. 27).

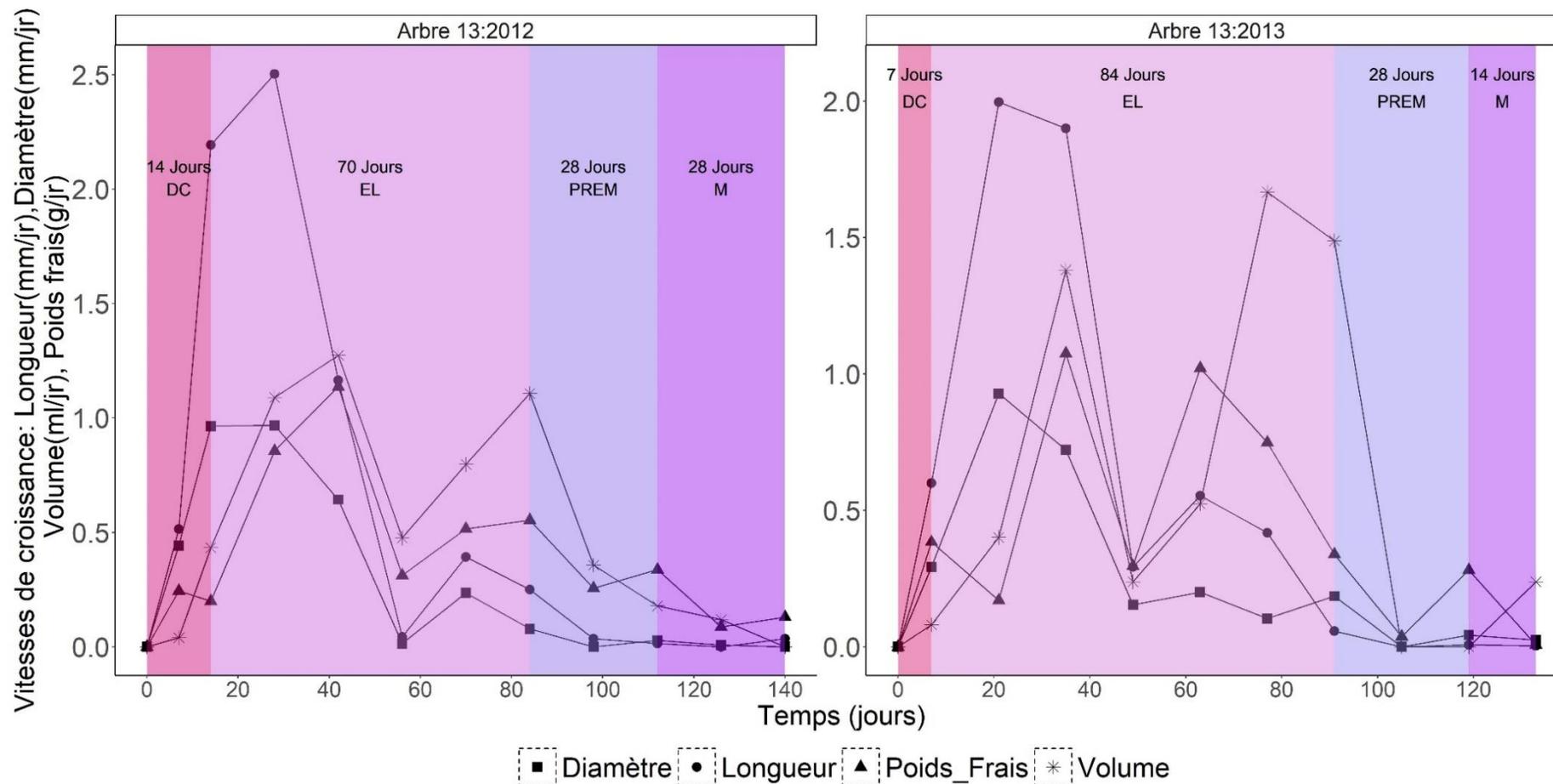


Fig. 27A. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

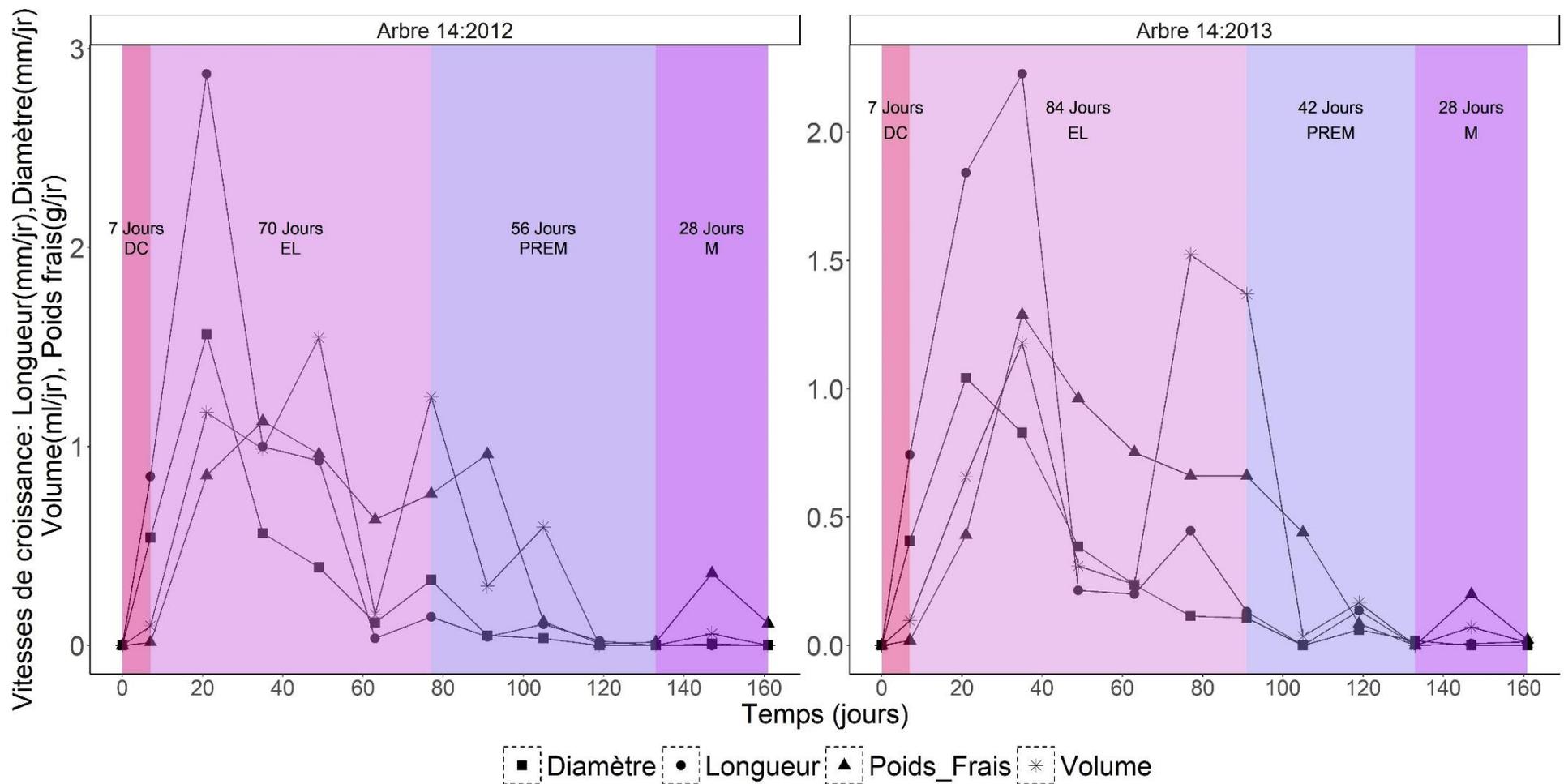


Fig. 27B. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL : élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

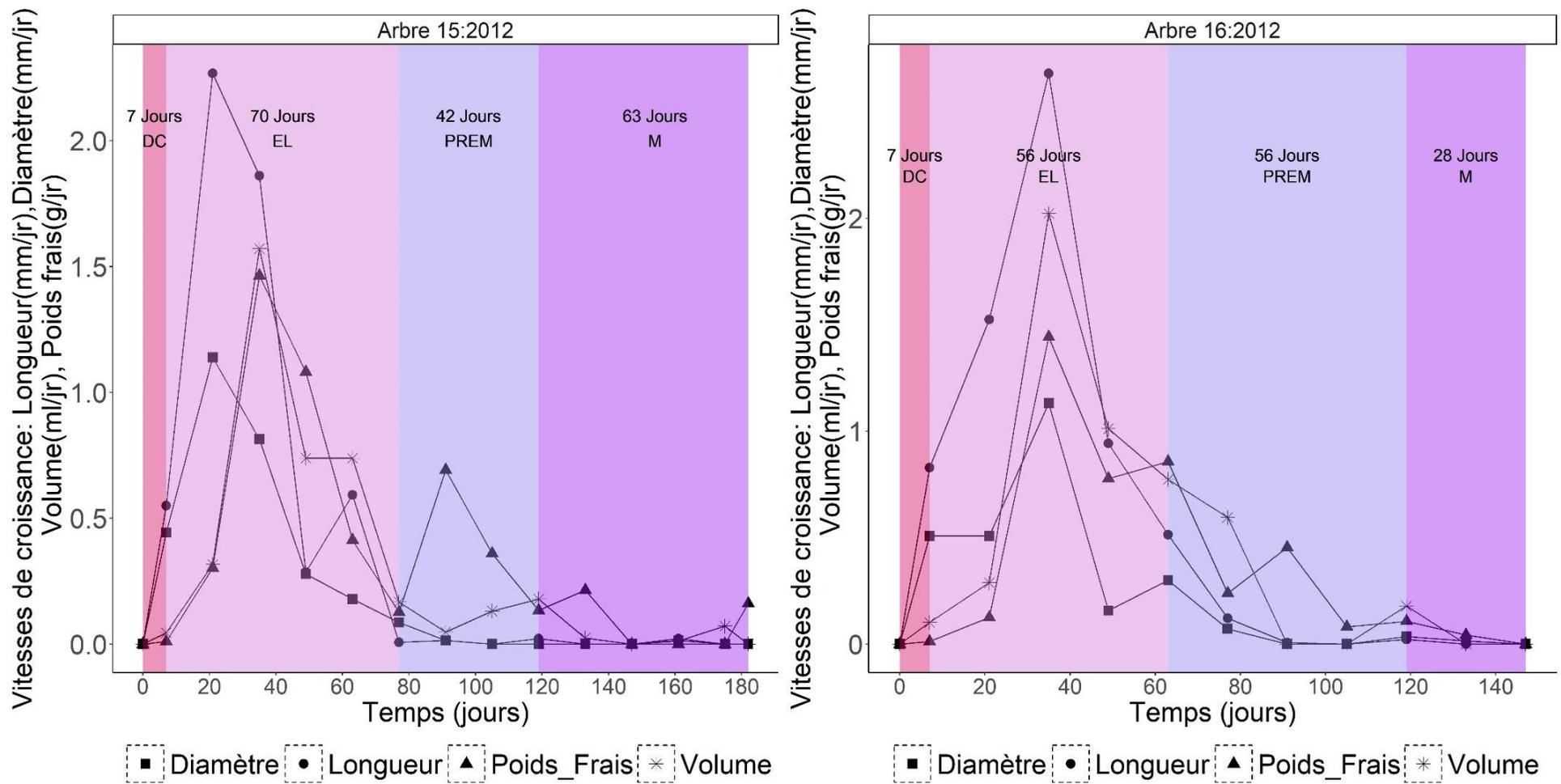


Fig. 27C. Vitesse de croissance des fruits de *Dacryodes edulis* récoltés à Yaoundé (ZAE V) en 2012 et 2013. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; ZAE: zone agro-écologique.

La moyenne des vitesses de croissance maximale (VCM) des paramètres morphologiques mesurés chez les safous étudiés est atteinte entre $26,25 \pm 10,5$ et $38,5 \pm 7$; $21 \pm 11,5$ et $38,5 \pm 7$; $33,25 \pm 9$ et 77 ± 0 ; $37 \pm 11,5$ et 56 ± 20 semaines pour la longueur, le diamètre, le volume et le poids frais, respectivement. Le temps (en jour) entre la nouaison et l'atteinte de la VCM de la longueur, du diamètre et du poids frais des fruits n'est pas significativement différents quelle que soit la localité et l'année d'étude, exception faite de la période nouaison-VCM diamètre à Fouban en 2012 (Fig. 28).

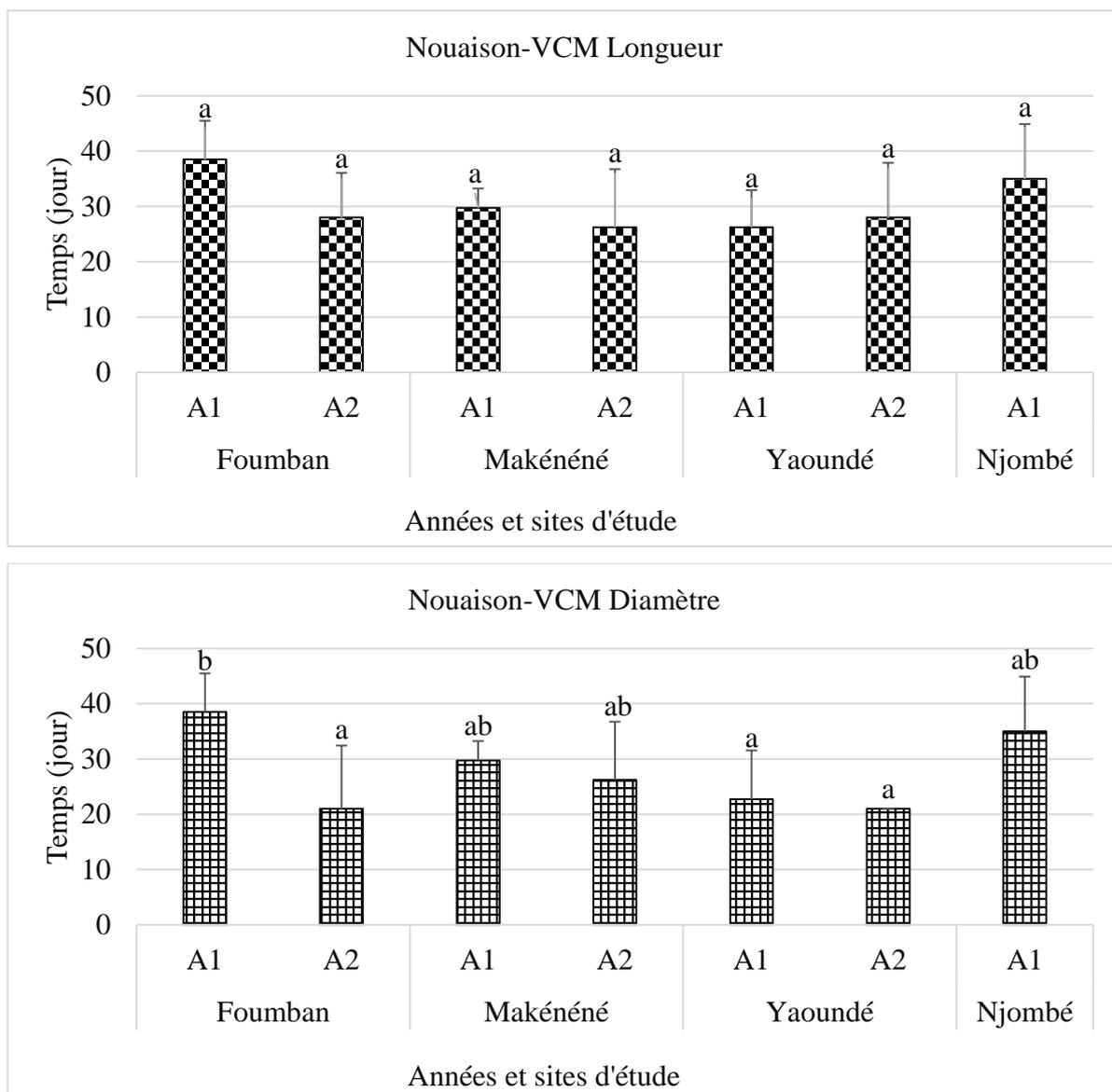


Fig. 28A. Périodes de références pour les vitesses de croissances des paramètres morphologiques mesurés au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* étudiés au Cameroun, 2012 et 2013. VCM: vitesse de croissance maximale. A1: 2012; A2: 2013.

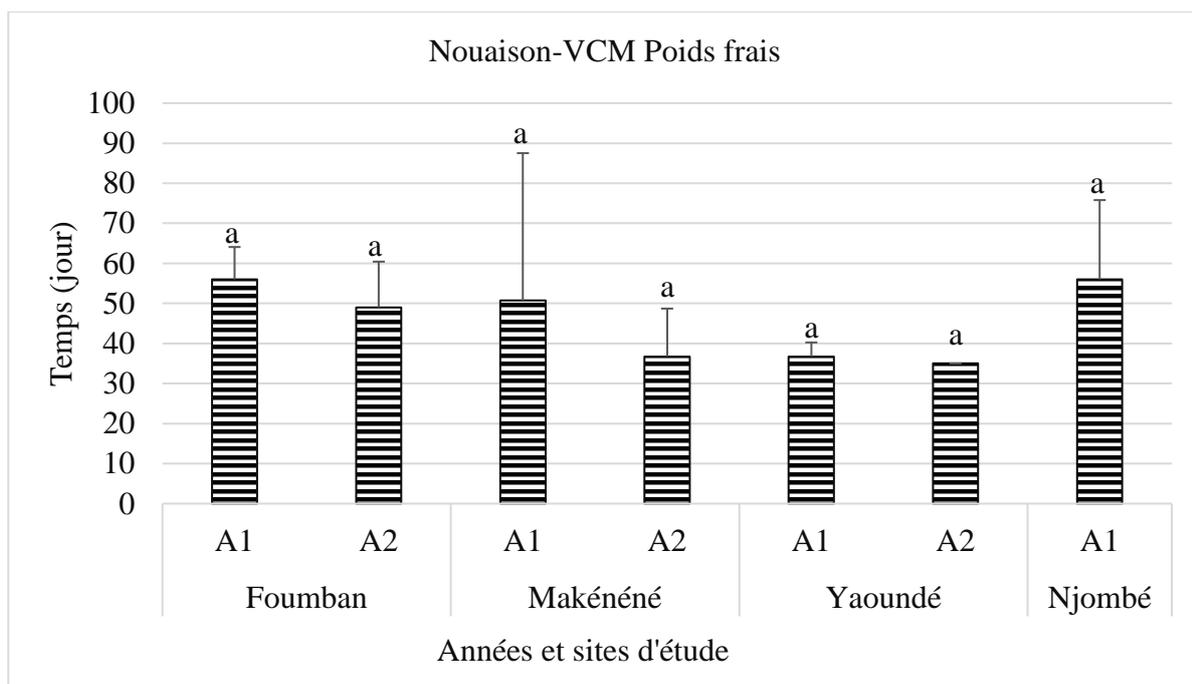
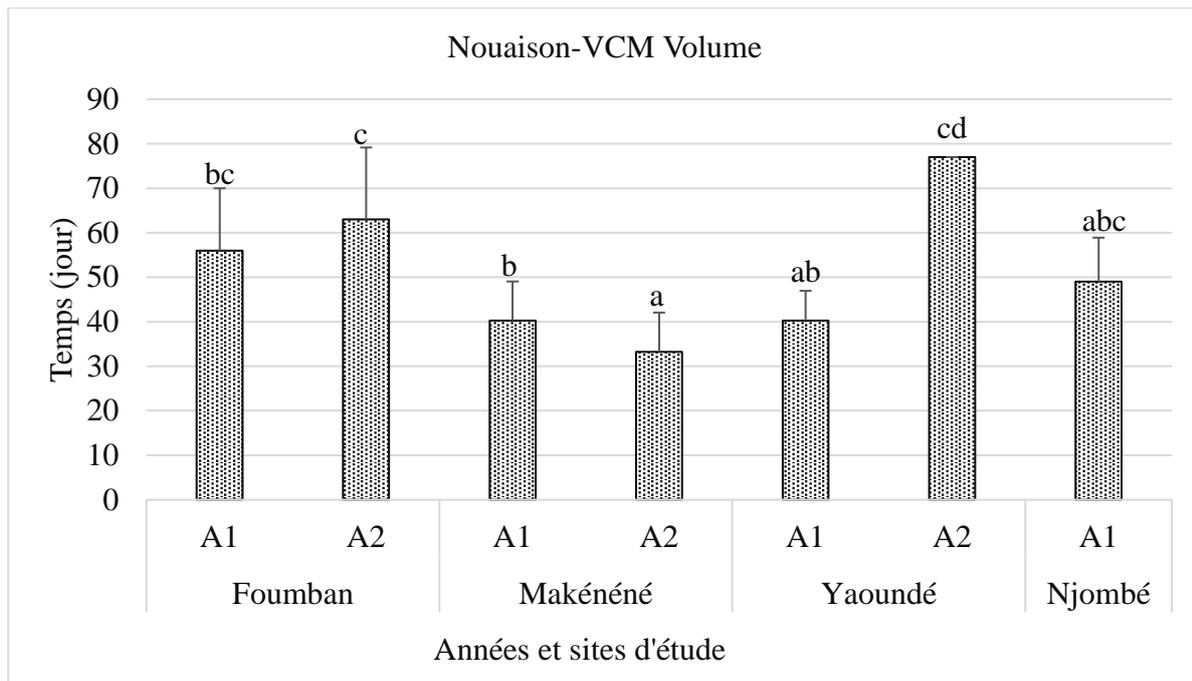


Fig. 28B. Périodes de références pour les vitesses de croissances des paramètres morphologiques mesurés au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* étudiés au Cameroun, 2012 et 2013. VCM: vitesse de croissance maximale. A1: 2012; A2: 2013.

III.1.1.2. Caractéristiques des fruits mûrs de *Dacryodes edulis*

À maturité, la couleur des fruits ayant fait l'objet de cette étude est soit bleue (arbres 5, 6, 8, 14 et 16), soit bleu foncé (arbres 1, 2, 3, 4, 9, 10, 13 et 15). La forme des fruits est sphéroïdale (arbres 1, 3, 6 et 8), allongée (arbres 2, 5, 16), obovale (arbres 4, 9, 10, 14 et 15) ou ovale (arbre 3), tandis que l'épiderme est soit lisse (arbres 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 13, 15, 16) soit rugueux.

Les paramètres morphologiques des fruits matures varient sensiblement d'une année à l'autre dans une zone agro-écologique donnée et chez un même sujet. La valeur de ces paramètres ne diminue pas nécessairement avec l'âge de l'arbre (c'est par exemple le cas de la longueur et du diamètre des fruits mûrs de l'arbre 2 Fouban (2013) significativement plus élevés que ceux de (2012); de l'arbre 4 Fouban (2013) significativement plus élevés que ceux de (2012); de l'arbre 6 Makénééné (2013) significativement plus élevés que ceux de (2012), $p < 0,01$).

La valeur de la longueur des fruits ayant fait l'objet de cette étude est comprise entre $56,2 \pm 2,1$ mm (arbre 3, Fouban 2012) et $85,8 \pm 3,7$ mm (arbre 5, Makénééné 2012). Celle de leur diamètre est comprise entre $28,0 \pm 1,2$ mm (arbre 2, Fouban 2012) et $52,1 \pm 1,9$ mm (arbre 8, Makénééné 2012). Leur volume quant à lui a une valeur comprise entre $31,8 \pm 4,5$ cm³ (arbre 1, Fouban 2013) et $92,5 \pm 6,9$ cm³ (arbre 8, Makénééné 2012).

Les fruits prélevés dans la localité de Fouban (ZAE III) présentent les paramètres morphologiques (longueur, diamètre, volume et poids frais) ayant les plus faibles valeurs, en comparaison aux autres localités d'études. Néanmoins, la masse de tous ces fruits étudiés est comprise entre 30 et 75 g, se rapprochant ainsi de la gamme de fruits de type II dits fruits moyens. Une exception est tout de même faite pour les fruits de l'arbre 8 à Makénééné, dont la masse est > 80 g (Tableau VI).

Tableau VI. Caractéristiques physiques des fruits matures de *Dacryodes edulis* issus de quatre sites d'étude en 2012 et 2013. nd: non déterminé; B: Bleu; BF: Bleu foncé; Sp: sphéroïdale; El: ellipsoïdale; Ob: obovale; Ov: ovale ; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm l'écart type (n = 10) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Années	Localités (ZAE)	Numeros des arbres	Longueur	Diamètre	Volume	Poids frais	Couleur	Forme	Structure épiderme	Age des arbres années	
			mm		Cm ³	g					
2012	Foumban(III)	1	65,5 \pm 1,4 c	35,8 \pm 1,2 cd	49,7 \pm 0,8 bc	37,9 \pm 0,7 ab	BF	Sp	Lisse	10	
		2	70,0 \pm 1,7 de	28,0 \pm 0,8 a	44,8 \pm 2,9 b	35,9 \pm 1,1 a	BF	El	Lisse	40	
		3	56,2 \pm 2,1 b	36,3 \pm 2,0 d	47,8 \pm 1,8 bc	35,6 \pm 1,0 a	BF	Sp	Lisse	10	
		4	64,6 \pm 2,0 c	33,0 \pm 1,4 b	49,0 \pm 1,7 bc	39,0 \pm 2,3 ab	BF	Ob	Lisse	10	
	Makénééné(V)	5	85,8 \pm 3,7 hi	43,7 \pm 2,8 hi	71,0 \pm 3,2 fgh	54,5 \pm 2,4 cd	B	El	Lisse	8	
		6	65,0 \pm 1,9 c	41,9 \pm 1,4 gh	48,0 \pm 6,3 bc	61,0 \pm 9,8 def	B	Sp	Rugueux	20	
		7	81,6 \pm 2,8 fgh	41,6 \pm 1,3 gh	68,3 \pm 4,9 efg	70,4 \pm 11,1 fg	B	El	Lisse	8	
		8	81,5 \pm 1,8 fgh	52,1 \pm 1,9 m	92,5 \pm 6,9 jk	86,8 \pm 4,0 h	B	Sp	Rugueux	8	
	Njombé(IV)	9	73 \pm 3,4 e	45,0 \pm 1,8 ijk	78,7 \pm 6,5 fghi	62,3 \pm 2,4 def	BF	Ob	Lisse	15	
		10	66,6 \pm 3,8 cd	44,5 \pm 2,8 ij	60,5 \pm 2,3 de	65,8 \pm 8,5 efg	BF	Ob	Lisse	15	
	Yaoundé(V)	13	82,9 \pm 4,2 gh	39,4 \pm 1,9 fg	79,7 \pm 12 ghi	61,7 \pm 4,9 def	BF	Ov	Lisse	7	
		14	80,4 \pm 2,3 fg	48,6 \pm 1,8 l	85,0 \pm 10 ijk	83,1 \pm 2,7 h	B	Ob	Rugueux	> 20	
		15	76,6 \pm 2,3 f	40,1 \pm 1,4 fg	56,7 \pm 3,7 cd	64,1 \pm 5,9 efg	BF	Ob	Lisse	nd	
		16	89 \pm 4,7 i	36,8 \pm 3,3 d	67,5 \pm 8,2 ef	57,5 \pm 5,3 de	B	El	Lisse	> 20	
	2013	Foumban(III)	1	48,4 \pm 4,6 a	32,8 \pm 3,0 b	31,8 \pm 4,5 a	31,9 \pm 2,7 a	BF	Sp	Lisse	11
			2	77,4 \pm 5,9 f	33,6 \pm 0,7 bc	69,7 \pm 4,9 efg	46,4 \pm 4,7 bc	BF	Sp	Lisse	41
3			59,3 \pm 2,5 b	33,6 \pm 1,1 bc	50,8 \pm 1,7 bcd	40,3 \pm 3,7 ab	BF	Sp	Lisse	11	
4			69,5 \pm 3,5 de	37,4 \pm 1,8 de	55,8 \pm 3,7 cd	52,0 \pm 3,8 cd	BF	Ob	Lisse	11	
Makénééné(V)		5	78,0 \pm 9,1 fg	45,8 \pm 4,8 ijk	71,8 \pm 14,8 fgh	70,6 \pm 18,0 fg	B	El	Lisse	9	
		6	71,5 \pm 2,7 e	46,8 \pm 1,4 jkl	71,7 \pm 6,5 fgh	70,0 \pm 2,9 fg	B	Sp	Rugueux	21	
		7	77,0 \pm 3,7 f	39,9 \pm 1,3 efg	60,5 \pm 2,1 de	54,1 \pm 5,1 cd	B	El	Lisse	9	
		8	71,6 \pm 5,5 e	47,3 \pm 3,3 kl	89,9 \pm 3,8 jk	84,7 \pm 2,5 h	B	Sp	Rugueux	9	
Yaoundé(V)		13	81,2 \pm 2,3 fgh	38 \pm 1,2 def	81,7 \pm 6,8 hij	58,45 \pm 2,8 de	BF	Ov	Lisse	8	
		14	81,3 \pm 2,1 fgh	45 \pm 1,4 ijk	78,7 \pm 5 ghi	73 \pm 5,0 g	B	Ob	Rugueux	> 20	
		15	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	
		16	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	> 20	

III.1.2. Relation entre les stades de développement, les phénophases reproductives et l'accumulation des éléments biochimiques dans la pulpe de safou

III.1.2.1. Profils d'accumulation de l'eau au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis*

Les courbes montrant l'évolution de la teneur en eau (de la nouaison à la fin du mûrissement) des fruits en 2012 et 2013 sont sigmoïdales avec trois phases. La première exponentielle, commence à la nouaison et se termine lorsque les fruits atteignent leur teneur maximale en eau. Cette phase est suivie par une autre, linéaire, pendant laquelle la teneur en eau reste constante. Après cette dernière phase vient la finale qui est décroissante et pendant laquelle la teneur en eau baisse de manière significative jusqu'à la fin du mûrissement (Fig. 29).

A partir de la nouaison, cette teneur en eau chute de manière significative en moyenne après 91 jours en 2012 à Njombé (ZAE IV) (Fig. 29A). A Fouban (ZAE III), c'est en moyenne après 115,5 jours en 2012 et 101,5 jours en 2013 (Fig. 29B). A Makénéne (ZAE V), c'est en moyenne après 96,25 jours en 2012 et 85,75 jours en 2013 (Fig. 29C). A Yaoundé (ZAE V), c'est après 99,75 jours en 2012 et 105 jours en 2013 (Fig. 29D). Toutes ces périodes correspondent au stade PREM (pré-mûrissement) (Fig. 29).

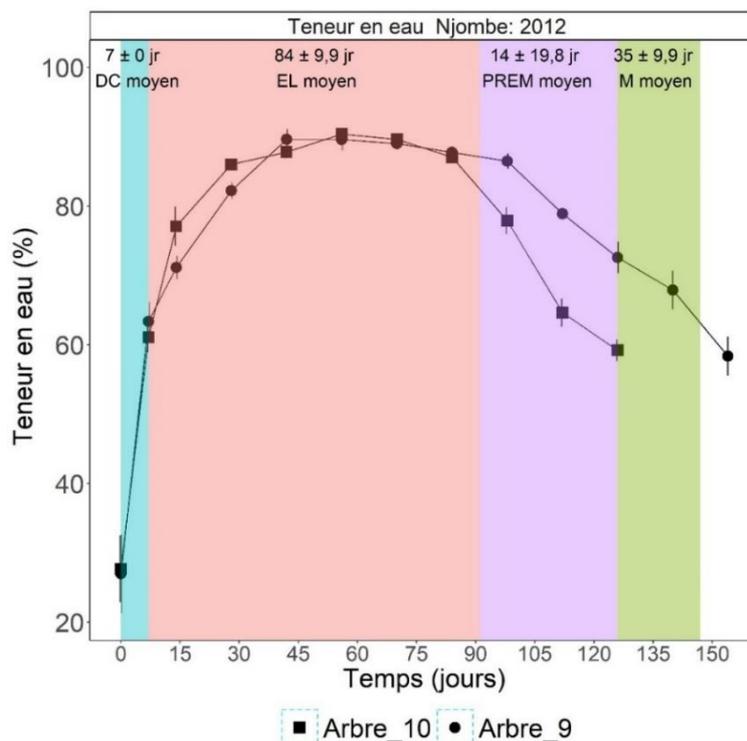


Fig. 29A. Cinétique d'accumulation de l'eau dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour. Les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12.

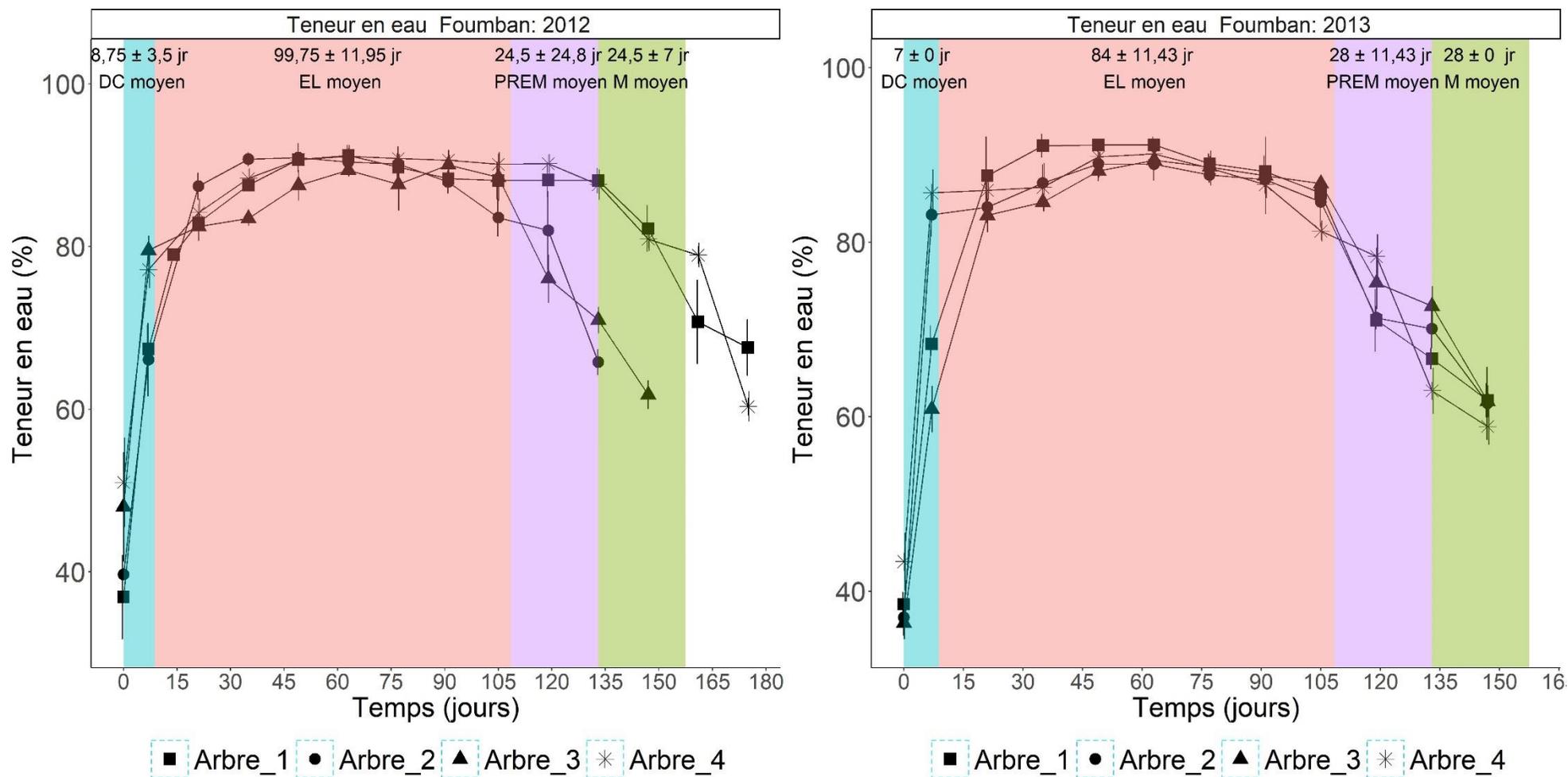


Fig. 29B. Cinétique d'accumulation de l'eau dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

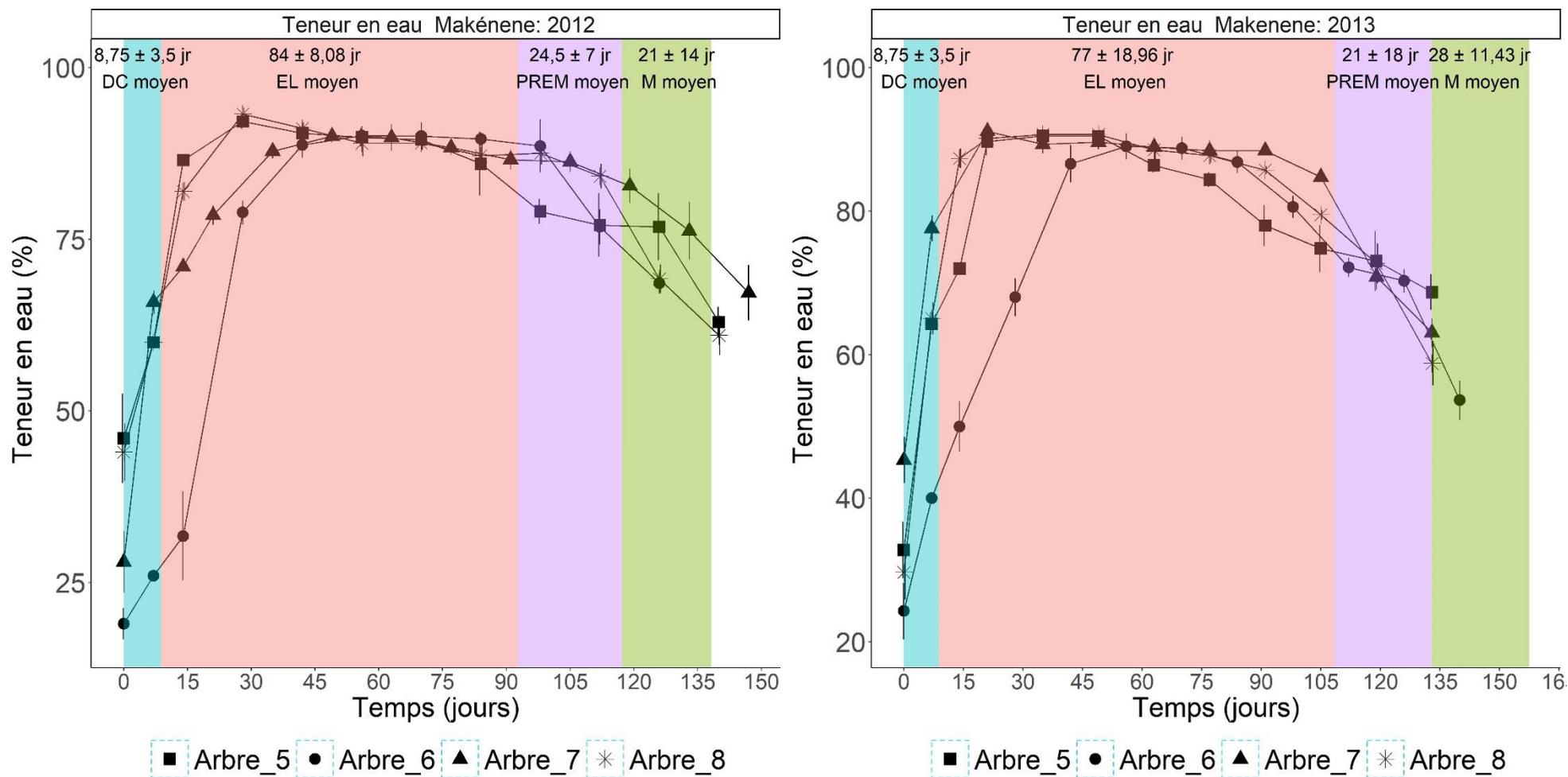


Fig. 29C. Cinétique d'accumulation de l'eau dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

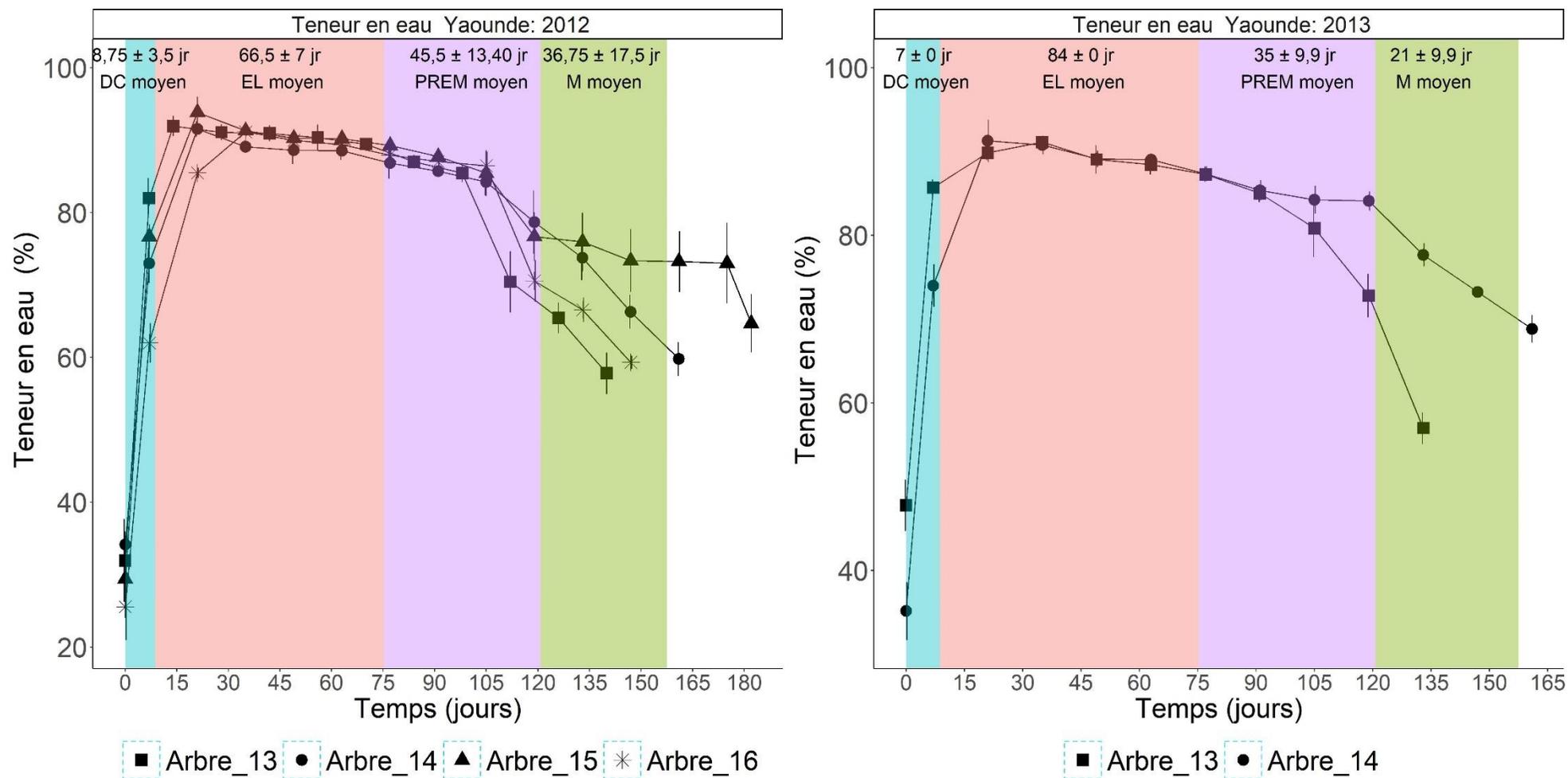


Fig. 29D. Cinétique d'accumulation de l'eau dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

III.1.2.2. Profils d'accumulation de lipides totaux au cours du développement et du mûrissement du safou

Dans toutes les localités ayant fait l'objet de cette étude, les courbes montrant l'évolution de la teneur en lipide de la nouaison à la fin du mûrissement des fruits ont une allure exponentielle avec deux phases: une première linéaire commençant à la nouaison, suivie de la deuxième exponentielle, pendant laquelle la teneur en lipide augmente de manière significative jusqu'à la fin du mûrissement (Fig. 30).

A partir de la nouaison, cette teneur en lipide augmente de manière significative en moyenne après 91 jours en 2012 à Njombé (ZAE IV) (Fig. 30A). A Foumban (ZAE III), c'est en moyenne après 115,5 jours en 2012 et 101,5 jours en 2013 (Fig. 30B). A Makénéne (ZAE V), c'est en moyenne après 96,25 jours en 2012 et 85,75 jours en 2013 (Fig. 30C). A Yaoundé (ZAE V), c'est après 99,75 jours en 2012 et 105 jours en 2013 (Fig. 30D). Toutes ces périodes correspondent au stade PREM (pré-mûrissement) (Fig. 30).

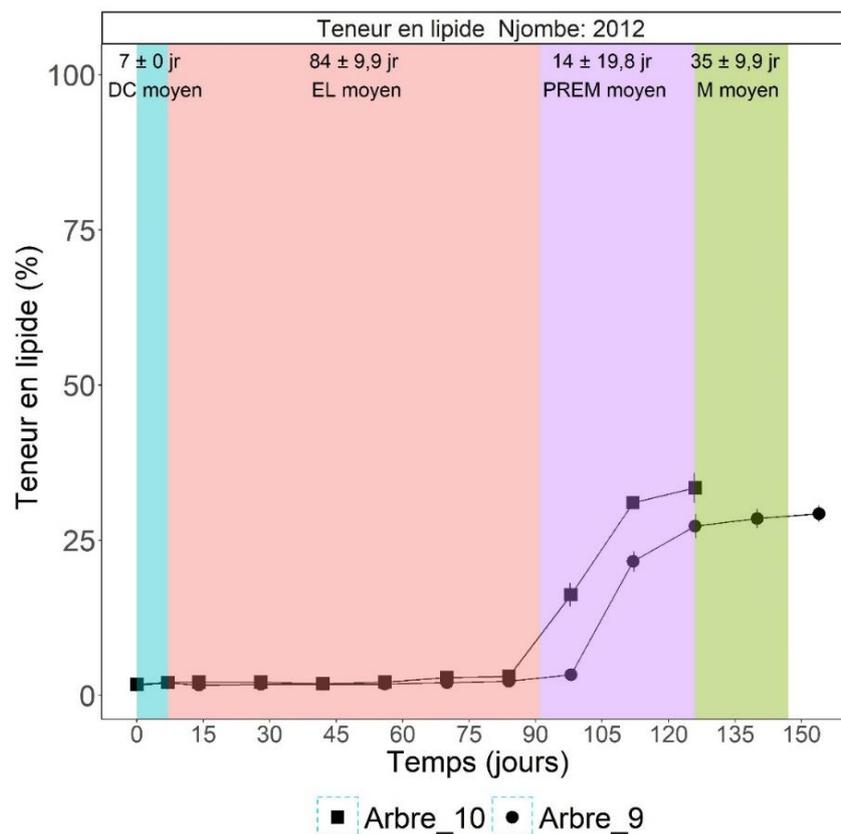


Fig. 30A. Cinétique d'accumulation des lipides dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour. Les données n'ont pas pu être collectées sur les arbres 11 et 12.

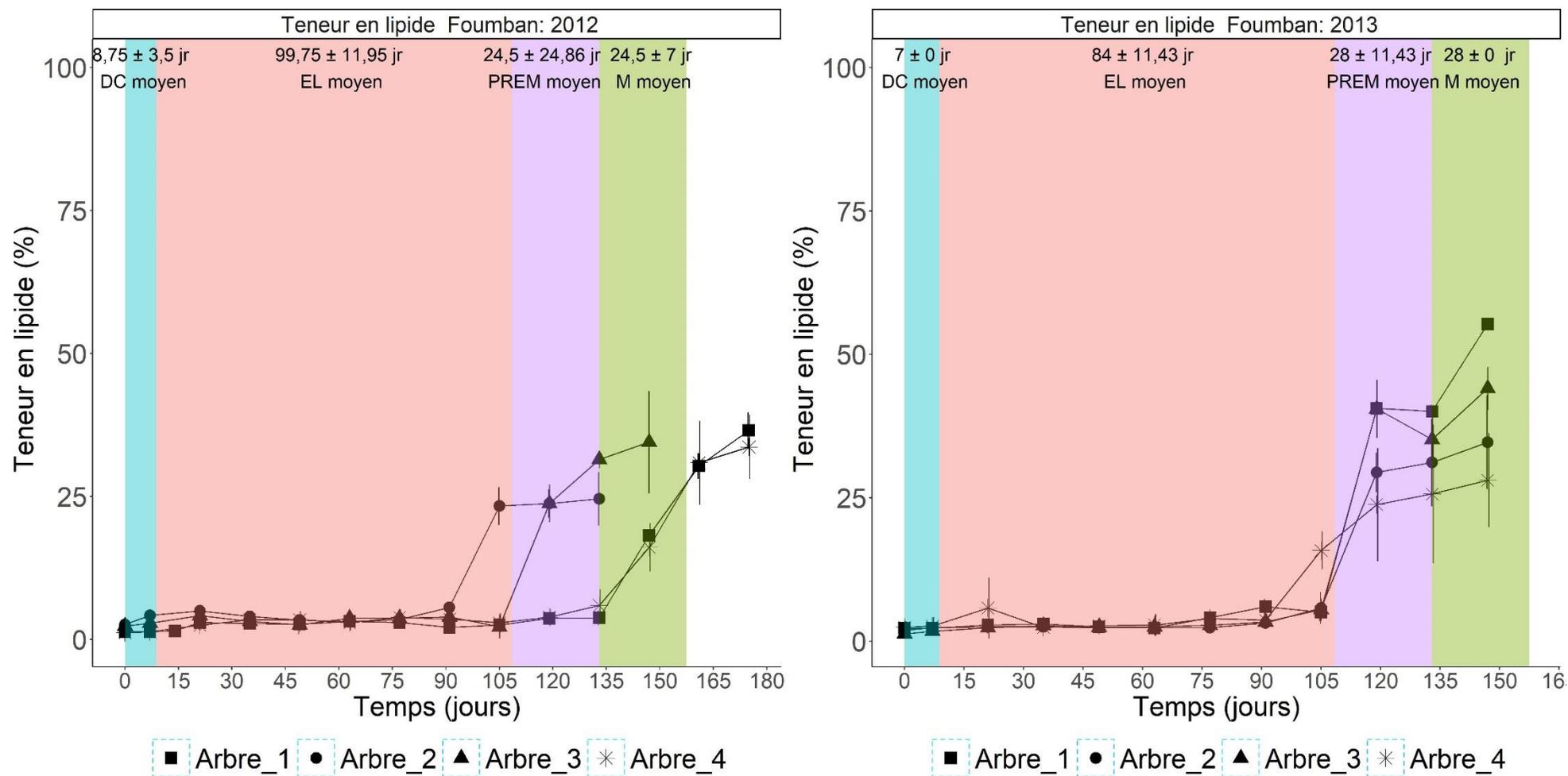


Fig. 30B. Cinétique d'accumulation des lipides dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

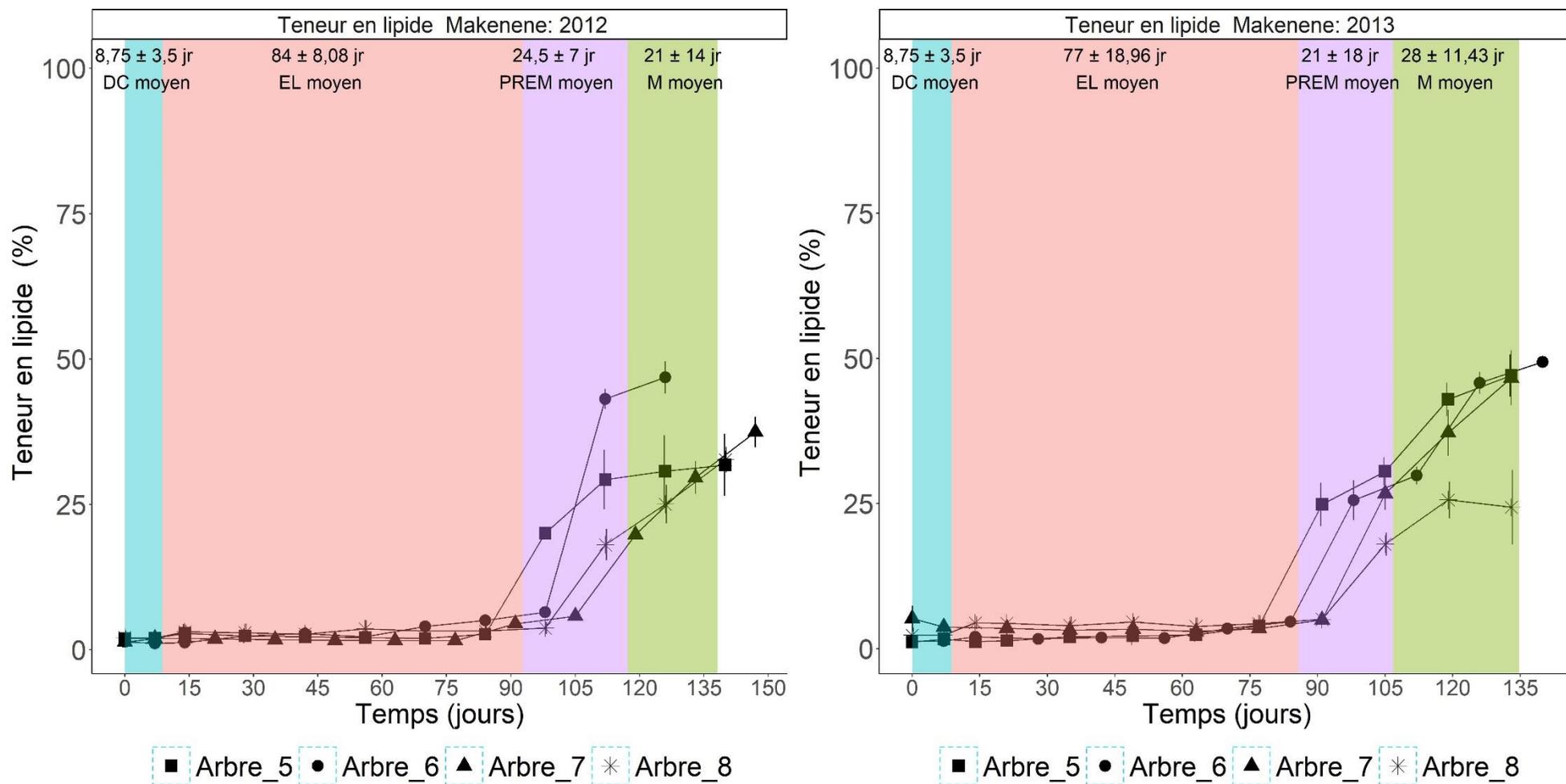


Fig. 30C. Cinétique d'accumulation des lipides dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

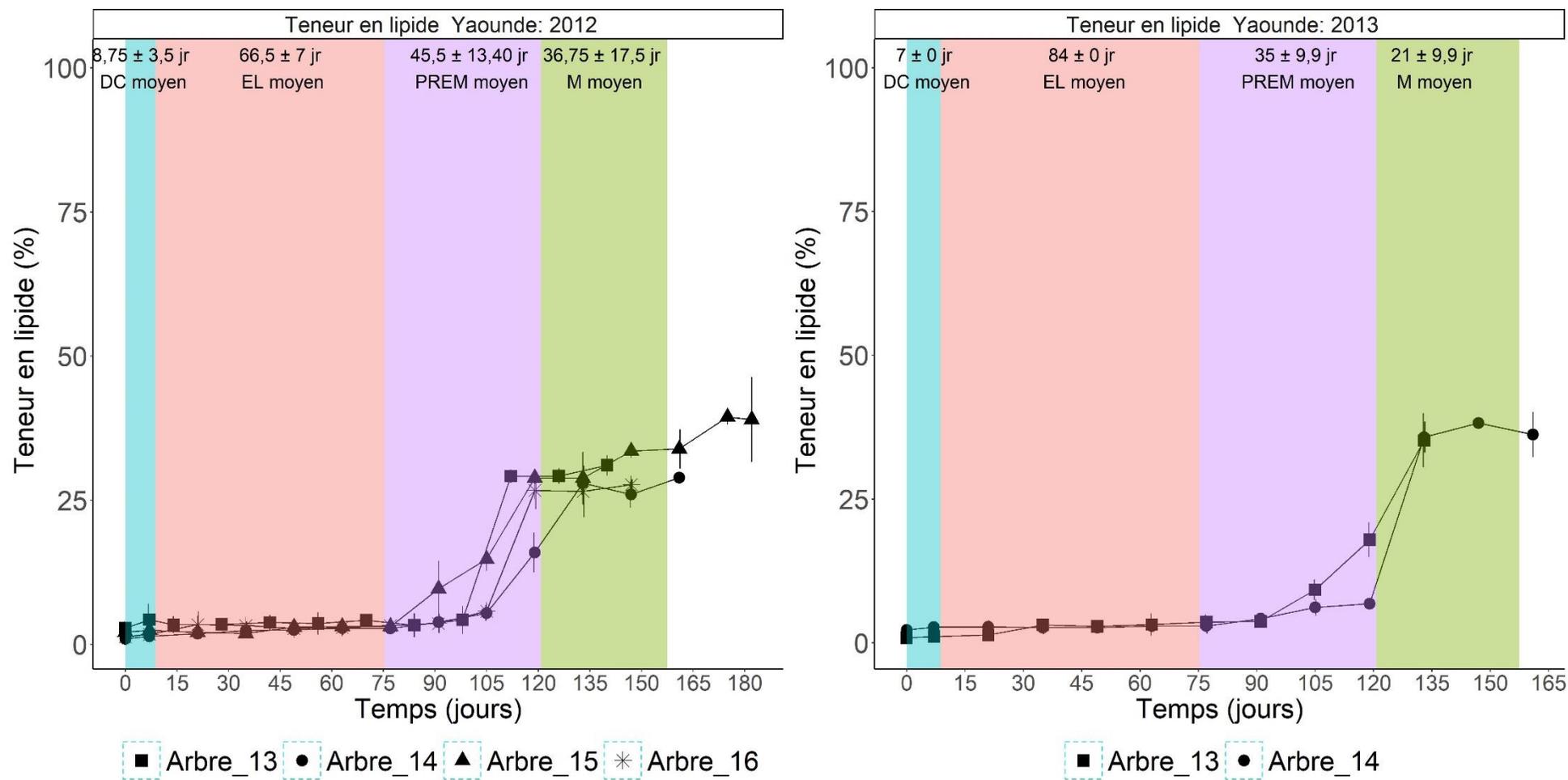


Fig. 30D. Cinétique d'accumulation des lipides dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*. DC: division cellulaire; EL: élongation; PREM: pré-mûrissement; M: mûrissement; jr: jour.

La teneur en lipide a atteint sa valeur maximale entre 105 et 175 jours après la nouaison en 2012 et 105 et 147 jours en 2013. Cette teneur maximale en lipide est atteinte en moyenne à $133,88 \pm 18,41$ (en 2012) et $128,92 \pm 12,11$ jours (en 2013) après la nouaison. Cette période correspond au stade de mûrissement, soit 14,43 (2012) et 11,66 (2013) jours avant la fin de ce dernier (Tableau VII).

Tableau VII. Comparaison temporelle des stades de développement, de mûrissement, des phénomènes reproductives et de la période d'accumulation maximale des lipides des pulpes de safous. nd, non déterminé; BF: bouton floral; N: nouaison; TL: teneur en lipide; pour chaque paramètre mesuré, aucune différence significative n'est observable entre les moyennes \pm les écarts-types des années 2012 et 2013 au niveau de probabilité de 5 %.

Paramètres	Année 2012	Année 2013
Période végétative entre 2 saisons de production consécutives (jours)	nd	$198,25 \pm 24,05$
Nombre de jours entre l'apparition des BF et l'anthèse	$17,06 \pm 3,59$	$16,92 \pm 3,09$
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la nouaison	$24,06 \pm 3,59$	$23,92 \pm 3,09$
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la fin de l'élongation	$115,5 \pm 15,12$	$112,00 \pm 8,85$
Nombre de jours entre l'apparition des BF et le début du mûrissement	$143,94 \pm 20,6$	$141,17 \pm 9,16$
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la fin du mûrissement	$172,38 \pm 19,44$	$166,83 \pm 7,6$
Nombre de jours entre la N et le début du mûrissement	$119,00 \pm 17,71$	$114,92 \pm 6,5$
Nombre de jours entre la N et la fin du mûrissement	$148,31 \pm 17,75$	$140,58 \pm 5,97$
Nombre de jours entre la N et l'augmentation exponentielle de la TL	$100,63 \pm 14,66$	$97,42 \pm 13,17$
Nombre de jours entre la N et la chute de la teneur en eau	$100,63 \pm 14,66$	$97,42 \pm 13,17$
Nombre de jours entre la N et l'obtention de la teneur maximale en lipide	$133,88 \pm 18,41$	$128,92 \pm 12,11$

Le calcul des coefficients de corrélation de Pearson et Spearman entre l'évolution de la teneur en lipides et en eau au cours de cette étude a révélé une corrélation positive entre le moment où la teneur en eau diminue significativement et celui où la teneur en lipide augmente significativement ($p < 0,01$ en 2012 et 2013) (Tableau VIII).

Tableau VIII. Corrélation bilatérale entre la chronologie de l'accumulation de l'eau et celle des lipides dans la pulpe des fruits de *Dacryodes edulis* en 2012 et 2013. **A**, moment entre la nouaison et l'augmente significative de la teneur en lipides; **B**, moment entre la nouaison et la baisse significative de la teneur en eau; **, Corrélation significative à 0,01 %.

		A		B	
		2012	2013	2012	2013
A	Pearson	1	1		
	Spearman	1	1		
B	Pearson	1,000**	1,000**	1	1
	Spearman	1,000**	1,000**	1	1

III.1.2.3. Profil d'accumulation des acides gras dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis* au cours du développement et du mûrissement

L'analyse du profil en acides gras de l'huile de la pulpe de safous issus des quatre localités ayant fait l'objet de cette étude montre que, lorsque le fruit est mûr, cette huile est composée d'acides gras saturés et insaturés. Leur teneur varie selon l'année d'étude et le stade de développement du fruit de 71,84±3,91 % à la nouaison à 51,60±10,74 % à l'état mature en 2012 et de 95,5±0,39 % à 69,07±8,4 % en 2013 pour les acides gras saturés (Fig. 31A); de 28,11±3,91 % à la nouaison à 48,35±10,75 % à l'état mature en 2012 et de 3,88±0,02 % à 30,88±8,39 % en 2013 pour les acides gras insaturés (Fig. 31B). La teneur minimale en acide gras saturés totaux est atteinte au stade fin pré-mûrissement, quelle que soit l'année d'étude (45,61±5,51 % (2012) et 62,25±8,15 % (2013)), tandis qu'à ce même stade correspond la valeur maximale en acides gras insaturés (54,33±5,52 % (2012) et 37,69±8,15 % (2013)). C'est au cours de la première année d'étude que les niveaux les plus bas d'acides gras saturés (45,61±5,51 % en 2012) ont été obtenus à la fin de l'étape de pré-mûrissement (Fig. 31).

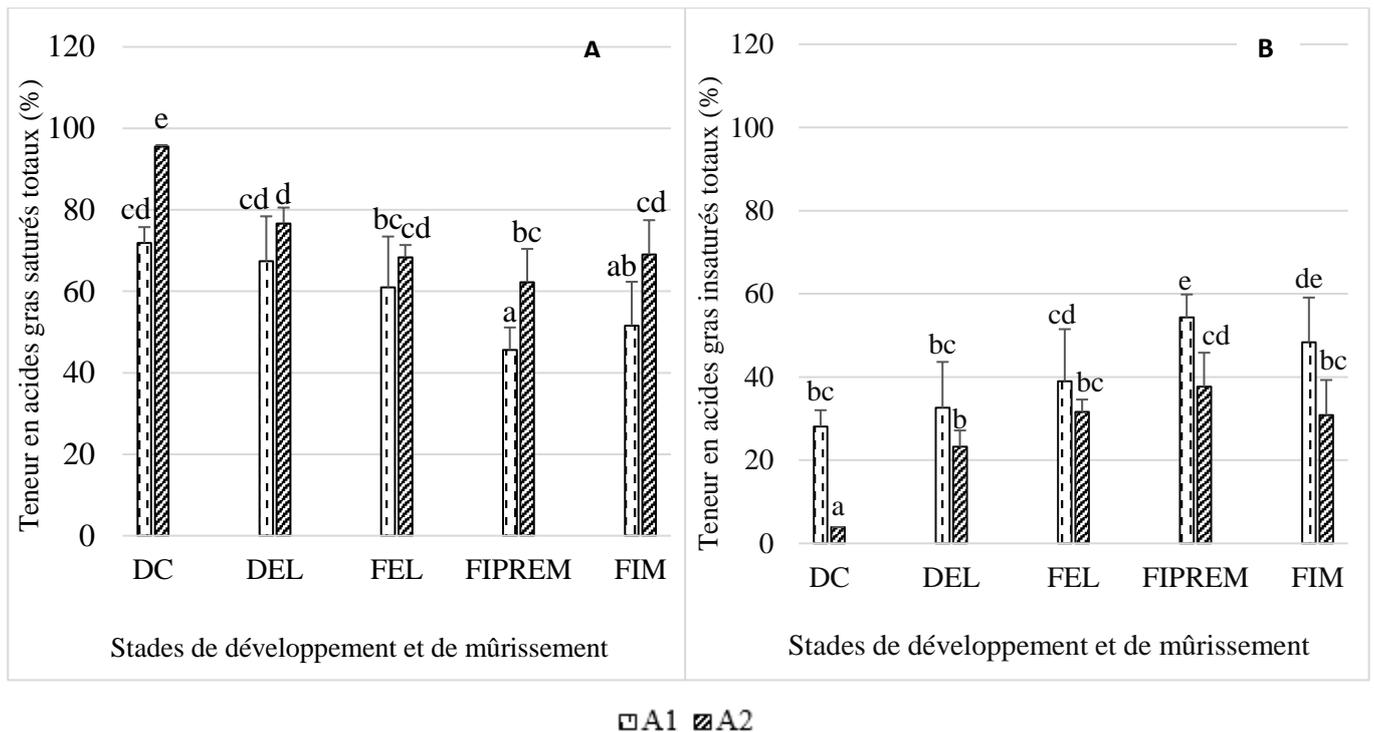


Fig. 31. Teneur en acides gras saturés et insaturés totaux de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement et de l'année d'étude. A: acides gras saturés; B: acides gras insaturés; DC: division cellulaire; DEL: début élongation; FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Les acides gras saturés présents dans l'huile de pulpe de safou sont les acides myristique (C14:0), palmitique (C16:0), stéarique (C18:0), arachidique (C20:0), béhénique (C22:0); lignocérique (C24:0), avec des teneurs variant parfois significativement au sein d'un même site selon l'année d'étude pour un même stade de développement.

L'acide gras saturé C16:0 est majoritaire dans l'huile de la pulpe de safou mais avec une teneur qui varie de la nouaison au mûrissement (de $58,36 \pm 10,43$ % à $33,32 \pm 9,57$ % à Foumban; de $53,61 \pm 9,22$ % à $48,44 \pm 6,03$ % à Makénééné; de $55,36 \pm 8,53$ % à $48,52 \pm 9,90$ % à Yaoundé; de $54,10 \pm 8,90$ % à $58,29 \pm 8,62$ % à Njombé en 2012 et de $76,59 \pm 0,58$ % à $36,35 \pm 9,14$ % à Foumban; de $76,59 \pm 0,58$ % à $37,69 \pm 7,53$ % à Makénééné; de $76,34 \pm 0,50$ % à $47,31 \pm 5,07$ % à Yaoundé) (Fig. 32). La teneur en cet acide gras (C16:0) est donc la plus élevée au stade de DC (supérieure à 50 % en 2012 et supérieur à 75 % en 2013) dans tous les sites d'étude quelle que soit l'année d'échantillonnage. La valeur de sa teneur décroît tout au long du développement et du mûrissement du fruit. Il en est de même pour les acides gras saturés C14:0, C20:0, C22:0, C24:0 constituant cet oléagineux, avec les valeurs les plus faibles quantifiées à la fin du stade de pré-mûrissement. Une exception est faite tout de même

pour l'acide gras C18:0 qui, est le deuxième acide gras saturé accumulé dans la pulpe de ce fruit en terme de proportion (teneur supérieure à 10 %) et dont la teneur croit au cours du temps (Fig. 32).

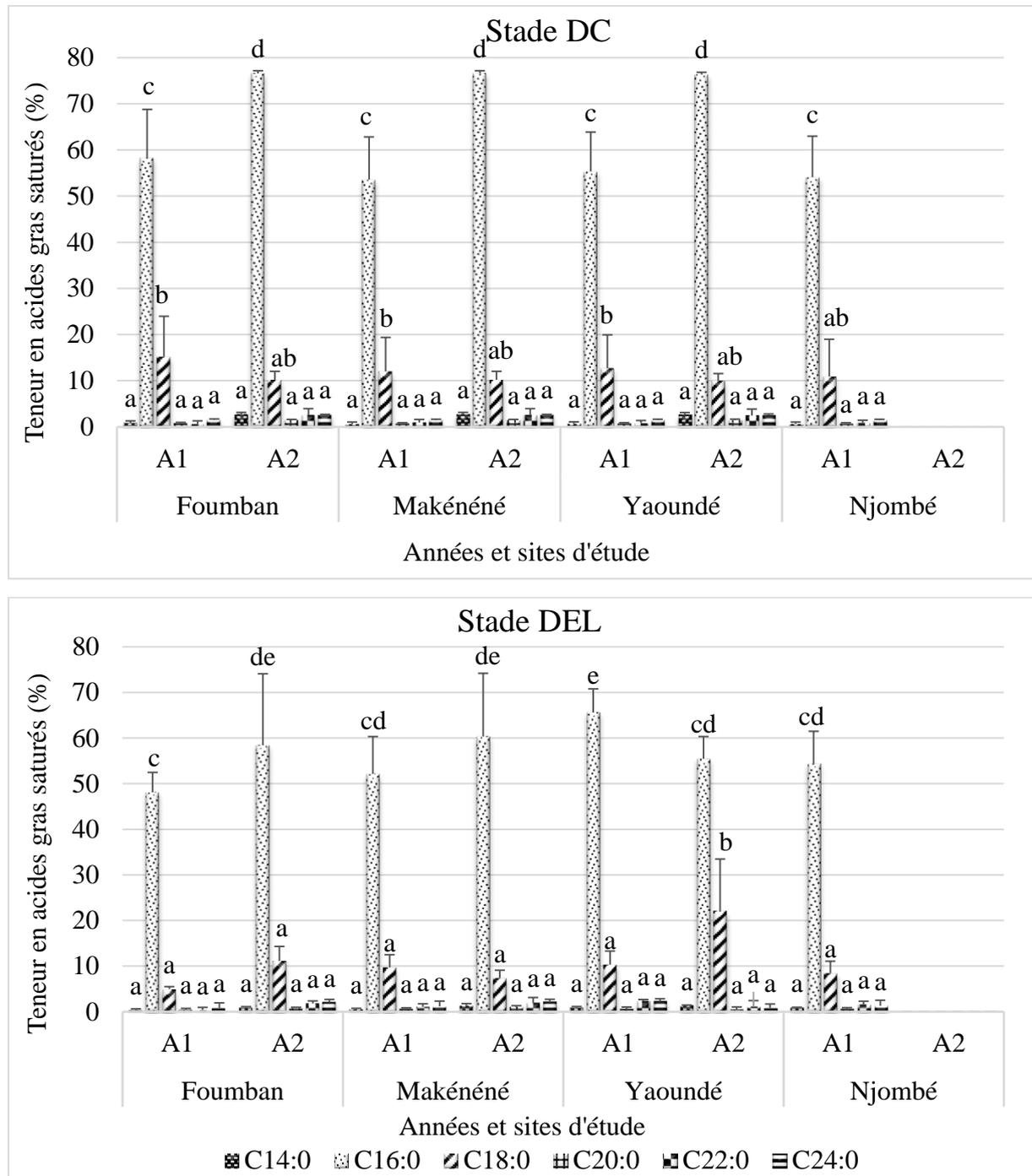


Fig. 32A. Profil en acide gras saturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement, de son origine géographique et de l'année d'étude. DC: division cellulaire; DEL: début élongation; C14:0: acide myristique; C16:0: acide palmitique; C18:0: acide stéarique; C20:0: acide arachidique; C22:0: acide béhénique; C24:0: acide lignocérique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

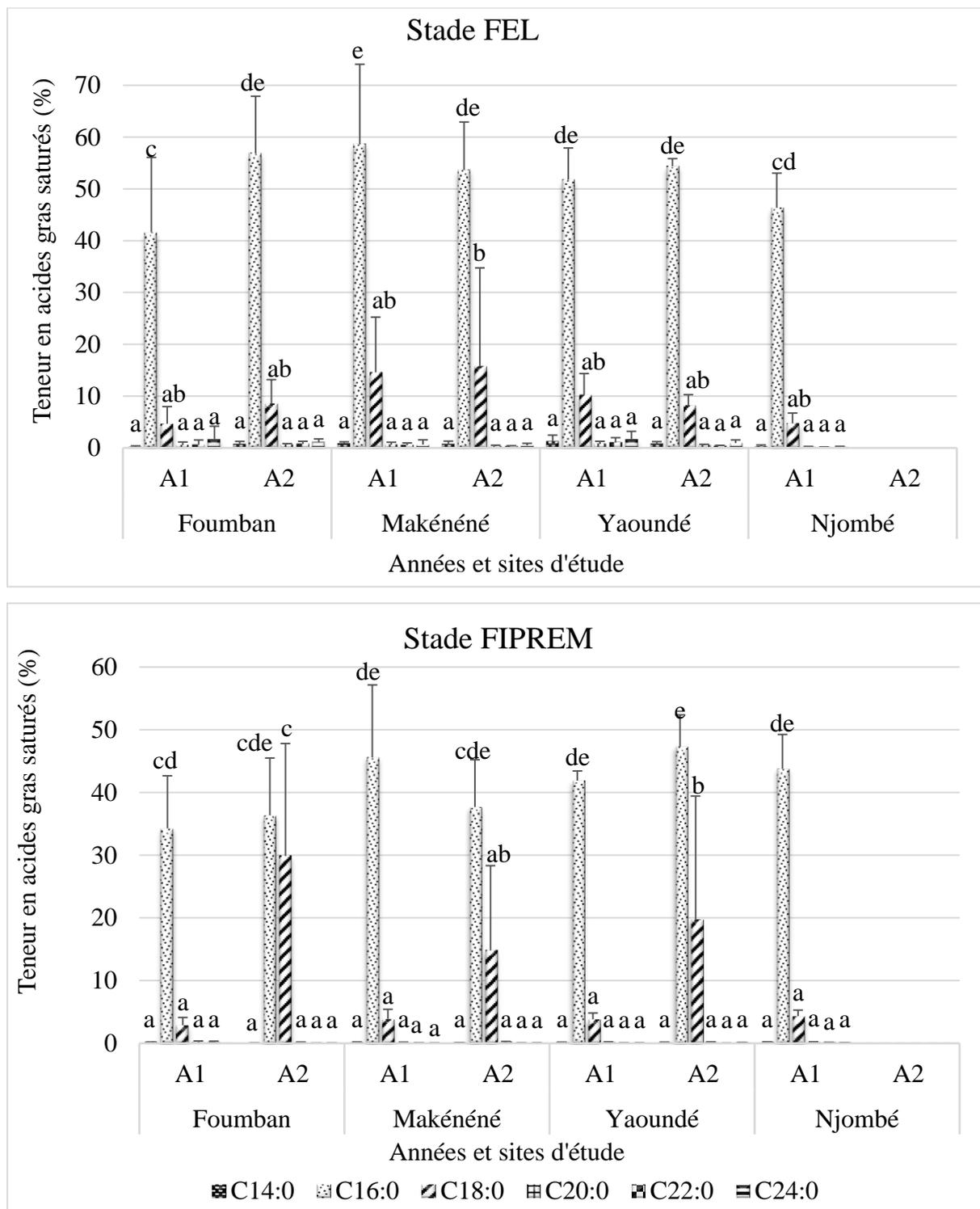


Fig. 32B. Profil en acide gras saturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement, de son origine géographique et de l'année d'étude. FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; C14:0: acide myristique; C16:0: acide palmitique; C18:0: acide stéarique; C20:0: acide arachidique; C22:0: acide béhénique; C24:0: acide lignocérique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

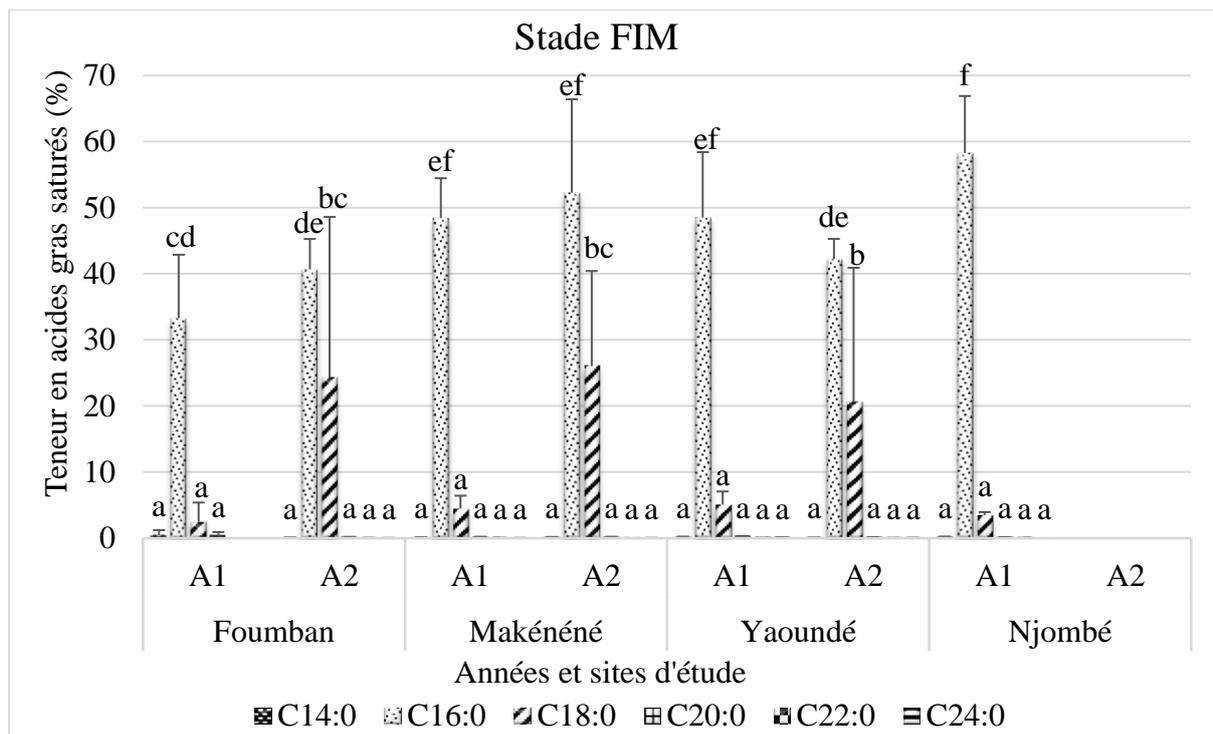


Fig. 32C. Profil en acide gras saturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement, de son origine géographique et de l'année d'étude. FIM: fin mûrissement; C14:0: acide myristique; C16:0: acide palmitique; C18:0: acide stéarique; C20:0: acide arachidique; C22:0: acide béhénique; C24:0: acide lignocérique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Par contre, les acides gras insaturés présents dans l'huile de la pulpe de safou sont des monoinsaturés (C16:1 (acide palmitoléique); C18:1 (acide oléique); C20:1 (acide gadoléique)) et des polyinsaturés (C18:2 ω 6 (acide linoléique) et C18:3 ω 3 (acide α linoléique)). Leurs teneurs variant quelque fois significativement au sein d'un même site selon l'année d'étude pour un même stade de développement (cas par exemple de Foumban pour l'acide linoléique aux stades de DC (division cellulaire) et FIM (fin mûrissement)) (Fig. 33). Ces acides gras insaturés sont majoritairement les C18:1 et C18:2. Les teneurs les plus importantes pour les acides gras C18:1 sont relevées au stade fin pré-mûrissement ($39,10 \pm 4,31$ %; $38,59 \pm 9,00$ %; $38,37 \pm 3,74$ %; $37,07 \pm 1,60$ % respectivement à Foumban, Makénéne, Yaoundé et Njombé) en 2012. En 2013 par contre, la teneur en cet acide gras insaturé est la plus importante au stade fin mûrissement ($16,54 \pm 19,10$ %; $19,63 \pm 22,66$ % respectivement à Foumban, Yaoundé) et au stade fin pré-mûrissement ($25,72 \pm 20,48$ % à Makénéne). De même, les teneurs les plus importantes en acides gras C18:2 sont relevées au stade fin mûrissement ($24,20 \pm 5,40$ %; $15,04 \pm 6,43$ %; $14,38 \pm 4,75$ % respectivement à Foumban, Makénéne et Njombé) et au stade fin pré-mûrissement ($14,80 \pm 4,58$ % à Yaoundé) en 2012. Tandis que en 2013, c'est au stade

fin pré-mûrissement que les teneurs en acide gras C18:2 ($18,13 \pm 3,61$ %; $20,65 \pm 1,36$ %; $18,14 \pm 1,08$ % respectivement à Fouban, Makénéne et Yaoundé) sont les plus élevées (Fig. 33).

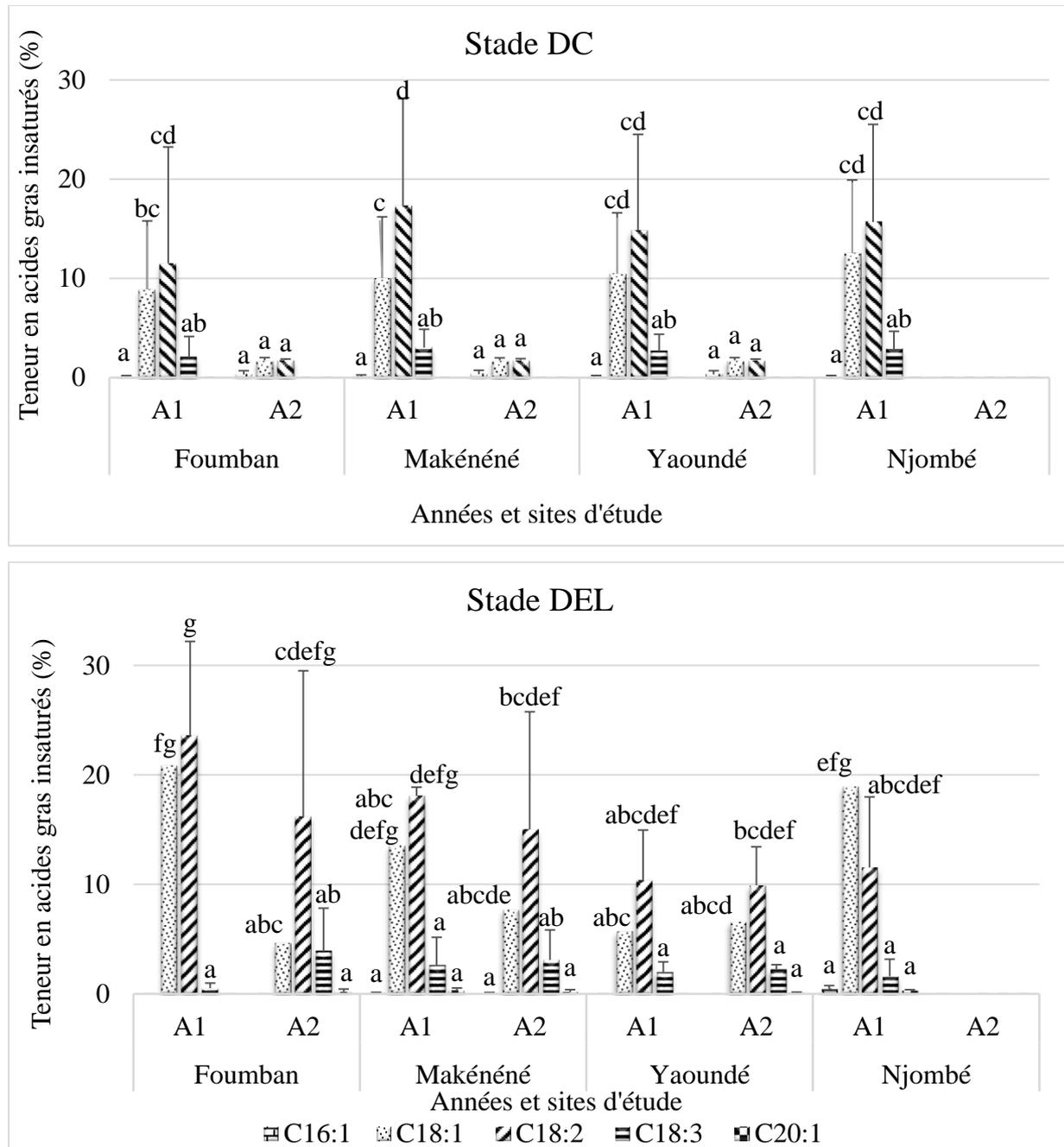


Fig. 33A. Profil en acide gras insaturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement du fruit, de son origine géographique et de l'année d'étude. DC: division cellulaire; DEL: début élongation; C16:1: acide palmitoléique; C18:1: acide oléique; C18:2: acide linoléique; C18:3: acide linoléique; C20:1: acide gadoléique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

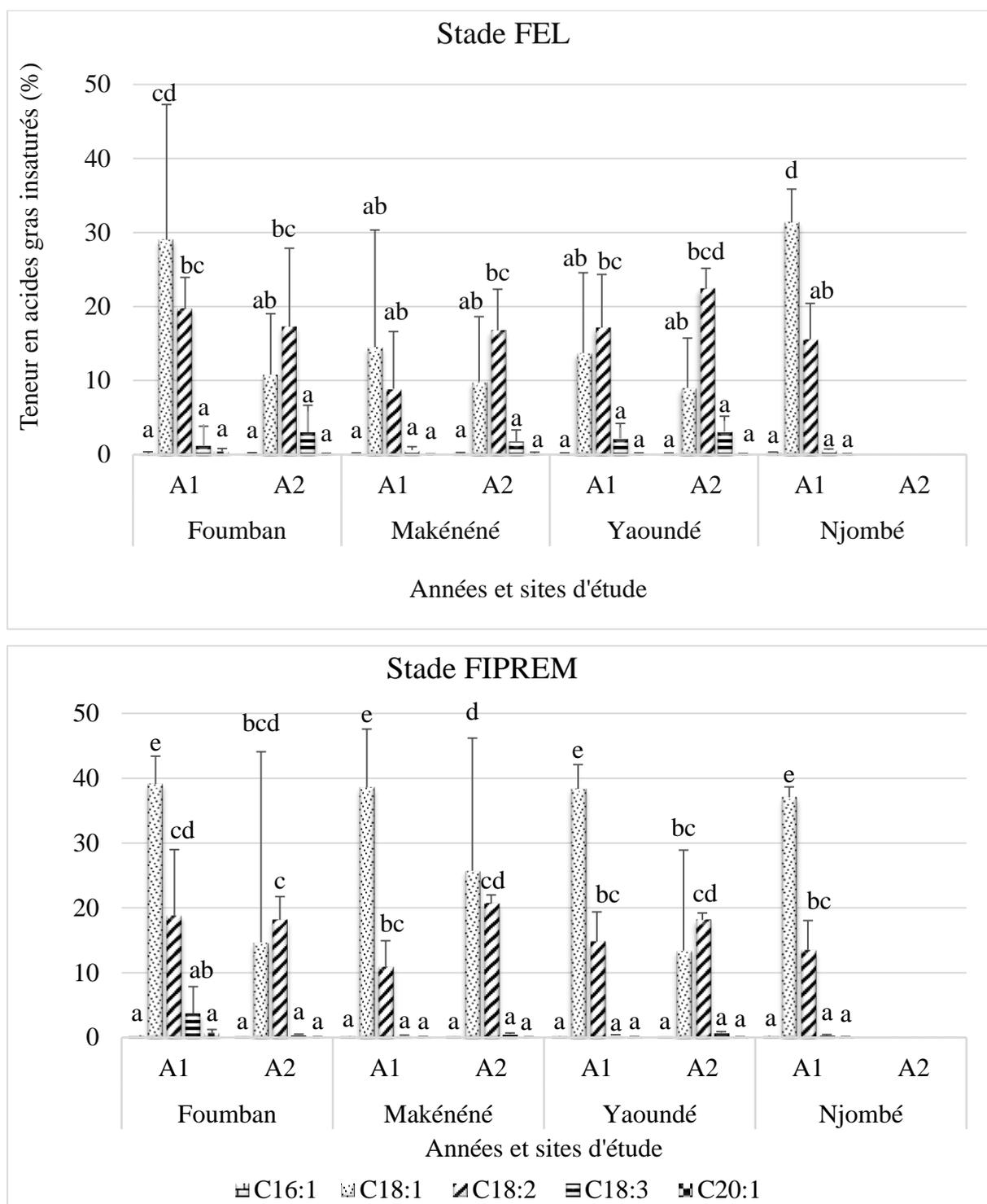


Fig. 33B. Profil en acide gras insaturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement du fruit, de son origine géographique et de l'année d'étude. FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; C16:1: acide palmitoléique; C18:1: acide oléique; C18:2: acide linoléique; C18:3: acide linolénique; C20:1: acide gadoléique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

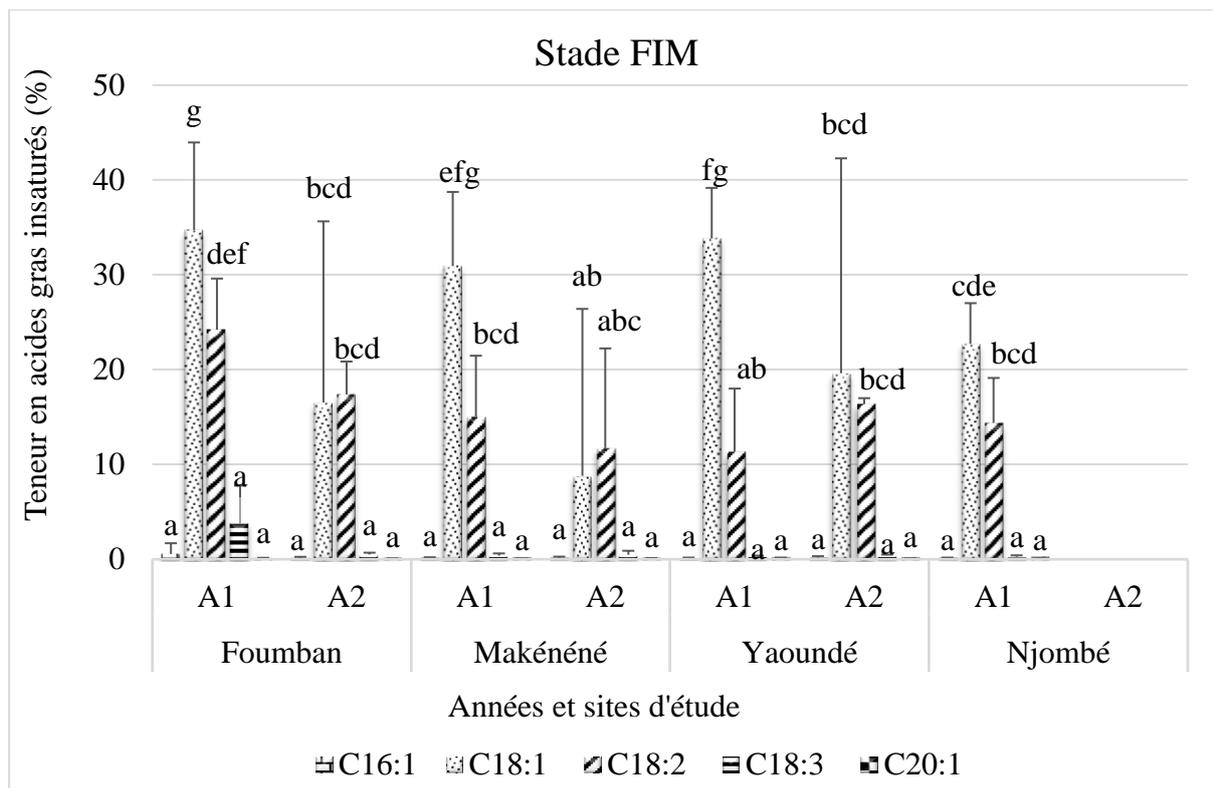


Fig. 33C. Profil en acide gras insaturés de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement du fruit, de son origine géographique et de l'année d'étude. FIM: fin mûrissement; C16:1: acide palmitoléique; C18:1: acide oléique; C18:2: acide linoléique; C18:3: acide linoléique; C20:1: acide gadoléique; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

Dans la pulpe des fruits de *D. edulis*, quelle que soit la localité d'étude, la teneur en acides gras saturés totaux décroît pendant les premiers stades de développement (DC: division cellulaire, DEL: début élongation, FEL: fin élongation) et tant à se stabiliser pendant les stades FIPREM (fin pré-mûrissement) et FIM (fin mûrissement). Le comportement inverse est observé pour les acides gras insaturés totaux dont les teneurs vont croissantes de la division cellulaire à la fin de l'élongation. Après ce stade, leurs valeurs commencent à se stabiliser (Fig. 34 et 35).

La teneur en acide gras monoinsaturés atteint sa valeur maximale au stade FIPREM (fin pré-mûrissement) dans tous les sites d'étude quelle que soit l'année. Cette teneur reste constante jusqu'à la fin du mûrissement, à l'exception de la teneur en acides gras monoinsaturés des pulpes de safous de Njombé 2012 et Makénéne 2013 chez lesquelles la valeur de ces acides gras chute après ce pic au stade FIPREM (Fig. 34 et 35).

Ainsi, à l'exception de Makénééné (2013) et de Njombé (2012), le profil en acides gras de l'huile de la pulpe de safous est resté inchangé entre les stades de pré-mûrissement et de mûrissement, quelle que soit l'année d'étude, avec une teneur en acide gras C18:2 (ω 6) supérieure à celle de l'acide C18:3 (ω 3) en fin de mûrissement (Fig. 34 et 35). A ce stade de développement, c'est à Fouban 2012 que le rapport ω 6/ ω 3 (C18:6/C18:3) est le plus faible, soit $5,77 \pm 5,89$ %. Il est significativement différent ($P < 0,05$) de celui obtenu dans le même site la deuxième année d'étude, soit $36,85 \pm 11,73$ %. Cette dernière observation n'est pas valable pour les localités de Makénééné et Yaoundé, où il n'y a pas eu de différence significative entre les deux années d'étude pour le rapport ω 6/ ω 3. De plus, le rapport ω 6/ ω 3 (C18:6/C18:3) n'est pas significativement différent entre les localités de la zone agro-écologique V (Makénééné et Yaoundé) et celle de la zone agro-écologique III (Fouban) en 2013. C'est à Njombé en 2012 que la valeur la plus importante de ce rapport a été relevée, soit $55,21 \pm 10,37$ % (Fig. 34 et 35).

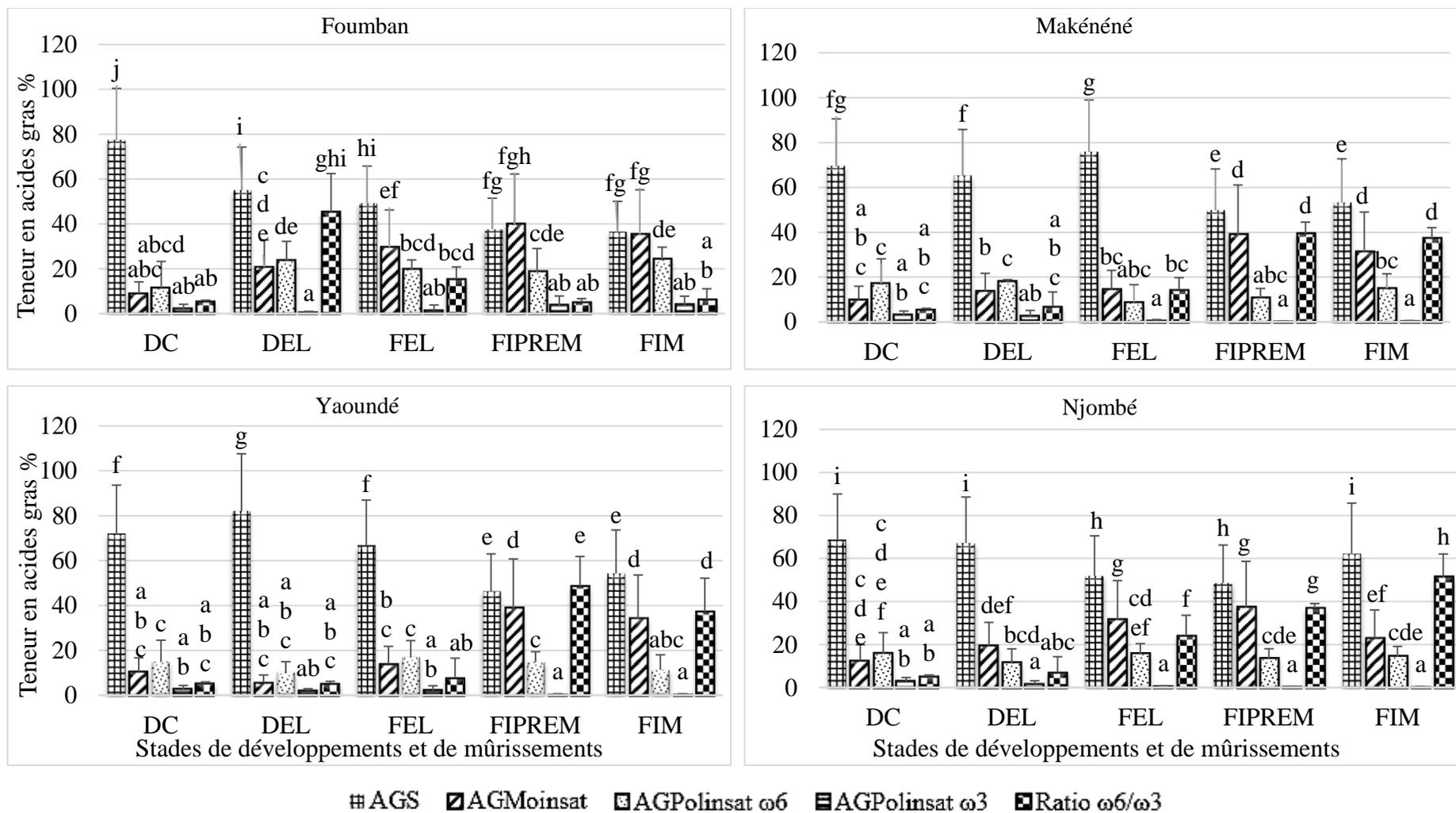


Fig. 34. Profil en acide gras saturés et insaturés totaux de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement et de son origine géographique en 2012. DC: division cellulaire; DEL: début élongation; FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; AGS: acides gras saturés; AGMoinsat: acides gras monoinsaturés; AGPolinsat: acides gras polyinsaturés; ω6 (C18: 2: acide linoléique); ω3 (C18: 3: acide linoléique). Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

La figure 35 présente le profil en acides gras saturés et insaturés totaux de l'huile du mésocarpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement, de son origine géographique en 2013.

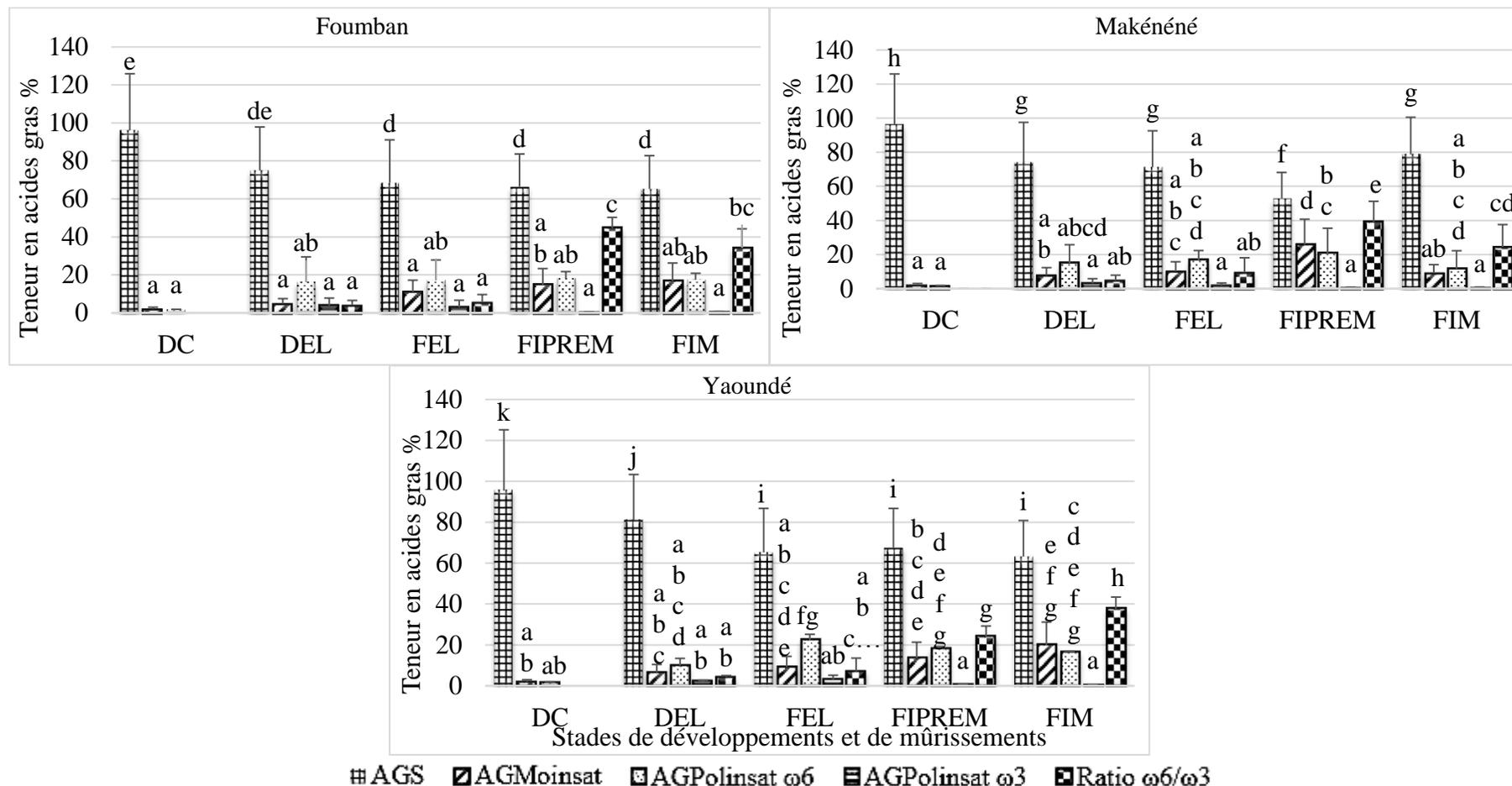


Fig. 35. Profil en acides gras saturés et insaturés totaux de l'huile de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction du stade de développement et de son origine géographique en 2013. DC: division cellulaire; DEL: début élongation; FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; AGS: acides gras saturés; AGMoinsat: acides gras monoinsaturés; AGPolinsat: acides gras polyinsaturés ω6 (C18: 2: acide linoléique); ω3 (C18: 3: acide linoléique). Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

III.1.2.4. Accumulation des sucres solubles totaux et de l'amidon dans le mésocarpe des fruits de *Dacryodes edulis*

Pour l'ensemble des fruits de *Dacryodes edulis* ayant fait l'objet de cette étude, c'est au stade de division cellulaire que les teneurs en SST (sucres solubles totaux) les plus significativement importantes sont relevées. La valeur de cette teneur chute au début de la phase d'élongation et reste constante jusqu'à la fin du mûrissement des fruits. La teneur en ces SST du mésocarpe de safou n'est pas significativement différente entre les deux années d'étude, ceci à chaque stade de développement. Il en est de même pour la teneur en amidon, à l'exception du stade de division cellulaire. Cette teneur en amidon est constante tout au long du développement et du mûrissement des fruits de *D. edulis* en 2013. Par contre en 2012, cette constance n'est observable que pendant les stades précédant le mûrissement, car la teneur en amidon augmente significativement au stade fin mûrissement ($p < 0,05$) (Fig. 36).

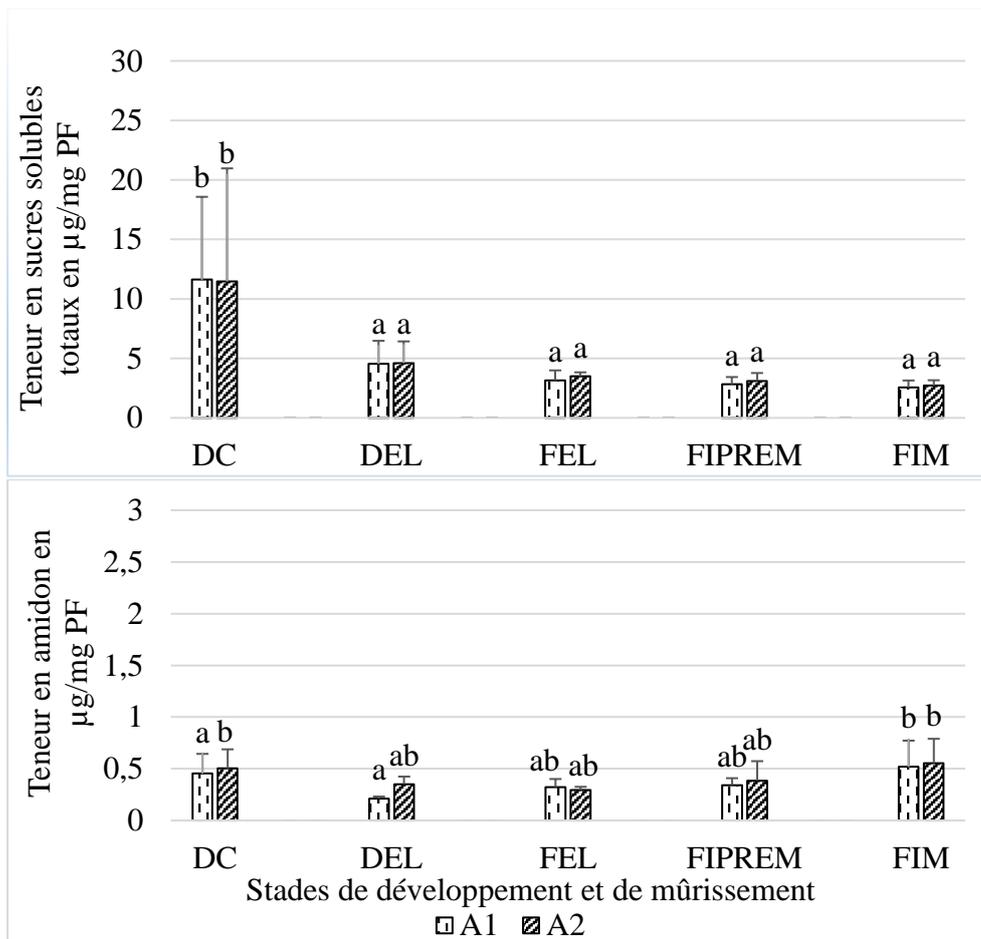


Fig. 36. Teneur moyenne annuelle en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement et de l'année d'étude. DC: division cellulaire; DEL: début élongation; FEL: fin élongation; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Dans chaque site d'étude, l'accumulation maximale de sucres solubles totaux (SST) dans la pulpe des fruits de *D. edulis* s'est faite pendant la phase de division cellulaire. A Fouban, Makénéne, Yaoundé (2012), la teneur en SST chute après la phase de division cellulaire et reste constante du début du stade d'élongation jusqu'à la fin du mûrissement, tandis qu'à Yaoundé en 2013, elle l'est de la fin de l'élongation jusqu'à la fin du mûrissement. Par contre à Njombé 2012, Fouban 2013 et Makénéne 2013, cette constance s'est observée durant tout le développement des fruits. Ainsi, en 2012, ce sont les fruits issus de Fouban et Yaoundé qui ont, au stade de division cellulaire, les teneurs en SST les plus significativement élevées ($18,48 \pm 3,95 \mu\text{g}/\text{mg PF}$ et $16,08 \pm 4,36 \mu\text{g}/\text{mg PF}$) ($P < 0,001$), suivis de ceux issus de Makénéne ($8,63 \pm 3,21 \mu\text{g}/\text{mg PF}$). Tandis qu'en 2013 seuls les fruits issus de Yaoundé ($24,75 \pm 4,55 \mu\text{g}/\text{mg PF}$) ont les teneurs en SST les plus significativement importantes ($P < 0,001$) à ce stade (Fig. 36). Néanmoins, à la fin du mûrissement, il n'y a pas eu de différence significative pour la valeur de la teneur en SST accumulée chez tous les fruits, quel que soit le site et l'année d'étude (Fig. 37 et 38).

La teneur en amidon dans le mésocarpe des fruits de *D. edulis* est faible ($< 1 \mu\text{g}/\text{mg PF}$) quel que soit le stade de développement, le site et l'année d'étude. A l'exception des fruits issus de Yaoundé en 2012 et Makénéne en 2013, la teneur en amidon de ces mésocarpes n'est pas significativement différente de la nouaison au mûrissement des fruits, pour les deux années d'étude. A maturité (fin mûrissement), pour ces deux années, les fruits issus de la localité de Fouban ont les plus faibles teneurs en amidon (Fig. 36). Par contre, seuls les fruits matures provenant de la localité de Makénéne présentent une teneur en amidon significativement différente entre 2012 et 2013. Ainsi, pour chaque localité d'étude, la teneur en cet élément n'est pas significativement différente d'une année d'étude à l'autre, exception faite pour le stade fin mûrissement à Makénéne (Fig. 38).

La figure 36 présente une analyse comparée de la teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement et de son origine géographique.

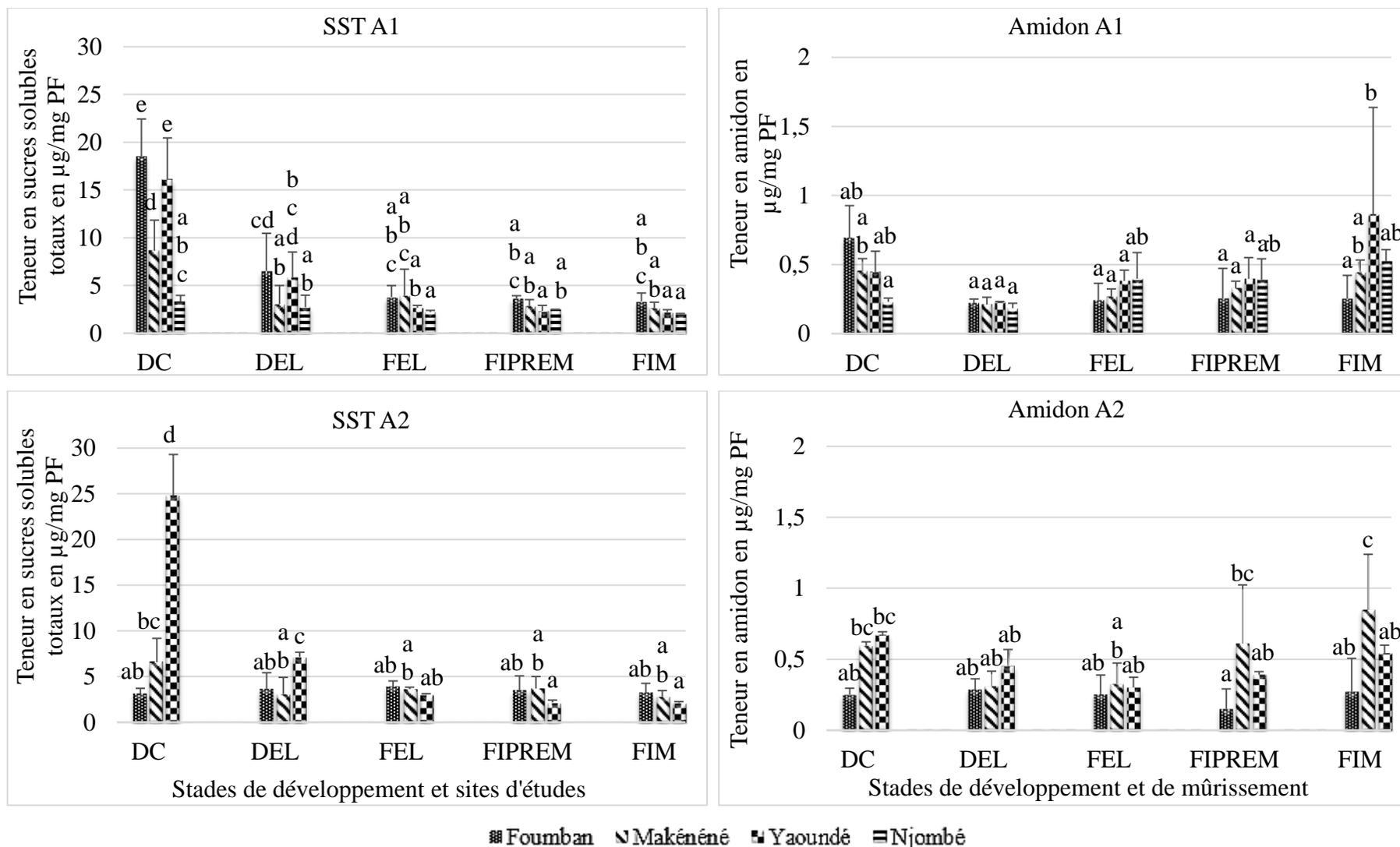


Fig. 37. Teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement et de son origine géographique. DC: division cellulaire; DEL: début élévation; FEL: fin élévation; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

La figure 38 présente une analyse comparée de la teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement, de l'origine géographique et de l'année d'étude.

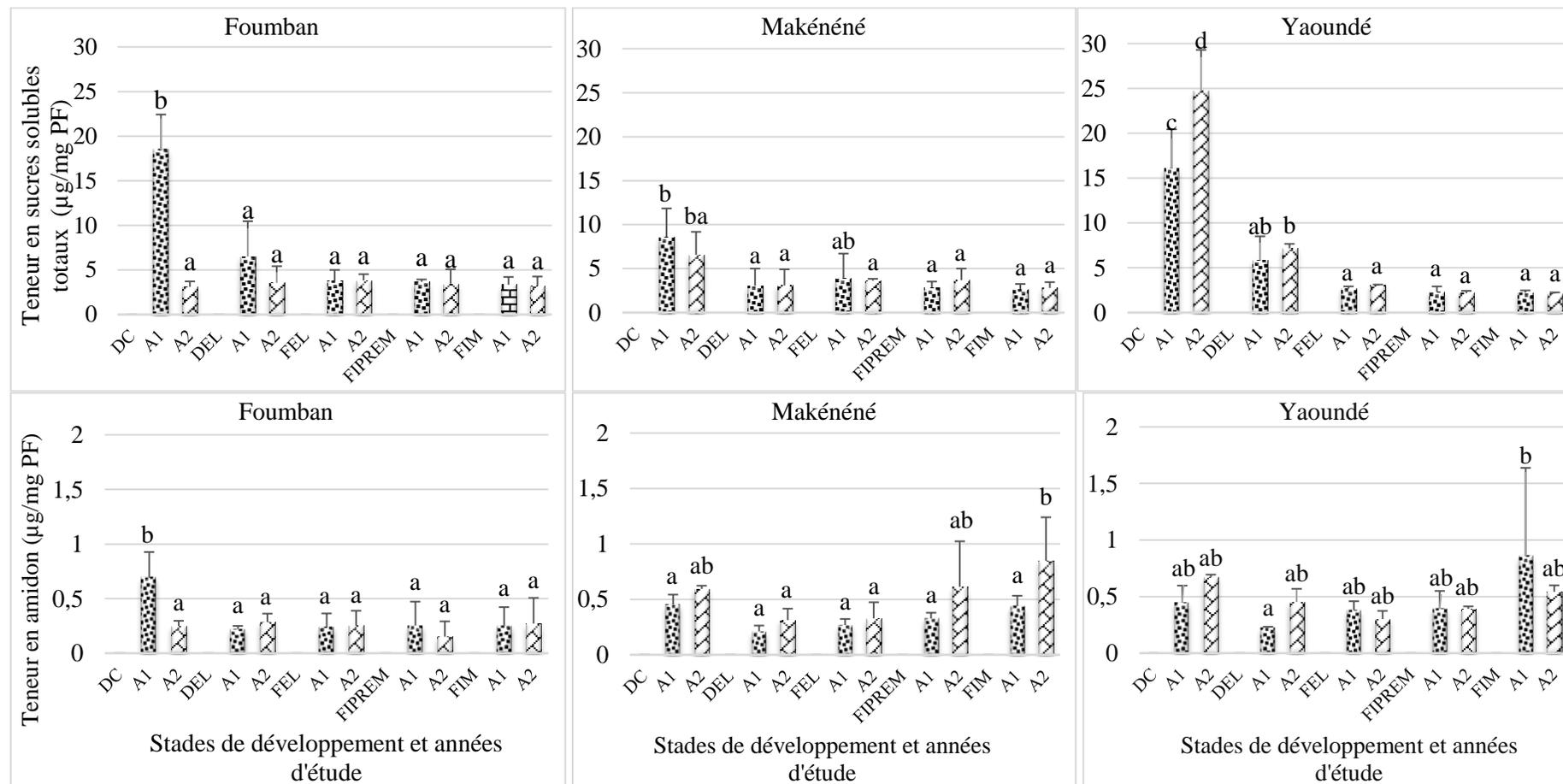


Fig. 38. Analyse comparée de la teneur en sucres solubles totaux et en amidon de la pulpe de fruit de *Dacryodes edulis* en fonction de son stade de développement, de l'origine géographique et de l'année d'étude. DC: division cellulaire; DEL: début éloration; FEL: fin éloration; FIPREM: fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; A1: 2012; A2: 2013. Les moyennes des histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %

III.1.2.5. Teneur en éléments biochimiques dans la pulpe des fruits matures de *Dacryodes edulis*

A la fin du mûrissement des fruits échantillonnés, la teneur moyenne en amidon est la plus significativement faible à Foumban (ZAE III) les deux années d'étude, tandis c'est dans cette localité que sont observés les fruits ayant les plus fortes teneurs en SST (sucres solubles totaux). Par contre, la teneur moyenne en lipides n'est pas significativement différente entre les sites de collecte la même année ($P \geq 0,05$ en 2012 et 2013; les observations n'ont pas pu être faites à Njombé au cours de la dernière année), de même que la teneur en acide gras saturé et insaturés, exception faite pour la localité de Njombé en 2012 pour les acides gras insaturés. De plus, entre les années 2012 et 2013, il n'y a pas eu de différence significative entre la teneur en lipides dans le même site ($P=0,051$ pour Foumban, $P \geq 0,05$ pour Makénéne, $P=0,05$ pour Yaoundé). Dans tous les sites d'étude, le rapport C18:2/C18:3 est très élevé (> 25) dans l'huile de la pulpe de safou, exception faite pour les fruits issus de la localité de Foumban en 2012, avec un rapport < 6 (Tableau IX).

Tableau IX. Teneur en eau et en lipide des mésocarpes des fruits matures de *Dacryodes edulis* issus de quatre localités d'étude en 2012 et 2013. nd: non déterminé; AGS: acides gras saturés; AGInsat: acides gras insaturés; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm l'écart type ($n = 20$) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Années	Localités (ZAE)	Teneur en SST	Teneur en amidon	Teneur en eau	Teneur en lipide	Teneur en AGInsat	Teneur en AGS	Rapport C18:2/C18:3
		%			%	%	%	
2012	Foumban (III)	3,34 \pm 0,81 e	0,25 \pm 0,15 a	63,87 \pm 3,66 de	32,31 \pm 7,00 a	63,31 \pm 15,84 c	36,66 \pm 13,36 a	5,77 \pm 5,89 a
	Makénéne (V)	2,65 \pm 0,61 bcd	0,44 \pm 0,09 a	64,94 \pm 4,08 f	37,19 \pm 6,92 ab	46,65 \pm 13,67 bc	53,29 \pm 19,46 a	39,13 \pm 4,9 bc
	Njombé (IV)	2 \pm 0,17 a	0,52 \pm 0,08 ab	58,79 \pm 2,12 ab	31,34 \pm 2,7 a	37,71 \pm 10,48 ab	62,24 \pm 23,51 a	55,21 \pm 10,4 c
	Yaoundé (V)	2,22 \pm 0,25 abc	0,86 \pm 0,071 b	60,41 \pm 3,67 abc	31,51 \pm 5,94 a	45,75 \pm 14,62 bc	54,20 \pm 19,44 a	35,10 \pm 18,6 b
2013	Foumban (III)	3,21 \pm 1,02 de	0,27 \pm 0,21 a	61,01 \pm 2,76 bcd	40,53 \pm 11,9 ab	34,67 \pm 9,16 ab	65,29 \pm 17,51 a	36,85 \pm 11,7b c
	Makénéne (V)	2,8 \pm 0,61 cde	0,85 \pm 0,35 b	57,53 \pm 4,64 a	41,86 \pm 11,3 b	21,26 \pm 5,58 a	78,69 \pm 21,83 a	25,97 \pm 16,8 b
	Njombé (IV)	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	Yaoundé (V)	2,15 \pm 0,13 ab	0,54 \pm 0,05 ab	62,91 \pm 6,28 cde	35,7 \pm 3,71 ab	36,73 \pm 9,79 ab	63,23 \pm 17,57 a	38,39 \pm 7,05 bc

A maturité, les fruits de l'arbre 1 (2013) sont les plus petits en termes de longueur, de volume et de poids frais (respectivement 48,4 \pm 4,6 mm; 31,8 \pm 4,5 ml; 31,9 \pm 2,7 g). Par contre,

ils présentent la teneur en lipides la plus élevée (Tableau VI). Les fruits de l'arbre 5 (2012) et de l'arbre 16 (2012) présentent les longueurs les plus élevées (85,8±3,7 mm et 89±4,7 mm respectivement), tandis que ceux de l'arbre 8 (2012) présentent le diamètre le plus grand (52,1±1,9 mm), le volume le plus élevé (92,5±6,9 ml) et le poids frais le plus élevé (86,8±4,0 g), ainsi que les fruits de l'arbre 14 (2012) et de l'arbre 8 (2013) pour les deux derniers paramètres. Cependant, tous ces derniers fruits sont parmi ceux qui présentent les taux de lipides les plus faibles (Tableau X).

Tableau X. Caractéristiques biochimiques des fruits matures de *Dacryodes edulis* issus de quatre sites d'étude en 2012 et 2013. nd: non déterminé; C: Couleur; Bf: Bleu foncé; B: Bleu; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes ± l'écart type (n = 05) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Années	Localités (ZAE)	Numéros des arbres	Teneur en SST	Teneur en Amidon	Teneur en Lipide	Teneur en eau	C	
			%	%		%		
2012	Foumban (III)	1	3,34±0 e	0,44±0 def	36,5±3,1 abc	67,6±3,4 gh	Bf	
		2	2,78±0,83 cde	0,54±0,01 gh	24,6±4,6 a	65,8±1,6 fgh	Bf	
		3	2,27±0,14 abc	0,34±0,01 c	34,5±9 abc	61,8±1,8 cdef	Bf	
		4	1,96±0,22 ab	0,4±0 cde	33,7±5,6 abc	60,3±1,9 cde	Bf	
	Makéné né (V)	5	3,34±0 e	0,16±0 b	31,8±5,3 ab	62,9±2,2 defg	B	
		6	3,86±0,2 f	0,07±0,01 a	46,9±2,8 cde	68,6±1,5 h	B	
		7	4,41±0,4 g	0,06±0 a	37,4±2,6 abcd	67,2±4 gh	B	
		8	4,25±0,19 fg	0,07±0,01 a	32,7±2,1 ab	61±2,8 cdef	B	
	Njombé (IV)	9	2,96±0,33 de	0,37±0,02 cd	29,3± 1,3 a	58,4±2,8 bcd	Bf	
		10	1,93±0,05 ab	0,45±0,02 def	33,4±2,3 ab	59,2±1,6 bcd	Bf	
	Yaoundé (V)	13	2,00±0 ab	0,49±0,01 fg	31,1±1,7 ab	57,8±2,9 abcd	Bf	
		14	2,22±0 abc	0,47±0 efg	28,9±1 a	59,8±2,3 cde	B	
		15	2,06±0 ab	0,59±0 h	39,0±7,3 abcd	64,7±4 efgh	Bf	
		16	2,58±0,15 bcd	0,44±0,05 def	27,7±0,9 a	59,3±0,9 bcde	B	
	2013	Foumban (III)	1	2,78±0,83 cde	0,54±0,01 gh	55,3±0,8 e	61,9±2 cdef	Bf
			2	2,27±0,14 abc	0,34± 0,01 c	34,7±8,1 abc	61,5±4,1 cdef	Bf
3			1,96±0,22 ab	0,4±0 cde	44,1±3,7 bcde	61,8±1,8 cdef	Bf	
4			3,34±0 e	0,16±0 b	28,1±8,1 a	59,1±2,1 bcd	Bf	
Makéné né (V)		5	3,86±0,2 f	0,07±0,01 a	47,1±3,6 ab	54,6±3,5 ab	B	
		6	4,41±0,4 g	0,06±0 a	49,4±0,5 de	53,7±2,7 a	B	
		7	4,25±0,19 fg	0,07±0,01 a	46,6±4,7 cde	63,1±2 defg	B	
		8	2,96±0,33 de	0,37±0,02 cd	24,6±6,4 a	58,8±3,1 bcd	B	
Yaoundé (V)		13	2,23±0,16 abc	0,49±0,01 fg	35,2±4,7 abc	57±1,8 abc	Bf	
		14	2,22±0 abc	0,47±0 efg	36,2±3,9 abc	68,8±1,6 h	B	
		15	nd	nd	nd	nd	nd	
		16	nd	nd	nd	nd	nd	

III.1.3. Impact des paramètres climatiques sur les dates d'occurrence des stades de développement et sur la variation des paramètres biochimiques

III.1.3.1. Paramètres climatiques

Les données climatiques des sites d'étude ont révélé qu'à Foumban et à Makénééné, la pluviosité annuelle moyenne en 2011 (1 an avant le début de l'étude) ($2102,4 \pm 121,05$ mm (Foumban), $1546,6 \pm 88,89$ mm (Makénééné)) était significativement plus élevée que durant les années 2012 ($1560,7 \pm 124,97$ mm (Foumban), $1347,8 \pm 95,8$ mm (Makénééné)) ($P \leq 0,001$) et 2013 ($1507 \pm 93,6$ mm (Foumban), $1243,3 \pm 90,86$ mm (Makénééné)) ($P \leq 0,01$). A Njombé par contre, la pluviométrie moyenne de l'année 2011 ($2860,6 \pm 237,59$ mm) était significativement plus faible que celle des années 2012 ($3707,6 \pm 253,52$ mm) et 2013 ($3551,73 \pm 286,41$ mm) ($P \leq 0,01$).

En ce qui concerne les températures, il n'y a pas eu de différence significative entre les températures moyennes de 2011, 2012 et 2013 à Njombé, de même que dans le site de Foumban. Concernant le site de Makénééné, les valeurs annuelles des températures en 2011 ($23,99 \pm 1,23$ °C) et 2012 ($23,87 \pm 1,31$ °C) étaient sensiblement inférieures à celles de 2013 ($24,21 \pm 1,07$ °C) ($P \leq 0,001$), tandis qu'à Yaoundé, la température de 2013 ($23,8 \pm 1,99$ °C) était sensiblement plus basse que celle de 2011 ($24,13 \pm 1,48$ °C), qui à son tour était sensiblement plus basse ($24,36 \pm 1,22$ °C) que celle de 2012 ($P \leq 0,001$).

L'humidité relative moyenne à Makénééné au cours de l'année 2011 ($79,16 \pm 4,87$ %) était significativement plus faible qu'au cours des années 2013 ($79,94 \pm 5,28$ %) et 2012 ($80,01 \pm 5,00$ %) ($P \leq 0,05$). A Njombé, ce dernier paramètre en 2012 ($82,96 \pm 4,96$ %) était significativement plus élevé qu'au cours des années 2011 ($82 \pm 5,27$ %) et 2013 ($82,14 \pm 4,58$ %) ($P \leq 0,05$), tandis qu'à Yaoundé en 2013 ($76,75 \pm 4,71$ %) il était significativement plus faible qu'en 2011 ($78,51 \pm 4,41$ %) et 2012 ($77,82 \pm 5,14$ %) ($P \leq 0,001$) (Fig. 39). A Foumban par contre, il n'y a pas eu de différence significative entre les valeurs de cette humidité relative moyenne en 2011, 2012 et 2013.

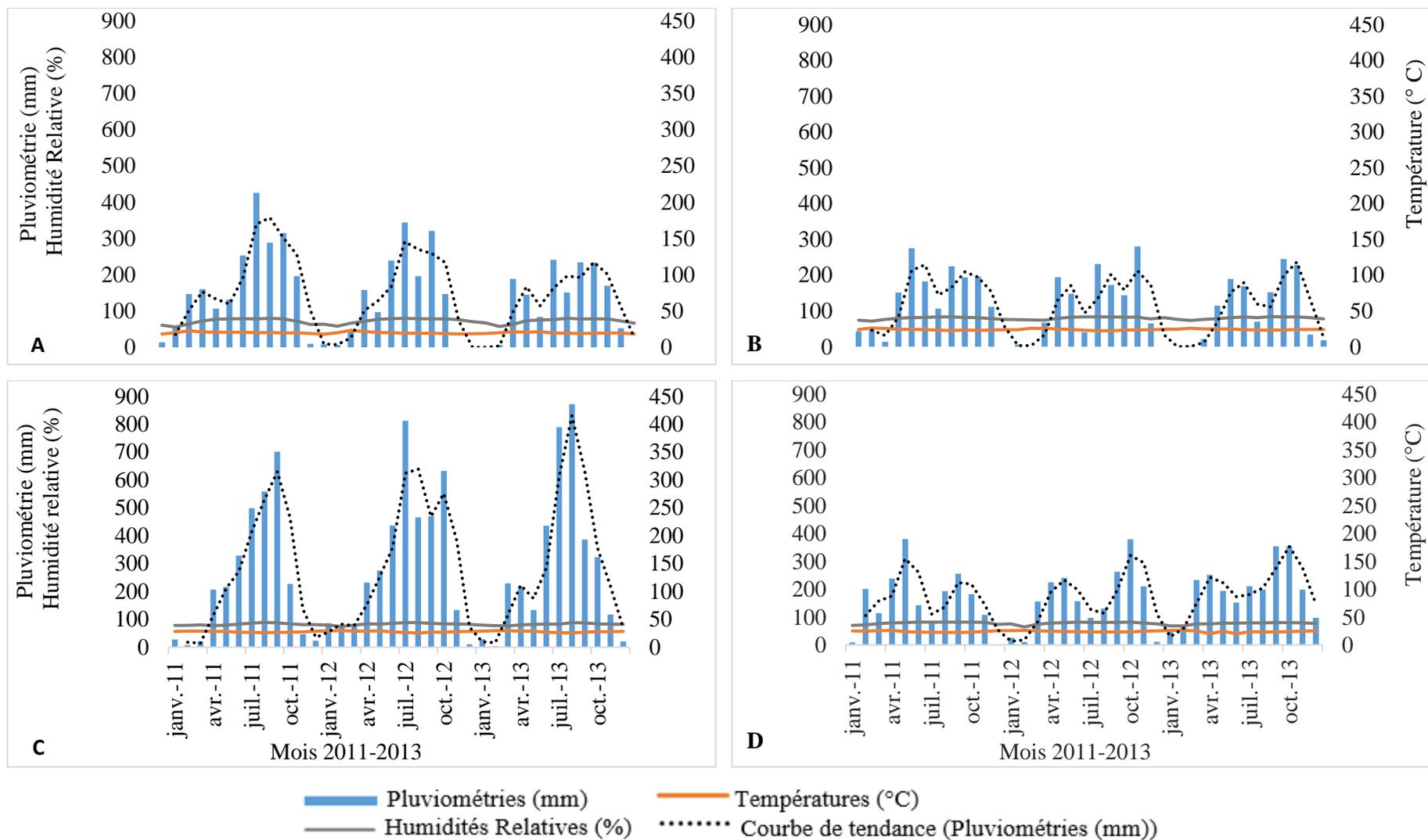


Fig. 39. Données météorologiques des différents sites d'étude de 2011 à 2013. A: Fouban (zone agro-écologique III); B: Makéné (zone agro-écologique V); C: Njombé (zone agro-écologique IV) et D: Yaoundé (zone agro-écologique V).

III.1.3.2. Relation entre les paramètres climatiques, les dates d'occurrence des stades de développement et les paramètres biochimiques

L'apparition des boutons floraux chez *Dacryodes edulis* s'est faite tardivement au cours de l'année 2013 par rapport à l'année 2012. De même, il y a eu un recul global des dates d'anthèse et de nouaison, ainsi que celle de l'obtention de la teneur maximale en lipides des fruits, qui est passée de mai à juin pour l'arbre 2, de mai à juillet pour l'arbre 5, de juin à juillet (pour l'arbre 6, l'arbre 7, l'arbre 8), de juin à août pour l'arbre 13 et de début juillet à fin juillet (pour l'arbre 14), de début août à fin août (pour l'arbre 1) (Tableau XI).

Tableau XI. Dates d'obtention de la teneur maximale en lipides des pulpes de safous étudiés au Cameroun en 2012 et 2013 en comparaison aux dates de références des stades de développement et des phénophases reproductrice. TML: teneur maximale en lipide, nd, non déterminé.

Numeros des arbres	Date apparition bouton floral	Date anthèse	Date nouaison	Date supposée d'élongation	Date TML	Date Debut mûrissement	Date fin mûrissement
1	11/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	06/06/2012	01/08/2012	18/07/2012	01/08/2012
	06/03/2013	20/03/2013	27/03/2013	12/06/2013	21/08/2013	24/07/2013	21/08/2013
2	18/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	23/05/2012	23/05/2012	23/05/2012	20/06/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	12/06/2013	26/06/2013	26/06/2013	24/07/2013
3	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	08/06/2012	20/06/2012	08/06/2012	06/07/2012
	30/01/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	26/06/2013	26/06/2013	24/07/2013
4	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	11/05/2012	20/07/2012	06/07/2012	03/08/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	12/06/2013	26/06/2013	24/07/2013
5	09/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	29/04/2012	08/05/2012	14/05/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	06/05/2013	15/07/2013	17/06/2013	15/07/2013
6	30/01/2012	13/02/2012	20/02/2012	07/05/2012	25/06/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	10/06/2013	22/07/2013	10/06/2013	22/07/2013
7	02/01/2012	23/01/2012	30/01/2012	14/05/2012	25/06/2012	11/06/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	15/07/2013	01/07/2013	15/07/2013
8	16/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	14/05/2012	25/06/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	01/07/2013	17/06/2013	15/07/2013
9	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	07/05/2012	01/07/2012	03/06/2012	15/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
10	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	28/05/2012	17/06/2012	20/05/2012	17/06/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
13	07/02/2012	28/02/2012	06/03/2012	29/05/2012	21/06/2012	26/06/2012	24/07/2012
	24/02/2013	17/03/2013	24/03/2013	09/06/2013	04/08/2013	21/07/2013	04/08/2013
14	22/01/2012	12/02/2012	19/02/2012	06/05/2012	01/07/2012	01/07/2012	29/07/2012
	03/02/2013	17/02/2013	24/02/2013	02/06/2013	06/07/2013	07/07/2013	04/08/2013
15	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	13/05/2012	22/07/2012	24/06/2012	26/08/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
16	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	29/04/2012	24/06/2012	24/06/2012	22/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd

Pour l'ensemble des safoutiers ayant fait l'objet de cette étude, il n'y a pas eu de différence significative d'une année d'étude à une autre entre le nombre de jours couvrant les différentes phénophases de reproduction. Par contre, les températures cumulées et moyennes couvrant ces phénophases sont significativement différentes ($P < 0,001$) et plus élevées la première année d'étude (2012), exception faite pour les périodes bouton floral-anthèse et bouton floral-nouaison. De même, les températures moyennes et cumulées entre la nouaison et la période de l'augmentation exponentielle de la teneur en lipides, ainsi que celles entre la nouaison et la période de l'atteinte de la teneur maximale en lipides ont été significativement plus élevées la première année d'étude que la seconde (les observations n'ont pas pu être faites à Njombé pendant la dernière année d'étude). Mais le temps s'écoulant entre la nouaison et l'augmentation exponentielle de la teneur en lipide, ainsi que le temps entre la nouaison et l'obtention de la teneur maximale en lipide ne sont pas significativement différents d'une année d'étude à l'autre, malgré le recul des dates de floraison et d'anthèse (Tableau XII).

Tableau XII. Comparaison temporelle de la durée des phénophases des safous et les conditions climatiques les régissant. nd: non déterminé; BF: bouton floral; N: nouaison; TL: teneur en lipide. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

Paramètres	Année 2012	Année 2013
Période végétative entre 2 saisons de production consécutives (jours)	nd	198,25 \pm 24,05
Nombre de jours entre l'apparition des BF et l'anthèse	17,06 \pm 3,59 a	16,92 \pm 3,09 a
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la nouaison	24,06 \pm 3,59 a	23,92 \pm 3,09 a
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la fin de l'élongation	115,5 \pm 15,12 a	112,00 \pm 8,85 a
Nombre de jours entre l'apparition des BF et le début du mûrissement	143,94 \pm 20,6 a	141,17 \pm 9,16 a
Nombre de jours entre l'apparition des BF et la fin du mûrissement	172,38 \pm 19,44 a	166,83 \pm 7,6 a
Nombre de jours entre la N et le début du mûrissement	119,00 \pm 17,71 a	114,92 \pm 6,5 a

Nombre de jours entre la N et la fin du mûrissement	149,52 ± 17,92 a	142,1 ± 7,77 a
Nombre de jours entre la N et l'augmentation exponentielle de la TL	100,63 ± 14,66 a	97,42 ± 13,17 a
Nombre de jours entre la N et la chute de la teneur en eau	100,63 ± 14,66 a	97,42 ± 13,17 a
Nombre de jours entre la N et l'obtention de la teneur maximale en lipide	133,88 ± 18,41 a	128,92 ± 12,11 a
Température moyenne pendant la période végétative (°C)	nd	22,32 ± 2,54
Température moyenne entre l'apparition des BF et l'anthèse (°C)	24,13 ± 3,97 a	24,43 ± 1,9 a
Température moyenne entre l'apparition des BF et la nouaison (°C)	24,35 ± 3,96 a	24,08 ± 2,06 a
Température moyenne entre l'apparition des BF et le début du mûrissement (°C)	24,77 ± 2,78 b	22,89 ± 1,47 a
Température moyenne entre l'apparition des BF et la fin du mûrissement (°C)	24,54 ± 2,74 b	22,75 ± 1,49 a
Température moyenne entre l'apparition des BF et la fin de l'élongation (°C)	24,95 ± 2,75 b	23,19 ± 1,48 a
Température moyenne entre la N et l'augmentation exponentielle de la TL (°C)	24,98 ± 2,57 b	22,74 ± 1,46 a
Température moyenne la N et l'obtention de la teneur maximale en lipide (°C)	24,67 ± 2,56 b	22,58 ± 1,36 a
Température cumulée pendant la période végétative (°C)	nd	4425,97 ± 748,69
Température cumulée entre l'apparition des BF et l'anthèse (°C)	411,63 ± 106,18 a	413,68 ± 84,81 a
Température cumulée entre l'apparition des BF et la nouaison (°C)	585,68 ± 123,22 a	576,75 ± 93,73 a
Température cumulée entre l'apparition des BF et le début du mûrissement (°C)	3515,34 ± 367,45 b	3233,62 ± 251,13 a
Température cumulée entre l'apparition des BF et la fin du mûrissement (°C)	4209,01 ± 509,41 b	3799,96 ± 258,46 a
Température cumulée entre l'apparition des BF et la fin de l'élongation (°C)	2851,41 ± 340,92 b	2595,64 ± 250,07 a
Température cumulée entre la N et l'augmentation exponentielle de la TL (°C)	2514,90 ± 256,51 b	2233,19 ± 228,73 a
Température cumulée entre la N et l'obtention de la teneur maximale en lipide (°C)	3291,28 ± 472,63 b	2914,11 ± 396,58 a

En ce qui concerne la succession des différentes phénophases de reproduction ainsi que la durée de la période de mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* ayant fait l'objet de cette étude, il a été relevé que la température moyenne annuelle enregistrée durant ces étapes varie significativement d'une ZAE (zone agro-écologique) à une autre ($P < 0,001$). Parfois, cette température varie également entre les localités de la même ZAE (cas de la ZAE V pour les étapes bouton florale-anthèse (BF-AN) $P < 0,001$, bouton floral-nouaison (BF-N) $P < 0,001$ en 2012 et les étapes bouton floral-fin élongation (BF-FEL) $P < 0,001$, bouton floral-fin pré-mûrissement (BF-FIPREM) $P < 0,001$, bouton floral-fin mûrissement (BF-FIM) $P < 0,001$, durée mûrissement (DM) $P < 0,001$ en 2013). Néanmoins, le temps s'écoulant entre l'apparition des boutons floraux (BF) et la fin du mûrissement (FIM) est resté semblable d'une localité à l'autre au cours de la même année, bien que certaines de ces localités appartiennent à des zones agro-écologiques distinctes. Il en est de même de la température cumulée entre ces deux dernières étapes en 2012, ainsi que de la durée du mûrissement du fruit (Fig. 40 et 41).

De même, au cours de l'année 2012, aucune différence significative n'a été observée pour la période bouton floral-fin pré-mûrissement (BF-FIPREM) ainsi que pour la température cumulée pendant cette phase. Ce qui n'est pas le cas pour l'année 2013 ($P < 0,05$). Au cours de cette dernière année d'étude par contre, aucune différence significative n'a été observée pour la période bouton floral-fin élongation (BF-FEL) ainsi que pour la température cumulée pendant cette phase. Ce qui n'est pas le cas pour l'année 2012 ($P < 0,05$) (Fig. 40 et 41).

L'humidité relative moyenne enregistrée au cours de la succession des différentes phénophases de reproduction est significativement différente ($P < 0,001$) d'une ZAE à une autre, quelle que soit l'année d'étude. Il en est de même de la pluviométrie cumulée en 2012 ($P < 0,001$). Par contre, en 2013, cette pluviométrie cumulée diffère significativement entre ZAE pour les phénophases bouton floral-fin élongation (BF-FEL), bouton floral-fin pré-mûrissement (BF-FIPREM), bouton floral-fin mûrissement (BF-FIM) ($P < 0,001$) (Fig. 40 et 41).

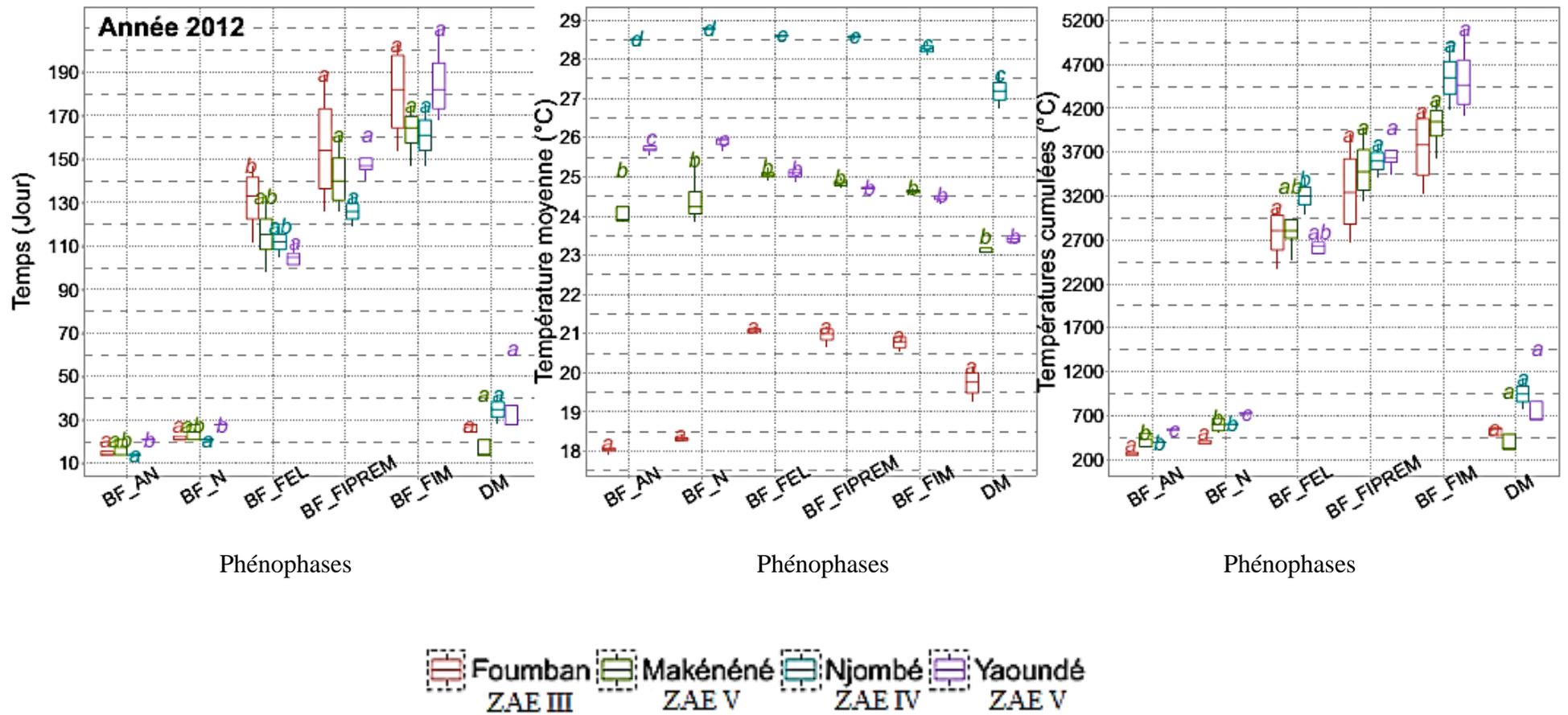


Fig. 40A. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de *Dacryodes edulis* ainsi que les données climatiques les régissant en 2012. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; FEL: fin élongation; DM: durée de la période de mûrissement; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

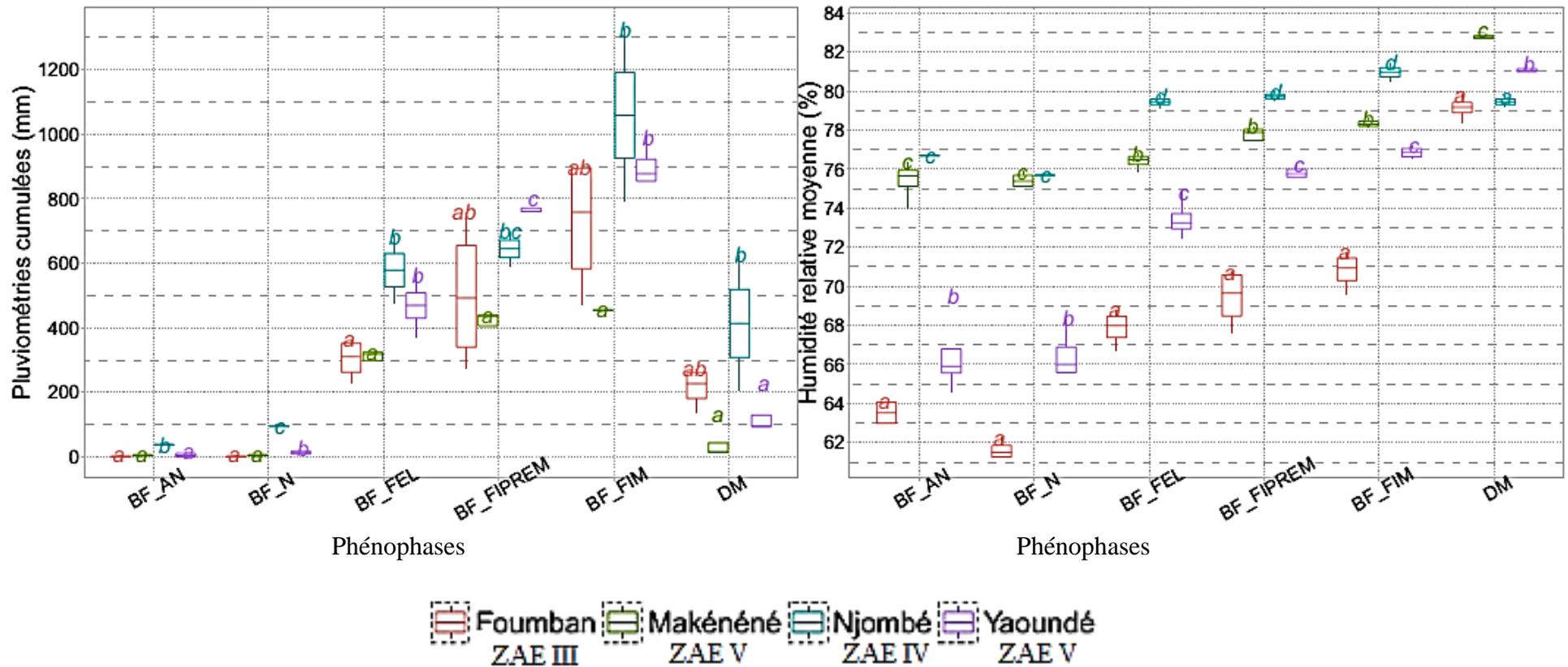


Fig. 40B. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de *Dacryodes edulis* ainsi que les données climatiques les régissant en 2012. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; FEL: fin élévation; DM: durée de la période de mûrissement; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

La figure 41 présente une comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de *Dacryodes edulis* ainsi que les données climatiques les régissant en 2013.

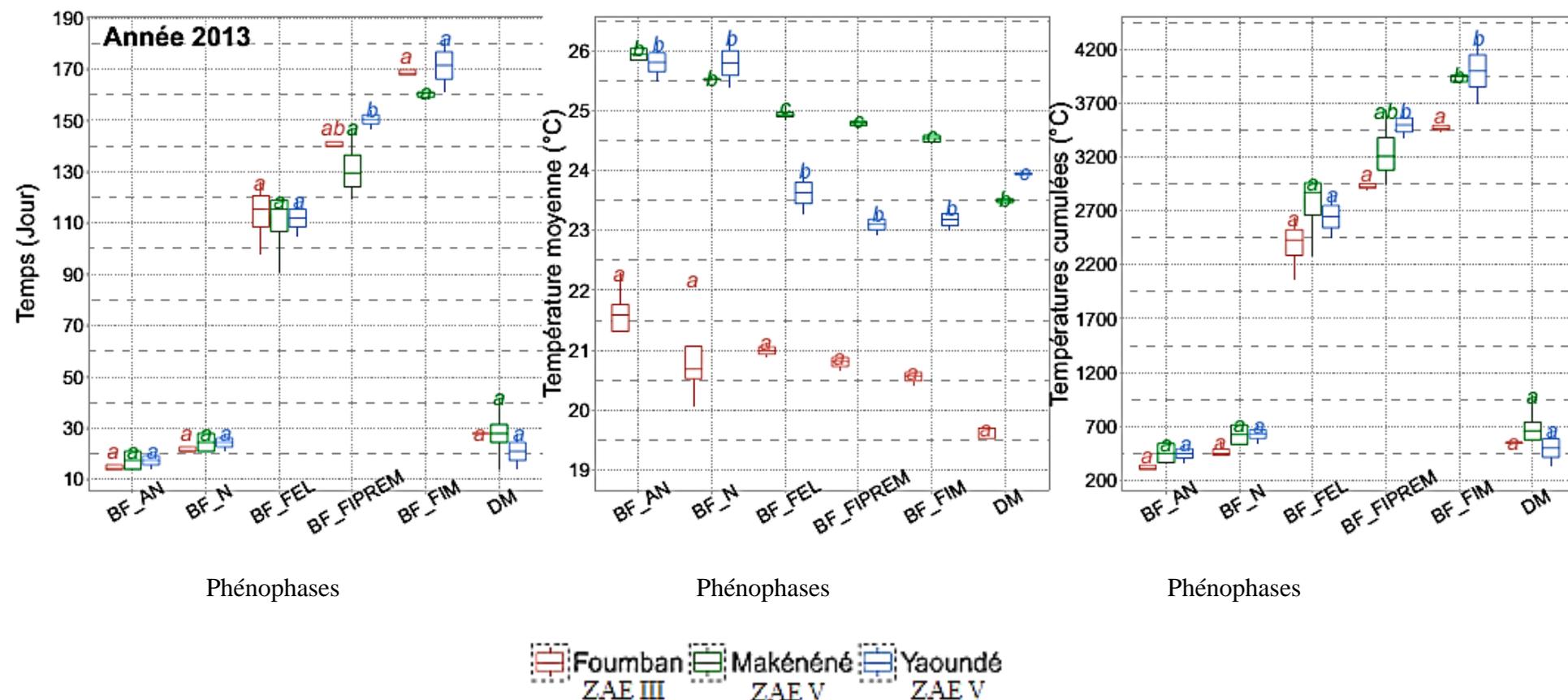


Fig. 41A. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de *Dacryodes edulis* ainsi que les données climatiques les régissant en 2013. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; FEL: fin élongation; DM: durée de la période de mûrissement; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

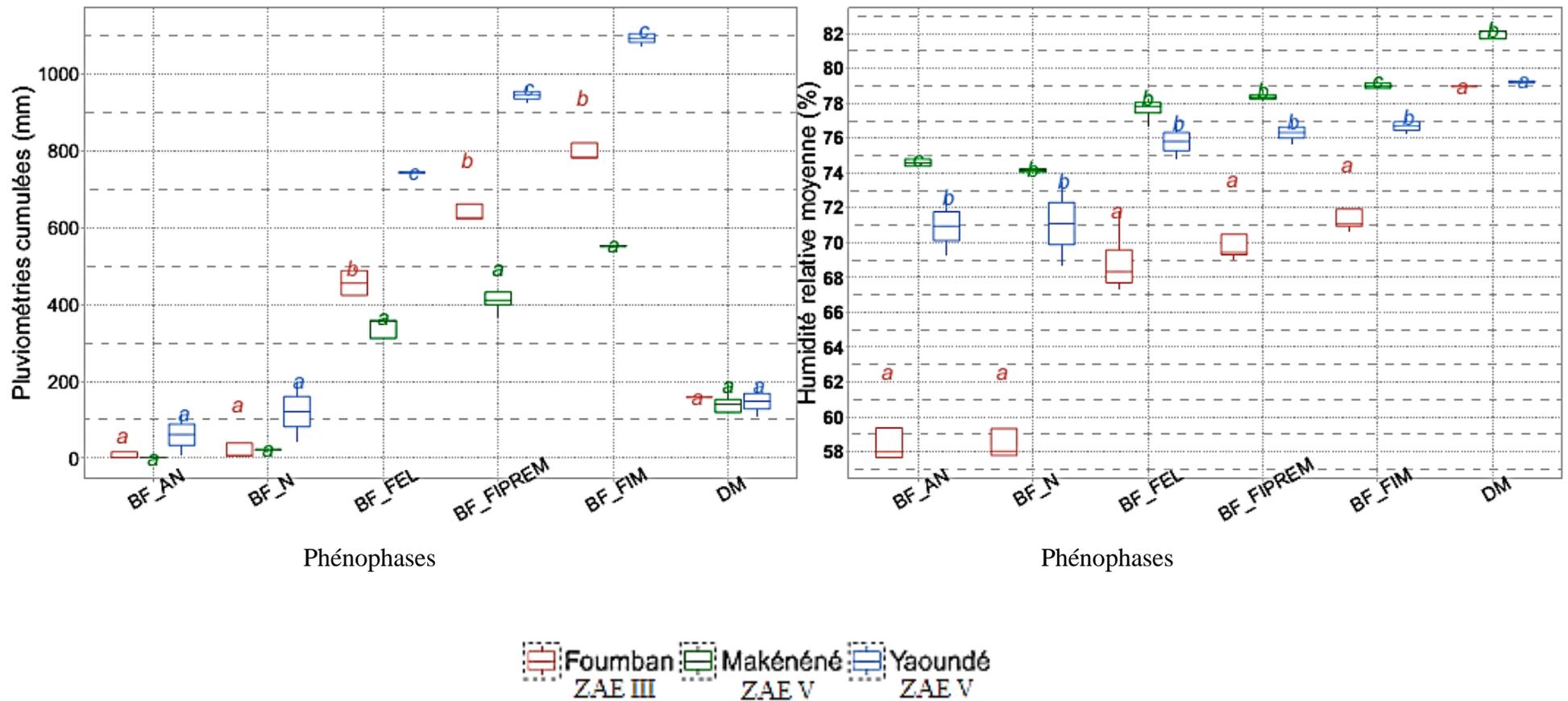


Fig. 41B. Comparaison spatiale de la durée des phénophases reproductives chez les fruits de *Dacryodes edulis* ainsi que les données climatiques les régissant en 2013. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; FEL: fin élongation; DM: durée de la période de mûrissement; ZAE: zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

Le calcul des coefficients de corrélation de Pearson et Spearman a révélé pour les années 2012 et 2013 une corrélation positive ($p < 0,01$) entre:

- le temps s'écoulant entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse (A) et le temps entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (B);
- la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (N) et le temps s'écoulant entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse (A), le temps entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (B), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse (M), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit (P);
- la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (O) et le temps entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (C), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit (P), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (N), le temps entre l'émergence du bouton floral et la fin de l'élongation du fruit (E);
- la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit (P) et la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (H); la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (O), la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement (I), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (N), la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement (J), la température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse (G);
- la température cumulée pendant la période allant de l'émergence du bouton floral jusqu'à la fin de l'élongation du fruit (Q) et le temps entre l'émergence du bouton floral et la fin de l'élongation du fruit (E);
- la température cumulée pendant la période de mûrissement du fruit (R) et la période nécessaire au mûrissement (F);
- les précipitations cumulées pour la période de mûrissement (X) et la période nécessaire au mûrissement (F);
- le temps entre la nouaison et le début du mûrissement des fruits (AN) et le temps entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement (D), le temps entre l'émergence

du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (C), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (O);

- le temps s'écoulant de la nouaison à la fin du mûrissement (AM) et le temps entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (C), le temps entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement (D) (Fig. 42).

Le calcul des coefficients de corrélation de Pearson et Spearman a révélé pour les années 2012 et 2013 une corrélation négative ($p < 0,01$) entre:

- le temps entre la nouaison et le début du mûrissement des fruits (AN) et la température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse (G);
- le mois d'obtention de température maximale (AS) et la température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse (G), la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (H), la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement (I), la température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement (J), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse (M), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (N), la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (O) (Fig. 42)

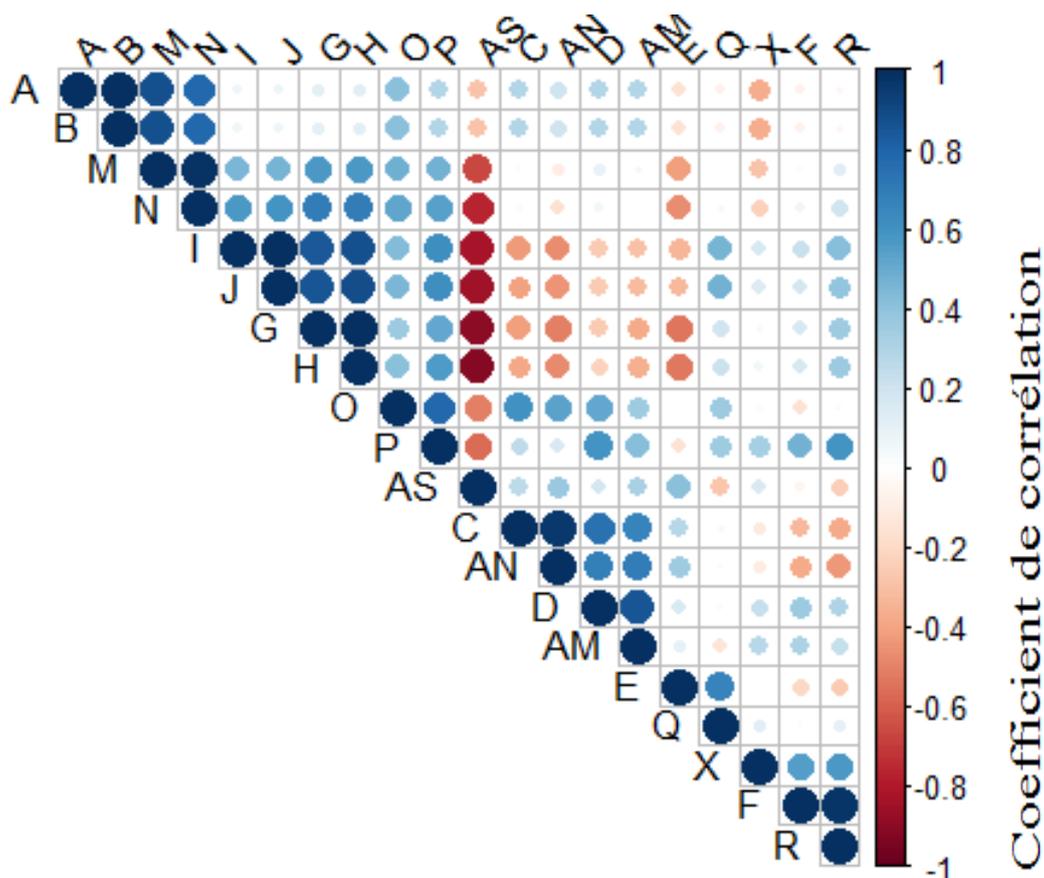


Fig. 42. Corrélation bilatérale de Pearson et de Spearman ($P < 0,01$) entre la chronologie de l'apparition des phénophases, les paramètres morphologiques et climatiques en 2012 et 2013. A: temps s'écoulant entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse; B: temps entre l'émergence du bouton floral et la nouaison; C: temps entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit; D: temps entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement; E: temps entre l'émergence du bouton floral et la fin de l'élongation du fruit; F: période nécessaire au mûrissement; G: température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse; H: température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la nouaison; I: température moyenne entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement; J: température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement; M: température cumulée entre l'émergence du bouton floral et l'anthèse; N: température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la nouaison; O: température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit; P: température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit; Q: température cumulée pendant la période allant de l'émergence du bouton floral jusqu'à la fin de l'élongation du fruit; R, température cumulée pendant la période de mûrissement du fruit; X: Précipitations cumulées pendant la période de mûrissement; AM: temps s'écoulant de la nouaison à la fin du mûrissement; AN: temps entre la nouaison et le début du mûrissement des fruits; AS: mois d'obtention de température maximale. Les corrélations positives ont été affichées en bleu et les corrélations négatives en rouge. Le corrélogramme ci-dessous représente les corrélations de toutes les paires de variables. L'intensité de la couleur et la taille des cercles sont proportionnelle aux coefficients de corrélation, donc plus la corrélation est forte (c'est-à-dire plus elle est proche de -1 ou +1), plus le cercle de corrélation est grand. La légende des couleurs à droite du corrélogramme montre les coefficients de corrélation et les couleurs correspondantes.

De ces corrélations observées, un modèle de développement reproductif de *Dacryodes edulis* a été établi (Fig. 43).

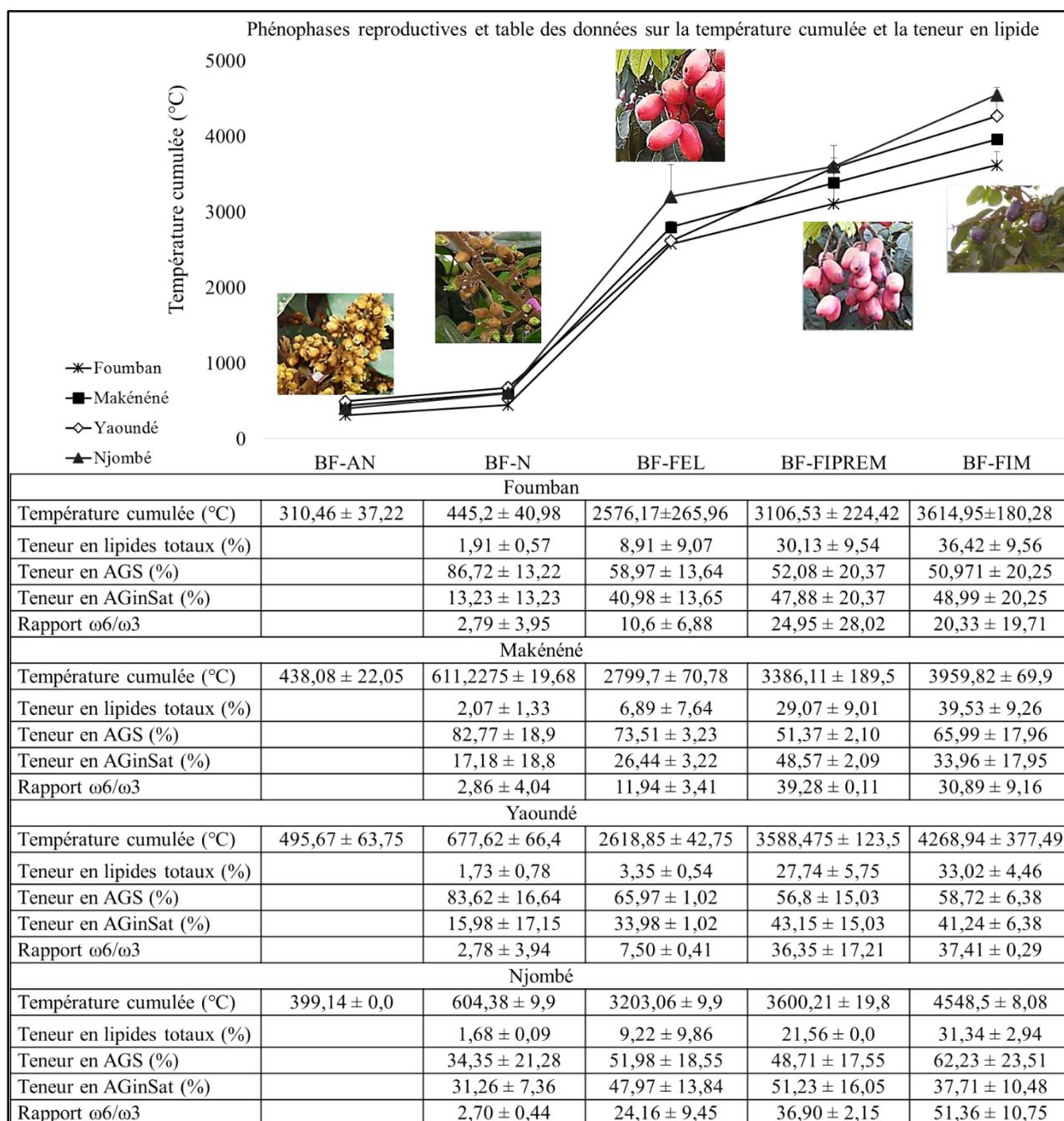


Fig. 43. Teneur moyenne en lipide et profil en acides gras de l'huile de la pulpe de *Dacryodes edulis* en fonction des Phénophases reproductives et les températures cumulées les régissant. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement; FEL: fin élongation; AGS: acide gras saturé; AGinSat: acide gras insaturé; ω6: acide linoléique; ω3: acide linoléique.

Ce modèle représente sous forme de relation mathématique les paramètres climatiques régissant les phénophases reproductives chez *Dacryodes edulis*, permettant de prédire le temps thermique (P) (température cumulée entre l'émergence du bouton floral et la fin du mûrissement du fruit (stade BF-FIM)). Ainsi, tout en sachant que les prévisions de la phénologie des plantes peuvent également dépendre de la disponibilité en eau qui n'a pas été prise en compte dans cette étude, l'approche des cumuls thermiques permet de prédire P (temps thermique). Cette prédiction se fait grâce à la connaissance, soit de la valeur de H (température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (stade BF-N)), soit de celle de G (température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse (stade BF-A)), soit enfin de celle de O (température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit (stade BF-FIPREM)).

La droite de régression de (P) par rapport à (H) (température moyenne entre l'émergence du bouton floral et la nouaison (stade BF-N)) postule que la connaissance des valeurs de (H) permet de prédire celles de (P). Il s'agit d'un modèle de prévision linéaire estimé par la relation suivante:

$(P) = a(H)+b$, c'est-à-dire $(P) = 105,9(H)+1513,5$ (relation significative avec pour coefficient de corrélation, $r = 0,73$)

La droite de régression exponentielle de (P) par rapport à G (température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse) postule également que la connaissance des valeurs de (G) permet de prédire celles de (P). Ce modèle de prévision non linéaire est estimé par la relation suivante:

$(P) = ae^{b(G)}$ c'est-à-dire $(P) = 2121,6e^{0,0267(G)}$ (relation significative avec pour coefficient de corrélation, $r = 0,72$)

De même, la droite de régression puissance de (P) par rapport à O (température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit) postule que la connaissance des valeurs de (O) permet de prédire celles de (P). Ce modèle de prévision non linéaire est estimé par la relation suivante:

$(P) = a(O)^b$ c'est-à-dire $(P) = 1,1647(O)^{1,0037}$ (relation significative avec pour coefficient de corrélation, $r = 0,79$).

En ce qui concerne la teneur en lipide, il n'y a pas eu de différence significative entre le temps s'écoulant de la nouaison à l'obtention de sa teneur maximale, ceci d'une année d'étude à l'autre (Tableau XII) et d'une localité d'étude à l'autre (Tableau XIII). Par contre, la

température moyenne annuelle couvrant cette période a été significativement ($p < 0,01$) différente entre les localités au cours de la même année et entre les années pour un même site, ce qui n'est pas le cas pour la température cumulée (Tableau XIII).

Dans l'ensemble, les températures moyennes annuelles nécessaires pour atteindre la teneur maximale en lipides ont été significativement plus élevées la première année d'étude par rapport à la seconde (les observations n'ont pas pu être faites à Njombé pendant la dernière année d'étude). Le contraire a été observé en ce qui concerne la teneur moyenne annuelle en lipides des fruits mûrs (Tableau XIII). Par contre, c'est au cours de cette première année d'étude que les niveaux de saturation les plus bas de l'huile de la pulpe de safou ont été obtenus (Tableau IX).

Tableau XIII. Temps et température nécessaires pour atteindre la teneur maximale en lipide chez les fruits de *Dacryodes edulis* étudiés au Cameroun en 2012 et 2013. TML: teneur maximale en lipide; zone agro-écologique. Pour chaque paramètre mesuré, les moyennes \pm les écarts-types suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents au niveau de probabilité de 5 %.

Années	Localités (ZAE)	Températures moyennes (°C)	Températures cumulées (°C)	Nombre de jours entre la nouaison et l'atteinte de la TML	TML (%)	Moyenne de la TML (%)
2012	Foumban (III)	21,28 \pm 0,31 b	3046,91 \pm 618,72 Ab	143,5 \pm 31,04 a	32,31 \pm 7,00 a	33,09 \pm 2,77 a
	Makénéne (V)	24,78 \pm 0,22 e	3250,29 \pm 367,26 Ab	131,25 \pm 15,52 a	37,19 \pm 6,92 ab	
	Njombé (IV)	28,27 \pm 0,12 f	3758,51 \pm 212,34 B	133 \pm 8,08 a	31,34 \pm 2,7 a	
	Yaoundé (V)	24,35 \pm 0,07 d	3109,42 \pm 370,22 Ab	127,75 \pm 15,52 a	31,51 \pm 5,94 a	
2013	Foumban (III)	20,71 \pm 0,39 a	2532,11 \pm 315,01 A	122,5 \pm 17,62 a	40,53 \pm 11,9 ab	39,36 \pm 2,65 B
	Makénéne (V)	24,39 \pm 0,07 d	3201,05 \pm 205,89 ab	131,25 \pm 8,81 a	41,86 \pm 11,25 b	
	Njombé (IV)	nd	nd	nd	nd	
	Yaoundé (V)	22,64 \pm 0,16 c	3009,29 \pm 344,49 ab	133 \pm 16,17 a	35,7 \pm 3,71 ab	

III.2. Discussion

III.2.1. Identification des phases de développement et de mûrissement, ainsi que les stades phénologiques des fruits de *Dacryodes edulis*

Dans les sites ciblés, il a été constaté que le temps le plus court entre la nouaison et la maturation des fruits est de 126 jours (Makénéne et Njombé en 2012), mais cette période peut parfois atteindre 175 jours (Foumban 2012) et même 182 jours (Yaoundé 2012). La durée de cette période ne dépend donc ni du site d'étude, ni de la taille des fruits et peut varier d'une année à l'autre chez les fruits d'un même arbre. Pendant cette période, les phases de développement et de mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* peuvent être divisées en quatre étapes, respectivement la phase de division cellulaire, la phase d'élongation, la phase de pré-mûrissement (phase définie comme le temps entre l'absence de changement de la taille du fruit et le début du noircissement) et celle de mûrissement (qui va du début du mûrissement à la fin de ce processus). La phase de division cellulaire commence à la nouaison et se poursuit pendant la phase d'élongation. Cette dernière commence 7 à 14 jours après le début de la division cellulaire et dure entre 66,5 et 99,75 jours en 2012 et 77 à 84 jours en 2013. Le taux de croissance maximum de tous les paramètres morphologiques étudiés est atteint pendant cette phase d'élongation et les fruits issus de la ZAE V (Makénéne et Yaoundé) ont eu les taux de croissance maximum les plus élevés. Ces taux de croissance ont été atteints plus tôt après la nouaison par rapport aux fruits de Foumban et Njombé. La durée de la phase de pré-mûrissement quant à elle est comprise entre 14-45,5 et 21-35 jours (respectivement en 2012 et 2013). Cependant, la durée du processus de mûrissement des fruits est en moyenne de 21 à 36,75 jours en 2012 et de 21 à 28 jours en 2013. La durée de chaque phase a donc parfois varié entre les arbres étudiés et entre les années chez le même arbre, ce qui suggère qu'il y a une grande variabilité entre les fruits de *D. edulis*, y compris ceux provenant de la même zone agro-écologique (Mpemboura et *al.*, 2021). Ces résultats sont conformes à ceux obtenus au cours des études antérieures qui ont montré que, des groupes de safous apparemment homogènes peuvent présenter des variations qui ne peuvent être révélées que par une analyse chimique ou cytogénétique (Kadji et *al.*, 2016). Cette grande variabilité notamment morphologique relevée chez les fruits d'un même arbre indique que les valeurs de ces paramètres n'ont pas nécessairement diminué avec l'âge de l'arbre. Cela pourrait être dû à la disponibilité des minéraux (potassium, calcium, azote et phosphore présents dans le sol), qui sont connus pour leurs effets bénéfiques sur la croissance des fruits (Husain et *al.*, 2017; Brunetto et *al.*, 2015) et/ou à leur absorption par les arbres (Theron, 2011). Cela pourrait

également être dû au fait que durant la deuxième année d'étude, les arbres étaient beaucoup moins chargés en fruits, d'autant plus que Day et *al.* (2008) ont constaté chez le pêcher que l'éclaircissement permettait d'optimiser le calibre des fruits. De même, Nordey (2014) a montré qu'une mangue se développant sur un fruitier ayant une forte charge en fruits était de petit calibre.

La période entre la nouaison et le début de la phase de pré-mûrissement des fruits varie de 98 jours (Makénéne (AEZ V) en 2012 et 2013, Njombé (AEZ IV) en 2012) à 161 jours (Foumban (AEZ III) en 2012), ce qui est supérieur à la durée rapportée par Kengue (1990) dans une étude précédente menée à Yaoundé (AEZ V). Avant la phase de mûrissement, les fruits immatures passent du vert au rouge, puis au rose. Certains fruits immatures deviennent blancs avant de commencer à prendre la couleur des fruits mûrs (14,3 % en 2012 et 70 % en 2013), tandis que d'autres ne le font pas. Etant donné que les anthocyanes sont les pigments responsables de la couleur rouge dans les tissus végétaux (Sugiura et *al.*, 2013), ces composés dégradent et les enzymes responsables de leur synthèse sont régulées à la baisse avant la synthèse des pigments noirs ou bleus. D'ailleurs, certains auteurs avaient déjà montré que le safou rose immature blanchissait progressivement avant de prendre la couleur caractéristique des fruits mûrs (Anegbeh et *al.*, 2005; Ndindeng et *al.*, 2012b).

III.2.2. Influence des paramètres climatiques sur les dates d'occurrence des stades identifiés

Les corrélations entre les différents paramètres (dates de floraison, de nouaison, d'élongation des fruits, de début de mûrissement, de fin de mûrissement des fruits, les valeurs de la température, des précipitations, de l'humidité relative moyenne) ont montré qu'il était possible de prévoir la chronologie de certaines phénophases de reproduction et par conséquent la succession des stades de développement (anthèse, nouaison, fin de l'élongation, début de mûrissement et fin de mûrissement). Gordo et Sanz (2010), Grab et Craparo (2011), Wang et *al.* (2015) ont déjà montré que la température est l'un des facteurs les plus importants en ce qui concerne la phénologie des plantes. Ces corrélations ont confirmé que la température cumulée entre l'émergence des boutons floraux et le mûrissement des safous (temps thermique) pouvait être prédite sur la base de la valeur de la température moyenne entre l'apparition des boutons floraux et la nouaison. Ce temps thermique peut également être prédit sur la base de la température moyenne pendant la période allant de l'émergence du

bouton floral à l'anthèse et à partir de la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit. Ces résultats corroborent ceux de Gaudillère (2006) qui a relevé chez le raisin que, la notation des dates de véraison dans des conditions variées montre que ce phénomène de développement est programmé globalement selon une échelle de temps thermique qui démarre à l'anthèse.

Ces résultats peuvent donc être exploités à diverses fins, comme le contrôle des effets du changement climatique sur le développement et la maturation des fruits sains ou l'élaboration de modèles de prévision de la succession de ces phénophases. Cela pourrait faciliter la prévision des dates de récolte afin d'éviter la commercialisation de safous hautement périssables et de déterminer la période d'intervention agronomique idéale. Toutefois, il convient de relever la limite dans l'interprétation de ces corrélations car, deux phénomènes corrélés peuvent être mis en corrélation avec une troisième variable non mesurée, dont dépendent les deux autres. De plus, tout comme dans le contexte de l'analyse de la corrélation, il faut être prudent lorsqu'on formule des relations de causalité car l'existence d'une relation entre X et Y n'implique pas nécessairement une relation de causalité entre elles.

Pendant le processus de développement et de mûrissement des fruits de *D. edulis*, il n'y a pas eu de différence significative entre les années d'études 2012 et 2013 concernant la période allant de l'émergence du bouton floral à la fin du mûrissement, bien que la température moyenne pendant cette période et le temps thermique (température cumulée pendant cette même période) aient été significativement plus élevés en 2012. Cela est dû au fait que la température moyenne entre l'émergence des boutons floraux et l'anthèse n'était pas significativement différente entre 2012 et 2013. Des études antérieures ont d'ailleurs montré que les températures élevées après la floraison accélèrent la vitesse de la phénologie des espèces fruitières, réduisent le temps de développement des fruits, accélèrent leur croissance et avancent ainsi la date de récolte (Day et al., 2008; Impa et al., 2019).

III.2.3. Cinétique de l'accumulation des éléments biochimiques

La teneur moyenne en lipides des fruits mûrs de *Dacryodes edulis* n'est pas significativement différente d'une année à l'autre au sein d'un même site d'étude et entre les sites au cours d'une même année. Cependant, les fruits de *D. edulis* étudiés par Kapseu et al. (1998) (longueur entre 60,9 mm et 77,7 mm) et Fonteh et al. (2005) (longueur entre 55,2±0,9 et 81,7±2,5 mm) ayant des paramètres morphologiques proches de ceux ayant fait l'objet de

cette étude, avaient en revanche des teneurs en lipides (47,4-61,1 %) variant entre les différentes ZAE du Cameroun. La différence entre ces résultats pourrait être due au fait que, non seulement ces auteurs n'ont pas effectué de répétitions au cours de leur études, mais également parce que Fonteh et *al.* (2005) n'ont utilisé que du matériel biologique mûr et disponible dans le commerce. Ces fruits testés pouvaient donc être de génotypes très variables, mais aussi différents de ceux des fruits de cette étude. Les variations de la teneur en lipides des fruits mûrs de *D. edulis* de même taille pourraient donc être attribuées aux facteurs génétiques, mais également aux facteurs "agrienvironnementaux" d'autant plus que Roche et *al.* (2004) ont noté que le potentiel génétique est le principal déterminant de la composition des graines des plantes oléagineuses et que l'expression de ce potentiel est conditionnée par les facteurs "agrienvironnementaux". Ces derniers sont le contexte de développement de la plante, le climat et le sol. Les différences dans les méthodes d'extraction et d'analyse utilisées (Poligui, 2014) ou l'origine du fruit (Poligui, 2014; Anegbah et *al.*, 2005) peuvent également être la cause de ces variations, de même que la méthode d'échantillonnage, puisque les travaux de Kinkéla et *al.* (2006) ont montré que les fruits au sommet de l'arbre étaient les plus gras, quelle que soit leur orientation géographique. Cependant, les fruits de cette étude ont été cueillis au hasard sur chaque arbre.

La teneur moyenne en lipide est proche de celle obtenue au Nigeria par Nwosuagwu et *al.* (2009) (32,62-35,05 %) et Omogbai et Ojeaburu (2010) (30,55±0,7-35,60±0,01 %), au Cameroun par Mbeuyo (2012) (30,66-43,83 %). Cependant, les résultats obtenus par Ondo-Azi et *al.* (2014) étaient significativement plus élevés que ceux trouvés dans cette étude. En effet, ces auteurs ont montré que la teneur en lipides des fruits mûrs du Nigeria et du Gabon était respectivement de 68,29 et 70,17 %. De même, Ibanga et Okon (2009) ont signalé une teneur en huile plus élevée dans les fruits de *D. edulis* var. *edulis* (68,29 %) et le *D. edulis* var. *parvicarpa* (54,68 %). Tshiombe et *al.* (2014) ont démontré que le safou verdâtre contient plus d'huile alors que le safou bleu violet a la plus faible teneur en huile. La faible teneur en lipides obtenue dans ce travail peut donc s'expliquer par le fait que tous les fruits évalués dans cette étude avaient la couleur bleue ou étaient bleu foncé (couleur de l'épicarde) à maturité.

L'accumulation des lipides dans le safou pourrait être influencée par l'accumulation de l'eau, car une concomitance (corrélation positive, $P \leq 0,01$) est observée entre le moment où la teneur en eau baisse de manière significative et celui où la teneur en lipide augmente de manière exponentielle et vice versa. Cette période correspond à la phase de pré-mûrissement, qui est une étape transitoire entre la fin de l'élongation et le début de l'acquisition de la

couleur du fruit mûr. À partir de ce point de concomitance, la teneur en eau diminue avec l'augmentation du noircissement du fruit. Cette observation a également été faite par Nwosuagwu et *al.* (2009). Mais, les résultats de cette étude ne sont pas cohérents avec ceux obtenus par Duru et *al.* (2012) qui ont montré que la teneur en eau ($26,12 \pm 0,16$ - $32,10 \pm 2,10$ %) augmentait avec l'accroissement du noircissement du fruit. Cette différence peut s'expliquer par le fait que Duru et *al.* (2012) n'ont travaillé que sur un seul arbre au Nigeria, ce qui ne permet pas de mettre en évidence la diversité des comportements physiologiques de ces fruits. Cependant, la teneur en lipides du safou mûr n'est pas influencée par sa teneur en eau. Ainsi, bien qu'il n'y ait pas eu de différence significative entre la teneur moyenne en eau des fruits mûrs de l'année 2012 et ceux de l'année 2013, la teneur moyenne annuelle en lipides de ces fruits est significativement plus élevée au cours de la deuxième année d'étude. Le stockage de ces lipides dans les fruits a commencé passivement à partir de la nouaison, probablement en raison de l'activité photosynthétique pendant la phase présumée de division cellulaire (phase pendant laquelle le fruit est vert) qui peut contribuer à l'apport de substrat carboné pour la synthèse des acides gras (Roche, 2005). Puis ce stockage de lipides a continué jusqu'à 84-133 jours en 2012 et 77-119 jours en 2013 (selon l'arbre). Après cette période, la teneur en lipides a augmenté de manière exponentielle et a atteint une valeur maximale 14,43 (2012) et 11,66 (2013) jours avant la fin du mûrissement. L'augmentation significative du stockage des lipides par rapport à la quantité présente lors de la nouaison n'est donc pas toujours liée au déclenchement de la maturation morphologique ou physique des fruits. Ce dernier résultat corrobore ceux obtenus par Duru et *al.* (2012) qui ont montré que le stade de maturation n'avait aucun effet sur la teneur en lipides des fruits.

L'huile de la pulpe de safou est hautement saturée (teneur en acides gras saturés > 50 %). La teneur en ces acides gras saturés est décroissante au cours du développement et mûrissement du fruit, exception faite pour l'acide C18:0. Le comportement inverse est observé pour les acides gras insaturés totaux. Etant donné que Sanya (2019) a montré que les voies biochimiques de la synthèse des lipides ne sont pas vraiment différentes entre organismes eucaryotes, le processus d'accumulation des acides gras au cours du développement et mûrissement des fruits de *D. edulis* peut donc s'expliquer par le fait que, ce sont les acides gras saturés qui sont les premiers accumulés au cours de leur biosynthèse. Il s'agit chez le safou principalement des acides palmitique (C16:0), stéarique (C18:0) et myristique (C14:0). Ce dernier étant instable, il est rapidement allongé (élongation) en acide palmitique. Une partie de l'acide palmitique est convertie en acide stéarique. Puis, la

désaturation d'une proportion d'acide palmitique et stéarique respectivement en acide palmitoléique (C16:1cis9) et acide oléique (C18:1cis9) est faite. A partir de l'acide oléique, d'autres désaturations sont survenues pour générer du C18:2 ou C18:3 (ALA, cis 9,12,15) (Sanya, 2019).

À l'exception de Makénéne 2013 et de Njombe 2012, le profil en acides gras de l'huile de safou est resté inchangé entre la fin du pré-mûrissement et la fin de la maturation pour les deux années d'étude. Sur la base de ce résultat, il a pu être confirmé que l'établissement du profil final des acides gras dans l'huile de safou se fait avant le début de la maturation. Ainsi, l'huile peut être extraite dès que sa teneur maximale est atteinte sans risque d'avoir des échantillons de mauvaise qualité, bien que le ratio $\omega 6/\omega 3$ soit beaucoup plus élevé (entre $5,77 \pm 5,89$ et $55,21 \pm 10,37$ en 2012; entre $25,97 \pm 16,77$ et $38,39 \pm 7,05$ en 2013) que celui recommandé pour une utilisation optimale des $\omega 3$ par l'organisme (maximum à 5). Cette teneur élevée en C18:2 ($\omega 6$) par rapport à l'acide C18:3 ($\omega 3$) serait dû à une absence de la régulation du gène codant pour la désaturation de l'acide C18:2 chez les fruits de *Dacryodes edulis*, comme cela a été observée par Degournay (2018) pour le génotype Solal du lin.

Les lipides accumulés dans la pulpe de safou seraient synthétisés soit à partir des acides aminés, bien que n'ayant pas été quantifié dans le cadre de ce travail, soit à partir du saccharose. Ceci se justifierait par le fait que, l'accumulation de l'amidon est limitée et constante tout au long du processus de développement et de mûrissement des fruits de *Dacyodes edulis*. Cette molécule n'a donc pas servit de réserve transitoire à la biosynthèse lipidique (en fournissant par l'action de la β amylase, le glucose nécessaire à la formation des acides gras, source de carbone pour la synthèse des lipides) comme c'est le cas chez certains oléagineux tels que le lin (Degournay, 2018), le tournesol (*Helianthus annuus* L.) (Luthra et al., 1991; Roche, 2005). Ainsi, l'on pourrait penser que les acides aminés ont assuré ce rôle car, certains d'entre eux sont impliqués dans les voies de biosynthèses de lipides (Ruuska et al., 2002; Fait et al., 2006) comme cela a été observé chez certains mutant de *Arabidopsis thaliana* (Angeles-Núñez, 2008). Néanmoins, le saccharose peut aussi être source de carbone dans la voie de synthèse de lipide chez les fruits de *D. edulis*. Ceci est d'autant plus vrai que, bien que le saccharose n'ait pas été quantifié, la teneur en sucres solubles totaux chute de manière significative après la phase de division cellulaire et reste faible mais constante jusqu'à la fin du mûrissement.

A maturité (stade FIM), les fruits issus de la localité de Fouban ont les plus faibles teneurs en amidon. Ceci serait dû à la maturation tardive des fruits issus de cette localité par

rapport à ceux issus des autres sites d'étude au cours de la même année (la durée nouaison fin mûrissement est la plus longue, soit respectivement 175 (2012) et 147 (2013) jours). Des comportements similaires ont déjà été observés par Angeles-Núñez (2008) chez les graines du mutant *sus1* de *Arabidopsis thaliana*. Il a de ce fait montré que, dans le processus de développement de ce végétal, l'amidon est dégradé afin de fournir les squelettes de carbone au cours de la maturation tardive de la graine par exemple dans la synthèse du saccharose. Il faut tout de même savoir que, pour avoir des photoassimilats à utiliser au cours de la maturation tardive, le végétal peut plutôt augmenter (Angeles-Núñez, 2008) ou diminuer (Ruuska et al., 2002; Fait et al., 2006) sa teneur en acides aminés.

La faible teneur en amidon relevée chez les fruits de *Dacryodes edulis* (< 1µg/mg PF) issus de Fouban pourrait expliquer le fait que ces dreniers aient au cours des deux années d'étude les plus faibles poids frais (31 g < poids frais < 55 g). Ceci est d'autant plus plausible que Schaffer et Petreikov (1997) ainsi que Moing et al. (2001) ont montré respectivement chez la tomate et la fraise que, plus la teneur en amidon est élevée 10 jours après la floraison, plus le poids frais du fruit mature est élevé. Ils soutiennent que ce polysaccharide pourrait contribuer à la résistance des jeunes fruits à l'enfoncement.

A maturité (stade fin mûrissement), la teneur en sucres solubles totaux (SST) présents dans la pulpe de safous n'est pas significativement différente entre les deux années d'étude. Ceci serait dû au fait que le temps entre la nouaison et l'atteinte de la VCM des paramètres morphologiques (longueur, diamètre, poids frais de ces fruits) n'est pas significativement différent quelle que soit la localité et l'année d'étude. Cette relation entre la VCM et la teneur en SST a déjà été présentée par Génard et al. (1991) chez la pêche, montrant que les fruits présentant une vitesse de croissance maximale élevée et tardive sont plus riches en SST.

La faible teneur en glucides (SST et amidon) dans les pulpes de *D. edulis* ayant fait l'objet de cette étude par rapport aux valeurs rapportées par quelques auteurs (14,66-17,82 % par Kadji et al. (2016); 18,45 % par Ndindeng et al. (2007)) serait dû au fait que la quantification de ces glucides peut être discutée, car plusieurs échantillonnages ayant été effectués durant le processus de développement et de mûrissement, un stress peut être occasionné. Ceci est d'autant plus probable que Gomez et al. (2003) ont relevé que le prélèvement d'un échantillon végétal s'accompagne d'une phase de stress aux conséquences mal évaluées et que les enzymes (voire les hormones) libérées à proximité de la blessure, peuvent occasionner un catabolisme glucidique dont l'incidence est inversement proportionnelle à la masse de l'échantillon.

III.2.4. Influence des paramètres climatiques sur l'accumulation des éléments biochimiques

Les fruits de *Dacryodes edulis* ont atteint leur teneur maximale moyenne en lipides à $133,88 \pm 18,41$ jours en 2012 et $128,92 \pm 12,11$ jours en 2013, après la nouaison (soit entre 105 et la 175 jours après la nouaison en 2012 et entre la 105 et la 147 jours en 2013). La différence entre ces nombres de jours n'est pas significative. Bien que Nwosuagwu et *al.*, (2009) n'aient travaillé que sur trois arbres, une zone agro-écologique et une année d'étude, leur résultat qui montre que la période entre la 105 et la 147 jours après la nouaison peut être considérée comme le stade physiologique d'extraction optimale des lipides n'est pas éloigné de celui de cette étude. Le stockage des lipides dans les fruits étant également influencé par la température, comme le rapportent Baud et Lepiniec (2010), le stade physiologique d'extraction optimale des lipides pourrait être dû au fait qu'à cette période, la plante a accumulé la température requise pour l'importation des photoassimilats (saccharose, glucose et fructose) qui seront métabolisés par des réactions de glycolyse. Ceux-ci produisent ensuite les précurseurs (qui peuvent être différents selon l'espèce de plante (Alonso et *al.*, 2010)) nécessaires à la synthèse des lipides, puis stockés dans le fruit (comme décrit chez *Arabidopsis thaliana*) (Kim et Zambryski, 2005; Acket, 2015).

Dans le cadre de cette étude, la valeur de la température cumulée entre la nouaison et l'obtention de la teneur maximale en lipide est significativement différente au cours des deux années (une moyenne de $3291,29 \pm 472,63$ °C en 2012 et de $2914,11 \pm 396,58$ °C en 2013), ce qui n'est pas le cas entre les sites au cours de la même année d'étude.

Le raccourcissement (non significatif) du temps d'accumulation de lipide dans la pulpe de safou pendant la deuxième année d'étude ainsi que l'augmentation significative de la teneur moyenne annuelle en lipide (de $33,09 \pm 2,77$ % (2012) à $39,36 \pm 2,65$ % (2013)) seraient dû au fait qu'il ait eu au cours de cette deuxième année un recul général des dates de floraison, d'anthèse et de nouaison comparée à la première (2012). Ce recul serait associée à une baisse de la température moyenne entre la nouaison et la période pendant laquelle la teneur maximale en lipides est atteinte, ainsi qu'à une baisse de la température cumulée nécessaire à l'accumulation de lipide dans la pulpe de safou. Des résultats similaires ont été obtenus par Roche et *al.* (2006) avec des génotypes standard de tournesol, tandis que pour les génotypes oléiques de la même espèce, la teneur en lipides est restée stable. Pour ces auteurs, la diminution de la teneur en lipides lorsque la température augmente est due au fait que ces conditions environnementales stressent la plante. Cependant, bien que *D. edulis* s'adapte à

une large gamme de conditions climatiques (Iloamaeke et *al.*, 2016) et que de la nouaison jusqu'au moment où les fruits atteignent leurs teneurs maximales en lipides, la variation de température entre les années n'est que de 0,57 °C à Foumban, 0,39 °C à Makénééné, 1,71 °C à Yaoundé, la biochimie des cellules peut être affectée et on peut parler de stress thermique comme montré par Miller (1993).

Dans les organismes photosynthétiques, les chloroplastes répondent à divers stress environnementaux, y compris le stress thermique, avec des ajustements pour les principaux processus métaboliques afin d'optimiser la fixation du carbone et les besoins de croissance (Kmiecik et *al.*, 2016). Dans les cellules végétales, le chloroplaste conduit les principaux processus de reprogrammation métabolique, notamment la dégradation de la chlorophylle, la génération et le piégeage des espèces réactives de l'oxygène (ROS), le renouvellement des protéines et les altérations métaboliques de l'assimilation du carbone en réponse au stress thermique (Qing-Long et *al.*, 2018). Ceci est d'autant indicatif que Ihsan et *al.* (2019) ont montré que la photosynthèse chez les plantes est l'un des processus les plus importants et les plus sensibles aux changements thermiques. Haque et *al.* (2014) ont indiqué que des composants sensibles à la chaleur existent dans les réactions de la photosynthèse qui dépendent à la fois de l'obscurité et de la lumière. Miller (1993), Allakhverdiev et *al.* (2008), Mathur et *al.* (2011) et Qing-Long et *al.* (2018), ont montré que le PSII (photosystème II) était extrêmement sensible à toutes les élévations de température. On peut donc penser que, comme dans les travaux de Roche et *al.* (2006), la conséquence de ce stress est la réorientation du transfert des photoassimilats destinés à la synthèse des lipides vers d'autres composés tels que les protéines. Ceci se justifie d'autant plus que Triboui-Blondel et *al.* (2000) ont montré que dans le tournesol, la variation de la teneur en huile sous l'effet des conditions de température est parfois inversement corrélée à la teneur en protéines de la graine. Mais, la teneur en huile peut varier différemment selon la température parmi les espèces de graines oléagineuses comme l'ont déjà noté Canvin (1965) et Roche (2005). Ainsi, par exemple, une augmentation de 55 % de la teneur en huile a été observée chez les embryons de soja cultivés à 35 °C le jour et à 27 °C la nuit par rapport à ceux cultivés à 27 °C le jour et à 20 °C la nuit (Acket, 2015). Rondanini et *al.* (2003) ont également montré qu'une augmentation de la température de 10 à 21 °C en moyenne induit une accumulation d'huile dans les graines de ricin et de tournesol alors que la teneur en huile du colza et du lin diminue proportionnellement à l'augmentation de la température.

Des travaux antérieurs réalisés sur des plantes pérennes de Mohave et des zones arides australiennes, rapportés par Berry et Björkman (1980), indiquent également que l'augmentation de la température de croissance est corrélée à une augmentation du degré de saturation des lipides. Ceci est dû au fait qu'une augmentation du degré de saturation des acides gras dans les thylacoïdes permet de diminuer les dommages de la membrane thylacoïdale et entraîne une augmentation de la tolérance aux températures élevées (Narayanan et *al.*, 2015). Mais dans le cadre de cette étude, c'est au cours la deuxième année (avec une température moyenne entre la nouaison et l'obtention de la teneur maximale en lipide des fruits significativement plus basse par rapport à la première année) que des fruits mûrs ayant les plus fortes teneurs en acides gras saturés sont obtenus. Cela peut être dû au fait que la capacité des plantes à s'adapter à différents régimes climatiques varie considérablement d'une espèce à l'autre et au sein d'une même espèce, comme le montrent Qing-Long et *al.* (2018). Par exemple, Savchenko et *al.* (2002) ont montré que le stress thermique accélère l'énergie cinétique et le mouvement des molécules à travers la membrane en dénaturant certaines protéines membranaires ou bien en augmentant le nombre d'acides gras insaturés composant la membrane. Ce phénomène a pour conséquence de rendre la bicouche lipidique de la membrane cellulaire plus fluide. Par contre, Degournay, (2018) a montré que l'influence de la température sur la proportion d'acides gras polyinsaturés est plutôt faible dans les graines de carthame, modérée dans le soja et le colza, mais critique dans le tournesol. Cela peut également être dû au fait que c'est l'anthèse qui est l'étape la plus sensible à l'élévation de la température, comme cela a été démontré pour les céréales par Fahad et *al.* (2016), Pereira et Venkategowda (2018), mais également chez le pommier et le poirier par Grab et Craparo (2011). Cependant, dans ce travail, il n'y a pas eu de différence significative entre la température moyenne entre l'apparition des boutons floraux et l'anthèse au cours des deux années d'étude ($24,13 \pm 3,97$ °C (2012) et $24,43 \pm 1,9$ °C (2013)). Une autre hypothèse pourrait être que la saturation des lipides n'est pas impliquée dans cette résistance au stress, mais plutôt l'accumulation de solutés compatibles tels que la proline, les sucres, les polyols comme stratégie de base pour la protection et la survie des plantes sous stress thermique (Chen et *al.*, 2007; Asthir et Bhatia 2014; Harsh et *al.*, 2016). Pourtant, l'évaluation de la teneur en SST de ces mêmes pulpes des fruits de *Dacryodes edulis* a montré que pour ces solutés, il n'existe pas de différence significative entre les deux années d'étude que ce soit au stade de maturité des fruits (avec une teneur en SST de $2,55 \pm 0,59$ % en 2012 et de $2,71 \pm 0,45$ % en 2013) qu'aux stades précédents.

CHAPITRE IV. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

IV.1. Conclusion

Dans l'optique de réduire les pertes post-récoltes de safous dues à la périssabilité de ces fruits, l'objectif de ce travail a été d'améliorer la gestion de cette filière agricole à travers la maîtrise de sa phénologie reproductive en association aux variations de quelques métabolites primaires.

Dans les conditions de cette étude, sur la base des paramètres morphologiques ciblés (c'est-à-dire la couleur, la forme, le diamètre, la longueur, le volume des fruits et le poids frais), on a constaté une grande variabilité morphologique chez les fruits de *D. edulis* selon l'année d'étude. Quatre phases de développement et de maturation des fruits ont été déterminées au cours de la période allant de la nouaison au mûrissement, malgré la grande hétérogénéité des espèces. Ainsi, Ces phases sont respectivement celle de division cellulaire, celle d'élongation, celle de pré-mûrissement et enfin celle de mûrissement. Les températures moyennes et cumulées nécessaires pour permettre au fruit de couvrir chaque stade de développement et de mûrissement ont été calculées. Puis, les corrélations entre ces paramètres climatiques et la durée des stades de développement et de mûrissement, ainsi que des phénophases de reproduction ont permis de fournir des données permettant d'établir des relations mathématiques entre tous ces paramètres. De ce fait, le temps thermique (température cumulée entre l'émergence des boutons floraux et le mûrissement des safous) qui varie entre $3799,96 \pm 258,46$ °C et $4209,01 \pm 509,41$ °C chez le safou en fonction des zones agro-écologiques, peut être prédit sur la base de la valeur de la température moyenne entre l'apparition des boutons floraux et la nouaison. Ce temps thermique peut également être prédit sur la base de la connaissance de la température moyenne pendant la période allant de l'émergence du bouton floral à l'anthèse et à partir de la température cumulée entre l'émergence du bouton floral et le début du mûrissement du fruit. Il faudrait donc intégrer dans le modèle mathématique, les données météorologiques régissant ces phénophases et provenant de l'emplacement d'un verger de safoutiers, afin d'obtenir la prédiction du temps thermique pour cette culture. Ces résultats aideront les agriculteurs à déterminer avec plus de précision les meilleures périodes pour la récolte et la vente des fruits afin d'améliorer leurs revenus. Il faut de tout même relever que, lorsque les cumuls thermiques sont utilisés pour prédire la phénologie d'une culture, d'autres facteurs agissant sur la phénologie des plantes tels que le régime hydrique et la pression phytosanitaire ne sont pas pris en compte.

Au cours de cette étude, quelques éléments biochimiques des fruits de *D. edulis* ont été évalués. Il s'agit d'une part, des lipides totaux et de l'eau, dont les teneurs ont été quantifiés

tout au long du processus de développement et de mûrissement de ces fruits. D'autre part, les sucres solubles totaux, l'amidon et les acides gras quantifiés au début et à la fin de chaque phase de développement. Il en est ressorti que les fruits commencent l'accumulation de ces éléments biochimiques dès la nouaison (stade présumé de division cellulaire) et leur teneur a plus ou moins varié tout au long du processus de développement et de mûrissement. C'est d'ailleurs au cours de ce stade de division cellulaire que se fait l'accumulation maximale de sucres solubles totaux. La teneur en sucres solubles totaux chute de manière significative après la phase de division cellulaire et reste faible mais constante jusqu'à la fin du mûrissement. Ces sucres (précisément le saccharose) auraient servis comme source de carbone pour la synthèse des lipides. Au stade FIM (fin mûrissement), il n'y a pas eu de différence significative pour la valeur de la teneur en sucres solubles totaux accumulés chez tous les fruits, quel que soit le site et l'année d'étude. Par contre, la teneur en amidon, bien que très faible en général chez les fruits de *D. edulis*, l'est encore beaucoup plus chez les fruits à maturation tardive comme ceux de Fouban en 2013. De plus, de tous les paramètres mesurés (teneur en eau, délais entre la nouaison et la maturation des fruits, paramètres morphologiques, âge de l'arbre, ainsi que stades de développement et de maturation), aucun n'a pu expliquer, dans le cadre de ce travail, la variation significative de la teneur en lipides entre les fruits de différents arbres et d'un même site. Cependant, le stockage des lipides dans les fruits est influencé par leur teneur en eau, d'où l'existence d'une concomitance entre le moment où la teneur en eau diminue et celui où la teneur en lipides augmente. Cette étude a permis de connaître le profil de l'accumulation des acides gras saturés et insaturés chez cet oléagineux, mais également celui de l'accumulation des lipides totaux. Ainsi, l'augmentation significative de la teneur en lipide par rapport à la quantité présente à partir de la nouaison n'est pas toujours liée au déclenchement de la maturation morphologique ou physique. De même la période pendant laquelle les fruits atteignent leur teneur maximale en lipides et leur meilleur profil en acides gras (entre $128,92 \pm 12,11$ - $133,88 \pm 18,41$ jours à partir de la nouaison) n'est pas toujours liée à la fin de leur maturation physique. Cette période, qui n'a pas été significativement différente au cours des deux années d'étude, est génétiquement programmée et déterminable par l'accumulation par le végétal, d'une température donnée calculée à partir de la nouaison. Ainsi, pour l'exploitation industrielle de safou, ces résultats sont une contribution forte à la mise sur pied d'un calendrier de récolte du safou afin d'éviter les pertes.

IV.2. Perspectives

Dans une étude future, il serait intéressant:

- d'étudier les étapes de l'accumulation des protéines, du saccharose et des sels minéraux au cours du développement et du mûrissement des fruits de *Dacryodes edulis* afin de connaître au mieux la relation qui existe entre tous les paramètres biochimiques de ce fruit, leur phénophases reproductives et le climat;
- d'étudier le mécanisme de synthèse des enzymes telles que la polygalacturonase, la pectine méthylestérase, les xyloglucanes endotransglycosylases, la pectate lyase et les expansines, impliqués dans le processus de détérioration des fruits de *D. edulis* à fin de fournir des données pour le développement de technologie post récolte;
- d'élucider le mécanisme de régulation hormonale du développement des fruits de *D. edulis*;
- de réaliser une étude histologique des stades de développement et de mûrissement des fruits de *D. edulis* afin d'être plus précis sur leur délimitation temporelle;
- de tester le modèle phénologique conçu au cours de cette étude, en utilisant des données indépendantes de celles ayant servi à sa construction;
- de constituer le modèle phénologique dynamique chez les fruits de *D. edulis*, car ce type de modèle permet la prédiction de l'évolution des stades phénologiques chaque jour, plutôt que la prédiction à un seul stade et à un moment donné comme le propose l'approche des cumuls thermiques. De plus, il intègre les fonctions de réponse spécifiques de la culture à différents facteurs, tels la température de l'air ou du sol, la photopériode ou les stades phénologiques précédents, ceci pour chaque phase majeure de développement;
- de créer une start-up permettant d'enseigner aux grands producteurs de safous, comment prédire les dates de récoltes ou de mûrissement à partir de l'analyse des paramètres climatiques régissant une culture donnée et utilisés comme outil d'aide à la décision.

**LISTE DES PUBLICATIONS ET
COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES
TIREES DE LA THESE**

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES TIREES DE LA THESE

Publication Scientifique

Mpemboura N.S., Tonfack L.B., Mbeguié-A-Mbeguié D., Temegne N.C., Ntsomboh-Ntsefong G. & Youmbi E., 2021. African plum (*Dacryodes edulis* [G. Don] H.J.Lam) fruit development indexes clearly defined and phenophases correlated with temperature in the tropics. *J. App. Biol. Biotech.*, 9 (1): 47- 57. DOI: 10.7324/JABB.2021.9107.

Communications Scientifiques

1. Mpemboura N.S., Tonfack L.B., Temegne N.C., Ntsomboh-Ntsefong G. & Youmbi E., 2018. Variation of total lipid and moisture content in fruit of *Dacryodes edulis* during development. Poster Presentation at JSV 2018, 6th Life Sciences Conference, Dschang, August 08-10.
2. Mpemboura N.S., Tonfack L.B., Mbeguié-A-Mbeguié D., Ntsomboh-Ntsefong G., Temegne N.C. & Youmbi E., 2019. Climate associated spatiotemporal fruit characterization clearly determines developmental and ripening stages in *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam. Poster and oral Presentation at 6th International PKFokam Conference on Science & Technology, Yaoundé, 11-13 June.
3. Mpemboura N.S., Tonfack L.B., Mbeguié-A-Mbeguié D., Ntsomboh-Ntsefong G., Temegne N.C., Tonfack Djikeng F. & Youmbi E., 2019. Some factors influencing lipid content in *Dacryodes edulis* ((G. Don) H.J.Lam) fruits. Poster Presentation at International Conference on Food, Nutrition and Agriculture (ICFNA-19), Istanbul, September 27-28.

African plum (*Dacryodes edulis* [G. Don] H.J. Lam) fruit development indexes clearly defined and phenophases correlated with temperature in the tropics

Salamatou Mpemboura Nsangou¹, Libert Brice Tonfack¹, Didier Mbeguie-A-Mbeguie², Carine Temegne Nono¹, Godswill Ntsomboh-Ntsefong^{1,3}, Emmanuel Youmbi^{1,4*}

¹Department of Plant Biology, Faculty of Science, University of Yaounde 1, Centre Region, Cameroon.

²CIRAD, UMR QUALISUD, F-34398 Montpellier, France.

³Institute of Agricultural Research for Development, Yaounde, Cameroon.

⁴Tissue Culture Laboratory, African Centre for Research on Banana and Plantain, Njombe, Cameroon.

ARTICLE INFO

Article history:

Received on: September 04, 2020

Accepted on: October 13, 2020

Available online: January 17, 2021

Key words:

Climatic factors,
Dacryodes edulis,
Fruit,
Harvest time,
Phenology

ABSTRACT

Dacryodes edulis (G. Don) H.J. Lam is an underexploited oil-bearing fruit tree highly appreciated in the Central Africa rainforest. To improve horticultural management and provide relevant data to scientists for physiological studies, the reproductive phenology of *D. edulis* as well as their fruit (safou) development and ripening indexes has been defined and correlated to climatic conditions. Changes in safou were assessed in four production localities in Cameroon. Fruit-set-to-ripening time was evaluated over 2 consecutive production years. Four fruits developmental and ripening stages and their durations were determined as follows: The putative cell division (1–2 weeks); putative elongation (10–14 weeks); pre-ripening (2–7 weeks); and ripening phases (3–5 weeks). Rainfall, average, and cumulative temperatures were found to be correlated with the chronology of reproductive phenophases. The average temperature during the period ranging from the floral bud emergence to the fruit set can be used to predict the thermal time. Similarly, the average ambient temperature during the period from floral bud emergence to anthesis can help to determine the temperature to be cumulated during the ripening phase. These findings are considerable contributions that could help producers to enhance the industrial management of safou sector, reduce fruit perishability, and better control their harvesting time.

1. INTRODUCTION

Safou or African plum is a non-timber forest product from tropical forest bordering the Gulf of Guinea and is highly appreciated as a seasonal delicacy. The fruit is a fleshy elliptic drupe (4–15 cm long and 3–6 cm diameter [1]) that is produced annually or biannually by the safou tree, *Dacryodes edulis* (G. Don) H. J. Lam, of the *Burseraceae* family. Overall, safou has a high nutritional value. Its mesocarp or pulp can be eaten dry, raw, roasted, or boiled in hot water [2]. Safou contains 40-70% of lipids (on dry matter) [3] and its oil is widely used in pharmaceutical, cosmetics, and food industries [4]. Safou pulp powder could be used directly as a partial animal fat (butter) substitute in biscuit making [5]. As a percentage of dry matter, the pulp also contains about 25.9% proteins and 17.9% fiber [6], as well as calcium,

potassium, phosphorus, magnesium, iron, and manganese [2]. Despite its good nutritional quality, <6% of the safou produced in Cameroon is exported because the ripe fruit is naturally highly perishable, lasting only 2–3 days at ambient temperature [7]. Little is currently known about the fruit ripening physiological features that could explain the poor fresh fruit harvesting, handling, and storage. Efforts have been made, with limited success, to improve the shelf life of safou to <2 weeks by treating the fruit with 1-methylcyclopropene [7]. The best long-term storage practice currently involves drying the fruits before packaging and processing [8]. There is a need to improve knowledge on safou development to overcome postharvest loss and better control the fruit marketability [9] by mastering both the physical and physiological maturation processes.

Moreover, there is great variability in agronomic performance and fruit quality in *D. edulis*, due to a high rate of heterozygosity within the populations. This heterozygosity is due to the high pollen dispersal potential and dominant cross-pollination, which has, in turn, leads to significant genetic flow between populations [10]. The breeding pattern has also introduced wide ecological plasticity which helps *D. edulis* tree to adapt and grow in a varied lowland and upland range of climatic conditions. This climatic spatial heterogeneity, in turn, leads to great

*Corresponding Author
Prof. Emmanuel Youmbi,
Plant Physiology and Improvement Unit,
Laboratory of Biotechnology and Environment,
Department of Plant Biology, University of Yaoundé I,
Yaoundé 0812, Cameroon.
E-mail: youbi_emmanuel@yahoo.fr

heterogeneity in the dates of occurrence of safou maturation and ripening stages, also known as a plastic response of phenological traits or stages [11]. In horticulture, the identification and understanding of the temporal and spatial progression of phenological traits are a prerequisite for any cultural intervention depending on a precise stage, but also for any prediction of the phenological stage allowing an optimal crop harvest as well as their effective management [12]. Sound knowledge of the different fruit developmental and ripening stages and their respective durations are required to be potentially used as a standard biological keynote for physiological and biotechnological studies in *D. edulis* fruit maturation. Furthermore, as far as our knowledge, there is no work on prediction of the period of maturation and ripening in *D. edulis*. In this study, the morphological changes that occurred during safou's maturation and ripening have been assessed in relation to climatic factors (average temperature, cumulative temperature, and rainfall) over two consecutive production seasons in four major safou production localities situated in three of the five main agro-ecological zones (AEZ) of Cameroon.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study Area

This study was conducted in four localities in Cameroon, corresponding to three AEZ of the country [13]. These localities are (i) Fouban (AEZ III, in the Western Highlands at an elevation of 1,100 to 2,000 m above sea level (ASL) and a monomodal rainfall distribution); (ii) Njombe (AEZ IV, in South-western Cameroon, at an elevation of 0–800 m ASL and a monomodal rainfall regime); (iii) Makenene; and (iv) Yaounde (AEZ V, a Humid Forest Zone in Southern Cameroon at an elevation of <800 m ASL with bimodal rainfall pattern) [13].

Climate data (rainfall, temperature, and relative humidity) for the different localities in 2011 (Y0), 2012 (Y1), and 2013 (Y2) were obtained from the Cameroon Ministry of Transport Climate Service.

2.2. Experimental Design and Sampling

Four safou trees, separated by at least 50 m intervals, were selected per site. These safou trees included a landrace and domesticated trees that were selected on the basis of farmer interviews (about tree age, production frequency, fruit quality, flowering density, fruit fall, and accessibility). On the experimental farms, cultivated trees were integrated into cropping systems among food crops in Yaounde (Tree 13, Tree 14, Tree 15, and Tree 16) or in cocoa or plantain based agroforests in Fouban (Tree 1, Tree 2, Tree 3, and Tree 4), Makenene (Tree 5, Tree 6, Tree 7, and Tree 8), and Njombe (Tree 9, Tree 10, Tree 11, and Tree 12).

All accessible flowers on trees were first labeled at the budding stage. Floral buds were monitored weekly and flowers were subsequently labeled at the anthesis stage. The third labeling was done at the fruit set stage. At 2 weeks interval and from fruit set to ripening, 10 labeled fruits were randomly selected and collected on each tree for morphological parameter measurement. The experiment was conducted over 2 consecutive production years, that is, 2012 (Y1) and 2013 (Y2). Due to fruit fall, data could not be collected on some preselected trees.

2.3. Measurements of Morphological Characteristics

The length and diameter of each fruit were measured using digital calipers (Vernier Caliper, 200 mm, Mitutoyo, Paris, France). The fruit length was measured on the polar axis of the fruit, that is, from apex

to bottom using a measuring tape. The fruit diameter was considered as the maximum fruit width, as measured perpendicular to the polar axis. The fruit volume was determined using the displacement volume measurement method [14] by placing the fruit in a measuring cylinder and recording the rise in the water level. Fruits were weighed individually on an accurate electronic balance (RADWAG, Clarkson Laboratory and Supply Inc., USA).

The daily fruit growth rate (DFGR) was calculated with the following formula: $DFGR = \frac{\Delta X}{t}$, where ΔX represents the growth increase, that is, the difference between two consecutive measured parameter values, and t represents the time (in days) between two consecutive measurements.

A panel of five plant scientists scored the fruit color, shape, and epidermis texture.

2.4. Determination of Fruit Development and Ripening Stages

The different fruit development and ripening phases, that is, early putative cell division, putative elongation, pre-ripening, and ripening, were determined based on changes in the observed and measured parameters. The putative cell division period was considered as the time from fruit set to the onset of increased fruit length, diameter, and volume. The putative elongation period was defined as the period during which there was a continuous increase in the measured morphological parameters. The pre-ripening phase was defined as the time from no change in fruit growth to the fruit color change (start of darkening). The ripening period was considered as a time during which the fruit color changed (darkening). The fruit set-to-ripening time was also recorded.

2.5. Determination of Reproductive Phenophases

For each safou tree studied, the chronology of changes from floral bud emergence to fruit ripening over the 2 consecutive years of study was recorded. The correlation between the phenophase chronology and climatic parameters was established. The climatic parameters considered were the average temperature, cumulative temperature, cumulative rainfall, and the average relative humidity.

2.6. Statistical Analysis

The variance homogeneity was tested using the Levene test. The data (length, diameter, volume, and fresh weight) were subjected to an analysis of variance using IBM SPSS 20.0 software (SPSS Inc., Chicago, IL). Means were compared using Student–Newman–Keuls and Duncan tests and differences were considered significant at the 5% probability level. Bilateral correlations between the chronology of the appearance of phenophases, the morphological and climatic parameters were done using both Spearman and Pearson.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Results

3.1.1. Climatic conditions

The climatic records for the study sites [Figure 1] revealed that at Fouban and Makenene the average annual rainfall in 2011 (Y0: 1 year before the study) were significantly higher than the levels in Y1 ($P \leq 0.001$) and Y2 ($P \leq 0.01$), while at Njombe, the average annual rainfall in Y0 was significantly lower than in Y1 and Y2 ($P \leq 0.01$). With regard to temperature, the annual values in Y0 and Y1 at Makenene were significantly lower than that of Y2 ($P \leq 0.001$), while at Yaounde,

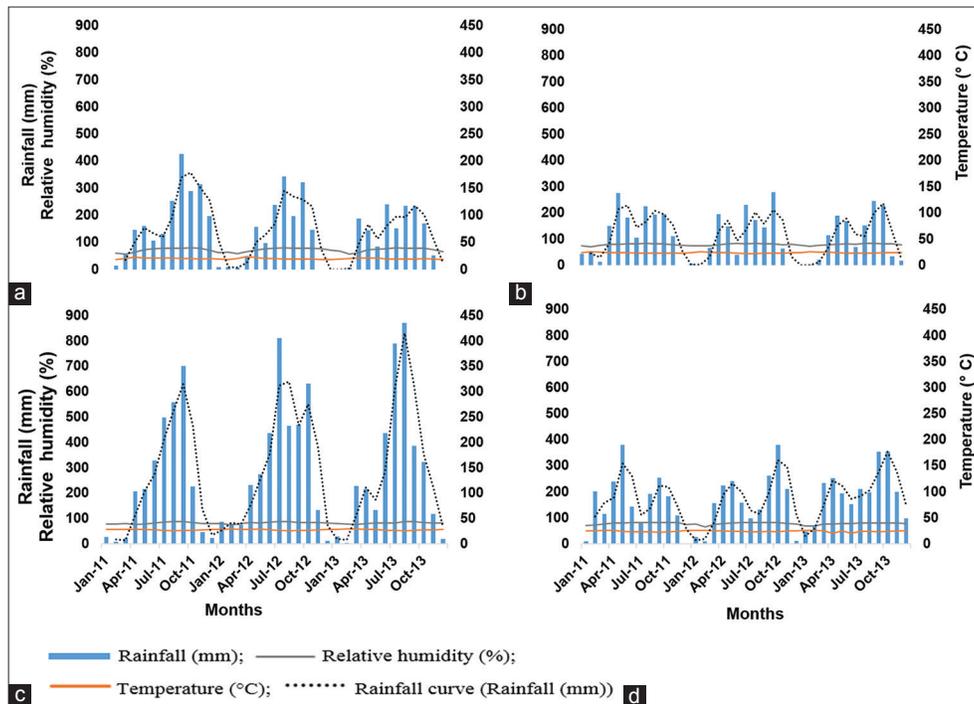


Figure 1: Meteorological data for the different study sites from 2011 to 2013. (a) Fouban (AEZ III), (b) Makenene (AEZ V), (c) Njombe (AEZ IV), and (d) Yaounde (AEZ V)

the temperature in Y2 was significantly lower than in Y0, which was also significantly lower than in Y1 ($P \leq 0.001$). The relative humidity at Makenene in Y0 was significantly lower than in Y2 and Y1 ($P \leq 0.05$). The relative humidity at Njombe in Y1 was significantly higher than in Y0 and Y2 ($P \leq 0.05$). Then, the relative humidity at Yaounde in Y2 was significantly lower than in Y0 and Y1 ($P \leq 0.001$).

3.1.2. Characteristics of ripe *D. edulis* fruits

The age of the trees used in this study, according to the farmers, ranged from 7 to 40 years old in (Y1) and 8 and 41 years old in Y2. At ripening, the color of the fruits from these trees [Figure 2] was either blue (Trees 5, 6, 8, 14, and 16) or dark blue (Trees 1, 2, 3, 4, 9, 10, 13, and 15). The fruit shape was spheroidal (Trees 1, 3, 6, and 8), elongate (Trees 2, 5, and 16), obovate (Trees 4, 9, 10, 14, and 15), or ovate (Tree 3), while the epidermis was either smooth or rough [Table 1].

The value of morphological parameters did not necessarily decrease with the age of the tree. The lengths and diameter of ripe fruits from Tree 2 in Y2 were significantly higher than those in Y1. The same parameters on Tree 4 and 6 in Y2 were significantly higher ($P < 0.01$) than those from the same trees in Y1 [Table 1].

3.1.3. Fruit development and ripening

The fruit set-to-ripening period [Figure 2] ranged from 19 to 25 weeks in Y1 and was 21 weeks in Y2 on the same trees at Fouban. That time ranged from 18 to 21 weeks in Y1 and from 19 to 21 weeks in Y2 at Makenene. However, the African plum trees needed 18–22 weeks in Y1 at Njombe, while at Yaounde, the trees needed 19–26 weeks in Y1 and 19–23 weeks in Y2 between fruit set and ripening. Nevertheless, the average time between fruit set and ripening in Y1 (21.36 ± 2.56 weeks) was not significantly different ($P \geq 0.05$) to that in Y2 (20.3 ± 1.11 weeks).

In all the sites, the fruit length, diameter, volume, and fresh weight kinetics were sigmoidal [Figure 3]. Fruits reached the maximum value of these morphological parameters, respectively, listed, between

8.25 ± 2.5 and 15 ± 1.63 ; 9.75 ± 0.96 and 13.5 ± 1 ; 10.75 ± 1.26 and 14.5 ± 1.91 ; 12.75 ± 4.92 ; and 17 ± 4.32 weeks [Table S1].

In contrast, the curves showing the evolution of growth rates of these morphological parameters were sinusoidal and linear shapes [Figure 4]. Maximum fruit growth rates were reached between 3.75 ± 1.5 and 5.5 ± 1 ; 3 ± 1.63 and 5.5 ± 1 ; 4.75 ± 1.26 and 11 ± 0 ; and 5.25 ± 1.71 and 8 ± 2.83 weeks for length, diameter, volume, and fresh weight, respectively [Table S1].

The two sets of these curves showed four main safou development and ripening phases. There were successively the early putative cell division phase, putative elongation phase, pre-ripening phase, and a ripening phase. In all fruits, the putative cell division phase started from the fruit set and ended during the putative elongation phase. The duration of fruit putative elongation phase was between 9.5 ± 1 and 14.25 ± 1.71 weeks. That of pre-ripening phase was between 2 ± 2.83 and 6.5 ± 1.91 weeks. The average duration of the fruit ripening process was between 3 ± 0 and 5.25 ± 2.5 weeks [Table S1].

3.1.4. Identification of development and ripening periods as well as reproductive phenophases

In the studied population, safou flower buds emerged late in Y2 as compared to Y1. In Y1, flower buds emerged on 92.86% of the trees in January and 7.14% in February; in Y2, flower buds emerged on 80% of the trees in February, with the rest emerging in January (10%) and March (10%) [Table S2].

A significant difference was observed between Y1 and Y2 for the climatic conditions that occurred during some phenological and developmental phases [Figure 5]: Average temperature and cumulative temperature between floral buds and ripening onset ($P < 0.05$); average temperature between floral bud emergence and the end of fruit ripening ($P < 0.05$); average temperature and cumulative temperature between floral bud emergence and the end of elongation ($P < 0.05$);

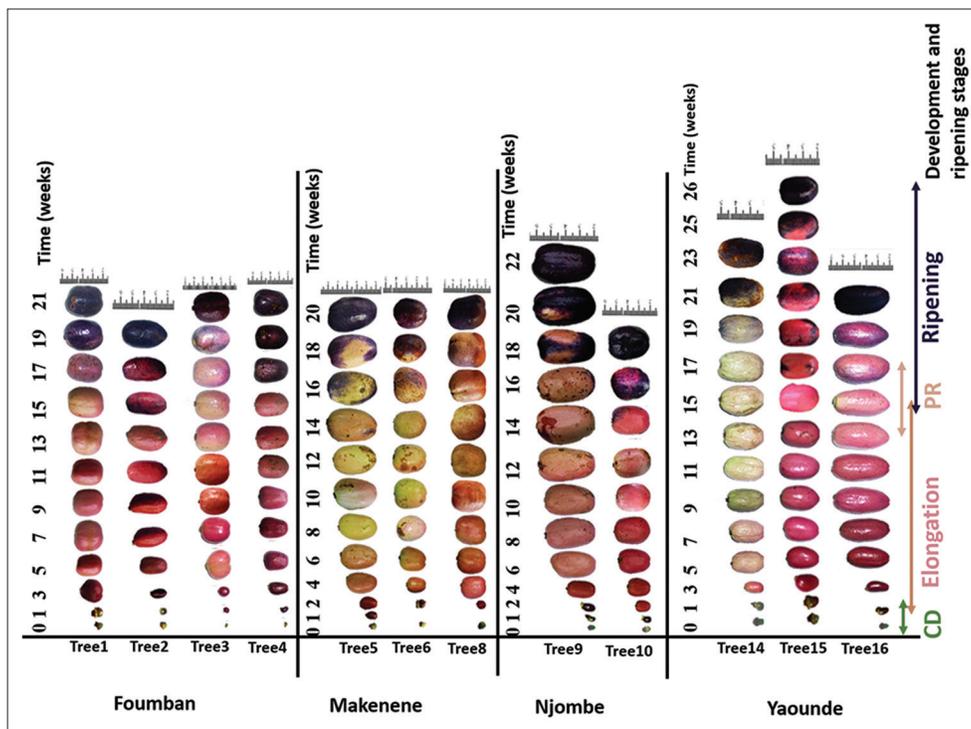


Figure 2: Developmental and ripening stages of *Dacryodes edulis* fruits from different agro-ecological zones

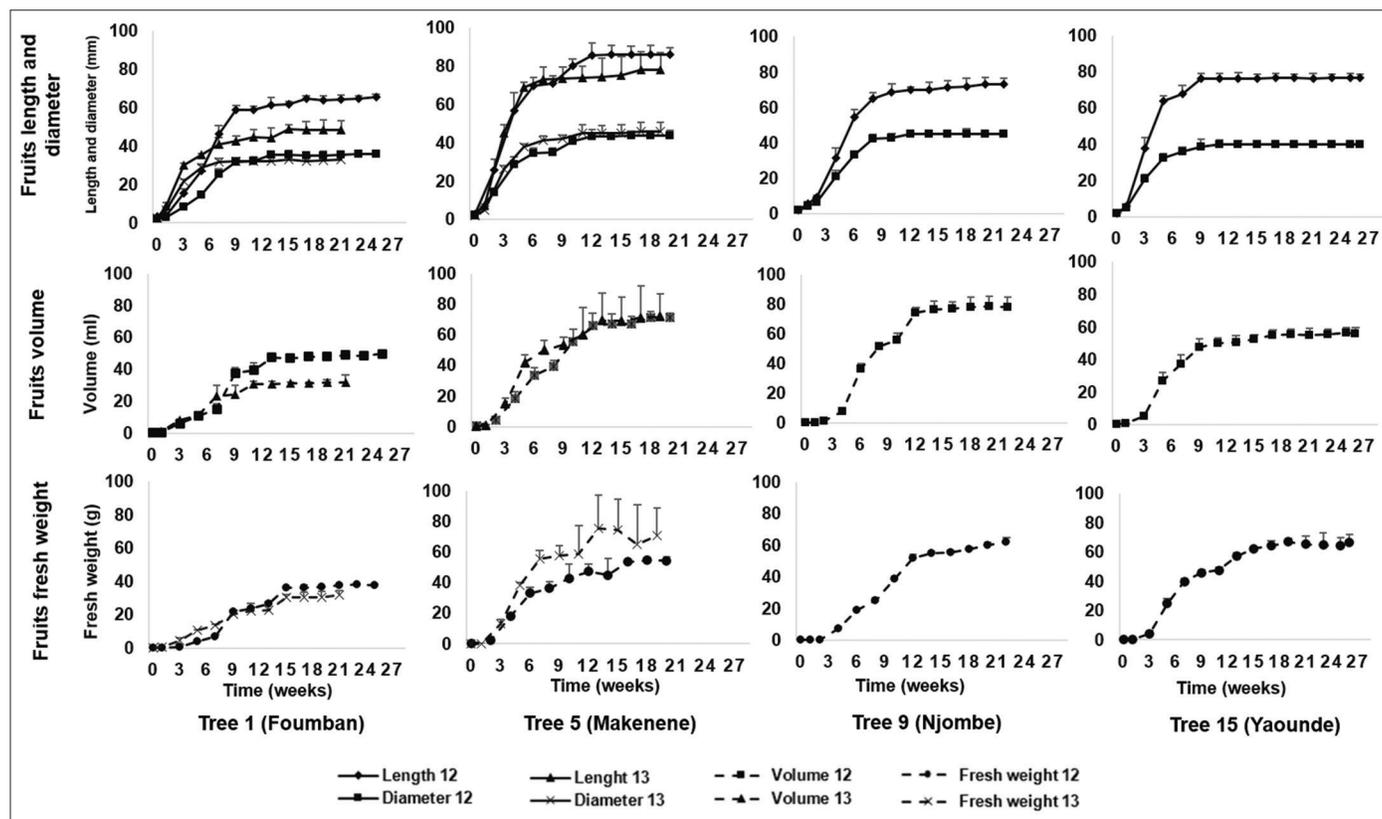


Figure 3: Morphological characteristics of *Dacryodes edulis* fruits collected at Fouban (AEZ III), Makenene (AEZ V), Njombe (AEZ IV), and Yaoude (AEZ V) in 2012 and 2013

and cumulative temperature between floral bud emergence and the end of ripening ($P < 0.01$). Significant differences were also observed between Y1 and Y2 for: time to highest fruit length growth rate

($P < 0.05$); time to highest fruit diameter growth rate ($P < 0.01$); time to highest fruit volume growth rate ($P < 0.05$); and time to highest length value ($P < 0.05$) [Table 2].

Table 1: Morphological characteristics of mature average-sized *Dacryodes edulis* fruits from the four study sites in 2012 (Y1) and 2013 (Y2)

Year	Localities (AEZ)	Tree number	Length	Diameter	Volume	Fresh weight	Color	Form	Epidermis	Tree age
			mm		cm ³	g				Year
Y1	Foumban (III)	1	65.5±1.4 ^e	35.8±1.2 ^{c,d}	49.7±0.8 ^{b,c}	37.9±0.7 ^{a,b}	Dark blue	Sp	Smooth	10
		2	70.0±1.7 ^{d,e}	28.0±0.8 ^a	44.8±2.9 ^b	35.9±1.1 ^a	Dark blue	El	Smooth	40
		3	56.2±2.1 ^b	36.3±2.0 ^d	47.8±1.8 ^{b,c}	35.6±1.0 ^a	Dark blue	Sp	Smooth	10
		4	64.6±2.0 ^e	33.0±1.4 ^b	49.0±1.7 ^{b,c}	39.0±2.3 ^{a,b}	Dark blue	Ob	Smooth	10
	Makenene (V)	5	85.8±3.7 ^{h,i}	43.7±2.8 ^{h,i}	71.0±3.2 ^{f,g,h}	54.5±2.4 ^{c,d}	Blue	El	Smooth	8
		6	65.0±1.9 ^e	41.9±1.4 ^{g,h}	48.0±6.3 ^{b,c}	61.0±9.8 ^{d,e,f}	Blue	Sp	Rough	20
		7	81.6±2.8 ^{f,g,h}	41.6±1.3 ^{g,h}	68.3±4.9 ^{e,f,g}	70.4±11.1 ^{f,g}	Blue	El	Smooth	8
		8	81.5±1.8 ^{f,g,h}	52.1±1.9 ^m	92.5±6.9 ^{j,k}	86.8±4.0 ^h	Blue	Sp	Rough	8
	Njombe (IV)	9	73±3.4 ^e	45.0±1.8 ^{i,j,k}	78.7±6.5 ^{f,g,h,i}	62.3±2.4 ^{d,e,f}	Dark blue	Ob	Smooth	15
		10	66.6±3.8 ^{c,d}	44.5±2.8 ^j	60.5±2.3 ^{d,e}	65.8±8.5 ^{e,f,g}	Dark blue	Ob	Smooth	15
		11	nd	nd	nd	nd	nd		nd	nd
		12	nd	nd	nd	nd	nd		nd	nd
	Yaounde (V)	13	82.9±4.2 ^{g,h}	39.4±1.9 ^{f,g}	79.7±12 ^{g,h,i}	61.7±4.9 ^{d,e,f}	Dark blue	Ov	Smooth	Unknown
		14	80.4±2.3 ^{f,g}	48.6±1.8 ^l	85.0±10 ^{i,j,k}	83.1±2.7 ^h	Blue	Ob	Rough	>20
		15	76.6±2.3 ^f	40.1±1.4 ^{f,g}	56.7± 3.7 ^{c,d}	64.1±5.9 ^{e,f,g}	Dark blue	Ob	Smooth	7
		16	89±4.7 ⁱ	36.8±3.3 ^d	67.5±8.2 ^{e,f}	57.5±5.3 ^{d,e}	Blue	El	Smooth	>20
Y2	Foumban (III)	1	48.4±4.6 ^a	32.8±3.0 ^b	31.8±4.5 ^a	31.9±2.7 ^a	Dark blue	Sp	Smooth	11
		2	77.4±5.9 ^f	33.6±0.7 ^{b,c}	69.7±4.9 ^{e,f,g}	46.4±4.7 ^{b,c}	Dark blue	Sp	Smooth	41
		3	59.3±2.5 ^b	33.6±1.1 ^{b,c}	50.8±1.7 ^{b,c,d}	40.3±3.7 ^{a,b}	Dark blue	Sp	Smooth	11
		4	69.5±3.5 ^{d,e}	37.4±1.8 ^{d,e}	55.8±3.7 ^{c,d}	52.0±3.8 ^{c,d}	Dark blue	Ob	Smooth	11
	Makenene (V)	5	78.0±9.1 ^{f,g}	45.8±4.8 ^{i,j,k}	71.8±14.8 ^{f,g,h}	70.6±18.0 ^{f,g}	Blue	El	Smooth	9
		6	71.5±2.7 ^e	46.8±1.4 ^{j,k,l}	71.7±6.5 ^{f,g,h}	70.0±2.9 ^{f,g}	Blue	Sp	Rough	21
		7	77.0±3.7 ^f	39.9±1.3 ^{e,f,g}	60.5±2.1 ^{d,e}	54.1±5.1 ^{c,d}	Blue	El	Smooth	9
		8	71.6±5.5 ^e	47.3±3.3 ^{k,l}	89.9±3.8 ^{j,k}	84.7±2.5 ^h	Blue	Sp	Rough	9
Yaounde (V)	13	81.2±2.3 ^{f,g,h}	38±1.2 ^{d,e,f}	81.7±6.8 ^{h,i,j}	58.45±2.8 ^{d,e}	Dark blue	Ov	Smooth	Unknown	
	14	81.3±2.1 ^{f,g,h}	45±1.4 ^{i,j,k}	78.7±5 ^{g,h,i}	73±5.0 ^g	Blue	Ob	Rough	>20	
	15	nd	nd	nd	nd	nd		nd	nd	
	16	nd	nd	nd	nd	nd		nd	nd	

nd: Not determined, Sp: Spheroidal, El: Ellipsoidal, Ob: Obovate, Ov: Ovate, For each parameter measured, mean±standard deviations (based on measurements of 10 fruits) followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level

Meanwhile, the delay in the date of flower bud emergence led to an overall delay in harvest date (end of ripening) from June to July (for Tree 2, Tree 5, Tree 6, Tree 7, Tree 8) and from early July to late July (Tree 3) or from late July to early August (for Tree 13 and Tree 14) [Tables S2].

3.1.5. Relationships between fruit development and ripening phases, phenophases, and measured parameters

Pearson and Spearman correlation coefficients calculation [Table 3] revealed a positive correlation between (A) the time from floral bud emergence to anthesis and (B) the time from floral bud emergence to fruit set ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); between (N) the cumulative temperature during the floral bud emergence to fruit set period and A ($P < 0.01$ in Y1 and Y2), B ($P < 0.01$ in Y1 and Y2) and (M) the cumulative temperature during the floral bud emergence to anthesis period ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); between (O) the cumulative temperature during the floral bud emergence to fruit ripening onset period and (C) the time from the floral bud emergence to fruit ripening onset ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); between (P) the cumulative temperature during the floral bud emergence to late fruit ripening period and (H) the

average temperature during the floral bud emergence to fruit set period ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); between (Q) the cumulative temperature during the floral bud emergence to late fruit elongation period and (E) the time from floral bud emergence to late fruit elongation ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); between (R) the cumulative temperature for the ripening period and (G) the average temperature during the floral bud emergence to anthesis period ($P < 0.01$ in Y1 and $P < 0.05$ in Y2); between (X) the cumulative rainfall for the ripening period and (F) the time during the ripening period ($P < 0.01$ in Y1 and Y2); and between (AN) the time from fruit set to fruit ripening onset and (D) the time from the floral bud emergence to late ripening period ($P < 0.01$ in Y1 and $P < 0.05$ in Y2) [Table 3].

Predicting the values of (P) and (R) allows to predict the ripening dates. (P) being the thermal time, the regression line of (P) versus (H) postulates that knowledge of the values of (H) predicts those of (P). It is, therefore, a forecasting model estimated by the relation $(P) = a(H) + b$, that is, $(P) = 101.4(H) + 1583$ (correlation coefficient, $r = 0.97$), a highly significant relation. Similarly, the relation $(R) = c(G) - d$, that is, $(R) = 44.714 (G) - 429.04$ (correlation coefficient, $r = 0.85$)

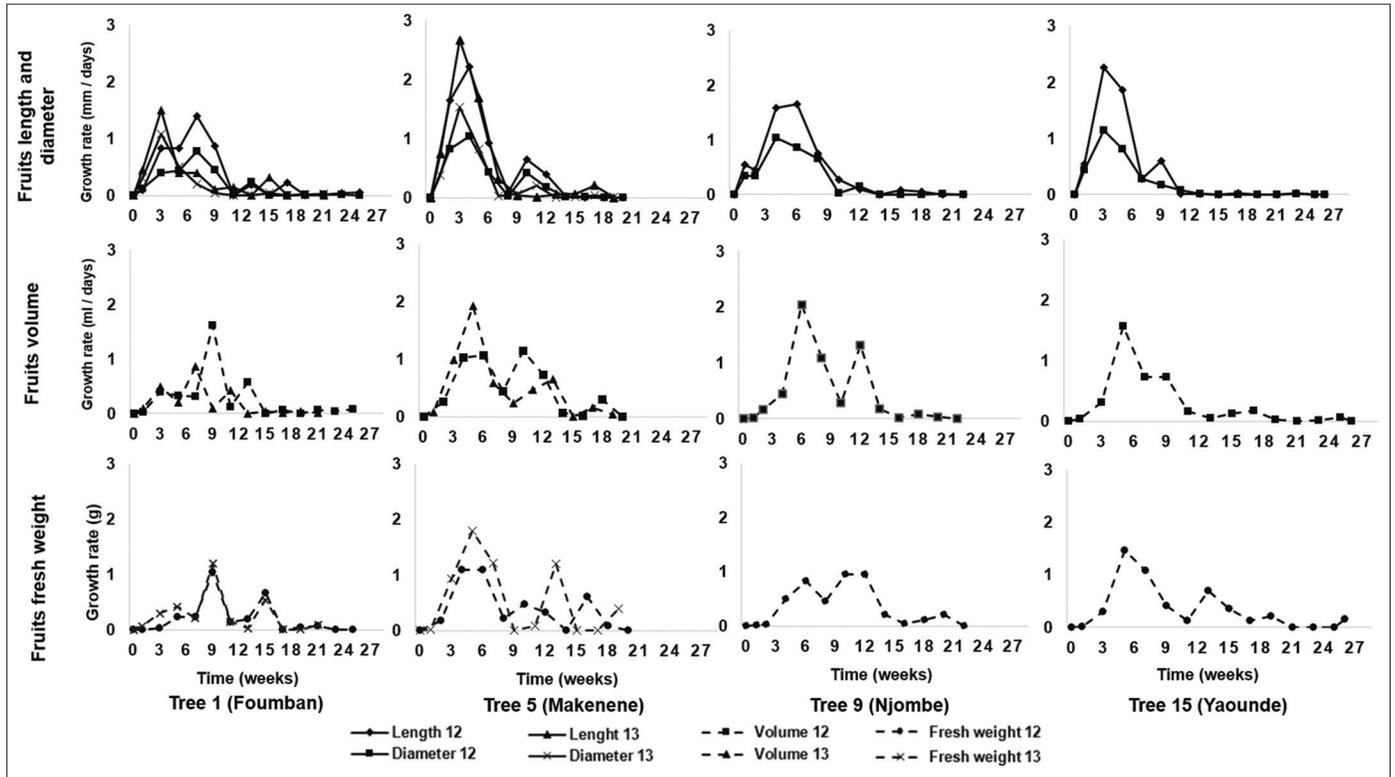


Figure 4: Growth rate of measured parameters in *Dacryodes edulis* fruits collected at Fouban (AEZ III), Makenene (AEZ: V), Njombe (AEZ IV), and Yaounde (AEZ V) in 2012 and 2013

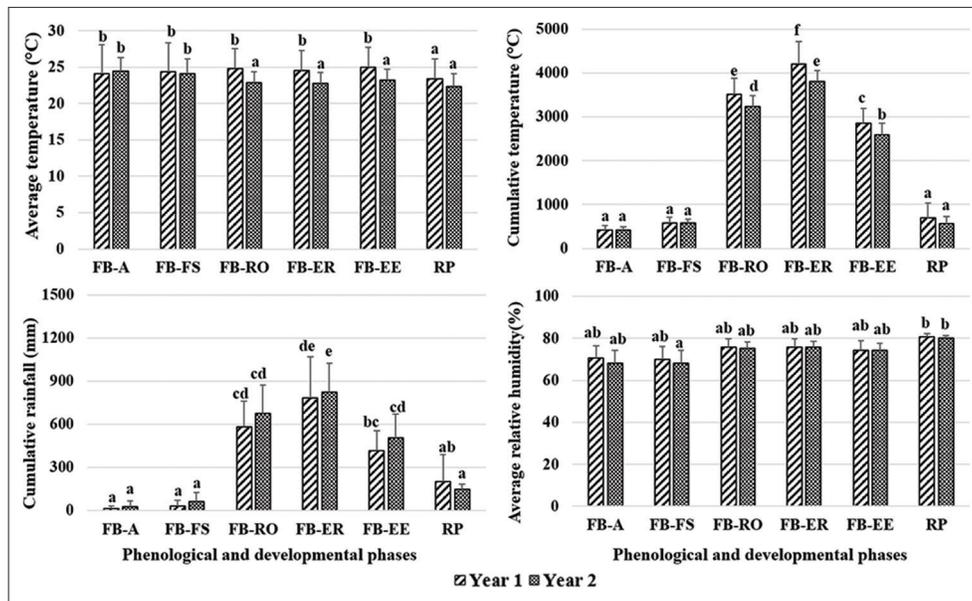


Figure 5: Comparison of climatic parameters recorded during the different phenological and developmental phases in two consecutive *Dacryodes edulis* fruits production seasons. FB-A: Floral bud emergence and anthesis, FB-FS: Floral bud emergence and fruit set, FB-RO: Floral bud emergence and ripening onset, FB-ER: Floral bud emergence and end of ripening, FB-EE: Floral bud emergence and end of elongation, RP: Ripening period. The bars bearing the same letter are not significantly different at 5% probability level

obtained from the regression line of (R) versus (G) postulates that knowledge of the values of (G) allows to predict those of (R).

The Pearson and Spearman correlation coefficients revealed a negative correlation between (AM) the time during the fruit set to end

of ripening period and (J) average temperature during the floral bud emergence to end of ripening period ($P < 0.05$ in Y1 and $P < 0.01$ in Y2); between AN and (I) the average temperature during the floral bud emergence to ripening onset period ($P < 0.01$ in Y1 and Y2) and J ($P < 0.01$ in Y1 and $P < 0.05$ in Y2).

Table 2: Comparison of time recorded during the different phenological and developmental phases in the two consecutive *Dacryodes edulis* fruits production seasons

Parameters	Y1	Y2
Time of vegetative growth between 2 consecutive production seasons (days)	nd	198.25±24.05
Time between floral bud emergence and anthesis (days)	17.06±3.59 ^a	16.92±3.09 ^a
Time between floral bud emergence and fruit - set (days)	24.06±3.59 ^a	23.92±3.09 ^a
Time between floral bud emergence and ripening onset (days)	143.94±20.6 ^a	141.17±9.16 ^a
Time between floral bud emergence and end of ripening (days)	172.38±19.44 ^a	166.83±7.6 ^a
Time between floral bud emergence and end of elongation (days)	115.5±15.12 ^a	112.00±8.85 ^a
Ripening time (days)	29.31±13.09 ^a	25.67±6.92 ^a
Time to highest fruit length growth rate (days)	84.88±17.31 ^b	70.58±12.58 ^a
Time to highest fruit diameter growth rate (days)	32.38±7.61 ^b	22.75±7.29 ^a
Time to highest fruit volume growth rate (days)	46.38±11.10 ^a	58.92±17.42 ^b
Time to highest fresh fruit weight growth rate (days)	49.88±20.11 ^a	40.25±11.75 ^a
Time to highest fruit length value (days)	84.88±17.31 ^b	70.58±12.38 ^a
Time to highest fruit diameter value (days)	79.63±15.52 ^a	82.25±11.75 ^a
Time to highest fruit volume value (days)	89.25±13.4 ^a	88.08±9.38 ^a
Time to highest fruit fresh weight value (days)	115.5±23.43 ^a	103.25±19.15 ^a
Time between fruit set and end of ripening (days)	148.31±17.75 ^a	140.58±5.97 ^a
Time between fruit set and ripening onset (days)	119.00±17.71 ^a	114.92±6.5 ^a

nd: Not determined, for each parameter measured, mean±standard deviations followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level

4. DISCUSSION

D. edulis fruit maturation and ripening indexes are not clearly defined and the role of climate in the prediction of ripening time has not been assessed. At the target sites, it was found that the shortest time between fruit set and fruit ripening was 18 weeks (Makenene and Njombe in Y1), but this period was sometimes as long as even 26 weeks (Yaounde Y1). This period, therefore, did not depend on the study site or the fruit size and could vary between years. During this period, safou fruit development and ripening could be divided into four major phases, respectively, putative cell division, putative elongation, pre-ripening (phase defined as the time from no change in fruit growth to fruit color change or start of darkening), and ripening (time of fruit darkening) phases. The putative cell division phase began at fruit set and continued during the elongation phase. The putative fruit elongation phase began 1–2 weeks after the onset of cell division and the duration was between 9.5 and 14.25 weeks in Y1 and 11–12 in Y2. The maximum growth rate of all of the parameters studied was reached during this elongation phase and fruits from Makenene and Yaounde

had the highest maximum growth rates, which were reached earlier after fruit set compared to fruits from Fouban and Njombe. That of pre-ripening phase was between 2–6.5 and 3–5 weeks (respectively in Y1 and Y2). However, the duration of the fruit ripening process was on average 3–5.25 weeks in Y1 and 3–4 weeks in Y2. The time of each phase, therefore, sometimes varied between the studied trees and between years in the same tree, suggesting that there was high variability between *D. edulis* fruits, including those from the same AEZ. These findings were in accordance with those of previous studies showing that apparently homogeneous groups may exhibit considerable variations [2].

The fruit set-to-pre-ripening period ranged from 14 weeks (Makenene (AEZ V) in Y1 and Y2, Njombe (AEZ IV) in Y1) to 23 weeks (Fouban (AEZ III) in Y1), which was higher than the period reported in a previous study by Kengue [15] in Yaounde (AEZ V). Before the ripening phase, immature fruits changed from green to red and then to pink. In this study, some immature fruits turned white before starting to take the color of the ripe fruit (14.3% in Y1 and 70% in Y2), while others did not. As anthocyanins are the pigments responsible for the red color in plant tissues [16], we suggest that these compounds degenerate and enzymes responsible of their synthesis are down-regulated before the synthesis of black or blue pigments. Some previous authors showed that immature pink safou gradually whitened before taking on the characteristic color of ripe fruits [7,17].

During *D. edulis* fruits development and ripening, there was no significant difference between time from floral bud emergence and end of ripening between Y1 and Y2, although the average temperature during this period and the thermal time were significantly higher in the 1st year. This is due to the fact that average temperature during floral bud emergence to anthesis remained non-significantly different between Y1 and Y2. Previous studies showed that the high temperatures after flowering accelerated the rate of their phenology, reduced the development time of fruits, accelerated their growth, and thus advancing the harvest date [18,19].

Our results also showed that, within a given AEZ, the morphological parameters of safou fruits from the same tree varied significantly between years. The values of these parameters did not necessarily decrease with the age of the tree. This could have been due to the availability of minerals (soil-borne potassium, calcium, nitrogen, and phosphorus), which are known for their beneficial effects on fruit growth [20,21] and/or their uptake by trees [22].

Correlations between the different parameters (dates of flowering, fruit set, fruit elongation, ripening onset, end of fruit ripening, values of temperature, rainfall, and average relative humidity) showed that it was possible to predict the chronology of certain reproductive phenophases and consequently the succession of development stages (anthesis, fruit set, end of elongation, ripening onset, and end of ripening). Gordo and Sanz [23], Grab and Craparo [24], and Wang *et al.* [25] already showed that temperature was one of the most important factors with regard to plant phenology. These correlations confirmed that the cumulative temperature to complete safou fruit ripening (thermal time) could be predicted on the basis of the value of the average temperature between floral buds and fruit set. Similarly, knowing the average temperature between floral bud emergence and anthesis can help to predict the temperature that the fruit will need to cumulate during the ripening phase. These results can thus be exploited for various purposes such as controlling the effects of climate change on safou fruit development and ripening or developing predictive models of the succession of these phenophases. This could facilitate the prediction of harvest dates

Table 3: Bilateral correlation between the chronology of the appearance of phenophases, the morphological and climatic parameters in Y1 and Y2

	A		B		C		D		E		F		G		H		I		J		M		P		
	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	Y1	Y2	
B	Pe.	1,000**	1,000**	1	1																				
	Spe.	1,000**	1,000**	1	1																				
N	Pe.	.087**	.854**	.687**	.854**	-.142	0.278	0.162	-.004	-.504*	-.403	0.348	-.642*	.715**	.584*	.702**	.606*	.545*	.581*	.543*	.621*	.592**	.596**		
	Spe.	.703**	.861**	.703**	.861**	-.005	0.39	0.223	-.121	-.548*	-.338	0.384	-.564	.542*	0.234	.551*	0.343	0.315	0.385	0.247	0.527	.582**	.598**		
O	Pe.	0.399	0.333	0.399	0.333	.538*	.569	.530*	0.095	-.015	0.067	-.056	-.508	0.366	.693*	0.362	.727**	0.297	0.508	0.361	.585*	.498*	0.546		
	Spe.	0.397	0.32	0.397	0.32	.647**	.632*	.654**	-.066	-.144	0.119	-.123	-.444	0.115	.662*	0.129	.689*	-.019	0.442	0.01	0.545	0.335	.662*		
P	Pe.	0.33	-.051	0.33	-.051	0.115	0.121	.546*	-.054	-.411	0.183	.609*	0.094	.612*	.781**	.611*	.793**	.554*	.675*	.539*	.720**	.608*	0.218	1	1
	Spe.	0.37	0.074	0.37	0.074	0.125	0.204	.531*	-.299	-.424	0.189	0.497	0.011	.582*	.376**	.627**	.303**	0.403	.327	.809**	.645**	0.535	1	1	
Q	Pe.	-.158	-.21	-.158	-.21	-.275	-.116	-.302	-.198	.553*	.746**	-.116	0.158	0.299	0.516	0.296	0.474	0.464	0.569	0.476	.578*	-.013	-.024	0.121	.653*
	Spe.	-.205	-.172	-.205	-.172	-.331	0.161	-.278	-.25	.606*	.767**	-.107	0.161	0.239	0.541	0.212	0.42	0.373	0.529	0.448	0.537	-.097	0.067	0.186	.622*
R	Pe.	0.06	-.607*	0.06	-.607*	-.403	-.696*	0.25	-.23	-.453	0.2	.973**	.954**	.513*	0.154	.517*	0.119	.503*	0.277	0.476	0.228	0.265	-.515	.692**	0.342
	Spe.	0.014	-.595*	0.014	-.595*	-.517*	-.385	0.063	-.17	-.481	0.286	.929**	.842**	.732**	.597*	.756**	0.571	.586*	0.48	0.429	0.298	.586*	-.283	.612*	0.469
X	Pe.	-.426	-.718**	-.426	-.718**	-.203	-.266	0.146	0.146	-.152	0.224	.565*	.836**	0.255	-.158	0.263	-.153	0.387	-.235	0.364	-.248	-.214	-.734**	0.481	0.197
	Spe.	-.426	-.744**	-.426	-.744**	-.216	-.215	0.261	0.17	-.006	0.363	.687**	.842**	0.217	0.283	0.239	0.23	0.11	-.018	-.006	-.187	-.254	-.569	0.283	0.098
AM	Pe.	0.385	0.103	0.395	0.103	.762**	0.169	.886**	0.372	0.055	-.062	0.872	-.132	-.323	-.725**	-.323	-.709**	-.387	-.783**	-.404	-.788**	0.125	-.163	.532*	-.832**
	Spe.	0.387	0.109	0.387	0.109	.750**	0.102	.979**	0.495	-.127	-.124	0.291	-.15	-.354	-.846**	-.215	-.868**	-.46	-.786**	-.557*	-.835**	0.121	-.353	0.494	-.882**
AN	Pe.	0.369	0.149	0.369	0.149	.985**	.888**	.721**	0.519	0.354	0.17	-.366	-.605*	-.564*	-.412	-.567*	-.355	-.609*	-.660*	-.603*	-.594*	-.107	-.011	0.083	-.197
	Spe.	0.333	0.129	0.333	0.129	.980**	.780**	.723**	.593	0.128	0.175	-.421	-.548	-.572*	-.424	-.551*	-.41	-.676**	-.764**	-.632**	-.610*	-.131	-.049	0.076	-.276
AS	Pe.	-.218	-.239	-.218	-.239	0.443	0.04	0.241	0.243	.621*	0.125	-.219	0.213	-.913**	-.979**	-.910**	-.974**	-.816**	-.906**	-.818**	-.940**	-.716**	-.574	-.546*	-.765**
	Spe.	-.218	-.239	-.218	-.239	0.284	-.132	0.19	0.429	.571*	0.133	-.203	0.246	-.758**	-.825**	-.758**	-.824**	-.753**	-.824**	-.753**	-.825**	-.695**	-.619*	-.564*	-.825**

(A) Time from floral bud emergence to anthesis, (B) time from floral bud emergence to fruit set, (C) time from floral bud emergence to fruit ripening onset, (D) time from floral bud emergence to late fruit ripening, (E) time from floral bud emergence to late fruit elongation, (F) time during the fruit ripening period, (G) average temperature during the floral bud emergence to anthesis period, (H) average temperature during the floral bud emergence to fruit set period, (I) average temperature during the floral bud emergence to fruit ripening onset period, (J) average temperature during the floral bud emergence and late fruit ripening period, (M) cumulative temperature during the floral bud emergence to anthesis period, (N) cumulative temperature during the floral bud emergence to fruit set period, (O) cumulative temperature during the floral bud emergence to fruit ripening onset period, (P) cumulative temperature during the floral bud emergence to late fruit ripening period, (Q) cumulative temperature during the floral bud emergence to late fruit elongation period, (R) cumulative temperature during the fruit ripening period, (X) cumulative rainfall during the fruit ripening period, (AM) time during the fruit set to fruit ripening period, (AN) time during the fruit set to fruit ripening onset period. (AS) Month of maximum temperature, Pe: Pearson, Spe: Spearman, only the comparisons in which the Spearman's significance was greater than or equal to that of Pearson during Y1 and Y2 were considered significant, **Correlation significant at the 0.01 level, *Correlation significant at the 0.05 level

to avoid marketing highly perishable safou fruit and to determine the ideal agronomic intervention period.

5. CONCLUSION

Under conditions of this study, based on the targeted morphological parameters (i.e., fruit color, diameter, length and volume), there was high morphological variability in *D. edulis* fruits depending on the year of investigation. Four phases of fruit development and ripening were determined during the fruit set-to-ripening period, despite the high species heterogeneity. Knowing the average temperature during the floral bud emergence to fruit set period can help predicting the cumulative temperature necessary from flower bud emergence to complete safou ripening. Similarly, the average ambient temperature during the floral bud emergence to anthesis period can help to determine the cumulated temperature required by the fruit during the ripening phase. These results will help farmers to determine accurately the best periods for fruit harvest and sale to enhance the safou marketability while knowing that predictions of plant phenology may also depend on water availability that was not considered in this study.

6. ACKNOWLEDGMENT

The authors would like to thank Mrs. Clovis Gamaleu, Justin Lowe, and Aliyou Nsangou for their technical assistance while also providing us with the safou trees that were used in this study.

7. AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors made substantial contributions to conception and design, acquisition of data, or analysis and interpretation of data; took part in drafting the article or revising it critically for important intellectual

content; agreed to submit to the current journal; gave final approval of the version to be published; and agree to be accountable for all aspects of the work.

8. FUNDING

There is no funding to report.

9. CONFLICTS OF INTEREST

The authors report no conflicts of interest in this work.

10. ETHICAL APPROVALS

This study does not involve the use of animals or human subjects.

REFERENCES

1. Todou G. Distribution, Adaptation Environnementale et Diversité Génétique de *Dacryodes buettneri* (Engl.) H.J. Lam et *Dacryodes edulis* G. Don H.J. Lam (Burséracées) en Afrique Centrale. Thèse de Doctorat. Yaoundé, Cameroun: Université de Yaoundé I; 2015. p. 130.
2. Kadji BR, Kone FM, Sika AE, Dabonne S. Physico-chemical properties of safou (*Dacryodes edulis*) fruits grown in Côte d'Ivoire. J Appl Biosci 2016;105:10103-10.
3. Ondo-Azi AS, Ella Missang C, Nsikabaka S, Silou T, Chalchat JC. Variation in physicochemical and morphological characteristics of safou (*Dacryodes edulis* (G. Don) H. J. Lam) fruits: Classification and identification of elite trees for industrial exploitation. J Food Agric Environ 2014;12:212-7.
4. Mbofung CM, Silou T, Mouaragadja I. Chemical characterisation of safou (*Dacryodes edulis*) and evaluation of its potential as an ingredient in nutritious biscuits. For Trees Livelihoods 2002;12:105-17.

5. Ndindeng SA, Ambang Z, Woin N, Ngome AF, Njebu AS, Mapiemfu-Lamaré D, *et al.* Valorization of *Dacryodes edulis* fruit (safou) through improved drying procedures, packaging and processing. *Front Sci* 2012;2:250-5.
6. Iloamaeke IM, Onuigbo CC, Umedum LN, Umeobika CU, Oforah PU. Production and characterization of biodiesel from the seed of *Dacryodes edulis*. *Int J Curr Res* 2016;8:25230-4.
7. Ndindeng SA, Talle, Bigoga J, Kengue J, Boffa JM. Predictors of organoleptic quality of boiled and dried pulp of safou (*Dacryodes edulis*) and the shelf life of its fresh fruits. *Fruits* 2012;67:127-36.
8. Oluwatooyin FO, Kudirat TS, Olubukola VO. Potential of African pear (*Dacryodes edulis*) as an ingredient in plantain-based composite cookies. *J Nutr Food Sci* 2010;40:39-48.
9. Youmbi E, Mbeuyo M, Tchinda ND, Amougou A. Physico-chemical characterisation and classification of fruits of *Dacryodes edulis* from the major agro-ecological zones of Cameroon. *Fruits* 2010;65:355-65.
10. Tchinda ND, Wanjala BW, Muchugi A, Fotso F, Nzweundjl G, Ndoumou DO, *et al.* Genetic diversity and gene flow revealed by microsatellite DNA markers in some accessions of African Plum (*Dacryodes edulis*) in Cameroon. *Afr J Biotechnol* 2016;15:511-7.
11. Berteaux D, Réale D, McAdam AG, Boutin S. Keeping pace with fast climate change: Can arctic life count on evolution? *Integr Comp Biol* 2004;44:140-51.
12. Park I, Jones A, Mazer SJ. PhenoForecaster: A software package for the prediction of flowering phenology. *Appl Plant Sci* 2019;7:e01230.
13. Kana JR, Gnonlonfin BG, Harvey J, Wainaina J, Wanjuki I, Skilton RA, *et al.* Assessment of aflatoxin contamination of maize, peanut meal and poultry feed mixtures from different agroecological zones in Cameroon. *Toxins (Basel)* 2013;5:884-94.
14. Hughes SW. Archimedes revisited: A faster, better, cheaper method of accurately measuring the volume of small objects. *Phys Educ* 2005;40:468-74.
15. Kengue J. Le Safoutier (*Dacryodes edulis* (G. Don H.J. Lam). Premières Données sur la Morphologie et la Biologie D'une Burcéracée Fruitière et Oléifère D'origine Africaine. Thèse de Doctorat. Yaoundé, Cameroun: Université de Yaoundé I; 1990. p. 154.
16. Sugiura T, Ogawa H, Fukuda N, Moriguchi T. Changes in the taste and textural attributes of apples in response to climate change. *Sci Rep* 2013;3:2418.
17. Anegbah PO, Ukafor V, Usoro C, Tchoundjeu Z, Leakey RR, Schreckenberg K. Domestication of *Dacryodes edulis*: 1. Phenotypic variation of fruit traits from 100 trees in Southeast Nigeria. *New For (Dordr)* 2005;29:149-60.
18. Day K, Lopez G, DeJong TM. Using growing degree hours accumulated thirty days after bloom to predict peach and nectarine harvest date. *Acta Hort* 2008;803:163-7.
19. Impa SM, Vennapusa AR, Bheemanahalli R, Sabela D, Boyle D, Walia H, *et al.* High night temperature induced changes in grain starch metabolism alters starch, protein, and lipid accumulation in winter wheat. *Plant Cell Environ* 2020;43:431-47.
20. Husain A, Muhammad S, Sikandar H, Rizwan U, Muhammad A, Abbas J, *et al.* Growth, yield and fruit quality of strawberry (*Fragaria ananasa* Dutch) under different phosphorus levels. *Res Agric* 2017;2:19.
21. Brunetto G, De Melo GW, Toselli M, Quartieri M, Tagliavini M. The role of mineral nutrition on yields and fruit quality in grapevine, pear and apple. *Rev Bras Frutic* 2015;37:1089-104.
22. Theron K. Size matters: Factors influencing fruit size in pear. *Acta Hort* 2011;909:545-55.
23. Gordo O, Sanz JJ. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Glob Change Biol* 2010;16:1082-106.
24. Grab S, Craparo A. Advance of apple and pear tree full bloom dates in response to climate change in the Southwestern Cape, South Africa: 1973-2009. *Agric For Meteorol* 2011;151:406-13.
25. Wang HJ, Ge QS, Rutishauser T, Dai YX, Dai JH. Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change. *Sci Rep* 2015;5:8833.

How to cite this article:

Mpemboura NS, Tonfack LB, Mbeguie-A-Mbeguie D, Temegne NC, Ntsomboh-Ntsefong G, Youmbi E. African plum (*Dacryodes edulis* [G. Don] H.J. Lam) fruit development indexes clearly defined and phenophases correlated with temperature in the tropics. *J App Biol Biotech.* 2021;9(1):47-57. DOI: 10.7324/JABB.2021.9107

SUPPLEMENTARY

Table S1: Reference periods for morphological changes in some parameters during safou development studied in Cameroon, 2012 (Y1) and 2013 (Y2)

Years and locality	Development				Length			Diameter			Volume			Fresh weight	
	Time PECD (weeks)	Time PE (weeks)	Time PR (weeks)	Time R (weeks)	S-HL (weeks)	S-HLGR (weeks)	S-HD (weeks)	S-HDGR (weeks)	S-HV (weeks)	S-HVGR (weeks)	S-HW (weeks)	S-HWGR (weeks)	Fresh weight (weeks)	S-HWGR (weeks)	
Y1															
Foumban	>1	14.25±1.71 ^b	3.5±4.12 ^a	3.5±1 ^a	15±1.63 ^b	5.5±1 ^a	13.5±1 ^a	5.5±1 ^b	14.5±1.91 ^a	8±2 ^{b,c}	17±4.32 ^{ab}	8±1.15 ^a			
Makenene	>1	12±0 ^{ab}	3.5±0 ^a	3±0 ^a	11.75±1.71 ^a	4.25±0.5 ^a	11.25±0.96 ^a	4.25±0.5 ^{ab}	12.75±1.5 ^a	5.75±1.26 ^{ab}	14.25±1.71 ^{ab}	7.25±5.25 ^a			
Njombe	<1	12±1.41 ^{ab}	2±2.83 ^a	5±1.41 ^a	12±2.83 ^a	5±1.41 ^a	11±4.24 ^a	5±1.41 ^{ab}	13±1.41 ^a	7±1.41 ^{ab,c}	20±2.83 ^b	8±2.83 ^a			
Yaounde	>1	9.5±1 ^a	6.5±1.91 ^a	5.25±2.5 ^a	9.75±0.96 ^a	3.75±0.96 ^a	9.75±0.96 ^a	3.25±1.26 ^a	10.75±1.26 ^a	5.75±0.96 ^{ab}	14.75±1.26 ^{ab}	5.25±0.5 ^a			
Y2															
Foumban	<1	12±0 ^{ab}	4±1.63 ^a	4±0 ^a	11±1.63 ^a	4±1.15 ^a	11.5±3 ^a	3±1.63 ^a	12.5±1.91 ^a	9±2.31 ^c	16.5±1.91 ^{ab}	7±1.63 ^a			
Makenene	>1	11±2.71 ^{ab}	3±2.58 ^a	4±1.63 ^a	8.25±2.5 ^a	3.75±1.5 ^a	10.75±1.26 ^a	3.75±1.5 ^{ab}	12.25±2.22 ^a	4.75±1.26 ^a	12.75±4.92 ^a	5.25±1.71 ^a			
Njombe	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd			
Yaounde	<1	12±0 ^{ab}	5±1.41 ^a	3±1.41 ^a	11±0 ^a	4±1.41 ^a	13±0 ^a	3±0 ^a	13±0 ^a	11±0 ^{cd}	15±0 ^{ab}	5±0 ^a			

PECD: Putative early cell div, PE: Putative elongation, PR: Pre-ripening, R: Ripening, S: Fruit set, HL: Highest length value, HLGR: Highest length growth rate, HD: Highest diameter value, HDGR: Highest diameter growth rate, HV: Highest volume value, HVGR: Highest volume growth rate, HW: Highest fresh weight value, HWGR: Highest fresh weight growth rate, Nd: Not determined

Table S2: Reference dates for the development of reproductive and developmental phenological stages for each *Dacryodes edulis* tree studied in Cameroon, 2012 and 2013

Trees	Date floral buds	Date anthesis	Date fruit set	Date putative elongation	Date ripening onset	Date end of ripening
Tree 1	11/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	06/06/2012	18/07/2012	01/08/2012
	06/03/2013	20/03/2013	27/03/2013	12/06/2013	24/07/2013	21/08/2013
Tree 2	18/01/2012	01/02/2012	08/02/2012	23/05/2012	23/05/2012	20/06/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	12/06/2013	26/06/2013	24/07/2013
Tree 3	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	08/06/2012	08/06/2012	06/07/2012
	30/01/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	26/06/2013	24/07/2013
Tree 4	20/01/2012	03/02/2012	10/02/2012	11/05/2012	06/07/2012	03/08/2012
	06/02/2013	20/02/2013	27/02/2013	29/05/2013	26/06/2013	24/07/2013
Tree 5	09/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	29/04/2012	14/05/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	06/05/2013	17/06/2013	15/07/2013
Tree 6	30/01/2012	13/02/2012	20/02/2012	07/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	10/06/2013	10/06/2013	22/07/2013
Tree 7	02/01/2012	23/01/2012	30/01/2012	14/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	04/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	01/07/2013	15/07/2013
Tree 8	16/01/2012	30/01/2012	06/02/2012	14/05/2012	11/06/2012	25/06/2012
	11/02/2013	25/02/2013	04/03/2013	03/06/2013	17/06/2013	15/07/2013
Tree 9	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	07/05/2012	03/06/2012	15/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Tree 10	22/01/2012	05/02/2012	12/02/2012	28/05/2012	20/05/2012	17/06/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Tree 11	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Tree 12	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Tree 13	07/02/2012	28/02/2012	06/03/2012	29/05/2012	26/06/2012	24/07/2012
	24/02/2013	17/03/2013	24/03/2013	09/06/2013	21/07/2013	04/08/2013
Tree 14	22/01/2012	12/02/2012	19/02/2012	06/05/2012	01/07/2012	29/07/2012
	03/02/2013	17/02/2013	24/02/2013	02/06/2013	07/07/2013	04/08/2013
Tree 15	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	13/05/2012	24/06/2012	26/08/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	nd
Tree 16	29/01/2012	19/02/2012	26/02/2012	29/04/2012	24/06/2012	22/07/2012
	nd	nd	nd	nd	nd	Nd

nd: not determined

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Acket S., 2015. *Implication du métabolisme carboné pour une production différentielle d'huile chez les plantes oléagineuses-Lin: modélisation des systèmes*. Thèse de Doctorat, Université de Technologie de Compiègne, 242 p.
- Addicott F.T. & Lyon J.L., 1973. Physiological ecology of abscission. *In*: Kozlowski T.T., (ed). *Shedding of Plant Parts*. Academic Press, News York and London: 85-124.
- Adra F., 2017. *Etude des effets d'une élévation de température sur la croissance et le développement du pêcher: conséquences sur la qualité des fruits*. Thèse de Doctorat, Agronomie, Université d'Avignon, 150 p.
- Agius F., González-Lamothe R., Caballero J.L., Muñoz-Blanco J., Botella MA. & Valpuesta V., 2003. Engineering increased vitamin C levels in plants by overexpression of a D-galacturonic acid reductase. *Nat. Biotechnol.*, 21: 177-181.
- Aharoni A. & O'Connell A., 2002. Gene expression analysis of strawberry achene and receptacle maturation using DNA microarrays. *J. E. B.*, 53: 2073-2087.
- Ajayi I.A. & Adesanwo O., 2009. Comparative study of the mineral element and fatty acid composition of *Dacryodes edulis* pulp and seed. *World J.Agric. Sc.*, 5 (3): 279-283.
- Ajayi I.A., Oderinde R.A., Kajogbola D.O. & Uponi J.I., 2006. Oil content and fatty acid composition of some underutilized legumes from Nigeria. *Food Chem.*, 99 (1): 115-120.
- Ajibesin K.K., 2011. *Dacryodes edulis* (G. Don) H. J. Lam: A Review on Its Medicinal, Phytochemical and Economic Properties. *Res. J. Med. Plant*, 5: 32-34.
- Akter N. & Rafiqul Islam M., 2017. Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 37 (5): 37
- Alais C., Linden G. & Miclo L., 2008. *Biochimie Alimentaire, 6^e Edition de l'abrégé*. Dunod, Paris, 272 p.
- Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Klimov V.V., Los D.A., Carpentier R. & Mohanty P., 2008. Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth. Res.*, 98: 541-550.
- Alonso A.P., Dale V.L. & Shachar-Hill Y., 2010. Understanding fatty acid synthesis in developing maize embryos using metabolic flux analysis. *Metab. Eng.*, 12: 488-497.
- Anegbeh P.O., Ukafor V., Usoro C., Tchoundjeu Z., Leakey R.R.B. & Schreckenber K., 2005. Domestication of *Dacryodes edulis*: 1. Phenotypic variation of fruit traits from 100 trees in southeast Nigeria. *New For.*, 29 (2): 149-160.

- Angeles-Núñez J.G., 2008. *Etude de la saccharose synthase dans la graine d'Arabidopsis thaliana: localisation, regulations et fonctions*. Thèse de Doctorat, Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro. Paris. Tech.), 208 p.
- Angelsen A. & Babigumira R., 2010. Quantifying the role of forests in poverty alleviation: Preliminary results from the PEN dataset. XXIII IUFRO World Congress « Forests for the Future: Sustaining Society and the Environment », IUFRO. Seoul, Korea, 23-28 August 2010.
- Ano A.A.R.R., N'dri Koffi E., Adima A.A., Kessé N'DA P. & Atchibri Anin L., 2018. Composition biochimique et phytochimique des tourteaux des fruits du safoutier (*Dacryodes edulis*) de Côte d'Ivoire. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, 12 (6): 2535-2546.
- Anonyme 1, 2008. Renforcement de la sécurité alimentaire en Afrique Centrale à travers la gestion et l'utilisation durable des produits forestiers non ligneux. GCP/RAF/398/GER. Directives sous-regionales relatives à la gestion durable des produits forestiers non ligneux d'origine végétale en Afrique Centrale. FAO/COMIFAC/GTZ, Yaoundé, 24 p.
- Anonyme 2, 2012. Plan national de développement des produits forestiers non ligneux. Ministère des Forêts et de la Faune, Yaoundé, 48 p.
- Anonyme 3, 2012. Annuaire des Statistiques du Secteur Agricole Campagnes 2009 et 2010, Agristat (N° 17), MINADER (Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural), Yaoundé, 123 p.
- Anonyme 4, 2021. Le safoutier, prune des villes, prune des champs, pour une agriculture d'avenir. IRD, Avril 2021.
- Anonyme 5, 1968. International union of pure and applied chemistry and international union of biochemistry commission on biochemical nomenclature. La nomenclature des lipides. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 50: 1363-1378.
- Anonyme 6, 1978. International union of pure and applied chemistry and international union of biochemistry commission on biochemical nomenclature. The nomenclature of lipids. *J. Lipid Res.*, 19: 114-129.
- Anonyme 7, 2018. USDA-United States Department of Agriculture, Août 2018. Oilseeds World Marker and Trade. Foreign Agricultural Service.
- Anonyme 8, 2020. Perspectives Agricoles de L'OCDE et de la FAO 2020-2029 © OCDE/FAO 2020.
- Anonyme 9, 2009. Changement climatique et agriculture, l'environnement et la sécurité alimentaire en jeu. CIRAD, Décembre 2009. 44 p.

- Anonyme 10, 2000. Zones agro-écologiques du Cameroun. IRAD, Yaoundé, 3 p.
- Antoine S., 2013. *Etude des mécanismes de l'acidification de la pulpe des agrumes en conditions d'assimilats contrastés*. Thèse de Doctorat, Université Pascal Paoli, 121 p.
- Aparicio R. & Luna G., 2002. Characterization of monovarietal virgin olive oils. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.*, 104: 614-627.
- Aparjot Kaur & Thind S.K., 2017. Total soluble sugars and starch in wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) as effected by PEG-6000 and cytokinin application. *Int. J. Trend Res. and Dev.*, 4 (4): 2394-9333.
- Arisa N.U. & Lazarus A., 2008. Production and refining of *Dacryodes edulis* “native pear” seeds oil. *Afr. J. Biotechnol.*, 7 (9): 1344-1346.
- Assah E.K., 2012. *Beyond vegetative propagation of indigenous fruit trees: Case of Dacryodes edulis (G. Don) H. J. Lam and Allanblackia floribunda Oliv.* PhD. Thesis, Ghent University, 231 p.
- Asthir B. & Bhatia S., 2014. *In vivo* studies on artificial induction of thermotolerance to detached panicles of wheat (*Triticum aestivum* L) cultivars under heat stress. *J. Food Sci. Technol.*, 51:118-123.
- Atangana A.R., Assah E., Tchoundjeu Z., Schreckenber K. & Leakey R.R.B., 2002. Biophysical characterization of *Dacryodes edulis* fruits in three markets in Cameroon. *In: Kengue J., Kapseu C. & Kayem G.J. (eds). Valorisation du safoutier et autres oléagineux non conventionnels*. Presses Universitaires d’Afrique, Yaoundé: 106-118.
- Aubreville A., 1962. *Flore du Gabon: Irvingiaceae, Simaroubaceae, Burseraceae*. Museum National d’Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, Paris, 101 p.
- Awono A., Ingram V., Schure J. & Levang P., 2013. *Guide à destination des petites moyennes entreprises pour le commerce durable de produits forestiers non ligneux en Afrique centrale*. CIFOR, Bogor, 28 p.
- Awono A., Manirakiza D. & Owona H., 2008. *Etude de base de la filière Dacryodes edulis (safou) dans les provinces du bas Congo et de Kinshasa (RDC)*. CIFOR, Bogor, 108 p.
- Awono A., Ndoye O. & Schreckenber K., 2000. Commercialisation de *Dacryodes edulis* dans la zone forestière du Cameroun. *In: Kengue J., Kapseu C. & Kayem G.J. (eds). Valorisation du safoutier et autres oléagineux non conventionnels*. Presses Universitaire d’Afrique, Yaoundé: 400-417.

- Awono A., Ndoye O., Schreckenber K., Tabuna H., Isseri F. & Temple L., 2002. *Production and marketing of safou (Dacryodes edulis) in Cameroon and internationally: Market development issues*. FAO, Rome, 232 p.
- Azzi L., Deluche C., Gévaudant F., Frangne N., Delmas F., Hernould M. & Chevalier C., 2015. Fruit growth-related genes in tomato. *J. Exp. Bot.*, 66: 1075-1086.
- Bachelier G. & Gavinelli R., 1966. Dosage global des glucides du sol par les methodes colorimétriques à l'antrone et à l'orcinol. *Cah. ORSTOM/Série Pédologie*, 4 (3): 97-103.
- Bao X., Katz S., Pollard M.R. & Ohlrogge J.B., 2002. Carbocyclic fatty acids in plants: biochemical and genetic characterization of cyclopropane fatty acid synthesis of *Sterculia foetida*. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99: 7172-7177.
- Barika C., 2004. Le safou: café de demain. *Le paysan*, 4: 1-4.
- Basson C.E., Groenewald J-H., Kossmann J., Cronjé C. & Bauer R., 2010. Sugar and acid-related quality attributes and enzyme activities in strawberry fruits: Invertase is the main sucrose hydrolysing enzyme. *Food Chem.*, 121: 1156-1162.
- Bates P.D, Stymne S. & Ohlrogge J., 2013. Biochemical pathways in seed oil synthesis. *Cur. Op. Plant Biol.*, 16: 358-364.
- Baud S. & Lepiniec L., 2010. Physiological and developmental regulation of seed oil production. *Prog. Lipid Res.*, 49: 235-249.
- Beauvoit B., Belouah I., Bertin N., Belmys Cakpo C., Colombié S., Dai Z., Gautier H., Genard M., Moing A., Roch L., Vercambre G. & Gibon Y., 2018. Putting primary metabolism into perspective to obtain better fruits. *Annals Bot.*, 122: 1-21.
- Ben-Arie R., Kislev N. & Frenkel C., 1979. Ultrastructural changes in the cell walls of ripening apple and pear fruit. *Plant Physiol.*, 64: 197-202.
- Berry J. & Björkman O., 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31: 491-543.
- Berteaux D., Reale D., McAdam A.G. & Boutin S., 2004. Keeping pace with fast climate change: Can arctic life count on evolution? *Int. Comp. Biol.*, 44: 140-151.
- Berüter J., 1985. Sugar accumulation and changes in the activities of related enzymes during development of the apple fruit. *J. Plant Physiol.*, 121: 331-341.
- Biais B., Bénard C., Beauvoit B., Colombié S., Prodhomme D., Ménard G., Bernillon S., Gehl B., Gautier H., Ballias P., Mazat J.-P., Sweetlove L., Genard M. & Gibon Y., 2014. Remarkable Reproducibility of Enzyme Activity Profiles in Tomato Fruits Grown under

- Contrasting Environments Provides a Roadmap for Studies of Fruit Metabolism. *Plant Physiol.*, 164: 1204-1221.
- Biloso A., Akalakou C. & Degrande A., 2012. *Analyse de la chaine de valeurs des produits Agroforestiers en RDC. Cas du Fumbwa, safou et miel*. ICRAF, Yaoundé, 6 p.
- Blanchet R., Merrien A., Gelfi N., Cavalie G., Courtiade B. & Puech J., 1982. Estimation and comparative changes of net assimilation in canopies of maize (*Zea mays* L.), sunflower (*Helianthus annuus* L.) and soyabean (*Glycine max* L. Merrill) during development. *Agronomie*, 2 (2): 125-132.
- Blanchet R., Texier V., Gelfi N. & Rollier M., 1990. Articulation des divers processus d'adaptation à la sécheresse et comportements globaux du tournesol. *In: CETIOM (ed.). Le tournesol et l'eau: adaptation à la sécheresse, réponse à l'irrigation*. Paris: 32-44.
- Bloesch B. & Viret O., 2013. Stades phénologiques repères des fruits à pépins (pommier et poirier). *Rev. Suisse. Vit. Arboric. Hortic.*, 45 (2): 128-131.
- Bourdeaut J., 1971. Le safoutier *Dacryodes* (*Pachylobus*) *edulis*. *Fruits*, 26(10): 663-665.
- Braidwood L., Breuer C. & Sugimoto K., 2014. My body is a cage: mechanisms and modulation of plant cell growth. *New Phytol.*, 201: 388-402.
- Brookfield P., Murphy P., Harker R. & MacRae E., 1997. Starch degradation and starch pattern indices; interpretation and relationship to maturity. *Postharvest Biol. Technol.*, 11: 23-30.
- Brummell D.A. & Harpster M.H., 2001. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants. *Plant Mol. Biol.*, 47: 311-340.
- Brunetto G., Wellington B.D.M.G., Toselli M., Quartieri M. & Tagliavini M., 2015. The role of mineral nutrition on yields and fruit quality in grapevine, pear and apple. *Rev. Bras. Frutic, Jaboticabal- SP.*, 37(4): 1089-1104.
- Budde C.O., Polenta G., Lucangeli C.D. & Murray R.E., 2006. Air and immersion heat treatments affect ethylene production and organoleptic quality of "Dixiland" peaches. *Postharvest Biol. and Technol.*, 41: 32-37.
- Cannell M.G.R. & Smith R.I., 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.*, 20: 951-963.
- Canvin D.T., 1965. The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several oil seed crops. *Can. J. B.*, 43: 63-69.

- Carpita N.C., Ralph J. & McCann M.C., 2015. The Cell Wall *In*: Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (eds). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey: 45-110.
- Carrera E., Ruiz-Rivero O., Peres L.E.P., Atares A. & Garcia-Martinez J.L., 2012. Characterization of the procerca tomato mutant shows novel functions of the SIDELLA protein in the control of flower morphology, cell division and expansion, and the auxin-signaling pathway during fruit-set and development. *Plant Physiol.*, 160: 1581-1596.
- Chen W., Smeekens J.M. & Wu R., 2014. Comprehensive analysis of protein N-glycosylation sites by combining chemical deglycosylation with LC-MS. *J. Proteome Res.*, 13 (3): 1466-1473.
- Chen Z., Cuin T.A., Zhou M., Twomey A., Naidu B.P. & Shabala S., 2007. Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance, *J. Exp. Bot.*, 58: 4245-4255.
- Cherian S., Figueroa C.R. & Nair H., 2014. "Movers and shakers" in the regulation of fruit ripening: a cross-dissection of climacteric versus non-climacteric fruit. *J. Exp. Bot.*, 65: 4705-4722.
- Chervin C., 2020. *Should starch metabolism be a key point of the climacteric vs. non-climacteric fruit definition?* *Front. Plant Sci.*, 11:609189.
- Chervin C., El-Kereamy A., Roustan J.-P., Latché A., Lamon J. & Bouzayen M., 2004. Ethylene seems required for the berry development and ripening in grape, a nonclimacteric fruit. *Plant Sci.*, 167: 1301-1305.
- Chevalier A., 1916. *Les végétations utiles de l'Afrique tropicale française. La forêt et les bois du Gabon*. Challamel, Paris, pp 108-122.
- Chmielewski F.M., Müller A. & Bruns E., 2004. Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961-2000. *Agric. For. Meteorol.*, 121: 69-78.
- Chowdhury R., Warnakula S., Kunutsor S., Crowe F., Ward H.A., Johnson L., Franco O.H., Butterworth A.S., Forouhi N.G., Thompson S.G., Khaw K.T., Mozaffarian D., Danesh J. & Di Angelantonio E., 2014. "Association of dietary, circulating, and supplement fatty acids with coronary risk: a systematic review and meta-analysis." *Ann. Intern. Med.*, 160 (6): 398-406.
- Chuine I., Kramer K. & Hänninen H., 2003. Plant development models. *In*: M.D. Schwartz (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht/Boston/London, pp 217-235.

- Colombié S., Beauvoit B., Nazaret C., Bénard C., Vercambre G., Gall S.L., Biais B., Cabasson C., Maucourt M., Bernillon S., Moing A., Dieuaide-Noubhani M., Mazat J.-P., Gibon Y., 2017. Respiration climacteric in tomato fruits elucidated by constraint-based modelling. *New Phytol.*, 213: 1726-1739.
- Coombe B.G., 1976. The development of fleshy fruits. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 27: 507-28.
- Cordenunsi B.R. & Lajolo F.M., 1995. Starch breakdown during banana ripening: sucrose synthase and sucrose phosphate synthase. *J. Agric. Food Chem.*, 43: 347-351.
- Cordenunsi-Lysenko B.R., Nascimento J.R.O., Castro-Alves V.C., Purgatto E., Fabi J.P. & Peroni-Okyta F.H.G., 2019. The starch is (not) just another brick in the wall: the primary metabolism of sugars during banana ripening. *Front. Plant Sci.*, 10:391.
- Cronquist A., 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York: 248-250.
- Crookes P.R. & Grierson D., 1983. Ultrastructure of tomato fruit ripening and the role of polygalacturonase isoenzymes in cell wall degradation. *Plant Physiol.* 72: 1088-1093.
- Cuvelier C., Cabaraux J.-F., Dufrasne I., Hornick J.-L. & Istasse L., 2004. Acides gras: nomenclature et sources alimentaires. *Ann. Méd. Vét.*, 148:133-140.
- Dag A., Harlev G., Lavee S., Zipori I. & Kerem Z., 2013. Optimizing olive harvest time under hot climatic conditions of Jordan Valley, Israel. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.*, 115.
- Dai J., Yang Y., Wang B., Wang C. & Jiang H., 2013. Changes in wheat starch grains using different cooking methods: Insights into ancient food processing techniques. *Chin. Sci. Bul.* 58(1): 82–89.
- Davies J.N. & Kempton R.J., 1976. Some changes in the composition of the fruit of the glasshouse cucumber (*Cucumis sativus*) during growth, maturation and senescence. *J. Sci. Food Agric.*, 27: 413-418.
- de Jong M., Wolters-Arts M., Feron R., Mariani C. & Vriezen W.H., 2009. The *Solanum lycopersicum* auxin response factor 7 (SlARF7) regulates auxin signaling during tomato fruit set and development. *Plant J.*, 57: 160-170.
- de Jong M., Wolters-Arts M., García-Martínez J.L., Mariani C. & Vriezen W.H., 2011. The *Solanum lycopersicum* auxin response factor 7 (SlARF7) mediates cross-talk between auxin and gibberellin signalling during tomato fruit set and development. *J. Exp. Bot.*, 62: 617-626.
- de Mendoza D., 2014. Temperature sensing by membranes. *Annu. Rev. Microbiol.*, 68: 101-116.

- Degournay A., 2018. *Compréhension du métabolisme central et lipidique chez les plantes et les levures oléagineuses: approche fluxomique*. Thèse de Doctorat, Université de Technologie de Compiègne, 262 p.
- Delroise A., 2003. *Caractérisation de la qualité et étude du potentiel de maturation de la mangue (Mangifera indica L. LIRFA) en fonction de son stade de récolte*. Université de Technologie de Compiègne UTC - Génie Biologique, 76 p.
- Deluc L.G., Grimplet J., Wheatley M.D., et al., 2007. Transcriptomic and metabolite analyses of Cabernet Sauvignon grape berry development. *BMC Genom.*, 8: 1-42.
- Dheilly E., Gall S.L., Guillou M-C. & al., 2016. Cell wall dynamics during apple development and storage involves hemicellulose modifications and related expressed genes. *BMC Plant Biol.*, 16: 1-20.
- Dong T., Chen G., Tian S., Xie Q., Yin W., Zhang Y. & Hu Z., 2014. A Non - climacteric fruit GeneCaMADS-RIN regulates fruit ripening and ethylene biosynthesis in climacteric fruit. *PLoS ONE*, 9 (4): e95559.
- Dossou B.R., Ella Missang C., Baron A., Renard C.M.G.C. & Silou T., 2012. Factors affecting postharvest preservation of safou (*Dacryodes edulis* (G, Don) H.J. Lam) fruits. *For. Trees Livelihoods*, 21 (1): 44-55.
- Dossou B.R., Ella Missang C., Karou S.D. & Ameyapoh Y., 2018. Relationship between texture and cell-wall components of safou (*Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam) fruits at different storage conditions. *J. Appl. Biosci.*, 125: 12566-12580.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton P.A., Ruberg A. & Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 (3): 350-356.
- Dumas C., Adrienne E., Clarke & Knox B.R., 1984. La fécondation des fleurs. *La recherche*, 15(161): 1518-1526.
- Dumas Y., Dadomo M., Di Locca G. & Grolier P., 2003. Effects of environmental factors and agricultural techniques on antioxidant content of tomatoes. *J. Sci. Food Agric.*, 83: 369-382.
- Duru M., Amadi C., Ugbogu A., Eze A. & Amadi B., 2012. Phytochemical, vitamin and proximate composition of *Dacryodes edulis* fruit at different stages of maturation. *Asian J. Plant Sci. Res.*, 2 (4): 437-441.
- Dyer J.M., Stymne S., Green A.G. & Carlsson A.S., 2008. High-value oils from plants. *Plant J.*, 54: 640-655.

- Ebadi A., Coombe B.G. & May P., 1995. Fruit-set on small Chardonnay and Shiraz vines grown under varying temperature regimes between budburst and flowering. *Aust. J. Grape Wine Res.*, 1: 3-10.
- Ebana R.U., Edet U., Ekanemesang G., Ikon J., Ekpenyong N., Ntukidem & Brown N., 2016. Comparison of antimicrobial activity and phytochemical screening of seeds and testas of *Dacryodes edulis* and *Garcinia kola*. *J. Adv. Microbiol.*, 1(3):1-7.
- Elomo C., Nguénayé B., Tchoundjeu Z., Assah E., Tsobeng A., Avana M.L., Bell M.J. & Nkeumoe F., 2014. Multiplication végétative de *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam. par marcottage aérien. *Afrika Focus* (Special Agroforestry Issue), 27: 41-56.
- Erickson A.N. & Markhart A.H., 2002. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant Cell Environ.*, 25(1): 123-130.
- Eyog Matig O., Ndoye O., Kengue J. & Awono A., 2006. *Les Fruitières Forestiers Comestibles du Cameroun*. IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), Cotonou, 220 p.
- Fahad S., Hussain S., Saud S., Hassan S., Chauhan B.S., Khan F., Ihsan M.Z., Ullah A., Wu C., Bajwa A.A., Alharby H., Amanullah Nasim W., Shahzad B., Tanveer M. & Huang J., 2016. Responses of rapid viscoanalyzer profile and other rice grain qualities to exogenously applied plant growth regulators under high day and high night temperatures. *PLoS One*, 11 (7): e0159590.
- Fait A., Angelovici R., Less H., Ohad I., Urbanczyk-Wochiniak E., Fernie A.R. & Galili G., 2006. *Arabidopsis* seed development and germination is associated with temporally distinct metabolic switches. *Plant physiol.*, 142: 839-854.
- Feintrenie L., 2012. Transfer of the Asian model of oil palm development: from Indonesia to Cameroon. World Bank conference on land and poverty, April 23-25, Washington DC. 19 p.
- Folch J., Lees M., & Sloane Stanley G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues, *J. Biol. Chem.*, 226 (1): 497-509.
- Fonteh F.A., Niba T.A. & Tchoumboue J., 2005. Some physico-chemical properties of the African pear and Black olive from different agro-ecological zones of Cameroon. *Fruits*, 60 (2): 107-113.
- Fortes A., Teixeira R. & Agudelo-Romero P., 2015. Complex interplay of hormonal signals during grape berry ripening. *Molecules*, 20: 9326-9343.

- Gaudillère J.P., 2006. Approches modernes de la physiologie de la Maturation, facteurs physiologiques déclenchant la maturation. Conférence sur les techniques récentes pour améliorer la maîtrise de la maturation, Bordeaux, 10 Mars.
- Génard M., Bruchou C. & Souty M., 1991. Variabilité de la croissance et de la qualité chez la pêche (*Prunus persica* L Batsch) et liaison entre croissance et qualité. *Agronomie*, 11: 829-845.
- Giacomo R., 1982. *Biologie florale du safoutier (Dacryodes edulis) au Gabon*. FAO/CIAM, ville, 8 p.
- Gillaspy G., Ben-David H., Gruissem W. 1993. Fruits: A Developmental Perspective. *Plant Cell*, 5: 1439-1451.
- Giovannoni J., 2001. Molecular regulation of fruit ripening. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 52: 725-749.
- Giovannoni J., 2004. Genetic regulation of fruit development and ripening. *Plant Cell*, 16: S170-S180.
- Giovannoni J., Nguyen C., Ampofo B., Zhong S. & Fei Z., 2017. The Epigenome and Transcriptional Dynamics of Fruit Ripening. *Annu. Rev. of Plant Biol.*, 68: 61-84.
- Given N.K., Venis M.A. & Gierson D., 1988. Hormonal regulation of ripening in the strawberry, a nonclimacteric fruit. *Planta*, 174: 402-406.
- Goldschmidt E.E. & Golomb A., 1982. The carbohydrate balance of alternate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 107: 206-8.
- Gomez L., Jordan M.-O., Adamowicz S., Leiser H. & Pagès L., 2003. Du prélèvement au dosage réflexions sur les problèmes posés par la mesure des glucides non structuraux chez les végétaux ligneux. *Cah. Agric.*, 12: 369-386.
- Gonmadje C.F., Donfack J.-B. & Kengue J., 2015. *Rapport national sur l'état des ressources génétiques forestières du Cameroun*. FAO, Rome, 98 p.
- Gontier E., Boussouel N., Terrasse C., Jannoyer M., Ménard M., Thomasset B. & Bourgaud F., 2000. *Litchi chinensis* fatty acid diversity: occurrence of the unusual cyclopropanic fatty acids. *Biochem. Soc. Trans.*, 28 (6): 578-580.
- Gordo O. & Sanz J.J., 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Glob. Change Biol.*, 16: 1082-1106.

- Grab S. & Craparo A., 2011. Advance of apple and pear tree full bloom dates in response to climate change in the southwestern Cape, South Africa: 1973-2009. *Agric. For. Meteorol.*, 151: 406-413.
- Grigoras C.G., 2012, *Valorisation des fruits et des sous-produits de l'industrie de transformation des fruits par extraction des composés bioactifs*. Thèse, Université de l'Orléans, 260 p.
- Gross K.C. & Sams C.E., 1984. Changes in cell wall neutral sugar composition during fruit ripening: a species survey. *Phytochemistry*, 23: 2457-2461.
- Guan R., Lager I., Li X., Stymne S. & Zhu L. H., 2014. Bottlenecks in erucic acid accumulation in genetically engineered ultrahigh erucic acid *Crambe abyssinica*. *Plant biotechnol. J.*, 12: 193-203.
- Guilloton M. & Quintard B., 2003. *Biochimie*. Dunod, Paris, 13 p.
- Haque M.S., Kjaer K.H., Rosenqvist E., Sharma D.K. & Ottosen C.O., 2014. Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environ. Exp. Bot.*, 99: 1-8.
- Hare P.D., Cress W.A. & Van Staden J., 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ.*, 21: 535-553.
- Harsh A., Sharma Y.K., Joshi U., Rampuria S., Singh G., Kumar S., Sharma R., 2016. Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). *Ann. Agric. Sci.*, 61(1): 57-64.
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M., Shah A.A. & Hasan F., 2016. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. *Rev. Environ. Sci. Biol. Technol.*, 15 (2): 147-172.
- Holthuis J.C. & Menon, A.K., 2014. Lipid landscapes and pipelines in membrane homeostasis. *Nature*, 510: 48-57.
- Hopkirk G., Snelgar W.P., Horne S.F. & Manson P.J., 1989. Effect of increased preharvest temperature on fruit quality of Kiwi fruit (*Actinidia deliciosa*). *Hortic. Sci.*, 64: 227-37.
- Hou L.Y., Ehrlich M., Thormählen I., Lehmann M., Krahnert I., Obata T., & al., 2019. NTRC plays a crucial role in starch metabolism, redox balance and tomato fruit growth. *Plant Physiol.*, 181: 976-992.
- Hughes S.W., 2005. Archimedes revisited: a faster, better, cheaper method of accurately measuring the volume of small objects. *Phys. Educ.*, 40 (5): 468-474.

- Husain A., Muhammad S., Sikandar H., Rizwan U., Muhammad A., Abbas J., Ali R., Zubair, A. & Jawad, A., 2017. Growth, yield and fruit quality of strawberry (*Fragaria ananassa* Dutch) under different phosphorus levels. *Res. Agric.*, 2 (2).
- Hutchinson J. & Dalziel J.M., 1937. *The useful plants of West Tropical Africa*. The crown Agent for the colonies, London, 612 p.
- Ibanga O.I. & Okon D.E., 2009. Minerals and ant nutrients in two varieties of African pear (*Dacryodes edulis*). *J. Food Technol.*, 7 (4): 106-110.
- Ihsan M.Z., Daur I., Alghabari F., Alzamanan S., Rizwan S., Ahmad M., Waqas M. & Shafqat W., 2019. Heat stress and plant development: role of sulphur metabolites and management strategies. *Acta Agric. Scand. Section B Soil Plant Sci.*, 69: 332-342.
- Iloamaeke I.M., Onuigbo C.C., Umedum L.N., Umeobika C.U. & Oforah P.U., 2016. Production and characterization of biodiesel from the seed of *Dacryodes edulis* (African pear). *Int. J. Curr. Res.*, 8 (01): 25230-25234.
- Impa S.M., Vennapusa A.R., Bheemanahalli R., Sabela D., Boyle D., Walia H. & Jagadish S.V.K., 2019. High night temperature induced changes in grain starch metabolism alters starch, protein, and lipid accumulation in winter wheat. *Plant Cell Environ.*, 1-17.
- Ingram V.J., 2014. *Win-wins in forest product value chains? How governance impacts the sustainability of livelihoods based on non-timber forest products from Cameroon*. PhD Thesis, University of Amsterdam, 361 p.
- Isseri F., 1998. *Etude phytogéographique du safoutier (Dacryodes edulis) et quantification de la production du safou au Cameroun*. Mémoire de Maîtrise, Université de Ngaoundéré, 65 p.
- Ivanova V., Vojnoski B. & Stefova M., 2012. Effect of winemaking treatment and wine aging on phenolic content in Vranec wines. *J. Food Sci. Technol. Mys.*, 49: 161-172.
- Jestin A., 2013. *Modélisation du développement et de la phénologie du manguier*. Master professionnel, Université Claude Bernard Lyon 1, 67 p.
- Jiofack T., Fokumana C., Guedje N., Kemeuze V. & Fongnzossie E., 2010. Ethnobotanical uses of medecinal plants of two ethnoecological regions of Cameroon. *J. Med. Sci.*, 2: 60-79.
- Joldersma D. & Liu Z., 2018. The making of virgin fruit: the molecular and genetic basis of parthenocarpy. *J. Exp. Bot.*, 69: 955-962.

- Jones J.W., Hoogenboom G., Porter C.H., Boote K.J., Batchelor W.D., Hunt L.A., Wilkens P.W., Singh U., Gijsman A.J. & Ritchie J.T., 2003. The DSSAT cropping system model. *Eur. J. Agron.*, 18: 235-265.
- Kabantu M. & Tshiombe M.V.E., 2011. *Quelques constances physiques de l'huile de safou*. Editions Universitaires Européennes, Sarrebruck, 44 p.
- Kadji B.R.L., Kone F.M.T., Sika A.E. & Dabonne S., 2016. Physico-chemical properties of Safou (*Dacryodes edulis*) fruits grown in Côte d'Ivoire. *J. Appl. Biosci.*, 105: 10103-10110.
- Kana J.R., Gnonlonfin B.G.J., Harvey J., Wainaina J., Wanjuki I., Skilton, R.A. and Tegua A., 2013. Assessment of aflatoxin contamination of maize, peanut meal and poultry feed mixtures from different agro-ecological zones in Cameroon. *Toxins*, 5(5): 884-894.
- Kapseu C. & Tchiegang C., 1994. Contribution à la détermination de la composition de l'huile de deux types de safou (*Dacryode edulis*). In: Kengue J. & Nya Ngatchou J. (eds). Acte du premier séminaire international sur la valorisation du safoutier et autres oléagineux non conventionnels, 4-6 Octobre, Douala: 104-114.
- Kapseu C., Mapongmetsem P.M., Silou T. & Roques M., 1998. Physico-chimie des fruits du safoutier (*Dacryodes edulis*) camerounais. *Tropicultura*, 16-17 (1): 37- 42.
- Kengue J., 1990. *Le Safoutier (Dacryodes edulis (G.Don) H.J.Lam), premières données sur la morphologie et la biologie d'une Burcéracée fruitière et oléifère d'origine africaine*. Thèse de Doctorat, Université de Yaoundé, 154 p.
- Kengue J., 2001. *Guide de la culture du safoutier*. Editions CLE, Yaoundé, 55 p.
- Kengue J., 2002. *Safou (Dacryodes edulis), Fruits for Future (N°3)*. International Centre for Underutilized Crops, Southampton, 147 p.
- Kengue J., 2006. *Manuel No. 3 Safou: Dacryodes edulis, Manuel du vulgarisateur*. Southampton Centre for Underutilized Crops, Southampton, 26 p.
- Kengue J., Ebete Mbeng A., Ntsengue Levodo J., Assoumou H. & Fondi E.N., 2008. *Rapport national sur l'état des ressources phytogénétiques pour l'alimentation et l'agriculture au Cameroun*. Institute de Recherche Agricole pour le Développement, Yaoundé. 93 p.
- Kengue J., Tchio F. & Ducelier D., 1998. Le marcottage aérien: une technique pour la multiplication végétative du safoutier. In Kapseu C. & Kayem G.J. (eds) Proceedings of the 2nd International Workshop on African pear improvement and other new sources of vegetable oils. ENSAI/Presses Universitaires de Yaoundé, pp. 123-135.

- Kengue J., Tchuenguem F. & Adewusi H., 2002. Towards the improvement of safou (*Dacryodes edulis*), population and reproduction. *Biol. Afr. J. Biotechnol.*, 12: 73-84.
- Kim I. & Zambryski P.C., 2005. Cell-to-cell communication via plasmodesmata during *Arabidopsis* embryogenesis. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 8: 593-599.
- Kinkéla T., Kama-Niamayoua R., Mampouya D. & Silou T., 2006. Variations in morphological characteristics, lipid content and chemical composition of safou, *Dacryodes edulis* (G.Don) H.J.Lam according to fruit distribution. A case study. *Afr. J. Biotechnol.*, 5 (12): 1233-1238.
- Kishor P.B.K., Sangam S., Amrutha R.N., Laxmi P.S., Naidu K.R., Rao K.R.S.S., Rao S., Reddy K.J., Theriappan P. & Sreenivasulu N., 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Curr. Sci.*, 88, 424-438.
- Kliewer W.M., 1977. Effect of high temperatures during the bloom-set period on fruit set, ovule fertility and berry growth of several grape cultivars. *Am. J. of Enol. Vitic.*, 28(4): 215-222.
- Kmiecik P., Leonardelli M. & Teige M., 2016. Novel connections in plant organellar signalling link different stress responses and signalling pathways. *J., Exp., Bot.*, 67: 3793-3807.
- Kuate J., Bella-Manga, Damesse F., Kouodiekong L., Ndindeng S.A., David O. & Parrot L., 2006. Enquête sur les cultures fruitières dans les exploitations familiales agricoles en zone humide du Cameroun. *Fruits*, 61: 373–387.
- Kumar K., Rashid R., Bhat J.A. & Bhat Z.A., 2011. Effects of high temperature on fruit crops. *Elixir Int. J.* 39: 4745-4747.
- Lakatos L., Biniak-Pierog M. & Zyromski A., 2012. Effect of night and day temperature on the cover colour and quality parameters of apple. *J. Water Land Dev.*, 16: 23-28.
- Law D.A., 2010. *An energy analysis and characterization of safou (Dacryodes edulis) as biofuel feedstock*. PhD Thesis, Appalachian State University, 140 p.
- Lebas G., 2012. *Etude du métabolisme carboné et azoté de Miscanthus x Giganteus*. Thèse de Doctorat, Université de Picardie Jules Verne, 218 p.
- Lebon G., 2005. *Importance des glucides lors de la floraison chez la vigne (Vitis vinifera L.). Exemples de cépages présentant une sensibilité différente à la coulure*. Thèse de Doctorat, Université de Reims - Champagne Ardenne, 158 p.

- Lee M., Lenman M., Banas A., Bafor M, Singh S., Schweizer M., Nilsson R., Liljenberg C., Dahlqvist A., Gummesson P.O., Sjodahl S., Green A. & Stymne S., 1998. Identification of nonheme diiron proteins that catalyze triple bond and epoxy group formation. *Science*, 280: 915-918.
- Lee T-H., Sugiyama A., Takeno K., Ohno H. & Yamaki S., 1997. Changes in content of indole-3-acetic acid and in activities of sucrose-metabolizing enzymes during fruit growth in eggplant (*Solanum melongena* L.). *J. Plant Physiol.*, 150: 292-296.
- Leger A., 2010. *Analyse fonctionnelle d'AtMYB30, un régulateur transcriptionnel impliqué dans la mort cellulaire hypersensible chez Arabidopsis thaliana*. Thèse de Doctorat, Université Toulouse III-Paul Sabatier, 302 p.
- Lepage M.P. & Bourgeois G. 2012. *Modèles bioclimatiques pour la prédiction de la phénologie, de la croissance, du rendement et de la qualité des cultures*. Commission agrométéorologie/CRAAQ, Québec, 15 p.
- Lescourret F., Génard M., Habib R. & Fishman S., 2001. Variation in surface conductance to water vapor diffusion in peach fruit and its effects on fruit growth assessed by a simulation model. *Tree Physiol.*, 21: 735-741.
- Li-Beisson Y., Shorrosh B., Beisson F., Andersson M., Arondel V., Bates P., Baud S., Bird D., Debono A., Durrett T., Franke R., Graham I., Katayama K., Kelly A., Larson T., Markham J., Miquel M., Molina I., Nishida I., Rowland O., Samuels L., Schmid K., Wada H., Welti R., Xu C., Zallot R. & Ohlrogge J., 2010. Acyl-Lipid Metabolism. *In: The American Society of Plant Biologists (ed.). The Arabidopsis Book*. The American Society of Plant Biologists, Rockville, 8: 1-65.
- Lin-Wang K., Micheletti D., Palmer J., Volz R., Lozano L., Espley R., Hellens R.P., Chagne D., Rowan D.D., Troglio M., Iglesias I. & Allan A.C., 2011. High temperature reduces apple fruit colour via modulation of anthocyanin regulatory complex. *Plant Cell Environ.*, 34: 1167-1190.
- Lobit P., Génard M., Wu B.H., Soing P. & Habib R., 2003. Modelling citrate metabolism in fruits: responses to growth and temperature. *J. Exp. Bot.*, 54: 2489-2501.
- Lombardo V.A., Osorio S., Borsani J., Lauxmann M.A., Bustamante C.A., Budde C.O., Andreo C.S., Lara M.V., Fernie A.R. & Drinkovich M.F., 2011. Metabolic profiling during peach fruit development and ripening reveals the metabolic networks that underpin each developmental stage. *Plant Physiol.*, 157: 1696-1710.

- Luthra R., Munshi S.K. & Sukhija P.S., 1991. Relationship of carbohydrate metabolism with lipid biosynthesis in developing sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds. *J. Plant Physiol.*, 137: 312-318.
- Ma D.K., Li Z., Lu A.Y., Sun F., Chen S., Rothe M., Menzel R. & Horvitz H.R., 2015. Acyl-CoA dehydrogenase drives heat adaptation by sequestering fatty acids. *Cell*, 161: 1152-63.
- Makrogianni D.I., Tsistraki A., Karapanos I.C. & Passam H.C., 2017. Nutritional value and antioxidant content of seed-containing and seedless eggplant fruits of two cultivars grown under protected cultivation during autumn-winter and spring-summer: Properties of seed-containing and seedless eggplants. *J. Sci. Food Agric.*, 97: 3752-3760.
- Maneta-Peyret L., Lai Y.S., Stefano G., Fouillen L., Brandizzi F. & Moreau P., 2014. Phospholipid biosynthesis increases in RHD3-defective mutants. *Plant Signal. & Behav.*, 9: e29657.
- Mapon N.I., 2018. Biologie, dynamique et taxonomie des psylles (Hemiptera: phacopteronidae) inféodés à *Dacryodes edulis* (*Burseraceae*) et taxonomie du psylle de *Zanthoxylum gilletti* (*Rutaceae*) au Cameroun. Thèse de Doctorat, Université de Yaoundé I, 238 p.
- Mapongmetsem P.M., 1994. Agroforestry potentials of *Dacryodes edulis* (G. Don) Lam. In: Kengue J. & Nya Ngatchou J. (eds). *Le Safoutier, The African Pear*: 188 p.
- Marsh K.B., Richardson A.C. & Macrae E.A., 1999. Early- and mid-season temperature effects on the growth and composition of satsuma mandarins. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.*, 74: 443-451.
- Mathur S., Jajoo A., Mehta P. & Bharti S., 2011. Analysis of elevated temperature induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Plant. Biol.*, 13 (1): 1-6.
- Mayele D., 2011. *Le safou, fruit d'avenir! Biodiversité morphologique et de la fraction lipidique de la pulpe des fruits du safoutier (Dacryodes edulis) du sud-ouest de la RD Congo*. Editions universitaires européennes EUE, Sarrebruck, 224 p.
- Mbégué-A-Mbégué D., 2013. *Physiologie de la Maturation du Fruit et Elaboration de la Qualité*. Habilitation à diriger des recherches, Institut Polytechnique de Toulouse, 43 p.
- Mbeuyo M., 2012. *Intégration du Safoutier (Dacryodes edulis (Don) Lam) dans les systèmes agroforestiers: caractérisation du fruit et potentialités de régénération*. Thèse de Doctorat, Université de Yaoundé I, 125 p.

- Mbofung C.M.F., Silou T. & Mouaragadja I., 2002. Chemical characterization of African pear (*Dacryodes edulis*) and evaluation of its potential as an ingredient in nutritious biscuits. *For. Trees Livelihoods*, 12: 105-117.
- Mbougoueng P.D., 2009. *Influence des amidons natifs ou acetyles de manioc et de pomme de terre sur les proprietes physico-chimiques et texturales de la patte de bœuf (Bos indicus)*. Thèse de Doctorat, Université de Ngaoundéré, 171 p.
- McAtee P., Karim S., Schaffer R. & David K., 2013. A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening. *Front. Plant Sci.*, 4: 1-7.
- McCready R.M., Guggols J., Silviere V. & Owen H.S., 1950. Determination of starch and amylase in vegetable. *Ann. Chem.*, 22: 1156-1158.
- McMaster G.S. & Wilhelm W., 1997. Growing degree days: one equation, two interpretations. *Agric.For. Meteorol.*, 87: 291-300.
- Mesa K., Serra S., Masia A., Gagliardi F., Bucci D. & Musacchi S., 2016. Seasonal trends of starch and soluble carbohydrates in fruits and leaves of ‘Abbé Fétel’ pear trees and their relationship to fruit quality parameters. *Scientia Horticulturae*, 211: 60–69.
- Mialoundama F., Avana M-L., Youmbi E., Mampouya P.C., Tchoundjeu Z., Beuyo M., Galamo G.R., Bell J.M., Kogpuep F., Tsobeng A.C. & Abega J., 2002. Vegetative propagation of *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam marcots cutting and micropropagation. *For. Trees Livelihoods*, 12 (1-2): 85-96.
- Mialoundama F., Mampouya P.C. & Galamo G.R., 2000. Optimisation des paramètres pour le marcottage aérien chez le safoutier (*Dacryodes edulis*). In: Kengue, J., Kapseu, C. & Kayem G.J. (eds). *Le safoutier et autres oléagineuses non-conventionnels*. Presses Universitaires d’Afrique, Yaoundé, pp. 489-501.
- Mikol-Segonne S., 2015. *Etude des réseaux de régulation de gènes qui gouvernent l’élaboration de la texture de la pomme*. Horticulture. Thèse de Doctorat, Université Nantes Angers Le Mans, 193p.
- Miller N., 1993. *Expression d’une thermotolérance au niveau de la fonction du photosystème II*. Mémoire Maîtrise, Université du québec à trois-rivières, 140 p.
- Miller W.B., 1992. A review of carbohydrate metabolism in geophytes. *Acta Horticulturae*, 325: 239-249.
- Mohanty P. & Matysik J., 2001. Effect of proline on the production of singlet oxygen. *Amino Acids*, 21: 195-200.

- Moing A., Renaud C., Gaudillère M., Raymond P., Roudeillac P. & Denoyes-Rothan B., 2001. Biochemical Changes during Fruit Development of Four Strawberry Cultivars, *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 126 (4): 394-403.
- Morcillo F., Cros D., Billotte N., Ngando E.G. F., Domonhedo H., Pizot M., Cuellar T., Espeout S., Dhouib R., Bourgis F., Claverol S., Tranbarger T.J., Nouy B. & Arondel V., 2013. Improving palm oil quality through identification and mapping of the lipase gene causing oil deterioration. *Nat. Commun.*, 4: 2160.
- Morot-Gaudry J-F., Prat R., Bohn-Courseau I., Gévaudant F. & Jullien Marc., 2017a. Le développement du fruit *In: Dunod (ed.). Biologie Végétale: Croissance et développement-3e édition.* Dunod, Paris: 189-205.
- Morot-Gaudry J-F., Prat R., Bohn-Courseau I., Gévaudant F. & Jullien Marc. 2017b. Introduction à la biochimie végétale *In: Dunod (ed.). Biologie végétale : Croissance et développement-3e édition.* Dunod, Paris, 144–167.
- Mouaragadja I. & Mbatchi B., 1994. Etude de la mycoflore pathogène du safoutier au Gabon. *In: Kengue J. & Nya J. (eds). Actes du séminaire International sur la Valorisation du safoutier, 4-6 Octobre, 1994, Douala.*
- Mpemboura N.S., Tonfack L.B., Mbeguié-A-Mbeguié D., Temegne N.C., Ntsomboh-Ntsefong G. & Youmbi E., 2021. African plum (*Dacryodes edulis* [G. Don] H.J. Lam) fruit development indexes clearly defined and phenophases correlated with temperature in the tropics. *J. App. Biol. Biotech.*, 9 (1): 47- 57.
- Mulumba C.J.M., 2007. *L'influence du calibre et du poids de safou sur sa teneur en huile.* Travail de fin de cycle, Faculté des Sciences Agronomiques/ UNIKIN.
- Nakano Y., Yamaguchi M., Endo H., Rejab N.A. & Ohtani M., 2015. NAC-MYB-based transcriptional regulation of secondary cell wall biosynthesis in land plants. *Frontiers in Plant Science* 6 p.
- Narayanan S., Prasad P.V.V., Fritz A.K., Boyle D.L. & Gill B.S., 2015. Impact of high night-time and high daytime temperature stress on winter wheat. *J. Agron. Crop Sci.*, 201: 206–218.
- Nardozza S., Boldingh H.L., Osorio S. Höhne M., Wohlers M., Gleave A.P., MacRae E.A., Richardson A.C., Atkinson R.G., Sulpice R., Fernie A.R. & Clearwater M. J., 2013. Metabolic analysis of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) berries from extreme genotypes reveals hallmarks for fruit starch metabolism. *J. Exp. Bot.*, 64: 5049-5063.

- Ndangang V.H., 1989. A survey of traditional agroforestry woody plants of the North-West province of Cameroon. Pre-optional study report, *Natl. Adv. Sch. Agric.*, Yaounde, 72 p.
- Ndindeng S.A., Ambang Z., Woin N., Ngome A.F., Njebu A.S., Mapiemfu-Lamaré D., Leke N.W., Etoa A.J.M., Chi L.G. & Mbah T.V., 2012a. Valorization of *Dacryodes edulis* Fruit (Safou) through improved drying procedures, packaging and processing. *Front. Sci.*, 2(6): 250-255.
- Ndindeng S.A., Bella-Manga, Kengue J., Talle & Lewis D.L., 2008. Quality standards for *Dacryodes edulis* (safou). International Centre for Underutilised Crops, Colombo, pp 26.
- Ndindeng S.A., Kengue J., Mbacham W.F., Titanji V.P.K. & Bella-Manga., 2007. Effects of 1-methylcyclopropene treatment on the shelf life and quality of safou (*Dacryodes edulis* (G. Don), H.J. lam). *For. Trees Livelihoods*, 17: 75-89.
- Ndindeng S.A., Talle, Bigoga J., Kengue J. & Boffa J.M., 2012b. Predictors of organoleptic quality of boiled and dried pulp of safou (*Dacryodes edulis*) and the shelf life of its fresh fruits. *Fruits*, 67: 127-136.
- Ngakinono M.P., 2007. *Contribution à l'étude bibliographique sur le safou*. Travail de fin de cycle, Faculté des Sciences Agronomiques/UNIKIN.
- Noh A., Rajanaidu N., Kushairi A., Mohd R.Y., Mohd D.A., Mohd I.Z.A., Saleg G., Mohd R., Mohd D. & Mohd I., 2002. Variability in fatty acid composition, iodine value and carotene content in the MPOB oil palm germplasm collection from Angola. *J. Oil Palm Res.*, 14 (2): 18-23.
- Nordey T., 2014. *Analyse expérimentale et modélisation de l'hétérogénéité de la qualité et de la maturité des mangues*. Thèse de Doctorat, Université d'Avignon et pays des Vaucluse, 221 p.
- Noumi G.B., Aboubakar Dandjouma A.K., Kapseu C. & Parmentier M., 2006. Le savoir-faire local dans la valorisation alimentaire des fruits du safoutier (*Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam) au Cameroun. *Tropicultura*, 24(1): 58-62.
- Ntsomboh-Ntsefong G., 2017. *Genetic variability of fatty acid composition of palm oil derived from some progenies and wild accessions of *Elaeis guineensis* Jacq.* PhD Thesis, University of Yaounde 1, 216 p.
- Nwosuagwu U.H., Onuegbu N.C. & Nkwoala C.C., 2009. The chemical properties of African pear pulp at different stages of fruit development. *Int. NGO J.*, 4 (9): 380-385.

- Ogata T., Hirota T., Shiozaki S., Horiuchi S., Kawase K. & Ohashi M. 2002. Effects of aminoethoxyvinylglycine and high temperatures on fruit set and fruit characteristics of heat-cultured Satsuma mandarin. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.*, 71(3): 348-354.
- Ogboru R.O., Okolie P.L. & Agboje I., 2015. Phytochemical Screening and Medicinal Potentials of the Bark of *Dacryodes edulis* (G. Don) HJ Lam. *J. Environ. Anal. Chem.*, 2: 158.
- Ogunmoyole T., Kade I.J., Johnson O.D. & Makun O.J., 2012. Effect of boiling on the phytochemical constituents and antioxidant properties of African pear *Dacryodes edulis* seeds in vitro. *Afr. J. Biochem. Res.*, 6 (8):105-114.
- Ohmiya A. & Kakuishi N., 1990. Quantitative and apple morphological studies on fruit during development. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.*, 59: 417-423.
- Okafor J.C., 1983. Varietal delimitation in *Dacryodes edulis* (G Don) H.J. LAM (Burséracées). *Int. Trees Crops. J.*, 2: 255-265.
- Okello R.C.O., de Visser P.H.B., Heuvelink E., Lammers M., de Maagd R.A., Struik P.C. & Marcelis L.F.M., 2015. A multilevel analysis of fruit growth of two tomato cultivars in response to fruit temperature. *Physiologia Plantarum*, 153: 403-418.
- Okorie H.A., Ndubizu T.O.C. & Janssens M.J.J., 2000. Propagation and improvement of African pear (*Dacryodes edulis* (G. Don) HJ Lam): problems and prospects. *Acta Hort.*, 531: 213-218.
- Okunomo K. & Egho E., 2010. Economic importance of some under-exploited tree species in Nigeria. Urgent need for separate research centers. *Cont. J. Biol. Sci.*, 3: 16-32.
- Ollat N., Diakou-Verdin P., Carde J-P., Barrieu F., Gaudillère J-P. & Moing A., 2002. Grape berry development: A review. *J. Int. Sci. Vigne Vin*, 36: 109-131.
- Oluwatooyin F.O., Kudirat T.S. & Olubukola V.O., 2010. Potential of African pear (*Dacryodes edulis*) as an ingredient in plantain-based composite cookies. *Journal of N. Food Sci.*, 40 (1): 39-48.
- Omogbai B.A. & Ojeaburu S.I., 2010. Nutritional composition and microbial spoilage of *Dacryodes edulis* fruits vended in Southern Nigeria. *Science World Journal*, 5: 1-5.
- Omokhua G.E. & Koyejo A.O., 2009. Fruiting efficiency in *Dacryodes edulis* (G.Don): A case study in Ekpoma, south-south, Nigeria: Short Communication. *Afr. J. Biotechnol.*, 8 (8): 1552-1554.

- Omonhinmin A.C., 2012. Ethnobotany of *Dacryodes edulis* (G, Don) H.J. Lam in Southern Nigeria 1: Practices and applications among the Yoruba speaking. *Ethnobot. Res. Appl.*, 10: 175-184.
- Omoti U. & Okyi D.A., 1987. Characteristics and composition of the pulp oil and cake of the African pear, *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam. *J. Sci. Food Agric.* 38: 67-72.
- Onana J.M., 2008. A synoptic revision of *Dacryodes* (*Burseraceae*) in Africa, with a new species from Central Africa. *Kew Bul.*, 63: 385-400.
- Ondo-Azi A., Ella Missang M., Silou T. & Chalchat J., 2013. Variation in physicochemical characteristics of safou (*Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam) fruits. International conference, nutrition and food production in the Congo basin, Brussels, 30 September-1 October.
- Ondo-Azi A.S., Ella Missang C. & Silou T., 2009. Classification of *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam by using morphological and physical characteristics of the fruits: a statistical approach. *For. Trees Livelihoods*, 19: 99-109.
- Ondo-Azi A.S., Ella Missang C., Nguema Ndoutoumou P. & Silou T., 2017. Classification of Safou (*Dacryodes edulis*) fruit size and shape on mass and outer dimensions. *IOSR J. Agric. Vet. Sci.*, 10 (6 Ver. II): 64-67.
- Ondo-Azi A.S., Ella Missang C., Nsikabaka S., Silou T. & Chalchat J.C., 2014. Variation in physicochemical and morphological characteristics of safou (*Dacryodes edulis* (G. Don) H.J.Lam) fruits: Classification and identification of elite trees for industrial exploitation. *J. Food Agric. Environ.*, 12 (2): 212-217.
- Onuegbu N.C.H. & Ihediohanma N.C., 2008. Some proximate analysis of African pear (*Dacryodes edulis*). *J. Appl. Sci. Environ. Manage.*, 12(1): 83-85.
- Opara L.U., 1999. Fruit growth measurement and analysis. In: Janick J. (ed). *Horticultural Reviews*. John Wiley & Sons, Oxford: 373-431.
- Orwa C., Mutua, A., Kindt R., Jamnadass R. & Anthony S., 2009. *Agroforestry Database: a tree reference and selection guide* version 4.0. World Agroforestry Centre, Nairobi.
- Osorio S., Alba R., Damasceno C.M.B., Lopez-Casado G., Lohse M., Zanor M.I., Tohge T., Usadel B., Rose J.K.C., Fei Z., Giovannoni J.J., & Fernie A.R., 2011. Systems biology of tomato fruit development: combined transcript, protein, and metabolite analysis of tomato transcription factor (nor, rin) and ethylene receptor (Nr) mutants reveals novel regulatory interactions. *Plant Physiol.*, 157: 405-425.

- Osorio S., Alba R., Nikoloski Z., Kochevenko A., Fernie A.R. & Giovannoni J.J., 2012. Integrative comparative analyses of transcript and metabolite profiles from pepper and tomato ripening and development stages uncovers species-specific patterns of network regulatory behavior. *Plant Physiol.*, 159: 1713-1729.
- Oyetunji O. & Opeyemi A., 2017. Antibacterial and antioxidant activities of *Dacryodes edulis* methanolic leaf extract, *J. Adv. Med. Pharm. Sci.*, 14 (1): 1-11.
- Pabon-Mora N. & Litt A., 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. *Am. J. Bot.*, 98: 1415-1436.
- Pambo Bello A.K., 2006. *Etude et modélisation des facteurs affectant les processus élémentaires de ramification et de croissance végétative chez le manguier cv. Cogshall à la Réunion*. Master 2, Université Claude Bernard Lyon 1, 87 p.
- Paul V., Pandey R. & Srivastava G., 2012. The fading distinctions between classical patterns of ripening in climacteric and non-climacteric fruit and the ubiquity of ethylene-An overview. *J. Food Sci. Technol.*, 49: 1-21.
- Pavan, 2013, Determination of total protein content and soluble sugar in wheat crop *Int. J. Res. in Sci. Technol.*, 2: (6).
- Pellon G., 1994. *Biochimie Structurale*. Edition Nathan, Paris, 128 p.
- Peltonen-Sainio P., Jauhiainen L., Trnka M., Olesen J.E., Calanca P., Eckersten H., Eitzinger J., Gobin A., Kersebaum K.C., Kozyra J., Kumar S., Marta A.D., Micale F., Schaap R., Seguin B., Skjelvåg A.O. & Orlandini S., 2010. Coincidence of variation in yield and climate in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 139: 483-489.
- Pereira A. & Venkategowda R., 2018. Methods of increasing resistance of crop plants to heat stress and selecting crop plants with increased resistance to heat stress. *Patents Granted*, Retrieved from <https://scholarworks.uark.edu/pat/340>
- Petreikov P., Yeselson L., Shen S., Levin I. & Schaffer A.A., 2009. Carbohydrate balance and accumulation during development of near-isogenic tomato lines differing in the AGPase-L1 allele. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 134: 134-140.
- Plouffe D. & Bourgeois G., 2012. *Modèles bioclimatiques pour la prévision des risques associés aux ennemis des cultures dans un contexte de climat variable et en évolution*. Centre de référence en agriculture et agroalimentaire, Québec, 9 p.
- Pichersky E. & Lewinsohn E., 2011. Convergent Evolution in Plant Specialized Metabolism. *Ann. Rev. Plant Biol.* 62: 549-566.
- Pillet J., 2011. *Impact du microclimat sur le métabolisme de la baie de raisin*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 2, 228 p.

- Poligui R.N., 2014. *Étude de l'entomofaune au sein d'associations culturales comprenant le Safoutier (Dacryodes edulis) dans le Haut-Ogooué (Gabon)*. Thèse de Doctorat, Université de Liège-Gembloux, Agro-Bio Tech., 184 p.
- Poligui R.N., Mouaragadja I., Haubruge E. & Francis F., 2013. La culture du safoutier (*Dacryodes edulis* (G.Don) H.J.Lam): enjeux et perspectives de valorisation au Gabon. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 17(1): 131-147.
- Prasad P.V.V., Craufurd P.Q. & Summerfield R.J., 1999. Sensitivity of peanut to timing of heat stress during reproductive development. *Crop Sci.*, 39: 1352-1357.
- Prasad P.V.V., Craufurd P.Q., Summerfield R.J. & Wheeler T.R., 2000. Effects of short episodes of heat stress on flower production and fruit-set of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. Exp. Bot.*, 51(345): 777-784.
- Pressey R., Hinton D.M. & Avants J.K., 1971. Development of polygalacturonase activity and solubilization of pectin in peach during ripening. *J. Food Sci.*, 36: 1070-1073.
- Puig-Castellví F., Bedia C., Alfonso I., Piña B. & Tauler R., 2018. Lipidomic Patterns Linked to Thermal Acclimation in *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Proteome Res.* 17: 2034-2044.
- Qing-Long W., Juan-Hua C., Ning-Yu H. & Fang-Qing G., 2018. Metabolic reprogramming in chloroplasts under heat stress in plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 19: 849.
- Razavi B.S., Liu S. & Kuzyakov Y., 2017. Hot experience for cold-adapted microorganisms: Temperature sensitivity of soil enzymes. *Soil Biol. Biochem.*, 105: 236-243.
- Ribier D. & Rouzière A., 1993. *La transformation artisanale des plantes à huile: Expériences et procédés*. Editions du GRET, Paris, p. 11-22.
- Richardson A.C., Marsh K.B., Boldingh H.L., Pickering A.H., Bulley S.M., Frearson N.J., Ferguson A.R., Thornber S.E., Bolitho K.M. & Macrae E.A., 2004. High growing temperatures reduce fruit carbohydrate and vitamin C in Kiwifruit. *Plant Cell Environ.*, 27: 423-435.
- Rienth M., 2014. *Réponse de la vigne (Vitis vinifera L.) aux stress environnementaux: Impact du régime thermique sur le développement du péricarpe*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, 297 p.
- Rival A. & Levang P., 2014. *Palms of controversies: Oil palm and development challenges*. Éditions Quæ, Versailles, 69 p.
- Rivals P., 1980. Réflexions sur la parthénocarpie. *Fruits*, 35: 7-8
- Riwom S., Foe F., Nyegue M., Wanki R., Olugu S. & Etoa F.X., 2015. Chemical composition and in vitro antibacterial activity of the essential oils of the leaves, resin and stem-barks

- of *Dacryodes edulis* (G, Don) H.J. Lam growing in cameroon on diarrhea associated strains. *J. Appl. Pharm., Sci.*, 5(10): 006-01.
- Roch L., 2018. *Etude intégrative et comparative du métabolisme primaire des fruits au cours de leur développement*. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, 238 p.
- Roche J., 2005. *Composition de la graine de tournesol (Helianthus annuus L.) sous l'effet conjugué des contraintes agri-environnementales et des potentiels variétaux*. Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse, 305 p.
- Roche J., Bouniols A., Mouloungui Z., Barranco T. & Cerny M., 2006. Biodisponibility of sunflower seed oil components under environmental crop conditions. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.*, 108 (4): 287-297.
- Roche J., Essahat A., Bouniols A., El Asri M., Mouloungui Z., Mondières M. & Alghoum M., 2004. Diversified composition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds within cultural practices and genotypes (hybrids and populations), *Helia*, 27 (40): 73-98.
- Romero A.M., Jordá T., Rozès N., Martinez-Pastor M.T. & Puig S., 2018. Regulation of yeast fatty acid desaturase in response to iron deficiency. *Biochimica, Biophysica Acta-Mol. Cell Biol. Lipids*, 657-668.
- Rondanini D., Savin R. & Hall A.J., 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Res.*, 83: 79-90.
- Roper T.R., Keller J.O., Loescher W.H. & Rom C.R., 1988. Photosynthesis and carbohydrate partitioning in sweet cherry: fruiting effects. *Physiol. Plant.*, 72: 42-7.
- Russell N.J., 2008. Membrane components and cold sensing. In: Margesin, R., Schinner, F., Marx J.C. & Gerday C. (eds). *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology*. Springer, Berlin, pp. 177-190.
- Ruuska S.A., Girke T., Benning C. & Ohlrogge J.B., 2002. Contrapuntal networks of gene expression during Arabidopsis seed filling. *Plant Cell*, 14: 1191-1206.
- Sadka A., Dahan E., Cohen L. & Marsh K.B., 2000. Aconitase activity and expression during the development of lemon fruit. *Physiol. Plant.*, 108: 255-262.
- Sairam R.K. & Tyagi, A., 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr. Sci.*, 86: 407-421.
- Sakamoto A. & Murata N., 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell Environ.*, 25: 163-171.

- Sambanthamurthi R., Sundram K. & Tan Y., 2000. Chemistry and biochemistry of palm oil. *Prog. Lipid Res.*, 39(6): 507-558.
- Sanya D.R.A., 2019. *Biologie intégrative du métabolisme lipidique chez les levures du genre Blastobotrys*. Thèse de Doctorat, Université Paris-Saclay, 225 p.
- Sato S., Peet M.M. & Thomas J.F., 2002. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. Exposed to moderately elevated temperatures. *J. Exp. Bot.*, 53(371): 1187-1195.
- Savchenko G.E., Klyuchareva E.A., Abramchik L.M. & Serdyuchenko E.V., 2002. Effect of periodic heat shock on the inner membrane system of etioplasts. *Russian J. Plant Physiol.*, 49: 349-359.
- Schaffer A.A., & Petreikov M., 1997. Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiol.*, 113: 739-746.
- Schaffer R.J., Ireland H.S., Ross J.J., Ling T.J & David K.M., 2013. SEPALLATA1/2-suppressed mature apples have low ethylene, high auxin and reduced transcription of ripening-related genes. *AoB Plants*, 5: 1-10.
- Schreckenber K., Degrande A., Mbosso C., Boli Baboulé Z., Boyd C., Enyong L., Kanmegne J. & Ngong C., 2002. The social and economic importance of *Dacryodes edulis* (G. Don) H.J. Lam in Southern Cameroon. *For. Trees Livelihoods*, 12(1-2): 15-40.
- Schwender J. & Ohlrogge J.B., 2002. Probing in vivo metabolism by stable isotope labelling of storage lipids and proteins in developing *Brassica napus* embryos. *Plant physiol.*, 130 (1): 347-61.
- Seguin B., Brisson N., Loustau D. & Dupouey J.L., 2004. Impact du changement climatique sur l'agriculture et la forêt. *In: L'Homme face au climat, actes du symposium du Collège de France, Paris, 12-13 oct 2004*, ed. Odile Jacob, 2006, pp. 177-204.
- Seymour G.B., Harding S.E., Taylor A.J., Hobson G.E. & Tucker G.A., 1987. Polyuronide solubilization during ripening of normal and mutant tomato fruit. *Phytochemistry*, 26: 1871-1875.
- Shmeeda H., Kaspler P., Shleyer J., Honen R., Horowitz M. & Barenholz Y., 2002. Heat acclimation in rats: modulation via lipid polyunsaturation. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 283: 389-399.
- Sidorov R.A. & Tsydendambaev V.D., 2014. Biosynthesis of fatty oils in higher plants. *Fiziologiya Rastenii*. 61: 3-22.

- Signoret V., 2004. *Caractérisation de déterminants génétiques pour les critères de qualité de l'abricot*. INRA, Avignon, 57 p.
- Silou T., 1994. Evaluation de la production et étude de la variabilité morphologique et physicochimique de safou. *In: Kengue J. & Nya Ngatchou J. (eds). Actes du séminaire International sur la Valorisation du safoutier, 4-6 Octobre, 1994, Douala, pp. 33-35.*
- Silou T., 1996. Le Safoutier (*Dacryodes edulis*) un arbre mal connu. *Fruits*, 51(1): 42-59.
- Silou T., Kiakouama S., Bezard J. & Sempore G., 1991. Notes sur la composition en acides gras et en triglycerides de l'huile de safou en relation avec la solidification partielle de cette huile. *Fruits*, 46 (3): 271.
- Silou T., Rocquelin G., Gallon G. & Molagui T., 2000. Contribution à la caractérisation des safous (*Dacryodes edulis*) d'Afrique Centrale. Note II- Composition chimique et caractéristiques nutritionnelles des safous du district de Boko (Congo-Brazzaville). Variation inter-arbre. *Rivista italiana delle Sostanze Grasse*, 77: 85-89.
- Silou T., Rocquelin G., Mouaragadja I., & Gallon G., 2002. Chemical and nutritional characteristics of safou of Cameroun, the Congo-Brazzaville, the Congo-Kinshasa and Gabon. *La Rivista Italiana delle Sostanze Grasse*. 79 (5):177-182.
- Simão R.A., Silva A.P., Peroni F.H., do Nascimento J.R., Louro R.P., Lajolo F.M. & Cordenunsi B.R., 2008. Mango starch degradation. I. A microscopic view of the granule during ripening. *J. Agric. Food Chem.*, 56(16): 7410-7415.
- Singh G., Jawed A., Paul D., Bandyopadhyay, K.K., Kumari, A. & Haque S., 2016. Concomitant production of lipids and carotenoids in *Rhodospiridium toruloides* under osmotic stress using response surface methodology. *Front. Microbiol.*, 7: 1686.
- Snelgar W.P., Hall A.J., Ferguson A.R. & Blattmann P., 2005. Temperature influences growth and maturation of fruit on "Hayward" kiwifruit vines. *Funct. Plant Biol.*, 32: 631-642.
- Sonwa D., Okafor J., Mpungi Buyungu P., Weise S., Tchatat M., Adesina A., Nkongmeneck A., Ndoyé O. & Endamana D., 2002. *Dacryodes edulis*, a neglected non-timber forest species for the agroforestry systems of West and Central Africa. *For. Trees Livelihoods*, 12 (1-2): 40-55.
- Souleyre E.J.F., Iannetta P.P.M., Ross H.A., Hancock R.D., Shepherd L.V.T., Viola R., Taylor M.A. & Davies H.V., 2004. Starch metabolism in developing strawberry (*Fragaria ananassa*) fruits. *Physiol. Plant.*, 121(3): 369-376.

- Soulier B., 1987. *Contribution à l'étude des huiles de la pulpe et de la graine de safou*. D.E.A., Université de Toulouse, 80 p.
- Staudt G., 1982. Pollenkeimung und Pollenschlauchwachstum in vivo bei Vitis und die Abhängigkeit von der Temperatur. *Vitis*, 21: 205-216.
- Stockle C.O., Donatelli M. & Nelson R., 2003. CropSyst, a cropping systems simulation model. *Eur. J. Agron.*, 18: 289-307.
- Subramanyam H., Krishnamurthy S. & Parpia H.A.B., 1975. Physiology and biochemistry of mango fruit. *Adv. Food Res.*, pp. 223-305.
- Sugiura T., Ogawa H., Fukuda N. & Moriguchi T., 2013. Changes in the taste and textural attributes of apples in response to climate change. *Sci. Rep.*, 3: 2418.
- Sweetman C., Sadras V.O., Hancock R.D., Soole K.L. & Ford C.M., 2014. Metabolic effects of elevated temperature on organic acid degradation in ripening *Vitis vinifera* fruit. *J. Exp. Bot.*, 65: 5975-5988.
- Symons G.M., Davies C., Shavrukov Y., Dry I.B., Reid J.B. & Thomas M.R., 2006. Grapes on Steroids. Brassinosteroids Are Involved in Grape Berry Ripening 1. *Plant Physiol.*, 140: 150-158.
- Tabuna H. & Kana R. 2008. *Diagnostic des exportateurs camerounais du safou (Dacryodes edulis) sur le marché sous régional et international. Tome I: Le safou dans l'économie camerounaise et dans le commerce sous régional et international des fruits*. IRAD, Yaoundé, 36 p.
- Tabuna H. & Tanoé M., 2009. *Facteurs explicatifs et développement de la consommation actuelle du safou (Dacryodes edulis) au Cameroun*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi, 62 p.
- Tabuna H., 1999. Le marché des produits forestiers non ligneux de l'Afrique centrale en France et en Belgique: Produits, acteurs, circuits de distribution et débouchés actuels, *Cent. Int. For. Res.*, 19: 1-31 p.
- Tabuna H., 2007. *Commerce sous régional et international des produits forestiers non ligneux et des produits agricoles traditionnels en Afrique Centrale: état des lieux et stratégie de développement*. Rome, FAO, 153 p.
- Tchendji C., Severin M. & Wathelet J.P., 1981. Composition de la graisse de *Dacryodes edulis*. *Corps Gras*, 28 (3): 123-125.
- Tchinda N.D., Wanjala B.W., Muchugi A., Fotso Nzweundji G., Omokolo Ndoumou D. & Skilton R., 2016. Genetic diversity and gene flow revealed by microsatellite DNA

- markers in some accessions of African Plum (*Dacryodes edulis*) in Cameroon. *Afr. J. Biotechnol.*, 15 (13): 511-517.
- Tchotsoua M. & Mapongmetsen P.M., 1997. Le safoutier (*Dacryodes edulis*), zones écologiques et commercialisation des fruits au Cameroun. *In*: Kapseu C. & Kayem G.J. (eds). *Valorisation du safoutier*. Presses Universitaires de Yaoundé, Yaoundé: 261-272.
- Tchoundjeu Z., Kengue J. & Leakey R.R.B., 2002. Domestication of *Dacryodes edulis*: State-of-the-art. *For. Trees Livelihoods*, 12 (1-2): 3-13.
- Tchoundjeu Z., Tsobeng A.C., Asaah E. & Anebeh P., 2010. Domestication of *Irvingia gabonensis* (Aubry Lecomte) by air layering. *J. Hortic. For.*, 2 (7): 171-179.
- Tchuenguem F.F.-N., Messi J. & Pauly A., 2001. Activité de *Meliponula erythraea* sur les fleurs de *Dacryodes edulis* et son impact sur la fructification. *Fruits*, 56: 179-188.
- Tester R.F., Karkalas J. & Qi X., 2004. Starch-composition, fine structure and architecture. *J. Cereal Sci.* 39: 151-165.
- Theron K., 2011. Size matters: Factors influencing fruit size in pear. *Acta Hort.*, 909 (909): 545-555.
- Todo G., 2015. *Distribution, adaptation environnementale et diversité génétique de *Dacryodes buettneri* (Engl.) H.J. Lam et *Dacryodes edulis* G. Don) H.J. Lam (Burséracées) en Afrique centrale*. Thèse de Doctorat, Université de Yaoundé I. Yaoundé, 130 p.
- Todo G., Benoit L., Coppens d'Eeckenbrugge G., Joly H.I., Onana J.M., Achoundong & Amougou Akoa, 2013. Comparaison des diversités génétiques de *Dacryodes edulis* ((G.Don) H.J. Lam) et de *Dacryodes buettneri* (Engl.) H.J. Lam (Burséracées), deux espèces forestières utiles en Afrique centrale. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, 7(3): 1243-1254.
- Triboi-Blondel A.M., Bonnemoy B., Falcimagne R., Martignac M., Messaoud J., Philippon J. & Vear F., 2000. The effect of temperature from flowering to maturity on seed composition of high oleic sunflower inbreds and mid oleic hybrids. *In*: Proc, XV International Sunflower Conference, Toulouse: 52-55.
- Tromp J., 1997. Maturity of apple cv. Elstar as affected by temperature during a six-week period following bloom. *J. Hortic. Sci.*, 72: 811-819.
- Troufflard S., 2004. *Etude du métabolisme carbone dans l'embryon de lin oléagineux lors de l'accumulation des réserves lipidiques*. Thèse de Doctorat, Université de Picardie Jules Verne, 148 p.

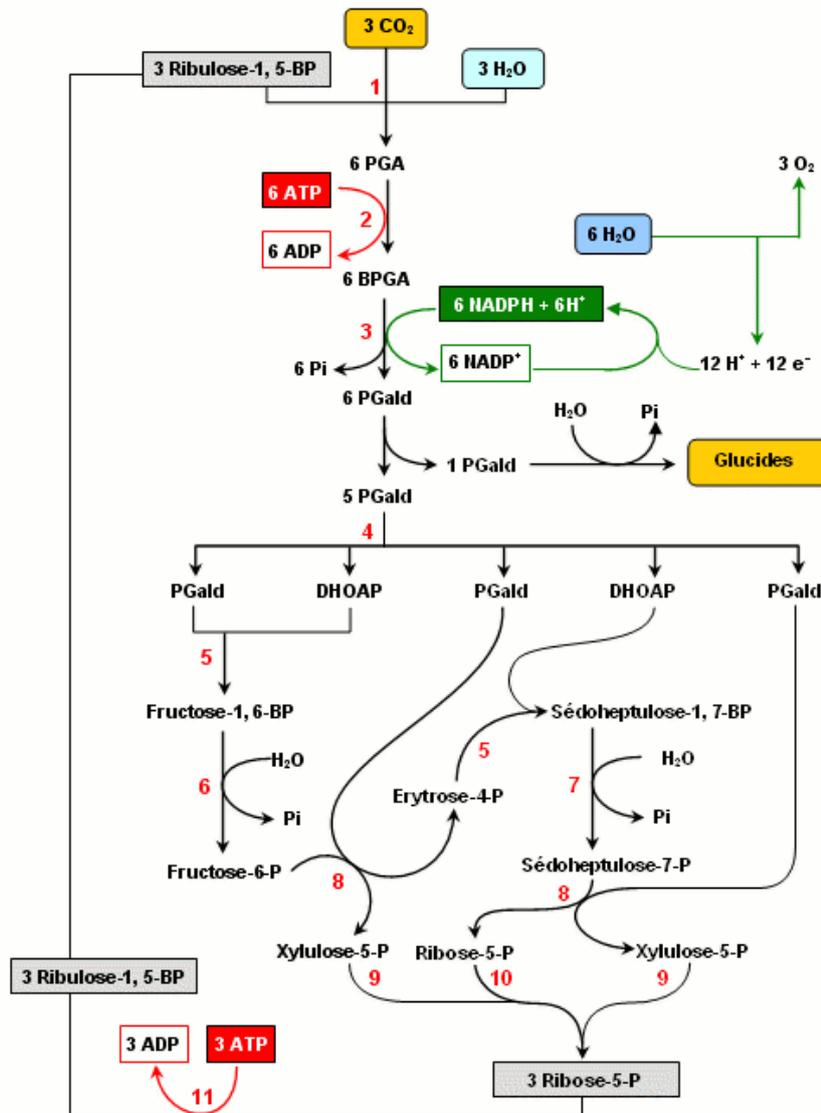
- Tshiombe M.V.E., Masimango N., Silou T., Diawidi D. & Nsimba., 2014. Influence of taste on safou oil productivity. *Int. J. Agric. Food Sci.*, 4 (1): 50-53.
- Ucciani E. & Busson F., 1963. Contribution à l'étude des corps gras de *Pachylobus edulis* Don. *Oléagineux*, 18(4): 253-255.
- Ulrich J., 1970. Organic acids. In: Hulme A.C. (ed.). *The biochemistry of fruits and their products*: Academic Press, London/New York: 89-117.
- Verheij E.W.M., 2002. *Dacryodes edulis* (G.Don) H.J.Lam. In: Oyen L.P.A. & Lemmens R.H.M.J. (eds). *Ressources végétales de l'Afrique Troicale*. PROTA, Wageningen, 72 p.
- Vriezen W.H., Feron R., Maretto F., Keijman J. & Mariani C., 2008. Changes in tomato ovary transcriptome demonstrate complex hormonal regulation of fruit set. *New Phytol.*, 170: 60-76.
- Wahid A. & Close T.J., 2007. Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biol. Plant.*, 51, 104-109.
- Wang F., Sanz A., Brenner M.L. & Smith A., 1993. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiol.*, 101: 321-327.
- Wang H.J., Ge Q.S., Rutishauser T., Dai Y.X. & Dai J.H., 2015. Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change. *Sci. Rep.*, 5 (5): 8833.
- Wang L., Sun X., Weiszmann J. & Weckwerth W., 2017. System-level and granger network analysis of integrated proteomic and metabolomic dynamics identifies key points of grape berry development at the interface of primary and secondary metabolism. *Fro. Plant Sci.*, 8:1-19.
- Warrington I.J., Fulton T.A., Halligan E.A. & de Silva H.N., 1999. Apple fruit growth and maturity are affected by early season temperatures. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 124: 468-477.
- Waruhiu A.N., Kengue J., Atangana A.R., Tchoundjeu Z. & Leakey R.R.B., 2004. Domestication of *Dacryodes edulis*: 2. Phe notypic variation of fruit traits in 200 tress from four populations in the humid lowlands of Cameroon. *Food Agric. Environ.*, 2: 340-346.
- Weeks A., Daly D.C. & Simpson B.B., 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 35: 85-101.

- Wheeler T.R., Chatzialioglou A., Craufurd P.Q., Ellis R.H. & Summerfield R.J., 1997. Dry matter partitioning in peanut exposed to high temperature stress. *Crop Science*, 37: 1507-1513.
- Wullschlegel S.D., Norby R.J. & Hendrix D.L., 1992. Carbon exchange rates, chlorophyll content and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiol.*, 10: 21-31.
- Yemm E, & Willis A.J., 1954. The estimation of carbohydrate in plant extracts by Anthrone *Biochem. J.*, 57: 508-514.
- Youmbi E. & Benbadis A., 2001. Régénération in vitro des plantes à partir des bourgeons axillaires et de l'apex de plantules sexuées de *Dacryodes edulis* (Dom.) Lam. *Fruits*, 56: 333-343.
- Youmbi E., 1991. *Étude histologique, cytochimique de la graine, culture in vitro du safoutier*. Thèse de Doctorat, Université Paris VIII, 132 p.
- Youmbi E., 2000. Potentialité de régénération in vitro du noeud cotylédonaire chez *Dacryodes edulis*. *Fruits*, 55(6): 409-419.
- Youmbi E., Mbeuyo M., Tchinda N.D. & Amougou A., 2010. Physico-chemical characterization and classification of fruits of *Dacryodes edulis* from the major agro-ecological zones of Cameroon. *Fruits*, 65: 355-365.
- Young L.W., Wilen R.W. & Bonham-Smith P.C., 2004. High temperature stress of Brassica napus during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *J. Exp. Bot.*, 55(396): 485-495.
- Zago E., 2015. *Extraction et transformation chimioenzymatique de composés phénoliques issus de graines oleagineuses*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, 210 p.
- Zeeman S.C., Kossmann J. & Smith A.M., 2010. Starch: its metabolism, evolution and biotechnological modification in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 61: 209-234.
- Zepeda B., Olmedo P., Ejsmentewicz T., Sepúlveda P., Balic I., Balladares C., Delgado-Rioseco J., Fuentealba C., Moreno A.A., Defilippi B.G., Meneses C., Pedreschi R. & Vargas R.C., 2018. Cell wall and metabolite composition of berries of *Vitis vinifera* (L.) cv. Thompson Seedless with different firmness. *Food Chem.*, 268: 492-497.
- Zhang Y.M. & Rock C.O., 2008. Membrane lipid homeostasis in bacteria. *Nature Reviews Microbiol.*, 6: 222-233.

ANNEXES

ANNEXES

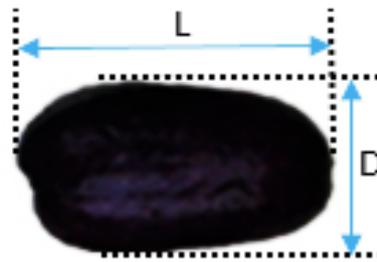
Annexe 1. Fixation du CO₂ dans la photosynthèse et cycle de Calvin



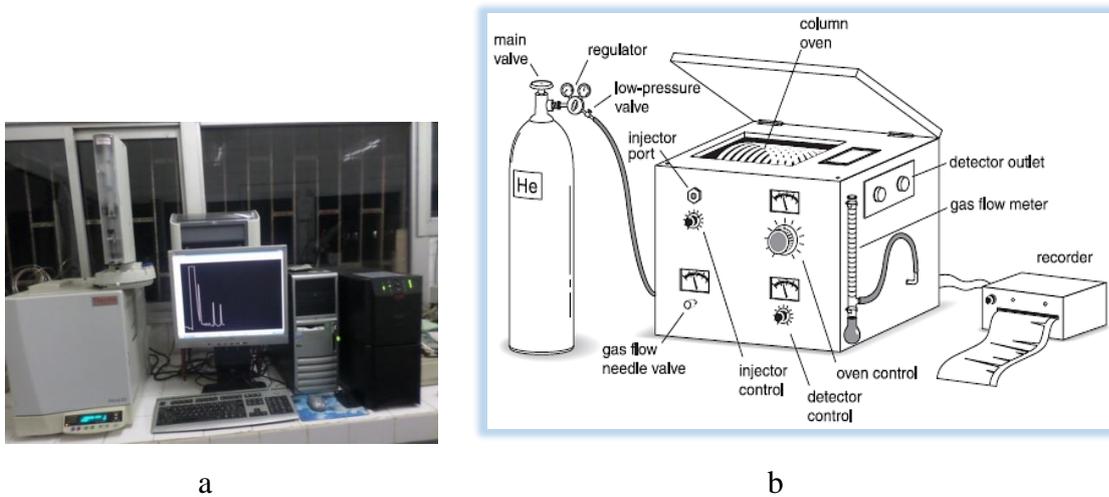
Enzymes responsables: 1 = ribulose biphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco), 2 = phosphoglycérate kinase, 3 = glycéraldéhyde phosphate déshydrogénase, 4 = triose-phosphate isomérase, 5 = transaldolase, 6 = fructose-1,6-bisphosphatase, 7 = sédoheptulose-1,7-bisphosphatase, 8 = transcétolase, 9 = épimérase, 10 = isomérase, 11= ribulose-5-phosphate kinase.

Noms des molécules	
PGA	: 3-phosphoglycérate
BPGA	: 1, 3-biphosphoglycérate
PGald	: 3-phosphoglycéraldéhyde
DHOAP	: dihydroxyacétone - phosphate
ADP	: adénosine 5'-diphosphate
ATP	: adénosine 5'-triphosphate
NADP⁺	: nicotine adénine dinucléotide phosphate

Annexe 2. Mesure de paramètres morphologiques (longueur et diamètre) du Safou



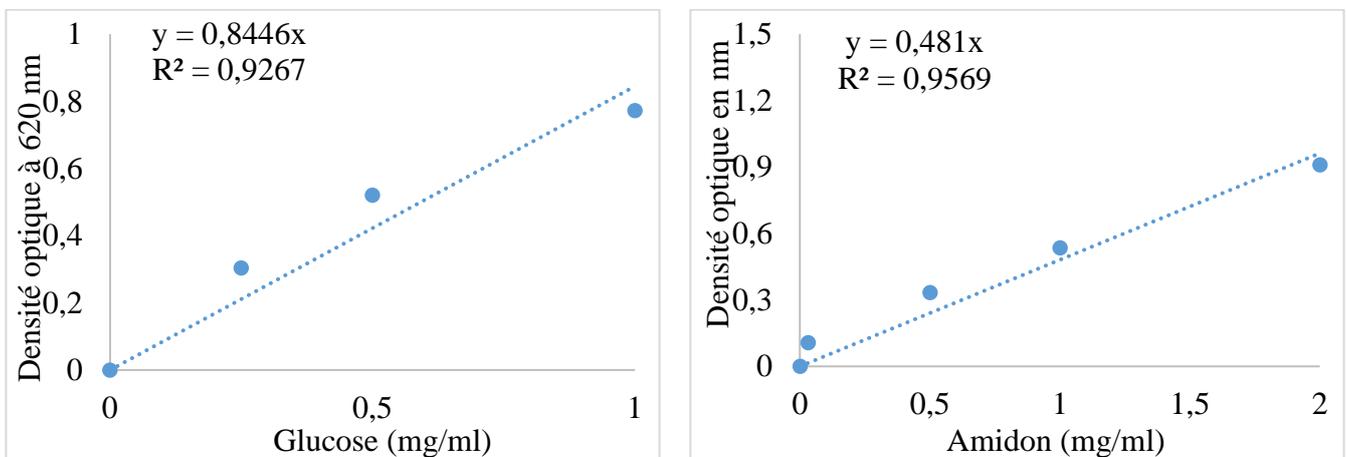
Annexe 3. Chromatographe en phase gazeuse



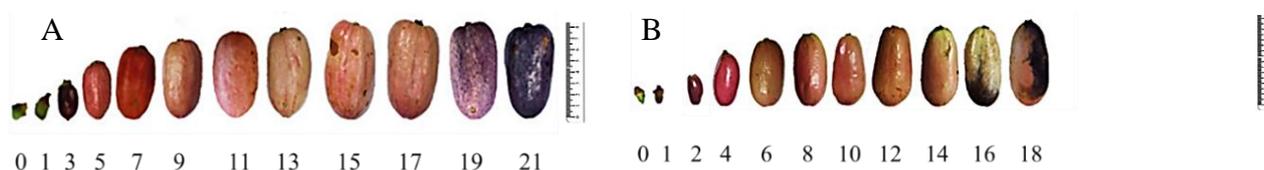
(a) Photo du laboratoire d'analyse des lipids de l'IRAD, Dibamba

(b) Schema representant le système de chromatographe en phase gazeuse (Wade, 1997)

Annexe 4. Courbes d'étalonnage du glucose et de l'amidon



Annexe 5. Variations de taille et de couleur chez les fruits de *Dacryodes edulis* collectés dans la zone agro-écologique V.



A: fruits de l'arbre 7 collectés en 2012 à Makénééné; B: fruits de l'arbre 13 collectés en 2012 à Yaoundé

Annexe 6. Période s'écoulant entre la nouaison et la teneur maximale en lipide en comparaison à la fin de la maturation pour chaque pied de *Dacryodes edulis* étudié au Cameroun, 2012 et 2013. nd, non déterminé; moyennes \pm écart type suivies par la même lettre sont non significativement différentes significativement différentes au seuil de 5 %.

Numeros des arbres	Période entre la nouaison et la teneur maximale en lipide (jours)		Période entre la nouaison et la fin du mûrissement (jours)	
	2012	2013	2012	2013
1	175	147	175	147
2	105	119	133	147
3	119	119	147	147
4	161	105	175	147
5	112	133	140	133
6	126	140	126	140
7	147	133	147	133
8	140	119	140	133
9	140	nd	154	nd
10	126	nd	126	nd
11	nd	nd	nd	nd
12	nd	nd	nd	nd
13	112	133	140	133
14	133	133	161	161
15	147	nd	182	nd
16	119	nd	147	nd
Moyennes (jours)	133 \pm 20,02 ab	128,1 \pm 10,29 a	149,5 \pm 17,92 c	142,1 \pm 7,77 bc

Annexe 7. Données météorologiques du Ministère des Transports, Direction de la météorologie nationale, Sous-Direction des applications météorologiques, Service de la climatologie et de la banque des données.

Foumban

Températures moyennes (°C)												
Foumban												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	20,3	17	20,3	20,3	28	25	25	26	28	27	27	26
2	19,5	17,5	30	19,5	19,5	19,5	19	19,5	19,5	18,3	19,5	17
3	16	18	17	19	17,5	21	18	18	18	18	17,5	17,5
4	17,4	19	31	19,9	17,4	21	21	18	18	18	17,4	17,4
5	18,6	20,3	18,6	20	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18
6	18,9	18,9	27	21	18,9	18,9	18,9	18,9	18,9	18,4	17	18,9
7	20,3	20,3	32	20,3	20,3	20	21	20,3	19	19	19	20
8	18,6	18,6	18,6	19	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6
9	19	18	28	19	19	19	19	19	19	18	18	18
10	17,4	17,4	17,4	19,4	17,4	20	23	18	18	18	17,4	17
11	18,8	18,8	18,8	30	18,8	18,8	18	18,8	18,4	18,2	18,8	18,8
12	17	17	17	26	17	17	21,5	18	18	18,2	17	17
13	16	18	24	25	21	21	21	21	20	20	20	17
14	15,5	31	18	24	22	20,5	21,3	21	21	18	22	17,7
15	17,4	24	17,4	22	17,4	18	18,9	18	18	18	17,4	17,4
16	18,9	26	18,9	21	18,9	18,9	18,9	18,9	18	18,9	18	18
17	17,2	25	17,2	21	23	23	22	23	21,5	23	21	20
18	19,3	22,5	32	22	25	25	24,4	22,3	23	21	23	23
19	18	24	26	19	27	24	25,8	25,2	24	19,3	27	25
20	18,5	26	28,2	20,7	30	28,5	22	23	27	28	28	18
21	18	27	27	22	18	18	24,7	18	18	18	17,5	17
22	18,1	17	24	19,6	17	19	19	18	18	18,3	17	17
23	17	17,9	24	19,5	22	20	20	20,3	20,2	18,3	21	19,4
24	17	17	20,3	27	23	21	22,1	22	21,7	20	23	22
25	20,4	17,2	20,4	20,4	28,4	28,4	21	23,5	25	21	24	22
26	20	17	20	20	30	30	24	24	26,7	26	27	26,2
27	19	18	30	19	21	21	21	21	20	20	20	20
28	18	18	28	20	19	18	19	19	18	18	17,6	17
29	19		19	19	18	18	18	18	18	18	17,2	18
30	17,8		17,8	19	19	18,9	18,4	18	19	18	18	17
31	17,5		17,5		19		19	19		19		18

Pluviométrie journalière (mm)												
Foumban							Année 2011					
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	13	22	0	22	0
2	0	0	0	0	0	11	12	10	0	5	12	3
3	0	0	0	0	0	0	13	11	21	12	18	0
4	0	0	0	0	0	0	11,1	0	0	0	14	6
5	0	0	0	0	14	25	0	14	0	3	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	21	0	17	0	0
7	0	0	0	0	0	9	9	9	0	0	13	0,4
8	0	0	0	0	4	0	11	4	0	21	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	5	17,3	11	22	0
10	0	0	0	0	0	18	17	17	0	10	0	0
11	0	0	0	0	0	0	20	20	0	0	24,2	0
12	0	0	0	0	0	0	21	20	16	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	14	0	21	0	0
14	0	12	29	18	7	12	0	0	20	25	23	0
15	0	0	0	0	0	0	17	16,8	0	0	0	0
16	5,2	13	24	0	0	0	23	16	20	27	23	0
17	8,9	0	0	19,9	10	0	0	23	17	0	0	0
18	0	14	0	0	0	20	0	12	0	24	25	0
19	0	0	18	16	11	0	27	0	0	0	0	0
20	0	11	0	0	19	0	0	15	16,5	22	0	0
21	0	0	20	0	0	0	26	16	0	22	0	0
22	0	0	0	0	0	18	0	18	28	0	0	0
23	0	6,7	0	0	17	0	22	15	0	0	0	0
24	0	0	0	35	0	0	0	16	23	25	0	0
25	0	0	0	25	0	0	14,5	16	0	9	0	0
26	0	0	0	0	0	9,5	0	17	22	0	0	0
27	0	0	23	22	14	0	0	18	25	20	0	0
28	0	0	13	0	0	9	9,2	10	0	19	0	0
29	0		0	0	0	0	0	19	18	2	0	0
30	0		19,6	24	10,8	0	0	20	22,4	12	0	0
31	0		0		0		0	20		11,4		0
NJP	2	5	7	7	9	9	15	28	14	20	10	3

Humidité relative moyenne (%)												
Foumban												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	60	56	64	72	76	81	81	72,3	80	75	78	65
2	65	53	60	73	79,5	77,5	78	74	81	82	74	65
3	55	54	59	74	79,5	78	78	77	81,5	76	77	57
4	55	57	59	75	77	79	79	79	82	80,5	71	63
5	57	54	64	76	76,5	74	79,5	76,3	82,5	85	73	67
6	65	54	62	75	80,5	78	78	83	77	75	74	65
7	62	56	68	74,5	74,5	77	77	74,5	78	84,5	70	64
8	64	56	62	73	78	78	78	80	84,5	80,5	74	64
9	60	51	63	73	79	76	78,5	79	83	79	67	60
10	62	54	59	72	75,5	81,5	81,5	83	81,5	77	72	65,5
11	63	55	60	70	83	84	84	78	83	80	73	63
12	64	55	66	70	80	78	78	81	74	72	67	64
13	61	53	65	66	79	80	80	77	77	81	73	66
14	68	54	65	67	84,5	76	76	77	83,5	73	72	67
15	68	57	66	67	67	81	81	79	81	82,5	67	67
16	60	58	67	68	80	74	74	81,5	76	79	75	60
17	61	55	67	70	64	76	76	78	74	80	72,5	61
18	62	54	69	76	76	78	78	81	78	80,5	71	62
19	60	55	69	71	78	76	80	79	83,5	79,5	70	65
20	59	56	67	72	77	72	77	79	73	78	76	65
21	59	58	62	74,1	77,5	81	82	79	79	76	69	59
22	57	57	62	73,1	81	80,5	80,5	77	81	75	77	57
23	60	63	65	77	76,5	74	78	81	82,5	78	69	60
24	61	62	66	73	74	72	78	77	79	73	70	65
25	62	57	61	72	80,5	80,5	80,5	82	80	79	68	66
26	62	61	69	73,2	77,5	79	79	76	78	74	73	62
27	63	61	66	73,1	77	79	79	81,5	83	81	73	63
28	63	52	69	77	76,5	77,5	77,5	75	81	79	68	63
29	62		62,5	75	80,5	79,5	79,5	79	85	74	76	62
30	56		68	73	77	83	83	79	79	80,5	72,5	56
31	57		68		80		80	78,7		84		66

Températures moyennes (°C)												
Foumban												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	20	17	21,3	21,7	28	23	25	23	27	26	24	16,5
2	19,5	17,5	31	19,5	18	19,5	18	19,5	18,5	16,3	17,5	17
3	16	18	18	19	17,5	19	18	18	17,3	17	17,5	17,5
4	17,4	19	32	19,9	17,4	18,1	19	18	17,6	17,2	17,4	17,4
5	18	20	18,6	21	18,6	18	18,2	18,6	18	18,6	18,6	18
6	18,9	18,9	28	21	18,9	18,9	18,3	18,9	18,9	18,4	17	18,9
7	20,3	20,3	33	20,3	20	20	19	18	19	19	19	20
8	18,6	18,6	18,6	20	18,6	18,6	18,2	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6
9	18,2	18	29	19	19	18,2	18,1	18	18,5	17,5	18	18
10	17,4	17,4	17,4	19,4	17,4	17,5	22	18	18	17,5	17,4	17
11	18,8	17,7	18,8	31	18,8	17,8	18	18,8	18,4	18,2	18,8	18,8
12	17	17	19	26	17	17	18,7	18	17,7	18,2	17	17
13	16	18	26	25	21	20	21	17,4	18	20	18	17
14	15,5	31	18	24	22	20,5	19	21	20	18	18	17,7
15	17,4	24	17,4	23	17,4	18	18,9	18	17,8	18	17,4	17,4
16	18,9	26	18,9	23	17,2	18,9	18,9	18	18	18,9	18	18
17	17,2	25	17,2	21	21	18	18	20	18	23	17,8	17,5
18	19	22	32	22	25	22,8	18,6	21	21,5	20	17,5	21
19	19	24	27	19	27	24,1	25	25,2	22	19,3	19,2	23
20	18,5	26	28,2	21,6	30	24,5	21,2	23	25	26	23	18
21	18	27	27	22	18	18	22,3	17,5	17	16,7	17,5	17
22	18	16,8	25	23	17	18	18	17,3	17	16,5	17	17
23	17	17	26	19,5	17,4	18,4	19	17,5	18	18,3	18	19,4
24	17	17	21,5	28	23	18,5	18	22	21	18,5	19	20
25	20	17,2	20,4	20,4	27	28,4	18	21,5	22,8	21	20,6	22
26	20	17,3	22	22	30	30	22	23	23	23	18,6	26,2
27	19	18,7	33	19	21	21	17,2	18,3	18,3	18	18,4	20
28	18	18	28	20	18,7	18	17,4	18,5	17,3	18	17	17
29	18,3	20,1	19,6	22	18	18	17,5	18	17,4	17	17,2	17,3
30	17		17,8	19	18,2	18	18,4	18	18	18	17,5	17
31	17,5		17,5		19		18	18		17		18

Pluviométrie journalière (mm)				Foumban				Année 2012				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	11	0	0	0	0	15	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	13	7	0	11	0	0
3	0	0	0	0	0	16	17	0	11	7	0	0
4	0	0	0	12	7	0	18	0	18	12	0	6
5	0	0	0	0	0	18	14	11	11	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	16	0	16	18	0	0
7	0	0	0	14	0	24	21	0	17,3	0	0	0
8	0	0	0	0	12	0	0	6	19	9	0	0
9	0	0	0	0	0	13	12	17	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	11	0	15	0	0	0
11	0	0	0	14	0	15	0	18	10	13	0	0
12	0	0	0	0	13	0	22	0	11	11	0	0
13	0	0	0	0	0	13	23	15	0	7	0	0
14	0	0	0	10	0	0	0	0	11	0	0	0
15	4,2	0	0	0	0	21	11	20	13	0	0	0
16	0	0	22	0	10,8	0	9	0	9	16	0	0
17	4,1	0	0	19,9	0	22	0	17	7	12	0	0
18	0	0	0	0	0	0	18	0	4	0	0	0
19	0	0	0	0	0	21	20	18	11	0	0	0
20	0	0	0	16	22	0	19	0	0	8,6	0	0
21	0	0	12	0	0	25,9	0	21	18	4	0	0
22	0	0	0	0	0	0	9	14	12	0	0	0
23	0	6,6	0	30	0	12	11	0	23,5	0	0	0
24	0	0	0	0	26	0	12	0	0	9	0	0
25	0	0	0	0	0	14	0	0	11	9	0	0
26	0	0	0	25	0	0	14	12,1	8	0	0	0
27	0	0	10,5	0	0	13	7,8	0	13	0	0	0
28	0	0	0	0	6	0	11	9	7	0	0	0
29	0	0	0	0	0	11	0	0	8	0	0	0
30	0		0	6	0	0	20	11	22,4	0	0	0
31	0		0		0		15	0		0		0
NJP	2	1	3	10	7	14	22	14	25	14	0	0

Humidité relative moyenne (%)												
Foumban												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	68	56	64	72	74	81	81	74	80	75	71	72
2	65	57	66	73	79,5	83	78	77	81	82	79,5	73
3	57	54	60	74	79,5	78	78	77	74	76	77	67
4	65	57	66	75	77	79	79	79	82	80,5	77	71
5	57	54	64	74	76,5	74	83	76,3	76	85	76,5	76
6	65	58	68	75	80,5	78	78	83	77	75	80,5	75
7	66	56	68	72	74,5	77	77	74,5	78	84,5	74,5	74,5
8	64	60	62	73	77	78	78	80	84,5	80,5	77	73
9	63	64	70	73	79	82	78,5	79	83	79	79	69
10	62	54	66	72	75,5	81,5	81,5	83	75	77	73	72
11	63	61	60	70	81	84	84	78	83	80	81	70
12	64	55	64	70	80	78	78	81	74	72	80	70
13	63	59	68	66	79	80	80	77	77	81	79	66
14	68	54	65	67	81	76	76	77	83,5	73	81	67
15	68	57	66	67	67	81	81	79	72	70	67	67
16	60	58	70	65	80	83	74	81,5	76	79	80	68
17	61	57	66	70	66	76	76	78	74	80	66	70
18	66	64	69	76	78,5	78	80	81	76	80	74	76
19	62	55	72	71	78	82	80	79	78	79,5	78	68
20	71	56	67	72	77	74	77	79	73	78	77	72
21	59	56	62,5	72	78	79	82	79	79	76	78	74,1
22	65	57	72	73,1	81	80,5	80,5	77	81	75	81	73,1
23	66	63	65	77	76,5	74	77	81	78	78	76,5	75
24	61	62	66	73	70	72	85	85	79	73	70	64
25	64	60	61	72	72	80,5	84	82	81	79	72	72
26	62	61	69	71	77,5	84	79	76	78	74	67	73,2
27	65	61	70	73,1	80,5	79	79	81,5	77	81	80,5	70
28	63	61	69	74	72,5	77,5	77,5	75	81	79	72,5	70
29	64	56	67	75	80,5	79,5	79,5	83	85	74	80,5	75
30	66		71	73	79,5	83	83	79	79	80,5	75	73
31	72		68		80		80	78,7		84		66

Températures moyennes (°C)												
Foumban												
Année 2013												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	20	17	21,7	21	29	23	26	23	27	26	24	16,5
2	19,5	17,5	19	19,5	18	19,5	20	19,5	18,5	17,8	19	17
3	16	18	19	19	17,5	19	18	18	18	19	19	17,5
4	17,4	19	19,9	19,9	17,4	18,1	19	18	17,6	18	19	17,4
5	18	20	20	21	19	18	18	18,2	18	18,6	18,6	18
6	18,9	18,9	21	21	20,2	18,7	18,3	18,2	18,9	18,4	17	18,9
7	21,5	20,3	20,3	18	23	20	18	18	19	19	19	20
8	19	18,6	20	20	18,6	18,6	18,2	18,6	18,6	18,6	18,6	18,6
9	24	18	19	19	19	18,2	18,1	18	18,5	18	18,8	18
10	17,4	17,4	19,4	19,4	18,5	17,5	21	18	18,7	17,5	17,4	17
11	18,8	17,7	30	31	18,8	17,8	18	18,8	18,4	18,2	18,8	18,8
12	17	17	26	26	18,3	17	18,7	18	17,7	18,2	17,7	17
13	16	18	25	25	21	20	21	17,4	18	22	18,8	17
14	16,9	31	24	20,8	22	20,5	19	21	20	24	18	17,4
15	17,4	24	23	22	18	18	18,5	17,2	17,8	18	18	17,4
16	18,9	26	23	22,8	18,5	18,9	18,9	17,4	18	18,9	18	18
17	17,2	25	21	21	21	18	18,1	20	18	24	19	17,5
18	19	22	22	20,1	25	22	18,4	21	21,5	20	19	21
19	22	24	19	19	27	23	26	21	22	21	25	22
20	18,5	26	21,6	21,5	30	22	21,2	23	25	26	23	18
21	21	27	22	21,4	18	18	21	17,5	18	19,7	24	17
22	22	16,8	23	21	19	17	18	17,3	17,6	19,7	27	17
23	20,3	17	19,5	19,5	17,4	18,4	19	17,5	18	18,3	27	19,4
24	18,7	17	28	25	26	18,5	18	20,3	21	18,5	19	20
25	20	17,2	20,4	20	31	27	18	21,5	22,8	23	20	22
26	20	17,3	22	18	30	29	22	22	23	23	18,6	26
27	19	18,7	19	18	24	21	17,2	18	18,3	21,2	18,4	20
28	18	18	21	18,7	18,7	18	17,4	17,6	17,3	18	17	17
29	18,3		21,5	19	19	18	17,5	17,7	17,4	17	17,2	17,3
30	17,8		19	18	18,2	17	18,4	17,5	18	18	17,5	17
31	17,7		17,5		22,4		18	18		17		18

Pluviométrie journalière (mm)												
Foumban												
Année 2013												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	11	0
3	0	0	0	0	0	10	0	0	14	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	11	0
6	0	0	0	0	0	0	0	10	13	20	0	0
7	0	0	0	0	0	20	21	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	14	0	0	0	0	18	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	17,3	0	12	0
10	0	0	0	0	0	18	0	21	0	0	0	0
11	0	0	6	0	0	0	0	7	0	13	0	0
12	0	0	0	0	0	6	23	0	20	0	14	0
13	0	0	4	0	0	0	0	19	0	21	0	0
14	0	0	0	24	13	14	0	19	20	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0
16	0	0	21	0	0	14	22	11	20	0	4,7	0
17	0	0	0	0	10,8	0	0	0	0	0	0	0
18	0	2	0	0	0	20	0	23	0	20	0	0
19	0	0	29	26	11	0	12	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	20,3	12	0	18	24	0	0	0
21	0	0	28	0	0	0	11	0	0	7,4	0	0
22	0	0	0	0	0	20	0	22	14	0	0	0
23	0	5	0	0	15	22	29	0	0	0	0	0
24	0	0	26	30	0	9	0	0	23,5	14,4	0	0
25	0	0	0	25	0	0	18	24	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	19	0	0	14	10	0	0
27	0	0	24,6	22	0	0	0	10	25	2	0	0
28	0	0	0	0	0	19,9	0	0	0	0	0	0
29	0		21	0	0	0	0	16	0	0	0	0
30	0		0	18,1	0	21,1	14,8	0	16,8	0	0	0
31	0		29		0		0	34,3		0		0
NJP	0	2	9	6	5	15	8	13	12	10	0	0

Humidité relative moyenne (%)				Foumban				Année 2013				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	67,5	56	68	72	74	72	81	84	80	78	76	70
2	66	57	65	73	69,5	77,8	85	81	81	82	75	66
3	63,3	54	59	74	72	76,2	78	74	74	76	74	68
4	66	57	65	75	77	77	79	82	82	80,5	75	66
5	64	54	57	74	76,5	76,5	83	72	76	85	72	64
6	68	58	65	78	80,5	79	78	77	77	75	78	63
7	68	56	61	72	74,5	74,5	79	78	78	84,5	72	68
8	65,1	59	60,5	76	77	77	78	84,5	84,5	83	74	62
9	70	64	63	73	77	79	78,5	80	83	79	73	70
10	66	54	59	75,5	75,5	74	81,5	78	75	77	75,5	63
11	67,4	61	63	74	81	81	84	83	76,5	80	74	60
12	64	55	64	70	80	80	78	74	74	72	70	64
13	68	59	63	66	79	79	80	80	77	81	66	70,5
14	65	54	55	78	75,6	82,2	77,5	83,5	83,5	73	78	65
15	68,3	57	65	67	67	67	81	75	72	70	67	66
16	70	58	60	69	80	80	74	76	76	79	65	69,5
17	66	57	61	70	66	66	76	74	72	80	67,5	66
18	69	62	66	76	78,5	74	82	76	76	80	76	66
19	72	55	62	71	68	78	80	76	78	79,5	71	72
20	67	56	71	78	77	77	77	73	73	78	78	64
21	69	56	54,5	76,5	74,7	78	82	79	79	76	74,5	62,5
22	72	57	65	73,1	81	81	80,5	81	75,5	75	73,1	72
23	65	63	66	77	76,5	76,5	77	78	78	78	72,8	65
24	70,5	59	61	73	70	70	85	77,8	79	73	73	66
25	61	60	64	72	72	72	84	81	81	84,5	72	61
26	69	54,5	62	76	73	67	79	78	78	74	76	69
27	70	57	65	74,7	78,3	81	79	77	77	81	72	70
28	69	60,5	63	74	72,5	72,5	77,5	81	81	79	74	67
29	66,5		64	74,2	80,5	80,5	79,5	85	85	76	74,2	67
30	71		66	73	79	75	83	79	79	80,5	73	71
31	69		70,5		77,5		84	75,7		84		68

Makénéne

Températures moyennes (°C)												
Makénéne												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	24	26	24,2	25	25	25	23,1	23	23,1	23,2	23,7	23,2
2	23,7	25,5	25,2	25,3	25,3	25	22,65	24	23	22,5	22,65	23,5
3	23,45	25,7	25,4	24,5	23,5	23,5	22,75	23,1	22,75	22,5	22,75	23,5
4	24,9	26,2	25	24	24	24	23	24,2	23	22	24	23,7
5	22,9	26	25	25,5	25,5	25,5	23,7	24,2	23,7	22	24	22
6	22,6	26,4	25,2	24,7	24,3	24,3	23,4	22,1	23,4	23,1	24,4	23,9
7	23,7	26	25,4	26	26	26	24	22,4	24	23	24	23
8	23,9	25,8	25,5	25,2	25,2	24,7	23,4	23,5	23,4	22,4	23	22,4
9	24,3	26,4	25	24,1	24,1	23	24	23,3	24	23	24	23
10	24,5	26,7	24	25,3	25,3	25,3	23,8	23	23,8	22,8	23,8	23,9
11	24,8	27	24,5	24,3	23,3	23,3	23,6	23	23,6	23	24,4	22
12	24,5	26,4	24,4	25	25	23,8	22,4	23	24	22,5	22,5	24,7
13	24,75	27	24,8	24	24	24	23,4	23,25	24,3	23	23,4	25
14	24,7	26,2	25,3	25,2	25	25,2	23,5	24	23,5	23	23,5	23
15	24	26	26	25	25	25	22,7	23	23,5	24,5	23	24,5
16	23,2	26,3	26	24,4	24	24	22,7	22,7	23,2	22,3	23,3	24,6
17	24	26,2	26,4	26,1	26	26,1	22,5	22,9	23	23	24,5	23
18	23,95	26	26	25,2	25,2	24	23	22	23	22,7	23,8	24
19	23,5	27	26,3	23,5	23,3	23,5	22,7	22,8	23,5	22,7	23	24,9
20	23,1	25	25,9	23	22,4	22,4	22,8	23,8	22,8	23,7	24,2	22,8
21	23,5	25,2	26,1	25	24,5	24,6	23	20,7	23	23	23,4	23
22	24	26	26	25,4	24	24	24	21	24	22,7	23,9	22,7
23	23,9	27	27	23	23,2	23	22,9	22	22,9	24	25	24
24	24	26	26	24,7	24,2	23,8	23,5	22,5	23,5	23	24,5	25
25	24,3	26,4	25,6	24,4	24,3	24	22,6	22	22,6	23,4	22,6	25,5
26	25	26,8	25	25	25	23,8	21,6	22,6	23	22,4	22,4	24,4
27	26,5	25,6	25,4	24	24,2	24	21,9	23	22	22,3	22,9	24,3
28	24	25,6	24,3	23,5	23,4	23,2	23,5	23	23,5	22,5	23	23,8
29	25,7		25	23,3	23	23	22,5	22,9	23,5	22,7	22,5	21,9
30	24		25,2	22,9	22,2	22,2	23	22,6	24	22,7	23	24,5
31	24		25		22,6		23,1	23,1		23		25

Pluviométrie moyenne (mm)												
Makénéne												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	21,5	0	1,8	3,3	0	0	25,4	0	0
2	0	0	0	18,2	3,1	13,6	0	13,8	12,4	0	12	0
3	0	0	0	15,4	1,1	0	44,2	25,7	0	0	23,5	0
4	0	0	0	0	8	5,3	3,3	0	14,8	13,6	19,1	0
5	0	0	0	0,7	0	1,1	0	3,8	0,3	0,7	23,9	0
6	0	0	0	0,9	0	42,9	2,3	0	7,4	0	0	0
7	0	0,6	0	0	30,4	13,8	3	0	2,9	0	0	0
8	0	0,5	0	0	0	0	0	0,3	0	2	0	0
9	0	0	0	0	0	7,5	0	0,2	0	5,7	0	0
10	0	0	0	4,5	0	0	0	0	15,2	3	0	0
11	0	0	0	0,5	24,6	23,6	0	0	0	3,3	0	0
12	0	0	13,4	16,5	0	0	2,5	6	9,8	12,6	0	0
13	0	2,6	0	10,6	86	0	0,6	0,9	0	1	0	0
14	0	0	0	8	0	8,9	1,9	0	6	0,3	0	0
15	0	0	0	0	33,6	0	0	0	2,8	1,1	0	0
16	0	23,2	0	0	0	11,6	0,2	18,4	7,5	4,5	0	0
17	0	0	0	0	29,5	0	0	19	0,8	43,7	0	0
18	0	0	0	0	3	0	0	7	0	15,1	0	0
19	0	0	0	0	14,7	0	0,2	7,1	0	23,5	8,7	0
20	0	0	0	4,5	24,9	1,2	0	0	0	7,1	0	0
21	0	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0,3	0	0
22	0	10	0	28	7,3	0	9,6	0	9,5	6,7	0	0
23	0	12,5	0	0,3	1	21,9	16,9	0	70	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0,5	0	9,3	0
25	0	0	0	0	0	0	3,5	8,6	0,1	3,5	0	0
26	0	0	0	7,3	7	5,5	0	0	21,4	0	0	0
27	42,5	0	0	10,5	0	0	0	1,2	12,2	12,7	6,8	0
28	0,7	0,1	0	0	0	0	4	2,3	0	0	8,3	0
29	0		0	3,8	0	19,8	7,7	59,1	0	4,9	0	0
30	0		0	0	0	3,7	0	2,9	0	3,9	0	0
31	0		0		0,7		2,1	47,8		1,2		0

Humidité relative moyenne (%)												
Makénéne												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	69	68	74	77	81	80	84	84	82	82	75	79
2	75,5	77	78,5	79	74	79	88	84	81	81	79	80
3	75	74,3	79	78	83	85	80	82	83,7	80	78	74
4	79	77	77,8	74,5	77	83	80,5	86	77	82	79	75
5	71	71,5	76,5	79	78	83	79	85,5	80	76	75	80
6	72	68	80	77,5	87	83	80	83	80	87	78	78
7	78	70	78	81	74,5	78	76,5	79	82	84,5	77	75,5
8	74	71	76,5	80,5	77	80	78	91	81	82	81	76
9	73	75,5	75	78	85	83	82	85	81	83	76,5	75
10	72	72	73	77,5	87	81	82,5	85	82	76	83,5	75,5
11	73,5	73,5	79	75,5	83	76	80,5	84,5	83	80	80	74
12	70,5	70,5	72	79,5	84	85	88	90	84,3	80,5	78	73,6
13	73,5	69	81	81	79	81,7	82,5	83	81	79	80	70
14	73,5	73,5	77	79,5	84,5	84	83	82,5	77	82	79	78
15	71,5	71,5	76	80	80	78	86,5	81,5	79	85	83	75
16	76	74	79,5	82	80	82	82	82	81,5	76	78	69
17	75,5	72	80	77,5	76	82,5	82,5	84,5	85	84	70	85
18	79,5	68	83	77	78,5	84	88	85	79,5	79	78	76
19	75,5	66,6	77	76,5	76	78	92	84,5	82	77	74	75,6
20	71,5	67	74,5	81	75	83	87	80	88	80	77	78
21	78	77,5	75	79	78	79,8	86	79	82	83	83,5	76,5
22	75	75	78	78	83	84	85	80,5	81	78	88	74
23	72	69	73	78	76,5	85	78,5	83	79	82,5	70	76
24	73,5	73	74	79	83	82	84	79,5	85,6	85	75	76,7
25	74	68	81	85	78	84	74,5	80	81	84,5	80,3	77
26	77	67	78	82,2	90	81	80	85,5	84	88	84	76
27	75	75	76	80	87	82	82,5	85,5	83,5	83,4	79,4	75,3
28	74,5	74	76,3	79,5	79	83	90	84	83	80,3	79	78
29	76		67	85	83	83	81	82,5	87	85	77	74
30	71		74	88	85	87	85	88	85	83	80	76
31	70		72	79,5	90	82	86	79	82,04	78	78,5	90

Températures moyennes (°C)												
Makénéne												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	23,8	24,2	24,2	25	25	23,1	23	23	23,1	23,7	23,7	25
2	23,7	26,3	25,2	25,3	25,3	23	24	22,7	23	22,65	22,8	25,3
3	22,75	25,4	25,4	24,5	23,5	22,75	23,1	23,1	22,75	22,75	22,75	23,5
4	24,2	25	26,7	24	24	23	23	23	23	24	24	24
5	24	26	25	25,5	25,5	23,7	24,2	23,6	23,7	24	24	25,5
6	24,4	25,9	26,4	24,7	24,3	23,4	22,1	22,1	23,4	24,4	24,4	24,3
7	25	25,4	26,3	26	26	23,7	22,4	21,6	23,2	24	24	26
8	23	26,6	25,5	25,2	25,2	23,4	23,2	21,8	23,4	23	23	25,2
9	24	25	25	24,1	24,1	24	23	21,5	24	24	24	24,1
10	23,8	24	24	25,3	25,3	23	22,5	22,3	23,8	23,8	23,8	25,3
11	24,9	25,9	25,7	24,3	23,3	23,6	22,4	22,2	23,6	24,4	24,4	23,3
12	22,5	24,4	24,4	25	25	24	22,7	23	24	22,5	23	25
13	23,9	26,5	24,8	24,9	24	24,3	22,4	22,1	24,3	23,4	23,4	24
14	23,5	25,3	25,8	25,2	25	23,5	24	23,6	23,5	23,5	23,5	25
15	23	26	26	25	25	23,5	23	22	23,5	23	23	25
16	23,8	26,3	26	24,5	24	23	22,1	22,2	23,2	23,3	23,3	24
17	24,5	26,4	26,4	26,1	26	22,1	21,7	22,9	23	24,5	24,5	26
18	23,8	26	26	25,2	25,2	22,4	21	22	23	23,8	24	25,2
19	23,4	26,3	26,3	23,5	23,3	23,5	22,3	22,8	23,5	23	23	23,3
20	24,2	25,9	26,8	23,7	22,4	22,8	23	22,2	22,8	24,2	24,2	22,4
21	23,4	26,8	26,1	25	24,5	23	20,7	20,7	23	23,4	24	24,5
22	23,9	26	26	25,4	24	24	21	21	24	23	23,9	24
23	25	27	27	23	23,2	21,9	22	21,6	22,2	25	25	23,2
24	24,5	26,2	26	26	24,2	22	21,5	22,2	23	24,5	24,5	24,2
25	24,8	25,6	27	24,4	24,3	22,6	21	22	22,6	22,6	23	24,3
26	24	25,5	25	25	25	23	22	22,6	23	22,4	23	25
27	25	25,4	25,4	24	24	22	22,2	21,4	22	22,3	22,9	24,2
28	23	24,3	24,3	23,5	23,4	23	22	21	23,5	23	23	23,4
29	22,7	25,7	25	23,3	23	23,5	22	21,3	23,5	22,5	22,9	23
30	23		25,2	22,9	22,2	24	23	22	23	22	23,3	23,8
31	24		25		22,6		22,3	23		23		22,6

Pluviométrie moyenne (mm)												
Makénéne												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	6,8	11,9	13,1	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26,2	0,2	0
3	0	0	0	0	24,3	0	0	3,5	6,5	0	22,1	0
4	0	0	0	0	4,1	0	30,1	0	0	0	28,1	0
5	0	0	0	0	22	7,8	3,9	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	1,7	0	0,2	0	0	26,1	0	0
7	0	0	0	0	0	0,6	38	40,1	0	0	0	0
8	0	0	0	0	2,7	0	49,5	0	0	3,3	0	0
9	0	0	0	12,7	0	0	0	0	17,3	24,3	0	0
10	0	0	0	0	0	16,4	0	20,8	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	29	12,5	5,8	0	0
12	0	0	0	19,3	0	0	57,4	0,1	0,3	8	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17,6	0	0
14	0	0	0	15,3	2,9	0	0	2,5	26,2	5	0	0
15	0	0	0	0,6	0	0	0	2,4	0	53	0	0
16	0	0	0	0	0,2	0	9	0	7,7	30	1,3	0
17	0	0	0	26,2	10,8	0	0	0	6,1	0	0	0
18	0	0	0	0	0	7,2	0	0	0	5,8	0	0
19	0	0	9,2	8	2,4	0	11,2	0	0,2	0	0	0
20	1,3	0	0	0	14,3	0	0	0	16,5	0	0	0
21	4,5	0	35,3	0	0	0	0	0	0	28,7	0	0
22	0	0	0	0	40,5	8,4	9,1	0,4	1,7	3,9	0	0
23	0	0	0	0	8,9	0	0,3	32,8	0	1,4	0	0
24	0	0	0	57,8	0	0	5	0	5,1	0	0	0
25	0	0	0	22,7	0	0	11,5	1,6	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	13,9	0	0	0
27	0	0	1,2	21,8	12,7	0	4,3	1,7	6,4	15,6	0	0
28	0	0	11	0	0	0	0	11,2	0	13,6	0	0
29	0		0	0	0	0	0	13,2	5,5	0	0	0
30	0		10,2	10	0,2	0	1,4	0	11,2	0	0	0
31	0		0		0		0	13,5		0		0

Humidité relative moyenne (%)				Makénéne				Année 2012				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	69	73	69	76	85	80,5	84	87	80	84	75	81
2	75,5	74	75,5	79	74	82	87	84	79	79	79	74
3	75	76,5	75	78	83	84,5	80	82	85	85	78	83
4	79	78	79	74,5	77	78	81	86	81	83	76	77
5	81	70	71	77	78	83	79	85,5	83	83	79	78
6	74	75,5	72	77,5	87	86	80	83	87	88	73	87
7	78	71	78	81	74,5	84,5	76,5	79	77	78	73	74,5
8	77	67,9	74	80	77	80	78	91	80	80	81	77
9	73	74	73	78	85	90,5	82	88	83	83	76,5	85
10	75	78,5	72	77,5	87	82	82,5	85	81	81	83,5	87
11	73,5	75	73,5	75,5	83	84	80,5	84,5	76	76	87	83
12	70,5	72	70,5	79	84	80	87	90	85	85	76	84
13	76,5	76,5	77	81	79	84	82,5	83	84	79	69	79
14	73,5	79,5	73,5	79,5	88	83	83	82,5	86	84	79	84,5
15	73,4	73,7	80	80	87	81	86,5	81,5	78	78	83	80
16	76	78	76	80	80	79,5	82	82	82	82	78	80
17	75,5	80,5	75,5	77,5	76,7	82	82,5	84,5	84	82,5	70	76
18	79,5	79	79,5	77	85	80,5	88	85	84	84	69	78,5
19	78,7	75	78	76,5	86	90	92	84,5	79	86	75	76
20	78	76	71,5	84	75	87	87	80	85	83	77	75
21	78	74	78	79	78	85	86	79	79,8	79,8	83,5	78
22	75	68	75	78	86	81,5	85	86	84	88	88	83
23	72	77	72	72	82	83	78,5	83	85	85	71	76,5
24	77,7	76,5	73,5	79	83,3	80	84	79,5	82	82	75	83
25	74	78	74	85	78	80,5	74,5	80	84	84	80	78
26	79	77	77	82,2	90	83	80	85	81	82	84	90
27	75	69	75	85	87	84,5	82,5	85,5	82	83	70,5	87
28	74,5	76,4	74,5	79,5	79	88	90	84	88	84,5	79	79
29	76	75,5	76	75	88	85,5	81	82,5	83,4	84,8	69	83
30	77		71	88	85	92	85	78	87	87	88	85
31	71		70		90		86	78		74		90

Températures moyennes (°C)												
Makénéne												
Année 2013												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	24,3	24,2	24,3	25	25	23,65	23	23	23,1	24,65	24,4	25
2	23	26,3	23	25,8	25,3	23,5	24	22,7	23	23,6	23,6	25
3	23,6	25,4	24	24,5	23,5	23,8	24,2	23,1	23,1	22,6	22,6	23
4	25	25	24,5	24,5	24	24,9	23	23,5	23	23,95	23,5	24
5	24,8	26	24,2	25,5	25,5	24,15	24,2	23,6	23,7	24,55	24	25,1
6	23,7	25,9	23,6	24,7	24,3	23,65	23,5	22,1	23,4	24,75	24,75	24
7	25	25,4	24,8	26	26	23,9	23,5	22,9	23,2	24	24	26
8	24,8	26,6	24,3	25,2	25,2	22,3	23,2	23,8	23,4	23,9	23,3	25
9	24,05	25	24,7	24	24,1	22,9	23	24	24	23,9	23,9	24
10	25,2	24	25	25,3	25,3	24,5	23	23,4	23,8	23,5	23,5	25,1
11	24,8	25,9	25	24,3	23,3	23,3	23,6	23,7	23,6	24	24	23,3
12	25	24,4	24,95	25	25	23,6	23,1	23	24	23,5	23,5	24,7
13	24	26,5	23,75	24,9	24	19,9	23,4	23	24,3	23,6	23,6	24
14	24,2	25,3	24,7	25,2	25	25,4	24	23,6	23,5	23,8	23,2	25
15	24,45	26	24,45	25	25	24,05	23	22,5	23,5	23,9	23,3	25
16	23,7	26,3	23,7	24,4	24	23,75	23,8	22,7	23,2	23,9	23,9	24
17	24,3	26,4	24	26,1	26,7	23,95	23,2	23	23,4	25	25	26
18	24,6	26	24	25,2	25,4	21,2	24,7	22,9	23,5	25,15	25,1	24,9
19	23,75	26,3	25,6	23,5	24,4	23,7	24,9	23	23,5	24,9	24,5	23,3
20	23,1	25,9	26	23,7	24,7	23,05	23	23,5	24,8	25,2	25,2	22,4
21	23,45	26,8	26	23,6	24,5	23,45	21	21,9	24,8	25	25	24,2
22	24,25	26	24,8	25,4	24,9	24,05	21,9	21,3	25	24,9	24,9	24
23	24,75	27	24,9	25	24,5	24,8	22,3	21,6	24,3	21,75	21,75	23,2
24	24,8	26,2	24,8	26	24,9	25	21,9	22,7	23,1	23,6	23,6	24
25	25	25,6	24,9	25	24,9	23,2	22	22,9	22,6	24,35	24,4	24
26	25,6	25,5	25,6	25,4	25	23,9	24	23,6	23	24,85	24,9	25
27	26,05	25,4	26,05	24,5	24	23,3	23,8	23,4	22	25,4	25,5	24,2
28	26,2	24,3	25,8	24,7	25	24,5	23,9	24	23,5	24,5	24,65	23
29	25,45		25,45	24,8	24	22,6	23,8	24	23,5	25	25,2	23
30	25,3		25,5	24,9	23,5	24,05	24	23,9	23,7	24	24,4	23,1
31	25		24,9		23,4		24	23,9		23		22,2

Pluviométrie journalière (mm)												
Makénéne							Année 2013					
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0,3	0	9	4	0	4	11,1	20,8	0	0
2	0	0	0	12	0	0	0	4,1	14,5	0	0	0
3	0	0	0	0	11	26,3	2,7	0	33,3	16,4	0	0
4	0	0	20,7	0	0	0	0	0,7	13,9	17,1	16	0
5	0	0	0,2	0	21	3,8	2,9	9,2	0	4,4	12,6	0
6	0	0	0	0	0	3,1	0	0	0	7,1	1,4	0
7	0	0	0	0	23	0,8	0	0	2,5	6,5	0,8	0
8	0	0	0	0	0	0	17,2	1,4	38,9	0	3	0
9	0	0	0	0	0	0	0	2,5	0	0	0	2,2
10	0	0	0	0,6	14	1,2	0	10,8	36	42,4	0	0
11	0	0	0	9,8	0	0	32,1	1,8	0	21,8	0	0
12	0	0	0	10	0	1,7	2,4	0,2	1,2	0	0	0
13	0	0,4	0	9,5	13	22,7	0	0,9	7,1	15,7	0	0
14	0	1,4	0	0	0	0	0	0,2	2,2	0,6	0	13,4
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	0	2,5
16	0	0	0	0	0	21,8	2,3	0	56,2	0	0	0
17	0	0	0	30,2	18,2	0	0	0,4	0	2,1	0	0
18	0	0	0	0	0	4,8	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0,8	0	14,7	0	0	0
20	0	0	0	0	21,9	0	0,1	13,6	1,8	8	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34,5	0	0
22	0	0	0	0	17	41,5	0	14	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	10,1	0	0	1,9	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	26,6	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	32	0	0	17,5	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	8,5	13,7	0,5	0	0	0
28	0	0	0	0	9	26,8	1	50,4	6	0	0	0
29	0	0	0	16,1	0	0,2	0	7	1,1	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0

Humidité relative moyenne (%)												
Makénéne												
Année 2013												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	69	73	69	76	85	78	81	87	80	84	80	75
2	75,5	74	80	79	74	82	87	84	79	87	79	79
3	84	65	75	78	83	84,5	80	82	85	80	78	78
4	79	78	79	74,5	77	78	76	86	81	81	87	76
5	81	70	71	73	78	83	79	85,5	85	79	79	79
6	74	75,5	77	77,5	87	86	80	83	87	80	84	73
7	78	71	78	81	74,5	84,5	76,5	79	77	76,5	73	73
8	83	67,9	74	76	77	80	72	91	88	78	81	81
9	73	74	73	78	81	90,5	78	88	83	82	90	76,5
10	75	78,5	75	77,5	87	82	82,5	85	81	82,5	83,5	83,5
11	73,5	68	77	75,1	80	76	80,5	84,5	76	80,5	87	87
12	70,5	72	70,5	79	84	80	87	90	85	87	76	76
13	76,5	76,5	79	81	79	84	77	83	90	82,5	69	69
14	82	79,5	73,5	79,5	82	83	83	82,5	86	83	85	79
15	73,4	74	80	78	87	81	86,5	81,5	78	86,5	83	83
16	76	74	76	80	80	79,5	79	82	82	82	78	78
17	75,5	80,5	75,5	77,5	76,7	82	82,5	84,5	90	82,5	87	70
18	79,5	79	79,5	77	76	80	88	85	84	88	76	69
19	78,7	75	78	76,5	86	90	90	84,5	79	92	79	75
20	78	74	72	82	75	87	87	83	85	87	85	77
21	78	70	84	79	78	85	81	79	79,8	86	83,5	83,5
22	75	68	80	78	86	81,5	75	86	87	85	88	82
23	72	77	79	70	82	83	78,5	88	85	78,5	78	71
24	68	76,5	79,5	79	73	80	84	79,5	82	84	75	75
25	74	78	78	85	78	80,5	72	84	84	74,5	80	80
26	79	67	77	82,6	90	83	80	85	81	80	83,5	84
27	75	66	75	85	87	84,5	82,5	85,5	88	82,5	70,5	70,5
28	74,5	76,4	74,5	79,5	79	88	84	84	87	90	89	77,5
29	76		81	75	88	85,5	78,3	82,5	83,4	81	90	69
30	77		72,7	86	85	90	85	81	87	85	88	88
31	73		79		78		80	79		86		85

Njombé

Températures moyennes (°C)												
Njombé												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	28,2	28,7	29,5	29,0	26,3	27,9	27,5	26,2	24,6	27,5	27,2	28,3
2	28,6	29,2	28,0	26,3	27,5	27,5	25,8	26,5	27,0	25,9	27,8	28,4
3	28,2	29,4	27,5	28,1	29,0	28,4	26,7	26,6	27,5	25,7	27,3	28,2
4	28,4	28,8	28,7	28,8	29,7	27,3	27,7	24,7	26,3	26,6	27,5	28,8
5	28,1	28,7	29,3	27,4	29,1	25,7	27,9	24,1	26,7	26,7	28,2	28,8
6	28,2	29,1	29,3	29,7	28,8	26,1	27,3	25,1	26,3	27,2	26,9	28,9
7	28,2	28,4	30,0	30,4	29,2	27,5	27,7	25,5	27,2	27,4	27,1	29,4
8	28,3	28,8	29,3	25,0	29,9	26,9	25,4	26,5	26,9	27,8	27,2	28,8
9	29,3	29,3	26,8	28,2	29,3	27,0	26,4	27,4	26,6	27,0	26,4	28,8
10	28,0	24,6	29,2	27,1	29,5	28,4	27,3	26,8	26,5	27,3	26,9	29,1
11	27,7	27,8	27,3	28,4	27,3	27,5	27,0	25,5	25,7	27,8	24,7	28,9
12	28,1	28,5	29,3	29,3	29,1	27,5	25,1	26,9	26,7	26,0	27,2	29,3
13	27,9	28,3	29,6	28,8	30,2	27,9	26,9	24,9	26,1	27,3	27,9	27,3
14	28,3	28,8	29,6	30,1	29,8	27,6	25,9	26,9	27,0	26,0	24,0	28,4
15	28,3	28,6	29,2	28,5	29,6	26,9	27,0	25,3	27,0	25,3	26,4	28,9
16	28,8	29,2	27,7	26,3	26,7	26,1	25,1	26,0	26,7	27,4	27,6	29,2
17	28,7	29,3	26,9	28,0	28,8	27,5	26,9	25,1	26,0	26,6	27,5	28,8
18	28,4	29,7	28,3	28,4	29,8	25,1	26,3	26,8	25,1	26,9	28,0	28,5
19	28,9	29,5	27,0	28,5	28,9	25,6	26,5	26,3	26,8	27,8	28,3	29,1
20	28,4	30,1	29,8	27,5	28,2	27,0	25,3	27,1	23,7	28,0	28,6	28,7
21	28,6	28,1	29,7	26,8	28,5	28,0	26,6	24,5	26,2	24,5	28,4	28,4
22	28,5	30,3	26,9	29,2	27,5	27,7	24,5	25,7	27,0	27,7	28,6	27,8
23	28,9	30,3	27,9	29,7	28,5	27,8	24,6	27,2	26,3	24,5	28,3	28,8
24	28,7	26,4	27,0	28,0	25,6	27,1	25,4	26,3	26,5	27,9	28,7	28,1
25	28,5	29,2	28,2	29,8	28,5	27,7	25,5	26,9	27,4	27,4	28,7	28,4
26	27,9	29,3	28,0	29,8	28,2	27,9	26,2	26,1	27,4	27,6	28,5	29,0
27	27,5	28,0	28,6	28,2	27,8	27,4	26,1	26,1	26,3	26,0	28,2	28,9
28	29,1	28,9	28,9	25,3	28,8	26,3	27,3	27,4	25,3	26,0	28,1	28,0
29	29,6		30,4	28,0	25,5	27,2	26,7	26,2	23,1	28,0	27,7	28,4
30	28,8		30,4	28,8	27,6	26,8	25,3	26,5	27,0	26,1	28,5	29,0
31	28,6		27,7		28,0		24,8	27,3		25,7		29,4
Moy	28,4	28,7	28,6	28,2	28,4	27,1	26,3	26,1	26,3	26,7	27,5	28,6
Max	29,6	30,3	30,4	30,4	30,2	28,4	27,9	27,4	27,5	28,0	28,7	29,4
Min	27,5	24,6	26,8	25,0	25,5	25,1	24,5	24,1	23,1	24,5	24,0	27,3
Moyenne annuelle = 27,6 ; Maximum annuel= 30,4; Minimum annuel= 23,1												

Pluviométrie journalière (mm)												
Njombé												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0,2	2,7	0,0	0,0	43,2	0,0	25,4	25,3	31,1	TR	0,0	1,9
2	0,0	0,0	0,0	TR	0,0	1,0	26,4	1,1	18,4	18,6	10,1	0,3
3	0,5	0,0	0,0	1,4	26,0	22,6	0,0	11,4	20,5	57,9	0,3	0,0
4	0,0	0,0	0,0	6,0	0,0	37,5	1,5	2,0	1,4	5,2	0,0	0,0
5	22,6	0,3	0,0	35,0	0,0	2,8	18,4	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0
6	0,0	0,0	0,0	0,0	63,4	0,0	3,9	3,1	16,4	2,3	0,0	0,9
7	0,0	0,0	0,0	3,0	7,9	25,0	0,0	9,6	10,9	3,9	22,4	0,0
8	0,0	0,0	0,0	5,9	0,4	0,0	0,0	0,0	5,7	27,6	0,0	0,0
9	0,0	0,0	0,0	1,5	8,4	0,0	3,2	6,0	0,3	21,5	0,0	0,0
10	0,0	0,0	0,0	53,3	4,8	0,0	2,4	13,2	153,0	11,7	0,0	0,0
11	0,0	0,0	0,0	16,0	2,5	3,3	22,4	15,1	0,0	0,0	4,5	18,1
12	0,0	0,0	0,0	4,9	TR	7,0	13,7	114,2	3,4	3,0	0,0	0,0
13	0,0	0,0	0,6	4,5	10,7	6,2	0,3	9,7	65,6	0,0	0,0	0,4
14	0,0	0,0	1,9	1,8	0,0	92,1	1,1	20,6	81,1	0,3	0,0	0,0
15	0,0	1,5	0,0	0,2	0,4	0,0	23,0	17,7	0,0	2,1	2,3	0,0
16	0,0	2,7	13,4	2,2	0,0	0,8	27,0	3,2	0,7	0,6	0,0	1,3
17	0,0	0,0	0,4	0,4	14,3	0,0	17,4	21,7	5,4	0,6	0,0	0,0
18	0,0	0,0	0,0	3,8	16,7	0,0	8,0	22,7	1,0	18,0	0,0	0,0
19	0,0	0,0	0,0	0,5	1,5	29,0	4,5	34,5	0,0	4,8	4,6	0,0
20	0,0	0,0	0,0	4,2	0,3	42,5	42,3	20,9	50,2	1,1	0,0	0,0
21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	1,4	0,0	0,7	118,3	0,0	2,5	0,0
22	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	45,3	27,2	31,5	10,3	0,0	0,0
23	0,0	0,7	0,0	3,8	0,0	0,0	68,2	0,4	1,7	0,0	0,0	0,0
24	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	12,5	9,2	0,2	4,7	0,0	0,0
25	0,0	0,0	0,2	0,3	0,0	0,7	36,1	77,4	5,4	0,0	0,0	0,0
26	0,0	0,0	0,0	2,9	0,0	9,0	13,0	0,5	8,4	4,0	0,0	0,0
27	0,0	0,0	0,0	29,0	0,7	12,7	1,6	0,0	5,5	0,5	TR	0,0
28	0,2	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	26,4	19,0	5,8	0,0	0,0	0,0
29	0,0		3,3	25,0	12,5	34,0	17,0	16,7	5,4	12,3	0,0	0,0
30	0,0		0,0	0,0	0,0	0,3	7,1	0,0	49,2	15,7	0,0	0,0
31	4,5		0,0		0,3		30,5	55,0		0,0		0,0
NBJ	5	5	7	23	19	18	27	27	27	22	7	6
Total	28,0	7,9	21,1	206,0	216,2	327,9	498,6	558,1	700,5	226,7	46,7	22,9
Max	22,6	2,7	13,4	53,3	63,4	92,1	68,2	114,2	153,0	57,9	22,4	18,1
Total annuel = 2860,6 Nombre de jours pluvieux. = 193 TR = traces - = donnée manquante												

Humidité relative moyenne (%)				Njombé				Année 2011				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	80	79	74	76	76	83	86	96	96	83	85	81
2	77	79	92	80	79	83	81	90	92	84	85	82
3	78	80	80	80	78	84	87	93	89	84	81	81
4	79	79	75	77	75	79	84	86	92	88	82	81
5	80	78	82	77	79	82	86	88	86	84	80	85
6	78	80	79	81	78	83	82	91	86	91	79	85
7	77	78	76	77	80	87	83	85	85	85	81	85
8	78	78	80	78	81	81	89	86	82	86	79	81
9	77	77	78	79	78	84	86	87	88	86	81	79
10	84	78	79	76	78	82	86	87	86	89	81	77
11	80	80	78	83	76	88	82	89	83	81	79	80
12	78	78	85	80	80	85	87	90	84	87	80	81
13	80	76	83	81	81	84	83	92	84	82	83	81
14	79	78	80	85	80	85	84	90	98	82	81	82
15	78	79	77	52	80	82	93	88	89	80	81	83
16	78	79	82	80	82	81	87	96	89	82	80	81
17	52	78	88	50	78	80	90	92	88	82	79	80
18	78	78	77	79	77	81	91	90	86	82	78	81
19	79	76	79	78	77	82	82	90	86	87	85	80
20	77	77	79	77	80	82	83	92	88	84	79	80
21	84	77	85	78	80	82	82	91	91	82	82	80
22	81	80	81	81	78	85	87	85	87	84	80	82
23	78	77	83	77	77	83	90	95	90	81	81	80
24	78	80	80	79	79	81	92	86	87	84	81	80
25	81	75	75	81	81	81	87	83	89	90	85	79
26	84	81	78	78	83	84	90	91	92	82	85	83
27	79	82	80	81	80	84	88	86	83	84	80	82
28	78	80	77	77	80	83	92	85	84	84	80	79
29	77	86	87	81	83	85	94	84	86	79	80	79
30	78		84	80	88	89	92	88	88	80	80	81
31	75		79		82		89	84		87		84
Moy	78	78	80	77	79	83	87	89	88	84	81	81
Max	84	86	92	85	88	89	94	96	98	91	85	85
Min	52	75	74	50	75	79	81	83	82	79	78	77
Moyenne annuelle = 82 ; Maximum annuel= 98; Minimum annuel= 50												

Températures moyennes (mm)				Njombé				Année 2012				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	29,0	28,8	26,0	28,6	27,5	26,9	26,5	25,9	26,3	27,3	28,5	29,3
2	28,9	29,0	28,8	25,4	28,8	27,9	25,5	26,4	25,6	27,8	27,3	28,1
3	29,6	29,0	29,1	28,0	28,9	27,0	25,1	26,9	25,4	26,6	28,3	26,3
4	28,8	29,3	29,4	26,4	28,3	27,4	26,4	26,6	24,8	27,5	24,8	27,4
5	28,4	29,9	29,3	28,0	29,8	27,3	26,9	24,4	25,6	24,7	27,7	28,5
6	28,5	29,5	29,0	29,3	27,7	28,0	25,8	25,8	25,8	27,4	27,0	28,8
7	29,5	28,9	29,1	29,8	29,6	27,5	26,2	26,8	25,5	28,1	25,5	29,1
8	29,3	30,0	29,1	27,8	29,6	27,5	27,0	27,9	26,3	27,1	28,1	28,6
9	29,5	29,5	28,6	27,8	29,3	27,3	27,3	26,8	25,3	27,9	27,1	28,8
10	27,8	29,0	29,1	26,4	29,9	24,5	26,5	26,5	27,3	27,0	26,8	28,8
11	28,6	29,5	29,3	27,7	26,3	27,1	27,1	26,4	25,6	27,2	27,3	28,3
12	28,0	29,3	28,6	29,5	27,8	26,9	27,2	25,5	26,3	27,2	27,3	27,1
13	29,3	28,9	29,4	28,1	27,2	27,0	27,0	26,5	25,1	27,5	25,8	28,1
14	29,0	29,3	29,9	24,0	28,0	28,5	28,0	25,2	26,7	26,0	27,9	28,1
15	29,3	29,1	30,0	29,2	29,4	27,7	27,0	26,2	26,5	27,4	29,0	28,1
16	29,3	29,7	29,6	27,6	29,5	27,8	27,6	26,5	27,4	26,4	27,8	28,5
17	29,1	29,9	30,4	29,0	29,2	27,8	27,1	24,4	26,0	26,6	28,4	28,3
18	28,6	30,2	30,3	28,8	29,1	26,8	27,1	25,2	24,4	27,5	27,0	28,9
19	28,8	25,4	29,0	27,2	27,0	27,5	26,5	24,4	25,6	26,5	28,0	29,2
20	27,2	27,2	27,3	28,0	28,3	27,2	26,0	25,8	26,5	27,9	29,0	27,9
21	28,0	29,1	29,3	28,5	27,5	27,6	26,2	24,9	26,0	28,5	28,3	27,3
22	28,2	29,4	29,0	29,3	29,0	26,5	26,7	25,0	27,2	27,9	29,1	28,5
23	28,3	29,5	29,7	29,5	27,7	26,1	26,9	26,1	26,7	24,8	29,3	28,3
24	28,1	26,8	29,0	30,5	28,4	24,6	26,8	25,3	28,0	27,3	28,0	27,8
25	28,4	28,9	28,0	29,8	28,4	25,5	27,9	27,1	26,3	27,8	28,7	28,5
26	28,6	28,8	28,8	28,5	27,3	25,5	27,8	26,0	25,5	26,5	28,8	29,0
27	28,5	27,6	25,8	28,9	29,5	27,2	26,0	26,0	27,0	28,2	28,6	27,9
28	28,5	28,6	28,1	29,4	27,8	25,8	27,0	26,3	28,3	28,6	28,3	28,4
29	28,3	28,9	29,4	28,5	28,6	26,6	26,7	27,0	28,0	28,2	27,8	27,7
30	27,0		27,5	28,0	27,7	26,0	25,6	26,3	25,5	27,2	28,5	28,8
31	28,1		29,7		28,0		25,8	25,4		27,9		28,1
Moy	28,6	28,9	28,9	28,2	28,4	26,9	26,7	26,0	26,2	27,2	27,8	28,3
Max	29,6	30,2	30,4	30,5	29,9	28,5	28,0	27,9	28,3	28,6	29,3	29,3
Min	27,0	25,4	25,8	24,0	26,3	24,5	25,1	24,4	24,4	24,7	24,8	26,3
Moyenne annuelle = 27,7 ; Maximum annuel= 30,5 ; Minimum annuel= 24,0												

Pluviométrie journalière (mm)												
Njombé												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0,0	0,0	TR	5,8	TR	4,9	8,1	2,4	8,9	9,4	13,1	0,0
2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,3	23,0	2,7	0,0	0,0	0,0
3	0,0	5,4	0,0	58,0	14,2	0,8	107,5	76,4	0,4	2,6	7,3	0,0
4	3,2	0,0	1,4	5,9	0,0	0,8	0,2	42,4	154,2	40,7	17,7	0,0
5	0,0	0,2	0,0	33,0	0,0	13,0	3,5	0,0	51,9	144,8	22,6	0,0
6	0,0	11,4	4,5	22,9	30,9	34,8	0,0	19,9	0,2	30,8	6,1	4,0
7	0,0	42,1	0,0	0,0	11,6	0,4	6,1	0,0	7,9	0,0	0,0	0,0
8	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	4,2	TR	0,8	0,0	38,9	3,2	0,0
9	6,2	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3	2,5	3,2	35,7	28,2	22,6	0,0
10	0,0	2,1	2,7	0,3	39,9	18,1	0,2	0,2	0,4	1,9	0,0	0,0
11	0,0	0,2	1,4	7,2	0,3	4,7	8,2	17,2	0,0	0,6	0,0	0,3
12	0,0	0,3	3,9	0,0	0,2	0,0	0,0	0,7	0,0	11,0	0,5	0,0
13	0,0	0,0	1,1	14,0	2,4	0,0	49,2	20,2	92,5	4,0	0,0	0,0
14	0,0	0,0	0,0	TR	0,0	3,2	9,3	0,0	15,5	0,0	9,8	0,0
15	0,0	0,3	0,0	0,0	6,5	0,2	0,0	10,8	0,0	6,0	0,3	0,0
16	0,0	5,8	0,0	5,0	6,0	1,7	33,8	2,1	2,1	9,2	0,0	1,2
17	0,9	0,2	0,5	0,0	0,0	9,9	0,0	3,3	2,0	1,7	0,0	0,0
18	0,0	0,0	0,0	0,0	11,8	103,2	0,1	0,2	0,5	11,5	3,8	0,0
19	0,0	0,0	0,5	0,0	48,0	0,5	8,9	TR	6,2	10,0	1,0	0,0
20	0,0	TR	0,0	2,9	0,0	0,8	0,0	45,0	35,2	3,4	0,0	0,0
21	44,0	5,5	0,0	0,0	0,0	0,2	118,9	32,7	0,0	9,4	3,6	0,1
22	1,1	0,0	18,3	31,3	0,0	0,0	53,2	3,6	4,5	20,0	0,0	0,2
23	0,0	0,0	0,0	0,3	50,8	12,6	68,1	0,0	13,6	4,1	14,1	0,0
24	0,0	0,2	0,0	7,3	0,0	2,4	111,8	1,9	3,3	0,0	1,6	0,0
25	0,0	0,0	0,0	0,6	0,6	2,5	36,2	21,0	17,2	0,0	0,0	5,0
26	0,0	0,0	0,0	31,1	13,0	TR	0,0	27,8	TR	1,3	0,6	0,0
27	3,6	3,3	14,3	2,7	1,2	9,7	97,7	23,0	12,3	101,4	5,3	0,0
28	27,5	1,2	26,5	TR	25,7	93,5	8,7	28,6	0,2	1,0	0,0	0,0
29	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	87,7	15,7	0,7	0,3	74,0	0,0	0,0
30	0,0		0,0	0,0	0,0	23,3	63,3	4,6	2,3	2,9	0,0	0,0
31	0,0		1,0		11,7			53,9		63,0		0,0
NBJ	7	15	12	17	17	26	23	26	24	26	17	6
Total	86,5	79,3	76,1	231,3	274,8	436,7	811,5	465,6	470,0	631,8	133,2	10,8
Max	44,0	42,1	26,5	58,0	50,8	103,2	118,9	76,4	154,2	144,8	22,6	5,0
Total annuel= 3707,6 ; Nombre de jours pluvieux. = 216 ; TR = traces; - = donnée manquante; Maximum annuel= 154,2												

Humidité relative moyenne (%)				Njombé				Année 2012				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	78	70	80	90	81	85	93	88	84	84	85	84
2	79	76	79	89	82	79	87	86	91	81	85	81
3	79	77	75	79	85	82	84	85	85	83	81	82
4	81	77	77	96	78	88	85	92	85	86	84	82
5	81	72	77	79	82	87	82	88	86	82	85	83
6	84	72	77	85	82	81	85	90	88	80	87	81
7	83	78	83	94	85	82	84	87	84	88	83	85
8	82	74	77	72	80	81	83	87	84	82	85	85
9	82	76	80	76	91	88	88	88	88	87	84	83
10	83	72	81	82	82	85	90	86	86	88	83	82
11	86	74	79	95	81	86	91	87	81	83	81	83
12	79	71	83	84	80	93	83	89	85	83	81	81
13	78	74	81	87	84	86	81	98	84	90	86	84
14	79	74	80	78	83	85	90	91	91	88	85	84
15	78	72	77	83	81	85	90	91	90	82	86	81
16	81	76	79	83	80	86	95	86	86	78	82	76
17	84	76	78	92	82	88	91	92	85	83	83	80
18	79	80	78	83	81	90	82	92	88	88	88	80
19	79	76	82	78	82	91	83	89	81	80	83	84
20	76	72	82	85	83	88	89	85	84	89	83	80
21	74	78	75	86	85	87	87	83	86	82	83	83
22	76	75	83	83	82	84	86	89	86	77	81	84
23	78	74	83	82	83	92	93	89	83	83	86	83
24	81	74	81	80	80	87	87	79	87	88	77	83
25	81	74	74	78	81	79	86	89	82	85	84	83
26	79	79	86	85	86	86	91	83	81	82	91	83
27	78	75	83	84	85	85	89	84	83	81	85	83
28	77	75	77	78	88	86	89	97	83	81	85	83
29	73	74	81	84	86	89	96	92	90	82	83	85
30	82		79	79	93	89	98	89	82	84	83	84
31	78		81		84		91	90		85		81
Moy	79	74	79	83	83	86	88	88	85	84	84	82
Max	86	80	86	96	93	93	98	98	91	90	91	85
Min	73	70	74	72	78	79	81	79	81	77	77	76
Moyenne annuelle = 83 ; Maximum annuel=98 ; Minimum annuel=70												

Températures moyennes (mm)				Njombé				Année 2013				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	28,6	29,2	28,8	30,0	27,9	26,4	27,2	25,0	27,4	27,2	27,3	28,7
2	29,1	29,3	28,8	28,8	26,9	27,0	27,5	26,8	26,9	27,4	27,9	28,4
3	28,5	29,4	29,1	25,3	28,0	26,9	27,6	26,9	25,9	24,5	27,1	29,0
4	28,6	29,2	29,3	29,2	27,5	26,0	27,6	25,5	27,3	27,1	27,0	28,5
5	28,8	29,3	29,2	29,3	27,7	28,2	26,6	24,1	24,8	27,8	26,9	28,5
6	28,8	29,1	27,2	24,4	27,6	26,4	27,4	25,6	26,4	27,5	26,8	27,3
7	27,8	29,3	24,8	27,9	27,4	27,7	27,3	25,8	26,9	27,9	27,0	27,4
8	29,4	29,8	26,5	27,5	28,6	27,9	26,7	25,8	27,0	28,3	28,6	28,5
9	29,3	29,8	28,5	28,4	27,7	27,3	26,1	25,2	27,0	28,0	28,6	28,9
10	29,0	29,3	27,4	28,1	27,3	27,7	26,5	25,4	25,0	25,3	26,8	28,0
11	28,9	30,2	26,9	28,6	27,5	26,5	27,1	26,1	26,9	27,2	28,0	29,1
12	29,4	29,6	28,1	28,6	27,1	27,5	28,0	25,9	27,2	28,0	27,3	25,5
13	29,6	28,7	28,4	29,9	27,8	27,2	26,8	25,1	28,3	27,9	26,4	27,7
14	29,3	29,9	28,1	29,1	28,6	27,5	27,1	23,6	28,2	27,3	27,8	27,3
15	28,7	30,0	27,7	26,9	28,3	26,5	27,3	25,4	27,1	26,1	26,8	29,1
16	28,5	29,4	23,6	27,5	27,5	26,4	27,0	25,1	27,0	27,3	28,3	29,0
17	28,0	29,4	26,1	28,7	27,1	25,9	26,2	26,3	26,3	28,0	26,0	29,1
18	28,2	29,5	24,3	29,4	26,6	26,8	26,1	25,1	26,4	27,7	27,5	28,6
19	28,2	29,3	27,4	29,3	28,5	27,4	26,8	26,3	26,9	26,2	27,8	28,0
20	28,8	30,0	27,6	29,3	28,3	27,3	26,9	25,9	27,9	27,2	27,8	28,8
21	27,0	30,2	25,1	31,2	27,3	25,8	27,5	25,6	27,4	27,0	28,5	28,4
22	26,5	29,7	26,6	26,3	27,7	28,3	25,8	25,0	27,1	25,6	26,3	29,2
23	28,0	30,0	27,8	28,7	27,0	26,8	26,3	25,8	26,4	26,8	26,1	29,1
24	28,7	30,7	25,9	28,1	25,1	25,0	26,4	26,4	26,6	26,5	27,2	29,4
25	29,0	30,4	27,7	29,3	25,7	26,7	26,4	27,3	27,2	27,7	28,3	28,0
26	29,2	29,4	27,2	26,8	26,7	26,7	25,7	26,3	27,8	27,7	27,8	28,4
27	29,0	30,0	28,8	27,1	26,3	23,9	24,1	25,9	26,8	27,2	28,5	27,5
28	28,5	29,1	28,3	28,2	25,2	26,3	23,7	27,1	24,9	27,0	28,4	28,7
29	28,2	29,3	29,2	26,5	26,8	26,9	24,9	27,7	26,5	27,2	29,0	29,3
30	29,0		28,6	28,1	26,2	26,8	25,7	27,1	26,9	25,4	28,7	29,3
31	29,1		28,7		26,5		26,8	25,8		27,2		28,6
Moy	28,6	29,6	27,5	28,2	27,2	26,8	26,5	25,8	26,8	27,0	27,5	28,4
Max	29,6	30,7	29,3	31,2	28,6	28,3	28,0	27,7	28,3	28,3	29,0	29,4
Min	26,5	28,7	23,6	24,4	25,1	23,9	23,7	23,6	24,8	24,5	26,0	25,5
Moyenne annuelle = 27,5; Maximum annuel= 31,2 ; Minimum annuel= 23,6												

Pluviométrie journalière (mm)				Njombé				Année/ 2013				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Août	Sep	Oct	Nov	Déc
1	5,7	0,0	0,0	12,5	0,0	21,0	8,5	11,4	0,3	9,1	0,0	0,0
2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	15,2	63,0	24,4	89,0	2,9	0,0
3	0,3	0,0	0,0	36,5	13,6	0,3	6,8	89,1	5,5	2,3	24,0	0,0
4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	2,6	0,5	8,7	0,2	3,8	0,0
5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,0	17,0	1,4	28,2	0,0	30,5	0,0
6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	30,4	0,4	2,9	3,5	0,0
7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	9,0	14,3	4,9	3,1	0,0	0,0
8	0,0	0,0	0,0	0,3	25,6	0,0	2,0	8,8	2,3	4,7	0,0	0,8
9	0,0	0,0	0,0	4,9	0,4	0,0	1,5	9,5	2,4	1,0	45,8	0,0
10	0,0	4,1	0,0	2,5	0,0	52,0	0,3	0,5	24,7	0,0	0,0	0,0
11	0,0	0,0	0,0	5,6	3,5	6,2	80,8	5,8	16,1	2,3	0,0	5,0
12	0,0	0,0	0,0	13,0	0,0	0,0	152,2	3,1	0,0	1,3	0,0	4,0
13	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	38,0	19,7	32,1	19,3	47,0	0,0	2,1
14	0,0	0,0	0,0	24,3	3,8	14,0	2,9	1,2	0,1	2,3	0,0	0,0
15	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	8,8	25,8	55,6	36,2	0,0	2,4	0,0
16	0,0	0,0	10,8	14,0	0,0	2,2	25,1	160,0	65,0	7,5	0,0	0,0
17	0,0	0,0	0,0	8,5	4,7	5,4	11,4	0,2	21,9	11,6	0,0	TR
18	0,0	0,0	4,9	0,0	2,0	39,6	112,1	13,2	12,9	1,6	0,2	0,0
19	0,0	0,0	0,6	0,0	0,5	2,2	3,9	2,7	43,2	43,9	4,0	8,0
20	0,0	0,0	10,6	10,8	31,0	0,0	9,9	27,3	8,1	0,0	0,0	0,0
21	21,9	0,0	11,8	0,0	0,0	0,3	82,1	23,1	0,4	82,2	0,0	0,0
22	0,0	0,0	120,0	0,0	6,3	54,0	7,9	142,0	21,5	0,9	0,0	0,0
23	0,0	0,1	3,8	0,0	2,0	24,1	3,3	38,7	9,5	0,7	0,0	0,0
24	0,3	0,0	0,0	11,0	0,0	0,0	9,2	3,5	2,2	0,0	0,0	0,0
25	0,0	0,0	0,0	35,6	1,2	21,0	0,0	12,9	1,1	0,0	0,0	0,0
26	0,0	0,0	3,4	13,9	22,0	0,0	0,0	43,7	18,7	0,0	0,0	0,1
27	0,0	0,0	34,2	11,3	15,4	0,0	87,2	27,3	6,8	7,6	0,0	0,3
28	0,0	0,0	3,0	0,0	1,0	49,9	20,4	0,9	1,2	1,2	0,0	0,0
29	0,0		0,0	0,0	0,0	3,3	32,0	5,5	0,0	0,0	0,0	0,0
30	0,0		22,6	11,0	0,0	37,0	0,3	34,0	0,0	0,0	0,0	0,0
31	0,0		2,7		0,0		40,0	9,6		0,0		0,0
NBJ	4	2	13	16	15	22	28	31	27	21	9	7
Total	28,2	4,2	228,8	215,7	133,0	435,9	789,1	871,3	386,0	322,4	117,1	20,3
Max	21,9	4,1	120,0	36,5	31,0	54,0	152,2	160,0	65,0	89,0	45,8	8,0
Total annuel= 3552,0 ; Nombre de jours pluvieux. =195 ; TR = traces ; - = donnée manquante ; Maximum annuel=160,0												

Humidité relative moyenne (%)			Njombé					Année 2013				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	81	81	73	76	86	81	84	98	96	84	85	83
2	80	80	74	78	82	82	88	85	94	82	82	84
3	82	81	77	79	78	90	83	82	95	86	85	81
4	81	79	78	77	79	82	81	88	89	86	82	82
5	81	81	76	81	79	88	79	82	89	86	82	82
6	83	79	76	89	81	87	80	83	84	83	82	93
7	81	80	71	77	82	83	77	87	93	87	80	85
8	79	78	73	81	84	79	78	85	82	93	83	84
9	82	82	74	81	82	79	78	87	85	88	81	83
10	80	79	79	81	83	78	83	93	99	85	88	82
11	77	74	75	80	84	80	81	86	83	85	86	84
12	80	73	75	83	80	79	88	96	86	92	82	88
13	79	81	77	83	79	81	83	93	89	81	85	82
14	74	74	80	83	80	83	83	94	86	83	83	81
15	80	79	78	82	78	84	87	96	92	82	80	81
16	79	84	78	78	83	81	80	85	85	82	82	80
17	80	78	81	81	83	80	83	91	93	85	84	82
18	79	74	79	82	81	82	86	85	88	85	86	84
19	78	74	77	82	86	82	92	86	83	85	83	79
20	79	75	76	75	80	82	87	88	83	80	81	83
21	77	76	76	82	82	85	86	87	92	79	84	83
22	79	77	77	80	84	84	81	95	86	81	83	86
23	80	74	80	82	78	83	79	86	88	83	86	80
24	78	80	77	79	84	81	84	88	85	80	82	82
25	78	74	78	79	82	86	75	96	81	80	87	79
26	79	75	77	81	85	82	80	88	86	86	81	80
27	81	81	77	87	86	85	83	85	89	86	84	80
28	79	74	76	79	81	83	87	86	84	84	80	80
29	80		76	85	83	83	81	91	88	83	83	79
30	80		77	78	88	86	87	86	84	85	84	80
31	77		78		86		86	88		82		84
Moy	79	78	76	80	82	82	83	88	88	84	83	82
Max	83	84	81	89	88	90	92	98	99	93	88	93
Min	74	73	71	75	78	78	75	82	81	79	80	79
Moyenne annuelle = 82 ; Maximum annuel= 99 ; Minimum annuel=71												

Yaoundé

Temperature moyenne (° C)												
Yaoundé												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	26,4	25,4	25,7	26	23,7	23,2	23,2	22,6	21,5	23	25	26,8
2	24,5	25,5	24,6	25,5	23,5	23,1	23	22,5	22,5	23,5	25,1	24,9
3	25,4	23,5	25,6	26,9	22,7	23,4	23,4	23	22,8	24	23,1	25,5
4	25,7	24,4	25	26,5	24	24	23,5	23,2	24	24,2	24,4	25,9
5	25,7	25,5	25,7	26,1	24,4	24	23	23,1	22,7	24	25,2	26
6	26,1	24,3	25,5	26,2	24,4	23,2	23,2	23	22,5	23	24	26,1
7	26,2	26	25	26,5	24	23,5	22,4	23,1	22,5	23,2	25,5	26,5
8	26,2	25,2	24,9	25,5	23,8	22	22	19,7	22,3	22,4	25,2	26,6
9	26,1	24,3	25,9	25,8	24	22,1	22,1	21,1	19,5	22	24,3	26,6
10	26,3	25,5	24,5	26	24	23,7	23,1	23,1	22	23,7	25	26,8
11	25,1	24,3	25	25,9	24,4	23	22,8	23	22,3	23,6	24	25,6
12	24,9	25,6	25,5	25,7	22,7	23,2	23,2	23,5	23,3	23	25,2	25,5
13	25,9	24	24,6	26,1	23,4	22	22,7	20,7	22,2	23,2	23,5	26,5
14	26,4	25	24,8	26,7	23,5	24,1	23,2	23,1	23,2	23,8	25,1	26,9
15	22,7	25,5	23,9	26,6	24,3	23,6	23,1	23	22,4	23,6	25,2	23,7
16	23,3	24,2	25	25,8	24,5	22,5	22,8	23,2	23	23,2	24,3	23,8
17	24,8	26	26,3	26,3	24,7	23,1	23,1	23,1	23,2	23	26	25,2
18	26,2	25,1	26	26,4	23,8	21,2	21,9	21,2	22,2	21	25,2	26,6
19	26,7	24,1	25,9	26	24,5	23,3	23,3	22,3	23,1	23	23,6	27
20	25,4	22,9	27	25,9	24,6	23	23	23	19,3	22,7	22,4	25,8
21	27,4	25,3	26,5	26,3	23,5	23,1	22,4	22,4	22	23	24,5	26,5
22	23	24,3	25,9	27,1	24	23,5	22,7	22,1	22,8	23,2	24,2	24,5
23	23,9	24,4	24,7	26,3	25	23,5	23,2	22,5	22,1	23,5	24	24,5
24	25	25,5	25,6	25,5	24,5	23,9	23,1	23,1	21,5	23	25,1	25,5
25	24	24,1	25,6	26,4	23,4	23	22,6	22,8	22	23	24,1	24,5
26	25	25,3	25,5	27,5	22,4	23,2	23,2	23,2	23	23,2	25	25,4
27	23,6	24,5	26,4	25,1	22,9	23,1	23,1	23,1	21,9	23,1	24	23,8
28	24,6	23,3	25,5	26	24,2	23,5	23	22,5	22,7	23,2	23,4	25
29	25,5		26,5	25,5	24	22,1	22,1	22,1	22,5	22	23	26
30	25,2		25,7	25	24,5	23	23,7	23,5	22,2	23	23,5	25,5
31	24,8		26,3		23,8		23	23		23		24,5

Pluviométrie journalière (mm)				Yaoundé				Année 2011				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0
2	0	0	0	0	12	0	0	0	0	19	16	0
3	0	0	0	12	11	0	0	6,8	20	0	0	0
4	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	10	0	14	0	0	0	0	23	0
6	0	0	0	0	20	0	0	10	20	20	0	0
7	0	0	0	0	0	25	12	0	0	0	0	0
8	0	0	0	21	15	0	0	16	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	22	0
10	0	0	18	28	17	19	13	21	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0
12	0	0	0	5	23	0	0	0	14	0	14,1	0
13	0	35	0	0	13	0	0	20	0	21	0	0
14	0	0	0	21	16	14	18	22	18	0	0	0
15	0	34	0	0	0	0	0	0	0	25	28	0
16	0	0	21	0	11	0	0	0	20	0	0	0
17	0	0	0	22	11,7	0	0	0	0	0	0	0
18	0	29	0	0	16	16	0	18	0	22	0	0
19	0	0	26,5	16	14	0	16,7	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	20,3	18,2	0	10	16	0	5,2	0
21	5,4	27,5	0	0	29	0	0	0	0	21	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	23,1	0	0	0
23	0	18	0	0	21,1	20	0	0	0	0	0	0
24	0	0	25	20	22	0	0	0	24	25,5	0	0
25	0	24,9	0	33	0	0	0	28	0	0	0	0
26	0	0	0	0	39,2	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	28	0	0	19	21	28,7	0	0	0
28	3,5	33	0	0	25	16,6	0	0	0	0	0	0
29	0		23,5	0	0	0	0	20	0	16	0	0
30	0		0	22,4	29,8	0	0	0	25	0	0	0
31	0		0		0		0	0		0		0

Humidité relative moyenne (%)												
Yaoundé												
Année 2011												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	70	70,5	75	76,5	74	84	79,5	80	84,2	83	84,5	70
2	71	69	76	78,5	82	83	80,5	81	84,5	79,5	85	75,5
3	71	72	77	78	80	82	83	80	80,2	82,9	80,5	76,5
4	71	72	75	76	75	82,5	83,5	78	81,7	84,5	82	73
5	71	75	77	79	81,5	82	82	79	79,7	80,5	80	71,5
6	72	71	77	78	79	82	81,5	80	78,2	82,2	78,5	71,5
7	71	72	75,5	80	80	81	83	82	80,2	79	80,5	75
8	72	70	76	80,5	79,5	81	78,5	81	78,2	81	78,5	74
9	74	70	77,5	78	80,5	81	85,5	83,5	84	80,5	81	75,5
10	70	72	78	77,5	79	83	76	80	80,2	80	80,5	72
11	75	71	76	78	77,5	81	82	80	79,9	82,2	79	73,5
12	69	72	77	80	84,5	80	82,5	79	79,7	83	80	70,5
13	69	72,5	76,5	80,5	83	84	83	81	82	82,2	83	73,5
14	70	73	77	79,5	79,5	82,5	84	83	83	82	81,5	73,5
15	70	73,5	77,5	80	81	81	82,5	83	83,2	78	80,5	71,5
16	70	72	76	82	84	81	76,5	81,5	79,7	79,7	80	73
17	70	73,5	76	79	86	81	83,5	80	81	79,5	79	75,5
18	71	72	77	77,5	77	83	81	80,5	81,5	81	78,5	77
19	70	72,5	79	77	82	83,5	82	81,5	84,2	84	85	75,5
20	71,5	73	77	79,5	79	80	83	80	79	82,2	80	71,5
21	71	75	79	79,5	84,5	82	82	82	81,2	81,5	82	76
22	70	72	76	79	81	81	76,5	81	79,6	79	80	75
23	69	71	75	79	82,5	83	81,5	79	82	81,5	80,5	73,5
24	69	72	76	78,5	79,5	80	79	84	83	83	81	73,5
25	70	72,5	77	80,5	78	85	80	82	84	79	84,5	74
26	69	71,5	76,5	83	78	85,5	81,5	84	84,2	84,2	84,5	74,5
27	70	73	75	84	79,5	82,5	83	83,5	81,7	81,5	79,5	75
28	70	71	76	79,5	79	81	81,5	82	83,5	84	79,5	74,5
29	71		76	83	86,5	81	84	83	79,5	83	81	77
30	69		75	84	84	82	81,5	89	82,2	78,9	80	75
31	69		77		79		83	83		84		76,5

Températures moyennes (°C)												
Yaoundé												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	25,7	25,2	26,2	24,6	23,7	23	23,2	23,3	22,5	23,3	25,4	26,4
2	24,6	25,2	23,5	23,6	23,7	23,5	23	23,1	23,5	23,8	25,5	24,5
3	25,6	25,8	25,4	24,6	22,7	23,8	23,4	23,4	23,8	24,4	23,5	25,4
4	25	25,5	25,7	24,3	24	24,5	24,5	24,5	24,1	24,5	24,5	25,7
5	25,7	25,8	25,7	24,7	24,5	23,7	24	24	23,7	24	25,5	25,7
6	25,5	25,4	26,1	24,8	24,4	23,9	23,2	23,3	23,9	23,5	24,4	26,1
7	25	25,9	26,2	24	24	23,8	23,4	23,5	23,8	23,5	26	26,2
8	24,9	25,5	26,2	24,9	23,8	23,5	22	22	23,3	22,9	25,3	26,2
9	25,9	25,4	26,1	24,9	24	22,5	22,1	22,1	21,5	22,1	24,4	26,1
10	24,5	24,7	26,3	23,8	24	23,4	23,1	24,1	23,4	24,1	25,5	26,3
11	25	25,8	25,1	24	24,4	24,3	23	23	24,3	24	24,3	25,1
12	25,5	24,4	24,9	23,8	22,7	24,3	23,2	23,2	24,3	23,2	25,6	24,9
13	24,6	25,5	25,9	24,6	23,4	23,2	22,7	19,7	23,2	23,7	24	25,9
14	24,8	25,5	26,4	23,8	24	24,2	25,1	25,1	24,2	24,1	25,4	26,4
15	23,9	26,2	21,7	23,9	24,9	23,7	24	24	22,4	24	25,5	22,7
16	25	26,3	23,3	24	24,7	23,4	23,5	23,5	23,4	23,8	24,8	23,3
17	26,3	26,4	24,8	25,3	24,7	24,6	23,1	23,1	24,2	23,1	26,5	24,8
18	26	26,2	26,2	25,5	23,8	23,2	22,2	21,2	23,2	21,2	25,6	26,2
19	25,9	26,3	26,7	24,9	24,5	24,4	23,3	23,3	24,4	23,3	24,1	26,7
20	27	26,7	25,4	25,6	24,6	23,3	23	23	22,3	23,1	22,9	25,4
21	26,5	26,7	27,4	25,5	24	24,5	23,4	23,4	23,5	23,4	25,3	27,4
22	25,9	26,9	23	24,9	24	23,5	23,5	23,5	23,5	23,5	24,8	23
23	24,7	26,9	23,9	23,7	25,2	23,4	24	24	23,1	24	24,5	23,9
24	25,6	27,3	25	24,6	24,7	23,5	24,1	24,1	22,5	23,1	25,6	25
25	25,6	26,6	24	24,6	23,6	24	23,5	23	24	23	24,6	24
26	25,5	26,7	25	24,9	22,4	24,5	23,2	23,2	24	23,2	25,3	25
27	26,4	25,9	22,6	25,4	22,9	22,9	23,1	23,1	22,9	23,1	24,5	23,6
28	25,5	24,7	24,6	24,7	24,2	24,7	23,5	23,5	24,7	23,5	23,9	24,6
29	26,5	25,9	25,5	25,5	24,5	24,5	22,1	22,1	23,5	22,1	23,4	25,5
30	25,7		25,2	25	25	24,8	24	24	24,2	24	24	25,2
31	26,3		24,8		23,8		23	23		23		24,8

Pluviométrie journalière (mm)												
Yaoundé												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	16	0
3	0	0	0	12	11	0	0	6,8	20	0	0	0
4	0	0	16	0	14	0	0	0	0	17	0	0
5	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	23	0
6	0	0	0	0	20	0	0	10	20	20	0	0
7	0	0	0	0	0	25	12	0	0	22	21	0
8	0	0	0	21	15	0	0	0	0	14	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	22	0
10	0	0	17	28	17	19	13	21	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0
12	0	0	0	5	23	0	0	0	14	11	14,1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0
14	0	0	0	21	16	14	18	22	18	5	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	28	0
16	0	0	21	0	0	0	0	0	20	20	0	0
17	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	26	0
18	0	0	0	0	16	16	0	18	0	22	0	6,2
19	0	0	0	16	0	0	24,9	0	0	19	0	0
20	0	0	30	0	20,3	18,6	0	0	19,6	0	25,2	0
21	11	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	23,1	0	0	0
23	0	10,2	0	0	21,1	24	0	0	0	0	9	0
24	6,3	0	25	22	0	0	0	0	28	25,5	0	5
25	0	0	0	26,7	0	0	0	28	0	0	3,2	0
26	0	0	23,7	0	37,2	0	0	0	0	31	0	0
27	0	0	0	28	0	0	29	0	28,7	9	11	0
28	9	0	0	0	0	26,6	0	0	0	8,6	0	0
29	0	0	23,5	0	0	0	0	25,2	0	26,1	0	0
30	0		0	22,4	29,8	0	0	0	25	0	12	0
31	0		0		0		0	0		30		0
NJP	3	1	7	10	12	8	4	7	12	20	12	2

Humidité relative moyenne (%)												
Yaoundé												
Année 2012												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	70	66	70	77,5	75	84	79,5	80,8	84,2	83,5	81	75
2	75,5	64	75,5	79	82	83	80,5	80,8	83	81	76,5	76
3	76,5	64	76,5	80	80	82	83	80,2	80,2	81,5	78	77
4	77	65	77	78	75	82,5	83,5	77,2	81,7	82	79	75
5	78,5	64	71,5	77,5	81,5	82	82	79,7	79,7	82,5	79,5	74
6	71,5	64	71,5	79	79	82	81,5	80,2	78,2	81	78	77
7	78	65	78	76	80	81	79	82	80,2	84,5	75	75,5
8	74	63	74	78	79,5	81	78,5	81,3	78,2	84,5	78	76
9	75,5	64,5	75,5	77	78	81	85,5	83,5	84	83	76,5	77,5
10	72	65	72	78	79	83	76	80,7	80,2	81,5	81,5	78
11	76	65	73,5	80	77,5	81	82	80	79,9	83	80	76
12	75	63	70,5	77,5	83,5	80	82,5	79,7	79,7	80,5	78	77
13	78	64	73,5	75,5	83	84	83	81,2	82	83,5	80	76,5
14	73,5	64	73,5	78	79,5	82,5	84	80	83	83	76	77
15	77	70	71,5	78,5	81	81	82,5	79	80	81	78	75
16	76	65	76	76	84	81	76,5	81,5	80	76	74	76
17	75,5	63	75,5	77,5	85	81	83,5	80	81	80	72	76
18	79,5	64,5	79,5	78	77	83	81	79,5	77	80	78	77
19	75,5	64	75,5	75,5	82	83	77	81,5	83	83,5	77	79
20	71,5	63	71,5	75	78	80	83	80	79	80	77	77
21	78	64	76	77	81,5	82	82	82	81,5	83	83,5	73
22	79	65	75	80	81	81	76,5	81	79,6	84	80,5	76
23	73,5	69,5	73,5	76,5	82	83	78	79	78	80,5	78	75
24	75	63	73	79,5	78	80	79	80	83	82,5	78	73
25	78	65	74	74,5	78	85	80	80	84,5	81,5	80,5	77
26	78,5	63	78,5	80,5	78	85,5	81	84	82	82,5	77	76,5
27	75	63	75	79,5	79,5	82,5	83	83,5	81	83	79	75
28	74,5	65	74,5	80	79	81	81,5	82	84	82	77,5	76
29	72	63	76	82,5	82,5	81	84	83	79,5	85	77	76
30	75		75	81	83	82	81,5	85	83	84	76	75
31	76		77		79		82	83		81		77

Températures moyennes (° C)												
Yaoundé												
Année 2013												
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
1	24,2	25,95	26,2	20,3	25,4	20,1	23,7	24,7	23,25	22,95	24,65	24,7
2	25,2	25,45	23,3	20,05	25,45	20	22,65	24	23,1	23,5	23,6	23,7
3	25,8	26,7	25,35	20	23,5	20	22,75	23,1	23,4	23,75	24,6	23,45
4	25,5	26,85	25,7	20	24,45	20	24	24,2	24,5	24,05	24	24,9
5	25,8	26	25,65	20,3	25,5	20,3	24,45	25,4	24	23,65	24,7	24,6
6	25,4	26,1	26,1	20,6	24,35	20,4	24,4	22,1	23,25	23,85	24,75	22,6
7	25,9	26,4	26,15	21,6	26	20,5	24	22,4	23,5	23,75	24	24,7
8	25,5	25,75	26,2	20,1	25,25	20,1	23,4	24,1	22	23,35	23,9	24,3
9	25,4	25,7	26,05	21,1	24,35	20,1	24	23,3	22,1	21,5	24,9	24,55
10	24,7	25,9	26,3	20,6	25,5	20,3	23,8	23	24,1	23,4	23,5	24,85
11	25,8	25,8	25,1	19,3	24,3	19,3	24,4	23,15	23	24,3	24	24,8
12	24,4	25,65	24,9	20,1	25,6	20,1	22,65	23,25	23,2	24,3	23,5	24,95
13	25,5	26	25,85	20,5	24	20,3	23,4	23,25	19,7	23,2	23,6	24,75
14	25,5	26,6	26,35	20,4	25,4	20,1	23,95	24,35	25,1	24,2	23,8	24,7
15	26,2	26,5	21,7	20,25	25,5	20,2	24,85	24,3	24	22,7	23,9	24,45
16	26,3	25,65	23,3	20,5	24,8	20,5	24,65	24,15	23,5	23,4	24	23,9
17	26,4	26,2	24,8	20,3	26,5	20,3	24,7	23,35	23,1	24,6	25,3	24
18	26,22	26,35	26,2	20,05	25,6	20,01	23,8	22,15	21,2	23,2	25,5	23,95
19	26,3	25,9	26,65	20,7	24,1	20,3	24,5	23,6	23,3	24,35	24,9	23,75
20	26,65	25,8	25,4	20,3	22,9	20,1	24,2	24	23	23,3	25,6	23,6
21	26,7	27,2	27,4	21	25,3	21	23,95	23,2	23,4	23,5	25,5	23,5
22	26,85	27,1	23	20,1	24,8	20,1	24	23,25	23,5	23,5	24,9	24,5
23	27	27,1	21,85	19,8	24,45	19,4	25,2	23	24	23,1	23,7	24,75
24	27	25,4	24,9	19,9	25,55	19,4	24,65	22,5	24,1	22,5	24,6	24,8
25	26,6	27,3	24	20	24,6	20	22,6	22,55	23	24	24,6	24,9
26	25,8	27,6	25	20,3	25,3	20,3	22,4	23,6	23,2	24,05	24,85	25,6
27	25,9	25	22,55	20,25	24,5	20,2	22,9	23,5	23,1	22,9	25,4	26,5
28	24,9	25,9	24,6	20,4	23,9	20,4	24,2	24	23,5	24,7	24,65	24,6
29	26,6		25	19,9	23,35	19,5	24,1	24,2	22,1	24,5	25,5	25,7
30	26		25,15	20,5	22,95	20,1	24,95	23,15	24	24,2	24,7	24,65
31	26,9		24,75		25,75		23,8	24		23,4		24,8

Pluviométrie journalière (mm)						Yaoundé			Année 2013			
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	25	25	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
3	0	0	0	0	0	0	0	6,8	20	20	0	0
4	0	0	16	0	14	0	12	0	18	18	0	13
5	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	23	0
6	0	0	0	0	20	0	0	14	20	20	0	0
7	0	0	10	0	0	25	16	0	19	19	21	22
8	0	0	0	31	15	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	21	21	22	0
10	0	0	17	28	25	19	23	21	7	7	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
12	0	0	0	15	23	0	0	0	14	14	14,1	0
13	0	0	23	0	0	0	0	0	9	9	0	20
14	0	0	0	21	26	14	18	22	18	18	0	0
15	0	6,4	0	0	0	0	0	0	0	0	28,4	29,9
16	0	0	26	0	0	0	16	0	20	20,4	0	0
17	0	0	0	22	0	0	0	0	14	17	27	0
18	0	0	28	0	0	16,4	0	26,2	0	0	0	0
19	0	15	0	26	0	0	24,9	0	0	0	0	0
20	0	0	30	0	20,3	20	0	0	11	15	25,2	0
21	15	0	0	0	0	0	0	24	32	32	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	23,1	23,1	0	0
23	18	22	0	0	21,1	23	22	0	0	0	0	0
24	0	0	25	32	0	0	0	0	22,4	0	0	0
25	0	0	0	26,7	0	0	14	28	0	0	0	0
26	0	0	33,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	14,7	25	0	28	0	0	29	0	28,7	28,7	22	0
28	0	0	0	0	0	21	0	0	16	16	0	0
29	0		23,9	0	0	0	0	25,2	0	0	0	0
30	0		0	22,1	29,8	0	36	0	15	0	0	0
31	0		0		0		0	31		30		0
NJP	3	4	10	10	9	8	10	9	19	18	9	5

Humidité relative moyenne (%)				Yaoundé				Année 2013				
Date	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jui	Jui	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
1	70	68	70	72	75	80,5	79,3	82	82,2	80	81	76
2	71	71	75,5	75,5	82	82	78,3	78,3	83	78,5	77,5	78
3	67,5	67,5	76,5	76,5	80	80,5	79,7	79,7	78	81,5	78	79
4	75	70	77	77	75	78,5	80,3	80,3	81,7	79	79	78
5	67,5	67,5	74,5	78,5	81,5	80,5	85	80,2	79,7	82,5	79,5	76,5
6	69,5	69,5	71,5	73,5	79	79	81,5	81,5	75,2	81	78	78
7	67	67	78	78	80	79,5	80,2	80,2	80,2	79	77	78,5
8	74	73	74	74	75	77,5	79,3	81	78,2	84,5	78	76,5
9	67,5	67,5	75,5	75,5	78	81,5	79,8	79,9	84	83	78,5	78
10	69	69	78	72	79	79	82	82	80,2	81,5	81,5	76
11	76	76	73,5	76	75	73,5	83	80,8	76	79	84	74
12	65	65	70,5	75	80	75	79	79	79,7	80,5	78	75,5
13	68	68	75	78	83	81	79	79	78	83,5	80	80
14	69,5	69,5	73,5	73,5	77	76	77,2	79	81	80	76	79
15	77	77	73,5	77	81	79	80	78,3	80	81	81	78
16	66	66	76	76	84	84	79	79	76	76	74	79,5
17	67	67	75,5	75,5	76	77,5	75	71,8	81	78	76	78
18	67,5	67,5	79,5	79,5	77	74	77	80	77	78	78	81
19	65,5	65,5	79	75,5	82	80	84	78,3	83	83,5	80	75
20	66,5	66,5	75,5	71,5	76	75	79	79	79	80	77	76
21	64	64	76	78	75	76	76	84	82	80	83,5	77
22	69	69	75	79	79	77	80	77	80	84	80,5	84
23	73,5	73,5	77,5	73,5	82	81	79	78,5	78	78	78	76
24	66	66	73	75	78	79,5	79	78,8	77	82,5	78	77,5
25	66	66	79	76	76	77	81	83	84,5	81	80,5	74
26	68,5	68,5	78,5	78,5	78	75	80,5	80,5	82	76	79	78
27	63	66,5	76	75	79,5	80	81	79,2	81	83	79	79
28	66,5	66,5	74,5	74	76	74	79	77,8	80	80	77,5	80
29	72		76	72	77,5	80	76,5	76,5	79,5	85	79,5	75
30	64		75	74	81	82	78	79,8	83	79	83	75
31	65		78		76		77	80		77		76,5

Annexe 8. Droites de régression permettant de prédire le temps thermique chez *Dacryodes edulis*. BF: bouton floral; AN: anthèse; N: nouaison; FIPREM: Fin pré-mûrissement; FIM: fin mûrissement.

