

Influence des traits morphologiques et physiologiques floraux de *Chrysophyllum albidum* G. Don (Sapotaceae) sur l'attractivité des pollinisateurs au Bénin.

Titre abrégé : Biologie et écologie reproductives de *Chrysophyllum albidum*.

Césaire A. Alassi^a, Eben-Ezer B. K. Ewédjè^a, Hounnankpon Yédomonhan^b et Anicet G. Dassou^c

Résumé

Chrysophyllum albidum est un arbre fruitier à usages multiples de la famille des Sapotaceae dont la surexploitation fait l'objet de menaces anthropiques qui compromettent la régénération de l'espèce. Le manque de données sur la reproduction et ses implications génétiques limite la mise en place de stratégies de conservation de l'espèce. Cette étude vise à caractériser sa biologie et son écologie florales. Dans quatre sous-populations de 20 arbres chacune, constituées au Sud et au Centre-Bénin, un échantillon de 1920 fleurs ont été disséquées ; les variables morphologiques et celles relatives au nectar et au pollen ont été mesurées puis des pollinisateurs ont été caractérisés. Des analyses statistiques descriptives, univariées et bivariées ont été faites sur différents paramètres floraux et les pollinisateurs pour déterminer la stratégie reproductive de l'espèce. Les résultats ont révélé que l'inflorescence est une grappe de 13 ± 1 fleurs actinomorphes ; l'espèce présente une gynodioécie fonctionnelle avec une répartition homogène de deux morphes. Le nectar est plus abondant le matin ($1,05 \pm 0,13 \mu\text{L}$) que l'après-midi ($0,70 \pm 0,16 \mu\text{L}$), mais il est plus concentré en sucres l'après-midi ($19,58 \pm 1,78$ °Brix contre $16,78 \pm 1,74$ °Brix le matin). Le ratio pollen/ovule relativement élevé ($P/O = 1110 \pm 49,53$) est associé à l'herkogamie indiquant une allogamie facultative assurée par une diversité d'insectes pollinisateurs attirés par une variabilité de ressources florales. Ces résultats fournissent des informations sur la biologie et l'écologie reproductives de l'espèce, permettant d'assurer sa régénération et une utilisation durable de ses ressources.

Mots clés : *Chrysophyllum albidum*, gynodioécie fonctionnelle, allogamie facultative, insectes pollinisateurs, Bénin.

Abstract

Chrysophyllum albidum is a multipurpose fruit tree belonging to the Sapotaceae family, whose overexploitation is subject to anthropogenic threats that compromise the regeneration of the species. The lack of data on reproduction and its genetic implications limits the implementation of conservation strategies for the species. This study aims to characterize its floral biology and ecology. In four subpopulations of 20 trees each, located in southern and central Benin, a sample of 1920 flowers were dissected; morphological variables and those related to nectar and pollen were measured, and pollinators were characterized. Descriptive, univariate, and bivariate statistical analyses were performed on various floral parameters and pollinators to determine the reproductive strategy of the species. The results revealed that the inflorescence is a cluster of 13 ± 1 actinomorphic flowers; the species exhibits functional gynodioeciousness with a homogeneous distribution of two morphs. Nectar is more abundant in the morning ($1.05 \pm 0.13 \mu\text{L}$) than in the afternoon ($0.70 \pm 0.16 \mu\text{L}$), but more concentrated in sugars in the afternoon (19.58 ± 1.78 °Brix compared to 16.78 ± 1.74 °Brix in the morning). The relatively high pollen/ovule ratio ($P/O = 1110 \pm 49.53$) is associated with herkogamy, indicating facultative allogamy ensured by a diversity of pollinating insects attracted by a variety of floral resources. These results provide information on the reproductive biology and ecology of the species, ensuring its regeneration and sustainable use of its resources.

Keywords: *Chrysophyllum albidum*, functional gynodioeciousness, facultative allogamy, pollinating insects, Benin.

^a Laboratoire de Génétique, Biotechnologie et Botanique Appliquées (GEBBA) de Dassa-Zoumè, Université Nationale des Sciences, Technologies, Ingénierie et Mathématiques d'Abomey, BP 14 Dassa-Zoumè, Bénin.

^b Laboratoire de Botanique et d'Ecologie végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université d'Abomey-Calavi, 01 BP 4521 Cotonou, Bénin.

^c Laboratoire de Zoologie Appliquée et Santé des Végétaux (ZASVE) de Dassa-Zoumè, Université Nationale des Sciences, Technologies, Ingénierie et Mathématiques d'Abomey, BP 14 Dassa-Zoumè, Bénin. Auteur correspondant : Email : csairealassi02@gmail.com Tel. : (229)0197090209

INTRODUCTION

En Afrique, les populations locales sont extrêmement dépendantes des produits issus de la forêt (Eyog Matig *et al.*, 2002 ; Mondo *et al.*, 2024). Ainsi, des espèces à usages multiples sont convoitées et exploitées sans tenir compte ni de leur abondance ni de leur capacité de régénération, ce qui les menace de disparition (Laouali *et al.*, 2014 ; Abate et Tebkew, 2025). Ce fait est surtout accentué chez les espèces dont l'écorce, les racines, les fruits et graines sont surexploités. Dans le cadre de la conservation des espèces végétales, la maîtrise des paramètres qui déterminent la formation des graines revêt une importance capitale au regard du rôle déterminant de ces organes de reproduction. L'analyse des paramètres déterminant la formation des graines est essentielle pour garantir non seulement

la survie de l'espèce mais également la transmission des gènes d'une génération à l'autre (Fu *et al.*, 2024 ; Lin *et al.*, 2025). La reproduction sexuée chez les plantes à fleurs repose essentiellement sur les interactions étroites entre les traits morphologiques et physiologiques floraux et les pollinisateurs (Lanuza *et al.*, 2023). Ces caractéristiques influencent non seulement l'attractivité florale, mais aussi l'efficacité de la pollinisation, affectant ainsi directement le succès reproductif des plantes (Fenster *et al.*, 2004 ; Turo *et al.*, 2024).

Chrysophyllum albidum G. Don communément appelé pomme étoile africaine ou pomme étoile blanche est une espèce de la famille des Sapotaceae. C'est un arbre tropical à feuillage persistant atteignant 25 à 37 mètres de hauteur et une couronne

habituellement dense ; c'est une espèce à usages multiples par l'utilisation de divers organes : fruits comestibles, feuilles, écorces et racines médicinales, fourrage, bois de chauffage et d'œuvre (Loubégnon *et al.*, 2015). Elle est distribuée dans la zone guinéo-congolaise au Sud-Bénin et dans la zone de transition soudano-guinéenne au Centre-Bénin (Gbesso *et al.*, 2013). Dans ces différentes zones de distribution, la surexploitation, la collecte systématique des fruits et graines et la faible régénération naturelle de l'espèce la rendent très vulnérable (Alowanou-Kélé *et al.*, 2023). La formation et la qualité de graines provenant d'un pool génétique diversifié découlent des traits floraux et du succès de la pollinisation lors de la reproduction sexuée (Cromie *et al.*, 2024). Plusieurs auteurs ont montré l'importance de la morphologie et de la physiologie florales dans la pollinisation chez des Sapotaceae (Sigrist, 2021 ; Pennington, 1990).

Des études récentes ont investigué les paramètres socio-économiques et ethnobotaniques (Loubégnon *et al.*, 2015 ; Houessou *et al.*, 2012 ; Gbesso, 2010 ; Alowanou-Kélé *et al.*, 2023), les variations morphologiques et facteurs écologiques de l'espèce (Loubégnon *et al.*, 2016 ; Dadeignon *et al.*, 2014 ; Gbesso *et al.*, 2013 ; Alowanou-Kélé *et al.*, 2025). Cependant, il manque des informations sur la biologie de l'espèce. La compréhension des traits floraux est essentielle pour évaluer les interactions avec les pollinisateurs et pour améliorer la fécondité de l'espèce (Ollerton *et al.*, 2011 ; Peralta *et al.*, 2024). Dans ce contexte, la présente étude se propose d'analyser la morphologie et la physiologie florales de *Chrysophyllum albidum* et leurs implications sur l'attraction et l'efficacité des pollinisateurs. De façon spécifique, il s'agit (i) de décrire les caractéristiques morphologiques des fleurs de *C. albidum*, (ii) d'analyser les paramètres physiologiques liés à la fonction reproductrice des fleurs et (iii) d'identifier les types de pollinisateurs visitant *C. albidum*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel et milieu d'étude

Les observations sur le terrain et le prélèvement des fleurs et fruits de *Chrysophyllum albidum* ont été réalisés dans cinq (05) districts phytogéographiques du Bénin dont quatre (04) dans la zone guinéo-congolaise au Sud (Plateau, Côtier, Vallée de l'Ouémé, Pobè) et un (01) dans la zone de transition soudano-guinéenne au Centre (Bassila). Une sous-population de 20 arbres reproductifs échantillonnés de façon aléatoire a été constituée dans les districts (sous-populations API dans Plateau, ACO dans Côtier et Vallée de l'Ouémé, APo dans Pobè et ABa dans Bassila). Cet échantillonnage couvre quatre communes à travers leurs villages (Figure 1).

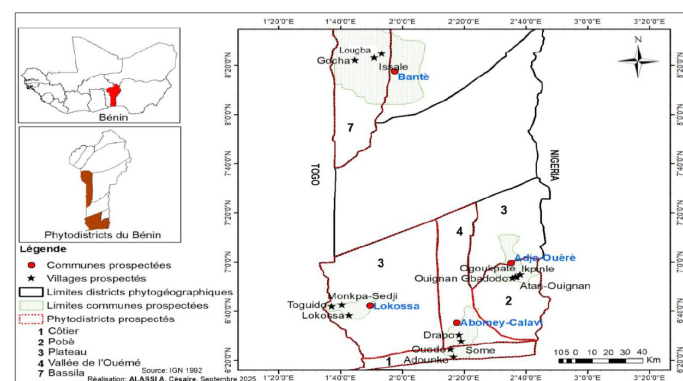


Figure 1. Carte montrant les zones des sous-populations de *C. albidum* constituées.

Méthodes

Caractéristiques morphologiques des fleurs de *C. albidum*

Un échantillon de 1920 fleurs de *C. albidum* (boutons floraux matures ou fleurs épanouies) a été collecté dans quatre sous-populations constituées chacune de 20 arbres, soit un total de 80 arbres. Pour chaque arbre, quatre inflorescences ont été choisies au hasard. Sur chaque inflorescence, six fleurs ont été prélevées de manière aléatoire, soit 24 fleurs par arbre. Cette procédure a été répétée pour chacun des 80 arbres de la zone d'étude, soit un total de 1920 fleurs disséquées suivant des techniques conventionnelles de morphologie végétale (Dafni, 1992 ; Zhang *et al.*, 2010). Au besoin, dans le but de confirmer les observations, le nombre de fleurs disséquées par arbre a été multiplié par quatre (04). L'analyse florale a consisté à déterminer le type d'inflorescence ; le nombre moyen de fleurs par inflorescence ; le sexe de la fleur ; le nombre et la structure des pièces de chaque verticille floral. Les dimensions des pièces florales ont été mesurées sur des fleurs fraîches au stade d'anthèse, en utilisant un pied à coulisse numérique Parkside®, version 06/2024 et d'un microscope numérique USB 2.0.

Paramètres physiologiques liés à la fonction reproductrice des fleurs

Le volume de nectar des fleurs en microlitres a été estimé deux fois dans la journée (matin entre 06h-12h et l'après-midi entre 12h-18h) sur des fleurs épanouies préalablement ensachées avec de filets à mailles fines avant l'anthèse (pour éviter l'influence des visites des pollinisateurs) en utilisant des tubes capillaires en verre calibrés de 5µL. Pour estimer le volume de nectar, 320 fleurs ont été considérées à raison de 80 fleurs par sous-population, la mesure du volume étant effectuée sur quatre (04) fleurs différentes choisies aléatoirement par arbre (soit quatre répétitions par arbre). La teneur en sucres du nectar a été mesurée en degré Brix à l'aide d'un réfractomètre optique à main à faible volume. Se référant aux méthodes de Jones (2012), Kearns et Inouye (1993), pour compter le nombre de grains de pollen produits par fleur, une anthère avant la déhiscence a été prélevée, écrasée dans une solution de gélatine entre lame et lamelle. Le comptage du nombre de grains de pollen de la fleur a été effectué au microscope optique puis par extrapolation à l'ensemble des anthères. Pour compter le nombre d'ovules par fleur, l'ovaire a été disséqué sous le microscope numérique USB 2.0. Le ratio pollen/ovule (P/O) a été évalué pour une comparaison avec l'échelle de Cruden (1977), afin de déduire le mode de reproduction sexuée de *C. albidum*.

Pollinisateurs visitant *C. albidum*

Un rameau fleuri fortement fréquenté par les agents pollinisateurs a été choisi au hasard et marqué par une banderole rouge sur chaque arbre choisi pour un total de cinq (05) arbres par sous-populations. Les agents pollinisateurs ont été observés à proximité ou à distance pendant les heures qui suivent l'anthèse de la majorité des fleurs. Se référant à la méthode de travail de Ewédjé *et al.* (2015) et de Sinébou *et al.* (2016), les agents qui visitent les fleurs ont été directement observés pendant des périodes de dix (10) minutes répétées par arbre le matin (6h-10h), au milieu de la journée (10h-14h) et l'après-midi (14h-18h) pendant trois (03) jours consécutifs

puis des données qualitatives et quantitatives ont été notées. Des échantillons d'insectes visiteurs ont été capturés avec soin et leur identification précise a été faite. Pour déterminer leur fidélité à l'espèce *C. albidum*, les pelotes de pollen transportées par les insectes ont été recueillies par la méthode de rinçage à l'eau distillée additionnée d'éthanol à 70% dans des tubes Eppendorf. Des gouttes de filtrat ont été montées entre lames et lamelles pour comparer leur contenu pollinique aux lames de référence de *C. albidum* (Brown *et al.*, 2024 ; Erdtman, 1969, Ne'eman *et al.*, 1999).

Analyse des données

Pour les caractéristiques morphologiques des fleurs de *C. albidum*, sur les 80 arbres échantillonnés, deux (02) types de variables ont été relevés : des variables quantitatives et des variables qualitatives. Les données ont été saisies dans une base Excel puis importées dans le logiciel R 4.5.1 (R Core Team, 2024). Des statistiques descriptives et des tests univariés et bivariés ont été faits, le seuil de significativité est de 5% ; elles ont permis d'apprécier la variabilité morphologique intra et inter-sous-populations. Concernant les paramètres physiologiques liés à la fonction reproductrice des fleurs, des analyses ont été faites sur les variables relatives aux ressources florales : le nectar (volume et teneur en sucres) et le pollen (ratio P/O). Ces statistiques ont également permis de détecter les diverses relations entre les moyennes des variables mesurées. Des graphes ont été réalisés avec GraphPad Prism 10.0.2 (GraphPad Software, 2024). L'analyse des données relatives aux pollinisateurs de *C. albidum* a consisté à classer et dénombrer les individus visiteurs en groupes fonctionnels puis à déterminer leur fidélité et leur activité journalière.

RÉSULTATS

Caractéristiques morphologiques des fleurs de *Chrysophyllum albidum*

Chrysophyllum albidum présente des inflorescences fasciculées de type grappe ; les fleurs sont regroupées et attachées sur les rameaux ou les branches par des pédicelles courts indiquant la cauliflorie chez l'espèce. Dans l'échantillon des quatre (04) sous-populations constituées, les inflorescences comptaient 04 à 36 fleurs, soit 13 ± 1 fleurs en moyenne (Figure 2) ; les fleurs sont actinomorphes. L'analyse de la sexualité florale a révélé une gynodioécie fonctionnelle. En effet, la présence de deux types fonctionnels de fleurs est observée : des fleurs hermaphrodites (Figure 3) et des fleurs unisexuées femelles, pistillées avec parfois des staminodes (Figure 4). Sur un total de 80 arbres examinés (20 par sous-population), 8 arbres (soit 10 %) présentaient exclusivement des fleurs unisexuées femelles, tandis que les 72 arbres restants (soit 90 %) portaient des fleurs hermaphrodites. Un test de χ^2 d'indépendance appliqué à la distribution des morphes sexuels entre les sous-populations n'a pas révélé de différence significative ($\chi^2 = 1,11$; $df = 3$; $p = 0,77$), indiquant une répartition homogène des types sexuels à l'échelle de la zone d'étude.

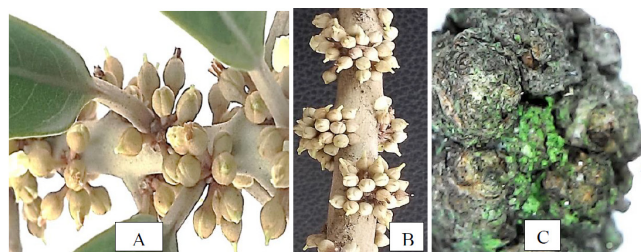


Figure 2. Photos d'inflorescences (A et B) et de bourgeons dormants (C) de *C. albidum*.

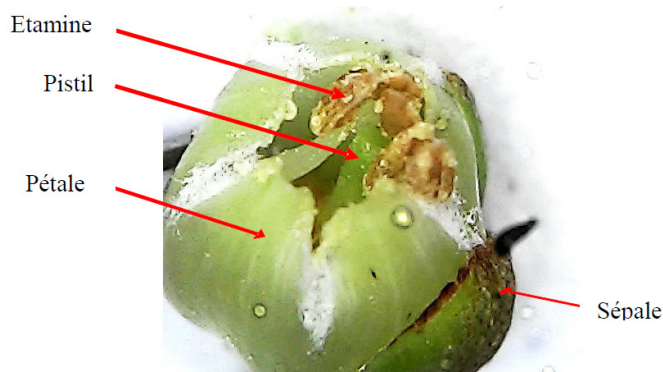


Figure 3. Détail d'une fleur hermaphrodite de *C. albidum*.



Figure 4. Quelques détails de fleurs unisexuées femelles (pistillées) de *C. albidum*.

Le gynécée (pistil) est constitué d'un ovaire supère, globuleux, d'un style conique, glabre terminé par un stigmate lobé. Il est observé la présence d'un nectaire lobé (5 lobes) revêtu de trichomes blancs entourant l'ovaire sur la majeure partie de sa surface (Figure 5).

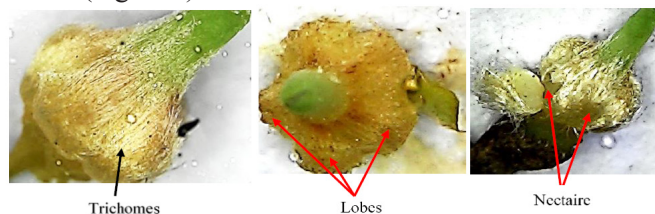


Figure 5. Nectaire lobé revêtu de trichomes au niveau du pistil de *C. albidum*.

L'androcée est constitué de cinq (05) étamines libres, épipétales, possédant chacune un filet et une anthère basifixe, extorse et bilobée. Les filets se courbent vers le gynécée positionnant les anthères près du stigmate (Figure 6).

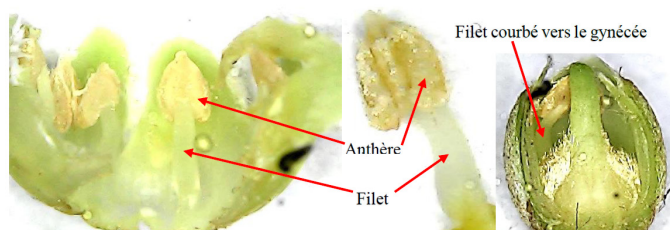


Figure 6. Androcée de *C. albidum* montrant la disposition des étamines

Le périanthe comprend (1) une corolle constituée de cinq (05) pétales soudés à la base, libres et à préfloraison quinconciale à la partie supérieure, de couleur verdâtre claire avec des poils de couleur blanchâtre en bordure (Figure 3) ; (2) un calice constitué de cinq sépales libres de couleur jaune verdâtre à la face externe et vert-claire à la face interne à préfloraison quinconciale.

En définitive, la structure synthétique de la fleur est illustrée par le diagramme floral de la Figure 7.

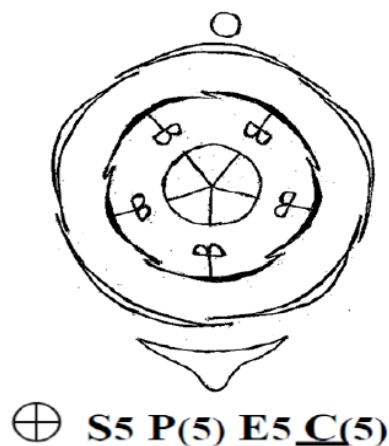


Figure 7. Diagramme floral d'une fleur hermaphrodite de *C. albidum*.

Les variabilités des différents paramètres floraux analysées au sein et entre sous-populations ont été consignées dans le tableau I.

Tableau I. Résultats des tests univariés appliqués aux paramètres floraux de *C. albidum*.

	NbMFInf	LgMSP (mm)	LgMPt (mm)	LgMPst (mm)
API	12,03±3,23	3,51±0,42	5,53±0,33	4,93±0,26 b
ACO	14,22±3,10	3,57±0,42	5,51±0,45	5,00±0,40 ab
APo	12,57±2,92	3,63±0,34	5,58±0,40	5,13±0,13 a
ABa	12,61±2,98	3,60±0,20	5,60±0,23	5,06±0,15 ab
Test statistique utilisé	ANOVA classique	Welch ANOVA	ANOVA classique	Kruskal-Wallis (Bonferroni)
Résultats statistiques (p-value)	Df=3 ; F=1,904 ; p = 0,136	df=3 ; F = 0,441 ; p = 0,725	Df=3 ; F=0,265 ; p = 0,851	df = 3 ; $\chi^2=17,23$; p = 0,0006347
Interprétation	Pas de différence significative	Pas de différence significative	Pas de différence significative	Différence significative

Arbres de la sous-population du district phytogéographique Plateau (API) ; Arbres de la sous-population des districts phytogéographiques Côte et Vallée de l'Ouémé (ACO) ; Arbres de la sous-population du district phytogéographique Pobé (APo) ; Arbres de la sous-population du district phytogéographique Bassila (ABa) ; Nombre moyen de fleurs par inflorescence (NbMFInf) ; Longueur moyenne des sépales (LgMSP) ; Longueur moyenne des pétales (LgMPt) ; Longueur moyenne des pistils (LgMPst) ; pour cette colonne, les moyennes partageant au moins une lettre ne présentent aucune différence significative, celles suivies de lettres différentes indiquent une tendance à la différence statistique (0,05 < p ajustée < 0,1)

Par ailleurs, le test non paramétrique de Mann-Whitney (Wilcoxon pour échantillons indépendants) appliqué aux paramètres floraux des arbres à fleurs hermaphrodites et des arbres à fleurs pistillées (Tableau II) a révélé que seule la longueur des pistils diffère significativement entre les fleurs des deux morphes sexuels ($W = 82,5$; $p < 0,05$) ; avec une longueur des pistils des fleurs pistillées plus grande que celle des fleurs hermaphrodites.

Tableau II. Résultats du test de Mann-Whitney appliqué aux paramètres floraux des arbres à fleurs hermaphrodites et des arbres à fleurs pistillées de *C. albidum*.

	Fleurs hermaphrodites	Fleurs pistillées	Résultats statistiques (Seuil de significativité : $p < 0,05$)
Nombre de fleurs par inflorescence	12,78 ± 3,10	13,47 ± 3,32	$W = 249,5$; $p = 0,5419$
Longueur des sépales (mm)	3,57 ± 0,32	3,66 ± 0,59	$W = 279$; $p = 0,891$
Longueur des pétales (mm)	5,53 ± 0,32	5,78 ± 0,58	$W = 219$; $p = 0,2688$
Longueur des pistils (mm)	4,98 ± 0,20	5,45 ± 0,41	$W = 82,5$; $p = 0,0007435$

En outre, le test non paramétrique de Wilcoxon apparié appliqué aux longueurs des étamines et pistil des fleurs hermaphrodites au moment de l'anthèse a révélé que la

longueur du pistil ($4,98 \pm 0,20$ mm) est significativement différente de celle des étamines ($5,11 \pm 0,18$ mm) ($V = 333,5$; $p = 4,9e-8$) ; avec les étamines anatomiquement plus longues que le pistil (brévistylie). Cependant, la courbure du filet des étamines vers le pistil positionne généralement les anthères soit au même niveau que le stigmate soit en dessous de celui-ci. Le test de corrélation de Spearman a révélé de fortes corrélations entre la longueur du pistil et celle des étamines ($\rho = 0,54$; $p = 7,1 e^{-7}$) et entre la longueur des pétales et celle des sépales ($\rho = 0,69$; $p = 1,49 e^{-12}$).

Paramètres physiologiques liés à la fonction reproductrice des fleurs

Dans les quatre (04) sous-populations de *Chrysophyllum albidum*, le volume de nectar par fleur a varié de 0,8 μ L à 1,3 μ L le matin ($1,05 \pm 0,13$ μ L) alors que ce volume diminue dans l'après-midi variant de 0,3 μ L à 1 μ L ($0,70 \pm 0,16$ μ L). En revanche, le taux de sucres de nectar a varié de 14 °Brix à 21 °Brix ($16,78 \pm 1,74$ °Brix) le matin et de 16,5 °Brix à 24 °Brix ($19,58 \pm 1,78$ °Brix) l'après-midi (Figure 8).

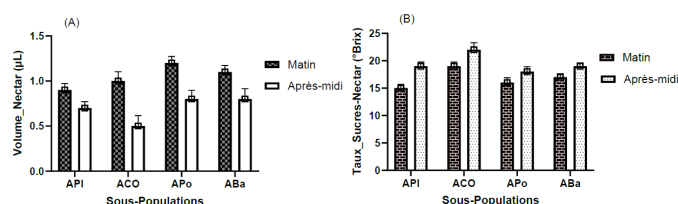


Figure 8. Volume et taux de sucres de nectar par fleur des sous-populations de *C. albidum* échantillonnées.

Pour le volume de nectar par fleur (Figure 8A), une différence hautement significative a été enregistrée entre les sous-populations le matin ($\chi^2 = 53,371$; $df = 3$; $p = 1,528 e^{-11}$) et l'après-midi ($\chi^2 = 46,416$; $df = 3$; $p = 4,626 e^{-10}$). Pour le taux de sucres de nectar par fleur (Figure 8B), une différence hautement significative a également été enregistrée entre les sous-populations le matin ($\chi^2 = 62,689$; $df = 3$; $p = 1,565 e^{-13}$) et l'après-midi ($\chi^2 = 51,41$; $df = 3$; $p = 4 e^{-13}$). Les résultats du test de Spearman ont montré que la corrélation entre le volume et le taux de sucres de nectar le matin est positive mais très faible et non significative ($\rho = 0,087$; $p = 0,444 > 0,05$) ; l'après-midi par contre, il a été noté une corrélation négative, modérément forte et hautement significative entre le volume et le taux de sucres de nectar ($\rho = -0,573$; $p = 2,644 e^{-8} < 0,0001$) suggérant que plus le volume de nectar est faible, plus son taux de sucres est élevé et inversement.

Concernant la production pollinique florale, dans la zone d'étude, le nombre de grains de pollen produits par une fleur juste avant l'anthèse a varié de 5100 à 6000 ($5550 \pm 247,65$ grains de pollen). L'ovaire contient cinq (05) ovules. Le ratio pollen/ovule (P/O) variait donc de 1020 à 1200 ($P/O = 1110 \pm 49,53$) suggérant que *C. albidum* se reproduit sexuellement par allogamie. Le test de Pearson a révélé une corrélation positive, forte et significative entre le nombre de grains de pollen par fleur et le taux de sucres du nectar du matin ($r = 0,670$; $p = 0,004$).

Pollinisateurs de *C. albidum*

Nos observations sur une durée totale de 60 heures (15 heures

d'observation par sous-population) ont permis de dénombrer au total 6180 insectes visiteurs qui se sont révélés être des pollinisateurs appartenant à quatre (04) ordres : hyménoptères (56,5%), lépidoptères (23,3%), diptères (12,9%) et coléoptères (7,3%) (Figure 9).

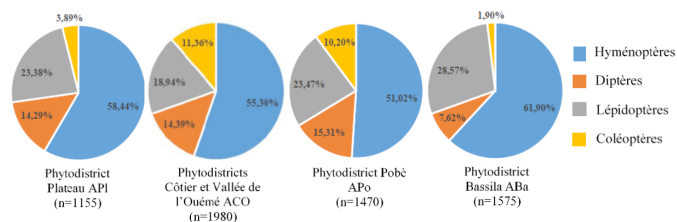


Figure 9. Proportion des pollinisateurs observés sur cinq rameaux fleuris de *Chrysophyllum albidum* dans chacune des quatre sous-populations de la zone d'étude (n = nombre total de visiteurs pendant 15 heures d'observation).

Dans toutes les sous-populations, les hyménoptères ont été plus fréquents (51,02 - 61,60 %), suivis des lépidoptères (18,94 - 28,57 %), diptères (7,62 - 15,31 %) et coléoptères (1,90 - 11,36 %). Le test de χ^2 d'indépendance appliqué au nombre d'insectes visiteurs par sous-populations pendant 15 heures d'observation a révélé une différence significative entre les sous-populations ($\chi^2 = 48,27$; $df = 9$; $p < 0,0001$). Les observations de près du comportement de ces visiteurs ont montré que les hyménoptères (abeilles, guêpes) recherchaient le pollen et le nectar sur les fleurs de *Chrysophyllum albidum*, ils se posaient pendant une courte durée sur la corolle et plongeaient la tête dans la fleur en direction du nectaire, mettant ainsi leur corps en contact avec les organes reproducteurs de la fleur. Les diptères (mouches) se posaient à l'entrée de la corolle, sur les anthères et aspirent le nectar. Les lépidoptères (papillons) se posaient sur la corolle et introduisaient leur longue trompe dans la fleur, limitant ainsi leur contact avec les organes reproducteurs de la fleur. Ces derniers recherchaient principalement le nectar. Les coléoptères s'intéressaient plus au pollen ; ils rampaient sur la fleur et y restaient pendant une longue durée.

Pour l'ensemble des quatre sous-populations de la zone d'étude, la fidélité des ordres de pollinisateurs à *Chrysophyllum albidum* a été déterminée (Figure 10).

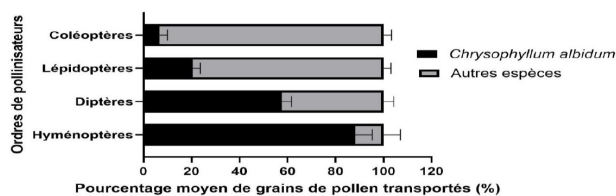
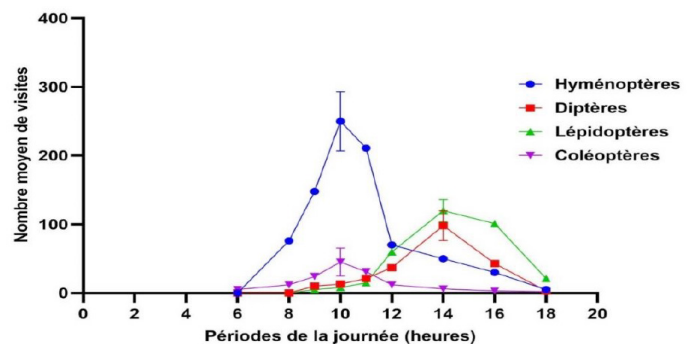


Figure 10. Fidélité des ordres de pollinisateurs à *Chrysophyllum albidum* (moyenne des quatre sous-populations de la zone d'étude).

Les hyménoptères ont transporté en moyenne $88,25 \pm 6,99$ % de grains de pollen de *C. albidum* contre $11,75 \pm 6,99$ % de grains de pollen provenant d'autres espèces florales, présentant ainsi la fidélité la plus élevée.

Les quatre groupes d'insectes se sont relayés progressivement dans la visite des fleurs de *C. albidum* dans la journée, limitant ainsi la compétition. Les Hyménoptères ont été les premiers insectes visiteurs des fleurs le matin à 8h de même que les Coléoptères avec un pic à 10h alors que dans l'après-midi ce sont les lépidoptères et diptères avec une forte visite à 14h (Figure 11).



DISCUSSION

Morphologie et sexualité florales

L'étude de la morphologie florale de *Chrysophyllum albidum* montre plusieurs traits typiques du genre *Chrysophyllum* et de la famille des Sapotaceae. En effet, l'inflorescence en grappe, les fleurs actinomorphaes, l'ovaire supère recouvert de trichomes, la structure pentamère des verticilles floraux, l'androcée dialystémone sont des caractères floraux classiques décrits chez les Sapotaceae (Pennington, 1991 ; Govaerts *et al.*, 2001). Toutefois, la particularité observée chez *C. albidum* est une gynodioécie caractérisée par la présence de deux (02) morphes floraux distincts dans la zone d'étude : des arbres à fleurs morphologiquement hermaphrodites et des arbres à fleurs pistillées avec parfois des staminodes suggérant des fleurs hermaphrodites ayant perdu la fonction sexuelle mâle. Cette sexualité est rarement évoquée chez *Chrysophyllum* spp. généralement considérée comme hermaphrodite (Pennington, 1990, 1991) avant que plus tard, des fleurs unisexuées soient décrites au sein du genre (De Faria *et al.*, 2017). Sigrist *et al.* (2021) ont décrit une gynomonoécie cryptique chez *Chrysophyllum marginatum* où coexistent sur le même pied d'arbre des fleurs hermaphrodites et des fleurs morphologiquement hermaphrodites mais fonctionnellement pistillées. Chez *Chrysophyllum gonocarpum* par contre, on distingue des arbres à fleurs pistillées (productifs) et des arbres à fleurs morphologiquement hermaphrodites mais fonctionnellement staminées qui ne produisent jamais de fruits : c'est la gynodioécie cryptique (Judkevich *et al.*, 2023). Chez *Chrysophyllum albidum*, la différence est que la gynodioécie observée n'est pas cryptique, elle est fonctionnelle et les deux types d'arbres sont productifs. Cette forme de dimorphisme sexuel obligerait l'espèce à combiner deux modes de fécondation (1) allogamie obligatoire dans les fleurs pistillées à partir du pollen des fleurs hermaphrodites, (2) faible autogamie découlant de la brévistylie au sein des fleurs hermaphrodites. En définitive, la structure florale de *C. albidum* favoriserait l'allogamie responsable de la diversité génétique. Ces résultats corroborent ceux de Opedal (2018) qui ont montré que le taux d'autofécondation diminue lorsque l'herkogamie augmente. En outre, le grand nombre de fleurs par inflorescence (augmentant la visibilité), leur forme régulière (facilement accessibles), la couleur verdâtre claire des corolles avec des poils de couleur blanchâtre en bordure et la présence de nectaire revêtu de trichomes entourant l'ovaire constituent des traits morphologiques attractifs des pollinisateurs conformément au concept de syndrome de pollinisation (Fenster *et al.*, 2004).

Volume, teneur en sucres de nectar et production pollinique des fleurs

Une différence significative a été détectée d'une part entre les sous-populations et d'autre part entre les moments de la journée pour le volume et le taux de sucres de nectar des fleurs avec les volumes les plus élevés le matin et les taux de sucres les plus élevés l'après-midi. Ces résultats corroborent ceux de Adjaloo *et al.* (2015) et de Chabert *et al.* (2020). Le volume élevé de nectar le matin pourrait être une stratégie d'attraction des pollinisateurs actifs le matin (Bloch *et al.*, 2017). Le taux élevé de sucres de nectar l'après-midi serait dû à l'effet de la chaleur issu du rayonnement solaire qui aurait fait évaporer l'eau contenue dans le nectar (Pacini et Nepi, 2007 ; Chabert *et al.*, 2020).

Selon l'échelle de Cruden (1977), la valeur moyenne du ratio P/O = 1110 élevé chez les fleurs hermaphrodites suggère une allogamie. Ce ratio associé à la morphologie florale qui favorise la pollinisation croisée, bien que l'autofécondation soit possible indiquent que pour ces fleurs, l'allogamie est facultative. Des résultats similaires ont été obtenus par Toji *et al.* (2020) chez l'espèce gynodioïque *Cimicifuga simplex*. La forte corrélation positive qui existe entre le nombre de grains de pollen et le taux de sucres de nectar le matin permet à la plante de maximiser l'activité des pollinisateurs (Somme *et al.*, 2015)

Diversité et fidélité des pollinisateurs

La diversité d'insectes pollinisateurs appartenant à divers ordres, observée avec une prédominance et une fidélité des hyménoptères chez *C. albidum*, sont décrites chez d'autres espèces de Sapotaceae (Sigrist *et al.*, 2021). Lassen *et al.* (2016) ont montré que la fructification du karité (*Vitellaria paradoxa*) dépendait fortement des abeilles. Concernant les diptères et les lépidoptères, bien que les diptères soient moins abondants, ils étaient plus fidèles que les lépidoptères à *C. albidum* ; ceci serait dû au comportement de butinage opportuniste des lépidoptères qui visitent de nombreuses espèces végétales du milieu (Fenster *et al.*, 2004). En effet, l'abondance d'un groupe de pollinisateurs n'indique pas nécessairement sa contribution effective à la pollinisation (Kearns et Inouye, 1997). L'activité journalière des pollinisateurs de *C. albidum* révèle un découpage temporel qui suggère une adaptation comportementale de chacun de ces derniers aux conditions environnementales et à la disponibilité des ressources florales, ce qui réduirait la concurrence au sein et entre espèces (Sigrist *et al.*, 2021 ; Zaragoza-Trello *et al.*, 2023).

CONCLUSION

Chrysophyllum albidum est une espèce à usages multiples. La présente étude a indiqué que l'espèce est gynodioïque avec deux modes de fécondation. Les variations journalières du volume et du taux de sucres de nectar associées à un ratio pollen/ovule caractéristique suggèrent une allogamie facultative chez l'espèce et un niveau de diversité génétique probablement élevé assuré par un flux de gènes entretenu par une variabilité d'insectes pollinisateurs. Ces données constituent une base pour approfondir les recherches sur la productivité et la régénération des différents morphes sexuels, la génétique des populations et la conservation durable de *Chrysophyllum albidum* dans le contexte de pressions anthropiques croissantes associées à celles de changements climatiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abate H. Y. and Tebkew M. (2025). Non-timber forest products and their income contributions to rural households in Kalu district, Northeast Ethiopia. *Journal of Landscape Ecology*, 18(1), 25-40. DOI: [10.2478/jlecol-2025-0002](https://doi.org/10.2478/jlecol-2025-0002)
- Adjaloo M. K., Ankomah A. A., Yeboah-Gyan K. and Dzomeku B. M. (2015). Nectar production dynamics in two melliferous plant species. *Genetics and Plant Physiology*, 5(2), 145-161.
- Alowanou-Kélé B., Missihoun A. A., Agbo R. I., Sedah P., Ewédjè E.-E.B.K., Yédomonhan H., and Agbangla C. (2025). Morphological Diversity and Phytogeographic Patterns of *Chrysophyllum albidum* (Sapotaceae) in Benin. *International Journal of Plant & Soil Science*, 37(2), 290-305. DOI: <https://doi.org/10.9734/ijpss/2025/v37i25332>
- Alowanou-Kélé B., Missihoun A. A., Agbo R. I. and Agbangla C. (2023). Impact of the Use of *Chrysophyllum albidum* G. Don on Its Vulnerability and Its Conservation in Benin. *Annual Research & Review in Biology*, 38(11), 1-13.
- Bloch G., Bar-Shai N., Cytter Y. and Green R. (2017). Time is honey: circadian clocks of bees and flowers and how their interactions may influence ecological communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372, 20160256. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0256>
- Brown J., Burke H., Stevenson J. and Cunningham S. A. (2024). Variation in pollen load composition carried by wild bee species in native and nearby agricultural environments in south-eastern Australia. *Insect Conservation Diversity*, 17, 543-550. DOI: [10.1111/icad.12709](https://doi.org/10.1111/icad.12709)
- Chabert S., Sénéchal C., Fougereux A., Pousse J., Richard F., Nozières E., Geist O., Guillemard V., Leylaverne S., Malard C., Benoist A., Carré G., Caumes E., Cenier C., Treil A., Danflous S. and Vaissière B. E. (2020). Effect of environmental conditions and genotype on nectar secretion in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Oilseeds & fats Crops and Lipids* 27, 51. <https://doi.org/10.1051/ocl/2020040>
- Cromie J., Ternest J. J., Komatz A. P., Adunola P. M., Azevedo C., Mallinger R. E. and Muñoz P. R. (2024). Genotypic variation in blueberry flower morphology and nectar reward content affects pollinator attraction in a diverse breeding population. *BMC Plant Biology* 24, 814. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05495-6>
- Cruden R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31(1), 32-46. <https://doi.org/10.2307/2407542>
- De Faria A. D., Pirani J. R., Ribeiro J. E. L. da Silva, Nylinder S., Terra-Araujo M. H., Vieira P. P. and Swenson U. (2017). Towards a natural classification of Sapotaceae subfamily Chrysophylloideae in the Neotropics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 185(1), 27-55. DOI: [10.1093/botlinnean/box042](https://doi.org/10.1093/botlinnean/box042)
- Dadegnon S., Gbemavo C., Ouinsavi C. and Sokpon N. (2014). Morphological Variation and Ecological Structure of *Chrysophyllum albidum* G. Don.

International Journal of Plant & Soil Science 5(1), 25-39, 2015; Article no.IJPSS.2015.057 ISSN: 2320-7035

SCIENCEDOMAIN international www.sciencedomain.org

Dafni A. (1992). *Pollination ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press.

Erdtman G. (1969). *Handbook of Palynology*. New York : Hafner Publishing.

Ewédjè E.-E. B. K., Ahanchédé A., Hardy O. J. and Ley A. C. (2015). Reproductive biology of *Pentadesma butyracea* (Clusiaceae) source of a valuable non-timber forest product in Benin. *Plant Ecology and Evolution* 148 (2), 213–228. <http://dx.doi.org/10.5091/plecevo.2015.998>

Eyog-Matig O., Gaoué O. G. et Dossou B. (2002). *Programme de ressources génétiques forestières en Afrique au sud du Sahara*. Réseau "Espèces Ligneuses Alimentaires" Compte rendu de la première réunion du Réseau 11-13 Décembre 2000, CNSF Ouagadougou, Burkina Faso; 235p + Annexes.

Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R. and Thomson J. D. (2004). Pollinisation syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

Fu Y., Ma L., Li J., Hou D., Zeng B., Zhang L., Liu C., Bi Q., Tan J., Yu X., et al. (2024). Factors Influencing Seed Dormancy and Germination and Advances in Seed Priming Technology. *Plants* 13, 1319. <https://doi.org/10.3390/plants13101319>

Gbesso G. H. F., Tente B. H. A., Gouwakinnou N. G. et Sinsin B. A. (2013). Influence des changements climatiques sur la distribution géographique de *Chrysophyllum albidum* G. Don (Sapotaceae) au Bénin. Available online at <http://ajol.info/index.php/ijbcs> *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 7(5), 2007-2018. ISSN 1997-342X (Online), ISSN 1991-8631

Govaerts R., Frodin D. G. and Pennington T. D. (2001). *World checklist and bibliography of Sapotaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens.

GraphPad Software. (2024). *GraphPad Prism version 10.0.2 for Windows*. San Diego, California, USA. <https://www.graphpad.com>

Houessou L. G., Loubegnon T. O., Gbesso G. H. F., Anagonou L. E. S. and Sinsin B. (2012). Ethno- botanical study of the African star apple (*Chrysophyllum albidum* G. Don) in the Southern Benin (West Africa). *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 8, 40. <http://www.ethnobiomed.com/content/8/1/40>

Judkevich M. D., Alayón Luaces P. and Gonzalez A. M. (2023). Flower structure, anatomy, and sexuality of *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae). *Protoplasma*, 260(5), 1271-1285. <https://doi.org/10.1007/s00709-023-01848-4>

Jones G. D. (2012). Pollen extraction from insects. *Palynology*, 36(1), 86 -109.

Kearns C. A. and Inouye D. W. (1997). Pollinators, Flowering

Plants, and Conservation Biology. *BioScience*, 47(5), 297-307. [DOI: 10.2307/1313191](https://doi.org/10.2307/1313191)

Lanuza J. B., Rader R., Stavert J., Kendall K. K., Saunders M. E. and Bartomeus I. (2023). Covariation among reproductive traits in flowering plants shapes their interactions with pollinators. *Functional Ecology*, 37, 2072–2084. [DOI: 10.1111/1365-2435.14340](https://doi.org/10.1111/1365-2435.14340)

Laouali A., Guimbo I. D., Larwanou M., Inoussa M. M. et Mahamane A. (2014). Utilisation de *Prosopis africana* (G. et Perr.) Taub dans le sud du département d'Aguié au Niger : les différentes formes et leur importance. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 8 (3), 1065-1074. [DOI: 10.4314/ijbcs.v8i3.20](https://doi.org/10.4314/ijbcs.v8i3.20)

Lassen K. M., Nielsen L. R., Lompo D., Dupont Y. L. and Kjær E. D. (2016). Honey bees are essential for pollination of *Vitellaria paradoxa* subsp. *paradoxa* (Sapotaceae) in Burkina Faso. *Agroforestry Systems*, 92(1), 23-34. [DOI 10.1007/s10457-016-0007-z](https://doi.org/10.1007/s10457-016-0007-z)

Lin H., Yuan Y., Li J., Bennett J. M., Ashman T-L., Arceo-Gomez G., Burd M., Burkle L. A., Burns J. H., Durka W., Ellis A. G., Freitas L., Rodger J. G., Vamosi J. C., Wolowski M., Xia J. and Knight T. M. (2025). Global meta-analysis shows that threatened flowering plants have higher pollination deficits. *Nature Communication*, 16, 5882 <https://doi.org/10.1038/s41467-025-61032-5>

Loubegnon O. T., Nassi K. M. et Gbesso F. H. G. (2015). Ethnobotanique quantitative de l'usage de *Chrysophyllum albidum* G. Don par les populations locales au Bénin. *Journal of Applied Biosciences*, 95, 9028 – 9038, ISSN 1997–5902.

Mondo J. M., Chuma G. B., Muke M. B., Fadhili B. B., Kihye J. B., Matiti H. M., Sibomana C. I., Kazamwali L. M., Kajunju N. B., Mushagalusa G. N., Karume K., Mambo H., Ayagirwe R. B. and Balezi A. Z. (2024). Utilization of non-timber forest products as alternative sources of food and income in the highland regions of the Kahuzi-Biega National Park, eastern Democratic Republic of Congo. *Trees, Forests and People*, 16, 100547. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100547>

Ne'eman G., Dafni A. and Potts S. G. (1999). A new pollination probability index (PPI) for pollen load analysis as a measure for pollination effectiveness of bees. *Journal of Apicultural Research*, 38(1-2), 19-23 <https://dx.doi.org/10.1080/00218839.1999.11100991>

Ollerton J., Winfree R. and Tarrant S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321-326.

Opedal Ø H. (2018). Herkogamy, a principal functional trait of plant reproductive biology. *International Journal of Plant Sciences*, 179(9), 677–687. [DOI: 10.1086/700314](https://doi.org/10.1086/700314)

Pacini E. and Nepi M. (2007). Nectar Production and Presentation. In: Nicolson, S.W., Nepi M. and Pacini E. (Eds.). *Nectaries and Nectar* : 167–214. Dordrecht, Pays-Bas, Springer

Pennington, T. D. (1991). *The genera of Sapotaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens Kew, New York: New York

Botanical Garden.

Pennington, T. D. (1990). *Flora Neotropica*, 52. Sapotaceae. New York: New York Botanical Garden.

Peralta G., CaraDonna P. J., Rakosy D., Fründ J., Tudanca M. P. P., Dormann C. F., Burkle L. A., Kaiser-Bunbury C. N., Knight T. M., Resasco J., Winfree R., Blüthgen N., Castillo W. J. and Vázquez D. P. (2024). Predicting plant–pollinator interactions: concepts, methods, and challenges. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(5), 494-505. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.12.005>

R Core Team. (2024). R: *A language and environment for statistical computing* (Version 4.5.1). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Sigrist M. R., Leme F. M., Fabiano V. S., Pinheiro F. P., Ferreira B. H., Nakamura S. S. and da Silva S. O. (2021). *Chrysophyllum marginatum* (Sapotaceae): Generalist pollinisation and cryptic gynomonoecious. *Plant Species Biology*, 36(3), 436-449. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12328>

Sinebou V., Quinet M., Ahohuendo B. C. and Jacquemart A.-L. (2016). Reproductive traits affect the rescue of valuable and endangered multipurpose tropical trees. *AoB PLANTS*, 8:plw051. [doi:10.1093/aobpla/plw051](https://doi.org/10.1093/aobpla/plw051)

Somme L., Vanderplanck M., Michez D., Lombaerde I.,

Moerman R., Wathelet B., Wattiez R., Lognay G. and Jacquemart A.-L. (2015). Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees. *Apidologie*, 46 (1), 92-106. DOI: [10.1007/s13592-014-0307-0](https://doi.org/10.1007/s13592-014-0307-0). hal-01284427

Toji T., Ishimoto N. and Itino T. (2020). Seasonal change of flower sex ratio and pollinator dynamics in three reproductive ecotypes of protandrous plant. *Ecosphere*, 11(9):e03251. 10.1002/ecs2.3251

Turo K. J., Reilly J. R., Fijen T. P. M., Magrach M. and Winfree R. (2024). Insufficient pollinator visitation often limits yield in crop systems worldwide. *Nature Ecology & Evolution*, 8(9), 1612-1622. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02460-2>

Zaragoza-Trello C., Vilà M., Scheper J., Badenhauer I., Kleijn D. and Bartomeus I. (2023). Temporal and spatial niche complementarity in sunflower pollinator communities and pollination function. *Basic and Applied Ecology* 67, 1-13 <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.01.001>

Zhang Y.-M., Zhao L.-J., Li Q.-J. and Wang Y.-K. (2010). Pollination ecology of *Arnebia szechenyi* (Boraginaceae), a Chinese endemic perennial characterized by distyly and heteromorphic self-incompatibility. *Annals of Botany*, 106(3), 499-509. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq145>