

Pollinisation et fécondation d'*Hylocereus undatus* et d'*H. costaricensis* à l'île de la Réunion

Fabrice LE BELLEC

Programme arboriculture
fruitière, Cirad-Flhor, Station
de Neufchâteau, Sainte-Marie,
97130 Capesterre-Belle-Eau,
Guadeloupe, France
fabrice.le_bellec@cirad.fr

Pollination and fecundation of *Hylocereus undatus* and *H. costaricensis* in Reunion Island.

Abstract — Introduction. Two species of pitaya coexist in Reunion Island: *Hylocereus undatus* and *H. costaricensis*. These two species, introduced, reproduce there vegetatively and, although they flower, they only seldom produce fruits. A study was thus undertaken to check the causes of the unproductiveness of these species and to appreciate the role of possible pollinating agents.

Materials and methods. Two modes of open pollination (night or diurnal) and two modes of controlled pollination (manual interspecific crossing and autopolination) were compared on an experimental plot planted with the two species *H. undatus* and *H. costaricensis*, which were inserted. The observations related to the pollen viability, the nature of the pollinating agents, the conditions of pollination and fruiting. **Results.** We checked that the unproductiveness of the two clones of *Hylocereus* in natural conditions was due to their auto-incompatibility. Indeed, no fecundation was observed on the 200 autopolinations carried out in 1999. This auto-incompatibility is not related to a pollen sterility as pollen *in vitro* viability appeared satisfactory. In addition, if bees play a part in the fecundation of the two clones, fruits resulting from these open pollinations are significantly less heavy than those resulting from a cross manual pollination.

Discussion and recommendations. Only a cross or manual pollination can thus make it possible for the two clones of *Hylocereus* present on Reunion Island to produce fruits of quality. Technical rules for fecundation are proposed.

Reunion / *Hylocereus undatus* / *Hylocereus costaricensis* / pollination / fertilization / production

Pollinisation et fécondation de *Hylocereus undatus* et de *H. costaricensis* à l'île de la Réunion.

Résumé — Introduction. Deux espèces de pitaya coexistent à la Réunion : *Hylocereus undatus* et *H. costaricensis*. Ces deux espèces, introduites, s'y reproduisent végétativement et, bien qu'elles fleurissent, ne produisent que rarement des fruits. Une étude a donc été menée pour vérifier les causes de l'improductivité de ces espèces et apprécier le rôle d'éventuels agents pollinisateurs. **Matériel et méthodes.** Deux modes de pollinisation libre (nocturne ou diurne) et deux modes de pollinisation contrôlée (croisement interspécifique manuel et autopolinisation) ont été comparés sur une parcelle plantée avec les deux espèces *H. undatus* et *H. costaricensis* intercalées. Les observations ont porté sur la viabilité du pollen, la nature des agents pollinisateurs, les conditions de pollinisation et la fructification. **Résultats.** Nous avons vérifié que l'absence de productivité des deux clones d'*Hylocereus* en conditions naturelles était due à leur auto-incompatibilité. En effet, aucune fécondation n'a été observée sur les 200 autopolinisations effectuées en 1999. Cette auto-incompatibilité n'est pas liée à une stérilité du pollen dont la viabilité *in vitro* s'est révélée satisfaisante. D'autre part, si les abeilles jouent un rôle dans la fécondation des deux clones, les fruits résultant de ces pollinisations libres sont significativement moins lourds que ceux issus d'une pollinisation manuelle croisée. **Discussion et recommandations.** Seule une pollinisation croisée et manuelle peut donc permettre aux deux clones d'*Hylocereus* présents sur l'île de la Réunion de produire des fruits de qualité. Un itinéraire technique de fécondation est proposé.

* Correspondance et tirés à part

Reçu le 9 mai 2004
Accepté le 20 août 2004

Fruits, 2004, vol. 59, p. 411–422
© 2005 Cirad/EDP Sciences
All rights reserved
DOI: 10.1051/fruits:2005003
RESUMEN ESPAÑOL, p. 422

Réunion / *Hylocereus undatus* / *Hylocereus costaricensis* / pollinisation / fécondation / production

1. Introduction

Toutes les espèces alimentaires d'importance économique ou sociale de l'île de la Réunion ont été introduites, volontairement ou involontairement, au fil des siècles [1]. Cependant, ces succès d'acclimatation cachent de nombreux échecs car bon nombre d'espèces introduites n'ont jamais trouvé sur l'île les conditions nécessaires à leur développement [2–4]. L'échec de l'acclimatation peut être complet et se traduire par la mort de la plante, mais il peut aussi être partiel : par exemple, le vanillier (*Vanilla planifolia*) a longtemps été improductif dans les pays où il a été introduit, car le seul agent pouvant assurer sa pollinisation (*Melipona* sp.) n'y était pas présent [5]. Ces problèmes de stérilité liés à l'écologie florale de l'espèce ne sont pas tous rédhitoires : pour le vanillier, la main de l'homme se substitue maintenant à l'hyménoptère du Mexique.

Hylocereus undatus (Haw.) Britton et Rose, la pitaya blanche, est d'introduction ancienne à l'île de la Réunion [6]. Elle y croît et fleurit normalement mais, naturellement, elle produit rarement des fruits [7]. Cette caractéristique ne l'a pas empêchée de se naturaliser sur tout le littoral [8], car elle se multiplie facilement par bouturage. Cette multiplication végétative a cependant pour conséquence d'interdire le brassage génétique et donc de limiter la diversité. Une autre espèce d'*Hylocereus*, *H. costaricensis* (F.A.C. Weber) Britton et Rose, est présente sur l'île, mais elle est plus rare et se rencontre exclusivement dans les jardins. Elle est tout aussi improductive à l'état naturel.

L'absence de fructification des clones de ces deux espèces à l'île de la Réunion pourrait être liée à leur auto-incompatibilité ou à l'absence d'agents pollinisateurs. En effet, si les *Hylocereus* s'hybrident naturellement, aussi bien au sein d'une même espèce qu'entre les espèces [9, 10], l'absence d'agents pollinisateurs et le manque de diversité génétique peuvent être des obstacles à ces pollinisations libres. Par ailleurs, dans leurs pays d'origine (Amérique latine, probablement Mexique et Colombie), la reproduction des clones allogames d'*Hylocereus* est assurée par des chauves-souris [11, 12] ou par des sphinx [13] et aucun de ces agents

pollinisateurs n'a été observé à la Réunion [14]. Les abeilles (*Apis mellifera*), qui ont déjà été observées sur *Hylocereus* [12, 15], pourraient y jouer ce rôle, cela d'autant plus que les croisements entre *H. undatus* et *H. costaricensis* peuvent s'avérer fructueux [16].

D'autre part, la formation d'un fruit et sa qualité dépendent souvent de la quantité de pollen compatible reçue par la fleur [17]. Cette pollinisation est conditionnée par plusieurs facteurs, notamment les conditions climatiques (pluies, vents et températures), l'efficacité et le comportement de l'agent pollinisateur [18], la masse florale (nombre de fleurs ouvertes simultanément), la compatibilité et l'éloignement des différents génotypes [17, 19]. Tous ces facteurs deviennent prépondérants et parfois limitants, en particulier chez les espèces végétales dont la pollinisation croisée est obligatoire.

Notre étude sur la biologie de la reproduction des *Hylocereus* conduite à l'île de la Réunion a eu pour objectifs, d'une part, de vérifier les causes de l'improductivité des clones d'*H. undatus* et d'*H. costaricensis*, d'autre part, d'apprécier le rôle d'éventuels agents pollinisateurs inféodés ou non aux *Hylocereus*. Deux modes de pollinisation libre (nocturne ou diurne) et deux modes de pollinisation contrôlée (croisement interspécifique manuel et autopollinisation) ont donc été comparés et leurs effets sur la qualité des fruits obtenus ont été déterminés.

2. Matériel et méthodes

L'étude a été menée de décembre 1998 à mai 2000 sur une parcelle de 4 ans située à 120 m d'altitude sur la station expérimentale du Cirad à Saint-Pierre (île de la Réunion). L'expérimentation a porté sur un clone de chacune des deux espèces d'*Hylocereus* présentes à la Réunion, *H. undatus*, la pitaya blanche, et *H. costaricensis*, la pitaya rouge. Ces deux clones, qui requièrent un support pour se développer, sont conduits sur un tuteur en bois mort selon un système de palissage vertical (*figure 1*). À la plantation, les deux clones ont été intercalés sur le rang et d'un rang à l'autre afin de favoriser d'éventuelles fécondations croisées. Dix tuteurs, soit cinq par clone, au sein d'une parcelle comprenant

75 plants (38 de pitayas blanches et 37 de pitayas rouges) ont été suivis durant deux saisons de floraison : 1998–1999 (saison 1999) et 1999–2000 (saison 2000). Les dix tuteurs ont été sélectionnés au hasard. Un rucher de dix ruches était situé à environ 70 m de la parcelle expérimentale.

2.1. Modes de pollinisation

2.1.1. Saison 1999

Quatre modes de pollinisation ont été étudiés durant la saison de floraison 1999. Les fleurs ont été ensachées avant et après les manipulations dans un sachet en papier kraft (figure 2). Cette opération a été répétée à l'occasion des quatre vagues de floraison communes des deux clones de pitaya étudiés : F₁-1999 du 18 décembre 1998, F₂-1999 du 30 janvier 1999, F₃-1999 du 5 mars 1999 et F₄-1999 du 6 mai 1999. Cinq fleurs ont été suivies par plant (donc par tuteur) sélectionné, soit 25 fleurs suivies par clone, par mode de pollinisation et par vague de floraison, donc 800 fleurs en tout (2 espèces de pitaya testées × 5 fleurs par plants × 5 plants par espèce × 4 modes de pollinisation × 4 dates de floraison).

Le premier mode de pollinisation testé (T₀) a été une autopolinisation manuelle. Elle a permis de vérifier l'auto-incompatibilité des clones des deux espèces. Les fleurs ont alors été ensachées durant toute l'anthèse, sauf pendant l'opération d'autopolinisation manuelle.

Une pollinisation libre nocturne (T₁) a testé la mise en évidence d'éventuels agents pollinisateurs nocturnes réalisant une pollinisation libre ; pour ce traitement (T₁), les fleurs n'ont pas été ensachées de 20 h 00 (heure de l'anthèse) à 5 h 00 (avant le lever du soleil).

Un troisième mode de pollinisation (T₂) a consisté en une pollinisation libre diurne offrant la possibilité à des agents pollinisateurs de mener librement leur activité pendant la journée. Les fleurs n'ont alors été ensachées que de 19 h 00 (coucher du soleil) à 5 h 00.

Le dernier mode de pollinisation testé (T₃) a été une pollinisation manuelle croisée visant à confirmer la compatibilité des croi-



sements entre *H. undatus* et *H. costaricensis*. Les fleurs ont alors été ensachées durant toute l'anthèse, sauf pendant l'opération ponctuelle de pollinisation manuelle croisée.

Le pollen nécessaire aux croisements pour la pollinisation T₃ a été prélevé à 17 h 00 (ouverture mécanique de la fleur) et conservé jusqu'au lendemain matin à température ambiante. L'autopolinisation manuelle T₀ et la pollinisation manuelle croisée T₃ ont été effectuées à 7 h 00 du matin suivant l'anthèse.

2.1.2. Saison 2000

Les observations faites lors de la saison de floraison 1999 nous ont conduits, durant la saison de floraison 2000, à ne répéter que les deux modes de pollinisation T₂ et T₃. L'expérimentation a donc été menée, selon les mêmes procédures que pour la saison 1999, sur les cinq vagues de floraison communes des deux clones : F₁-2000 du 10 décembre 1999, F₂-2000 du 5 janvier 2000, F₃-2000 du 1^{er} février 2000, F₄-2000 du 26 février 2000 et F₅-2000 du 13 mars 2000. Quatre fleurs ont été suivies par plant tuteuré, soit 20 fleurs par clone, par mode de pollinisation (T₂ et T₃) et par vague de floraison, donc 400 fleurs au total.

Figure 1. Parcelle d'expérimentation mise en place pour étudier la pollinisation de deux espèces d'*Hylocereus* (*H. undatus* et *H. costaricensis*) à Saint-Pierre, île de la Réunion.

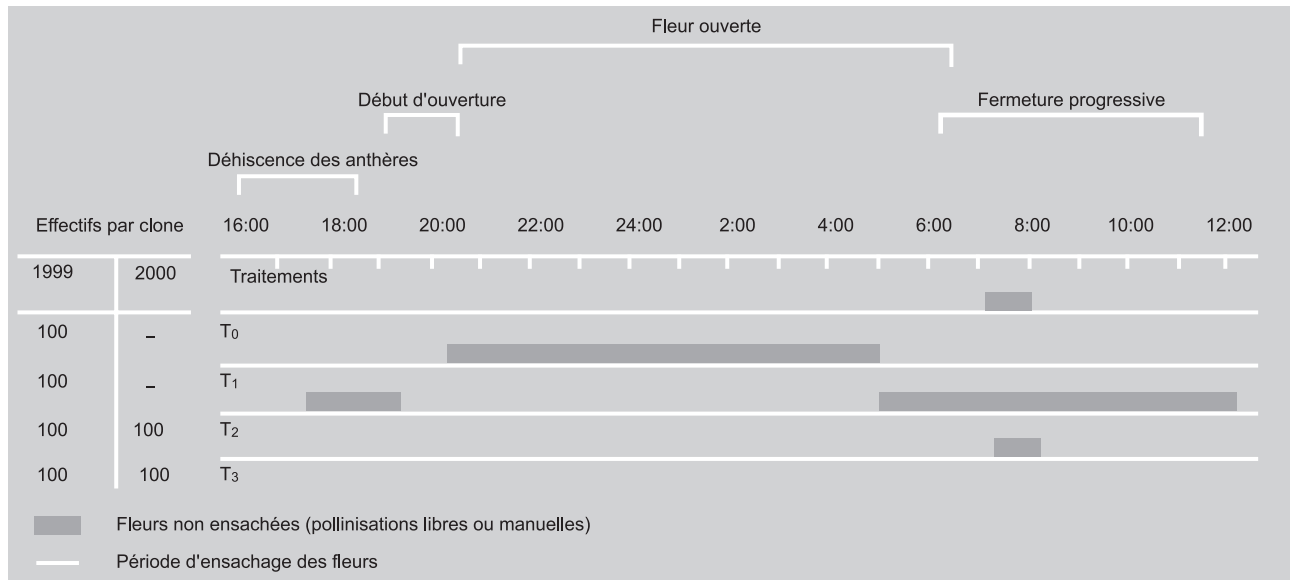


Figure 2. Les différentes phases d'ensachage des fleurs d'*Hylocereus* au cours de la journée en fonction du mode de pollinisation et des phases d'ouverture et de fermeture de la fleur. T₀ : autopollinisation manuelle ; T₁ : pollinisation libre nocturne ; T₂ : pollinisation libre diurne et T₃ : pollinisation manuelle croisée.

2.2. Viabilité du pollen

La viabilité du pollen des deux clones a été vérifiée *in vitro* au moment de la déhiscence des anthères (à 17 h 00), à l'ouverture de la fleur (à 20 h 00) et à l'heure de la pollinisation manuelle (à 7 h 00). Les prélèvements ont été effectués durant les vagues de floraison F₁-1999, F₂-1999 et F₃-1999. Le pollen récolté a été étalé sur un milieu composé de 1 % d'agar, 30 % de saccharose, 100 mg·kg⁻¹ H₂BO₄, 100 mg·kg⁻¹ KNO₃, 100 mg·kg⁻¹ MgSO₄ et 100 mg·kg⁻¹ Ca(NO₃)₂ · 4 H₂O et mis en culture à 25 °C. Le pourcentage de germination a été relevé sous loupe binoculaire (×40), 24 heures après étalement et 500 grains de pollen ont été comptés par répétition et par clone. Les grains ont été considérés comme « ayant germé » lorsque le tube pollinique mesurait au moins deux fois le diamètre du grain de pollen [20].

2.3. Agents pollinisateurs et conditions de pollinisation

Les éventuels agents pollinisateurs nocturnes et diurnes ont été observés durant les quatre vagues de floraison de la saison 1999 : avant l'anthèse et avant le coucher du soleil,

de 17 h 00 à 19 h 00 (entrouverture de la fleur) ; à l'anthèse, de 20 h 00 à 22 h 00, période pendant laquelle l'émission d'odeur, comme la sécrétion de nectar, est intense [13] ; du lever du soleil, à 5 h 00, jusqu'à la fermeture de la fleur à 11 h 30.

Durant la vague de floraison F₄-2000 (saison de floraison 2000), l'activité des abeilles a été quantifiée durant les périodes d'observation diurne. Seules deux fleurs (une pour chacune des espèces de pitaya observées) ont pu être observées simultanément durant six périodes de 15 min : 17 h 30-17 h 45, 5 h 15-5 h 30, 6 h 15-6 h 30, 7 h 15-7 h 30, 8 h 15-8 h 30 et 9 h 15-9 h 30. Le nombre d'entrées d'abeilles dans la fleur a été comptabilisé ainsi que le nombre de fois où le stigmate a été touché lors de ces visites. La masse florale, estimée par le nombre de fleurs ouvertes simultanément, a été évaluée sur l'ensemble des 75 plants tuteurés de la parcelle et lors de toutes les vagues des floraisons de 1999 et 2000. Les données météorologiques (pluviométries, vents en pointe et vents moyens, températures moyennes, minimales et maximales) ont été enregistrées sur une station météorologique située à la même altitude et à environ 300 m à vol d'oiseau de la parcelle.

Tableau I.

Date et concordance des différentes vagues de floraison de deux clones d'*Hylocereus*, observées durant les floraisons 1999 et 2000 à l'île de la Réunion.

Vague de floraison	<i>Hylocereus undatus</i>		<i>Hylocereus costaricensis</i>	
	1998 / 1999	1999 / 2000	1998 / 1999	1999 / 2000
1	–	–	2 novembre 1998	22 novembre 1999
2	–	10 décembre 1999	20 novembre 1998	10 décembre 1999
3	18 décembre 1998	5 janvier 2000	18 décembre 1998	5 janvier 2000
4	30 janvier 1999	1 février 2000	30 janvier 1999	1 février 2000
5	5 mars 1999	26 février 2000	5 mars 1999	26 février 2000
6	1 avril 1999	13 mars 2000	1 avril 1999	13 mars 2000
7	6 mai 1999	–	6 mai 1999	10 avril 2000

2.4. Fructification

Durant la saison 1999, seuls les taux de nouaison par mode de pollinisation (T_0 , T_1 , T_2 et T_3) ont été notés 15 j après la pollinisation. Durant la saison de floraison 2000, les fruits ont été récoltés et pesés individuellement 30 j après la pollinisation (changement de couleur du fruit, de vert à rouge). Le nombre de graines a également été compté pour 40 de ces fruits de la saison 2000 (quatre fruits prélevés au hasard pour chaque clone étudié et pour chaque vague de floraison considérée).

L'analyse statistique a été effectuée dans l'hypothèse d'une distribution normale de la variable « poids du fruit » en utilisant une analyse de variance suivie d'un test de Newman-Keuls pour la comparaison des moyennes. Afin de stabiliser la variance entre les groupes, la variable « poids » a été transformée en sa racine carrée. Les moyennes ont été indiquées avec leur erreur standard (écart-type). Les valeurs ont été considérées comme significativement différentes quand $P \geq 0,05$. Les analyses ont été réalisées avec le logiciel SAS®.

3. Résultats

3.1. Floraisons et pollinisations

Les floraisons des saisons 1999 et 2000 se sont déroulées normalement par rapport aux années antérieures, avec une floraison

cyclique, intervenant tous les 15 à 30 j selon l'espèce, étalée de novembre à mai. Durant nos deux années d'observation, *H. costaricensis* a eu deux vagues de floraison supplémentaires par rapport à *H. undatus* (sept vagues contre cinq). La concordance parfaite des floraisons des deux espèces n'a cependant débuté qu'en décembre, soit à la troisième vague en 1999 et à la deuxième vague en 2000 (tableau I).

L'ouverture des fleurs d'une même vague de floraison s'est étalée sur 3 j, mais les fleurs s'épanouissant les premiers et troisièmes jours d'une vague de floraison donnée ont été peu nombreuses ; ainsi, en considérant les chiffres moyens des neuf vagues de floraison suivies, 7,20 % des fleurs se sont ouvertes en début et en fin de floraison contre 92,80 % pour le pic de floraison du deuxième jour de la vague. Sur ces mêmes vagues de floraison (F_1 à F_4 -1999 et F_1 à F_5 -2000), 1 252 fleurs (± 236 fleurs) se sont épanouies sur 3 j sur la parcelle expérimentale de 75 plants tuteurés. Durant les pics de floraison (utilisés pour les pollinisations), la masse florale moyenne des neuf vagues a été de 1 168 fleurs (± 220 fleurs), soit en moyenne 15,60 fleurs ($\pm 2,95$ fleurs) par plant tuteuré et, plus précisément, 15,40 fleurs ($\pm 2,95$ fleurs) par plant pour la pitaya rouge contre 15,74 fleurs ($\pm 2,95$ fleurs) par plant pour la pitaya blanche. La masse florale moyenne en 2000 a été sensiblement la même qu'en 1999. Durant nos expérimentations, ces floraisons simultanées, importantes et bien réparties au sein de la parcelle,

Tableau II.

Évaluation de l'activité des abeilles à différentes heures de la journée du 26 février 2000, mesurée par le nombre d'entrées des insectes dans une fleur d'*Hylocereus*. Observations faites pour chacune des espèces *H. undatus* et *H. costaricensis* à l'île de la Réunion.

Heure d'observation	<i>H. undatus</i>		<i>H. costaricensis</i>	
	Nombre de visites	% d'abeilles ayant touché le stigmate	Nombre de visites	% d'abeilles ayant touché le stigmate
17:30 à 17:45	0	–	396	92
5:15 à 5:30	357	14	325	18
6:15 à 6:30	312	28	201	24
7:15 à 7:30	102	24	52	11
8:15 à 8:30	158	20	6	33
9:15 à 9:30	32	40	0	–



Figure 3.
Abeille dans une fleur de *Hylocereus* sp.

conjuguées à des conditions climatiques favorables, ont offert des conditions idéales aux pollinisations libres et croisées des fleurs.

Durant les périodes d'observation nocturne, aucun agent potentiellement pollinisateur n'a été remarqué, ni lépidoptère, ni chauve-souris pollinivore. Durant les deux périodes d'observation diurne (17 h 00–18 h 45 et 5 h 00–11 h 00), seules des abeilles ont été repérées. La quantification de leur activité (*tableau II*) a été difficile tant elles

étaient nombreuses : entre deux et trois visites toutes les 10 sec aux heures les plus actives. Ces données issues d'une seule observation ne sont qu'indicatives, mais elles sont cependant aptes à renseigner sur le comportement des abeilles sur les fleurs de pitaya. La récolte du pollen est leur unique motivation ; elles s'avèrent d'ailleurs très efficaces puisque, quelques heures après le début de leur activité, tout le pollen de toutes les fleurs est récolté. Le soir avant l'anthèse, seules les pitayas rouges sont visitées par les abeilles qui, entrant en force dans les fleurs, touchent de ce fait presque systématiquement le stigmate (dans 92 % des visites). Durant cette période, les fleurs de pitaya blanche ne sont pas visitées, l'abeille n'arrivant pas à y pénétrer. La pollinisation interspécifique libre se révèle donc impossible pendant ce créneau horaire. Au petit matin, dès 5 h 15, les abeilles sont de nouveau actives et peuvent visiter les fleurs alors entrouvertes des deux espèces. Au fur et à mesure que la quantité de pollen diminue, les visites sont de moins en moins nombreuses, les dernières sont enregistrées vers 9 h 30. Lorsque la fleur est entrouverte, le stigmate domine les étamines. Cette position, qui favorise l'allogamie [19], ne permet pas aux abeilles de toucher systématiquement le stigmate lors de leur visite ; lors de nos observations au lendemain de l'anthèse, en moyenne seulement 20 % d'entre elles l'avaient ainsi touché. La petite taille de l'abeille par rapport à la fleur explique probablement cette situation (*figure 3*).

3.2. Auto-incompatibilité et viabilité du pollen

Les deux clones de pitaya rouge et blanche étudiés sont auto-incompatibles. En effet, sur les 200 autopolinisations (T_0) effectuées en 1999, aucune fécondation n'a été observée. Cette auto-incompatibilité n'est pas due à la stérilité de leur pollen dont la viabilité observée *in vitro* a été satisfaisante quelle que soit l'heure de prélèvement (*figure 4*). Pour *H. undatus*, sur les trois vagues de floraison (F_1 -1999, F_2 -1999 et F_3 -1999), les taux de germination ont été en moyenne de 61 % à 17 h 00, de 55 % à 20 h 00 et de 47 % à 7 h 00 ; pour *H. costaricensis*, ils ont été de 54 % à 17 h 00, de 58 % à 20 h 00 et de 43 %

à 7 h 00. L'improductivité naturelle de ces deux clones d'*Hylocereus* à l'île de la Réunion semble bien liée à l'absence d'un pollinisateur efficace.

3.3. Fécondation et poids du fruit

3.3.1. Saison 1999

Aucune fécondation liée à une pollinisation libre nocturne (T_1) n'a été observée durant la saison de floraison 1999 (tableau III). Seules les pollinisations libres diurnes (T_2) et manuelle (T_3) ont été fructueuses. Les taux de nouaison ont cependant varié en fonction du mode de pollinisation ; sur les quatre vagues de floraisons suivies, ils ont été en moyenne de 76 % pour *H. costaricensis* et de 82 % pour *H. undatus* en pollinisation libre diurne (T_2), et de 100 % pour les deux espèces en pollinisation manuelle croisée (T_3). Les taux de nouaison plus faibles des vagues F₂-1999 à F₄-1999 par rapport à F₁-1999 peuvent s'expliquer par les mauvaises conditions climatiques de cette période, en particulier par des précipitations importantes.

Comme l'ont déjà observé plusieurs auteurs [12, 15], il est apparu une relation étroite entre les visites des abeilles mellifères et la pollinisation des *Hylocereus*. L'intérêt des abeilles pour la fécondation des espèces fruitières n'est plus à démontrer [18, 19], mais leur efficacité est cependant toujours difficile à mesurer. Les résultats obtenus durant la saison 1999 apportent quelques éléments de réponse pour les clones d'*Hylocereus* présents sur l'île.

3.3.2. Saison 2000

Même si les abeilles ont joué un rôle non négligeable dans la fécondation des deux clones d'*Hylocereus* durant la saison de floraison 2000, les fruits résultant de ces pollinisations libres (T_2) ont été significativement moins lourds ($P = 0,0001$) que ceux issus de la pollinisation manuelle croisée (T_3) : (144 g ± 62) g contre (358 g ± 111) g pour les deux espèces confondues. Les pollinisations libres interspécifiques ont résulté d'une floraison importante et simultanée des deux espèces (plantation mixte et intercalée) et de la proximité d'un rucher, mais

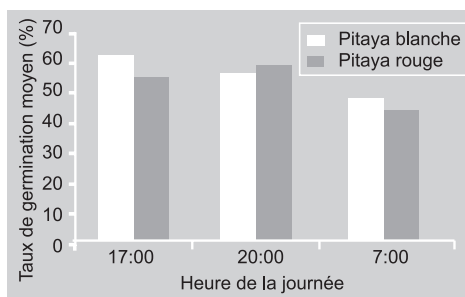


Figure 4. Taux de germination moyen (en %) *in vitro* de grains de pollen de deux clones d'*Hylocereus* prélevés à trois heures différentes de la journée (île de la Réunion).

Tableau III.

Taux de nouaison comparés en pollinisation libre diurne pour deux clones d'*Hylocereus* durant quatre vagues de floraison à l'île de la Réunion en 1999. Quelles que soient l'espèce et la vague de floraison considérées, ce taux a été de 0 % en autopollinisation manuelle et en pollinisation libre nocturne, et de 100 % en pollinisation croisée manuelle.

Vague de floraison (1999)	Taux de nouaison (%)	
	<i>H. undatus</i>	<i>H. costaricensis</i>
1	93	87
2	75	78
3	86	64
4	74	75
Moyenne	82	76

les fruits produits ont été petits et non conformes aux exigences commerciales de qualité [21].

Les différences de poids moyens des fruits en fonction du mode de pollinisation ont suivi la même tendance pour les deux espèces et cela malgré une différence significative ($P = 0,0001$) entre la production de *H. undatus* et celle de *H. costaricensis* (figure 5). Ainsi, les gains de poids (efficacité relative) de la pollinisation manuelle par rapport à la pollinisation libre ont été de 56 % pour *H. costaricensis* [(131 g ± 46) g pour T_2 contre (300 g ± 82) g pour T_3] et de 62 % pour *H. undatus* [(157 g ± 73) g pour T_2 contre (416 g ± 106) g T_3]. Ces différences ont été observées durant les cinq vagues de floraison (poids moyens de F₁-2000 à F₅-2000 non différents avec $P = 0,1916$) et indifféremment sur tous les plants tuteurés ($P = 0,2936$) ; ces poids moyens se sont révélés être liés à l'espèce.

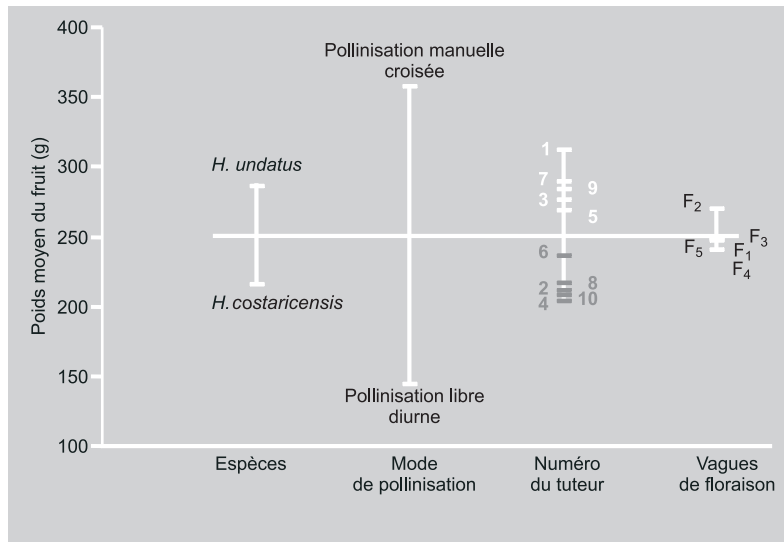


Figure 5. Représentation graphique des poids moyens de fruits obtenus en fonction du clone d'*Hylocereus* observé, du mode de pollinisation, du plant de pitaya considéré (chiffres pairs, pitaya rouge et chiffres impairs, pitaya blanche) et de la vague de floraison ayant permis la fécondation (F₁ à F₅ en 2000).

L'efficacité limitée des abeilles dans la pollinisation des fleurs d'*Hylocereus* ne semble pas liée à une fréquentation insuffisante, mais, plutôt, à la disproportion de l'insecte par rapport à la taille de la fleur. Cette hypothèse est renforcée par la forte corrélation mise en évidence entre le poids du fruit et le nombre de ses graines, qui dépend lui-même du nombre d'ovules fécondés, donc de l'intensité de la pollinisation. Le nombre de graines par fruit a en effet permis d'expliquer 91 % de la variance observée pour le poids des fruits pour *H. undatus* et 89 % pour celui de *H. costaricensis* (figure 6).

4. Discussion et recommandations.

L'improductivité naturelle de *H. undatus* et d'*H. costaricensis* a bien été reliée à l'auto-incompatibilité de ces espèces. Cette caractéristique intrinsèque peut cependant être surmontée par leur pollinisation croisée (croisement interspécifique) qui s'est révélée possible et fructueuse.

Une plantation mixte des deux clones aurait pu offrir toutes les conditions nécessaires à des pollinisations libres et croisées. Mais, en l'absence des pollinisateurs généralement inféodés aux *Hylocereus*, qui n'ont

jamais été observés lors des expérimentations menées à l'île de la Réunion, et malgré les visites répétées des abeilles mellifères, dont la petite taille par rapport à la fleur limite l'efficacité, la production de fruits reste médiocre : les fruits issus de pollinisation libre sont trop petits pour présenter un réel débouché commercial. En effet, le poids d'une pitaya dépend de son nombre de graines, qui lui-même résulte du nombre de grains de pollen déposés sur le stigmate de la fleur : moins le stigmate reçoit de pollen compatible, moins le fruit sera lourd.

Seule une pollinisation croisée et manuelle peut permettre aux deux clones d'*Hylocereus* présents sur l'île de la Réunion de produire des fruits de qualité. Cette pollinisation détermine la quantité de fruits produits avec un taux de nouaison de 100 % et permet d'augmenter significativement les rendements avec, notamment, un gain de productivité de près de 60 % par rapport à une pollinisation libre. Nous proposons donc un itinéraire technique de pollinisation et de production adapté aux conditions réunionnaises. Si les caractéristiques florales et l'auto-incompatibilité des deux espèces d'*Hylocereus* cultivées à l'île de la Réunion sont déterminantes pour définir un itinéraire technique de pollinisation et de production de ces pitayas, d'autres paramètres comme le décalage des floraisons sont susceptibles de l'influencer. Leur prise en compte sera donc indispensable pour optimiser la fécondation de ces espèces sur une plantation commerciale.

4.1. Décalage des floraisons des deux espèces

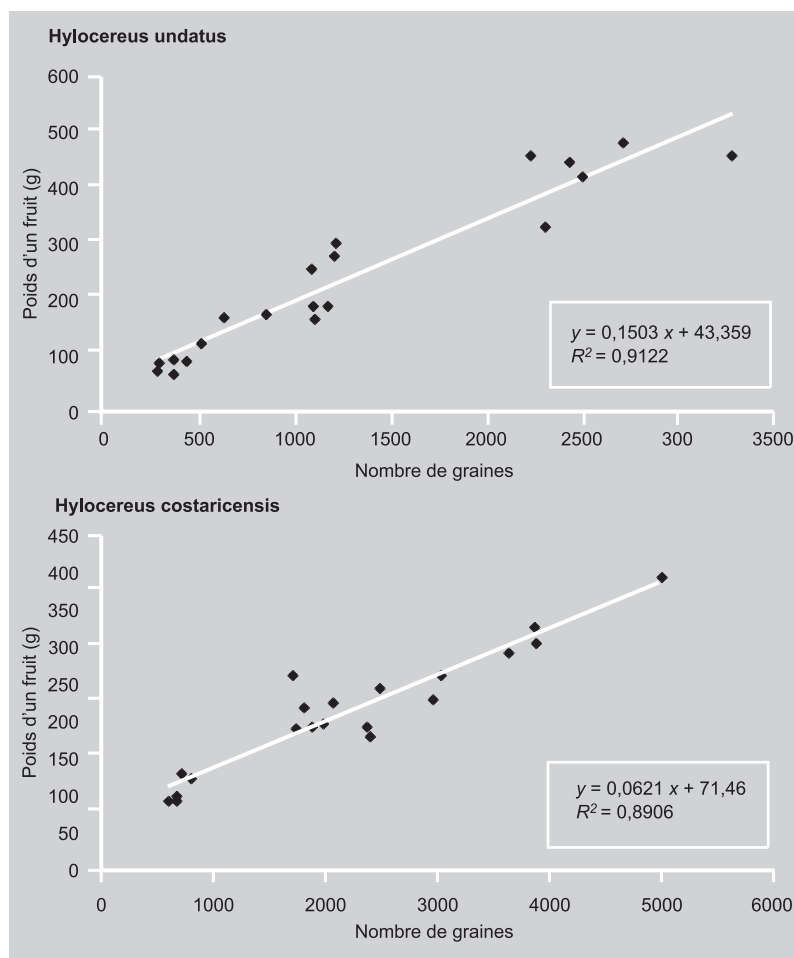
Le décalage de floraison des deux espèces *H. undatus* et d'*H. costaricensis* constitue sans doute l'une des contraintes majeures [16]. Des décalages peuvent être observés entre deux vagues de floraison (*H. costaricensis* fleurit plus tôt que *H. undatus*, mais aussi plus tard dans la saison) et au sein d'une même vague de floraison (précocité de 1 ou 2 j). Compte tenu de l'auto-incompatibilité des deux clones, ces décalages peuvent avoir de graves conséquences, sur la productivité de la plantation notamment, car, si les croisements manuels interspécifiques sont effectivement sûrs, l'absence de

pollen au jour de la floraison les interdira. La conservation du pollen, l'augmentation de la diversité génétique et le déclenchement des floraisons pourraient répondre au problème du décalage de la floraison de ces deux espèces.

Il est possible de conserver le pollen des deux espèces d'*Hylocereus* jusqu'à 5 j à température ambiante (ou mieux à +4 °C), sans que cela ne compromette le succès de la fécondation ou la qualité des fruits [22]. Cette conservation peut durer de 3 à 9 mois si le pollen est conservé à -18 °C, après une phase préalable de dessiccation [23].

Afin d'élargir la diversité génétique, une collecte de matériel végétal a été effectuée sur l'île de la Réunion et les graines des premiers fruits issus de croisements interspécifiques (*H. undatus* × *H. costaricensis*) ont été semés. Un nouveau clone d'*H. undatus* a ainsi été trouvé dans le sud de l'île. Il est très proche du premier clone d'*H. undatus* quant à ses tiges, ses fleurs ou son cycle de floraison, mais il est autocompatible. Cette qualité est malheureusement atténuée par la médiocre qualité de ses fruits lorsqu'ils sont issus d'autopollinisation [22] et son intérêt est donc limité. D'autre part, la dizaine d'hybrides sélectionnés à partir de croisements interspécifiques sont tous auto-incompatibles ; ils présentent cependant l'avantage d'être compatibles avec leurs parents. Plusieurs d'entre eux ont le même comportement floral qu'*H. costaricensis* et peuvent donc féconder les premières fleurs des vagues de floraison de cette espèce.

Le déclenchement des floraisons par pulvérisation de nitrate de potasse (KNO_3), utilisé au Vietnam sur *Hylocereus* [24] et en Guadeloupe sur manguier [25], a été testé à l'île de la Réunion en 1996 et 1997 sur les deux clones *H. undatus* et *H. costaricensis*, sans succès [22]. Une autre voie, non chimique, pourrait être explorée : il s'agirait d'influer sur les longueurs de jour par des flashes de lumière en pleine nuit. Cette technique est employée avec succès sur *H. undatus* par les agriculteurs vietnamiens (Cao Van, comm. pers.). La difficulté principale de ces déclenchements artificiels est de cibler le moment d'intervention idéal, il est donc indispensable de connaître préalablement le cycle phé-



nologique de la plante et de pouvoir le relier aux conditions écologiques.

4.2. Un itinéraire technique pour la fécondation des *Hylocereus*

4.2.1. Conditions préalables à la pollinisation

Pour produire des pitayats de qualité à l'île de la Réunion, la fécondation des espèces d'*Hylocereus* impose quelques précautions préalables dans le choix des variétés à planter et des techniques de pollinisation à adopter et dans la recherche des conditions environnementales optimales.

Figure 6. Corrélation entre le poids d'un fruit de *Hylocereus undatus* ou de *H. costaricensis* et le nombre de ses graines, indépendamment du mode de pollinisation.

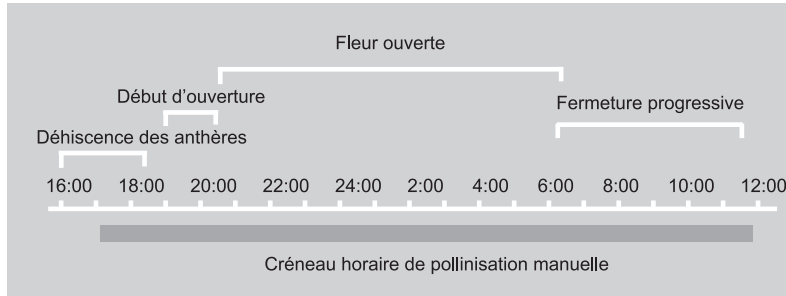


Figure 7. Cycle floral de *Hylocereus* sp. à l'île de la Réunion.

– Le verger devra être composé d'au moins trois variétés d'*Hylocereus* : *H. undatus* auto-incompatible, *H. costaricensis* auto-incompatible et un hybride [*H. undatus* × *H. costaricensis*]. Cette composition permettra de réduire les risques de décalage de floraison liés notamment à l'écologie et de disposer, sur place, du pollen nécessaire à la pollinisation.

– L'auto-incompatibilité vérifiée des clones cultivés rend les pollinisations croisées obligatoires. Il conviendra donc de composer avec les variétés cultivées (*H. undatus*, *H. costaricensis* et le groupe des hybrides) en se basant sur le fait que tous les croisements sont possibles.

– Si les floraisons entre les différents clones ne sont pas décalées, il conviendra de prélever et de conserver, à température ambiante

Figure 8. Pollinisation manuelle de *Hylocereus* sp.



ou au réfrigérateur, le pollen de chacun des clones dès 16 h 00 (figure 7). Faute d'une telle précaution, le pollen pourrait manquer des suites de l'activité intense des abeilles qui auraient récolté la totalité du pollen. Si les floraisons sont totalement décalées, la conservation du pollen d'une vague de floraison à l'autre pourra être envisagée.

– La pollinisation manuelle est possible de 16 h 00 à 12 h 00 (figure 7). Cependant, le créneau horaire de 9 h 00 à 11 h 00 est à privilégier car, d'une part, les fleurs sont entrouvertes ce qui facilite l'opération de pollinisation, d'autre part, cela conduit à intervenir après l'activité des abeilles qui, en cas de grand nombre, pourraient récolter le pollen déposé sur le stigmate lors de la pollinisation manuelle.

– Il est inutile de pratiquer une pollinisation lors d'une forte pluie qui entraînerait un « lessivage » du pollen et compromettrait sa germination.

4.2.2. Les étapes de la pollinisation

La technique de pollinisation manuelle préconisée à l'issue de nos expérimentations comprend trois étapes :

– Préparation du pollen : le pollen est prélevé dans des fleurs matures à partir de 16 h 00, soit 4 h avant l'anthèse. Ces fleurs sont facilement reconnaissables car elles laissent entrevoir leurs pétales blancs dès 12 h 00 (8 h avant l'anthèse). L'opération doit être réalisée en conditions de sécheresse sinon le pollen récolté s'agglomère au contact de l'eau. La fleur doit être entrouverte, renversée au-dessus d'une feuille de papier et légèrement tapotée. Afin de récupérer le pollen adhérent aux pétales, l'intérieur de la fleur peut être brossé à l'aide d'un gros pinceau. Le pollen est ensuite mis dans une boîte fermée et stocké jusqu'à l'heure de la pollinisation. Le pollen prélevé dans une fleur permet de polliniser 50 fleurs environ.

– La pollinisation : si la pollinisation est pratiquée avant l'anthèse de la fleur, la fleur doit être entrouverte mécaniquement. Un pincement sur sa partie bombée suffit généralement à faire ressortir le stigmate qui peut alors être badigeonné de pollen compatible à l'aide d'un pinceau à poils souples. Si la

pollinisation est effectuée le matin suivant l'anthèse, la fleur étant alors déjà entrouverte, seul le badigeonnage de pollen est nécessaire (*figure 8*).

– La gestion des fécondations et de la production : sauf accident climatique majeur (pluies diluviennes, par exemple), la pollinisation manuelle est sûre à 100 %. De plus, elle assure une production de pitayas de qualité, en termes de calibre, si, toutefois, la charge totale en fruits n'est pas excessive. Il peut donc être nécessaire de maîtriser cette charge, c'est-à-dire de répartir les pollinisations sur la plante et d'une vague de floraison à l'autre. Lorsque la floraison est importante, il est indispensable de limiter le nombre de fleurs pollinisées en ne traitant qu'une fleur sur deux lorsqu'elles sont proches. La fleur non pollinisée devra alors être éliminée pour éviter une fécondation libre qui conduirait à la production d'un fruit non conforme aux exigences de qualité. La pratique de pollinisation contrôlée permet de prévoir facilement la date de récolte qui aura lieu 30 j après la pollinisation [14].

Remerciements

L'auteur remercie vivement MM. René Claude Judith et Auguste Tailame pour leur aide lors des manipulations de terrain, ainsi que Frédéric Chiroleu pour son appui lors de l'exploitation statistique des données.

Références

- [1] Cadet T., La végétation de l'île de la Réunion, étude phytoécologique et phytosociologique, Univ. la Réunion, thèse, Saint-Denis, île de la Réunion, France, 1977.
- [2] Trouette E., Introduction de végétaux à la Réunion, NID, Saint-Denis, France, 1898.
- [3] Rivals P., Les espèces fruitières introduites à la Réunion, Impr. A. Gomes, Toulouse, France, 1960.
- [4] De Cordemoy E.J., Flore de l'île de la Réunion, Libr. Sci. Nat., Paul Klincksieck, Paris, France, 1895, 574 p.
- [5] Bourriquet G., Le vanillier et la vanille dans le monde, Ed. Paul Lechevalier, Paris, France, 1954, 740 p.
- [6] Lavergne R., Fleurs de Bourbon, Tome 7, Impr. Cazal, Saint-Denis, France, 1984, pp. 173–191.
- [7] Le Bellec F., Renard V., Tropical fruits, the compendium, Orphie-Cirad, France, Barcelone, Espagne, 2000, 190 p.
- [8] Bossier J., Cadet T., Gueho J., Marais W., Flore des Mascareignes, Tome 103, Famille des Cactaceae, Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, Paris, France, 1984, pp. 1–8.
- [9] Mizrahi Y., Nerd A., Nobel P.S., Cacti as crop, *Hortic. Rev.* 18 (1997) 291–320.
- [10] Barbeau G., La pitahaya rouge, un nouveau fruit exotique, *Fruits* 45 (1990) 141–174.
- [11] Herrera G.L., Martinez Del Rio C., Pollen digestion by new world bats: effects of processing time and feeding habits, *Ecology* 79 (1998) 2828–2838.
- [12] Nerd A., Mizrahi Y., Reproductive biology of cactus fruit crops, *Hortic. Rev.* 18 (1997) 321–346.
- [13] Daubresse Balayer M., Le pitahaya, *Fruits oubliés* 1 (1999) 15–17.
- [14] Le Bellec F., Judith R.C., La pitaya (*Hylocereus* sp.) en culture de diversification à l'île de la Réunion : stratégie d'accompagnement de son développement, *Fruits* 57 (2002) 219–229.
- [15] Weiss J., Nerd A., Mizrahi Y., Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential, *HortScience* 29 (1994) 1487–1492.
- [16] Le Bellec F., Le patrimoine fruitier de l'île de la Réunion, Cirad-Flhor, Doc. interne, Montpellier, France, 1993, 53 p.
- [17] Normand F., De la fleur au fruit : étude et modélisation de la floraison, de la fécondation-fructification et de la croissance du fruit chez le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*), Institut national agronomique Paris-Grignon, thèse, Paris, France, 2002.
- [18] Vaissière B.E., Rodet G., Cousin M., Botella L., Torrè Grossa J.P., Pollination effectiveness of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in a kiwifruit orchard, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89 (1996) 453–461.
- [19] Pesson P., Louveaux J., Pollinisation et productions végétales, Institut national de la recherche agronomique, Paris, France, 1984, pp. 10–99.

- [20] Stern R.A., Gazit S., Pollen viability in lychee, J. Am. Soc. Hortic. Sci. 123 (1998) 41-46.
- [21] Le Bellec F., Judit R.C., Dijoux S., Schröder A., La pitahaya à l'île de la Réunion, un nouveau fruit bien séduisant, Fruitrop 41 (1997) 17-18.
- [22] Le Bellec F., Judith R.C., La pitahaya à la Réunion, bilan et perspectives, Cirad, Doc. interne, Saint-Pierre, France, 1999, 20 p.
- [23] Metz C., Nerd A., Mizrahi Y., Viability of pollen of two fruit crop cacti of the genus *Hylocereus* is affected by temperature and duration of storage, HortScience 35 (2000) 22-24.
- [24] N'Guyen V.K., Floral induction study of dragon fruit crop (*Hylocereus undatus*) by using chemicals, Univ. Agric. Forest., Fac. Agron., Hô Chi Minh-Ville, Vietnam, 1996, 54 p.
- [25] Lyannaz J.P., Floral induction study in mango in Guadeloupe, Fruits 49 (1994) 355-356.

Polinización y fecundación de *Hylocereus undatus* y de *H. costaricensis* en la Isla de la Reunión.

Resumen — Introducción. En la Reunión coexisten dos especies de pitahaya: *Hylocereus undatus* y *H. costaricensis*. Estas dos especies, introducidas, se reproducen vegetativamente y, aunque florecen, raramente fructifican. Se decidió, pues, realizar un estudio para verificar las causas de la improductividad de estas especies y evaluar el papel de eventuales agentes polinizadores. **Material y métodos.** Se compararon dos métodos de polinización libre (nocturno o diurno) y dos métodos de polinización controlada (cruce interespecífico manual y autopolinización) en una parcela plantada con las dos especies, *H. undatus* y *H. costaricensis*, intercaladas. Las observaciones se refirieron a la viabilidad del polen, la naturaleza de los agentes polinizadores, las condiciones de polinización y la fructificación. **Resultados.** Se comprobó que la ausencia de productividad de los dos clones de *Hylocereus* en condiciones naturales se debía a su autoincompatibilidad. En efecto, no se observó ninguna fecundación en las 200 autopolinizaciones efectuadas en 1999. Esta autoincompatibilidad no está vinculada a una esterilidad del polen, cuya viabilidad *in vitro* fue satisfactoria. Por otra parte, si las abejas desempeñan un papel en la fecundación de ambos clones, los frutos resultantes de estas polinizaciones libres son mucho menos pesados que los resultantes de una polinización cruzada manual. **Discusión y recomendaciones.** Sólo mediante una polinización cruzada y manual pueden los dos clones de *Hylocereus* presentes en la Isla de La Reunión producir frutos de calidad. Se propone un itinerario técnico de fecundación.

Reunión / *Hylocereus undatus* / *Hylocereus costaricensis* / polinización / fecundación / producción

