

M. F. TROUSLOT

**Analyse
de la croissance
et morphogénèse
de l'igname
Dioscorea complexe
D. cayenensis -
*D. rotundata***

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Marie Francine TROUSLOT

ANALYSE DE LA CROISSANCE
ET MORPHOGENESE DE L'IGNAME *DIOSCOREA*
COMPLEXE *D. CAYENENSIS* - *D. ROTUNDATA*

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection TRAVAUX et DOCUMENTS n° 185

PARIS 1985

*Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse de Doctorat
d'État de Sciences soutenue le 19 décembre 1983
à l'Université de Clermont-Ferrand II.*

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, « que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées « à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but « d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le « consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayant cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une « contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal ».

AVANT PROPOS

Ce travail a été réalisé au Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé en Côte-d'Ivoire dans le cadre du programme ivoirien sur "l'Amélioration de la production de l'Igname" et à la demande du Ministère de la Recherche Scientifique de la Côte-d'Ivoire. Je prie M. le Professeur RUELLAN, Directeur général de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.), de trouver ici l'expression de ma gratitude. J'exprime également ma gratitude à M. le Professeur TOURE, Recteur de l'Université d'Abidjan, qui a porté, en tant que responsable scientifique du programme ivoirien, un intérêt constant à nos recherches.

Ma reconnaissance la plus profonde s'adresse à M. le Professeur CHAMPAGNAT. Son enseignement et son sens de la recherche ont marqué ma formation. Je lui suis reconnaissante d'avoir suivi mes travaux, et de m'avoir si souvent accueillie avec bienveillance à Clermont-Ferrand pour me faire part de ses suggestions et critiques précieuses.

M. le Professeur COURDUROUX s'est intéressé à ce travail dès son origine. Les conseils, les indications et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer avec bienveillance m'ont aidée efficacement. Je le prie de trouver ici l'assurance de ma profonde reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma gratitude à M. le Professeur MIEGE. Les visites qu'il a effectuées au laboratoire ont été pour moi l'occasion de bénéficier de la richesse de ses connaissances sur l'Igname. Je le remercie pour son parrainage bienveillant.

Je dois beaucoup à Melle TORT qui m'a donné des indications fort judicieuses ces deux dernières années. Je lui renouvelle ma cordiale reconnaissance.

J'adresse mes remerciements à M. DUCREUX qui a bien voulu accepter de faire partie de mon jury.

Aux directeurs, collègues et amis du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé je présente tous mes remerciements pour la bonne ambiance de travail qu'ils ont su créer.

Je suis particulièrement heureuse de rendre hommage au personnel technique du laboratoire de Botanique et je remercie particulièrement M. ROMBA PASSAMBA et M. YAO KOUADIO.

Je remercie enfin M. DEJARDIN, statisticien à l'O.R.S.T.O.M., ainsi que tous ceux et celles qui au Centre de Bondy ont contribué à la réalisation de ce mémoire.

INTRODUCTION

La culture des Ignames à tubercules souterrains comestibles, plantes parmi les plus anciennes utilisées par l'homme dès 5 000 ans avant J.C. (ALEXANDER et COURSEY, 1969), est essentiellement pratiquée dans la région de l'Afrique de l'Ouest s'étendant de la Côte-d'Ivoire jusqu'au Cameroun et nommée par MIEGE (1952a, 1954) zone de "la civilisation de l'Igname". Plus des trois quarts de la production mondiale,⁽¹⁾ estimée de 18 à 22 millions de tonnes par an (COURSEY, 1967 ; ENYI, 1970) seraient assurés par les six Etats suivants : Côte-d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin, Nigéria (principal producteur), Cameroun. La culture y est dominée par les deux espèces ouest africaines regroupées dans le complexe *Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata* et par l'espèce asiatique *D. alata* L. Les tubercules accumulent principalement de l'amidon. (BUSSON, 1965).

L'un des problèmes préoccupants, exposé notamment par plusieurs spécialistes au premier Séminaire International sur l'Igname qui s'est tenu à Buéa (Cameroun) en 1978, est la non extension de la culture des Ignames due en partie au fait de sa non intégration dans un système de culture modernisé (COURSEY et MARTIN, 1972 ; COURSEY, 1978 ; DEGRAS, 1978a, 1982a ; GANDHI, 1978 ; OLYMPIO, 1978, 1982 ; ONWUEME, 1978 , 1982 ; OYOLU, 1978, 1982 ; WILSON, 1978a, 1982a).

(1) Production en millions de tonnes pour l'année 1980 (Extraits de FAO Production Yearbook, 1982, 109-117).

	Monde	Côte-d'Ivoire; Ghana ; Togo; Bénin; Nigéria; Cameroun
Racines + tubercules (Total)	526	40,4
Pommes de terre	230	0,1
Patates douces	145	0,4
Manioc	120	16,0
Autres (Ignames, taros,...)	31	23,9

L'architecture aérienne, la forme et la dimension du tubercule, l'irrégularité de la levée (VANDEVENNE, 1973, 1976), de la majorité des cultivars se prêtent difficilement à la mécanisation de leur culture. Dans un programme d'amélioration, l'un des volets peut être une meilleure connaissance du développement de quelques cultivars types du complexe *Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata* et des plantes issues de leurs graines ; c'est une partie de ces recherches qui nous a été confiée. En effet certaines caractéristiques de la croissance et de la morphogenèse du système aérien et du tubercule sont encore mal connues.

Les Ignames du complexe *Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata* possèdent un seul tubercule cylindrique et régulier par pied (sauf exceptions en culture). Une telle opportunité devait être exploitée. Il était donc possible : d'utiliser un critère de croissance basé sur la mesure de grandeurs linéaires caractéristiques, et d'aborder, ainsi, de manière précise et originale, le problème des relations entre la croissance des parties aériennes et celle d'un tubercule souterrain unique, au cours du cycle au champ.

Ces recherches ont donc été conduites en suivant le développement sur des individus donnés ; ces individus sont obtenus à partir des deux modes de multiplication végétative utilisés par les agriculteurs et également à partir de graines. La multiplication par graines est un procédé expérimental en cours d'exploitation (SADIK et OKEREKE, 1975a; SADIK et ROCKWOOD, 1975 ; SADIK, 1976 ; WILSON, 1978a, 1982a).

L'histoire des connaissances relatives à l'analyse de la croissance des Ignames et à l'organisation du tubercule sera donnée avant la description du matériel végétal et des techniques utilisés.

L'exposé de nos recherches personnelles sera divisé en trois parties :

1) Dans une PREMIERE PARTIE, les observations sur l'évolution du pré-tubercule et du tubercule au cours du cycle et les résultats portant sur la croissance, les relations de croissance, la situation de l'initiation visuelle de la tubérisation, seront décrits dans les cycles

partant de fragments de tubercule dépourvus de bourgeons le jour de la plantation.

2) La DEUXIEME PARTIE sera consacrée à l'étude des mêmes phénomènes dans les cycles partant de fragments de tubercule de deuxième récolte à bourgeons préformés.

3) Dans la TROISIEME PARTIE, nous comparerons les résultats d'une étude biométrique du développement de plantes issues de graines et de la descendance végétative de trois génotypes.

HISTORIQUE

1- CONNAISSANCES CONCERNANT LA CROISSANCE DES IGNAME A TUBERCULES SOUTERRAINS COMESTIBLES

La croissance des Ignames à tubercules souterrains comestibles a été analysée par plusieurs auteurs à partir de données correspondant aux masses moyennes des parties aériennes, des tubercules et du système racinaire, de plantes prélevées au champ et issues de multiplication végétative. La première étude a été faite par JAMES (1953) qui observe, chez *D. alata*, l'apparition du tubercule 2 mois après la plantation, puis une coïncidence entre l'époque du taux de croissance maximal du tubercule avec celle pendant laquelle le développement du système racinaire tend vers son maximum atteint à la fin du 4ème mois, et enfin un accroissement maximal de la masse du tubercule au 5ème mois du cycle. CAMPBELL, CHUKWUEKE, TERIBA et HO-A-SHU (1962b), utilisant la même espèce, intègrent l'évolution de la masse des parties aériennes, l'influence de la date de plantation, et distinguent 3 étapes dans la croissance de la plante :

- Une période de développement rapide des tiges et des racines avec seulement une initiation du tubercule.
- Un climax de la croissance des tiges et des racines avec un taux maximum du développement du tubercule.
- La sénescence et le dépérissement des tiges et des racines avec un taux réduit de l'accroissement du tubercule.

C'est en particulier la phase de l'initiation du tubercule et celle de l'accroissement pondéral rapide, critique pour le rendement, que l'on a cherché à caractériser (FERGUSON, 1973) et à étudier, en fonction parfois des techniques culturales et de l'application de fumures, chez *D. Alata* (CHAPMAN, 1965 ; GOODING et HOAD, 1967 ; HAYNES, SPENCE et WALTER, 1967 ; FERGUSON et HAYNES, 1970 ; FERGUSON, 1973) et en Afrique chez le complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata* (ANONYME, 1969 ; SOBULO, 1972 ; NWOKE, NJOKU et OKONKWO, 1973 ; NJOKU, OYOLU, OKONKWO et NWOKE, 1973). Liés à l'orientation des recherches précédentes, se placent les travaux de FERGUSON et HAYNES (1968) et de DEGRAS, SANNER et VAUTOR (1980) sur *D. trifida*, ceux de FERGUSON et HAYNES (1969) et de ENYI (1972) sur *D. esculenta*, espèces possédant plusieurs tubercules pédonculés par pied.

2- ORGANISATION DES TUBERCULES DE DIOSCOREACEES : PRINCIPAUX FAITS ET HYPOTHESES

Exposer l'ensemble des recherches effectuées sur la morphologie, l'anatomie, l'histologie de l'appareil végétatif des Dioscoréacées dépasserait le cadre de l'étude de la morphogenèse que nous nous sommes proposée d'envisager. Le travail de QUEVA (1894), les monographies de KNUTH (1924), de MIEGE (1952a), de BURKILL (1960), de COURSEY (1967) et d'AYENSU (1972) témoignent des importantes contributions dans ce domaine. Nous nous limiterons aux connaissances relatives à l'initiation et à l'organisation des tubercules.

a) Le matériel utilisé a été essentiellement la plante issue de la graine

Les premières observations sont celles de DUTROCHET (1835) : le tubercule pérenne de *Tamus communis* résulterait de l'accroissement du premier entre-noeud de la tige principale et serait une "tige radiciforme tubéreuse". DE BARY (1877) classe les tubercules des Dioscoréacées en 3 catégories. Les opinions divergent quant à la nature et à l'origine du tubercule (BUCHERER, 1889 ; GERMAIN DE SAINT-PIERRE, 1857 ; LUBBOCK, 1892).

Le travail de QUEVA (1894), dont des extraits figurent dans TROLL (1935-1937) et DEGRAS (1978b, 1982b) demeure la contribution la plus importante. L'auteur distingue 4 types de tubercules :

1er type - Tamus. Les tubercules (pérennes) résultent d'une hypertrophie secondaire superficielle des deux premiers entre-noeuds de la tige principale et du haut de l'axe hypocotylé. La masse du tubercule est formée de productions secondaires. Le tubercule, cylindrique, s'accroît principalement dans sa partie inférieure, sans qu'il y ait un véritable point de végétation.

2ème type - Le tubercule est un rhizome.

3ème et 4ème type - Le tubercule annuel (ou les tubercules) est formé par un point de végétation identique à celui d'une forte racine, lequel se différencie dans le renflement d'origine secondaire de la base de la tige principale et du haut de l'axe hypocotylé (3ème type), ou dans l'hypertrophie de l'axe hypocotylé provoquée par des cloisonnements en tous sens (4ème type). Ce point de végétation est formé d'un méristème dans sa partie profonde et dans sa partie superficielle de cellules à cloisonnements parallèles à la surface. Ces tubercules ont une forme sphérique ou allongée. Leur allongement se fait par le point de végétation localisé à l'apex du tubercule. L'auteur explique comment se mettent en place les tissus primaires du tubercule, le suber, le méristème M qui, situé à la limite entre les tissus primaires externes et internes, participe au mécanisme de l'épaississement. Ces tubercules, qui ont un point de végétation de racine, une surface subéreuse dépourvue d'appendices foliaires mais dont les faisceaux sont orientés comme ceux des tiges, sont des organes qui ne rentrent pas "dans les définitions classiques acceptées de la tige et de la racine".

Les conclusions de QUEVA sur la nature originale de certains tubercules de *Dioscorea* sont partagées par GOEBEL (1905), LECLERC DU SABLON (1902) et jusqu'à nos jours par la majorité des auteurs.

SPARSHOTT (1935) observe que le tubercule (pérenne) de *Testudinaria elephantipes* est formé par l'hypertrophie et la division cellulaire du parenchyme de l'hypocotyle, mais qu'il se développe principalement par l'activité d'un méristème formé ultérieurement dans le péricycle de l'hypocotyle et de l'épicotyle. Ce méristème est responsable de la forme du tubercule.

Dans les publications les plus récentes, le tubercule serait "un produit" (SHARMA, 1976) du méristème primaire d'épaississement. Selon MARTIN et ORTIZ (1963), la croissance initiale du tubercule (pluriannuel) de deux *Dioscorea* américaines est due à une division cellulaire rapide du tissu fondamental de l'hypocotyle ; sa croissance

en épaisseur provient de l'activité d'un cambium qui serait une extension du méristème primaire d'épaississement.

Quelques aspects histologiques de la formation de tubercules annuels de *Dioscorea* sont présentés par LAWTON et LAWTON (1969) et par SHARMA (1974, 1975). Selon LAWTON et LAWTON (1969), le premier signe de la tubérisation est la formation d'un cambium périvasculaire dans la région hypocotylaire. Ce cambium fournit principalement vers l'intérieur du tissu de réserve et des faisceaux vasculaires collatéraux. L'activité du cambium varierait dans l'espace et dans le temps. Chez les espèces à tubercules allongés, il se développe un apex fortement méristématique ; l'activité à une certaine distance du sommet cesserait. Chez les espèces à tubercules sphériques, le méristème demeurerait actif sur la surface entière du tubercule jusqu'à la maturité. SHARMA (1974, 1975) parvient à des conclusions assez semblables : il qualifie de méristème primaire d'épaississement le cambium périvasculaire.

b) Chez les plantes issues de bourgeons préformés de bulbilles, le tubercule apparaît à la base de la tige principale (QUEVA, 1894 ; GOEBEL, 1905 ; SAWADA, 1952) ou résulte de l'élargissement du premier entre-noeud de la tige (BURKILL, 1937).

MIEGE (1952a) introduit la notion de pré-tubercule, "bourgeon complexe", et FERGUSON (1972, 1973) celle de "primary complex nodal", "tissu commun", à partir desquels se développent les différents organes de la nouvelle plante.

SAWADA (1952) montre plusieurs aspects histologiques de l'édification du tubercule de *D. batatas* ; chez les plantes issues de bourgeons adventifs, le début visible de la différenciation du tubercule est un renflement du massif adventif du côté opposé au bourgeon. Récemment SHARMA (1974) donne un cliché histologique de l'initiation du tubercule chez *D. glabra*.

En résumé, l'ensemble des travaux concernant les analyses de la croissance s'accordent à montrer d'une part une apparition précoce du tubercule au cours du cycle et d'autre part un accroissement maximal du tubercule avant ou au moment de l'atteinte de la biomasse maximale

des parties aériennes et du système racinaire. Les recherches concernant l'organisation des tubercules font apparaître l'existence, chez les tubercules annuels allongés, d'un méristème apical responsable de l'allongement et d'un méristème latéral dont dérive en partie l'épaississement.

Cet exposé, incomplet (nous ne faisons pas référence aux tubérisations partant de noeuds aériens ou de boutures), laisse entrevoir cependant que l'initiation visuelle de la tubérisation sur le plan morphologique et par rapport au développement aérien n'est pas clairement définie ; aucune étude biométrique du développement du tubercule n'a été faite.

C'est sur cet aspect à la fois morphologique et quantitatif du développement du tubercule, en fonction du temps et par rapport à la croissance du système aérien, qu'ont porté les recherches que nous exposons dans ce mémoire. Nous reprendrons de façon plus détaillée certains travaux signalés dans cet historique.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1- MATERIEL VEGETAL

1.1. APERCU SUR LA POSITION SYSTEMATIQUE ET LES TRAITS ESSENTIELS DU COMPLEXE ETUDIE.

Les cultivars utilisés sont des membres du complexe *Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata*, section *Enantiophyllum* (ULINE, 1898), famille des Dioscoreaceae (LINDLEY, 1853 en substitut de Dioscoreae nommé par BROWN en 1819), ordre des Dioscoréales (HUTCHINSON, 1959), classe des Monocotylédones.

Le genre *Dioscorea* a été créé par LINNE en 1753. Son statut et ses sections ont été précisés au siècle dernier et pendant la première moitié de ce siècle ; AYENSU (1972) présente une revue bibliographique

détaillée de la taxonomie des Dioscoreaceae. Répandues essentiellement dans les zones intertropicales, les Dioscorea sont des plantes tubéreuses, à tiges volubiles (lianes) portant des feuilles pétiolées alternes ou opposées. Leurs inflorescences sont des épis axillaires, ou des grappes de séries d'épis, comportant des fleurs de petite taille (quelques mm) et fonctionnellement unisexuées. Ce sont des plantes dioïques (la monoecie demeurant exceptionnelle) ; nous emploierons les termes de cultivar ♂ et de cultivar ♀. Leur fruit est une capsule triloculaire à deux graines albuminées ailées par loge.

Le regroupement des espèces *D. cayenensis* Lamk et *D. rotundata* Poir. a été proposé par AYENSU et COURSEY (1972, *D. rotundata/cayenensis* group), MARTIN (1973), MARTIN et RHODES (1978, *D. rotundata - D. cayenensis* complex), MIEGE (1978a, 1979, 1982a, complexe *D. cayenensis - D. rotundata*), en raison de l'insuffisance des caractères distinctifs trouvés dans les diagnoses. L'espèce *D. cayenensis* a été décrite par LAMARK en 1789 d'après des échantillons provenant de Guyane. La *D. rotundata* a été typifiée en 1813 par des spécimens récoltés aux Antilles en 1797. Ces deux espèces sont d'origine ouest africaine et cultigène. Des auteurs (BURKILL, 1921, 1939, 1960 ; HUTCHINSON et DALZIEL, 1931 ; WAITT, 1963) fondent sur le caractère "coloration de la chair du tubercule" la distinction en *D. rotundata* (chair blanche) et *D. cayenensis* (chair jaune). Un cultivar, tel le KANGBA en Côte-d'Ivoire, peut présenter "des races dont la chair offre des colorations différentes" (MIEGE, 1952a): blanche, jaune, très jaune, violette. A l'opposé, MIEGE (1952a) en accord avec CHEVALIER (1936), ne retient que "l'espèce complexe *D. cayenensis*", "hybridogène et polyphylétique" ; cet auteur cependant distingue, dans la dernière édition de la "Flora of West Tropical Africa" (1968) deux sous-espèces *D. cayenensis* Lam. subsp. *cayenensis*, à deux récoltes par an et à courte période de dormance et *D. cayenensis* subsp. *rotundata* (Poir.) J. MIEGE, à une récolte par an et à courte période de dormance. Dans une note récente, MIEGE (1982b) fait le point.

Les traits essentiels des Ignames de ce complexe sont les suivants :

- La tige principale, que nous nommerons axe principal, cylindrique, épineuse ou non, glabre, s'enroule de la gauche vers la droite en montant et porte :

- . Des axes latéraux volubiles pouvant eux-mêmes se ramifier.
- . Deux types de feuilles. Les premières en nombre variable sont réduites à des écailles et correspondent aux cataphylles ; les suivantes sont simples, glabres, à limbes cordés ou plus ou moins orbiculaires, triangulaires selon les cultivars, généralement alternes puis opposées, la phyllotaxie étant opposée décussée.

- Le tubercule, unique généralement, se développe directement au contact de la base de l'axe principal.

- Le cycle végétatif est annuel. Les parties aériennes se dessèchent en novembre-décembre, ce qui correspond au début de la saison sèche. Les tubercules (y compris la base caulinare correspondant à la "tête" du tubercule) récoltés sont alors dormants. Ils sont conservés sur champ, attachés sur des claies verticales ou entreposés en silos. Le point de départ de la nouvelle plantation au mois d'avril suivant, c'est à dire au début de la saison des pluies, est un fragment de tubercule. Ce dernier se désagrègera au cours du cycle ; un nouveau tubercule, que nous appellerons néo-tubercule, se forme.

1.2. CULTIVARS UTILISES.

L'essentiel de notre travail a porté sur la morphogénèse du tubercule. Nous avons donc choisi six cultivars à tubercule cylindrique régulier (pl. I,1) mais qui différaient soit par les dimensions du tubercule ou de l'appareil aérien (aptitude à une culture mécanisée pour l'un, KRENGLE, selon VANDEVENNE, 1973), soit par la précocité de la levée de dormance, soit enfin par leur appartenance au groupe cultural à une récolte ou à deux récoltes. L'un (cultivar SP DOUCE) est introduit de la Haute-Volta, les cinq autres sont très cultivés dans la région du Centre de la Côte-d'Ivoire, en zone de savane. "L'ignamiculture" est moins pratiquée dans la région forestière du Sud de la Côte-d'Ivoire ; dans les champs cependant, les cultivars GNAN et LOKPA y sont multipliés. Les cultivars utilisés sont :

a) dans le groupe à une récolte

SP DOUCE,	à caractère	"chair jaunâtre",	précoce
GNAN	-	"chair blanche",	semi-précoce
KRENGLE	-	"chair blanche",	tardif

b) dans le groupe à deux récoltes

LOKPA,	à caractère	"chair blanche",	précoce
SEPELO	-	"chair blanche",	précoce à semi-précoce
ZREZROU	-	"chair blanche",	précoce à semi-précoce

Chaque cultivar provient d'une exploitation villageoise ivoirienne⁽¹⁾, à l'exception du cultivar SP DOUCE et d'un clone du cultivar LOKPA⁽²⁾.

1.3. ENTRETIEN ET CONSERVATION DU MATERIEL.

Chaque tubercule de départ a constitué un clone multiplié au champ à Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire) selon la pratique agricole traditionnelle. Les fragments de tubercule mère sont plantés dans des buttes à la mi-avril, la récolte des néo-tubercules se fait en décembre. Les tubercules sont alors entreposés dans un abri grillagé ombré, à la température et à l'hygrométrie ambiantes. Deux remarques s'imposent :

- Pendant le stockage, nous ne supprimons pas les pousses qui se développent à partir des bourgeons visibles sur la "tête" du tubercule. Les premiers gonflements de ces bourgeons, ou premières levées de dormance des tubercules si l'on considère ces derniers comme des unités de régénération, se situent fin janvier (cultivar LOKPA) début février (cultivar SP DOUCE), mi-février à début mars (cultivars SEPELO, ZREZROU, GNAN), fin mars (cultivar KRENGLE).

- Au cours du cycle végétatif, nous ne pratiquons jamais une première récolte en septembre, à l'exception de quelques cas indiqués dans le texte.

2- TECHNIQUES EXPERIMENTALES

2.1. CULTURES SUR CHAMP

2.1.1. Obtention des plantes

Les plantes sont obtenues soit à partir de fragments de tubercule soit à partir de graines.

(1) M. KOUAKOU, cultivateur près de Bouaké (cultivars GNAN et KRENGLE)
M. NALI BI GOURE, cultivateur à Adiopodoumé (cultivar LOKPA)
M. KOUADIO, cultivateur à Ano Simbé près de Sakassou (cultivars SEPELO et ZREZROU)

(2) Collection des stations de recherches ORSTOM d'Adiopodoumé et IDESSA de Bouaké.

A- Plantation de fragments de tubercule

C'est le procédé utilisé par les agriculteurs. Nous avons adopté leurs techniques de fragmentation ; elles sont au nombre de deux.

Première technique . Fragmentation d'un tubercule "d'une seule récolte": les fragments sont dépourvus de bourgeons le jour de la plantation.

Elle est utilisée en agriculture pour la multiplication des cultivars à une récolte (également pour d'autres espèces, *D. alata*, *D. dumetorum*). Le terme "à une récolte" signifie que, sur une plante donnée, l'agriculteur prélève le néo-tubercule une seule fois : à la fin du cycle. Dans nos essais, la fragmentation est effectuée le jour même de la plantation par un technicien baoulé. La "tête" et l'apex du tubercule sont écartés. Les coupes nettes transversales puis verticales isolent des fragments de masse très voisine (150 g) et dont une face correspond obligatoirement à la partie périphérique du tubercule.

Deuxième technique . Fragmentation d'un tubercule de deuxième récolte: chaque fragment porte un (ou des) bourgeon(s) préformé(s).

C'est un procédé utilisé exclusivement dans la culture de l'igname sur certains cultivars du complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata* dits "à deux récoltes" et précoces ; nos enquêtes laissent à penser que la dimension terminale importante de leur tubercule a pu également être l'un des critères de la sélection agricole.

a) Principe

La pratique de la "double récolte" ou des "deux récoltes" a été décrite par plusieurs auteurs (MIEGE, 1952a ; WAITT, 1963 ; COURSEY, 1967 ; DEGRAS, ARNOLIN, POITOUT et SUARD, 1977 ; ONWUEME, 1977, 1978b ; DEGRAS, 1978b, 1982b).

L'agriculteur plante, en mars-avril, un fragment de tubercule de deuxième récolte à bourgeon préformé. En septembre, sur une plante verdoyante mais dont la croissance des axes feuillés est terminée comme nous le verrons dans la DEUXIEME PARTIE, il prélève le néo-tubercule par entaillage franc immédiatement au-dessous du pré-tubercule (pl.I,2);

ce "tubercule de première récolte" (pl.I,3) est consommé. Puis il enfonce autant que se peut le prétubercule (pl.I,4) et remodèle la butte sans tasser la terre . Les tissus prolifèrent sur la section formée. Il se forme des protubérances volumineuses, partiellement soudées entre elles" (MIEGE, 1952a), "une masse de régénération, digitée en-dessous, bourgeonnante et lignifiée au-dessus" (DEGRAS, ARNOLIN, POITOUT et SUARD, 1977). Cet ensemble tubérisé constitue le tubercule de deuxième récolte servant uniquement à la multiplication végétative. Il est récolté en décembre, à la fin du cycle.

b) Aperçu sur la morphologie et la levée de dormance d'un tubercule de deuxième récolte

On distingue dans un tubercule de deuxième récolte (fig.1; pl. II,1,2) une partie proximale correspondant à une sorte de plateau sur lequel s'étale un ensemble de bourgeons, et une portion médiane-distale composée d'un ensemble de digitations cylindro-coniques. Celles-ci, morphologiquement semblables à des tubercules, peuvent entourer la cicatrice laissée par l'entaille (pl. II,2,3, pôle distal situé vers l'observateur). Ces aspects morphologiques sont fréquemment observés ; il existe des variations importantes au niveau du nombre des digitations et des bourgeons perceptibles.

Au cours du stockage, un ou plusieurs bourgeons gonflent ; ils engendrent des axes longs, écailleux, portant à leur base des racines qui cessent rapidement toute élongation devenant métacutinisées (terme défini dans RIEDACKER, 1976). On n'observe jamais un gonflement généralisé et simultané des bourgeons sur l'ensemble d'un tubercule ou des tubercules d'un même cultivar. Les premières levées de dormance ont lieu dès la mi-janvier (cultivar LOKPA), la mi-février (cultivar SEPELO), fin février (cultivar ZREZROU).

c) Types de fragments utilisés

Au moment de la plantation, le tubercule de deuxième récolte est découpé verticalement en 2 à 5 fragments selon le nombre de bourgeons développés disponibles. Chaque fragment doit comporter un seul bourgeon actif en liaison avec du parenchyme de réserve, les bourgeons supplémentaires ainsi que les apex des digitations étant excisés. Ainsi, la masse

des fragments plantés est variable, de 190 à 500 g dans nos essais, et les stades de développement des bourgeons mis en terre sont hétérogènes. Nous adoptons la terminologie suivante pour définir les types morphologiques utilisés :

- fragment à pousse courte PC

	hauteur du bourgeon, $h = 0,5$ à 2 cm
pl. III,1	1 à 3 feuilles-écailles visibles ébauches racinaires perceptibles
	$h \leq 5$ cm, les entre-noeuds se dégagent
pl. III,2	3 à 5 feuilles-écailles racines en début d'allongement

- fragment à pousse longue PL

	$5 \text{ cm} \leq h \leq 30 \text{ cm}$
pl.III,3-4	6 à 13 feuilles-écailles nombreuses racines, généralement métacutinisées

- fragment à axillaire-relais Ax-relais

$h > 40$ cm, axe sectionné au niveau
de l'entre-noeud², nombreuses racines
métacutinisées

- fragment à bourgeons dormants ou inhibés D

L'agriculteur évite de les planter.

B- Semis

Les graines sont semées en boîtes de pétri sur du papier filtre humidifié. Chaque graine germée est repiquée dans un sac de pépiniériste (plastique noir perforé) rempli d'un mélange stérile constitué à parts égales de terre noire, terre de forêt, tronc de palmier pourri. La germination a lieu en serre grillagée, à la température ambiante. Dès que les plantes déploient deux feuilles assimilatrices, les sacs sont mis sous ombrière pendant un mois. Puis les

jeunes plantes sont rempotées dans des bacs en bois (40 x 40 x 60 cm) remplis du même mélange stérile et placés sur une parcelle non ombrée.

2.1.2. Milieux et conditions de culture

Les fragments sont plantés dans des bacs placés à des distances de 1 à 3 m sur un champ non ombré. Ces bacs métalliques, d'environ 50 cm de côté et de hauteur variable selon les séries (50 cm, fragments dépourvus de bourgeons ; 50 ou 65 cm, fragments de 2ème récolte ; 75 ou 100 cm, fragments des descendances végétatives de plantes issues de graines), à porte amovible, divisés en deux compartiments par une cloison en plastique souple placée à environ 10 cm de la porte, sont ouverts en bas (à l'exception de la série h = 75 cm) et reposent sur une épaisseur de parpaings. Les deux compartiments sont remplis de terre prélevée en forêt, grossièrement tamisée, enrichie de litière décomposée de bovins, traitée au nématicide. Le sol à l'emplacement des bacs est retourné, traité au nématicide. Les fragments sont enterrés à environ 10 cm de profondeur, assez près de la cloison, pôles apical et distal placés à l'horizontale (fragments dépourvus de bourgeons) ou pousse dirigée obliquement vers le bas (fragments de 2ème récolte).

Le terrain comporte un système fixe de tuteurs horizontaux robustes tendus entre 1 m 50 et 2 m au-dessus des bacs. L'axe principal s'enroule autour d'une perche puis rejoint le tuteur horizontal ; au cours du cycle, les axes latéraux sont dirigés vers des fils métalliques ou en sisal dressés au fur et à mesure des besoins.

L'arrosage se fait à l'eau ordinaire pour maintenir le substrat humide.

La culture a lieu au Sud de la Côte-d'Ivoire en zone forestière, au centre de recherches O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé (5° 19'N, 4°-13'W, 29 m) dont le climat subéquatorial humide est caractérisé par les relevés climatiques donnés dans le tableau I. Quatre saisons se succèdent : une grande saison des pluies, d'avril à fin juillet, une petite saison sèche en août-septembre, une petite saison des pluies en octobre-novembre, une grande saison sèche de décembre à fin mars. Les températures moyennes mensuelles varient peu au cours de l'année : 24°C à 28°C. L'humidité relative minimale de l'air se situe entre 60% et 80 %.

T A B L E A U I

DONNEES CLIMATIQUES DU CENTRE D'ADIOPODOUME (CÔTE-D'IVOIRE)
(MOYENNES DE LA PERIODE 1948-1979 EXTRAITES DES RAPPORTS
O.R.S.T.O.M. BIOCLIMATOLOGIE)

MOIS	TEMPERATURE MOYENNE	TEMPERATURE MINIMALE MOYENNE	TEMPERATURE MAXIMALE MOYENNE	PLUVIOMETRIE MOYENNE
JANVIER	26°7	22°2	31°1	28 mm
FEVRIER	27,5	23,1	31,9	65
MARS	27,7	23,3	32,1	106
AVRIL	27,6	23,3	31,8	148
MAI	27,0	23,1	30,9	296
JUIN	25,6	22,4	28,7	679
JUILLET	24,8	21,8	27,8	250
AOÛT	24,4	21,3	27,3	41
SEPTEMBRE	25,0	21,9	28,0	82
OCTOBRE	26,0	21,8	29,2	168
NOVEMBRE	26,8	22,5	30,5	152
DECEMBRE	26,2	22,2	30,4	77
RECAPITULATION ANNUELLE	26°3	22°4	30°	2095 mm

2.2. MESURES DE LA CROISSANCE

Pour suivre la croissance du système aérien, le critère utilisé est l'évolution de la somme des longueurs des axes aériens en fonction du temps. Tous les 4, 8 ou 10 jours le plus souvent, on mesure, sur un individu donné, la longueur de chaque axe aérien, à l'aide d'une cordelette appliquée le long de l'enroulement des axes ; un entre-noeud donné est mesuré jusqu'à ce qu'il atteigne sa dimension définitive. Cet échelonnement des mesures n'a pas pu être maintenu tout au long de la croissance dans certaines séries où un nombre important de plantes étaient à la même époque très développées et ramifiées. L'erreur absolue est de l'ordre du cm (axe principal), de plusieurs cm (axes latéraux).

Nous avons été amenée à mesurer la croissance de certaines feuilles. Les dimensions utilisées en raison de la commodité de la mesure sont la plus grande longueur du limbe (L), la largeur du limbe au niveau de l'insertion du pétiole (l), la longueur du pétiole (p). Une feuille est dite adulte lorsque ses dimensions linéaires n'évoluent plus.

Pour suivre la croissance d'un tubercule, on mesure, tous les 8 à 14 jours (15 à 21 jours parfois), à l'aide d'un compas à pointes sèches, sa longueur depuis son lieu d'apparition sur le pré-tubercule (pôle proximal) jusqu'à l'apex (pôle distal), et ses diamètres marqués à partir du pôle proximal par des traits au vernis distants de 2 cm. L'erreur absolue est de quelques mm. La porte amovible donne accès au premier compartiment ; tubercule et racines se développent dans le deuxième. On découpe une bande de plastique dans la cloison puis l'on dégage en partie le néo-tubercule à l'aide d'un filet d'eau projeté par une pissette. Après les mesures, on remblaie la terre avec soin en ne laissant aucun vide et l'on arrose.

2.3. TRAITEMENT DES DONNEES

2.3.1. Interprétation des courbes de croissance

Le traitement des données expérimentales est effectué pour chaque individu.

Pour les dimensions dont l'évolution en fonction du temps s'inscrit sur une courbe d'allure sigmoïdale, deux modèles ont été considérés :

1) Modèle avec une phase linéaire caractérisée

La croissance est dite linéaire lorsque l'accroissement de la dimension Δl est proportionnel au temps. On a $\frac{dl}{dt}$ constant. Les valeurs successives de la dimension mesurée s'ordonnent sur une droite en fonction du temps.

La phase de croissance linéaire est précédée par une phase de croissance accélérée et suivie d'une phase de croissance ralentie.

2) Modèle sans phase linéaire caractérisée

Un point d'inflexion sépare les phases accélérée et ralentie de croissance. Les données ont été traitées pour essayer de les ajuster à deux modèles classiques de croissance, le modèle de GOMPERTZ et le modèle logistique (cf LIORET, 1974).

Si les valeurs expérimentales transformées selon l'expression $\text{Log Log } \frac{L_m}{L_j}$, L_m étant la dimension maximale et L_j la dimension au temps t_j , s'ordonnent sur une droite en fonction du temps t_j , l'ajustement à une loi de GOMPERTZ peut être considéré comme bon.

Si les valeurs expérimentales transformées selon l'expression $\text{Log } \frac{L_j (L_m - l_0)}{l_0 (L_m - L_j)}$ s'ordonnent sur une droite en fonction de t_j , l'ajustement au modèle logistique peut être considéré comme bon. Dans la pratique, la valeur l_0 correspond à celle donnée par la première mesure L_1 . On peut admettre de façon arbitraire que l'ajustement à un modèle donné est satisfaisant si la valeur absolue $|r|$ du coefficient de corrélation de la régression linéaire est $\geq 0,99$.

2.3.2. Interprétation statistique

Les comparaisons des moyennes ont été faites par l'analyse de la variance à une voie suivie du test de KEULS (1952) au seuil 5% lorsque le F de l'analyse de variance s'est révélé significatif au même seuil. Les moyennes non différentes sont réunies par une accolade dans les graphiques résumant les conclusions.

Le traitement simultané des données concernant quatre paramètres de la croissance des plantes issues de graines s'est fait à l'aide de la méthode d'analyse factorielle en composantes principales normées à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique, le critère d'agrégation étant la perte minimale d'inertie et la distance utilisée étant la distance euclidienne calculée sur les données centrées et réduites.

PREMIERE PARTIE

**PLANTES ISSUES
DE BOURGEONS ADVENTIFS NÉOFORMES**

La multiplication par fragments de tubercule dépourvus de bourgeons le jour de la plantation est la plus utilisée en agriculture. Expérimentalement elle offre deux avantages :

- La mise en culture d'unités de régénération que l'on peut supposer être assez homogènes (fragments de masses voisines prélevés sur des tubercules mères obtenus et conservés chaque année dans les mêmes conditions).

- La possibilité donc d'établir des comparaisons inter et intra-cultivars.

Aussi nous avons porté une attention toute particulière à la mise en relief des caractéristiques du développement des plantes issues de bourgeons néoformés. Dans cette PREMIERE PARTIE, l'analyse individuelle de la croissance des parties aériennes (chapitre II) et du tubercule (chapitre III), si elle a l'inconvénient de ne pouvoir être conduite que sur un nombre restreint de plantes, permet de montrer des relations précises entre les séquences du développement de ces deux parties de l'appareil végétatif au cours d'un cycle (chapitre IV). Les analyses de croissance sont précédées d'une étude de l'évolution morphologique et de quelques aspects de la structure du prétubercule (chapitre I) et du tubercule. Dans le dernier chapitre, certaines relations clés sont vérifiées sur des plantes cultivées au champ à différentes dates.

Six cultivars sont utilisés. Les mesures s'effectuent sur un nombre variable d'individus, cultivés en bacs et appartenant à un ou plusieurs clones :

CULTIVARS	Plantes	Clones	Tubercules mères	Date de fragmentation
LOKPA	19	2	7 (A à G)	15 avril 1977
GNAN	16	3	3 (A,B,C)	15 avril 1977
SP DOUCE	15	1	3 (A,B,C)	19 avril 1975
KRENGLE	28	Même provenance		(19 avril 1975 23 avril 1976
SEPELO	3	1	3 (A,B,C)	17 avril 1979
ZREZROU	1			30 avril 1979

CHAPITRE I

DÉVELOPPEMENT INITIAL DE LA PARTIE SOUTERRAINE

Les stades d'apparition des bourgeons néoformés sur fragments de tubercule sont décrits par plusieurs auteurs (MIEGE, 1952a ; SAWADA, 1952 ; JAMES, 1953 ; PRESTON et HAUN, 1963 ; ONWUEME, 1973 ; MATHURIN, 1977 ; WICKHAM, WILSON et PASSAM, 1980). Nous emploierons le terme "prétubercule" proposé par MIEGE (1952a) pour désigner ce "bourgeon complexe" (MIEGE, 1952a), cette "structure semblable à un cormus" (JAMES, 1953), ou ce "primary nodal complex" (FERGUSON, 1972, 1973) à partir duquel se développent la tige, les racines et le(s) tubercule(s).

1.1. EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU PRETUBERCULE AU COURS DE LA LEVEE

1.1.1. Description

Elle est décrite à partir d'observations phénologiques (pas de mesures échelonnées au cours de la levée) portant sur les cultivars employés pour l'étude quantitative de la croissance ; morphologiquement, au cours de cette étape, nous n'avons pas noté de différences entre eux.

Sur un fragment de tubercule, dépourvu de bourgeons le jour de la plantation, se forment un seul ou plusieurs massifs néoformés, de formes et d'étendues variables, sur lesquels on distinguera un ou plusieurs bourgeons visuellement indépendants (pl. IV,1,2). Ces massifs, à surface moutonneuse, ont l'apparence d'un cal.

La figure 2 représente l'évolution morphologique d'un massif et de l'unique bourgeon qu'il porte. A partir du 7ème jour après le premier signe extérieur de néoformation, (fig. 2A), on assiste à une croissance tridimensionnelle du massif néoformé (fig. 2B) qui se stabilise vers le 16ème jour (fig. 2C), et au fonctionnement du bourgeon

qui fabrique des feuilles et des entre-noeuds ; le diamètre du noeud basal 1 devient égal à celui du massif. L'apparition des racines, préférentiellement au niveau de la région nodale, coïncide avec le dégagement de l'entre-noeud 1 de l'axe principal (fig. 2C), fait observé également par ONWUEME (1973).

Si le massif néoformé est coiffé de plusieurs bourgeons, l'un devient dominant et l'évolution représentée sur la figure 3A est la plus fréquemment observée : les deux bourgeons inhibés font partie de la nouvelle plante. On observe parfois une individualisation des ébauches adventives (fig. 3B) due probablement au manque de présence lorsque celles-ci sont réparties sur un large massif, ce qu'il faudrait prouver expérimentalement.

La figure 4 rend compte des parties constituant le prétubercule d'une plante issue d'un bourgeon adventif. Il est à remarquer que la partie basale de l'entre-noeud 1, aussi large que le noeud 1, participe, par sa potentialité de rhizogenèse, à l'élaboration du prétubercule. Notons que pour faciliter l'observation, la plante dessinée a été prise sur des tubercules de première récolte stockés dans un abri grillagé sur du sable non humidifié. Dans ces conditions expérimentales particulières, le développement est un peu atypique : en milieu de culture normal, seules 3 à 8 racines croissent.

En résumé, au cours du cycle végétatif, nous appelons "prétubercule" l'ensemble constitué par :

- Le massif néoformé, depuis la zone de jonction avec le tubercule mère jusqu'au noeud 1 de l'axe principal.
- Le noeud 1 de l'axe principal.
- La partie basale de l'entre-noeud 1.

Ce prétubercule néoformé porte :

- La feuille-écaille F1.
- Les bourgeons néoformés qui sont

a) les bourgeons axillaires sériés, Ax1, insérés à l'aisselle de la feuille-écaille F1. Ce sont ces axillaires, capables de donner

une nouvelle plante lors de la levée de dormance du néo-tubercule, que l'on qualifiera, au cycle suivant, de bourgeons préformés;

b) tous les bourgeons inhibés, apparemment adventifs, apparus sur le massif.

- Des racines adventives, apparaissant en toute région du pré-tubercule .

- Le néo-tubercule, à partir du deuxième mois de culture, comme nous le verrons au chapitre III.

1.1.2. Discussion

Cette description pose le problème de la nature du massif néoformé.

1) D'une part il présente des caractéristiques de cal : exfoliation, présence de bourgeons dont la disposition ne répond pas à des caractéristiques phyllotaxiques.

2) D'autre part il présente des caractères caulinaires. Les croissances, synchrones, de la feuille F1 et du massif sous-jacent se conçoivent si le massif est de nature caulinaire (premier entre-noeud de la pousse), ce qui implique qu'ils ont été initiés en même temps. On sait depuis les travaux de BUVAT (1952) et de LANCE (1958) que la tige des Angiospermes non aquatiques est formée des tissus mis en place par l'évolution des soubassements foliaires édifiés dans l'anneau initial du point végétatif, et par la moelle issue du fonctionnement du méristème médullaire. Souvent "une feuille et l'entre-noeud sous-jacent constituent une unité morphophysiological" : chez le Crosne du Japon par exemple, "une paire de feuilles et l'entre-noeud sous-jacent croissent simultanément" (TORT, 1977). L'individualisation de n bourgeons sur le large massif (fig. 3B) correspondrait, pour chacun d'eux à la croissance de l'entre-noeud sous-jacent à leur F1, ce qui pose les problèmes de "fusion" et "d'harmonisation de croissance" entre des bourgeons situés sur un même massif.

Notons par ailleurs que le développement des bourgeons axillaires sériés à l'aisselle des feuilles a été décrit chez plusieurs espèces de *Dioscorea* (SANDT, 1925 ; SHAH, POPULOSE et UNNIKRIKSHNAN, 1969; RAO et TAN, 1976 ...).

1.2. STRUCTURE

1.2.1. Observations

La dissection de bourgeons et l'observation de coupes pratiquées dans l'ensemble massif - bourgeons néoformés apportent quelques éléments de réponse.

a) La feuille F1 (à un stade comparable à celui de la figure 2B), épaisse, charnue, à large segment foliaire, coiffe : le bourgeon apical encapuchonné dans la feuille F2 et le bourgeon axillaire Ax1 lui-même encapuchonné dans une feuille (fig. 5A).

Dans un bourgeon adventif haut de 2 à 3 mm (stade un peu antérieur à celui de la figure 2A), le bourgeon apical est constitué d'au moins 5 feuilles. Le massif sous-jacent comprend une partie centrale vasculaire (les faisceaux procambiaux issus des soubassements foliaires se raccordent à la stèle du tubercule mère) entourée d'un parenchyme dérivant en grande partie du soubassement de la feuille F1 (fig. 5B, 5C; pl. IV, 3-4 ; pl. V).

b) Des coupes anatomiques du prétubercule au cours et à la fin de son accroissement montrent une structure caulinaire (fig. 5D). Le massif néoformé est recouvert de cellules exfoliées subérisées provenant d'une prolifération sous-épidermique.

1.2.2. Discussion

Le massif sous-jacent au noeud 1 correspond essentiellement à un entre-noeud qui forme avec la feuille F1 une unité ontogénique. Cependant, du fait de la présence fréquente de n bourgeons adventifs sur ce massif, nous maintenons la nomenclature "massif néoformé" pour désigner cette base caulinaire.

Nos investigations au niveau de massifs néoformés très jeunes (à bourgeons non perceptibles) vont dans le même sens que les observations faites par ONWUEME (1973), MATHURIN (1977), MATHURIN et DEGRAS (1978) dans DEGRAS (1982b), WICKHAM, WILSON et PASSAM (1980). Le bourgeon adventif naît près de la zone génératrice du tubercule mère.

A titre de perspectives de recherches, il serait intéressant de suivre, après fragmentation et en fonction de l'âge des tubercules mères après récolte, l'ontogenèse des ensembles massif-bourgeon(s) adventif(s) néoformés et également des ensembles massif-radicelle(s) néoformés ; ces derniers apparaissent en cas de plantation de fragments dormants ou partiellement dormants, fait également observé par PRESTON et HAUN (1963). Plusieurs questions se posent :

- L'isolement d'un ou de plusieurs méristèmes primaires organogènes se fait-il directement à partir de cellules cambiales par un processus de dédifférenciation partielle ?

- Ou bien la reprise de l'activité prolifératrice de la zone cambiale du tubercule mère engendre-t-elle un massif néoformé (état méristématique secondaire) et, tandis que se maintiendrait l'activité prolifératrice, une dédifférenciation à certains endroits conduirait à un état méristématique primaire ?

- Quel lien sur le plan morphogénétique existe entre la néoformation de bourgeons de tige et celle de radicules ?

1.3. DIMENSIONS DE LA PARTIE SOUTERRAINE DE L'AXE PRINCIPAL

1.3.1. Résultats

Dans des conditions de plantation courante, lorsque le fragment est enterré à une profondeur de 10 à 15 cm, la tige au niveau du sol apparaît environ 20 jours après la date d'observation d'un bourgeon nettement visible sur le massif néoformé, soit 25 jours au minimum après la plantation.

Les entre-noeuds souterrains, au nombre de 2 le plus souvent, ont un diamètre plus élevé que celui des entre-noeuds aériens (fig. 6A). Par exemple, l'entre-noeud de base EN1 (fig. 5E) est 2 fois plus large que l'entre-noeud aérien EN6 (fig. 5F). L'hypertrophie est due bien davantage à une hypertrophie du parenchyme externe (8 fois plus large) qu'à celle de la partie centrale (1,5 fois plus large) ; elle est liée à la fois à une augmentation du nombre de cellules (25 contre 11) et à leur grandissement (≈ 73 um contre 20). L'épaisseur des entre-noeuds souterrains ne varie pas au moment et pendant la tubérisation.

Leur longueur, comme celle de l'entre-noeud 3, demeure 2, 3 à 4 fois inférieure à la dimension des suivants, laquelle est très variable lors du passage d'une phyllotaxie alterne à une phyllotaxie opposée décussée (fig. 6B). TAN et RAO (1974) montrent une évolution comparable de la dimension des entre-noeuds et de l'épaisseur du "cortex" le long de la tige de *Dioscorea sansibarensis*.

1.3.2. Discussion

a) Les entre-noeuds souterrains peuvent, si l'on se réfère à certains aspects du développement du Crosne du Japon (LAGARDE, 1961) et du Topinambour (COURDUROUX, 1964a), être qualifiés d'entre-noeuds tubérisés. Une plante qui a l'aptitude génétique à tubériser semble pouvoir hypertrophier plusieurs types de tissus ou d'organes. Quel mécanisme fait que le nombre et la largeur des cellules augmentent dans les plans diamétraux ? Plusieurs raisons en liaison avec les corrélations sur la plante peuvent être invoquées :

- Le phénomène est lié à la position dans le sol, le développement s'opère à l'obscurité. L'investissement des glucides dans les parois est beaucoup plus faible que dans les entre-noeuds aériens qui nécessitent des tissus de soutien ; l'antagonisme entre : la lignification ou l'épaississement membranaire, et la tubérisation, a déjà été cité (SIHACHAKR, 1980 ; TRECHE et DELPEUCH, 1979).

- La feuille est réduite à l'état d'écaille, le potentiel méristématique s'exprime davantage au niveau du soubassement. Les corrélations entre les croissances en longueur et en épaisseur des entre-noeuds souterrains se font au bénéfice de l'accroissement radial ; en effet l'association cataphylle - entre-noeud long aériens existe chez l'igname.

- La stimulation de la croissance en épaisseur est liée à un allongement lent ; cette corrélation a été mise en évidence notamment à partir de bourgeons prélevés sur des tubercules de Topinambour puis cultivés in vitro (COURDUROUX, 1964, 1967). TORT (1977) montre sur le Crosne du Japon que les différences, entre un entre-noeud long et un entre-noeud court et renflé, ne résident pas dans le nombre total de cellules médullaires (dans l'entre-noeud adulte, il est pratiquement le même dans les deux cas, potentiel "multiplication" identique), mais qu'elles se manifestent au niveau :

- du volume cellulaire (inférieur pour les entre-noeuds tubérisés, potentiel "grandissement" différent) ;

- de l'aptitude des cellules d'un entre-noeud tubérisé à se diviser et à grandir lentement, préférentiellement dans le sens radial,

pendant un temps très long. A l'opposé un entre-noeud long est caractérisé par sa croissance rapide et de courte durée.

b) Chez les Monocotylédones, "la verticillation est extrêmement rare" (LOISEAU, 1969). Le passage de la phyllotaxie alterne à la phyllotaxie opposée décussée peut certainement être comprise comme le passage d'une à deux hélices foliaires (PLANTEFOL, 1946, 1947) soit d'un à deux centres générateurs de feuilles comme chez d'autres Monocotylédones (LOISEAU, 1969). L'apparition d'un nouveau centre générateur foliaire peut s'expliquer par le jeu de plusieurs facteurs :

- Une tendance génétique. Par exemple, la phyllotaxie demeure toujours alterne chez *D. bulbifera* Linn., chez *D. sagittifolia* Pax généralement (MIEGE, 1968).

- La "vigueur". Certains individus conservent une phyllotaxie alterne.

Notons que, pour l'Igname étudiée, la modification de la phyllotaxie au cours du fonctionnement du méristème apical se manifeste souvent par l'extrême réduction d'un entre-noeud et l'établissement de faux verticille.

1.4. CONCLUSIONS

a) En l'espace de 25 à 30 jours, le méristème apical du bourgeon adventif, néoformé près de la zone génératrice du tubercule mère, fabrique des feuilles (10 à 15 perceptibles au moment de la levée) et des entre-noeuds, les premiers émis, souterrains, au nombre de 2 à 3, étant courts et épais.

b) La première feuille F1 et le premier entre-noeud (sous-jacent à F1) fabriqués par ce méristème constituent l'unité ontogénique dont dérive essentiellement le prétubercule de la nouvelle plante.

c) Le prétubercule a une croissance et une structure de type caulinaire : c'est essentiellement le premier entre-noeud et noeud de l'axe principal.

d) Cependant la constitution du prétubercule de nombreuses plantes n'est pas aussi simple. Initialement et morphologiquement, le

prétubercule est un massif néoformé à 1 ou plusieurs bourgeons adventifs; dans ce dernier cas, les bourgeons inhibés demeurent associés au prétubercule de la pousse dominante. C'est pourquoi nous appelons "massif néoformé" la partie sous-jacente au noeud 1.

CHAPITRE II

ANALYSE DE LA CROISSANCE DU SYSTEME DES AXES AÉRIENS

L'analyse porte sur les 82 plantes cultivées en bacs sur champ et répertoriées au début de cette PREMIERE PARTIE. Les paramètres permettant de caractériser le développement du système des axes aériens sont rassemblés dans le tableau II.

La fragmentation du tubercule mère a lieu le jour de la plantation, à la mi-avril, au début de la saison des pluies, selon la pratique agricole. La croissance aérienne débute de la mi-mai à la mi-juin ; la durée moyenne de la levée se situe entre 1 et 2 mois.

2.1. ALLURE DES COURBES DE CROISSANCE

A titre d'exemple, la figure 7A rend compte de l'évolution, au cours du cycle végétatif, des longueurs de l'axe principal (pour sa partie hors du sol), de l'ensemble des axes latéraux (ramifications de premier et de deuxième ordre) et de l'ensemble des axes caulinaires aériens. Le point zéro du repère orthonormé correspond à la date de la levée.

L'examen des courbes individuelles révèle 3 caractères communs et constants, à savoir :

a) Les points expérimentaux correspondant à la somme des longueurs des axes aériens s'ordonnent sur une courbe d'allure sigmoïde où l'on observe 3 phases : accélérée, linéaire, ralentie.

b) Un graphe de même type caractérise la croissance de l'ensemble des axes latéraux, parfois celle de l'axe principal.

T A B L E A U I I

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME AERIEN AU COURS D'UN CYCLE PARTANT DE FRAGMENT DEPOURVU DE BOURGEONS.

(\bar{m} = moyenne ; s = écart type)

CULTIVAR	NOMBRE PLANTES	LEVEE (jours)		CROISSANCE DE L'ENSEMBLE DES AXES AERIENS													
				Phase accélérée				Phase linéaire				Phase ralentie				Durée totale (j)	
				Durée (jours)		Longueur atteinte (m)		Durée (jours)		Allongement moyen journalier (m/j)		Longueur atteinte du fait de cette phase (m)		Durée (jours)			
\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s		
LOKPA	19	34	7	28	5	5,6	1,7	38	6	0,25 à 1,09	22,0	6,4	10	6	76	8	
GNAN	16	50	13	36 (3)	12	6,0	1,7	35	7	0,32 à 0,82	18,6	6,0	7	7	77	8	
SP DOUCE	15	35	2	21	3	4,9	1,2	33	7	0,45 à 0,88	20,1	3,9	9	6	64	7	
KRENGLÉ	28	45	7	31	14	2,5	1,3	40	20	0,12 à 0,28	7,4	3,9	25	15	96	10	
				25 (4)	8			54 (4)	12		9,7 (4)	3,0	19 (4)	9			
SÉPÉLO	3	62	6	30	5	4,5	1,3	37	1	0,50 à 0,91	25,0	5,2	16	6	83	2	
ZRÉZROU	1	45		34		5,3		49		0,55	26,8		20		103		

(1) Epis mâles : cultivars GNAN, SP DOUCE, ZRÉZROU

Epis femelles : cultivars, LOKPA, SÉPÉLO

Le cultivar KRENGLE n'a pas fleuri dans les conditions utilisées ; il porte normalement des épis femelles.

(2) 13,8 m pour une plante (A 3 cv LOKPA)

(3) Cultivar GNAN : 6 plantes à phase accélérée dominante (de 41 à 56 jours)

6 plantes à faible développement aérien ($13,8 \text{ m} \leq \text{EL} < 18,8 \text{ m}$), issues de 2 tubercules mères sur 3.

(4) Cultivar KRENGLE : - \bar{m} pour 17 plantes (phase linéaire) ou 22 plantes (phases accélérée et ralentie).

- 6 plantes à phase accélérée dominante (de 42 à 63 jours)

- 5 plantes à phase ralentie dominante (de 35 à 64 jours)

- 4 plantes à faible développement aérien ($6,4 \text{ m} \leq \text{EL} < 7,9 \text{ m}$).

T A B L E A U I I (SUITE)

CULTIVAR	PARAMETRES EN FIN DE CROISSANCE								FLORAISON (1)		NON CROISSANCE				CYCLE VEGETATIF	
	Somme des longueurs des axes aériens (m)		Longueur de l'axe principal (m)		Nombre total de feuilles		Nombre de feuilles de l'axe principal		Après la levée (jours)		Durée (arrêt de croissance à dessèchement). (jours)		Senescence avant le dessèchement (jours)		Durée (plantation à dessèchement) (jours)	
	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s
LOKPA	30,4 ⁽²⁾	8,6	5,8	1,2	635	161	76	11	70	4	100	11	29	7	211	8
GNAN	24,8 ⁽³⁾	6,9	3,2	0,9	844	66	66	15	56	9	96	18	37	11	223	19
SP DOUCE	27,8	4,3	5,6	0,5	636	131	96	11	50		115	11	38	13	214	9
KRENGLÉ	11,2	3,0	3,3	1,0	419	110	80	7			59	10	22	6	199	9
SÉPELO	32,7	8,0	5,6	0,4	971	200	102		55	2	85	4	28		229	4
ZRÉZROU	34,1		5,6		781		83		25		55		14		203	

c) La longueur de l'axe principal évolue généralement selon une suite de segments de droite où s'alignent rarement plus de 3 points expérimentaux.

La croissance du système des axes aériens se divise donc en trois phases : accélérée, linéaire, ralentie.

2.2. ETUDE DE LA PHASE ACCELEREE

Sa durée varie peu entre individus d'un même cultivar et n'est pas significativement différente d'un génome à l'autre à quelques exceptions près : en moyenne, 28 j, 21 j, 30 j respectivement pour les cultivars LOKPA, SP DOUCE, SEPELO avec des écarts types $s \leq 5$, 36 j ($s = 12$), 31 j ($s = 14$) pour les cultivars GNAN et KRENGLE dont les courbes de croissance de quelques individus s'écartent du tracé type (fig. 7B). La comparaison des moyennes donne les différences suivantes:

Test de KEULS:	SP DOUCE	LOKPA	SEPELO	KRENGLE	GNAN
Dj phase accélérée	21	28	30	31	36

La longueur atteinte au terme de cette phase représente de 14 à 22 % de la longueur finale du système des axes aériens.

Cette phase accélérée de croissance est la résultante des phases de croissance de l'axe principal d'une part, des axes latéraux d'autre part. Ces deux composantes seront successivement examinées.

2.2.1. Croissance de l'axe principal

Celle-ci a commencé dès la néoformation du bourgeon, à un moment non précisé. La croissance souterraine n'a pas été suivie. La durée d'observation de la croissance accélérée est donc comprise entre le moment de la levée et le passage en phase linéaire. Pour le cultivar SEPELO (fig. 8), cette durée est de 8 jours ; l'allongement journalier de l'axe principal devient constant et égal à 8,3 cm/jour dès que sa hauteur dépasse 30 cm. C'est dans les jours suivants qu'apparaît le volubilisme. La phase linéaire de croissance de l'axe principal débute donc 8 jours après la levée et cesse un peu avant (fig. 8) ou en même temps que celle de l'ensemble des axes.

Les axes principaux de tous les individus étudiés croissent ainsi : la phase d'allongement rapide est atteinte dans les 5 à 8 jours après la levée. L'allongement moyen journalier mesuré au début de cette phase rapide :

- se maintient constant (fig. 8) ou diminue au cours de la croissance (fig. 7) en raison probablement de la compétitivité exercée par la croissance des axes latéraux ;

- varie significativement avec le cultivar, sa valeur moyenne étant nettement plus faible pour le cultivar KRENGLE :

Test de KEULS :	KRENGLE	GNAN	LOKPA	SP DOUCE
(A en cm/j de l'axe principal)	6,1	9,3	11,6	13,9

En d'autres termes, plus des 2/3 de la croissance accélérée du système des axes aériens sont occupés par une croissance linéaire de l'axe principal. C'est donc l'élongation de l'ensemble des ramifications qui détermine à elle seule l'allure de la courbe et la cinétique de croissance du système axial de la plante. La courbe de croissance d'une Igname peu ou pas ramifiée, cas de certains cultivars de *Dioscorea bulbifera*, est marquée en effet par une phase accélérée de durée inférieure à 10 jours (BUFFARD-MOREL, 1980).

2.2.2. Croissance des axes latéraux

Les bourgeons axillaires sont toujours visibles à l'aisselle des feuilles-écailles puis assimilatrices. Les figures 8 et 9A montrent que leur allongement commence au 11ème jour après la levée, au début donc de la phase linéaire de croissance de l'axe principal. Ce dernier mesure 60 cm. Les bourgeons latéraux qui s'allongent alors cessent leur activité au bout de 4, 8 ou 40 jours ; les rameaux correspondants sont courts (fig. 10A : ramifications au niveau des feuilles 4 à 15). Les axillaires immédiatement supérieurs, qui apparaissent et se développent pendant l'allongement rapide de l'axe principal, évoluent en ramifications longues. La croissance de chacune d'elles se divise en trois phases (fig. 8), le repère de leur allongement linéaire étant le

passage au volubilisme lequel apparaît, comme l'indique la figure 11, au niveau des entre-noeuds 4 ou 5.

Au terme de la phase de croissance accélérée du système des axes aériens et dans l'exemple choisi, 17 axes latéraux sont en arrêt d'élongation, 21 en croissance accélérée, 1 en croissance linéaire.

Un type de ramification identique est observé pour 4 autres cultivars. Le long d'une tige de 30 à 80 cm, les premiers axes latéraux apparaissent à tous les noeuds, en moyenne 7 à 9 jours après la levée. Les plus basaux, les bourgeons enterrés demeurant inhibés ou gonflés, sont courts : la figure 11 en fournit un nouvel exemple. Notons que des bourgeons basaux, après un arrêt, sont capables d'évoluer en rameaux vigoureux et longs.

Différent est le déterminisme de la levée d'inhibition chez le cultivar SP DOUCE ; le départ des axillaires, au 12ème jour en moyenne après la levée, est lié à l'arcure de la tige vers le tuteur horizontal (fig. 9B) ; l'architecture finale de la plante est toutefois peu dissemblable (fig. 10B).

En résumé, la phase accélérée de la croissance du système des axes aériens se décompose en une période de 5 à 8 jours d'allongement accéléré de l'axe principal seul, relayé, les 20 jours suivants, par la somme des croissances, de l'axe principal (linéaire), des axes latéraux basaux (faible, de courte durée) et moyens (accélérée, rarement linéaire).

Elle prend fin lorsqu'un nombre suffisant de ramifications cessent individuellement d'avoir une croissance accélérée ce qui se traduit, au champ dans la semaine suivante, par l'apparition du volubilisme chez plusieurs rameaux.

2.3. ETUDE DE LA PHASE LINEAIRE

a) La dimension acquise au cours de la phase linéaire correspond à 73-74 % (cultivars LOKPA, SP DOUCE, GNAN), 78 % (KRENGLE, ZREZROU), 81 % (SEPELO) de la longueur finale de l'ensemble des axes aériens.

b) Chaque individu possède des paramètres cinétiques qui lui sont propres. Cependant, 75 % des plantes de 4 cultivars sont caractérisées par un allongement moyen journalier constant compris entre 40 et 80 cm/jour durant 30 à 40 jours, par opposition à celles du cultivar KRENGLE qui s'allongent de 12 à 28 cm par jour pendant 54 jours en moyenne (fig. 12). La durée de la phase linéaire pour ce cultivar est significativement différente :

Test de KEULS : (Dj phase linéaire)	SP DOUCE	GNAN	SEPELO	LOKPA	KRENGLE
	33	35	37	38	54

Vitesse moyenne et durée de l'allongement linéaire sont en faible corrélation négative (fig. 12). La somme des longueurs finales des axes aériens dépend étroitement de l'allongement moyen journalier pendant la phase linéaire et non de la durée de cette phase (fig. 13). Une remarque s'impose : ces deux relations ne sont plus valables lorsque les courbes individuelles s'écartent du tracé type, par des phases accélérée ou ralentie anormalement longues ; ces courbes expriment la croissance de plantes chétives (fig. 7B et 7C).

c) Au cours de cette phase, le nombre de ramifications en croissance (linéaire pour la plupart d'entre elles) et à longueur finale supérieure à 10 cm s'avère relativement stable : de 18 à 20 pour les cultivars LOKPA et SP DOUCE, de 31 à 33 pour le cultivar SEPELO ; leur allongement moyen journalier ne dépasse jamais celui manifesté par l'axe principal en sa phase initiale linéaire ou rapide de croissance (fig. 8). Une faible dimension finale du système aérien est due, non à une forte diminution du nombre de ramifications en croissance (cependant moins nombreuses), mais à un allongement moyen journalier moins intense de chacun des axes.

En résumé, l'allongement moyen journalier du système des axes aériens pendant la phase linéaire de sa croissance correspond en grande partie à la somme des allongements moyens journaliers rapides "quasi

constants" mais inégaux en valeur absolue, d'une part de l'axe principal, et d'autre part de ramifications en nombre assez stable mais de position fixe ou non.

d) La floraison a lieu dans la deuxième moitié de cette période (4 cultivars), ou à son début (cv ZREZROU). Il n'y a pas d'incompatibilité entre la croissance et la floraison ; bien au contraire, les bourgeons inflorescentiels se différencient toujours sur des axes en croissance.

2.4. ETUDE DE LA PHASE DE RALENTISSEMENT

Aucune ramification nouvelle n'apparaît, les derniers décimètres apicaux de l'axe principal sont dénudés ou portent des épis. Durant 7 à 16 jours, quelques axes feuillés, de nombreux axes florifères courts, de premier et de second ordre, s'allongent faiblement.

2.5. COMPARAISON DES VALEURS FINALES DES PARAMETRES DE LA CROISSANCE AERIENNE

Les moyennes et les écarts types sont consignés dans le tableau II.

La somme des longueurs finales des axes caulinaires aériens, non significativement différente entre cultivars sauf un, se situe en moyenne entre 25 et 33 m, 11 m pour le cultivar KRENGLE :

Test de KEULS :	KRENGLE	GNAN	SP DOUCE	LOKPA	SEPELO
L (m)	11,2	24,8 27,8 30,4 32,7			

Le nombre total de feuilles varie, en moyenne de 635 à 971, 419 pour le cultivar KRENGLE.

L'axe principal, long de 6 m en moyenne pour 3 cultivars, 4 m pour KRENGLE et GNAN, porte un nombre de feuilles compris le plus souvent entre 80 et 100.

Mis à part quelques exceptions citées plus haut (floraison précoce du cultivar ZREZROU, phase accélérée plus courte pour le cultivar SP DOUCE, phase linéaire plus longue pour le cultivar KRENGLE), la durée de la croissance et de ses différentes phases est voisine. Les différences significatives pour la durée sont les suivantes :

Test de KEULS:	SP DOUCE	LOKPA	GNAN.	SEPELO	KRENGLE
\bar{D}_j croissance	64	76	77	83	96

La croissance des axes aériens s'étend, pour la majorité des plantes, sur 2 mois $\frac{1}{2}$, pendant les mois pluvieux ou non déficitaires en eau de juin-juillet-août ; elle cesse au cours du 4ème mois après la plantation.

2.6. PHASE DE NON CROISSANCE

La phase de non croissance, entre l'arrêt de la croissance et le dessèchement total des parties aériennes, persiste durant 3 mois $\frac{1}{2}$ (cultivar SP DOUCE à période de croissance la plus courte) à 2 mois (cultivar KRENGLE à croissance longue) ; la sénescence devient visible (microtaches sur les feuilles) un mois avant la siccité des lianes. Le cycle végétatif, long de 7 mois à 7 mois $\frac{1}{2}$, se termine en novembre, au début de la saison sèche.

Remarque

Nous définissons ainsi le début de la sénescence. Des microtaches noires apparaissent à la face inférieure des feuilles ; le jaunissement, le noircissement parfois, vient après, préférentiellement d'abord au niveau des ramifications basales. Nous avons comme certains auteurs (CAMPBELL, CHUCKWUEKE, TERIBA et HO-a-SHU, 1962b; SOBULO, 1972 ; DEGRAS, SANNER et VAUTOR, 1980) constaté des signes ponctuels, passagers, de sénescence dès la fin de la croissance aérienne : jaunissement ou abscission de quelques feuilles, siccité d'une ou de quelques ramifications, les autres parties de la plante demeurant verdoyantes, non

sénescentes. HAYNES (communication personnelle), WILSON (1977) nomment "leaf senescence" l'étape du cycle qui suit la période de croissance ayant conduit à la surface foliaire maximale (WILSON, 1977). Pour JAMES (1953), le jaunissement des lianes est un signe d'arrêt de la croissance.

2.7. DISCUSSION

2.7.1. Modèle de croissance à phase linéaire

Le tracé des courbes individuelles de croissance, avec choix d'une dimension linéaire comme critère, met en évidence une croissance aérienne essentiellement "linéaire" ou "constante", qu'il s'agisse de l'évolution de la longueur du système des axes aériens d'un individu (TROUSLOT, 1978) ou de celle de tout axe, principal ou latéral long.

A notre connaissance, dans les travaux parus jusqu'alors sur la croissance des parties aériennes du complexe *Dioscorea cayenensis-D. rotundata* (ANONYME, 1969 ; SOBULO, 1972 ; NJOKU, OYOLU, OKONKWO et NWOKE, 1973 ; NWOKE, NJOKU et OKONKWO, 1973), de *Dioscorea alata* (CAMPBELL, CHUCKWUEKE, TERIBA et HO-a-SHU, 1962b ; CHAPMAN, 1965 ; GOODING et HOAD, 1967 ; ANONYME, 1969 ; FERGUSON et HAYNES, 1970), de *Dioscorea esculenta* (FERGUSON et HAYNES, 1969 dans WILSON, 1977 ; ENYI, 1972), de *Dioscorea trifida* (FERGUSON et HAYNES, 1968 dans WILSON, 1977 et récemment DEGRAS, SANNER et VAUTOR, 1980), ne figure pas de modèle de croissance. Les critères utilisés par ces auteurs sont la masse moyenne par pied des tiges et du feuillage, la surface foliaire ou l'index de surface foliaire, la somme des longueurs des axes aériens de plantes prélevées régulièrement au champ ; la valeur maximale du critère est atteinte 2 mois $\frac{1}{2}$ à 3 mois après la levée (ANONYME, 1969 ; SOBULO, 1972) ou 4 à 5 mois après la plantation (NWOKE et al, 1973) chez le complexe *Dioscorea cayenensis-D. rotundata*, et par conséquent en des temps comparables à ceux obtenus à Adiopodoumé, plus tardivement, 4 à 5 mois, 5 à 7 mois respectivement chez les espèces *D. alata* et *D. trifida*.

La courbe sigmoïde à trois phases, qui rend compte de l'évolution de la longueur du système des axes aériens de chaque individu (quel que soit son génome) dont la croissance a été suivie, n'est cependant pas particulière au complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata* étudié, ni à l'organe de reproduction. En effet, des courbes semblables se retrouvent chez les Ignames bulbifères (BUFFARD-MOREL, 1980).

2.7.2. Rapports entre longueur finale, durée et cinétique de la croissance linéaire

La croissance est qualifiée d'essentiellement linéaire, non en raison de sa durée, égale ou inférieure à celle de la croissance accélérée (partie souterraine + aérienne), mais parce qu'elle procure au système aérien plus de 73 % de sa dimension finale.

La longueur finale dépend essentiellement des deux paramètres de la phase linéaire : vitesse et durée. La corrélation positive entre la longueur et l'allongement moyen journalier (phase linéaire) se conçoit puisque la durée de cette phase diffère assez peu entre individus d'un cultivar et pour 4 cultivars, ou se révèle compensée par une vitesse moyenne plus élevée en cas de diminution.

L'axe principal semble disposer d'une potentialité d'allongement difficilement modifiable. Nous avons vu que l'allongement de cet axe, au début de sa croissance rapide, était caractéristique du cultivar. Par ailleurs, quelques expériences montrent que si l'on supprime les bourgeons axillaires tout au long de la croissance, l'allongement journalier de l'axe principal n'est pas modifié ; un axillaire-relais s'allongera à la même vitesse que l'axe principal décapité et dénudé qui le porte (fig. 14). Ce caractère peu modifiable doit être conditionné par plusieurs facteurs : les potentialités méristématiques propres au génome, les facteurs externes, l'état physiologique initial du fragment mère dont on connaît l'importance sur la croissance des plantes (MADEC et PERENNEC, 1962 ; LAGARDE, 1972 ; TORT, 1977), les corrélations entre les régions en croissance de l'axe. L'excédent métabolique serait investi au bénéfice de la croissance des feuilles et des axes latéraux.

2.7.3. Ramification

Comme chez bon nombre de végétaux, la morphogenèse et l'architecture du système des axes aériens dépendent de l'intensité de la dominance apicale.

Attribuer une architecture non ramifiée (schéma de la structure morphologique de certaines Ignames proposé par DEGRAS, ARNOLIN, POITOUT et SUARD, 1977) ou exceptionnellement ramifiée (*Dioscorea dumetorum* sauvage de la fig. 15 par exemple) à une forte dominance apicale est sans ambiguïté.

Le port des Ignames du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*, caractérisé (il y a toujours des exceptions, au niveau de la ramification basale notamment) par la présence, le long de la tige, de rameaux basaux courts, médians longs, terminaux courts puis remplacés par des épis ou des bourgeons inhibés en fin de croissance, n'apparaît pas lié à un mécanisme identique d'affaiblissement de la dominance apicale.

Pour l'un des cultivars étudiés, le départ des axillaires est stimulé par un facteur exogène (arcure de la tige principale). Au champ, il en est de même. Les bourgeons situés près de l'arcure s'allongent les premiers, rapidement, et donnent des ramifications longues; les basaux, activés ou non peu après, évoluent en rameaux courts (concurrence trophique ?).

Pour les cinq autres, la ramification, qui s'opère avant l'arcure, semble comparable aux départs des bourgeons dans la zone moyenne de la pousse de *Cicer arietinum* L. (CHAMPAGNAT, 1952) ou à la "ramification anticipée" de *Betula verrucosa* (CHAMPAGNAT, 1954). Si ce parallélisme est légitime, alors les facteurs physiologiques du déterminisme de la levée d'inhibition et du devenir des bourgeons latéraux sont à rechercher parmi ceux considérés chez les Végétaux Supérieurs (CHAMPAGNAT, 1961, 1965). Pour ces cultivars, la dominance de l'axe principal se manifeste par les faits suivants :

- pendant la phase accélérée de sa croissance, les axillaires sont inhibés, la dominance apicale est forte. Tout praticien sait qu'une blessure à la sortie de butte a pour conséquence le développement d'un

rameau-relais orthotrope, ou qu'un manque de tuteurage dans les 15 à 20 jours après la levée entraîne la croissance préférentielle de quelques axillaires ;

- sa croissance est continue, par opposition à l'arrêt précoce de l'élongation de certains axes latéraux. C'est l'axe le plus long ;

- son allongement moyen journalier (phase linéaire) est supérieur à celui des ramifications ; en retour, ces dernières atténuent son propre allongement, comme en témoignent les cassures observées dans les courbes d'élongation de ces axes ;

- il existe, comme chez le pois chiche ou le bouleau, un lien précis entre la vitesse d'allongement de l'axe principal et la formation des ramifications. Nous avons vu que la levée d'inhibition de tous les bourgeons axillaires aériens coïncidait avec le début de l'allongement linéaire de l'axe principal. On peut penser que les ramifications basales demeurent courtes parce que, issues de bourgeons néoformés au cours de la croissance accélérée de l'axe principal et activés les premiers, elles ne bénéficieraient pas des apports, trophiques notamment, préférentiellement captés par le méristème apical et les latéraux ébauchés à ce moment-là.

Une interprétation aussi simple, où seuls les facteurs trophiques auraient un rôle déterminant dans le devenir des bourgeons, n'a jamais été retenue par les auteurs. On comprendrait d'ailleurs mal pourquoi certains cultivars, ou espèces, multipliés au champ de façon identique, présenteraient des diversités de levée d'inhibition des bourgeons situés le long de leur tige principale. En l'absence d'expérimentation et d'une étude précise du comportement des cultivars utilisés (une tige non arquée du cultivar SP DOUCE serait-elle ramifiée ?), et par la comparaison établie avec le comportement du pois chiche et du bouleau, ne peut-on pas envisager, chez l'igname, un mécanisme analogue à celui que l'étude de la pousse herbacée du bouleau a permis de dégager (CHAMPAGNAT, 1965) : "Un bourgeon cesse d'être inhibé lorsque la nutrition de l'apex dans lequel il se forme est suffisamment bonne, lorsque la "vigueur" de la pousse qui le porte est assez grande ; mais, quantitativement, l'influence de ces facteurs trophiques dépend de la teneur en auxine, c'est à dire, sans doute, en hormone de corrélation.

Plus cette teneur est élevée, plus les besoins trophiques nécessaires à la croissance prématurée des axillaires sont importants. L'inhibition sera donc facilitée chez toutes les espèces présentant de fortes teneurs en hormone".

Sur le plan pratique, la connaissance du déterminisme de la ramification de l'Igname ne serait pas inutile. On peut en effet se demander comment parvenir à l'architecture de "l'Igname du futur" stylisée au Séminaire International sur l'Igname qui s'est tenu à Buea en 1978 : tige vigoureuse et pas trop longue, à ramification précoce et généralisée.

2.7.4. Arrêt de la croissance

Il apparaît, chez ces cultivars multipliés à la même époque mais au cours de différentes années, des constantes de temps des phases de la croissance du système des axes caulinaires. L'allongement cesse lorsque les axes perdent :

- ou leur potentiel d'organogénèse (il n'y a plus d'entre-noeuds à allonger),
- ou leur potentiel d'allongement,
- ou bien les deux à la fois.

Chez certaines plantes pérennes, végétaux ligneux à croissance rythmique comme le chêne (CHAMPAGNAT, 1974) ou l'hévéa (HALLE et MARTIN, 1968) par exemple, organogénèse et allongement sont dissociés dans le temps. Pour l'Igname, le ralentissement de la croissance se traduit, le long de l'axe principal, par une modification progressive de la forme et de la taille (diminution) des feuilles (leur nombre apparu par jour diminue) ; les derniers entrenoeuds sont courts (fig. 14). Les observations (identiques pour les axes latéraux) indiquent un affaiblissement des deux potentialités ; l'inhibition pourrait être liée, à priori, davantage à des corrélations de nature trophique. Si l'arrêt de croissance est dû à l'épuisement de facteurs trophiques, alors, pour expliquer des durées de croissance voisines, il faudrait admettre que les échanges entre donneurs (fragment mère, système racinaire, feuilles) et récepteurs se font au cours du temps selon le même

processus pour tout individu. Un allongement moyen journalier élevé pendant la phase linéaire mobiliserait davantage de métabolites ; l'épuisement serait plus vite atteint et la croissance plus brève.

Les organes donneurs fournissent des apports trophiques mais aussi d'autres substances, stimulatrices ou inhibitrices de la croissance. Il est peu probable que la croissance ou l'arrêt de croissance résulte de corrélations internes simples chez une plante où plusieurs ensembles d'organes sont en présence : fragment mère, pré-tubercule, système aérien, racinaire, et tubercule en formation comme nous le verrons au chapitre suivant. En ce sens, rappelons que CAMPBELL et coll. (1962b) sur *D. alata*, NWOCKE et coll. (1973) sur *D. rotundata* observent une diminution de la masse des racines un mois avant celle de la masse aérienne.

2.8. RESUME

a) A partir de fragments de tubercule dépourvus de bourgeons et plantés à la mi-avril selon la pratique agricole, le cycle végétatif, long de 7 mois à 7 mois $\frac{1}{2}$, est caractérisé par une levée de 1 mois à 1 mois $\frac{1}{2}$, suivie d'une période de 2 mois $\frac{1}{2}$ de croissance des axes caulinaires. La floraison apparaît en juillet. La croissance cesse en août, au cours du 4ème mois après la plantation. La phase de non croissance, de l'arrêt de croissance au dessèchement des parties aériennes, dure 3 mois.

b) La croissance de l'ensemble des axes caulinaires aériens se divise en 3 phases :

- Une phase accélérée, pendant les 30 premiers jours après la levée, qui se caractérise par le passage d'une croissance accélérée à linéaire de l'axe principal entre le 5ème et le 8ème jour, puis, au 11ème jour environ et chez les cultivars à faible dominance apicale, par le départ de tous les bourgeons axillaires. Mais les premières ramifications, issues de bourgeons néoformés au cours de la croissance accélérée de l'axe principal et se développant dès le début de son allongement linéaire, ont une croissance faible, limitée ou non dans le

temps. Au-dessus de ces rameaux courts inférieurs, les axillaires, ébauchés et activés pendant l'allongement linéaire de l'axe, évoluent en ramifications longues.

Cette phase accélérée cesse lorsque l'allongement moyen journalier de plusieurs ramifications devient rapide et constant.

- Une phase linéaire, d'une durée de 30 à 40 jours pendant lesquels le système caulinaires acquiert plus de 73 % de sa dimension finale. Le nombre de ramifications en croissance rapide durant cette période est stable.

- Une phase de ralentissement, de courte durée.

Ce sont les variations des paramètres de l'ensemble des ramifications qui déterminent la durée et la cinétique des phases accélérée et linéaire de la croissance du système aérien.

c) La dimension finale de l'ensemble des axes caulinaires, corrélée à l'allongement moyen journalier pendant la phase linéaire de croissance, n'est pas significativement différente pour 4 cultivars. Elle se situe en moyenne de 25 m à 33 m, contre 11 m pour le cultivar KRENGLE.

d) La morphogenèse du système caulinaires dépend du degré de la dominance apicale, lequel est conforme aux critères définis chez les végétaux herbacés.

2.9. CONCLUSION

Les résultats obtenus par la mesure de l'allongement des axes aériens ont permis de mettre en relief :

- Une croissance aérienne essentiellement linéaire résultant de l'allongement linéaire ou rapide de l'axe principal et de quelques axes latéraux, issus de sommets végétatifs dont les fonctionnements semblent de ce fait corrélés.

- Des différences non significatives entre 4 cultivars sur 5 pour les paramètres importants du développement aérien : somme des longueurs finales des axes aériens, durée de la phase linéaire et allongement moyen journalier pendant cette phase.

Dans les conditions utilisées, une certaine potentialité de croissance semble caractériser ces plantes issues de bourgeons adventifs néoformés sur des fragments de tubercules de masses voisines et plantés chaque année à la même époque. Elle dépend d'une part du potentiel métabolique déterminé par des facteurs internes (tendance génétique, état physiologique initial du fragment mère, potentialité du pré-tubercule et probablement sa capacité de rhizogenèse, influence des parties aériennes) et externes (conditions de culture), d'autre part des corrélations qui s'établissent entre les centres en croissance de la plante.

CHAPITRE III

ANALYSE DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE

Il ne sera fait mention dans ce chapitre que de l'étude de la croissance du tubercule en fonction du temps, précédée cependant d'une description morphologique. Les relations avec le développement aérien seront examinées au chapitre IV ; certains aspects histologiques de la tubérisation sont présentés en annexe.

Les critères de croissance utilisés sont, rappelons-le, la longueur du tubercule, les diamètres marqués à intervalles de 2 cm, mesurés généralement tous les 8 à 14 jours, en même temps qu'un croquis de la forme et des particularités du tubercule est dressé.

3.1. ETUDE MORPHOLOGIQUE

3.1.1. Aspects du premier signe visible de la tubérisation

L'initiation visuelle de la tubérisation s'extériorise par un repère morphologique caractéristique. Certains auteurs (FERGUSON, 1973 ; MATHURIN, 1977) pensent que le processus commence tôt, dès la formation du bourgeon néoformé chez *D. alata*.

Nous appelons premier signe visible de la tubérisation "un éclatement de la zone subéreuse" de revêtement du massif néoformé (fig. 16 I). Le(s) jour(s) suivant(s), l'éclatement se propage au fur et à mesure qu'une prolifération du tissu sous-jacent s'intensifie ; masse blanche, "moutonneuse", elle disloque les plaques subéreuses (fig. 16 II et III) représentées par des cellules subérisées issues d'une prolifération sous-épidermique.

Si le pré-tubercule porte des bourgeons adventifs inhibés, "l'éclatement" s'observe près de la base de l'entre-noeud 1 de la pousse ou en tout autre point du massif.

Excepté l'apparition d'une fissure, ou zébrure, ou crevasse, ce stade "éclatement" n'est précédé d'aucun changement morphologique ou dimensionnel mesurable du pré-tubercule : la deuxième vague racinaire s'opère aux stades éclatements multiples et prolifération en même temps qu'une faible augmentation de la taille du pré-tubercule (fig. 17 A,B).

Cette extériorisation de la tubérisation est celle que nous avons observée chez la majorité des individus relevant de 6 cultivars. Les exceptions concernent les pré-tubercules, rares, à partie basale de l'entre-noeud 1 hypertrophiée : "l'éclatement" puis la prolifération peut s'opérer à ce niveau.

3.1.2. Evolution du tubercule au cours du cycle

La figure 17 rend compte de l'évolution de la forme et des dimensions linéaires d'un tubercule depuis le stade "éclatement" (ligne 17 A) jusqu'au dessèchement total de la plante (fig.17 G, 144 J):

a) De la prolifération à fort géotropisme positif, naît, vers le 9ème jour après l'éclatement, une ébauche tubérisée arrondie (fig.17B) à laquelle succède entre le 10ème et le 30ème jour, un tubercule globuleux, trapézoïdal, à extrémité apicale aplatie (fig. 17 C). Les jours suivants, cet apex s'arrondit ; le tubercule, âgé de 1 mois à 1 mois $\frac{1}{2}$, est alors ovoïde (fig. 17 D, pl.VI,1), aussi large que long pour 5 cultivars sur 6.

b) Puis l'allongement augmente rapidement : l'apex s'amincit, s'effile parfois (notamment pour les cultivars SP DOUCE et ZREZROU). Le tubercule devient pyriforme (fig. 17 E; pl. VI,2) puis cylindro-conique (pl. VI,3) forme qu'il conservera jusqu'à la fin du cycle, l'apex perdant ou non son allure allongée.

c) A la récolte, les tubercules sont cylindriques. Une partie distale étroite, ainsi que les changements morphologiques de l'apex sont des aspects liés à la croissance et non au génome (pl. VI,4,5). Quelques tubercules, rares, gardent un apex arrondi, large, tout au

long du cycle ; la cinétique de leur croissance est parfois modifiée.

d) La technique de marques colorées, tracées sur les tubercules de cultivars (pl. VII) ou de plantes issues de graines comme nous le verrons dans la TROISIEME PARTIE, nous permet de mettre en évidence que le phénomène de l'allongement est strictement localisé dans la partie apicale du tubercule : aucune élongation n'a été observée pour les parties situées au-delà des 2 cm comptés à partir de l'extrémité apicale. Cet allongement de type racinaire avait été signalé par LECLERC DU SABLON (1902), MIEGE (1952a), FERGUSON (1973).

e) La morphologie et la densité des racines naissant sur le néo-tubercule sont des caractères génotypiques, la fréquence racinaire étant cependant modifiable par le milieu (MIEGE, 1952a ; JAMES, 1953 ; LYONGA, 1978). Ces racines peuvent être :

- nombreuses et fines (cultivar SP DOUCE),
- moyennement larges (cultivar KRENGLE) ou fines (cultivar LOKPA) et disposées semble-t-il en couronnes (pl. VI,6),
- orthotropes, épineuses les latérales étant sclérifiées (HILL et FREEMAN, 1903), lorsqu'elles sont situées à la partie proximale (cultivar SEPELO),
- fines et rares (cultivar ZREZROU).

Dans la pratique, le prétubercule s'appelle à la récolte "tête du tubercule". On y reconnaît (fig. 17 F) tous les bourgeons inhibés et les axillaires sériés A x 1 ; ces derniers débourent pendant la conservation du néo-tubercule. Il est à remarquer sur la fig. 17 F que la reprise de l'épaississement et de la rhizogenèse du prétubercule a été très faible, cessant aux stades ébauche tubérisée ou tubercule globuleux.

REMARQUES

Première Au cours de la tubérisation, nous n'avons jamais constaté de levées d'inhibition des bourgeons placés sur le prétubercule ni, en fin de cycle, leur évolution, comme celle que nous avons observée chez deux cultivars bulbillifères de *Dioscorea alata* (fig. 18 ; pl.VIII,1), en tiges courtes tubérisées morphologiquement comparables à des pousses issues des bourgeons (dans certaines conditions) chez plusieurs plantes

à tubercules comme le topinambour (HANOWER, 1960 ; COURDURoux, 1963, 1967 ; JEFFORD et EDELMAN, 1963) ou le Crosne du Japon (LAGARDE, 1961, 1972).

Deuxième Quelques cas de morphogènes atypiques semblent provenir du prétubercule :

- Une largeur excessive du prétubercule peut entraîner un élargissement du tubercule initial, avec, plus tard, rétablissement d'une partie apicale dominante (fig. 19 A), ou non (fig. 19 B) auquel cas le tubercule devient plat, large et peu épais, puis lobé, semblable à celui du cultivar GOROGODO (complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*) que l'on aperçoit sur le cliché 2 (pl. VIII).

- D'une prolifération à la base de l'entre-noeud 1, antérieure à celle qui s'installe normalement au niveau du massif néoformé, a pris naissance un petit tubercule ; son évolution morphologique est identique à celle du tubercule développé en continuité avec le massif néoformé (fig. 20).

Troisième La mise en culture d'un fragment portant un bourgeon adventif développé pendant le stockage du tubercule mère se solde par une forte hypertrophie et une activité racinaire intense du prétubercule (fig. 21).

3.1.3. Conclusion - Discussion

a) L'évolution morphologique du tubercule apparaît liée à la prédominance de l'activité d'un secteur de croissance que l'on peut, avec bien des auteurs, nommer "apex" (plan morphologique) et "méristème apical du tubercule" (plan histologique). Ce secteur est repérable visuellement par la présence d'une zone jaunâtre et l'arrangement rayonnant des cellules exfoliées.

Cette prédominance semble :

- précoce : l'initiation visuelle ou stade "éclatement" est localisée à la partie inférieure du massif néoformé, la prolifération est à géotropisme positif, faible voire inexistante au niveau de la base caulinaire ;

- masquée par la tubérisation (hypertrophie radiale) pendant la phase d'allongement lent du tubercule : à une ébauche arrondie, fait suite un tubercule globuleux, trapézoïdal, à extrémité apicale aplatie;

- s'extérioriser lorsque l'allongement devient rapide. L'apex du tubercule s'amincit ; le tubercule prend la forme cylindro-conique caractéristique des cultivars relevant du complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*.

b) Une morphogenèse typique est subordonnée au maintien d'une symétrie radiale du méristème apical.

Cette morphogenèse soulève des problèmes. Les auteurs, comme nous l'avons indiqué dans l'HISTORIQUE, ont reconnu un méristème apical assurant la croissance en longueur, un méristème latéral, secondaire assurant (en partie) la croissance en épaisseur. La structure du méristème apical, son importance (étendue), son fonctionnement, demeurent à préciser. La morphologie et les dimensions finales du tubercule dépendent de la cinétique des composantes linéaires de l'accroissement. C'est cet aspect des phénomènes concourant à la morphogenèse qui a retenu notre attention.

3.2. DIMENSIONS FINALES DES TUBERCULES

La longueur finale moyenne \bar{L} et le diamètre moyen (partie cylindrique) \bar{D} du tubercule sont calculés (tableau III) d'une part sur l'ensemble des plantes d'un cultivar et d'autre part sur celles possédant :

- un tubercule par pied,
- une morphogenèse typique du tubercule,
- aucun symptôme de maladies.

La comparaison des moyennes par le test de KEULS porte sur ces dernières. Pour deux cultivars une distinction a dû être faite entre plantes à fort ou à faible développement aérien pour la comparaison de \bar{D} . Les différences variétales significatives se résument ainsi (les

T A B L E A U I I I

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU TUBERCULE AU COURS D'UN CYCLE PARTANT DE L'FRAGMENT DEPOURVU DE BOURGEONS (\bar{m} = moyenne ; s = écart type).

CULTIVARS	Nombre plantes	Nombre plantes à:-1 tub./plante -morphogène- se typique	DIMENSIONS FINALES DU TUBERCULE				MASSE		ALLONGEMENT DU TUBERCULE				TUBERISATION	
			Longueur maximale (cm)		Diamètre moyen (partie cylindrique) (cm)		(g/plante)		optimal (cm pendant Δt jours)		Durée (initiation ⁽¹⁾ à atteinte de la longueur maximale) (jours)		Durée (initiation ⁽¹⁾ à dessèchement) (jours)	
			\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s
LOKPA	17 ⁽²⁾	9	31,2	6,6	8,6	1,1	1442	267			135	12	150	10
			35,3	2,8	8,5 ⁽³⁾	1,4	1516	224	5,7(10j _± 2)	1,2	138	13		
GNAN	16	11	29,6	5,3	6,5	1,5	1038	345			139	16	146	17
			31,8	4,6	8,0 ⁽⁴⁾	0,3	1350(4)	100	4,8(9j _± 1)	0,6	141	15		
					5,2(5)	0,6	674(5)	105						
SP DOUCE	15	15	39,6	4,3	5,8	0,4			8,6(11j)	0,5	112	20	141	9
									11,5(16j)	0,3	(77 à 91 pour 4)			
KRENGLE	27 ⁽²⁾	27	19,9	4,3	6,2	0,6			6,3(14j)	1,4	88	14	108	8
					6,4(6)	0,5					(50 pour 1)			
					5,4(7)	0,2								
SEPELO	3	3	47,8	4,5	9,5	1,7	3058	593	9,0(13j)	1,8	127	2	145	3
ZREZROU	1	1	43,3		8,0		2210		8,9(11j)		112		126	

(1) "stade éclatement" pour les cultivars LOKPA, GNAN, SEPELO, ZREZROU
"ébauche tubérisée" haute de 5 à 29 mm pour les cultivars SP DOUCE et KRENGLE

(2) LOKPA : 17/19 ; KRENGLE : 27/28 (symptomes de maladie pour 3 tubercules)

(3) 5,7 pour la plante A3 à faible développement aérien

(4) \bar{m} pour 5 plantes à fort développement aérien

(5) \bar{m} pour 6 plantes à faible développement aérien

(6) \bar{m} pour 23 plantes à fort développement aérien

(7) \bar{m} pour 4 plantes à faible développement aérien

coefficients de variation sont compris entre 4 et 22 %) :

	KRENGLE	GNAN	LOKPA	SP DOUCE	SEPELO
\bar{L} (cm)	19,9	31,8	35,3	39,6	47,8
	SP DOUCE	KRENGLE	GNAN	LOKPA	SEPELO
\bar{D} (cm)	5,8	6,4	8,0	8,5	9,5

En d'autres termes, dans les conditions utilisées, les cultivars ont des tubercules :

- longs (SEPELO et SP DOUCE) et épais (SEPELO) ou non (SP DOUCE);
- plus courts que les précédents, et épais (LOKPA, GNAN) ;
- courts et moyennement épais (KRENGLE).

3.3. CROISSANCE EN LONGUEUR

3.3.1. Analyse des courbes

L'analyse ne traite que des plantes saines possédant un seul tubercule à morphogénèse typique ; cependant pour le cultivar LOKPA la cinétique de l'allongement de quatre tubercules dominants a aussi été analysée. Pour toutes ces plantes, les courbes de croissance sont assez régulières.

La première analyse a été effectuée par LIORET (dans TROUSLOT, 1978, 1982). Elle traitait des 15 pieds du cultivar SP DOUCE.

a) Cultivar SP DOUCE

Les 15 plantes proviennent de trois tubercules mères (A,B,C) appartenant à un clone. La longueur finale du tubercule, désignée par L_m , se situe entre 33 cm et 46,5 cm avec $\bar{L}_m = 39,6$ cm et s (écart type) = 4,3 ; L_m est $\leq 35,5$ cm pour les 4 tubercules des plantes A.

Le stade "éclatement" n'a pas été repéré ; la date d'apparition du tubercule correspond à l'observation d'une ébauche tubérisée

haute de quelques mm (≤ 24 mm). La durée de l'allongement varie de 77 jours (2 tubercules) à 148 jours avec $\bar{D}_j = 112$ jours et $s = 20$; la croissance en longueur cesse en moyenne un mois avant le dessèchement des parties aériennes.

Les courbes ont une allure sigmoïde avec un point d'inflexion se situant dans la partie médiane ou antérieurement au moment où la moitié de la dimension maximale est atteinte (fig. 22 A et C).

Le modèle de GOMPERTZ peut rendre compte de telles courbes. La transformation des valeurs expérimentales doit fournir un alignement rectiligne des valeurs de LogLog (L_m/L_j) en fonction du temps :

- pour 7 tubercules, les 8 ou 9 points expérimentaux s'ordonnent bien sur une droite (fig. 22 B). Le coefficient de corrélation de la régression linéaire, r , est $\geq - 0,994$

- pour 5 tubercules, les 1 ou 2 derniers points se situent nettement au-dessous de la droite de régression (fig. 22 D) qui peut être construite à partir des 6 à 8 premiers points ($r \geq - 0,992$). Calculé sur la totalité des points, on a $r \geq - 0,991$ pour 2 tubercules et $- 0,947 \leq r \leq - 0,989$ pour les 3 autres

- pour 3 tubercules l'ajustement n'est pas linéaire.

Donc 10 droites de régression linéaire sont obtenues avec un coefficient $r \geq - 0,99$, ce qui permet de considérer que pour 10 tubercules sur 15 l'ajustement de l'allongement au modèle de GOMPERTZ est bon.

b) Cultivar LOKPA

Les 13 plantes proviennent de six tubercules mères (A,B, C,D,F,G) appartenant à deux clones. La longueur finale du tubercule est comprise entre 22,6 cm et 39,2 cm. Neuf de ces plantes possèdent un seul tubercule avec : $\bar{L} = 35,3$ cm et $s = 2,8$

$$31,6 \text{ cm} \leq L_m \leq 39,2 \text{ cm}$$

La date t_0 (t zéro) du départ de la croissance correspond à l'observation du stade "éclatement". La durée de l'allongement du tubercule varie de 119 jours à 164 jours avec $\bar{D}_j = 138$ j et $s = 13$ pour les 9 plantes à tubercule unique ; la croissance en longueur cesse 12 jours en moyenne avant la siccité aérienne.

Le point d'inflexion se situe dans la partie médiane de la courbe. Au cours de la phase de ralentissement, pour 9 tubercules, l'allongement pendant Δt_j se maintient relativement constant puis s'affaiblit brusquement peu de temps avant le dessèchement des parties aériennes (fig. 23 A). Pour les quatre autres, la courbe a l'allure figurée en 23 B.

Les valeurs expérimentales transformées selon la relation de GOMPERTZ donnent les résultats suivants :

- les 8 à 13 premiers points s'alignent assez bien sur une droite de régression ($-0,992 \leq r \leq -0,999$) ; les 1, 2 ou 3 derniers points s'en écartent (fig. 23 A)

- calculé sur tous les points, 10 à 14 au total, le coefficient r est inférieur ou égal (1 tubercule) à $-0,99$ ($-0,965 \leq r \leq -0,99$)

La transformation des données selon le modèle logistique montre :

- pour 3 tubercules (unique) un assez bon ajustement linéaire ($0,992 \leq r \leq 0,998$) (fig. 23 C)

- pour les 10 restants, l'ajustement de tous les points n'est pas linéaire ($0,958 \leq r \leq 0,99$) ; pour 7 d'entre eux, $|r|$ est supérieur à celui calculé sur les valeurs transformées selon la relation de GOMPERTZ.

En résumé, on peut considérer que pour 3 tubercules sur 13 l'ajustement de la croissance en longueur au modèle logistique est bon. Pour les autres, on peut estimer que l'allongement du tubercule suit le modèle de GOMPERTZ pendant les trois premiers mois et demi de la tubérisation et qu'il s'en écarte nettement au cours des derniers 45 jours en raison d'un non ralentissement accentué de l'allongement ; cependant l'ajustement au modèle de GOMPERTZ ne peut pas être retenu comme bon ($r \leq 0,99$).

c) Cultivar GNAN

Les 11 plantes proviennent de trois tubercules mères (A,B,C) appartenant chacun à trois clones. La longueur finale du tubercule est comprise entre 27,8 cm et 39,7 cm à une exception (21,8 cm pour B2), avec $\bar{L} = 31,8$ cm et $s = 4,6$. Six plantes, rappelons-le, ont manifesté un faible développement aérien.

La date t_0 du départ de la croissance correspond à l'observation du stade "éclatement", ou prolifération pour 2 tubercules.

La durée de l'allongement se situe entre 112 jours et 160 jours avec $\overline{D_j} = 139$ jours et $s = 16$. L'allongement s'arrête de 0 à 18 jours avant le dessèchement des parties aériennes.

Pour ce cultivar, chaque courbe se décompose en une phase d'allongement faible durant les 40 à 60 premiers jours après l'éclatement, suivie d'une durée de deux à trois mois d'élongation rapide ; cette dernière s'atténue soudainement (fig. 24 C, 6 tubercules sur 11) ou non (fig. 24 A). C'est en effet de la mi-août à la mi-octobre que l'on observe, chez ce cultivar semi-précoce, un développement rapide du tubercule, par opposition à celui qui débute en juillet chez les cultivars précoces SP DOUCE et LOKPA.

Le point d'inflexion se localise dans la partie médiane de la courbe.

La transformation des valeurs expérimentales selon les deux modèles testés donne les résultats suivants :

- Pour les 5 tubercules appartenant aux plantes à fort développement aérien, le coefficient de corrélation de la régression linéaire, calculé sur tous les points (10 à 13), correspondant à la loi logistique ($0,988 \leq r \leq 0,995$) est supérieur à celui correspondant au modèle de GOMPERTZ ($-0,951 \leq r \leq -0,991$). La figure 24 B rend compte de ces deux transformations. Pour 4 tubercules, r (logistique) est $\geq 0,99$.

- Pour les 6 tubercules appartenant aux plantes à faible développement aérien, la ligne de régression correspondant à la transformation selon le modèle de GOMPERTZ comporte deux cassures. Pour 3 tubercules, le coefficient de corrélation de la régression linéaire correspondant au modèle logistique est $\geq 0,99$.

En résumé, pour 7 tubercules sur 11, l'ajustement de la croissance au modèle logistique peut être considéré comme bon.

On remarque que pour 5 tubercules sur 11, la phase rapide de l'allongement est quasi linéaire (fig. 24 C) : r , calculé sur les 6 à 8 points L_j de cette phase est $\geq 0,996$; l'allongement moyen journalier se situe entre 0,40 et 0,49 cm/j.

d) Cultivar KRENGLE

Les 27 plantes sont issues de tubercules mères de même provenance. La longueur finale du tubercule est comprise entre 14,2 cm et 30,4 cm avec $\bar{L} = 19,9$ cm et $s = 4,3$.

La date d'apparition de la tubérisation correspond à l'observation d'une ébauche tubérisée haute de quelques mm (≤ 29 mm). La durée de l'allongement varie de 71 jours à 112 jours avec $\overline{Dj} = 88$ jours et $s = 14$. L'allongement cesse un mois avant la siccité aérienne (17 tubercules sur 27) ou bien se poursuit très faiblement -et dans la limite de nos observations- jusqu'à la fin du cycle.

Les courbes (fig. 25 A) révèlent que la presque totalité de la longueur du tubercule est acquise en l'espace de 1 mois et demi à 2 mois ; cette phase d'allongement rapide est suivie d'une brève phase de ralentissement. Le point d'inflexion se situe dans la partie médiane ou haute de la courbe.

La transformation des valeurs expérimentales selon la loi de GOMPERTZ conduit à un ajustement linéaire pour 2 tubercules ; pour les autres la ligne de régression comporte 1 ou 2 cassures.

Pour 14 tubercules, le coefficient de corrélation de la régression linéaire calculé sur tous les points expérimentaux transformés selon la loi logistique (5 à 7) est compris entre 0,99 et 0,999 (fig. 25 B) ; pour les restants, $r \leq 0,99$.

En résumé, l'ajustement au modèle logistique peut être considéré comme bon pour 14 tubercules soit pour la moitié des effectifs.

e) Cultivars SEPELO et ZREZROU

La longueur finale du tubercule des trois plantes du cultivar SEPELO et de la plante du cultivar ZREZROU est comprise entre 42,9 cm et 51,7 cm. L'allongement depuis l'éclatement dure quatre mois. Le point d'inflexion de la courbe est médian.

L'ajustement de l'allongement du tubercule au modèle logistique peut être considéré comme bon pour 2 tubercules (plante A du cultivar SEPELO (fig. 26 B) et plante du cv ZREZROU) : r calculé sur tous les points, 7 à 9, est $\geq 0,992$. Pour les deux autres, $|r|$ est $\leq 0,99$ lorsque la régression correspond à une transformation selon les deux modèles testés.

f) Remarque : Allongement optimal pendant Δt_j

La longueur acquise pendant l'intervalle de temps Δt_j , séparant deux observations et pris immédiatement avant le point d'inflexion, est voisine entre tubercules d'un cultivar (tableau III). ΔL_j est plus élevé pour les cultivars SP DOUCE et SEPELO : de l'ordre de 9 cm pendant Δt 11 à 13 j, contre 5 à 6 cm pendant Δt 10 à 14 j pour les cultivars LOKPA, GNAN et KRENGLE.

3.3.2. Résumé et interprétation

Les résultats exposés ci-dessus permettent de considérer que, dans les conditions expérimentales utilisées, la croissance en longueur du tubercule :

- suit assez bien le modèle de GOMPERTZ pour les
2/3 des tubercules du cultivar SP DOUCE ;
- s'apparente assez bien à la loi logistique pour :

le 1/4 des tubercules du cultivar LOKPA			
les 2/3	"	"	GNAN
la 1/2	"	"	KRENGLE
le 1/3	"	"	SEPELO
le tubercule		"	ZREZROU

Pour les autres tubercules (40 %), l'ajustement des données à ces deux modèles classiques de la croissance n'est pas bon.

a) Le modèle de GOMPERTZ est défini par l'hypothèse suivante : le taux de croissance μ_j ($\mu_j = dL/Ljdt$) décroît exponentiellement en fonction du temps (cf LIORET, 1974). On suppose que le taux de croissance est proportionnel à la quantité d'un facteur positif lequel décroît exponentiellement en fonction du temps, ou d'un facteur négatif qui augmenterait exponentiellement.

On pose $\mu_j = \mu_0 e^{-kt_j}$

μ_0 est le taux de croissance au temps $t_0 = 0$

k est le taux de décroissance de μ_j

La relation s'écrit :

$$\text{Log Log } \frac{L_m}{L_j} = \text{Log } \frac{\mu_0}{k} - k t_j$$

La pente de la droite de la régression linéaire est égale à $-k$ et l'ordonnée à l'origine est égale à $\text{Log } (\mu_0/k)$.

Selon la loi de GOMPERTZ, la dimension finale L_m est définie à partir de la taille initiale L_0 par la relation :

$$L_m = L_0 e^{\frac{\mu_0}{k}} \quad \text{ou} \quad \text{Log } \frac{L_m}{L_0} = \frac{\mu_0}{k}$$

Pour le cultivar SP DOUCE, la longueur finale des tubercules (dont l'allongement suit le modèle de GOMPERTZ) est assez voisine (de 35,5 à 46,5 cm); la date t_0 expérimentale correspond à l'observation d'une ébauche tubérisée donc la longueur L_0 expérimentale est variable. Si arbitrairement on suppose que la longueur initiale L_0 au temps théorique t_0 est identique pour tous les tubercules, alors le rapport $\text{Log } \frac{L_m}{L_0} = \frac{\mu_0}{k}$ est quasi identique puisque L_m est peu variable. L'interprétation proposée par LIORET est la suivante. La dimension finale constante serait déterminée par un facteur interne, présent à une dose initiale donnée, et dont l'épuisement est exponentiel. Ce facteur interne serait représenté par le paramètre $\frac{\mu_0}{k}$. Ce paramètre, d'après les calculs, est quasi identique pour les tubercules. On pourrait le considérer comme une caractéristique du clone (dans les conditions utilisées), ce qui laisserait supposer qu'un déterminisme génétique impose la longueur finale. En d'autres termes, le facteur limitant de l'allongement serait interne, génétique.

b) Le modèle dit logistique est basé sur l'hypothèse selon laquelle la croissance s'arrête du fait de l'épuisement d'un facteur positif (ou bien production d'un facteur négatif), cet épuisement étant proportionnel à la vitesse de croissance.

On pose
$$\frac{dL}{dt} = \rho k L_j (L_m - L_j)$$

qui, après intégration, donne

$$\text{Log } \frac{L_j (L_m - L_0)}{L_0 (L_m - L_j)} = \rho k L_m t_j$$

Les valeurs L_0 et t_0 correspondent à celles données par la première mesure (L_1, t_1).

On peut supposer que les facteurs limitants de l'allongement du tubercule (au-delà de la phase d'initiation) résident dans la répartition entre les centres en croissance de la plante, des influences stimulatrices (trophiques et autres) issues des parties aériennes, du fragment mère, du système racinaire.

c) Interprétation

Il est plus logique d'admettre que la croissance du tubercule est reliée de façon complexe à la croissance des parties aériennes, les deux étant conditionnées et peut-être pas forcément dans la même mesure par des facteurs endogènes et externes. Le tubercule dépend trophiquement des parties aériennes. Mais les rapports ne sont pas simples. Le tubercule n'est pas un organe passif ; il est lui-même dépendant de divers facteurs, lesquels sont :

1°) Des facteurs endogènes

a) le génome

Des résultats appuient ce point. Les dimensions finales du tubercule et l'allongement (pendant Δt_j) avant le point d'inflexion sont assez proches entre individus d'un cultivar et peuvent être significativement différents entre cultivars. Les courbes de croissance en longueur révèlent des tendances génotypiques.

b) Les facteurs, trophiques et autres, provenant des parties aériennes

Les relations sont établies au chapitre suivant. Deux faits sont à souligner :

- La durée de l'allongement du tubercule apparaît directement liée au cycle aérien ou non. Le ralentissement extrême s'exprime au moment de la sénescence (cultivar LOKPA : l'allongement ne s'ajuste pas à un modèle classique de croissance) ou nettement avant (cultivars SP DOUCE et KRENGLE notamment). En d'autres termes, l'inhibition de l'allongement semble parfois d'origine non trophique. Est-ce un état profond de dormance du tubercule plus vite atteint ? Laquelle des deux potentialités (prolifération et élongation cellulaires) du territoire subapical est préférentiellement inhibée ?

- Certaines courbes s'interprètent mieux si l'on considère la croissance aérienne correspondante. Ainsi l'allongement à phase quasi linéaire du tubercule de quelques plantes (cultivar GNAN) est associé à une croissance aérienne plus faible de tracé atypique : une tubérisation initiale lente semble compensée par un allongement rapide et dont l'intensité atteint celle observée chez les plantes à fort développement aérien.

c) Les facteurs provenant du tubercule mère

Dans deux cas les dimensions finales du tubercule (cultivar SP DOUCE) ou du système aérien (cultivar GNAN), moins importantes, semblent provenir du tubercule mère.

2°) Des facteurs externes

a) Le biotope

Le cultivar KRENGLE se distingue par un développement aérien faible et de longue durée par opposition à la croissance du tubercule marquée par une phase brève d'allongement rapide. On peut penser que les conditions écologiques de Basse Côte-d'Ivoire ne conviennent pas à la culture de cette variété qualifiée de tardive ou semi-précoce : en multiplication à Bouaké, plus au Nord, la taille maximale atteinte par le tubercule se situe entre 34 cm (en 1969) et 43 cm, contre 23 cm (en 1969) à Adiopodoumé (Rapports IRAT 1969, 1970, 1972), cette dernière valeur étant semblable à celle obtenue en culture en bacs. Génotypiquement, ce cultivar est cependant caractérisé par un faible développement aérien (mêmes Rapports IRAT).

b) Les conditions de culture

La croissance essentiellement ralentie du tubercule du cultivar SP DOUCE ne serait-elle pas liée à la culture en bacs ? Des observations portant sur des plantes cultivées au champ, la même année à la même période, indiquent, fin septembre et à la récolte, des dimensions voisines ou peu supérieures à celles observées en bacs : la phase de ralentissement est très prononcée.

Cependant la répartition de la longueur finale de 127 tubercules récoltés l'année précédente au champ (5 clones, 11 tubercules mères) montre des potentialités d'allongement nettement supérieures (fig. 27 A). La figure 27 C rend compte de la variabilité de ce paramètre pour 13 plantes appartenant à un tubercule mère.

Aussi il convient de souligner que les longueurs obtenues expérimentalement ne peuvent pas être considérées comme représentant "la potentialité optimale" d'allongement du tubercule ; nous savons qu'elles correspondent à des dimensions fréquemment observées au champ à Adiopodoumé, à l'E.N.S.A. d'Abidjan (TOURE B., 1974, 1978, 1982) ou à Bouaké (Rapports IRAT).

3.4. CROISSANCE EN EPAISSEUR

Rappel de la méthode

Pour suivre la croissance en épaisseur d'un tubercule, le critère utilisé est la dimension des diamètres, marqués à partir du lieu "d'éclatement" du pré-tubercule par des traits au vernis noir distants de 2 cm, que l'on mesure généralement tous les 6 à 14 jours. Les données sont inscrites sur un dessin copié autant que se peut à l'échelle 1 pour la partie apicale. Sont également mesurés, sauf chez les tubercules du cultivar KRENGLÉ, les diamètres aux niveaux de l'apex et des longueurs de tubercule précédemment enregistrées lorsque celles-ci s'éloignent de plus de 5 mm d'une marque colorée.

Pour tous les cultivars sauf SP DOUCE, la dernière marque est effectuée en deçà des 20 mm comptés à partir de l'apex ; à cette distance du sommet, elle se retrouve à son emplacement d'origine à l'observation suivante. Chez le cultivar SP DOUCE, des repères, tracés près ou à 5, 10, 15 mm de l'extrémité apicale, subissent des déplacements, des distorsions ou bien réapparaissent, ou non, sous forme de taches dispersées. La zone d'allongement est localisée dans les 2 cm apicaux ; seules des techniques et observations plus fines, mises au point pour l'étude de l'allongement des racines (SACHS, 1870; ERICKSON et GODDARD, 1951, dans WHALEY, 1961) permettraient de connaître l'évolution initiale d'un diamètre.

Présentation des résultats

Les courbes de croissance des diamètres marqués présentent, en ordonnée au point de départ, des dimensions très variables (exemple: fig. 28 A).

Aussi, pour comparer l'épaississement dans le temps en différents niveaux des tubercules, on trace les courbes d'accroissement diamétral à partir d'un point zéro défini comme étant l'extrémité apicale du tubercule. Au cours du cycle, ce point 0 est obtenu à chaque observation : on pose $t_0 = 0$, $E_0 = 0$, l'épaississement est donné par les mesures périodiques du diamètre dont la position, c'est à dire la distance par rapport au pré-tubercule, correspond à la longueur du tubercule notée le jour où $t_0 = 0$, $E_0 = 0$. Au total, 443 accroissements diamétraux sont ainsi suivis :

Cultivars	Nombre de tubercules*	Nombre d'accroissements diamétraux:	
		tubercule	total
SEPELO	3	8	22
SP DOUCE	15	7 à 9	109
LOKPA	9	11 à 12	96
GNAN	11	8 à 10	94
KRENCLE	25	4 à 6	115
ZREZROU	1	7	7

* unique par pied et dont l'allongement a été analysé

Deux remarques s'imposent :

E_0 ne peut pas être inférieur à la taille du méristème apical.

La partie de la courbe dans l'intervalle (t_0 , t 1ère observation) n'exprime pas la croissance initiale du diamètre mesuré (au temps t_0 , ce dernier est placé dans la zone d'allongement), mais l'accroissement diamétral initial dans un plan horizontal tangent au sommet du tubercule au temps t_0 ; dans le texte, on emploie le symbole $\Delta E_0 12 \pm 4$, ou $\Delta E_0 11-16$ pour certaines comparaisons (le plus souvent, les observations sont faites tous les 11 à 14 jours).

3.4.1. Caractéristiques de l'épaississement diamétral

3.4.1.1. *Analyse*

L'étude comparée, sur un même tubercule puis intra -et intercultivars, de l'accroissement des "diamètres" considérées individuellement, révèle des caractéristiques constantes et généralisables de la croissance en épaisseur.

a) Diamètres marqués

L'examen des courbes (fig. 28 A) montre que :

- tout diamètre repéré lors d'une observation parvient à sa dimension quasi définitive dès l'observation suivante ;

- la dimension alors atteinte varie peu d'un diamètre à l'autre, pour un tubercule donné pendant une période du cycle ;

- la croissance des diamètres se caractérise, si l'on se réfère aux diamètres originellement les plus étroits, par une phase de croissance rapide suivie d'une phase ralentie jusqu'en fin de cycle ou non. En raison du nombre restreint de points expérimentaux et de la méconnaissance des coordonnées de l'initiation, l'étude mathématique de cette croissance n'est pas possible ; en effet, la transformation des données l'apparente aussi bien à une loi exponentielle $e_j = E_M (1 - e^{-\gamma t})$ qu'à un modèle logistique ou de GOMPertz.

b) Accroissement dans un plan horizontal tangent au sommet du tubercule

-1- Epaississement initial

Un exemple : la figure 28 B rend compte de l'épaississement au cours du cycle en 8 niveaux d'un tubercule. Pour cinq niveaux répartis sur une distance comprise entre 10 et 44 cm du prétubercule, l'épaisseur acquise entre t_0 et l'observation suivante, c'est à dire dans un intervalle de 13 ou 14 jours, représente de 83 % à 91 % du diamètre final. Ce dernier mesure 10 à 11,9 cm, l'épaisseur au 13ème jour de croissance étant de 8,8 à 10 cm. Les courbes d'épaississement des autres tubercules

sont comparables : en moyenne pour ce cultivar SEPELO, 13 jours après t_0 , l'accroissement diamétral parvient à 85 % de sa valeur terminale.

En règle générale, quels que soient le cultivar, la date de t_0 et le niveau du tubercule, l'épaisseur acquise $12 j \pm 4$ après t_0 représente, en moyenne par cultivar, de 71 à 85 % de la dimension finale (tableau IV).

Les exceptions à cette règle sont les suivantes :

- les niveaux les plus proches du prétubercule peuvent atteindre cette proportion de l'épaisseur finale soit plus rapidement (cv SP DOUCE), soit plus lentement (cv GNAN dont la croissance en longueur du tubercule est aussi relativement faible durant les 40 à 60 premiers jours de tubérisation) ;

- des niveaux distaux (cultivar SP DOUCE, fig. 28 C) ont atteint cette proportion plus tardivement, en raison d'une reprise de l'épaississement consécutive au ralentissement extrême de l'allongement bien avant la fin du cycle ;

- quelques niveaux médians (cultivar LOKPA, fig. 28 D) ne parviennent qu'à une proportion de 60 % lors d'un ralentissement passager de la tubérisation observé fin août.

-2- Phase ralentie

En moyenne, l'épaississement atteint 90 % de sa dimension finale : $21 j \pm 4$ après t_0 et 94 % à 97 % au bout d'un mois. Le pourcentage moins élevé (87 %) consigné chez le cultivar SP DOUCE correspond à une reprise de l'épaississement en septembre (tableau IV).

-3- Durée (tableau IV)

Un mois après t_0 , l'épaississement se poursuit selon quatre possibilités :

- il cesse, aux niveaux proximaux ;
- il s'arrête puis reprend au moment où l'allongement du tubercule se ralentit : épaississement de la moitié supérieure des tubercules du cultivar SP DOUCE. Les durées varient de 2 à 3 mois ;

T A B L E A U I V

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER L'EPAISSISSEMENT DU TUBERCULE DANS SA PARTIE CYLINDRIQUE.
CYCLES PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULE DEPOURVUS DE BOURGEONS.

Cultivars	Nombre tubercules	Nombre diamètres (1)	Epaississement initial		Epaisseur finale (cm)	Pourcentage de l'épaisseur finale atteint n jours après t ₀ (1)			Durée de l'accroissement des diamètres (j)	Maintien d'un $\Delta E_0 \pm 4$ constant au cours de la tubérisation (j)
			ΔE_0^{8-10} (cm)	ΔE_0^{11-16} (cm)		12j \pm 4	21j \pm 3	31j \pm 4		
SÉPELO	3	16		8,0 \pm 1,2	9,5 \pm 1,3	85 \pm 4		95 \pm 5	59 \pm 19	67 \pm 14
SP DOUCE	15	60	3,6 \pm 0,5	4,2 \pm 0,5	5,5 \pm 0,8	74 \pm 8	81 \pm 9	83 \pm 8	67 \pm 20	47 \pm 11
LOKPA	8	40	5,9 \pm 0,7	6,6 \pm 0,9	9,0 \pm 1,3	71 \pm 11	88 \pm 8	95 \pm 6	40 \pm 10	61 \pm 10
	1 ⁽²⁾	6		4,9 \pm 0,5	5,3 \pm 0,6					
GNAN	5	23	5,6 \pm 1,1	6,2 \pm 0,9	7,9 \pm 0,7	77 \pm 12	91 \pm 8	96 \pm 7	35 \pm 11	47 \pm 12
	6 ⁽²⁾	24	3,6 \pm 0,4	4,2 \pm 0,4	5,1 \pm 0,6					
KREGLÉ	21	57		5,4 \pm 0,7	6,2 \pm 0,8	85 \pm 9		96 \pm 4	40 \pm 19	41 \pm 8
	4 ⁽²⁾	9		4,0 \pm 0,8	5,0 \pm 0,7					
ZRÉZROU	1	3		7,1 \pm 0,5	8,2 \pm 0,6	86 \pm 3		92 \pm 1	44 \pm 9	40

(1) Diamètres dans les plans horizontaux tangents au sommet du tubercule (voir texte).

(2) Plantes à faible développement aérien.

- la croissance continue pendant 10 à 30 jours. Cette séquence est la plus fréquente. Les durées moyennes se situent entre 35 et 59 jours. On peut alors parler d'un gradient de l'acquisition de la taille définitive du tubercule (TROUSLOT, 1978, 1982) ;

- la phase ralentie se maintient jusqu'à la fin du cycle : cas des niveaux distaux, ou non.

3.4.1.2. Conclusion

La croissance en épaisseur, à partir d'un point zéro situé dans un plan horizontal tangent au sommet du tubercule le jour d'une observation t_0 , se décompose en :

- un épaissement diamétral initial qui assure les 3/4 de la dimension définitive en 11 à 16 j (soit = 60 % du volume final)

- puis un élargissement faible et lent, qui porte cette proportion à 95 % après un mois. De durée variable, capable d'arrêt puis de reprise, il semble après un mois dépendre davantage des corrélations compensatoires entre allongement et épaissement.

3.4.1.3. Discussion

La croissance en épaisseur est assurée, en partie par le cambium, localisé à la périphérie du tubercule, qui fonctionne en donnant vers l'intérieur du parenchyme où se différencient des faisceaux vasculaires ; ces tissus secondaires s'ajoutent à l'hypertrophie des tissus mis en place par le méristème apical (SHARMA, 1974 ; LAWTON et LAWTON, 1969 ; QUEVA, 1894). La décomposition des courbes d'épaississement en deux phases est empirique ; elle soulève cependant un problème :

- ou bien le fonctionnement du cambium cesse, comme le pensent certains auteurs (LAWTON et LAWTON, 1969), pour des propriétés intrinsèques ou parce qu'il est corrélativement inhibé. La phase excessivement ralentie ou une reprise de l'épaississement pourrait correspondre à une hypertrophie des cellules accumulées ;

- ou bien l'accumulation des cellules et leur grandissement vont toujours de pair, comme cela est le cas pour la croissance en épaisseur des entre-noeuds tubérisés du Crosne du Japon chez lequel la multiplication et le grandissement des cellules médullaires ne sont pas dissociés (TORT, 1977). Le cambium aurait alors un fonctionnement très modulé, exacerbé pendant une phase initiale, puis lent, capable de s'arrêter et de reprendre, jusqu'à la fin du cycle.

3.4.2. Relations entre l'épaississement diamétral initial et la morphogenèse du tubercule, sa forme et son épaisseur à la récolte

3.4.2.1. *Résultats*

1°) En un niveau horizontal tangent au sommet du tubercule, le diamètre final est corrélé à l'épaississement initial $\Delta E_0^{12 \pm 4}$ ($0,82 < r < 0,98$, fig. 29), et non à la durée totale de la croissance. C'est le corollaire des caractéristiques de la croissance en épaisseur.

2°) Pour un tubercule donné, la valeur de $\Delta E_0^{11 - 16}$ demeure semblable pendant les mois au cours desquels le tubercule s'allonge des 3/4 (cultivars SEPELO, SP DOUCE, KRENGLE) ou des 2/3 de sa dimension terminale. Nous avons vu dans l'exemple de la figure 28 B un ΔE_0^{13} variant de 8,8 à 10 cm pour tout accroissement diamétral positionné entre 10 et 40 cm. A la récolte, ce tubercule, long de 48,8cm est cylindrique. La régularité de son épaisseur (diamètre moyen = $10,8 \text{ cm} \pm 0,5$) est due à un épaississement initial constant pendant 2 mois. On constate :

- en général, un épaississement initial et total moindres aux niveaux distaux et parfois proximaux ;

- des irrégularités dans la morphologie du tubercule non liées à l'épaississement initial. Ainsi la partie distale, plus renflée, du tubercule pris pour exemple (fig. 28 B) fait suite à un ralentissement de l'allongement associé à l'aplatissement de l'apex : c'est l'épaississement pendant la phase ralentie qui est stimulé, et non ΔE_0^{13}

3°) Entre tubercules d'un cultivar, mais au-delà d'un certain seuil de la somme des longueurs finales des axes aériens (20 m pour 4 cultivars, 8 m pour KRENGLE), les valeurs de ΔE_0^{11-16} et de l'épaisseur finale des accroissements médians sont assez voisines (coefficient de variation $\leq 16\%$). Des valeurs moins élevées s'observent chaque fois que le tubercule se développe chez les plantes à plus faible développement aérien (tableau IV).

4°) Entre cultivars (et au-delà du seuil précité), à l'opposé, les moyennes des ΔE_0^{11-16} des diamètres médians peuvent être significativement différentes.

Test de KEULS - Comparaison des moyennes de ΔE_0^{11-16} exprimé en cm

SP DOUCE	KRENGLE	GNAN	LOKPA	SEPELO
4,2	5,4	6,2	6,6	8,0

Rappelons que seul le cultivar KRENGLE possède un système des axes aériens significativement moins long.

3.4.2.2. Conclusions

La forme cylindrique du tubercule apparaît liée à une régulation endogène des mécanismes de l'épaississement, se traduisant par les 2 faits suivants :

- L'épaisseur finale en un niveau du tubercule est corrélée à l'épaississement initial et non à la durée totale de la croissance.

- La valeur de l'épaississement initial ΔE_0^{11-16} diffère peu pendant les mois au cours desquels le tubercule s'allonge de la moitié ou des 3/4 de sa dimension terminale : cette partie est cylindrique.

Tout accroissement diamétral semble disposer d'une capacité limitée d'épaississement initial ΔE_0^{11-16} fonction, apparemment, du génome. Nous proposons le principe d'une caractéristique génotypique représentée par la valeur de l'épaississement initial. En effet :

- celle-ci est proche entre tubercules d'un cultivar (pour une longueur du système aérien non limitante) pendant 1 à 2 mois du cycle ;

- les 4 cultivars SEPELO, SP DOUCE, LOKPA et GNAN présentent des longueurs finales du système des axes aériens non significativement différentes, mais l'épaississement initial pour 2 d'entre eux est significativement inférieur (SP DOUCE) ou supérieur (SEPELO) aux valeurs correspondantes des 2 autres.

Nous sommes partis de l'observation que tout diamètre dispose de 11 à 16 j pour atteindre les 3/4 de sa dimension définitive, ce qui sous-entend que leur vitesse d'épaississement au cours du temps suit une évolution comparable. Nous venons de voir qu'au-delà d'un seuil " trophique " l'épaisseur atteinte du fait de cette phase dépendait apparemment du génome. Le dernier point que nous examinerons avant de formuler une interprétation est celui du rapport entre l'allongement et l'épaississement au cours du cycle.

3.4.3. Relations entre l'allongement et l'épaississement du tubercule

Elles sont établies par la comparaison de l'allongement ΔL_j par rapport à l'épaississement initial ΔE_j pendant un intervalle de temps Δt_j séparant deux observations. Quand on juxtapose sur un graphique les histogrammes correspondants, on voit les $\Delta E_0^{12 \pm 4}$ atteindre un palier et s'y maintenir durant 1 à 2 mois, par opposition aux allongements plus fluctuants (fig. 30 A et C). Les constantes de l'épaississement initial semblent non dépendantes des variations d'allongement. Ceci n'apparaît pas clairement sur tous les graphiques (fig. 30 B) en raison des faibles différences de ΔL ou d'intervalles de temps inégaux.

Cette non dépendance apparente est confirmée par les faits suivants :

- des tubercules de longueurs voisines, à allongements pendant Δt_j voisins, ont des épaississements initiaux et des diamètres différents (cultivars LOKPA et GNAN).

- 127 tubercules (SP DOUCE) récoltés au champ ont des longueurs très variables et des diamètres dominants voisins (fig. 27 B, 27 C).

Les rapports $\Delta L_j / \Delta E_j$ révèlent cependant trois comportements :

- l'allongement du tubercule du cultivar SP DOUCE est plus grand (75 % des cas) que son épaissement diamétral (fig. 30 C) ;

- à l'inverse, c'est l'épaississement qui prédomine chez les cultivars LOKPA et GNAN (fig. 30 B) ;

- les deux sont sensiblement égaux au niveau des cultivars SEPELO, KRENGLE, ZREZROU (fig. 30 A).

Les exemples ci-dessous rappellent les données statistiques et l'effet différentiel du cultivar sur les paramètres de la croissance du tubercule.

		Σ des L finales des axes aériens en m	L finale du tubercule en cm	ΔL_j en cm	ΔE_j en cm
SP DOUCE	B6	34,5	42,5	8,8 (11 j)	4,6 (11 j)
	C3	33,0	39,4	8,4 (11 j)	4,7 (11 j)
SEPELO	A	38,8	48,8	10,9 (13 j)	9,6 (13 j)
	B	35,8	42,9	7,4 (13 j)	8,1 (13 j)

Remarque

Allongement et épaissement sont les composantes de l'accroissement en volume. Afin de situer l'époque de la croissance rapide du tubercule, nous avons, pour un certain nombre de tubercules, dressé les courbes d'évolution de la surface des projections orthogonales du tubercule sur un plan vertical (la surface étant déterminée par pesée de la découpe). Nous donnons un exemple : la courbe (fig.31) suit d'assez près celle de la croissance en longueur de ce même tubercule (fig. 23 A). La vitesse plus élevée pendant les 2ème et 3ème mois de la tubérisation correspond à l'époque où l'on note des ΔL_j et ΔE_j optimaux ; on pourrait la situer au niveau de la phase III de l'évolution pondérale du tubercule de *D. alata* présentée par FERGUSON (1973).

En conclusion, épaissement et allongement ne sont pas liés par une relation simple. On observe deux situations extrêmes. Lorsque le tubercule possède tout son potentiel de croissance, les relations n'apparaissent pas directes ou bien elles se masquent l'une l'autre : l'épaississement est relativement constant, l'allongement est variable. A l'opposé, au début et au cours des derniers mois de la tubérisation, des relations de compétition s'installent. L'allongement pourrait être le phénomène dominant, mais ceci reste à prouver. Chez la pomme de terre (PLAISTED, 1957 ; NODA, 1958 ; MADEC et PERENNEC, 1962), le topinambour (COURDUROUX, 1964b, 1967), le Crosne du Japon (LAGARDE, 1972), la vitesse de croissance axiale a un rôle déterminant dans les corrélations entre l'allongement et l'épaississement des entre-noeuds lors de l'installation de la tubérisation ou de la levée de dormance. Corrélativement cependant, la croissance en épaisseur inhiberait l'allongement (COURDUROUX, 1967). Chez le Crosne, TORT (1977) montre que des corrélations de compétition entre les territoires en croissance s'établissent "quand le niveau métabolique des pousses est insuffisant pour l'expression de toutes les aptitudes."

3.4.4. Interprétation

Les assimilats transportés vers le tubercule pourraient être préférentiellement utilisés par le territoire morphogène de l'allongement. Les arguments sont : une relation apparemment non directe entre les variations de l'allongement et l'épaississement du tubercule pendant la phase optimale de sa croissance ; l'atteinte par cet organe d'une longueur aussi élevée chez les plantes à faible ou à fort développement aérien (cf fig. 32). Le cambium près de l'apex participe en 15 j à la mise en place des 3/4 du diamètre final. Si les apports trophiques sont en excès, l'épaississement initial est constant et le tubercule cylindrique à la récolte ; le supplément serait investi pendant l'épaississement ralenti. Lorsque le flux glucidique diminue, les relations de concurrence entre les croissances en longueur et en épaisseur sont perceptibles.

Nous avons suggéré le principe d'une caractéristique génotypique de l'épaississement. Ces résultats peuvent soit correspondre à une véritable tendance génétique (aptitude différente à l'accumulation

et à l'hypertrophie des cellules), soit traduire un phénomène de répartition des assimilats entre les territoires en croissance de la plante dans les conditions utilisées. En admettant que les corrélations au bénéfice du tubercule se fassent dans le même sens pour les cultivars utilisés, la caractéristique génotypique peut être le fait indirectement d'une capacité photosynthétique plus ou moins importante ou d'une variation dans le transport des assimilats (WARDLAW, 1976). A ce propos, on peut signaler une surface foliaire probablement plus importante pour le cultivar SEPELO (cf chapitre suivant).

De nombreux travaux, et nous pouvons citer ceux de WENT (1944, 1945, 1957) sur la tomate, ou de LAGARDE (1972) sur le Crosne du Japon, montrent que les optimums thermiques pour la croissance et le développement sont différents pour les parties aériennes et pour les parties souterraines ; ils changent avec les étapes du développement. Une influence des conditions de culture et de l'environnement n'est donc pas exclue. Cette remarque a déjà été formulée. En ce sens, nous avons des données pour le cultivar SP DOUCE. Sur 127 tubercules récoltés au champ, 101 ont un diamètre modal compris entre 6 et 7,5 cm (fig.27 B); expérimentalement, le diamètre moyen se situe entre $4,8 \pm 0,4$ et $6,9 \pm 0,6$ avec $\bar{D} = 5,8 \text{ cm} \pm 0,4$ pour 15 tubercules. Des plantes cultivées en bacs dans une serre vitrée (éclairage faible, température plus élevée qu'à l'extérieur sous abri) ont eu un développement aérien multiplié par 3 et une croissance du tubercule réduite d'autant, par rapport aux témoins cultivés en bacs sur champ.

En d'autres termes, dans les conditions utilisées, la valeur de l'épaississement initial n'est peut-être que la conséquence d'un fonctionnement cambial modulé dans le temps ; la différence variétale se ferait au niveau de la répartition des assimilats transférés entre les parties en croissance du tubercule.

3.5. RESUME ET CONCLUSIONS

Chez l'igname *Dioscorea* complexe *D. cayenensis-D. rotundata*, organogénèse et tubérisation ne sont pas chronologiquement séparés. Le tubercule naît dans la région péricyclique du pré-tubercule ; sa progression provoque l'éclatement de la couche externe de revêtement. La croissance est d'abord lente, isodiamétrique, puis l'allongement s'accélère ; le tubercule devient cylindro-conique. La morphogénèse est conditionnée par la simultanéité de :

- la croissance en longueur continue jusqu'à l'atteinte de la longueur finale

- la croissance en épaisseur immédiate des parties subapicales néoformées (le phénomène de l'allongement est localisé dans les 2 cm apicaux), laquelle est par contre modulée dans le temps et dans l'espace pour assurer une dimension quasi définitive.

a) Croissance en longueur: Les courbes sigmoïdes se décomposent en une phase de croissance accélérée jusqu'à l'atteinte du 1/3 ou de la $\frac{1}{2}$ de la longueur maximale, suivie d'une phase de croissance ralentie, l'allongement devenant extrêmement faible 2 mois avant la fin du cycle ou au moment de la sénescence. Dans 60 % des cas l'ajustement des courbes à un modèle classique de croissance (loi logistique, modèle de GOMPERTZ) peut être considéré comme bon. La cinétique de l'allongement varie avec l'individu ; les résultats montrent cependant des caractéristiques liées au cultivar, certaines au développement aérien. L'allongement peut être: rapide et de courte durée (cultivar KRENGLE), initialement très lent et faible (cultivar GNAN), très ralenti avant la sénescence (cultivar SP DOUCE), peu variable pendant la phase ralentie (cultivar LOKPA), initialement lent et faible puis quasi linéaire pour des plantes à faible développement aérien.

Le résultat final est cependant une longueur et un allongement ΔL_j avant le point d'inflexion assez proches pour la majorité des tubercules d'un cultivar, à condition que le tubercule soit unique et à croissance régulière. Les différences variétales se résument ainsi. Les 4 cultivars SP DOUCE, SEPELO, LOKPA et GNAN ont des longueurs finales du système aérien voisines. L'allongement ΔL_j (9 cm en 11-13 j) est plus

élevé chez les cultivars SP DOUCE et SEPELO aux tubercules significativement les plus longs, 40 à 48 cm en moyenne ; l'allongement dure 4 mois. ΔL_j (5 à 6 cm en $10 j \pm 2$) et la longueur finale moyenne, 32 à 36 cm, sont voisins pour les cultivars LOKPA et GNAN ; la durée de l'allongement est de 4 à 5 mois. La faible longueur, 20 cm en moyenne, des tubercules du cultivar KRENGLE (à faible et longue croissance aérienne) semble liée à une réduction de la durée de l'allongement, 3 mois, et non à une forte diminution de ΔL_j (6 cm en $14 \pm 1 j$).

b) Croissance en épaisseur. Partant d'un point zéro (sommet du tubercule), la croissance diamétrale se décompose (dans les limites de nos observations) en un épaississement initial qui assure en 11 à 16 jours les $\frac{3}{4}$ de la dimension définitive (soit 60 % environ du volume final), suivi d'un élargissement faible, lent, de durée variable, qui porte cette proportion à environ 95 % après un mois. Lorsqu'un certain niveau métabolique semble atteint, la valeur de l'épaississement initial demeure relativement constante, le tubercule sera cylindrique ; cette valeur est caractéristique du cultivar (dans les conditions utilisées et au-delà d'une certaine longueur du système aérien. Diamètre moyen \bar{D} et constante de l'épaississement initial ΔE_j forment une suite proportionnelle ; les valeurs extrêmes, $\bar{D} = 5,8 \text{ cm}$ et $\Delta E_j = 4,2 \text{ cm}$ (cultivar SP DOUCE), $\bar{D} = 9,5 \text{ cm}$ et $\Delta E_j = 8 \text{ cm}$ (cultivar SEPELO) appartiennent aux deux cultivars à tubercules longs.

c) Nous considérons que les dimensions linéaires du tubercule sont assez représentatives de la potentialité de croissance de cet organe. Cette dernière dépend des conditions de répartition, dans un milieu donné, de l'influence stimulatrice (trophique et autre) issue des parties aériennes, du fragment mère, du système racinaire, entre les territoires en croissance de la plante ; le tubercule lui-même peut jouer un rôle sur la croissance aérienne. Cette influence stimulatrice varie avec l'âge de la plante ; elle dépend du génome. Les résultats obtenus montrent essentiellement une identité des caractéristiques de la croissance en longueur et en épaisseur du tubercule, ce qui laisserait supposer une certaine similitude des processus de la régulation endogène de ces croissances. Certaines dimensions apparaîtraient de ce fait comme des caractéristiques génotypiques : un seul tubercule

est relié au système aérien. Nous avons proposé une interprétation selon laquelle la partie méristématique subapicale responsable de l'élongation pourrait être le territoire le moins affecté en cas de réduction de métabolites, mais aussi le plus dépendant des corrélations d'ordre non trophique. Le fait que l'allongement de certains tubercules s'ajuste au modèle de GOMPERTZ pourrait appuyer cette hypothèse. Le caractère apparemment plus passif du tubercule vis-à-vis de l'épaississement peut en réalité masquer des corrélations complexes entre les processus de l'allongement et de l'épaississement.

d) Le tubercule naît et croît tubérisé, comme le fait une racine tubérisée de Ficaire (COURDUROUX, 1966 ; METCALFE, 1938). Chez certaines espèces à tubercules pédicellés telles *Dioscorea trifida* (HENRY, 1967; DEGRAS et coll., 1977), *Dioscorea esculenta* (BURKILL, 1917 ; MIEGE, 1948), *Dioscorea preussii*, organogénèse et tubérisation sont deux phénomènes séparés dans le temps. DEGRAS, SANNER et VAUTOR (1980) pensent que "la phase de latence qui s'écoule entre l'initiation et le premier signe visuel de la tubérisation pourrait correspondre à l'allongement des axes tubérisifères sans dilatation zonale". Dans nos cultures, nous n'avons jamais observé de déphasage ni d'interruption passagère de la tubérisation comme chez une plante de *D. preussii* (pl. VIII, 3). C'est certainement en travaillant sur ces espèces que l'on pourrait enrichir les connaissances sur l'ontogénèse et le fonctionnement du territoire subapical du tubercule.

e) Sur le plan pratique, signalons qu'une forme irrégulière du tubercule peut provenir :

- d'une résistance du sol à la pénétration du tubercule (GUMBS et FERGUSON, 1975 ; FERGUSON et GUMBS, 1976 ; LYONGA, 1978 ; quelques tubercules probablement de la fig. 27 C) ;
- d'une prolifération atypique du pré-tubercule.

Une partie distale étroite, allongée, vulnérable donc à la récolte et pendant le stockage, s'observe lorsque l'allongement et un apex effilé persistent jusqu'à un stade avancé de la sénescence.

Déterminer, en vue d'une sélection pour la mécanisation, les potentialités optimales de croissance des tubercules d'un clone, multiplié dans un milieu donné à partir de fragments de masses sensiblement égales, nécessite un échantillonnage important et la préparation d'un sol profondément labouré. Rien n'est simple. Aux irrégularités de la levée (niveau de prélèvement du fragment, état physiologique du tubercule mère, taille du massif néoformé), du développement aérien (parfois viroses masquées), de la prolifération au niveau du prétubercule (plusieurs tubercules par pied, tubercule lobé), s'ajoute le fait que certains tubercules s'arrêtent plus ou moins tôt de s'allonger.

CHAPITRE IV

RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DES PARTIES AÉRIENNES ET DU TUBERCULE

Les résultats exposés dans les chapitres précédents nous ont permis de conclure à l'existence :

- D'une croissance essentiellement linéaire de l'ensemble des axes caulinaires aériens. Les paramètres importants de cette croissance, à savoir la longueur finale du système des axes aériens, la durée et la vitesse de la croissance linéaire, sont voisins pour 4 cultivars sur 5. Le paramètre "somme des longueurs des axes aériens" est considéré comme représentant la potentialité de la croissance aérienne.

- D'un allongement accéléré puis ralenti du tubercule et d'une croissance en épaisseur marquée par un épaissement diamétral initial rapide (les $\frac{3}{4}$ du diamètre définitif soit 60 % du volume sont atteints en 11 à 16 j) suivi d'un élargissement très ralenti de durée variable. Les dimensions finales du tubercule et la durée de sa croissance sont voisines pour la majorité des plantes d'un cultivar, à condition que ce tubercule soit unique par plante et à courbe d'allongement régulière. Les paramètres "longueur et diamètres" de ce dernier sont considérés comme assez représentatifs de la potentialité de la croissance du tubercule ou, en d'autres termes, de la potentialité de la croissance tubérisée d'un individu.

Il importe donc de définir si ces productions finales voisines sont liées à un modèle corrélatif comparable des croissances. Dans la plante existe un pool de substances trophiques, de régulateurs de la croissance... Initialement le fournisseur peut être le fragment mère, puis s'ajoute l'ensemble pré-tubercule-système racinaire, enfin les parties aériennes. Les récepteurs sont les zones en croissance des parties aériennes et de l'ensemble pré-tubercule-système racinaire-tubercule en formation. Des concurrences s'établissent entre ces territoires en développement, le tubercule devenant le récepteur souterrain dominant.

La deuxième rhizogenèse et la prolifération au niveau du prétubercule cessent dès les stades ébauche tubérisée ou tubercule globuleux ; les nouvelles racines de premier ordre naissent sur les parties néoformées du tubercule. Dans le tubercule, il y a probablement compétition entre la zone d'accroissement sub-apical d'une part et l'ensemble des territoires assurant l'épaississement d'autre part (cambium, cellules en phase de croissance radiale).

Dans ce chapitre, pour chaque individu on met en relation les variations de la somme des longueurs des axes aériens avec :

- les aspects quantitatifs de l'allongement et de l'épaississement du tubercule ;
- les aspects temporels de la croissance du tubercule.

Remarque. Les mesures des axes caulinaires reflètent approximativement le potentiel trophique. Nous considérons pour les raisons suivantes que la somme des longueurs finales des axes caulinaires est représentative du développement foliaire pour un cultivar donné.

1°) -Le nombre total de feuilles est fortement corrélé à la somme des longueurs finales des axes caulinaires pour les cultivars LOKPA, SEPELO, KRENGLE, r étant supérieur à 0,9 ; il l'est plus faiblement ($0,73 < r < 0,83$) au niveau des deux cultivars mâles GNAN et SP DOUCE où un nombre élevé d'axes florifères de 1er et de 2ème ordre apparaissant vers la fin de la phase linéaire de croissance portent des feuilles très petites que nous n'avons pas comptées (fig. 33).

2°) - Pour des sommes des longueurs finales des axes caulinaires et des durées de croissance voisines, le nombre final de feuilles varie avec le cultivar (fig. 33, tableau II).

3°) -La dimension des feuilles varie en fonction de l'axe qui les porte (les feuilles de l'axe principal sont plus grandes), de l'époque de leur apparition (modification et réduction progressives de la forme et de la taille avant la fin de la phase linéaire), du cultivar (tableau VI). Le classement des cultivars, établi ci-après selon des paramètres du développement foliaire et caulinare, semble indiquer une potentialité de surface foliaire plus importante pour le cultivar SEPELO.

Dimensions des feuilles de l'axe principal en cm (a): longueur du limbe	LOKPA ≈	SEPELO >	SP DOUCE >	GNAN >	KRENGLE
	15,3 _{-1,4}	13,2 _{-0,4}	12,3 _{-0,7}	13,1 _{-2,6}	10,3 _{-0,5}
largeur du limbe	10,0 _{-0,7}	10,7 _{-0,8}	8,6 _{-0,5}	6,5 _{-0,7}	6,2 _{-0,4}
Plastochrone ap- parent en feuille par jour (a)	1,02 _{-0,06}	1,31 _{-0,15}	1,66 _{-0,07}	1,19 _{-0,17}	

Nombre de feuil- les pour Σ lon- gueurs finales des axes cauli- naires égal à 30 m (b)	KRENGLE >	GNAN >	SEPELO >	SP DOUCE >	LOKPA
	1030 (hypothétique)	961	907	685	628
Longueur des entre-noeuds en cm (c): axe principal	10,9 _{-1,5}	10,6 _{-1,1}	13,3 _{-1,5}	13,9 _{-2,2}	19,0 _{-1,6}
axes latéraux	7,5 _{-0,8}	8,6 _{-1,3}	10,6 _{-1,2}	10,2 _{-1,1}	12,7 _{-2,3}

(a) Moyennes tirées du tableau VI

(b) Nombres tirés de la figure 33

(c) Calcul des moyennes : 3 individus par cultivar ; entre-noeuds, numérotés 16 à 30 compris, de la portion médiane de l'axe principal à phyllotaxie opposée décussée ; entre-noeuds numérotés 5 à ≤ 10 de la portion volubile de ≤ 12 axes latéraux médians

4.1. RELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS FINALES

Les diagrammes (fig. 32) montrent :

- une corrélation linéaire non significative mais à tendance positive ou négative pour 3 cultivars sur 5, entre la longueur du tubercule et la somme des longueurs finales des axes aériens ;
- une corrélation linéaire positive entre le diamètre moyen (partie cylindrique), la masse du(es) tubercule(s), et la somme des longueurs finales des axes aériens, essentiellement pour les plantes du cultivar GNAN dont 6 sont à faible développement aérien.

4.2. SITUATION DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION PAR RAPPORT A DES REPERES PHENOLOGIQUES

Dans ce paragraphe, nous désirons situer avec précision le premier signe visible de la tubérisation, caractérisé par "l'éclatement" (phénomène défini au chapitre III.1) par rapport à des repères phénologiques les plus nets possible.

"L'éclatement" a été repéré chez 39 plantes. A titre d'exemple, sa situation apparaît clairement sur la figure 34 : il correspond au point de départ de la courbe de croissance du tubercule.

Pour les cultivars SP DOUCE et KRENGLE, la date de l'initiation correspond à l'observation d'une ébauche tubérisée haute de 0,1 à 2 cm.

"L'éclatement" intervient à un moment précis du cycle, déterminable sur le terrain à partir de 4 repères phénologiques.

1er repère : à partir de la date de fragmentation-plantation (tableau V)

La durée comprise entre la fragmentation-plantation et le stade "éclatement", égale de 46 j à 123 j, est pratiquement proportionnelle à la durée de la levée, à deux exceptions près (fig. 35).

TABLEAU V

- SITUATION DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE PAR RAPPORT AU DEVELOPPEMENT AERIEN AU COURS DU CYCLE PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULES DEPOURVUS DE BOURGEONS

Cultivars	Nombre plantés total tubercule unique analysé		INITIATION VISUELLE Eclatement ou ébauche tubérisée				EPAISSISSEMENT INITIAL CONSTANT		
			Après la :		Relation avec le nombre de feuilles de l'axe principal		DEBUT		Arrêt avant le dessèche- ment (j)
			plantation (j)	levée (j)	apparues	adultes	après l'éclatement (j)	avant l'arrêt de la crois- sance linéaire aérienne (j)	
LOKPA	19	9	60 ± 8	26±3	34 ^(a) ±2	17±1	35 ± 6	8 ± 9	58 ± 12
GHAN	16	11	72 ^(b) ± 6	27±4	40 ^(b) ±6	20 ^(b) ±4	42 ± 7	3 ± 12	56 ± 9
SP DOUCE	15	15	73 ± 4	37±4				0 ± 8	77 ± 15
KRENGLÉ	28	25	93 ± 8	48 ± 8				24 ± 8	48 ± 10
SEPELO	3	3	82 ± 2	24 ± 2	45 à 50 ^(c)	16 à 18	39 à 53	3 à 8 après	28 à 42
ZREZROU	1	1	77	32	43	19	32	19	54

Cultivars	Nombre plantes total tubercule unique analysé		ALLONGEMENT					
			Rapide		Atteint pendant la crois- sance aérien- ne ralentie (en % Lm)	Point d'inflexion		Ralenti- sément extrême avant le des- sèche- ment (j)
			après l'écla- tement (j)	avant l'arrêt de la crois- sance aérien- ne linéaire (j)		après l'éclatement (j)	après l'arrêt de la croissance aérienne linéaire (j)	
LOKPA	19	9	22 ± 6	21 ± 6	23 à 39 ± 12	60 ± 8	16 ± 9	30 ± 7
GHAN	16	11	37 ± 7	5 ± 10	20 à 28 ± 10	65 ± 10	21 ± 9	36 ± 9
SP DOUCE	15	15		11 ± 6	21 à 34 ± 7		16 ± 11	60 ± 13
KRENGLÉ	28	25		20 ± 9	30 à 66 ± 16		27 ± 13	48 ± 10
SEPELO	3	3	22 à 39	6 à 13	8 à 42	40 à 79	3 à 34	28
ZREZROU	1	1	32	19	48 à 69	60	8	28

(a) Moyenne sur 14 plantes.

(b) Moyenne calculée sur 11 à 15 plantes pour les raisons suivantes : levée tardive (2 plantes),

initiation précoce (1 plante), repère foliaire corrélé au stade prolifération, axe principal coupé.

(c) Initiation précoce pour une plante.

A partir de la date de plantation, à la mi-avril, il est possible d'obtenir une estimation fréquentielle des dates de levée et d'éclatement :

- à $38 \text{ j} \pm 10$, 77 % de levée (63 plantes sur 82)
- à $65 \text{ j} \pm 12$, 76 % d'"éclatement" (31 plantes sur 39)

Notons qu'une ébauche tubérisée est visible en moyenne 73 jours (cultivar SP DOUCE), 93 jours (cultivar tardif KRENGLE) après la plantation.

2ème repère : à partir de la date d'apparition de la pousse hors du sol ou date de la levée (tableau V)

"L'éclatement" apparaît en moyenne $26 \text{ j} \pm 3$, $27 \text{ j} \pm 4$, $24 \text{ j} \pm 2$ après la levée, respectivement pour les cultivars LOKPA, GNAN, SEPELO. Sur un total de 38 plantes, on relève 8 divergences :

- une initiation plus précoce, 20 jours après la levée, pour 6 plantes dont 5 à faible développement aérien (cultivar GNAN notamment, avec une exception à 11 j) ;
- une initiation tardive, 35 jours après la levée, pour les 2 autres.

Notons "l'éclatement" au 32ème jour après la levée de l'individu ZREZROU (d'autres exemples seront fournis au chapitre V).

Une ébauche tubérisée est perceptible en moyenne 37 jours (SP DOUCE), 48 jours (KRENGLE) après l'apparition de la tige hors du sol.

3ème repère : à partir du début de la phase linéaire de la croissance de l'ensemble des axes caulinaires

La durée de la phase accélérée de la croissance du système caulinaire pour sa partie hors du sol (tableaux II), et le temps séparant la levée de "l'éclatement" sont sensiblement égaux : de 0 à ± 4 jours près pour 64 % des individus soit pour 25 sur 39. Les écarts enregistrés sont $\leq 9 \text{ j}$ pour 7 individus, $\leq 17 \text{ j}$ pour 3, $\leq 34 \text{ j}$ pour 3 autres et non chiffrable pour une plante à croissance aérienne irrégulière.

Dans ces 14 cas, à l'exception d'un, "l'éclatement" a lieu au cours de la phase accélérée ; ce comportement a trait aux plantes, soit à initiation précoce ou tardive signalées plus haut, soit à phase accélérée plus longue que la moyenne.

Cette coïncidence entre le stade "éclatement" et le départ de la phase linéaire de la croissance aérienne est étayée par le fait qu'une ébauche tubérisée est visible, en moyenne, 13 jours (SP DOUCE), 25 jours (KRENGLE) après le début de la phase linéaire.

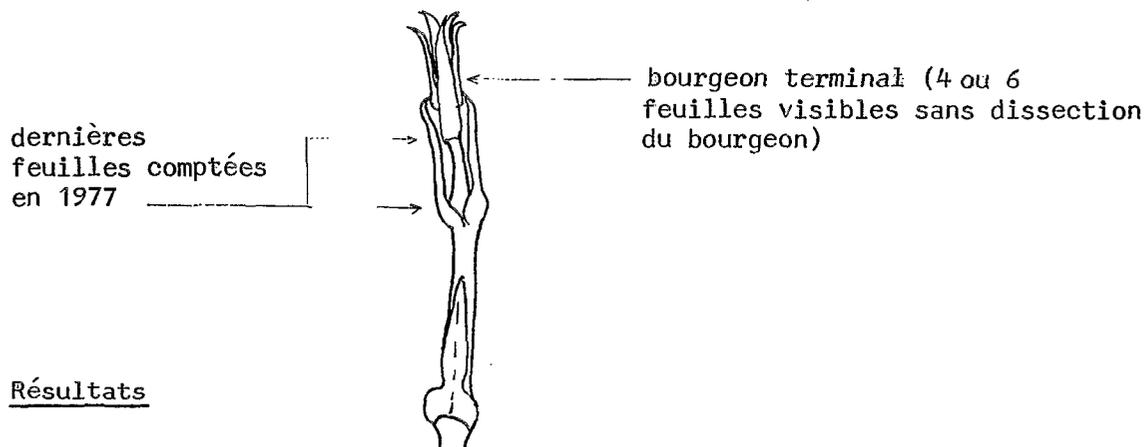
En termes plus généraux, au cours d'un cycle partant d'un fragment dépourvu de bourgeons le jour d'une plantation à la mi-avril, l'initiation visuelle de la tubérisation a lieu de la mi-juin à la mi-juillet, soit : 2 à 3 mois après la plantation, un peu moins d'un mois ("éclatement") à 1 mois $\frac{1}{2}$ (ébauche tubérisée) après l'apparition de la tige hors du sol. "L'éclatement" apparaît au moment où l'ensemble des axes caulinaires entre en phase linéaire de croissance soit, en pratique au champ, un peu avant le passage au volubilisme de plusieurs ramifications.

On ne peut guère attribuer de rigueur ou de commodité à ces 3 repères. Rechercher un marqueur morphologique aérien fiable, pratique, semblait possible : la plante est relativement peu développée au moment de l'initiation (elle atteint 14 à 22 % de sa dimension terminale), la cinétique de la croissance n'est pas quelconque.

4ème repère : à partir du développement foliaire le jour du stade "éclatement"

Rappel de la méthode

Depuis l'apparition de la tige sur le sol et jusqu'aux stades prolifération-ébauche tubérisée, on mesure tous les 1 à 8 jours les feuilles apparues le long des axes principal et latéraux. Une feuille est dite adulte lorsque ses dimensions linéaires n'augmentent plus. Les feuilles de chaque axe sont numérotées de la base vers le sommet ; la feuille-écaille souterraine à l'aisselle de laquelle est placé le(s) bourgeon(s) axillaire(s) 1 est numérotée f1 de l'axe principal. Il convient de noter que dans les résultats exposés ci-après (à l'exception de ceux obtenus en 1979) le nombre total de feuilles apparues ne tient pas compte des 4 (ou 6) feuilles opposées décussées du bourgeon terminal.



Résultats

Le développement foliaire est suivi chez les 39 individus cités au début de ce paragraphe et sur des plantes cultivées au champ en 1977.

a) Les résultats montrent la coïncidence suivante : le jour où l'on observe le stade "éclatement", un nombre déterminé, caractéristique du cultivar, de feuilles adultes et apparues est recensé sur l'axe principal. Le schéma (fig. 36) du développement de la plante LOKPA A1 le jour de l'éclatement de son prétubercule, visualise ce repère : les 16 premières feuilles de l'axe principal sont adultes ; f 35 - f 36 sont les dernières feuilles apparues au-dessous du bourgeon terminal de cet axe. Ces 2 nombres se répètent, quasi identiques, pour 14 individus (tableau V). La faible variabilité constatée au sein des autres cultivars, le coefficient de variation étant inférieur à 9 %, permet de proposer les valeurs moyennes suivantes du repère foliaire (tableau VI).

Cultivars	Nb feuilles adultes	Nb feuilles apparues
LOKPA	17	34
GNAN	19	39
SEPELO	16-18	45-50
ZREZROU	19	43
SP DOUCE	32	55

Les exceptions à cette règle sont les plantes à initiation précoce signalées plus haut.

T A B L E A U V I - CARACTERISTIQUES DU DEVELOPPEMENT FOLIAIRE LE JOUR DU STADE "ECLATEMENT"

(\bar{m} = moyenne ; s = écart type ; cv = coefficient de variation)

CULTIVARS	LOKPA			GNAN			SP DOUCE			SÉPÉLO			ZRÉZROU			
	14			11 (a)			14 (a)			3			5 (a)			
NOMBRE DE PLANTES	\bar{m}	s	cv	\bar{m}	s	cv	\bar{m}	s	cv	\bar{m}	s	cv	\bar{m}	s	cv	
Nombre de feuilles sur l'axe principal-le jour du stade "éclatement"	-apparues	34	2	6%	39	5	13%	55	4	7%	45 à 50		43	4	9%	
	-adultes	17	1	6%	19	1	8%	32	2	6%	16 à 18		19	1	8%	
Nombre de feuilles sur les axes latéraux-le jour du stade "éclatement"	-apparues	92	40	43%	99	30	30%									
	-adultes	15	8	51%	14	9	63%									
Nombre de feuilles-écailles sur l'axe principal	9	2	19%	9	3	36%	9	2	22%	10			10	2	21%	
Nombre de feuilles apparues par jour sur l'axe principal	1,02	0,06	6%	1,19	0,17	14%	1,66	0,07	4%	1,31	0,15	11%	1,08	0,08	7%	
Dimensions en cm du limbe des feuilles de l'axe principal	Longueur	15,3	1,4	9%	13,1	2,6	20%	12,3	0,7	6%	13,2	0,4	3%	12,7	0,8	6%
	largeur	10,0	0,7	7%	6,5	0,7	10%	8,6	0,5	5%	10,7	0,8	8%	10,2	0,2	6%
Dimensions en cm du limbe des feuilles des axes latéraux	Longueur	11,4	1,4	12%	11,0	1,0	9%									
	largeur	6,5	1,0	16%	4,5	0,6	13%									

(a) Culture en bacs (GNAN, ZRÉZROU) et au champ en 1977 (GNAN, SP DOUCE, ZRÉZROU)

(b) Mensurations des feuilles adultes : de rang 16 à 20 (cvs LOKPA, GNAN) ou 16 à 30 sur l'axe principal ; de rang 1 et 2 sur 3 axes latéraux-basaux

b) Ce repère est indépendant (tableau VI) :

- du nombre de feuilles-écailles de l'axe principal : 5 à 13, 9 en moyenne ;
- du nombre de feuilles, adultes et apparues, des axes latéraux.

Apparemment donc, ce n'est pas une somme déterminée de surfaces foliaires qui est corrélée à l'éclatement.

c) Les nombres de feuilles apparues sur l'axe principal s'alignent sur un segment de droite en fonction du temps dans l'intervalle séparant la levée de "l'éclatement" (fig. 37). La vitesse moyenne d'apparition des feuilles, de $1,02 \pm 0,06$ feuille par jour (cv LOKPA) à $1,66 \pm 0,07$ f/j (cv SP DOUCE), s'est avérée plus variable chez le cultivar GNAN (de 0,91 à 1,51 f/j).

Le rythme d'apparition des feuilles assimilatrices adultes sur l'axe principal est de 1 à 2 feuilles par jour, la durée de croissance d'une de ces feuilles étant de 15 à 18 jours. Lorsqu'un limbe foliaire atteint sa dimension finale, il change de couleur et de consistance, devenant vert foncé et coriace au toucher ; dans la pratique au champ, il est possible de dénombrer approximativement les feuilles adultes sans procéder à des mensurations.

4.3. LES RELATIONS TEMPORELLES ENTRE LA CROISSANCE EN LONGUEUR DU TUBERCULE ET LA CROISSANCE AERIENNE

Elles sont établies pour les 82 plantes utilisées. Le calcul de certaines moyennes porte sur les individus dont la croissance du tubercule a été analysée. Les résultats sont rassemblés dans le tableau V.

a) La croissance en longueur du tubercule devient particulièrement perceptible pendant la deuxième moitié de la phase linéaire de croissance de l'ensemble des axes aériens. Seules 25 plantes sur un total de 82 font exception à cette règle.

Morphologiquement, comme l'illustre la figure 38, et quantitativement en moyenne, on observe pendant cette époque le passage d'un tubercule globuleux-trapézoïdal haut de 1,7 à 3 cm, à un tubercule ovoïde, cylindro-conique long de 4,7 à 9,3 cm dans les 8 à 15 jours suivants.

Les résultats indiquent essentiellement :

- la relation précitée pour la majorité des plantes relevant de 4 cultivars sur 5. Ainsi, par exemple (tableau V), pour les plantes possédant un tubercule unique et à courbe d'allongement régulière, l'allongement rapide du tubercule débute : $22 \text{ j} \pm 6$ en moyenne après le stade "éclatement" chez le cultivar LOKPA, de $0 \text{ à } 8 \text{ j}$ après une ébauche tubérisée chez le cultivar SP DOUCE, soit $21 \text{ j} \pm 6$ (cultivar LOKPA), $11 \text{ j} \pm 6$ (cultivar SP DOUCE) avant l'arrêt de la phase linéaire de la croissance des axes aériens ;

- un comportement différent entre les deux cultivars qualifiés de semi-précoce (cv GNAN) ou tardif (cv KRENGLE), lequel pose le problème des interactions entre le génotype, l'environnement, l'état physiologique initial du tubercule mère. En effet, pour les individus relevant du cultivar GNAN, l'allongement du tubercule ne devient rapide que vers la fin de la croissance linéaire aérienne, en moyenne $5 \text{ j} \pm 10$ avant l'arrêt de cette dernière soit $37 \text{ j} \pm 7$ après l'éclatement. A l'opposé, les relations temporelles mises en relief chez le cultivar tardif KRENGLE sont semblables à celles des autres cultivars, les écarts étant dus à des irrégularités de la croissance caulinaire (phases accélérée ou ralentie dominantes).

b) Au moment du ralentissement de la croissance aérienne, les longueurs du tubercule atteignent les proportions de 20 à 40 % de la dimension finale. Le pourcentage plus élevé (66 %) pour le cultivar KRENGLE provient d'une durée de la croissance significativement plus longue pour les parties aériennes, plus brève pour le tubercule.

c) Le point d'inflexion de la courbe d'allongement du tubercule se situe pendant ou dans les jours suivant le ralentissement de la croissance aérienne.

d) Nous avons tenté de situer la phase extrême du ralentissement de l'allongement du tubercule, définie empiriquement par les deux derniers centimètres atteints, par rapport à la sénescence (définie au chapitre II) et au dessèchement des parties aériennes.

Aucune règle stricte n'a été observée entre ces événements. Le ralentissement extrême se situe en moyenne :

- nettement avant le dessèchement des parties aériennes

60 j \pm 13 soit 1 mois avant la sénescence (cv SP DOUCE)

48 j \pm 10 soit 20 j " " (cv KRENGLE)

- au moment de la sénescence pour les autres cultivars soit 1 mois avant la siccité aérienne.

e) L'arrêt de la croissance en longueur du tubercule intervient en moyenne de 15 à 30 j avant le dessèchement des lianes ; seules 16 plantes sur 82 ont manifesté un allongement jusqu'à la fin du cycle et dans les limites de nos observations (tableau III).

4.4. LES RELATIONS TEMPORELLES ENTRE L'EPAISSISSEMENT DU TUBERCULE ET LA CROISSANCE AERIENNE

Elles sont établies pour les 64 plantes dont la croissance en épaisseur a été analysée. Nous avons vu au chapitre III.4 que la valeur de l'épaississement diamétral initial ΔE_0^{11-16} demeure constante pendant une époque de la croissance du tubercule. C'est cette époque que nous situons par rapport au ralentissement de la croissance aérienne et au dessèchement des parties aériennes. Nous considérons que le tubercule manifeste sa potentialité optimale d'accroissement lorsque l'épaississement initial demeure constant et l'allongement quantitativement important.

a) L'épaississement initial devient relativement constant au moment où la croissance du système des axes aériens cesse d'être linéaire.

Ce départ se situe en moyenne, à ± 6 à 12 j près (tableau V):

- 1 mois à 1 mois $\frac{1}{2}$ après l'éclatement, 17 à 23 j après l'apparition d'une ébauche tubérisée pour les cultivars SP DOUCE et KRENGLE ;

- de 0 à 8 j avant l'arrêt de la croissance linéaire aérienne, 24 j avant pour le cultivar KRENGLE.

Chronologiquement, l'épaississement initial optimal s'installe après le départ d'un allongement rapide du tubercule. Dans 13 cas sur 64, il y a cependant simultanéité des deux phénomènes due à :

- un allongement tardif du tubercule (cultivar GNAN : 7 individus ; cultivar SP DOUCE : 1 ; cultivar KRENGLE : 1) ;

- un développement rapide du tubercule dès son apparition (cultivar SP DOUCE : 2 individus ; cultivar KRENGLE : 1)

En conclusion, c'est donc l'hypertrophie radiale qui semble favorisée par l'arrêt de la croissance aérienne.

b) L'épaississement initial demeure relativement constant lorsque la croissance du tubercule se situe dans la partie médiane de sa courbe d'allongement ; cette relation n'est cependant pas stricte (exemple : fig. 30 A). L'accroissement optimal du tubercule, dans les conditions utilisées et à ± 15 j près, dure (tableaux IV, V) :

- 2 mois pour 3 cultivars cessant 50 j (LOKPA et GNAN) ou 1 mois (SEPELO) avant le dessèchement des parties aériennes.

- 1 mois $\frac{1}{2}$ pour les deux autres cessant 77 j (cultivar SP DOUCE) ou 48 j (cultivar KRENGLE) avant la fin du cycle.

c) Sur le plan pratique, nous retenons essentiellement que :

- le départ de l'accroissement optimal du tubercule coïncide pour certains cultivars avec leur mise à fleurs ;

- la durée (2 mois dans les conditions utilisées) de cet accroissement optimal s'étend, pour une plantation effectuée à la mi-avril, de la mi-juillet à la mi-octobre, pendant les mois moins pluvieux rarement déficitaires en eau de la petite saison sèche sous le climat de Basse Côte-d'Ivoire ;

- l'épaississement du tubercule se maintient jusqu'à la fin du cycle, dans les limites de nos observations (cf chapitre III.4). JAMES (1953) écrit que la croissance du tubercule continue probablement "until all the vegetation is completely withered". Une récolte hâtive porte certainement préjudice à une bonne conservation du tubercule ; les parties récemment néoformées sont blanches, insuffisamment protégées par les assises de suber que l'on cherche à multiplier, en technologie, par la méthode du "curing" (Ignames : GONZALEZ et COLLAZO DE RIVERA, 1972 ; THOMPSON, BEEN et PERKINS, 1973 ; MARTIN, 1974 ; PASSAM, READ et RICKARD, 1976 ; TROUSLOT et TOILLIEZ, 1976 ; BEEN, PERKINS et THOMPSON, 1977).

d) Les durées moyennes de la tubérisation sont voisines, égales à 5 mois, inférieures (108 j) chez le cultivar KRENGLE (tableau III).

4.5. RESUME

Le modèle des croissances du cultivar LOKPA est choisi comme type dans le schéma de la figure 39.

La tubérisation occupe les 5 derniers mois du cycle long de 7 mois à 7 mois $\frac{1}{2}$.

Le stade "éclatement" ou initiation visuelle de la tubérisation apparaît : 2 mois après la plantation, 1 mois après la levée, au début de la phase linéaire de la croissance aérienne, à un stade déterminé du développement foliaire de l'axe principal.

L'allongement du tubercule devient rapide 20 jours environ après "l'éclatement" soit pendant la 2ème moitié de la phase linéaire de croissance aérienne ; son ralentissement intense s'opère le plus souvent un mois environ avant le dessèchement des lianes. Ces deux relations temporelles peuvent être cependant modulées.

L'épaississement initial et l'accroissement optimaux du tubercule débutent vers la fin de la croissance linéaire aérienne, 3 mois après la plantation, 2 mois après la levée, et durent 2 mois cessant avant la sénescence.

Les principales divergences des autres cultivars sont soulignées sur la figure 39 :

- coïncidence entre la floraison, l'initiation du tubercule, le départ de la croissance aérienne linéaire (ZREZROU) ;
- retard dans l'allongement rapide du tubercule (GNAN) ;
- ralentissement plus précoce de l'allongement du tubercule (SP DOUCE) ;
- augmentation de la durée de la croissance aérienne et réduction de la durée de la tubérisation (KRENGLE).

4.6. CONCLUSIONS ET DISCUSSION

4.6.1. Conclusions

A la lumière des relations établies dans ce chapitre, il est possible de conclure à un modèle corrélatif des croissances semblable pour les plantes étudiées (dans les conditions utilisées et aux exceptions signalées).

1) L'initiation de la tubérisation est visible à un moment, lieu et stade précis du développement caractérisé par la simultanéité des observations suivantes :

- "éclatement" de la couche subéreuse de revêtement du pré-tubercule ;
- début de la phase linéaire de croissance de l'ensemble des axes aériens ;
- atteinte d'un stade foliaire déterminé de l'axe principal.

2) Il existe, vis-à-vis des variations de la somme des longueurs des axes aériens :

- Une faible dépendance des paramètres de l'allongement du tubercule. Son allongement important commence au cours de la croissance aérienne linéaire, sa décélération extrême ne coïncide pas obligatoirement avec la sénescence, sa longueur finale n'est pas en corrélation linéaire significative avec la somme des longueurs finales des axes aériens.

- Une subordination plus étroite des paramètres de l'épaississement du tubercule. La valeur optimale de ΔE_0 11-16 s'exprime au moment du ralentissement de la croissance aérienne, pendant un certain temps du cycle, au delà d'un certain seuil de la somme des longueurs finales des axes aériens.

3) Le tubercule entre dans sa phase de potentialité de croissance optimale au moment de l'arrêt de la croissance aérienne linéaire, soit, pour 3 cultivars, 30 à 50 j après l'éclatement : l'épaississement initial devient alors optimal, le point d'inflexion de la courbe d'allongement se situe dans le mois suivant cet arrêt.

4) Mais il existe des divergences : initiation plus précoce, départ d'une croissance tubérisée rapide au moment de l'arrêt de la croissance linéaire aérienne (cultivar GNAN), croissance optimale du tubercule exprimée avant l'arrêt de cette phase aérienne (cultivar KRENGLE). Les relations mises en relief sont probablement fonction de l'état physiologique initial du tubercule mère et du comportement des cultivars dans les conditions utilisées.

4.6.2. Discussion

4.6.2.1. *Initiation du tubercule et développement aérien.*

Il nous paraît plus probable que la relation temporelle entre "l'éclatement" et un stade précis du développement foliaire soit

indirecte plutôt que directe. Les arguments en faveur de cette hypothèse sont les suivants :

- L'absence de corrélation entre le nombre total de feuilles du système aérien et le "stade éclatement" ne permet pas de relier le départ de la croissance du tubercule à un seuil d'apport d'assimilats dépendant de la surface foliaire. Pour des tubercules différents (Topinambour, Pomme de terre), COURDUROUX (1967), en accord avec GREGORY (1956), considère que "les glucides par eux-mêmes sont étrangers au déclenchement du mécanisme de la tubérisation".

- Quelques individus n'ont pas manifesté cette relation temporelle.

- Une modification des facteurs externes peut être difficilement invoquée compte tenu des relatives constances de la température et de la photopériode en Basse Côte-d'Ivoire (l'alimentation hydrique ayant été maintenue).

La succession des phases du cycle serait susceptible d'être un caractère endogène : à un moment donné, l'initiation du tubercule est le résultat de propriétés internes, ou l'expression d'un caractère inéluctable (COURDUROUX, 1967). Des rythmes endogènes, indépendants ou non de l'appareil aérien, existent chez les plantes tubéreuses : succession des générations de tubercules-fils bouleurs à l'obscurité et à température élevée constante chez le Topinambour (COURDUROUX, 1967), fluctuations périodiques de la croissance des racines tubérisées de Manioc (WILLIAMS, 1974), caractère endogène du cycle de développement d'une orchidée tropicale à tubercules (TROUSLOT, 1976).

L'éclatement n'est que la manifestation de l'accélération de deux processus, la tubérisation et l'organogenèse du tubercule, lesquels s'expriment probablement d'autant mieux que la plante a déjà développé n feuilles et que son potentiel métabolique s'élève (départ de la croissance aérienne linéaire). On peut émettre quelques hypothèses :

- a) Un certain temps pourrait être nécessaire à l'induction de l'aptitude à la tubérisation, plus bref en cas de fragment mère physiologiquement plus évolué. Ce phénomène peut être indépendant de la croissance du bourgeon apical. Chez la Ficaire (COURDUROUX, 1966) ou le Crosne du Japon (LAGARDE, 1964, 1972) il faut une durée déterminée d'application de certaines températures pour que l'induction à la tubérisation soit possible ;

b) L'aptitude à la tubérisation serait omniprésente chez cette Ignose, mais :

- elle pourrait être corrélativement inhibée. Le fait que les parties aériennes et le système racinaire se développent avant l'initiation du tubercule peut être lié à une prépondérance du bourgeon apical et des méristèmes racinaires par rapport au territoire morphogène dont dérive le tubercule. A une certaine distance de ces méristèmes, le potentiel "tubérisation" pourrait être libéré de certaines corrélations inhibitrices ;

- ou bien elle ne pourrait pas s'exprimer en raison d'un niveau métabolique faible et de certaines propriétés cellulaires liées à l'état physiologique de la plante. L'organe initié est tubérisé.

A titre d'hypothèse de travail, il serait intéressant de déterminer si, à l'instar des travaux parus sur le développement du tubercule de la plante issue de graine (voir p.6), cette initiation débute dans le pré-tubercule par une prolifération d'origine cambiale suivie de l'organisation du méristème apical du tubercule.

En d'autres termes, nos observations ne nous permettent pas actuellement d'expliquer cette relation temporelle. Une comparaison avec les corrélations mises en évidence chez les plantes à tubérisation d'apex caulinaires est exclue. De l'état physiologique du tubercule de pomme de terre au moment de la plantation peut dépendre l'initiation de la tubérisation (MADEC et PERENNEC, 1955) mais le départ de la croissance des tubercules s'opère plus ou moins tôt au cours du développement aérien (TAYLOR, 1953) ; GONCARIK, 1960 ; MADEC et PERENNEC, 1962 ; CHAPMAN, 1965) ; "il n'est pas possible de rattacher le stade de tubérisation à un stade morphologique quelconque des parties aériennes" (MADEC, 1966). Dans le cas des racines tubérisées, la tubérisation peut apparaître au cours de la croissance aérienne (Betterave sucrière : TERRY, 1968 ; MILFORD, 1973 ; Manioc : WILLIAMS, 1974 ; Patate douce : LOWE et WILSON, 1974). Des rapports entre le stade du développement foliaire et le début de la tubérisation sont signalés chez l'Avoine à chapelet (LE CLERCH, 1971), l'endive (JOLIVET, LEFEVRE et DE CONINCK, 1976), la Betterave sucrière (MILFORD, 1973). L'initiation, chez les boutures de feuilles de Patate douce, "est précédée par une forte croissance du limbe et des racines" (SIHACHAKR, ROSSIGNOL, ROSSIGNOL et PRIOUL, 1982).

Comment évolue cette relation temporelle en fonction de l'âge des tubercules mères ? Cette question sera abordée au chapitre suivant.

4.6.2.2. *Croissance des parties aériennes et du tubercule.*

Les résultats, exposés dans ce chapitre et dans les deux précédents, ont montré :

- d'une part une croissance du système des axes aériens et du tubercule selon bien souvent des lois classiques de croissance et un résultat final de ces croissances voisin entre individus d'un cultivar, à condition que le tubercule soit unique et à courbe d'allongement régulière ;

- d'autre part des relations temporelles entre ces croissances assez semblables pour les 5 cultivars étudiés mais susceptibles de diverger sur quelques points et pour certains cultivars.

Nous en déduisons :

- que les 2 parties de l'appareil végétatif utilisent les métabolites et les composés indispensables à leur croissance selon une régulation endogène qui leur est propre ;

- qu'il doit exister pour cette Igname une certaine identité des modalités de répartition des assimilats et autres substances entre les parties aériennes et le tubercule, mais que des divergences apparaissent en raison :

- + des interactions entre le génotype et l'environnement,
- + de l'influence de l'état physiologique initial du fragment mère,
- + de relations complexes chez des individus à développement anormalement faible.

a) Cinétique de l'allongement du tubercule et croissance aérienne

L'allongement du tubercule :

- 1- débute au moment où la croissance aérienne devient linéaire ;
- 2- devient rapide
 - . pendant la deuxième moitié de la phase linéaire de croissance aérienne,
 - . à la fin de cette phase pour le cultivar GNAN ;
- 3- est optimal pendant le mois qui suit l'arrêt de la croissance aérienne linéaire ;

4- se ralentit extrêmement

- . au moment de la sénescence,
- . avant ce phénomène pour 2 cultivars.

Cette cinétique peut être liée :

1°) à l'augmentation de la masse des aliments transférés, jusqu'à un optimum se plaçant pendant les 1 à 2 mois suivant l'arrêt de la croissance linéaire aérienne ;

2°) à des propriétés cellulaires du territoire responsable de l'allongement liées à l'évolution physiologique de la plante. Deux arguments au moins appuient ce point.

a) La croissance initiale du tubercule est isodiamétrique : un certain temps après l'éclatement semble nécessaire à l'acquisition de l'aptitude à un allongement rapide.

b) Lorsque l'allongement du tubercule se ralentit extrêmement 1 mois avant la sénescence, un facteur limitant d'origine non trophique (l'épaississement est alors stimulé) intervient (voir p.60).

c) L'entrée du tubercule dans la phase ralentie de son allongement peut être corrélée à une modification physiologique, ou bien à une diminution des facteurs trophiques accentuant les relations de concurrence entre l'allongement et l'épaississement.

Nous avons admis (p.60) que la croissance du tubercule est reliée de façon complexe à la croissance des parties aériennes, les deux étant conditionnées par des facteurs endogènes et externes. Pour le cultivar GNAN, les durées hors type, ≥ 40 j, de la croissance initiale faible du tubercule, semblent à priori dues à l'utilisation prioritaire des assimilats pour la croissance aérienne ; ceci est peut être en rapport, avec l'influence de l'état physiologique initial des fragments mères ou de l'environnement, plus favorables au développement aérien ou ayant conditionné un potentiel trophique insuffisant pour que s'expriment en même temps toutes les potentialités de croissance. Y-a-t-il en effet dans le tubercule une accumulation de substances qui permet ensuite, lors du transfert des métabolites au moment de l'arrêt de la croissance aérienne linéaire, un allongement rapide, quasi linéaire parfois (p.61), et immédiat du tubercule ?

b) Épaississement du tubercule et croissance aérienne

L'arrêt de la croissance linéaire aérienne correspond à son optimisation. Chez le Dahlia par exemple, une relation de compétition entre croissance aérienne et tubérisation est montrée (MOSEY et HESS, 1968).

c) Interprétation

Il serait tentant de supposer que l'excédent métabolique lié au développement aérien pourrait être utilisé par les régions en croissance du tubercule. On peut apposer une autre hypothèse : à un moment donné les propriétés du tubercule sont telles qu'il constitue un centre d'attraction plus fort que les parties aériennes ce qui a pour conséquence l'arrêt de croissance de celles-ci.

Au vu des résultats et en l'absence d'expérimentation, nous maintenons l'interprétation déjà formulée. Les métabolites transférés vers le tubercule seraient préférentiellement utilisés d'abord pour le phénomène de l'allongement, puis pour celui de l'épaississement initial des parties néoformées, enfin pour l'épaississement pendant la phase ralentie de la croissance en épaisseur.

d) Comparaison avec d'autres végétaux

Les relations entre la croissance des parties aériennes et des parties souterraines ne sont pas simples. Par exemple, chez la Patate douce, LOWE et WILSON (1974) signalent que l'arrêt de la croissance des tiges est suivi selon les cultivars d'une augmentation ou d'une diminution de la vitesse d'accroissement des racines tubérisées, ou bien n'affecte pas ce paramètre. RIEDACKER (1976), dans une mise au point sur les connaissances du déterminisme de la croissance et de la régénération des racines des végétaux ligneux, fait état de travaux montrant que la croissance des racines peut être limitée par des facteurs exogènes et endogènes. Chez les jeunes plantes de certains ligneux, on observe une alternance entre la croissance aérienne et souterraine (*Cedrus atlantica* : RIEDACKER, 1978) tandis que pour d'autres il semble qu'au départ de la croissance aérienne corresponde une stimulation de la croissance des racines (*Eucalyptus camaldulensis* : RIEDACKER, 1973). La potentialité d'allongement et de régénération des racines peut varier avec les stades de développement des plantes. Les relations diffèrent avec les espèces : la présence des bourgeons semblent à certaines époques de l'année indispensable à l'allongement des racines (chez l'Erable par exemple) ; le recépage ne provoque pas l'arrêt de l'allongement, des racines mais entraîne l'arrêt de leur croissance en épaisseur chez *Eucalyptus camaldulensis* (RIEDACKER, 1973) alors qu'il se traduit par une diminution de la vitesse ou même un arrêt de l'allongement des racines chez le théier (FORDHAM, 1972). Il semble donc bien que les relations entre la croissance des parties aériennes et des parties souterraines ne s'expliquent pas toujours en termes de corrélations trophiques, l'allongement du pivot de jeunes chênes (LAVARENNE, 1968) est aussi un exemple.

4.6.2.3. Comparaison avec les modèles de croissance parus sur les Ignames alimentaires à tubercule(s) souterrain(s)

La progression de la tubérisation au cours du cycle telle que nous venons de la décrire ne diffère pas, pour l'essentiel, de celle trouvée par plusieurs auteurs (tableau VII) chez 4 espèces. Si l'on fait abstraction de la valeur absolue des intervalles de temps, il se dégage 3 caractéristiques communes :

- initiation visuelle de la tubérisation avant le développement maximal des parties aériennes ;
- accroissement rapide du tubercule avant ou dès l'atteinte du maximum du paramètre aérien. WILSON (1973) distingue cependant 2 types de "growth pattern" : accroissements rapides simultanés du LAI et de la masse du tubercule (*Dioscorea trifida*, FERGUSON et HAYNES, 1968) ou bien croissance rapide linéaire du tubercule après l'atteinte du LAI maximal (*D. alata*, CHAPMAN, 1965 ; *D. esculenta*, FERGUSON et HAYNES, 1969) ;
- durée de l'accroissement rapide du tubercule, égale de 2 à 3 mois.

Quelques remarques s'imposent :

1ère remarque : FERGUSON (1973) distingue une phase linéaire dans la croissance pondérale des tubercules de *D. alata* ; WILSON (1973, 1977) qualifie de linéaire la phase de croissance rapide du tubercule. On peut se demander si la croissance volumique d'un tubercule (paramètre expérimentalement inaccessible) suivrait un modèle à phase linéaire caractérisée. Nous avons signalé au chapitre précédent la possibilité de corrélations de compétition entre l'allongement et l'épaississement.

2ème remarque : A notre connaissance, seules les 5 espèces les plus cultivées (primary spp, AYENSU et COURSEY, 1972) ont fait l'objet d'études de croissance. Parmi la "vingtaine d'espèces" sur laquelle repose la production mondiale (DEGRAS, ARNOLIN, POITOUT et SUARD, 1977), citons le manque d'information notamment sur : la forme cultivée du *D. dumetorum* Knuth, en culture en Afrique (CHEVALIER, 1936 ; MIEGE, 1952a ; COURSEY, 1967 ; OLYMPIO, 1978, 1982) principalement au Cameroun (JACQUES-FELIX, 1947 ; LYONGA, FAYEMI et AGBOOLA, 1973) et au Nigéria-Est

T A B L E A U V I I - SITUATION DE LA CROISSANCE DU(ES) TUBERCULE(S) DES *DIOSCOREA* ALIMENTAIRES A TUBERCULE(S) SOUTERRAIN(S) PAR RAPPORT A DES REPERES PHENOLOGIQUES

ESPECES	INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION		CROISSANCE PONDERALE RAPIDE DU TUBERCULE			AUTEURS	
	Après la plantation	Avant le maximum de masse tiges-feuilles, ou surface foliaire, ou LA I	Après la plantation	Avant/après le maximum de masse tiges-feuilles, ou surface foliaire ou LA I	Durée		
<i>D. alata</i> L.	2 mois		3 mois		2 mois	JAMES	1953
<i>D. alata</i> L.	2 mois	4 mois	4 mois	2 mois avant	2 à 3 mois	CAMPBELL & coll	1962
<i>D. alata</i> L.	4 mois	1 mois	5 mois	immédiatement après	2 mois $\frac{1}{2}$	CHAPMAN	1965
<i>D. alata</i> L.	4 à 5 mois	2 mois	≈ 6 mois	1 mois avant	2 mois $\frac{1}{2}$	GOODING & HOAD	1967
<i>D. alata</i> L.	3 mois		5 mois		3 mois	FERGUSON	1973
<i>D. rotundata</i> Poir.	6 mois (a)	≈ 15 jours	6 à 7 mois ^(a)	immédiatement après	≈ 2 mois	SORULO	1972
<i>D. rotundata</i> Poir.	2 mois	2 mois $\frac{1}{2}$	3 mois $\frac{1}{2}$	1 mois avant	1 mois $\frac{1}{2}$	NWOKE et coll	1973
<i>D. rotundata</i> Poir.	2 mois à 2 mois $\frac{1}{2}$	5 à 7 semaines	3 mois $\frac{1}{2}$	≈ 2 semaines avant		NJOKU & Coll	1973
<i>D. trifida</i> L.	4 mois $\frac{1}{2}$ 5 mois	2 mois	5 mois	≈ 2 mois avant	3 mois $\frac{1}{2}$	FERGUSON & HAYNES (b)	1968
<i>D. trifida</i> L.	4 mois	1 mois $\frac{1}{2}$	5 mois	15 jours avant	≈ 3 mois	DEGRAS et coll	1980
<i>D. esculenta</i> (Lour.) Burk	5 mois	≈ 1 mois	6 mois	immédiatement après	3 mois $\frac{1}{2}$	FERGUSON & HAYNES (b)	1969
<i>D. esculenta</i> (Lour.) Burk	5 mois	20 à 40 j.	≈ 5 mois	≤ 3 semaines avant	2 à 3 mois	ENYI	1972

(a) Plantation fin décembre

(b) dans WILSON (1977)

(COURSEY, 1967), étudiée par ailleurs sur le plan du rendement, de la conservation et de la valeur nutritionnelle du tubercule (LYONGA et AYUK-TAKEM, 1978, 1982 ; TRECHE et DELPEUCH, 1978, 1982 ; TRECHE et GUION, 1979) ; *D. batatas* Decne originaire d'Asie, *D. nummularia* Lam. et *D. pentaphylla* L. cultivées au Sud-Est Asiatique, en Indonésie, en Océanie, *D. hispida* Dennst en Inde jusqu'à la Nouvelle Guinée, espèces citées par différents auteurs (DUCHARTRE, 1858 ; KNUTH, 1924 ; MIEGE, 1952a ; BARRAU, 1956 ; BURKILL, 1960 ; COURSEY, 1967 ; MARTIN, 1972 ; BOURRET, 1973 ; DEGRAS et coll., 1977 ; MARTIN et DEGRAS, 1978).

3ème remarque : Il convient de souligner l'importance de l'intervalle de temps séparant l'organogenèse de la tubérisation chez les Ignames à nombreux tubercules pédicellés, isolés et portés par un même pré-tubercule. Ces organes, chez *D. trifida*, sont visibles dès la première semaine de culture et leur tubérisation apparaît 15 semaines plus tard (DEGRAS, SAMMER et VAUTOR, 1980) ; ceux de *D. esculenta* lesquels sont des "racines modifiées" (MIEGE, 1948), se forment 2 mois après la plantation et tubérisent au 5ème mois (ENYI, 1972). La formation d'organes unique (*D. alata*, complexe *D. cayenensis*-*D. rotundata*, sauf exceptions) ou multiples (*D. trifida*, *D. esculenta*) n'est probablement pas liée à leur tubérisation immédiate ou non : *D. preussii* possède le plus souvent un seul tubercule pédicellé.

4ème remarque : Elle portera sur les rapports entre le développement racinaire et la tubérisation. Nous ne les avons pas étudiés. JAMES (1953) observe que la période de l'accroissement relatif maximal du tubercule, 3ème et 4ème mois après la plantation, coïncide avec celle pendant laquelle le volume racinaire tend vers son maximum obtenu à la fin du 4ème mois ; l'augmentation de la masse du tubercule est la plus forte au 5ème mois. CAMPBELL et coll. (1962b) NWOKE et coll. (1973) figurent le départ de la croissance pondérale rapide du tubercule au moment de l'atteinte de la masse maximale des racines. Il semble donc qu'il y ait une coïncidence entre le ralentissement de la croissance des racines, l'accroissement optimal du tubercule, le ralentissement de la croissance aérienne.

CHAPITRE V

INFLUENCE DU TUBERCULE MERE SUR LA RELATION ENTRE L'INITIATION DU TUBERCULE ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL

5.1. INTRODUCTION

Les relations que nous venons d'établir ont été mises en relief au cours du cycle cultural traditionnel de l'Iqname. Les plantes étudiées ont été obtenues à partir de tubercules mères récoltés au champ au mois de décembre, entreposés dans un abri grillagé à la température et à l'hygrométrie ambiantes jusqu'à la mi-avril, date de la fragmentation-plantation.

Nous avons particulièrement insisté sur la relation temporelle entre un stade déterminé du développement foliaire (nombre caractéristique du cultivar de feuilles apparues et adultes de l'axe principal) et l'initiation visuelle de la tubérisation ("éclatement").

Parmi les travaux (synthèses bibliographiques dans MADEC et PERENNEC, 1962 ; MADEC, 1963 ; COURDURoux, 1967 ; LAGARDE, 1972) qui font preuve d'une intervention du tubercule mère dans le développement de la plante, ceux entrepris sur la Pomme de terre par MADEC et PERENNEC (1955 à 1980) démontrent incontestablement que l'état physiologique du tubercule mère au moment de la plantation (lequel dépend de l'âge du tubercule, des conditions de sa conservation, de la variété) a une influence sur l'induction de la tubérisation et dans certaines circonstances sur la croissance des plantes filles.

Dans l'intention de proposer un repère phénologique fiable qui permettrait, dans des études de comportement variétal ou de physiologie de la tubérisation et de la dormance, de situer le début de la

tubérisation sans avoir à déterrer le prétubercule, nous avons voulu vérifier la validité de la relation temporelle rappelée ci-dessus. En termes plus précis, le nombre de feuilles (apparues, adultes) de l'axe principal recensées le jour même de "l'éclatement" est-il modifié en fonction de l'âge du tubercule mère donc de la date de fragmentation-plantation ?

5.2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

A partir de plantations effectuées à la mi-avril 1978 et 1979 (sauf quelques exceptions signalées dans la présentation des résultats), des tubercules des cultivars SP DOUCE, GNAN, SEPELO, ZREZROU, sont récoltés au champ :

- au mois de décembre 1978 et 1979 sur des plantes dont la partie aérienne est presque ou complètement desséchée (tubercules d'une seule récolte) ;

- le 27 septembre 1979 sur quelques plantes verdoyantes et en cours de tubérisation depuis 3 mois. Ces tubercules, prélevés par entaillage franc immédiatement au-dessous du prétubercule, sont dits conformément à l'usage "de première récolte".

Tous ces tubercules sont stockés sous abri grillagé. Nous ne fragmentons que des tubercules non dormants si l'on retient comme critères de levée de dormance pendant le stockage : le gonflement d'un bourgeon axillaire préformé pour le tubercule d'une seule et celui de deuxième récolte (voir Matériel et Techniques), le début de la néoformation d'un bourgeon adventif pour le tubercule de première récolte. Ces levées de dormance se sont étendues de la mi-janvier à la mi-mars. Nous avons observé que pour un cultivar donné les tubercules de première, de deuxième ou d'une seule récolte lèvent pratiquement aux mêmes dates ; l'exemple suivant concerne le cultivar SP DOUCE.

Plantation (1979)	récolte (1979)	Nombre tubercules	Levée de dormance (1980)					
			Nombre total de tubercules débouffés					
			16/1	22/1	29/1	4/2	11/2	16/2
17/4	27/9-1e R	14		0	13		14	
17/4	17/12-2e R	12		3	5		9	12
29/3	30/11-1 R	6	1	1	3	5	6	
7/5	3/12-1 R	8	3	4	7	8		
16/5	3/12-1 R	19	1	3	9	14	19	

Les fragmentations-plantations s'échelonnent entre le 17 janvier et le 20 juin. Les fragments sont enterrés dans des buttes arrosées régulièrement pendant la saison sèche ; ceux de 7 lots ont été préalablement entreposés dans des bacs remplis de terre légère ou de sable humidifiés puis déterrés tous les 4 jours jusqu'à l'apparition de la néoformation. La date de néoformation que nous notons correspond à la visibilité d'un (de) massif (s) néoformé (s) dont on s'assure qu'il (s) sera (ont) coiffé (s) de bourgeon (s) perceptible (s) les jours suivants.

5.3. INFLUENCE DE L'AGE DU TUBERCULE MERE SUR LA SITUATION DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION

5.3.1. Par rapport au développement foliaire

5.3.1.1. *Résultats*

a) Cultivar SP DOUCE

Les résultats sont rassemblés dans le tableau VIII. L'examen de ce tableau montre que :

- pour toutes les plantations réalisées entre le 17 janvier et le 29 mars, quels que soient l'année, la provenance du tubercule mère et le niveau de prélèvement du fragment sur le tubercule mère, "l'éclatement" chez les 58 plantes étudiées à l'exception de 2 coïncide avec un nombre quasi identique de feuilles de l'axe principal, égal en moyenne à :

60 \pm 3 (coefficient de variation = 5 %) feuilles apparues
29 \pm 2 (coefficient de variation = 6 %) feuilles adultes

Ces moyennes confirment pleinement les résultats trouvés en 1977 après une plantation de la mi-avril (tableau VI) :

55 \pm 4 feuilles apparues (au-dessous du bourgeon terminal)
32 \pm 2 feuilles adultes

- par contraste avec les cultures observées en 1977, les résultats obtenus à partir des plantations de la mi-avril 1979 et 1980 ne sont pas homogènes. Dans la série d'avril 1979, le nombre de feuilles de l'axe principal le jour de "l'éclatement", est par rapport à celui des séries précédentes et de l'année 1977 :

T A B L E A U V I I I - CULTIVAR SP DOUCE

INFLUENCE DE LA CONSERVATION DES TUBERCULES MERES SUR LA RELATION TEMPORIELLE ENTRE LE PREMIER SIGNE VISIBLE DE LA TUBERISATION (ECLATEMENT) ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL.

CULTIVARS SP DOUCE	DATE DE FRAGMENTATION- PLANTATION	PROVENANCE ET AGE DES TUBERCULES MERES EN MOIS APRES LA RECOLTE	NOMBRE DE PLANTES	APPARITION DU "STADE ECLATEMENT" EN JOUR APRES LA LEVEE	NOMBRE DE FEUILLES SUR L'AXE PRINCIPAL LE JOUR DU STADE "ECLATEMENT" :		Feuilles apparues par jour sur l'axe principal	
					APPARUES	ADULTES		
SERIES HOMOGENES	17 janv. 1980	1 R - 1mois½	4	27 jours ± 1	61 ± 2	31 ± 1	1,93	
	22 janv. 1980	2e R - 1mois	2	28 jours	59 ± 1	30 ± 1	1,79	
	31 janv. 1980	1e R - 4mois	13 (a)	27 jours ± 2	58 ± 2	29 ± 2	1,86 ± 0,14	
	14 fév. 1980	1 R - 2mois	12	27 jours ± 2	61 ± 3	29 ± 1	1,96 ± 0,1	
		1e R - 4mois½	6	24 jours ± 2	58 ± 1	28 ± 1	1,87 ± 0,11	
		1 R - 2mois½	9	28 jours ± 2	61 ± 2	30 ± 2	1,93 ± 0,12	
		1 R - 3mois	4	25 jours	60 ± 3	28 ± 1	1,71 ± 0,2	
	29 mars 1979	1 R - 4mois	6	27 jours ± 2	60 ± 4	28 ± 1		
	Σ ou \bar{m} Coefficient de variation			56 2	27 jours ± 2 8 %	60 ± 3 5 %	29 ± 2 6 %	1,85 ± 0,16 9 %
	SERIES HETEROGENES	17 avril 1979	1 R - 4mois½	7	30 jours ± 3	59 ± 3	29 ± 3	1,69 ± 0,09
18 avril 1980		1c R - 6mois½	5	24j ± 4	46j ± 7	18j ± 5	1,43 ± 0,26	
		1 R - 4mois½	4	15j ± 2	36j ± 7			
7 mai 1979		1 R - 5mois	4	24 jours	64 ± 5	39j ± 12	27	1,69
			1	27 jours	58	40j ± 4		
			7	18j ± 3	57 ± 2	26 ± 2		
16 mai 1979		1 R - 5mois½	2	26 jours ± 1	57 ± 2	32j ± 6	26 ± 2	1,82
			11	17j ± 4		12 ± 5	1,40 ± 0,28	
Σ ou \bar{m} Coefficient de variation				14 31	27 jours ± 3 12 %	60 ± 5 8 %	28 ± 3 9 %	1,56 ± 0,25 16 %

(a) 2 fragments portent le jour de la plantation: un bourgeon adventif (31 janvier), ou une pousse adventive (14 février) formé pendant le stockage.

* identique pour 7 plantes sur 12	59 ± 3 feuilles apparues
	29 ± 3 feuilles adultes
* inférieur pour les 5 autres	46 ± 3 feuilles apparues
	18 ± 5 feuilles adultes

- l'hétérogénéité des résultats s'accroît pour les fragmentations-plantations en date des 7 ou 16 mai. Sur un total de 21, on relève 3 plantes à coïncidence typique et 18 avec un nombre de feuilles de l'axe principal variable le jour de l'"éclatement", toujours inférieur à celui des séries homogènes.

Remarque :

Les deux exceptions en culture précoce font suite à la plantation de fragments portant une pousse développée au cours du stockage, ce développement, un peu atypique (voir pp. 22,50), n'étant pas exploité dans la pratique agricole. L'avance prise par l'allongement de l'axe principal (9 à 12 cm de haut, 10 feuilles-écailles) sur celui des racines, lequel est rapidement inhibé dans les conditions de conservation, se perpétue après la plantation. Dès la mise en terre, la vitesse moyenne d'apparition des feuilles de l'axe principal devient rapide et constante (fig. 40 B) ; le jour de "l'éclatement" leur nombre est plus élevé que chez les témoins (fig. 40 A et B). Si le fragment planté porte seulement un bourgeon adventif (fig. 40 B), alors il n'y a pas exception à la règle. La coïncidence entre "l'éclatement" et un stade déterminé du développement foliaire semble donc assujettie à une croissance racinaire non perturbée.

b) Cultivar GNAN

Les résultats, rassemblés dans le tableau IX, deviennent également très hétérogènes lorsque le cycle débute après la mi-avril.

- Plantations de février

Le stade "éclatement" chez 15 plantes sur 19 coïncide avec un nombre de feuilles de l'axe principal, égal en moyenne à :

46 ± 4 (coefficient de variation = 9 %) feuilles apparues

19 ± 4 (coefficient de variation = 19 %) feuilles adultes.

Les écarts pour les 4 autres sont imputables à des observations tardives ou au développement d'axillaires-relais. Ces données sont analogues à celles obtenues lors de la plantation de la mi-avril 1977 (tableau VI):

39 ± 5 feuilles apparues (au-dessous du bourgeon terminal)

19 ± 1 feuilles adultes

T A B L E A U I X - CULTIVARS GNAN, SEPELO, ZREZROU.

INFLUENCE DE LA CONSERVATION DES TUBERCULES MERES SUR LA RELATION TEMPORELLE ENTRE LE PREMIER SIGNE VISIBLE DE LA TUBERISATION (ECLATTEMENT) ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL.

CULTIVARS	DATE DE FRAGMENTATION-PLANTATION	PROVENANCE ET AGE DES TUBERCULES EN MOIS APRES LA RECOLTE	NOMBRE DE PLANTES	APPARITION DU "STADE ECLATEMENT" OU PROLIFERATION (= "p") EN JOURS APRES LA LEVEE	NOMBRE DE FEUILLES SUR L'AXE PRINCIPAL LE JOUR DU STADE "ECLATEMENT" OU PROLIFERATION ("p")		Feuilles apparues par jour sur l'axe principal
					APPARUES	ADULTES	
GNAN SERIES HOMOGENES	2 fév. 1979	1 R - 2 mois	12	29 jours ± 5	46 ± 4	19 ± 4	1,29 ± 0,15
	14 fév. 1980	1eR - 2 mois ±	4 3	32j ± 3 (1) 27 jours	52 ± 10 ("p") 45 ± 1	24 ± 8 ("p") 18 ± 2	
Σ ou \bar{m} Coefficient de variation			15 4	29 jours ± 4 14 %	46 ± 4 9 %	19 ± 4 19 %	
GNAN SERIES HETEROGENES	17 avril 1979	1 R - 4 mois ±	2	24 jours ± 2	41 ± 1	18	1,51 ± 0,02
	16 mai 1979	1 R - 5 mois ±	4 2 6	22j ± 2 22j ± 2 ("p") 27 jours ± 3	33 ± 6 33 ("p") 47 ± 6		1,11 ± 0,24
	20 juin 1979	1 R - 6 mois ±	1 6 11	18j 24j ± 4 (1)	21 40 ± 11 ("p") <40 ("p")		1,27 ± 0,11
Σ ou \bar{m} coefficient de variation			8 24	26 jours ± 3 13 %	45 ± 6 13 %	18	
SEPELO	31 janv. 1980	1 R - 4 mois	3	24 jours ± 2	45 ± 3	18 ± 1	1,48 ± 0,2
	2/16 mai 1979	1 R - 5 mois	2 2	33 jours ± 2 29 ± 6	51 ± 1 38 ± 2	21 15	1,25 ± 0,04 1,0 ± 0,4
Σ ou \bar{m} coefficient de variation			5 2	27 jours ± 5 19 %	47 ± 3 7 %	19 ± 2 9 %	
ZREZROU	17 avril 1979	1 R - 4 mois ±	3	31 jours ± 6	42 ± 6	17 ± 1	1,12 ± 0,1
	20 juin 1979	1 R - 5 mois ±	4	19 ± 5	20 ± 3		0,92 ± 0,06

- Plantation du 17 avril

Seuls 2 sujets sur 8 se comportent comme les précédents. Signalons que, pour cette date, au champ, la destruction des sommets végétatifs tendres par un insecte (l'adulte et ses larves) a réduit le nombre de sujets observables (id. pour le cultivar SP DOUCE).

- Plantation du 16 mai

On retrouve, sur un total de 13, 6 plantes dont "l'éclatement" coïncide avec un nombre de feuilles apparues sur l'axe principal identique à celui des séries de février.

- Plantation du 20 juin

Il n'est plus possible de situer l'initiation de la tubérisation par rapport à un indice phénologique. Deux mois après la plantation, toutes les plantes observées (11) tubérisent ; elles atteignent les stades prolifération, ébauche tubérisée, tubercule de 1 à 2 cm de haut, alors que l'axe principal porte un nombre total de feuilles < 40.

c) Cultivars SEPELO et ZREZROU

Les données expérimentales (tableau IX), 7 par cultivar, rendent plus sûres les valeurs trouvées en 1977 (tableau VI) :

Cultivars	Nombre de feuilles de l'axe principal le jour de "l'éclatement" :	1977		1979-1980	
SEPELO	apparues	45 à 50		47 ± 3 (cv = 7 %)	
	adultes	16 à 18		19 ± 2 (cv = 9 %)	
ZREZROU	apparues	43 ± 4		42 ± 6 (cv = 14 %)	
	adultes	19 ± 1		17 ± 1 (cv = 6 %)	

Elles montrent aussi l'effet d'une plantation très tardive (20 juin, cv ZREZROU) sur la précocité de "l'éclatement" au niveau de plantes portant peu de feuilles (20 ± 3) sur l'axe principal.

d) Au total, sur 168 plantes examinées, la relation temporelle, mise en relief en 1977 entre "l'éclatement" et un nombre, déterminé pour un cultivar donné, de feuilles de l'axe principal, a été vérifiée chez 101 plantes.

5.3.1.2. Conclusion

Ces résultats montrent :

- la stabilité de la coïncidence entre "l'éclatement" et un nombre n déterminé, caractéristique du génome, de feuilles apparues et adultes de l'axe principal, dans les cycles partant de fragments prélevés sur des tubercules mères âgés de 1 mois $\frac{1}{2}$ à 4 mois $\frac{1}{2}$ (sauf exceptions) après la récolte. De ce fait, sur le plan pratique, il est possible d'utiliser les repères foliaires définis pour situer l'initiation visuelle de la tubérisation ;

- la perte de cette coïncidence et l'impossibilité d'utiliser les repères foliaires lorsque les fragments proviennent de tubercules mères âgés de 5 à 6 mois $\frac{1}{2}$, 4 mois $\frac{1}{2}$ parfois ; dans ces conditions, l'initiation du tubercule est inéluctablement plus hâtive.

En effet, à partir de tubercules récoltés début décembre sur des plantes dont la partie aérienne est presque ou complètement desséchée, cette coïncidence apparaît :

à 100 %	en plantations échelonnées de la mi-janvier à fin mars ;
à 87 % (1977) et 52 % (1979-1980)	en plantations de la mi-avril ;
à 29 %	" de mai ;
à 0 %	" de la mi-juin.

A partir de tubercules de première récolte prélevés fin septembre, cette relation existe :

à 100 %	en plantations effectuées fin janvier et à la mi-février ;
à 0 %	" " à la mi-avril.

5.3.2. Par rapport à d'autres repères phénologiques

5.3.2.1. Résultats

a) La date de fragmentation-plantation

L'examen des deux graphiques de la figure 41 montre que :

- pour les 101 plantes dont "l'éclatement" est corrélé au repère foliaire (graphique A), la durée comprise entre la plantation et l'éclatement égale de 56 j à 134 j, est pratiquement proportionnelle ($r = 0,98$) à la durée de la levée égale de 32 j à 111 j. Ces durées sont élevées et dispersées en plantations précoces :

	Levée	Plantation à "éclatement"
SP DOUCE, 31 janvier, 1 R	65 j \pm 12	92 j \pm 14
GNAN, 2 février, 1 R	80 j \pm 19	109 j \pm 18

- pour les plantes obtenues principalement en plantations tardives (graphique B), la levée et l'initiation de la tubérisation (éclatement ou stade prolifération-ébauche tubérisée) sont visibles respectivement 31 j à 56 j et 46 j à 71 j après la plantation.

b) La date de la levée

Les résultats sont rassemblés dans les tableaux VIII et IX. La durée comprise entre la date de la levée et l'initiation visuelle est :

- quasi identique chaque fois que "l'éclatement" est corrélé au repère foliaire. Elle est égale en moyenne à :

27 j \pm 2	(coefficient de variation = 9 %)	pour 70 plantes (SP DOUCE)
28 j \pm 4	(" " 14 %)	" 23 " (GNAN)
27 j \pm 5	(" " 19 %)	" 5 " (SEPELO)
31 j \pm 6	(" " 19 %)	" 3 " (ZREZROU)

- variable, toujours inférieure aux précédentes et à 24 jours, en cas de non corrélation, c'est à dire en plantations postérieures à la mi-avril.

c) Le départ de la phase linéaire de la croissance aérienne

La relation temporelle entre "l'éclatement" et le départ de la phase linéaire de la croissance du système des axes aériens (chapitre IV) a été vérifiée chez 14 individus du cultivar SP DOUCE (fig. 40 A), 5 du cultivar SEPELO et 3 du cultivar ZREZROU.

d) La date de la néoformation visuelle du bourgeon adventif

Nous avons voulu situer l'initiation visuelle du tubercule par rapport au premier signe visible de la néoformation du bourgeon adventif.

1) Les résultats, concernant l'apparition du massif néoformé au niveau de 84 fragments (sur un total de 109 enterrés) provenant des 7 séries de tubercules du cultivar SP DOUCE fragmentés entre le 17 janvier et le 4 mars, révèlent que :

- l'étalement et le délai moyen d'apparition du massif néoformé après la fragmentation-plantation sont plus importants lorsque les dates de récolte et de fragmentation des tubercules mères sont rapprochées :

Récolte		Dates de fragmentation			
		17 ou 22/1	31/1	14/2	4/3
1 (3/12)	Nb tubercules	1	6	5	5
	Nb fragments	6	19	18	18
	Délai	30 j + 6	30j +11	20j + 4	21j + 7
	Etalement	16 j	34 j	12 j	22 j
1e (27/9)	Nb tubercules		3	3	
	Nb fragments		11	8	
	Délai		13 j + 2	15 j + 3	
	Etalement		6 j	16 j	
2e (17/12)	Nb tubercules	1			
	Nb fragments	4			
	Délai	26 j + 3			
	Etalement	6 j			

- le massif néoformé n'apparaît pas obligatoirement plus tôt sur le ou les fragments proximaux d'un tubercule : 10 cas sur 21.

2) Le point qui présente le plus d'intérêt pour nous est la situation de l'éclatement. Les durées moyennes comprises entre la néoformation visuelle du bourgeon et la date de la levée d'une part, la néoformation et "l'éclatement" d'autre part, ne sont pas significativement différentes entre les séries :

Test de KEULS

Néoformation du massif à levée	17/1	14/2	22/1(2eR)	14/2(1eR)	31/1(1R)	31/1	4/3
	30 j	30 j	31 j	32 j	32 j	36 j	38 j
Néoformation à "éclatement"	14/2(1R)	17/1	14/2	22/1(2R)	31/1(1R)	31/1	4/3
	56 j	57 j	58 j	59 j	59 j	60 j	63 j

En moyenne, pour l'ensemble des 48 plantes examinées, la levée et "l'éclatement" apparaissent respectivement $32 \text{ j} \pm 5$ (coefficient de variation = 17 %) et $58 \text{ j} \pm 6$ (coefficient de variation = 11 %) après le premier signe visible de la néoformation du bourgeon adventif.

5.3.2.2. Conclusions

a) En plantations précoces

- la date de fragmentation-plantation ne permet pas de prévoir les dates de levée et "d'éclatement" ;
- à l'opposé, quel que soit le cultivar, l'éclatement apparaît en moyenne 27 j à 31 j après la levée, ce qui confirme pleinement les résultats exposés au chapitre précédent ;
- pour le cultivar SP DOUCE, l'irrégularité de la levée et de "l'éclatement" (fig. 41 A) est liée à l'irrégularité de l'apparition de la néoformation du bourgeon adventif (ce qui est logique) : un temps de latence minimal de 2 mois $\frac{1}{2}$ à 3 mois $\frac{1}{2}$ après la date de récolte du tubercule mère semble nécessaire pour qu'une formation de novo des bourgeons soit possible. Dans 50 % des cas, cette néoformation est plus rapide au niveau des fragments proximaux. La levée et "l'éclatement" apparaissent respectivement 1 mois et 2 mois après l'apparition du massif néoformé.
- "l'éclatement" coïncide avec le départ de la croissance aérienne linéaire.

b) En plantations habituelles, la situation de l'éclatement par rapport à la levée est identique, sauf exceptions.

c) En plantations tardives, les plantes lèvent 1 à 2 mois après la plantation et atteignent les stades éclatement, prolifération, ébauche tubérisée dans quelques cas, dès les 15 à 24 j suivant la levée.

5.4. REMARQUES SUR LE DEVELOPPEMENT EN PLANTATIONS TARDIVES

a) Diminution de la vitesse de dégagement des feuilles

Les résultats (tableaux VIII et IX) indiquent pour certains individus une diminution du nombre de feuilles apparues par jour sur l'axe principal en plantations réalisées :

- aux mois d'avril ou de mai, 14 individus sur 33 (cultivar SP DOUCE)
- au mois de juin, 4 " sur 4 (cultivar ZREZROU)

b) Diminution du nombre de cataphylles

Le report, sur les graphiques A et B de la figure 42, du nombre de cataphylles en fonction de la date de la levée, révèle que les plantes à levée située au-delà de la mi-juin ont tendance à porter moins de cataphylles. La comparaison des moyennes (6 % < coefficient de variation < 44 %) entre séries montre une diminution significative (cultivars SP DOUCE, ZREZROU) ou non (cultivar GNAN) pour les plantations tardives :

Test de Keuls : SP DOUCE	mai	mars	janvier	avril	février
\bar{m} (cataphylles)	5	8	8	9	10
Test de Keuls : GNAN	mai	avril	février		
\bar{m} (cataphylles)	7	10	10		
ZREZROU	juin	avril			
	5	12 ± 1			

c) Augmentation du nombre de bourgeons et de pousses

Les fragments plantés tardivement peuvent être caractérisés par la néoformation d'un nombre élevé de bourgeons et le développement de 2 à 5 pousses par fragment. Ce phénomène apparaît dans :

70 %	des cas en plantation d'avril (tubercules de 1ère R, cultivar SP DOUCE)
14 %	" " de mai (cultivar SP DOUCE)
54 %	" " de mai (cultivar GNAN)
25 %	" " de juin (cultivar ZREZROU)
100%	" " de juin (cultivar GNAN)

Les bourgeons néoformés sur un fragment peuvent être nombreux, de 4 jusqu'à 27, nettement visibles, inhibés pour la plupart, dépourvus de racines.

d) Modifications de la croissance

Nous avons voulu connaître les modèles de croissance de quelques plantes provenant de plantations tardives. La croissance a été suivie à partir de 7 fragments plantés en buttes le 20 juin puis transférés dans des bacs sur champ au mois d'août.

La figure 43 rend compte des 3 types d'évolution de la croissance observés.

1) Pour 2 individus (cultivar GNAN), les paramètres aériens importants de la pousse unique (fig. 43 A) ou dominante (fig. 43 B, pousse a) sont voisins de ceux obtenus au chapitre II. Le cycle se termine fin janvier. La présence de 2 tubercules par pousse, ou de 4 pousses (1 tubercule par pousse) sur un même fragment (fig. 43 B ; pl. IX, 1) ne permet pas une comparaison des dimensions finales des tubercules ; on remarque que la phase extrême du ralentissement de leur allongement et la sénescence débutent 2 mois avant la fin du cycle.

2) A l'opposé, pour 4 individus (cultivar ZREZROU), les paramètres finaux de la croissance aérienne et du tubercule sont nettement inférieurs à ceux obtenus en plantation d'avril (fig. 43 C). Le schéma (fig. 43 D) indique que le raccourcissement du cycle à une durée de 5 mois est dû en grande partie à une diminution de la durée de la croissance aérienne ou bien de l'étape qui suit l'arrêt de la croissance aérienne.

3) Pour un fragment, l'échec est total, les bourgeons n'ont pas évolué.

Deux remarques sont à souligner :

- la durée de la phase accélérée de la croissance du système des axes aériens ne semble pas modifiée par la plantation tardive (\approx 1 mois);
- de ce fait, l'initiation visuelle du tubercule, plus précoce en plantation tardive, a lieu pendant la phase accélérée de la croissance aérienne.

e) Morphogenèse de quelques plantes à levées tardives

Nous avons pu observer, dans les cycles culturels habituels, une initiation visuelle de la tubérisation sur des plantes de petite taille, à levées différées, au niveau du prétubercule :

- de 5 pousses chétives croissant sur un fragment
- d'une plante à 6 feuilles assimilatrices apparemment adultes (pl. IX, 2)
- d'une pousse feuillée (40 cm de haut) développée en l'absence de tout système racinaire et à partir d'un fragment à nombreux bourgeons. Ce cas particulier (pl. IX, 3) pose le problème des relations entre : l'état physiologique du fragment mère, l'augmentation du nombre de bourgeons néoformés, la dépréciation en contrepartie de la rhizogenèse. Il nous rappelle que l'initiation de la tubérisation est couplée à l'émission d'une deuxième vague racinaire. Pour cette plante, le développement de 5 racines dans la zone d'éclatement du prétubercule a permis une reprise de la croissance aérienne puis, fin novembre 7 mois après la plantation, un allongement perceptible du tubercule.

5.5. CONCLUSIONS ET DISCUSSION

5.5.1. Conclusions

1°) La relation temporelle entre "l'éclatement" et un stade précis du développement foliaire peut être considérée comme caractéristique du cycle des plantes issues de bourgeons adventifs néoformés. Elle est corrélée à un repère morphologique sûr (sauf en plantations tardives) permettant de situer le départ de la tubérisation. Elle est en effet présente dès que le renouvellement du cycle est possible, indépendante

de la provenance du tubercule mère, du niveau de prélèvement du fragment, de l'époque de la levée, de l'âge du tubercule mère jusqu'à un certain seuil.

2°) Cette relation caractéristique semble apparemment liée à des constantes de temps du développement.

- "L'éclatement" apparaît toujours dans les :
 - . 25 à 30 j après la date de la levée ;
 - . 56 à 63 j après la date du premier signe visible de la néoformation du bourgeon .

L'initiation visuelle de la tubérisation chez cette Igname apparaît comme un phénomène à constante de temps.

- L'émergence de l'axe principal apparaît dans les 30 à 38 jours après la date du premier signe visible de la néoformation du bourgeon. La phase accélérée de la croissance de l'ensemble des axes caulinaires pour sa partie hors du sol a une durée égale le plus souvent de 25 à 30 jours (chapitre II). Le nombre de feuilles apparues par jour sur l'axe principal est constant pour un cultivar donné dans l'intervalle levée à "éclatement".

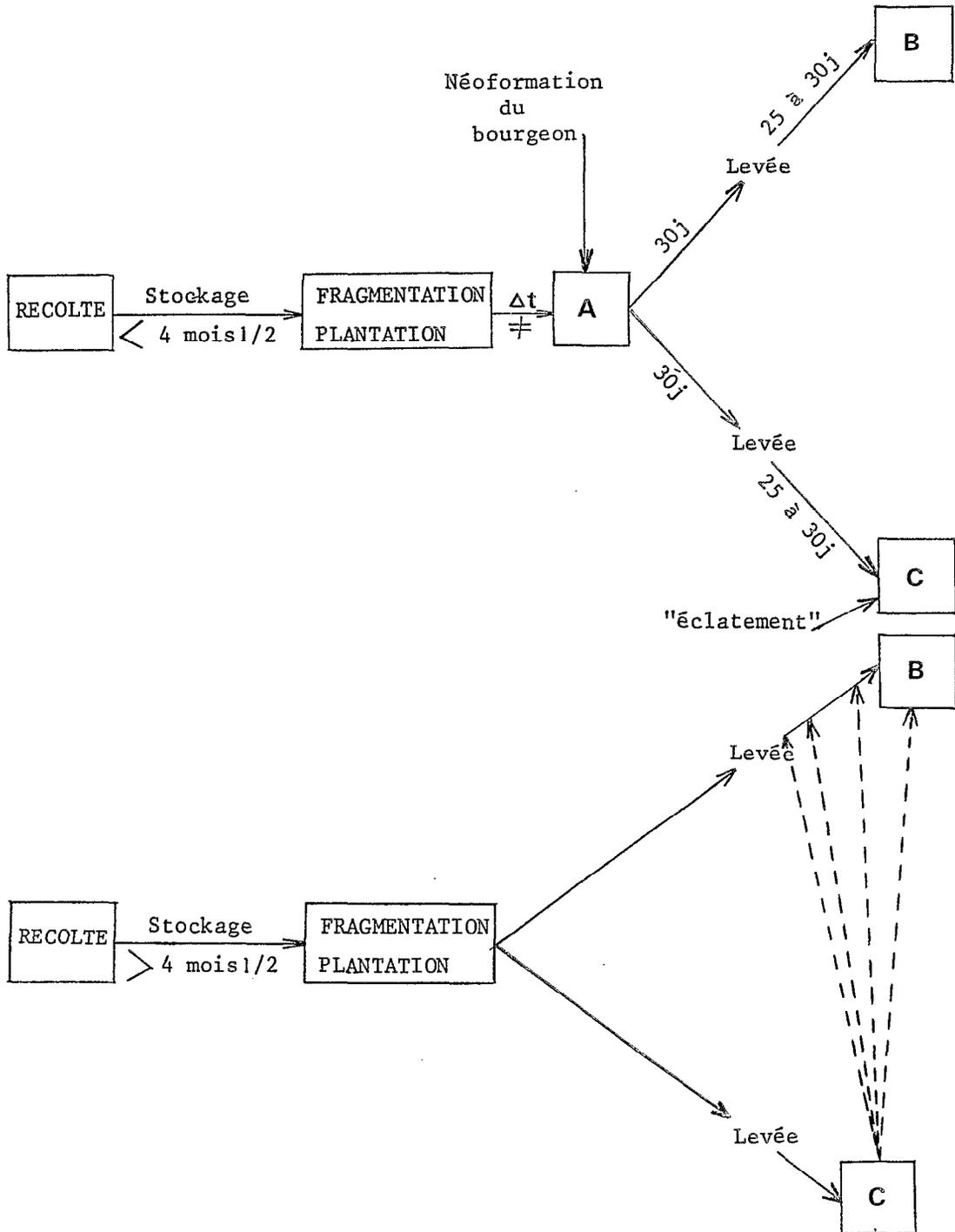
Le développement de la tige est aussi un phénomène à constante de temps.

- La relation entre "l'éclatement" et le repère foliaire (cf schéma ci-joint) apparaît comme une coïncidence entre constantes de temps de 2 phénomènes corrélés entre eux par une relation complexe probablement non directe.

3°) Le stockage des tubercules mères au-delà de 4 mois $\frac{1}{2}$ annule cette relation caractéristique.

L'événement A (néoformation d'un bourgeon) est nécessaire pour que B (fin de la croissance accélérée du système des axes aériens, atteinte d'un nombre n caractéristique de feuilles apparues et adultes de l'axe principal) et C ("éclatement") se déroulent. En plantations tardives, la constante de temps de l'événement B est moins modifiée que celle de l'événement C. La non plantation crée des conditions qui raccourcissent la constante de temps de l'initiation visuelle de la tubérisation (cf schéma ci-joint).

- n feuilles apparues et adultes sur l'axe principal;
- Départ de la croissance linéaire aérienne.



5.5.2. Discussion

5.5.2.1. *Étalement de la néoformation des bourgeons et de la levée*

a) En plantations précoces : dormance/inaptitude à l'organogenèse

Les 2 phénomènes, néoformation du bourgeon et levée, sont :

- étroitement liés dans le temps;
- d'autant moins rapides et plus dispersés que la fragmentation a lieu tôt après la récolte. ONWUEME (1975) sur *D. rotundata* indique aussi une diminution du temps nécessaire à la visibilité des bourgeons néoformés en fonction d'une durée croissante de conservation des tubercules mères (voir également sur *D. batatas* : SAWADA, YAKUWA et IMAKAWA, 1959) ;
- plus rapides à partir d'une proportion seulement de fragments proximaux.

L'inaptitude à une organogenèse immédiate est probablement due en partie à l'état partiellement dormant des fragments plantés.

Le gonflement d'un bourgeon préformé situé à la "tête" du tubercule signifierait le début de la levée de dormance : existe-t-il alors, comme le montre GREGORY (1968) sur la "racine tubérisée (rootstock)" de *D. composita*, un gradient de dormance proximal-distal croissant ? Nous avons noté dans le temps d'apparition des bourgeons des différences bien souvent plus importantes entre tubercules plutôt qu'entre fragments d'un tubercule à l'exception de quelques proximaux. De nombreux auteurs ont étudié l'influence de la position du fragment sur :

- la rapidité de la néoformation (*D. rotundata*, *D. alata* : ONWUEME, 1973, 1975 ; PASSAM, 1977 ; *D. composita* et *D. floribunda* : GREGORY, 1968) ;
- la rapidité de la levée (*D. cayenensis*, *D. rotundata*, *D. alata*, *D. trifida* : BURKILL, 1915 ; KINMAN, 1921 ; IRVING, 1947 dans WAITT, 1963 ; JAMES, 1953 ; PHILLIPS, 1956 dans WAITT, 1963 ; GIRARDOT, 1956 dans COURSEY, 1967 ; MIEGE, 1957 ; CAMPBELL et coll., 1962a ; GOODING et HOAD, 1967 ; FERGUSON, HAYNES et SPRINGER, 1969 ; MATHURIN et DEGRAS, 1974, 1975 ; DEGRAS et MATHURIN, 1980) ;
- le rendement (*D. cayenensis*, *D. rotundata*, *D. alata* : MIEGE, 1957 ; WAITT, 1959 ; GOODING et HOAD, 1967 ; FERGUSON et HAYNES, 1969 ;

LYONGA, FAYEMI et AGBOOLA, 1973 ; LYONGA et AYUK-TAKEM, 1978, 1982 ; *D. batatas* : NAKANISHI et NEGURA, 1958).

Ces travaux s'accordent à montrer : une levée ou une néoformation plus rapides à partir des fragments proximaux (dits "de tête", "heads") par rapport aux suivants eux-mêmes différents ou non entre eux pour cette étape, et une relation ou non selon les auteurs entre la position du fragment et le rendement. Il n'est cependant pas prouvé de façon formelle que tout fragment proximal (nous entendons : fragment dépourvu de bourgeons le jour de la plantation) donne lieu obligatoirement à une levée plus rapide des pousses. Le fragment proximal est probablement le moins soumis aux corrélations d'inhibition installées dans le tubercule mère, lesquelles ne permettent pas au potentiel organogénèse de s'exprimer même lorsque la dormance est levée. Ajoutons que la taille des tubercules mères serait aussi un paramètre impliqué dans la rapidité de la levée au champ (MIEGE, 1957).

b) En plantations tardives : irrégularité/compétitivité

Les fragments plantés ne sont probablement pas dormants, à moins d'admettre la possibilité de fortes variations individuelles d'autant que la précocité ou la tardiveté varient considérablement selon les cultivars (BURKILL, 1915 ; WAITT, 1963 ; COURSEY, 1967). L'une des causes de l'irrégularité de la levée (moins accentuée) pourrait être la compétitivité entre le développement des pousses et des bourgeons nombreux sur un fragment.

Des preuves histologiques et biochimiques de l'hétérogénéité du tubercule existent (MIEGE, 1957, 1978b; FERGUSON, 1969 dans FERGUSON, HAYNES et SPRINGER, 1969 ; FERGUSON, HAYNES et SPENCE, 1980 ; MATHURIN et DEGRAS, 1974, 1978 ; DEGRAS et MATHURIN, 1980). A titre de perspectives de recherche, une étude expérimentale de l'évolution de la dormance des différentes parties du tubercule, lorsqu'elles sont isolées (par fragmentation-ou par le procédé de UMUDIKE (1)), ou bien corrélées entre elles, mettrait en lumière des éléments de la dispersion de la levée. Cette dormance pose des problèmes. Un néo-tubercule prélevé au cours du cycle végétatif ne devient apte à l'organogénèse que plusieurs mois

(1) National Root Crops Centre, Umudike, Nigéria (Federal Agricultural Research and Training Station, 1975).

après la séparation de la plante mère (exemple : tubercules de 1ère récolte). L'étape de l'entrée en dormance ne serait-elle pas la croissance du tubercule ? A ce propos, COURDUROUX (1967) pour le Topinambour, LAGARDE (1972) pour le Crosne du Japon, en accord avec l'opinion de BURTON (1957, 1963) et d'EMILSSON (1949) sur la Pomme de terre, pensent que "la dormance des tubercules s'installe progressivement et débute avec leur initiation" (COURDUROUX, 1967). Quand le tubercule d'Ignome termine sa croissance, du fait de sa non nutrition (à l'exception de l'arrêt de l'allongement pour certains), la dormance serait forte. Rien ne s'exprime. Le prétubercule lui-même est dormant puisque les bourgeons qu'il porte ne s'allongent pas durant 1 mois $\frac{1}{2}$ ou plus : les relations de dormance qui s'établissent dans l'ensemble prétubercule-tubercule semblent avoir pris le relais de l'influence corrélative inhibitrice exercée par les parties aériennes sur la croissance des bourgeons du prétubercule.

5.5.2.2. *Stabilité de la situation de l'initiation visuelle de la tubérisation*

a) Le fait qui nous permet de dire que la relation temporelle entre "l'éclatement" et un stade précis du développement aérien est caractéristique du cycle est son existence en cultures de janvier chez les plantes issues de fragments partiellement dormants le jour de la plantation. Il prouve que l'éclatement ne peut pas se localiser plus tard et à un stade plus évolué de la plante. La potentialité des bourgeons néoformés est probablement en ces cas soustraite au maximum à l'influence post dormance du tubercule mère.

b) Le vieillissement du tubercule mère (âge > 4 mois $\frac{1}{2}$) déstabilise cette situation.

1°) Cas de l'Ignome

Aucune étude précise n'a été faite. Le départ de la courbe de croissance pondérale des tubercules de *D. alata* se place au 2ème mois (plantations du 1er avril, 1er mai, mi-mai (usuelle)) ou au 3ème mois (1er mars, 1er juin) après la date de plantation (CAMPBELL et coll., 1962b). ONWUEME (1975) note une visibilité du néo-tubercule plus hâtive en plantations tardives chez *D. rotundata*.

2°) Le cas de l'Igname comparé à celui de la Pomme de terre

MADEC et PERENNEC (1955, 1959, 1962) ont démontré que plus le tubercule mère de Pomme de terre est évolué ou physiologiquement âgé au moment de la plantation, plus la plante fille a une tubérisation précoce. Quelle que soit la température de conservation des tubercules mères, il se produit dans les parenchymes du tubercule (MADEC, 1958) une évolution physiologique influençant le développement des bourgeons; elle est plus rapide à température élevée (également HOGETOP, 1930 ; CLAVER, 1951, 1956 ; KAWAKAMI, 1952, 1962 ; KRIJTJE, 1958 ; DAVIDSON, 1958 ; PERENNEC et MADEC, 1960). Pour l'Igname, on peut admettre que l'initiation précoce du tubercule en plantations tardives est liée à une modification physiologique des fragments sous l'effet d'une conservation ("incubation" : SAVIC, 1943) prolongée des tubercules mères. En effet, certaines comparaisons entre les conditions nécessaires au renouvellement du cycle de la Pomme de terre et de l'Igname sont possibles (nous excluons toute analogie avec les facteurs externes inducteurs de la tubérisation chez la Pomme de terre ; il est clair qu'en milieu tropical "l'induction" de la tubérisation souterraine n'est pas un problème pour l'Igname, la rareté des publications sur ce sujet (GARNER et ALLARD, 1923) en étant un garant) :

- chez la Pomme de terre, il n'existe pas de zones thermiques strictement définies pour la levée de dormance des tubercules, mais, selon BURTON (1963), des "conditions favorables" propres à chaque variété : elle est plus rapide à 20°C-22°C qu'à 2°C-5°C (ROSA, 1928 ; EMILSSON, 1949 ; BURTON, 1963 ; mises au point de BURTON, 1957, 1963). Une température constante supérieure à 10°C-12°C est indispensable à une bonne conservation "physiologique" des tubercules de *D. alata* et du complexe *D. cayenensis*-*D. rotundata* (COURSEY, 1968) ; des températures de 13°C à 16°C inhibent la croissance des bourgeons des tubercules mais pas la levée de dormance (GONZALEZ et COLLAZO DE RIVERA, 1972 ; ADESUYI, 1978, 1982 ; DEMEAUX, BABACAUH et VIVIER, 1978, 1982) ;

- pour la Pomme de terre, les températures les plus favorables à l'incubation du tubercule mère et à la croissance des pousses sont les mêmes (BURTON, 1957, 1960 ; MADEC et PERENNEC, 1959 ; HEADFORD, 1962). Le cycle de l'Igname se déroule à température peu variable ;

- " des méristèmes nouvellement formés donnent des germes à évolution différente suivant l'âge physiologique du tubercule qui les porte" (MADEC, 1958). Pour l'Igname, l'état physiologique du fragment mère au moment de la plantation influencerait le développement de la plante fille, et le stade foliaire de l'axe principal le jour de l'éclatement serait un signe de cet état physiologique initial.

5.5.2.3. *Potentialité de croissance en plantations tardives*

a) Nous avons vu en plantations de mai-juin une augmentation du nombre de bourgeons et de pousses par fragment, la possibilité d'une diminution des paramètres finaux de la croissance et de la durée du cycle.

Ces observations, peu rigoureuses par manque de répétitions, vont dans le sens des travaux parus sur ce sujet. Sur *D. alata* : GOODING et HOAD (1967) obtiennent, à partir de tubercules traités, fragmentés et plantés 4 mois après la date habituelle, des plantes se desséchant 4 mois après la mise en culture et produisant de très petits tubercules ; CLAIRON et ZINSOU (1980), observent qu'une durée de conservation des tubercules mères supérieure à 4 mois après la levée de dormance entraîne une diminution de la durée du cycle, de la matière sèche des parties aériennes, du rendement, ainsi qu'une augmentation du nombre de pousses et de tubercules fils. Pour la Pomme de terre, la capacité germinative du tubercule évolue avec son vieillissement (HOGETOP, 1930 ; KAWAKAMI, 1952, 1962 ; KRIJTHE, 1958 ; PERENNEC et MADEC, 1960) ; une bonne croissance et un bon rendement s'obtiennent à partir de tubercules mères n'ayant subi qu'une incubation partielle (MADEC et PERENNEC, 1955 ; MONTALDI et CLAVER, 1963 ; TOOSEY, 1963 ; IRITANI, 1968 ; ROZIER-VINOT, 1971), mais le résultat final n'exprime pas toujours le degré "d'incubation" du tubercule mère au moment de la plantation en raison du comportement variétal dans le milieu (MADEC et PERENNEC, 1962 ; PERENNEC et MADEC, 1980).

b) La relation entre une diminution du nombre de cataphylles et une levée tardive a également été observée par NJOKU et coll. (1973) et par DUMONT (1976) ; selon ces auteurs, une alimentation en eau non limitante (en mai-juin-juillet) favoriserait l'apparition des feuilles assimilatrices. Cependant le nombre de cataphylles dépendrait de l'espèce (NJOKU et coll., 1973 ; WILSON, 1977), des équilibres hormonaux ou trophiques inhérents au tubercule mère (WILSON, 1977), de la nature de l'organe de multiplication (AHOUSSOU, TOURE et PIQUETAILLE, 1980).

L'Igname du futur, telle qu'elle fut schématisée au Séminaire International sur l'Igname qui s'est tenu à Buéa en 1978, doit porter peu de cataphylles. Des arguments sont favorables à l'intervention de facteurs endogènes et externes dans le déterminisme de leur abondance :

- pendant le stockage des tubercules mères, l'inhibition de l'absorption racinaire a pour conséquence directe une émission continue de feuilles-écailles le long des axes développés à partir des bourgeons préformés ;

- dans nos essais, leur réduction devrait logiquement être une manifestation du vieillissement du tubercule (l'alimentation en eau étant assurée) ;

- le méristème apical fabrique au moins 5 feuilles avant tout pointement de racines (chapitre I) : indépendance donc de la morphogenèse initiale vis-à-vis de l'absorption racinaire.

Une étude de la morphogenèse foliaire du Crosne du Japon en fonction notamment de l'état physiologique initial du tubercule, ainsi qu'une revue du mode d'initiation au point végétatif des types foliaires et de la relation entre les dimensions du méristème apical et celles des feuilles qu'il produit, se trouvent dans la thèse de TORT (1977). Par exemple, à l'obscurité et à 15°C, la morphogenèse s'oriente à l'intérieur du bourgeon vers le type feuille (crosnes non dormants), vers le type écaille (crosnes dormants) ou vers une forme de transition entre ces deux types (crosnes partiellement dormants) ; les écailles ont "à la fois un développement intragemmaire et extragemmaire différent de celui des feuilles".

c) Il ne nous a pas été donné d'observer les effets extrêmes du vieillissement du tubercule, c'est à dire des exemples de boulage, type Pomme de terre, soit une formation directe du néo-tubercule en l'absence d'élongation du bourgeon néoformé. L'aspect morphologique d'un ensemble néoformé tel qu'on le voit sur le cliché 4 (pl. IX) ne correspondrait-il pas à une forme de boulage ? Ce phénomène est décrit chez les espèces à tubérisation d'axes caulinaires : Pomme de terre (SCHACHT, 1856 ; DE VRIES, 1878 cités par WELLENSIEK, 1929 ; VOCHTING, 1902 ; WELLENSIEK, 1924, 1929 ; OORTWIJN BOTJES, 1927 ; HOGETOP, 1930 ; ITO et KATO, 1951 ; CLAVER, 1951, 1953 ; KRIJTJE, 1955 ; MADEC, 1956 ; VAN SCHREVEN, 1956), Topinambour (HANOWER, 1960 ; CLAVER, 1961 ; COURDUROUX, 1963, 1967 ; JEFFORD et EDELMAN, 1963) ; Crosne du Japon (LAGARDE, 1961, 1963, 1972) ; *Ullucus tuberosus* (CLAVER, 1961) ; Glaiëul (COHAT et LENARD, 1968).

Les résultats rapportés dans ce chapitre confirment donc l'observation que nous avons faite les années précédentes (chapitre IV), et selon laquelle l'initiation visuelle de la tubérisation (éclatement) apparaît à un moment précis du développement de la plante, repérable sur le terrain à partir de 2 repères : l'un morphologique (stade foliaire de l'axe principal), l'autre temporel (date de la levée). La question est de savoir quand se manifeste ce phénomène dans les cycles partant de fragments à bourgeons préformés ou de graines.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

L'objectif était de déterminer, par une comparaison inter-cultivars et à partir d'un matériel végétal voulu homogène, d'une part les caractéristiques de la croissance et de la morphogénèse, du système des axes aériens et du tubercule des plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, d'autre part le modèle corrélatif de ces croissances.

1°) La croissance de l'ensemble des axes aériens suit un modèle à phase linéaire caractérisée. Les parties aériennes régulent leur propre croissance.

Le fait que pour les individus d'un cultivar, et pour 4 cultivars sur 5, les paramètres importants de cette croissance soient voisins, signifie qu'une certaine potentialité s'est exprimée dans les conditions utilisées. Il est permis de penser que la croissance du système aérien dépend :

- du potentiel métabolique de la plante déterminé par des facteurs internes (influence du fragment mère, de l'ensemble pré-tubercule-système racinaire, des parties aériennes, propriétés cellulaires liées à l'évolution physiologique de la plante et donc à l'état physiologique initial du fragment mère, tendance génétique) et externes ;
- des corrélations qui s'établissent entre les parties en croissance de la plante.

L'un ou plusieurs de ces facteurs ont probablement été limitants.

2°) La croissance en longueur du tubercule suit un modèle à phase accélérée puis ralentie. La croissance en épaisseur, partant d'un point zéro (sommet du tubercule), comprend un épaississement initial diamétral rapide (3/4 du diamètre final obtenu en 11 à 16 j) suivi d'un épaississement ralenti de durée variable.

Le fait que les paramètres importants de la croissance du tubercule soient voisins entre individus d'un cultivar (à condition que le tubercule soit unique et à courbe d'allongement régulière) mais différents parfois entre cultivars, signifie que :

- dans un environnement donné, la potentialité de la croissance tubérisée d'un individu est étroitement liée à celle de sa croissance aérienne ; à priori le facteur limitant pourrait être de nature trophique;
- la régulation endogène par le tubercule de sa propre croissance est telle que certains paramètres apparaissent comme des caractéristiques génotypiques.

3°) La similitude (sauf exceptions) du modèle corrélatif des croissances explique en partie ces résultats.

a) Les deux premiers mois du cycle sont caractérisés par la prédominance de la croissance du bourgeon apical et du système racinaire.

b) Il existe un stade crucial du développement marqué par la simultanéité des observations suivantes : initiation visuelle de la tubérisation (définie par l'éclatement), départ de la croissance linéaire aérienne, atteinte d'un stade précis du développement foliaire de l'axe principal.

c) Pendant la première moitié de la phase linéaire aérienne, la croissance du tubercule est faible, isodiamétrique.

d) L'allongement rapide du tubercule débute pendant la deuxième moitié de la croissance linéaire aérienne (sauf exceptions).

e) La phase de la croissance optimale du tubercule se place durant les 1 mois 1/2 à 2 mois suivant l'arrêt de la phase linéaire aérienne : l'épaississement initial est optimal, on se situe dans la partie médiane de la courbe d'allongement.

Il est permis de conclure que la croissance du tubercule est liée :

- à l'évolution de son potentiel métabolique déterminé par des facteurs internes (trophiques, propriétés cellulaires intrinsèques et celles liées à l'évolution physiologique de la plante) et externes ;
- à des corrélations entre les territoires responsables de l'allongement et de l'épaississement, probablement complexes lorsque le

niveau métabolique est faible. La discussion suggère que le phénomène de l'allongement pourrait être prédominant.

DEUXIEME PARTIE

**PLANTES ISSUES
DE BOURGEONS AXILLAIRES PRÉFORMÉS**

INTRODUCTION

Dans la PREMIERE PARTIE, nous avons montré qu'à partir de fragments de tubercules de masses voisines plantés à la mi-avril, les caractéristiques et la potentialité de la croissance de la partie aérienne et du tubercule étaient semblables entre la majorité des plantes issues de bourgeons adventifs néoformés pour un cultivar donné.

Il nous a paru nécessaire d'établir des comparaisons avec le développement des plantes issues de bourgeons préformés, lesquelles s'obtiennent en culture traditionnelle à partir de tubercules de deuxième récolte. Le fait à rappeler (MATERIEL et TECHNIQUES pp.11-13) est l'hétérogénéité du matériel mis en terre : la masse des fragments et le stade de développement du bourgeon sont variables.

Nous nous sommes limitée à montrer par quelques exemples, d'une part l'évolution morphologique du prétubercule et du tubercule de première et de deuxième récolte (chapitre I), et d'autre part l'incidence possible de l'état du bourgeon préformé et de l'âge du tubercule mère sur les paramètres caractérisant la croissance. Cette étude a été complétée par la recherche, au niveau de tous les cultivars (sauf KRENGLE) utilisés dans la PREMIERE PARTIE, de la relation entre l'initiation visuelle du tubercule et le nombre de feuilles de l'axe principal dans les cycles partant de fragments de tubercules, d'une récolte ou de deuxième récolte, à bourgeons axillaires préformés (chapitre III).

Nous avons principalement utilisé des tubercules de deuxième récolte des cultivars LOKPA, SEPELO, ZREZROU provenant directement de cultures villageoises.

CHAPITRE I

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU PRÉTUBERCULE ET DU TUBERCULE DE PREMIERE PUIS DE DEUXIEME RÉCOLTE

Elle est décrite essentiellement à partir des observations faites sur les plantes des cultivars LOKPA, SEPELO, ZREZROU étudiées au chapitre suivant.

1.1. CONSTITUTION DU PRÉTUBERCULE

A titre d'exemple, le prétubercule d'un bourgeon préformé haut de 1,8 cm sur 1,3 cm de diamètre (fig. 44), ou d'une pousse courte PC selon la terminologie que nous emploierons, est constitué par :

1) Une base caulinaires comprenant

- l'entre-noeud court (5 mm) et épais (peut-être 2 entre-noeuds) sous-jacent à l'entre-noeud 1 de l'axe principal ;
- le noeud 1 ;
- la partie basale de l'entre-noeud 1.

Cette base caulinaires porte

2) Des feuilles-écailles

- F1, charnue
- l'écaille sèche sous-jacente à F1

3) Des bourgeons axillaires sériés

- A x 1 insérés à l'aisselle de F1
- les surnuméraires de A x 1 et ceux dans l'aisselle des feuilles sèches sous-jacentes à F1, qui sont entraînés par la croissance synchrone de F1 et de l'entre-noeud sous-jacent à F1

4) Des racines

En conclusion, la feuille F1 forme avec l'entre-noeud sous-jacent l'unité ontogénique dont dérive essentiellement le pré-tubercule. Il existe donc une analogie avec le pré-tubercule mis en place par un bourgeon adventif. Dans une certaine mesure, l'entre-noeud sous-jacent à F1 peut être qualifié de "tubérisé".

1.2. EVOLUTION DU PRETUBERCULE AVANT L'INITIATION DE LA TUBERISATION

Les phénomènes observés dépendent du développement du bourgeon mis en terre (voir p.13).

- Le nombre de racines ainsi que la dimension du pré-tubercule, d'une pousse longue PL ou d'une pousse axillaire-relais, se retrouvent pratiquement identiques au moment de l'initiation visuelle de la tubérisation. Les racines, nombreuses (de 14 à 26 chez les plantes utilisées), métacutinisées, reprennent leur élongation.

- La mise en terre d'une pousse courte PC est suivie obligatoirement de l'émission de nombreuses racines (> 12) à partir du pré-tubercule qui grossit, et du dégagement des entre-noeuds souterrains.

- L'évolution fréquemment observée à partir de fragments à bourgeons dormants ou inhibés D mérite d'être soulignée. Le(s) bourgeon(s) apparaît porté par un soubassement à surface subéreuse, lequel doit correspondre à l'entre-noeud sous-jacent à la feuille F1, et les racines sont peu nombreuses, de 7 à 11 (fig. 45 A ; pl. X,1). La non plantation semble donc favoriser la rhizogenèse, fait déjà noté lorsqu'un bourgeon adventif se développe au cours du stockage du tubercule mère.

1.3. EVOLUTION DU TUBERCULE DE PREMIERE RECOLTE

1.3.1. Initiation visuelle

Le premier signe visible de la tubérisation est un "éclatement" de la couche subéreuse de revêtement de la base caulinaire, se prolongeant au niveau de la feuille-écaille F1, accompagné de l'émission de nouvelles racines (pl.X,2) et suivi de la prolifération des tissus sous-jacents (pl. X,3 ; fig. 45 B).

1.3.2. Evolution du tubercule

Elle est semblable (fig. 46) à celle décrite chez la plante issue d'un bourgeon adventif ; seuls les temps d'apparition des premiers stades diffèrent.

1.3.3. Evolution du prétubercule

A l'opposé, il existe des différences au niveau de l'évolution du prétubercule après le stade "éclatement". Ce sont, par rapport aux plantes issues de bourgeons adventifs :

- | | | |
|--|---|----------------------------|
| - <u>un accroissement du prétubercule</u> | } | <u>plus intenses et de</u> |
| - <u>une rhizogenèse</u> (2ème vague racinaire) | | <u>plus longues durées</u> |
| - <u>un gonflement</u> , parfois une tentative de croissance, et une <u>dislocation</u> des bourgeons axillaires liée à la prolifération (fig.47). | | |

Ces activités cessent 1 mois $\frac{1}{2}$ à 2 mois après le stade "éclatement", au moment où le néo-tubercule devient ovoïde, pyriforme, comme nous le verrons au chapitre suivant. Pour l'ensemble des plantes, les 2 dimensions mesurées du prétubercule passent de 2,8 cm et 2,4 cm \pm 0,6 au stade éclatement, à 4,2 cm et 3,8 cm \pm 0,7 ; ces dernières mesures seront celles de la "tête" du tubercule à la récolte (en cas de non pratique de la double récolte). Nous ne connaissons pas le nombre total de racines du prétubercule des plantes étudiées (on note leur apparition sur une face) ; on en dénombre 23 au total sur l'exemple de la figure 47, le maximum observé étant 58 sur un individu du cultivar LOKPA planté en janvier dans une parcelle non arrosée.

Remarques

La présence de plusieurs tubercules par plante peut être liée à :

- la scission de l'ébauche tubérisée par une partie du fragment mère (fig. 48 A) ou de l'apex du tubercule par une racine traçante ;
- un bourgeon inhibé (fig. 48 B-C).

Les caractéristiques morphologiques qui viennent d'être décrites sont valables pour le développement de bourgeons préformés situés à la "tête" des tubercules d'une seule récolte (fig.49).

1.4. FORMATION D'UN TUBERCULE DE DEUXIEME RECOLTE

L'exemple choisi (fig.50, pl.XI) se rapporte à la plante dont nous avons précédemment (fig.46) suivi l'évolution du néo-tubercule ; le prélèvement de ce dernier a lieu 56 jours après l'arrêt de la croissance aérienne.

Deux jours après la première récolte, une ligne claire apparaît à la périphérie de la section.

Le 5ème jour, des éclatements de la zone subéreuse recouvrant le pré-tubercule sont nettement perceptibles et la partie périphérique de la section est franchement blanche.

Du 8ème au 14ème jour, la prolifération des tissus s'opère en tout point du pré-tubercule et forme un manchon autour de la cicatrice de l'entaille ; de nombreuses racines sont émises (3ème vague racinaire sur ce pré-tubercule), les bourgeons, turgescents, se disloquent et migrent.

A partir du 19ème jour, la partie proximale n'évolue plus ; certains bourgeons sont groupés sur des mamelons. A la partie distale, les ébauches de digitations s'individualisent ; elles croissent jusqu'à la fin du cycle.

Cette évolution, la plus fréquente, explique la morphologie finale des tubercules de deuxième récolte (fig.1; pl.II). Soulignons qu'un lien apparemment étroit entre bourgeons et digitations, au moment de la prolifération (fig.51) et à la récolte a pu être observé en cas de nombreux bourgeons dispersés sur un large pré-tubercule le jour de la première récolte. A l'extrême, un prélèvement tardif s'est soldé par la formation de mamelons tubérisés liés aux bourgeons, la partie caulinaire du pré-tubercule étant demeurée au stade éclatement-prolifération.

1.5. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

a) Les bourgeons visibles sur les tubercules de deuxième récolte sont qualifiés d'axillaires puisqu'ils dérivent des ensembles axillaires (on pourrait parler d'yeux) placés à l'aisselle des feuilles-écailles inhérentes au pré-tubercule. Leur individualisation est provoquée par la prolifération des tissus du pré-tubercule lors de la formation du néo-tubercule puis du tubercule de deuxième récolte.

b) Le prélèvement du néo-tubercule sur des plantès en arrêt de croissance aérienne a pour effet une re-tubérisation immédiate se manifestant une nouvelle fois au niveau du prétubercule par de l'éclatement, de la prolifération et l'émission de nouvelles racines. Elle pourrait être le fait :

- soit d'un néo-fonctionnement cambial puis d'une organisation d'une plage ou d'arcs méristématiques primaires dont dériveraient les digitations (tubercules) ;
- soit d'une activité de plages ou d'arcs méristématiques demeurés inhibés dans le prétubercule.

En conclusion, il convient d'insister sur :

- l'identité, que le bourgeon de régénération soit axillaire ou adventif, de la nature caulinaire du prétubercule, de l'aspect morphologique de l'initiation puis de la morphogenèse du néo-tubercule ;
- les différences dans la taille, l'accroissement du prétubercule et dans le nombre de racines qu'il porte, lesquels sont plus importants en cas de bourgeons préformés.

CHAPITRE II

ANALYSE DE LA CROISSANCE

2.1. MATERIEL ET PRESENTATION DES RESULTATS

La croissance est suivie chez 49 plantes classées en fonction:

- du stade de développement du bourgeon préformé mis en terre (voir p.12 et p.13): PC, pousse courte ; PL, pousse longue ; Axillaire-relais ; D, dormants ou inhibés ;
- de la date de plantation.

Date plantation	Cultivar	Nombre plantes/stade			
		PC	PL	D	Ax-relais
1979					
30/1	LOKPA	10			
23/2-10/3	LOKPA			5	
	SEPELO	6		1	
	ZREZROU			1	
18/4-2/5	LOKPA		4	3	
	SEPELO	4	2	4	
	ZREZROU	1	1	3	3
22/6	SEPELO		1		

Les cultures sont régulièrement arrosées (sauf 6 bacs maintenus sans arrosage jusqu'au 9 Mars).

Etant donné la variabilité introduite et le manque de répétitions, les paramètres permettant de caractériser le développement des parties aériennes et du tubercule sont présentés dans les tableaux X et XI par cultivar pour un individu de chaque classe. Pour toutes les plantes, certains paramètres sont donnés sur des figures ou exprimés par des moyennes.

T A B L E A U X : PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME AERIEN AU COURS DES CYCLES PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULES DE 2ÈME RECOLTE A BOURGEONS PREFORMES.

Numéro Plante	PARAMETRES AU DEPART DE LA PLANTATION				LEVEE CROISSANCE DE L'ENSEMBLE DES AXES AERIENS										DUREE TOTALE (j)
	Cultivar	Date de plantation	Etat du bourgeon	Masse du fragment (g)	(j) PHASE ACCELEREE					PHASE LINEAIRE			PHASE RALENTIE		
					Durée (j)	Longueur atteinte (m)	Apparition de la ramification en j après la levée	Allongement "linéaire" de l'axe principal (cm/j)	Feuilles apparues par jour sur l'axe principal	Durée (j)	Longueur atteinte du fait de cette phase (m)	Allongement moyen (m/j)	Durée (j)		
31 45 66 56	LOKPA	30 janv. 10 mars 18 avr. "	PC (1) Dnp PL Dnp	340 343 211 250	39 53 0 33	31 21 54 43	12,8 8,0 13,1 13,0	9 6 15	16,4 14,9 10,2	1,2 1,4 1,2 1,1	59 30 23 42	91,2 41,5 25,1 26,1	1,54 1,42 1,04 0,90	25 26 35 10	115 77 112 95
28 36 101 104 108 78	SEPELO	23 fév. " 2 mai " " 22 juin	PC Dip PC PL Dip PL	495 357 414 298 417	18 42 16 0 43 5	29 23 25 56 27 21	8,8 6,2 4,9 5,6 6,0 6,0	9 10 7 12 10 10	14,3 9,1 10,0 variable 11,4 12,3	1,5 1,5 1,4 1,4 1,6 1,4	63 45 43 50 38 35	52,8 17,2 23,1 41,4 23,1 40,6	0,64 0,43 0,53 0,83 0,61 1,16	24 15 13 12 10 22	116 83 81 118 75 78
47 95 98 94 93	ZREZROU	10 mars 25 avr. " " "	Dip PC PL Ax-relais Dnp	321 245 347 266 220	34 14 8 14 36	28 34 29 48 26	4,5 8,0 6,1 12,4 6,2	14 12 11 12 15	11,9 13,4 13,4 10,2 12,6	1,0 1,1 1,0 0,8 1,2	67 30 45 29 29	38,5 37,2 40,4 33,1 22,0	0,58 1,26 0,90 1,14 0,76	13 13 23 24 11	108 77 97 101 66

C = axe coupé

(1) = non arrosé jusqu'au 9 mars

TABLEAU X (SUITE)

Numéro Plante	PARAMETRES EN FIN DE CROISSANCE				FLORAISON	NON CROISSANCE	CYCLE VEGETATIF
	Longueur finale de :		Nbre de feuilles de l'axe principal :				
L'ensemble des axes caulinaires (m)	l'axe principal (m)	total	Cataphylles				
31	124,0	4,4 c	48 c	24	85	106	260
45	67,3	6,7	92	15	62	116	246
66	44,1	7,0	109	19	96	105	217
56	49,6	8,4	97		néant	88	216
28	72,9	4,4 c	63 c	17	82	102	236
36	27,2	5,0	102	15	68	111	236
101	30,4	5,9	97	17	60	106	203
104	47,4	4,1 c	92 c	16	81	85	203
108	29,9	5,8	94	13	50	85	203
78	51,6	6,0	91	7	45	83	166
47	44,8	6,5	94	13	60	79	221
95	54,6	6,8	81	27	47	117	208
98	51,1	6,4	85	14	34	96	201
94	48,3	4,5	76	18	48	93	208
93	30,3	5,9	79	15	25	106	208

2.2. CROISSANCE DU SYSTEME DES AXES AERIENS

2.2.1. Résultats

L'examen du tableau X et des courbes de croissance (fig.52) permet les constatations suivantes :

a) D'une part on observe des caractéristiques communes aux différentes plantes et cultivars étudiés.

- La durée de la levée dépend du stade de développement du bourgeon mis en terre : de 0 à 8 j (PL), de 14 à 18 j (PC, Ax-relais), de 33 à 53 j (D).

- La croissance du système des axes aériens se décompose en: une phase accélérée, de durée variable comprise le plus souvent entre 21 et 34 j ; une phase linéaire, plus longue en plantation précoce (2 mois), au cours de laquelle 76 % \pm 5 de la longueur finale sont acquis (moyenne pour 46 plantes sur 49) ; une phase ralentie. La durée totale de la croissance se situe entre 2 mois $\frac{1}{2}$ et 4 mois.

- La phase linéaire de croissance de l'axe principal débute au cours des 10 premiers jours suivant la levée et se maintient ou non jusqu'à la fin de la croissance linéaire de l'ensemble des axes ; son allongement moyen journalier, de 9 à 16 cm/j, se révèle pour l'ensemble des plantes, supérieur chez le cultivar LOKPA en plantation précoce (de 13 à 19 cm/j). Cet axe mesure de 5 à 8 m, porte de 76 à 109 feuilles, ce dernier paramètre étant supérieur en plantation précoce pour le cultivar SEPELO (115 \pm 6 feuilles). Le plastochrone apparent est propre au cultivar.

- L'élongation des bourgeons latéraux commence entre le 6ème et le 15ème jour après la levée, avant l'arcure de l'axe principal vers le tuteur horizontal.

- La durée entre l'arrêt de la croissance et le dessèchement est variable : de 3 à 4 mois.

- La durée du cycle est fonction de la date de plantation :

	janvier-février-mars	avril-mai	juin
LOKPA	8 mois 6 j ou 20 j	7 mois 7 j	
SEPELO	7 mois 26 j	6 mois 23 j	5 mois 16 j
ZREZROU	7 mois 11 j	6 mois 28 j	

b) D'autre part on observe des variations importantes de la longueur finale du système des axes aériens, qu'il convient d'analyser par cultivar.

Cultivar LOKPA

La somme des longueurs finales des axes aériens (Lm) est plus élevée en plantation précoce partant d'un fragment à PC en raison d'une durée de la phase linéaire de croissance (Dj) et d'un allongement moyen journalier pendant cette phase (Vm) plus élevés.

Le comportement des autres plantes étudiées est semblable ; il se résume ainsi :

	30 janvier-PC	mars-avril
Lm	> 102 m	31 à 67 m
Dj	54 à 86 j	23 à 56 j
Vm	1,1 à 1,6 m/j	0,7 à 1,4 m/j

Cultivar SEPELO

La somme des longueurs finales des axes aériens est la plus élevée en plantation précoce du fragment à PC en raison de la durée et de la vitesse élevées de la croissance linéaire, et en plantation traditionnelle ou tardive des fragments à PL du fait d'un allongement moyen journalier pendant la phase linéaire supérieur ou égal au précédent. Dans ces classes, la longueur finale est à une exception toujours supérieure à 47 m :

	23 février-PC	mai-juin-PL	février-D; mai-PC-D
Lm	34 à 86 m	47 à 94 m	< 39 m
Dj	44 à 66 j	35 à 50 j	< 50 j
Vm	0,7 à 1,1 m/j	0,8 à 1,8 m/j	< 0,9 m/j

Cultivar ZREZROU

La longueur finale est supérieure en plantation précoce partant d'un fragment à bourgeons D dont un seul évolue (D1p) et en plantation traditionnelle à partir de fragments à PC, PL, Ax-relais, par rapport à Dnp (évolution de plusieurs pousses sur un fragment) en

raison d'une augmentation de la durée ou de la vitesse de la croissance linéaire. Ce comportement pour l'ensemble des plantes se traduit ainsi:

	10 mars-D1p 25 avril-PC,PL,Ax-rel.	25 avril-Dnp
Lm	33 à 75 m	30 m
Dj	29 à 67 j	29 j
Vm	0,5 à 1,5 m/j	0,8 m/j

La date de la floraison est liée à la croissance puisqu'elle apparaît au cours de la deuxième moitié de la phase linéaire (cultivar SEPELO), à la fin (cultivar LOKPA), au début ou pendant la première moitié de cette phase (cultivar ZREZROU).

2.2.2. Conclusions et discussion

a) Rapports entre l'état initial du bourgeon, du tubercule mère et la croissance aérienne.

1°) La potentialité de la croissance aérienne représentée par la longueur finale du système des axes aériens de même que la cinétique de la croissance linéaire, sont optimales en plantations précoces réalisées dès la levée de dormance à partir de fragments portant les bourgeons préformés qui au cours du stockage commencent à croître les premiers.

2°) Cependant la longueur finale peut être aussi élevée en plantations habituelle ou même tardive à partir de fragments portant des bourgeons en nette activité. Le paramètre déterminant est alors l'allongement moyen journalier pendant la croissance linéaire.

L'expression de la croissance linéaire est plus rapide et plus brève, en liaison probablement avec l'âge physiologique du tubercule mère : est-ce dû à un équilibre de régulateurs de la croissance, à une concentration de composés actifs sur la croissance ? Ces tubercules ont été conservés pendant 4 à 6 mois après leur récolte.

3°) La plantation d'un fragment à bourgeons dormants ou inhibés (évitée par les agriculteurs) conduit dans 12 cas sur 17 à une levée tardive et simultanée de plusieurs pousses (2 à 5). La dimension finale de la pousse unique ou dominante (la seule conservée dans nos essais) est inférieure ou non à celle des témoins PC, PL, Ax-relais.

b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés.

1°) Les caractéristiques de la croissance et de la morphogénèse sont semblables : modèle de croissance à phase linéaire caractérisée, architecture sous la dépendance de la dominance apicale.

2°) En plantation habituelle (avril), les durées de la croissance et du cycle sont voisines, mais, à une assez faible variation de la longueur finale du système aérien chez les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, il faut opposer l'hétérogénéité de ce paramètre et l'atteinte possible d'une dimension nettement plus élevée (du fait notamment d'un allongement moyen journalier plus élevé pendant la phase linéaire) en multiplication par tubercules de deuxième récolte:

Cultivar	Bourgeon de régénération :	
	axillaire préformé	adventif néoformé (cf tableau II)
LOKPA	36 à 66 m	30 m \pm 9
SEPELO	24 à 94 m	33 m \pm 8

3°) Les paramètres caractérisant la croissance de l'axe principal sont plus élevés chez les plantes issues de bourgeons préformés en plantation précoce, par rapport à une plantation d'avril partant de fragments à bourgeons préformés ou néoformés. Par exemple, cet axe est caractérisé pendant sa croissance linéaire par un allongement moyen de 13 à 19 cm/j en plantation précoce pour le cultivar LOKPA, contre 11,6 cm/j en moyenne chez les plantes issues de bourgeons adventifs (chapitre II) ; pour l'ensemble des plantes étudiées dans ce chapitre, il mesure de 5 à 10 m et porte de 76 à 123 feuilles contre 5,6 à 5,8 m et 76 à 102 feuilles en moyenne (tableau II) chez les plantes issues de bourgeons adventifs. Le plastochrone apparent diffère peu.

L'état initial du tubercule mère semble influencer davantage le processus de l'allongement de l'axe principal plutôt que la vitesse d'organogénèse au point végétatif.

La plus forte potentialité de croissance qui se manifeste à partir de fragments à bourgeons préformés pourrait être en relation avec le développement initial de la plante : taille du bourgeon et du pré-tubercule, croissance de nombreuses racines traçantes.

T A B L E A U X I

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU TUBERCULE AU COURS DES CYCLES PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULES DE 2^{ème} RECOLTE A BOURGEONS PREFORMES

N° plante	Paramètres au départ de la plantation			Dimensions finales		Masse Kg	Initiation visuelle "éclatement"				Allongement		Tubérisation	
	Cultivar	Date	Etat du bourgeon	Longueur (cm)	Diamètre (cm)		Après la plan- tation (j)	levée (j)	Relation avec le nombre de feuil- les de l'axe princi- pal apparues adultes		Optimal en cm pendant Δ t _j	Durée (j)	Durée (écla- tement à des- sèchement (j)	Maintien d'un épais- sissement initial constant (j)
31	LOKPA	30/1	PC	57,0	9,8 _{+1,5}	4,6	59	20	32		15,8(31j)	201	201	
45		10/3	Dnp	55,1	10,5 _{+1,7}	4,2	62	9	26		8,9(17j)	184	184	83
66		18/4	PL	46,7	28,9 irrégulier	3,2	29	29	43		7,0(17j)	167	188	
56		18/4	Dnp	42,2	9,9 _{+0,9}	3,1	49	16	19		11,8(19j)	147	167	84
28	SEPELO	23/2	PC	43,2	11,0 10,3 _{+0,4}	3,6	42	24	49	21	14,7(31j)	172	194	
36		23/2	D1p	47,3	10,6 _{+0,5}	3,7	60	18	41	15	11,7(17j)	162	176	103
101		2/5	PC	38,1	9,1 _{+0,4}	2,2	41-47	25-31	49-57	21	13,5(25j)	147	162	70
104		2/5	PL	59,0	10,3 _{+0,7}	4,1	47	47	54	34	11,6(14j)	141	156	70
108		2/5	D1p	38,0	9,5 _{+0,3}	2,3	68	27	48	18	10,2(14j)	120	135	64
78		22/6	PL	47,9	11,1 _{+1,1}	3,9	26	21	47	17	8,3(14j)	127	140	69
47	ZREZROU	10/3	D1p	47,1	30,7 9,0 _{+0,7}	2,9	59	25	40	16	9,8(17j)	162	162	
95		25/4	PC	40,1	22,6 10,2 _{+1,4}	3,0	42	28	41		8,7(18j)	166	166	
98		25/4	PL	57,2	11,3 _{+0,5}	4,3	19	11	23		10,1(12j)	177	182	83
94		25/4	Ax-relais	50,8	9,3 _{+1,0}	2,7	35	21	27		10,3(17j)	161	173	62
93		25/4	Dnp	40,4	7,8 _{+0,4}	1,7	47	11	23		9,5(17j)	148	161	63

TABLEAU XI (SUITE)

N° plante	Paramètres au départ de la plantation	SITUATION DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE PAR RAPPORT :									
		A L'ECLATEMENT				A L'ARRET DE LA CROISSANCE AERIENNE LINEAIRE				AU DESSECHEMENT	
		Durée de l'accroissement du pré-tubercule en j après	Allongement rapide en j après	Epaississement initial constant en j après	Inflexion de l'allongement en j après	Allongement rapide en j avant	Epaississement initial constant en j avant	Inflexion de l'allongement en j après	% longueur finale atteinte	Arrêt de l'épaississement initial constant en j avant	Ralentissement extrême de l'allongement en j avant
31	LOKPA 30/1 PC	46	46		106	23		36	20 à 47		22
45	10/3 Dnp	34	34			8	11 après		10 à 26	49	49
66	18/4 PL	47	47			4 après			10 à 36		
56	18/4 Dnp	44	44	44	76	24	24	8	42	39	38
28	SEPELO 23/2 PC	34	34			34			22 à 50		
36	23/2 D1p	51	21	50	106	29	0	56	19 à 33	23	48
101	2/5 PC	37	37	50	94	6	7 après	51	12 à 33	43	28
104	2/5 PL	44	44	44	103	15	15	44	29	42	25
108	2/5 D1p	42	23	42	79	15	4 après	41	13	29	29
78	22/6 PL	30	15	30	70	20	5	36	13 à 44	41	29
47	ZREZROU 10/3 D1p	36	36			34			37		
95	25/4 PC	44	27			9			12 à 21		
98	25/4 PL	66	29	42	95	34	13	32	18 à 35	57	16
94	25/4Ax-relais	62	34	52	79	22	4	23	7 à 35	59	38
93	25/4 Dnp	49	39	49	112	5	5 après	68	10	49	38

2.3. CROISSANCE DU TUBERCULE

2.3.1. Dimensions finales

L'examen du tableau XI montre, quel que soit le cultivar, - que la longueur finale du tubercule unique ou dominant varie de 38 à 59 cm (de 30 à 59 cm pour l'ensemble des plantes à une exception) et s'avère plus élevée :

- . en plantation précoce pour le cultivar LOKPA, et non pour le cultivar SEPELO du fait probablement de la présence de 2 ou 3 tubercules par pied ;

- . en plantation traditionnelle ou tardive partant de fragments à PL ou Ax-relais.

- qu'à l'opposé, le diamètre moyen (partie cylindrique) du tubercule se situe généralement entre 9 et 11 cm.

Les relations sont difficiles à établir : 21 plantes sur 49 possèdent 2 ou 3 tubercules naissant (pour 18 d'entre elles) à partir du pré-tubercule ; pour 4 plantes par exemple, la taille des tubercules frères est quasi identique.

2.3.2. Cinétique de l'allongement

2.3.2.1. *Durées de l'allongement et de la tubérisation*

Pour les 3 cultivars (tableau XI), les durées de ces deux phénomènes sont voisines et généralement d'autant plus longues que la plantation :

- est précoce ;
- part d'un bourgeon en nette activité (pour une date donnée).

Pour l'ensemble des plantes, l'allongement du tubercule dure 4 à 7 mois cessant, dans les limites de nos observations, à la fin du cycle ou 20 à 30 j avant le dessèchement des parties aériennes. Ces durées (Dj en jours) se résument ainsi :

		janv.-fév.	mars	avril-mai		Juin
		PC	D	P	D	PL
Dj	LOKPA	185 à 210	156 à 184	167	128 à 147	
all	SEPELO	134 à 184		114 à 154	120 à 133	127
	ZREZROU		162	161 à 177	148	
Dj	tubéri- sation	6 à 7 mois	5 à 6 mois	5 à 6 mois	4 à 5 mois $\frac{1}{2}$	4 mois $\frac{1}{2}$

2.3.2.2. Analyse des courbes

L'analyse traite des plantes saines, non soumises à la première récolte, possédant un tubercule à morphogenèse typique et à courbe de croissance régulière.

Le point L_0 , t_0 , correspond à l'observation du stade éclatement. Un point d'inflexion situé dans la partie médiane sépare la phase accélérée de la phase ralentie. La croissance accélérée débute toujours par un allongement initial très faible et de longue durée, de 21 à 47 j (tableau XI), à 66 j (ensemble des plantes), avec une exception à 15 j pour le tubercule de la plante cultivée tardivement.

a) Cultivar LOKPA

Les 9 plantes retenues pour l'analyse proviennent de plantations effectuées les 30 janvier (4 plantes), 10 mars (4 plantes), 18 avril (1 plante) ; trois possèdent un tubercule unique. La longueur maximale du tubercule est comprise entre 30 et 57 cm.

La transformation des valeurs expérimentales (6 à 7 distantes de 17 à 31 j, et exceptionnellement 46 j) selon 2 modèles classiques de croissance conduit aux ajustements linéaires suivants :

- pour 3 tubercules ($30 \text{ cm} \leq L \leq 44,3 \text{ cm}$) le coefficient de corrélation de la régression linéaire correspondant à la loi de GOMPERTZ est compris entre -0,992 et -0,997 ;

- pour les 6 autres l'ajustement au modèle logistique peut être considéré comme bon ($0,993 \leq r \leq 0,999$) (fig. 53).

b) Cultivar SEPELO

Les 14 plantes proviennent de plantations réalisées les 23 février (5 plantes), 2 mai (8 plantes), 22 juin (1 plante) ; 11 ont un tubercule unique. La longueur maximale se situe entre 34,6 cm et 59 cm.

La transformation des longueurs expérimentales (7 ou 8 distantes de 11 à 25 j, et seulement 4 à 6 distantes de 30 j pour 4 tubercules en plantation précoce) donne les résultats suivants :

- pour 9 tubercules, l'ajustement au modèle logistique peut être considéré comme bon ($0,991 \leq r \leq 0,999$) (fig. 54) ;

- pour les 5 autres, l'ajustement aux 2 modèles classiques n'est pas linéaire ($r < 0,990$).

c) Cultivar ZREZROU

Les 9 plantes proviennent d'une plantation effectuée le 25 avril à une exception (10 mars). Six ont un tubercule unique. Le tubercule atteint une longueur maximale comprise entre 33,7 cm et 57,2cm.

La transformation des valeurs expérimentales (6 à 10 distantes de 11 à 28 j) montre :

- pour 2 tubercules (dominant) un ajustement linéaire conforme au modèle de GOMPERTZ ($-0,992 \leq r \leq -0,997$) ;

- pour 5 tubercules, l'ajustement au modèle logistique peut être retenu comme bon : $0,992 \leq r \leq 0,997$ (fig. 55) ;

- pour les 2 restants, le coefficient r est, quel que soit le modèle, égal à 0,989.

En résumé, pour ces 3 cultivars, l'ajustement de la croissance en longueur du tubercule au modèle logistique peut être considéré comme bon pour les 2/3 des tubercules analysés.

2.3.2.3. Allongement optimal pendant Δt_j

L'allongement avant le point d'inflexion atteint de 7 à 12 cm pendant un intervalle de temps variant de 12 à 19 j (tableau XI).

2.3.2.4. Conclusions

a) Rapports entre l'état initial de l'ensemble fragment mère-bourgeon, la potentialité de la croissance aérienne et l'allongement du tubercule.

1°) Quels que soient l'état initial du bourgeon préformé et du tubercule mère, la durée de la tubérisation et les paramètres finaux du développement aérien, l'allongement de certains tubercules unique ou dominant suit une courbe régulière de croissance à phase accélérée puis ralentie s'ajustant parfois à un modèle classique. Le tubercule participe donc bien à la régulation interne de sa croissance.

2°) La longueur finale du tubercule est fonction de la durée de son allongement et de l'intensité de ce phénomène au cours du temps, mais aussi en certains cas des corrélations de concurrence qui s'établissent entre tubercules se développant simultanément sur une plante. Des résultats il se dégage un lien entre :

- la durée de l'allongement et l'état initial du tubercule mère : cycle, croissance aérienne, allongement du tubercule, tubérisation, sont d'autant plus longs que la plantation est précoce ;

- les variations de l'intensité de l'allongement et les relations de nature trophique et autre existant entre la croissance des parties aériennes et du tubercule.

a) Pour le cultivar LOKPA, la longueur du tubercule unique ou dominant est plus élevée en plantation précoce (49 à 57 cm contre 30 à 55 cm) en liaison apparemment avec une élévation de la somme des longueurs finales des axes aériens et de la durée de l'allongement du tubercule.

b) Pour le cultivar SEPELO, la longueur du tubercule unique est plus élevée, 47 à 59 cm contre 32 à 42 cm,

- en plantation précoce pour une plante (D1p, tableau XI) à faible développement aérien mais à tubérisation de longue durée : le phénomène s'exprime plus longtemps en relation probablement avec l'état physiologique initial du fragment mère ;

- en plantation traditionnelle et tardive (PL) en relation apparente avec une augmentation de la longueur du système aérien qui favorise peut-être le maintien d'un allongement important du tubercule jusqu'à la sénescence (fig. 52 D par rapport à 52 C) ou le départ rapide d'un allongement intense (fig. 52 B). En plantation tardive en effet, les phénomènes de croissance (aérienne linéaire, du tubercule) s'expriment rapidement pendant une durée plus brève en liaison probablement avec l'évolution physiologique de la plante, plus incubée dès le départ sous l'effet de la longue conservation du tubercule mère.

c) Pour le cultivar ZREZROU, la longueur du tubercule unique est inférieure chez les plantes Dnp (34 à 40 cm contre 46 à 57 cm) en relation apparemment avec une réduction de la longueur du système aérien et de la durée de l'allongement du tubercule.

b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés

1°) Il y a identité du modèle suivi par la croissance en longueur du tubercule, à phase accélérée puis ralentie, logistique parfois.

2°) En plantation habituelle (avril) et pour les plantes à tubercule unique,

- les durées de l'allongement du tubercule sont voisines chez les individus issus de bourgeons adventifs ou de bourgeons préformés dormants ou inhibés le jour de la plantation ;

- à la faible variabilité de la longueur finale du tubercule et du système aérien chez les plantes issues de bourgeons adventifs (tableau II et III), s'oppose l'hétérogénéité de ces deux paramètres chez celles issues de bourgeons préformés ;

- mais, lorsque les potentialités de croissance aérienne sont voisines, les longueurs du tubercule sont du même ordre pour les deux types de plantes.

Ces situations se résument ainsi (dimensions exprimées à l'unité près) :

Cultivar	Bourgeon de régénération			
	Axillaire préformé L (cm) tub.	L(m) système aérien	Adventif néoformé L (cm) tub.	L (m) système aérien
LOKPA	42	50	35 ± 3	30 ± 9
SEPELO	32 à 59	32 à 94		
	32 à 42	21 à 39	48 ± 5	33 ± 8
ZREZROU	34 à 57	30 à 75		
	34 à 46	30 à 33	43	34

2.3.3. Caractéristiques de l'épaississement

2.3.3.1. *Résultats*

Les résultats, concernant l'épaississement dans les plans horizontaux tangents au sommet du tubercule (voir PREMIERE PARTIE p.61) pour les 32 tubercules analysés au paragraphe précédent, sont présentés dans le tableau XII en fonction du nombre de tubercules par plante et

T A B L E A U X I I

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER L'EPAISSISSEMENT DIAMETRAL DANS LA PARTIE CYLINDRIQUE DU TUBERCULE AU COURS DES CYCLES PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULE DE 2EME RECOLTE

CULTIVARS	Nombre de tubercule(s) par plante	Longueur finale du système aérien (m)	Nombre de plantes	Nombre de diamètres	EPAISSISSEMENT INITIAL		Epaississement 25 à 31 j après t ₀ (cm) (% E finale)	Épaisseur finale (cm)
					ΔE_0^{11-14} (cm) (% E finale)	ΔE_0^{15-20} (cm) (% E finale)		
LOKPA Σ et \bar{m}	1	30,7	1	3		7,0 à 7,7		8,0 à 9,5
	1	49,6 à 124	3	10		8,6 ± 0,4	8,9 ± 0,9	10,6 ± 1,4
	2 ou 3	63,2 à 119	5	15		7,8 ± 0,8	8,2 ± 1,0	9,1 ± 0,7
			9	28		(83 % ± 7)	(89 % ± 6)	
SEPELO Σ et \bar{m}	1	21,4 à 39,1	7	26	7,4 ± 0,8	7,6 ± 0,7	8,4 ± 0,6	9,0 ± 0,7
	1	47,4 à 51,6	2	8	8,4 ± 1,1	7,8 à 8,7	9,4 ± 1,0	10,3 ± 1,2
	2 ou 3	27,2 à 94,0	5	18	8,6 ± 0,2	8,3 ± 0,7	8,3 ± 1,1	9,5 ± 1,3
			14	52	(83 % ± 8)	(81 % ± 7)	(92 % ± 4)	
ZREZROU Σ et \bar{m}	1	30,3 à 32,7	4	13		7,1 ± 0,8	7,6 ± 1,1	8,8 ± 0,7
	1	48,3 ou 51,1	2	7		8,3 ± 0,7	9,0 ± 0,9	10,4 ± 0,8
	2 ou 3	44,8 à 74,7	3	10		7,5 ± 0,8	8,2 ± 0,9	9,2 ± 1,6
			9	30		(83 % ± 7)	(90 % ± 6)	

de la dimension du système aérien. A titre d'exemple, quelques courbes de croissance des diamètres marqués d'un tubercule sont données dans la figure 56.

Partant d'un point zéro (sommet du tubercule), l'accroissement diamétral se décompose en une phase initiale d'épaississement rapide au terme de laquelle 80 % du diamètre final (soit 60 % du volume) sont atteints 15 à 20 j après t_0 , suivie d'une phase ralentie qui se poursuit jusqu'à la fin du cycle ou bien s'arrête à l'avant-dernière observation ou plus tôt.

Les valeurs de ΔE_0^{15-20} et des diamètres finaux correspondants sont :

- voisines entre les 3 cultivars ;
- légèrement supérieures en cas de tubercule unique et de plantes à fort développement aérien ($7,8 \text{ cm} < \Delta E_0^{15-20} < 8,7 \text{ cm}$) ;
- légèrement inférieures en cas de plusieurs tubercules par plante, ou de tubercule unique chez les plantes à plus faible développement aérien.

2.3.3.2. Conclusions

a) Epaississement initial et longueur du système aérien

Au-delà d'un certain seuil de la longueur finale du système aérien, la valeur de l'épaississement initial est peu modifiée. Les métabolites seraient préférentiellement utilisés pour l'allongement et l'épaississement initial des parties subapicales néoformées. L'excédent serait investi pendant la phase ralentie de la croissance en épaisseur laquelle peut se poursuivre pendant longtemps à tous les niveaux du tubercule. On peut se demander si les cellules ne gardent pas longtemps la propriété de s'agrandir et d'accumuler ; ou bien le fonctionnement cambial peut être modulé.

b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés

L'épaississement initial (ΔE) et l'épaisseur finale (E finale) sont voisins pour les plantes à tubercule unique ; on note cependant chez les plantes issues de bourgeons néoformés (tableau IV) des valeurs inférieures pour le cultivar LOKPA. Les moyennes (écarts types, dans les tableaux) s'ordonnent ainsi :

Cultivar	Bourgeon de régénération			
	Axillaire préformé		Adventif néoformé	
	ΔE_0^{15-20} (cm)	E finale (cm)	ΔE_0^{11-16} (cm)	E finale
LOKPA	7 à 8,6	8 à 10,6	6,6	9
SEPELO	7,6 à 8,7	9 à 10,3	8	9,5
ZREZROU	7,1 à 8,3	8,8 à 10,4	7,1	8,2

Le principe d'une caractéristique génotypique représentée par l'épaississement initial semble pouvoir être maintenu.

2.4. RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES ET DU TUBERCULE

Nous mettons en relation les variations de la somme des longueurs des axes aériens avec :

- les aspects quantitatifs de la croissance du tubercule, représentés par les dimensions finales du tubercule (unique ou dominant) et la masse des tubercules par plante (fig. 57) ;
- les aspects temporels de la croissance du tubercule et du pré-tubercule. Dans le tableau XI sont indiquées pour quelques plantes les situations des stades-clés suivants : initiation visuelle de la tubérisation, arrêt de l'accroissement du pré-tubercule, arrêt de la croissance initiale faible du tubercule et de la phase accélérée de son allongement, apparition et maintien de l'épaississement initial optimal du tubercule.

2.4.1. Rapports entre les aspects quantitatifs

L'examen des diagrammes (fig. 57) révèle :

- une corrélation linéaire positive ($0,7 < r < 0,9$) entre la masse des tubercules et la longueur du système aérien ;

- une corrélation linéaire positive entre la longueur, le diamètre moyen du tubercule unique et la longueur du système aérien, mais elle est peu significative pour deux raisons : présence de plusieurs tubercules par pied chez les individus à fort développement aérien, dispersion des points expérimentaux lorsque la longueur du système aérien se situe entre 20 et 40 m.

2.4.2. Relations temporelles

2.4.2.1. *Situation de l'initiation visuelle de la tubérisation*

On constate deux situations :

- Lorsque le point de départ du cycle est un fragment portant une pousse courte (PC) ou des bourgeons dormants ou inhibés dont un seul évolue (D1p), "l'éclatement", pour 29 plantes :

- . apparaît $47 \text{ j} \pm 8$ (PC), $61 \text{ j} \pm 6$ (D1p) après la plantation;
 $25 \text{ j} \pm 4$ après la levée ;

au moment du départ de la croissance aérienne linéaire à $\pm 5 \text{ j}$ près pour 52 % des plantes, ou 6 à 9 j avant (24 % des cas), les écarts $> 12 \text{ j}$ étant dûs à une longue croissance accélérée aérienne ;

. coïncide avec un nombre de feuilles apparues et adultes de l'axe principal voisin entre individus d'un cultivar :

	apparues	adultes
LOKPA (9 plantes)	41 ± 2	
SEPELO (16 plantes)	48 ± 4	19 ± 3
ZREZROU (3 plantes)	40 ± 1	16 ou 17

Notons une exception et l'impossibilité de corrélérer "l'éclatement" au repère feuilles adultes chez le cultivar LOKPA en raison de l'abondance des cataphylles.

- Lorsque le point de départ du cycle est un fragment portant une pousse longue (PL), une pousse à axillaire-relais, ou des bourgeons dormants (ou inhibés) dont plusieurs évoluent simultanément (Dnp), il est impossible de situer l'éclatement par rapport à des repères phénologiques. En effet l'initiation est visible :

- . tôt après la levée ($15 \text{ j} \pm 4$) en des temps variables après la plantation ($60 \text{ j} \pm 9$: Dnp ; $29 \text{ j} \pm 7$: PL, Ax-relais) au niveau de plantes ne portant que 28 ± 4 feuilles sur l'axe principal (cas pour 16 plantes) ;

- . tardivement après la levée pour 2 plantes (PL) ;

- . ou bien, pour 5 autres (PL), en des temps et par rapport à un développement foliaire comparable à ceux obtenus à partir de fragments à PC.

Il est donc clair que la stabilité de la situation de l'initiation visuelle de la tubérisation est subordonnée à un développement initial normal de la pousse.

2.4.2.2. *Situation de la croissance du tubercule*

- Malgré la variabilité des durées de la croissance aérienne linéaire (de 23 à 67 j : tableau X), de la croissance faible initiale du tubercule (de 15 à 47 j : tableau XI) et de son allongement rapide avant l'arrêt de la phase linéaire aérienne (34 j avant à 4 j après : tableau XI), les relations (fig. 52, tableau XI) s'accordent à montrer le fait suivant : le tubercule entre dans sa phase rapide d'allongement au cours ou vers la fin de la deuxième moitié de la croissance linéaire aérienne, soit en juillet pour une plantation de la mi-avril. En même temps le pré-tubercule cesse d'évoluer mais la règle n'est pas stricte : son grossissement et le gonflement des bourgeons qu'il porte peuvent se poursuivre un certain temps.

- Le tubercule atteint les proportions de 10 à 40 % de sa longueur terminale au moment du ralentissement de la croissance aérienne.

- La phase accélérée de son allongement cesse 8 à 68 j après l'arrêt de la croissance linéaire aérienne, soit 2 mois $\frac{1}{2}$ à 3 mois $\frac{1}{2}$ après l'éclatement.

- Le ralentissement extrême de son allongement s'opère au moment de la sénescence.

- L'épaississement initial devient optimal au moment de l'arrêt de la croissance linéaire aérienne ; pour une plantation réalisée en avril, il le demeure durant 2 mois à 2 mois $\frac{1}{2}$ (mi-juillet à mi-octobre) cessant 1 à 2 mois avant le dessèchement des parties aériennes (tableau XI, fig. 54).

2.4.2.3. *Conclusions et discussion*

a) Caractères généraux et particularités des relations

1°) Il existe, vis-à-vis de la diversité des paramètres introduits au départ de la plantation, une certaine identité du schéma corrélatif des croissances marqué par trois événements marquants.

- L'initiation visuelle de la tubérisation ("éclatement") se situe à un moment et à un stade précis du développement lorsque le bourgeon préformé mis en terre est en début d'activité (PC) ou un bourgeon D évoluant seul sur le fragment. La relation s'annule chaque fois que le développement initial de la pousse est perturbé soit par les conditions de stockage (inhibition de la croissance racinaire) soit par des corrélations de concurrence entre pousses croissant sur un fragment.

- L'allongement rapide du tubercule et l'épaississement initial optimal s'observent respectivement au cours de la deuxième moitié ou à la fin de la croissance aérienne linéaire.

La croissance initiale lente et faible du tubercule pourrait être liée à une corrélation de nature trophique (assimilats préférentiellement utilisés par les parties aériennes pour leur croissance) et à l'état physiologique de la plante (par exemple équilibre entre régulateurs de croissance nécessaire à l'acquisition ou à l'expression de l'aptitude à une croissance tubérisée).

2°) A l'opposé, les aspects quantitatifs de la croissance varient entre individus. L'augmentation de la potentialité de la croissance aérienne, représentée par la longueur finale du système aérien, a pour conséquence une élévation de la potentialité de la croissance du tubercule, représentée par la masse des tubercules par plante (et dans une certaine mesure pour quelques cas par la longueur et le diamètre moyen du tubercule unique). En d'autres termes, dans un milieu donné, le gain en potentiel croissance ne semble pas se traduire par une modification de la distribution des assimilats. C'est un peu logique étant donné que la croissance du tubercule ne s'intensifie que vers la fin de la croissance linéaire aérienne ; par ailleurs, l'épaississement pendant la phase ralentie de la croissance en épaisseur peut se poursuivre longtemps.

Cependant, la longueur finale du système aérien n'est qu'une image du potentiel photosynthétique, trophique de la plante ; les relations sont peut-être plus complexes. Par exemple, chez le Radis, COMBE (1979) montre que dans les conditions où la croissance de la plante est la plus forte, la distribution de la matière sèche se fait principalement vers le tubercule plutôt que vers le feuillage.

b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés

Il y a un parallélisme étroit entre le schéma corrélatif des croissances des plantes issues de bourgeons préformés et de bourgeons adventifs néoformés pour les cultivars concernés. Nous verrons en particulier au chapitre suivant une similitude du nombre de feuilles de l'axe principal corrélaté au repère foliaire qui permet de situer le stade "éclatement".

Les différences sont d'ordre quantitatif et elles ont été déjà notifiées dans ce chapitre.

2.5. RESUME

A partir de fragments de tubercule de deuxième récolte portant un bourgeon préformé en activité le jour de la plantation, le cycle végétatif, long de 8 mois à 8 mois $\frac{1}{2}$ en plantation précoce (janvier-février) et de 7 mois en plantation traditionnelle (mi-avril), est caractérisé par une levée irrégulière inférieure à une vingtaine de jours, suivie d'une période de 4 mois (plantation précoce) ou de 2 mois $\frac{1}{2}$ à 3 mois (plantation traditionnelle) de croissance des axes caulinaires. La croissance aérienne cesse vers la mi-août pour une plantation de la mi-avril. La phase de non croissance dure 3 à 4 mois.

La tubérisation occupe les 6 à 7 (plantation précoce), 5 à 6 derniers mois du cycle. Son initiation ("éclatement") est visible 25 à 30 j après la levée, au départ de la croissance linéaire aérienne, à un stade déterminé du développement foliaire en cas de plantation de fragments à PC, plus tôt ou plus tard en cas de fragments à PL ou à Ax-relais. Pendant au moins ou plus de la première moitié de la croissance aérienne linéaire, le prétubercule évolue, la croissance du tubercule demeure très faible (stade ébauche tubérisée) ne s'intensifiant qu'au cours et vers la fin de la deuxième moitié de la croissance linéaire aérienne.

La plantation de fragments à bourgeons dormants ou inhibés se solde dans bien des cas par le développement de plusieurs pousses par fragment.

2.6. CONCLUSIONS

Le suivi de la croissance de quelques plantes issues de bourgeons préformés nous permet de proposer les conclusions suivantes.

1°) La croissance aérienne est essentiellement linéaire.

2°) La croissance en longueur du tubercule suit un modèle à phase accélérée puis ralentie, logistique parfois. La croissance en épaisseur du tubercule se décompose en une phase d'épaississement initial rapide (80 % du diamètre final en 15 à 20 j), suivie d'une phase ralentie d'épaississement faible de longue durée assurant la mise en place d'au moins 40 % du volume final.

3°) Les potentialités de la croissance sont variables. Il apparaît qu'une plantation :

- précoce, réalisée dès les premières levées de dormance des tubercules, favorise la croissance des parties aériennes et du tubercule ; les durées et les paramètres finaux de la croissance sont les plus ou parmi les plus élevés ;

- traditionnelle, partant de fragments à bourgeons en activité, peut conduire à un résultat final aussi important ; les phénomènes se réalisent plus rapidement et plus intensément ;

- effectuée à partir de fragments à bourgeons dormants ou inhibés aboutit à un développement imprévisible.

4°) En plantation traditionnelle (mi-avril), à la faible variabilité des paramètres importants de la croissance des plantes issues de bourgeons adventifs néoformés sur des fragments de masses voisines, s'opposent l'hétérogénéité et la supériorité parfois de la potentialité de croissance des plantes issues de bourgeons préformés. Les paramètres impliqués peuvent être : la potentialité du bourgeon préformé (taille), du pré-tubercule mis en place (taille, capacité de rhizogenèse), la masse importante des fragments mères.

5°) Sur le plan pratique, la potentialité optimale de croissance d'un cultivar dans un milieu donné semble devoir être déterminée au moyen de plantations précoces de fragments de tubercule de deuxième récolte portant un bourgeon préformé en activité. On peut penser que la

croissance s'est expérimentalement avérée la meilleure dans ce cas en raison de l'état physiologique et métabolique des fragments mères et de la non influence de l'inhibition corrélative qui s'installe entre bourgeons pendant la conservation du tubercule mère.

CHAPITRE III

VÉRIFICATION DE LA RELATION ENTRE L'INITIATION DU TUBERCULE ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL

3.1. INTRODUCTION

Nous avons mis en relief une coïncidence temporelle entre l'initiation visuelle de la tubérisation (définie par "l'éclatement") et l'atteinte d'un nombre déterminé de feuilles de l'axe principal dans les cycles partant de fragments de tubercules de deuxième récolte à bourgeons préformés en début d'activité (PC) le jour de la plantation.

Nous avons voulu vérifier, l'année suivante sur 5 cultivars, la validité de cette relation chez des plantes issues du développement de bourgeons préformés, portés soit par des tubercules de deuxième récolte soit par la "tête" (prétubercule) des tubercules d'une seule récolte. Dans leur milieu naturel, les Ignames sauvages annuelles renouvellent leur cycle par le développement d'un ou des bourgeons placés sur la tête du tubercule ; nous avons pu constater un renouvellement comparable chez des Ignames cultivées laissées *in situ* après le dessèchement des parties aériennes.

3.2. MATERIEL ET METHODES

Les tubercules de deuxième récolte proviennent de plantations villageoises (cultivars LOKPA, SEPELO, ZREZROU) ou de notre collection (cultivars SP DOUCE, GNAN). Pour ces deux derniers cultivars, les deux récoltes ne se pratiquent pas ; au cours du cycle partant de fragments (sans bourgeons) plantés le 17 avril 1979, nous avons prélevé le néo-tubercule le 27 septembre puis récolté en décembre les tubercules de

deuxième récolte. On peut objecter à juste titre que les bourgeons présents sur les tubercules ainsi obtenus ne sont pas obligatoirement des bourgeons axillaires ; nous avons vu en effet la présence possible de bourgeons adventifs inhibés sur le prétubercule des plantes issues de néoformation, mais nous n'avons pas tenu compte de cette éventualité dans nos essais.

Les tubercules d'une récolte proviennent de notre collection. Nous prélevons la "tête" plus la partie proximale du tubercule mère.

Nous mettons en terre des fragments à pousse courte (de 1 à 3 cm de haut, 1 à 3 feuilles visibles, racines commençant à percer) prélevés dès la levée de dormance des tubercules mères, ou bien des fragments à pousse longue (de 5 à 28 cm de haut, de 5 à 13 feuilles visibles, nombreuses racines). Les plantations en bacs s'échelonnent entre le 17 janvier et le 17 mars 1980. L'arrosage est fréquent.

La longueur du système des axes aériens de la majorité des plantes est régulièrement mesurée jusqu'à ce que le report des données fournisse un alignement d'au moins trois points expérimentaux.

3.3. RESULTATS

Les résultats concernant la situation de "l'éclatement" par rapport à quatre repères phénologiques sont rassemblés dans le tableau XIII.

a) Fragments à pousse courte (PC).

Quels que soient le cultivar et le support du bourgeon préformé (tubercule de deuxième récolte ou tête d'un tubercule d'une seule récolte), l'initiation visuelle de la tubérisation apparaît pour les 47 plantes étudiées :

- environ 50 j après la plantation ;
- de 22 j à 1 mois en moyenne après la levée ;
- au départ de la phase linéaire de la croissance aérienne (à 5 j près pour 28 plantes sur 31)
- au moment où l'axe principal porte un nombre de feuilles apparues et adultes voisin entre individus d'un cultivar ($3\% \leq$ coefficient de variation $\leq 10\%$), le repère "feuilles adultes" n'étant pas toujours utilisable en raison de l'abondance des cataphylles. Ces nombres corrélés

TABLEAU X I I I

SITUATION DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION ("ECLATEMENT") CHEZ DES PLANTES ISSUES DE BOURGEONS PRÉFORMÉS DE TUBERCULES DE DEUXIÈME RECOLTE ET DE "TÊTE" DE TUBERCULES D'UNE SEULE RECOLTE. DATES DE PLANTATION : DU 17 JANVIER AU 17 MARS 1980.

Stade de développement du bourgeon préformé mis en terre	Cultivars	Nombre de plantes		SITUATION DE "L' ECLATEMENT"					Nombre de cataphylles (axe principal)	Feuilles apparues par jour sur l'axe principal	
		Total	Provenance (2eR + 1R)	après la plantation (j)	après la levée (j)	à la fin de la croissance aérienne accélérée (j après levée)	par rapport au nombre de feuilles de l'axe principal				
							apparues	adultes			
POUSSE COURTE	LOKPA	5	(3 + 2)	52 ± 6	28 ± 3	25 ± 5	42 ± 4	19 ± 2	16 ± 4	1,2 ± 0,1	
	SEPELO	7	(5 + 2)	45 ± 11	22 ± 1		45 ± 2	16	15 ± 2	1,5 ± 0,2	
	ZREZROU	14	(12 + 2)	55 ± 5	29 ± 2	31 ± 4	42 ± 2		20 ± 3	1,1 ± 0,1	
	SP DOUCE	18	(7 + 11)	50 ± 7	29 ± 2	29 ± 4	62 ± 3	31 ± 1	13 ± 4	1,8 ± 0,1	
	GNAN	3	(2 + 1)	53 ± 8	26 ± 7		48 ± 5		18 ± 6	1,4 ± 0,1	
POUSSE LONGUE	relation type PC	LOKPA	1	(1)	40	24	31	45		17	1,4
		SEPELO	3	(3)	34 ± 1	22 ± 2	27 ± 3	49 ± 2	17	17 ± 4	1,7 ± 0,05
		ZREZROU	1	(1)	43	25	35	39		16	1,1
		SP DOUCE	2	(2)	28	27 ± 2	27 ± 1	61 ± 4		22 et 39	1,9 ± 0,05
		GNAN	2	(2)	36 ± 3	25 ± 2	27 ± 1	47 ± 2	20	14 ± 2	1,4
	relation hétérogène	LOKPA	4	(4)	36 ± 3	33 ± 3	36 ± 1	52 ± 2	24 ± 1	22 ± 5	1,2 ± 0,1
		SEPELO	3	(2 + 1)	46 ± 7	29 ± 4		56 ± 4	27	19 ± 3	1,6 ± 0,1
		SP DOUCE	2	(1 + 1)	41 ± 9	35 ± 4	36 ± 2	76 ± 6	41 ± 6	19 ± 2	1,8 ± 0,1

au repère foliaire sont semblables à ceux dénombrés en 1979 et chez les plantes issues de bourgeons adventifs :

Cultivar	Bourgeon de régénération			
	Axillaire préformé tabl.XIII chap.II		Adventif néoformé tabl.VI tabl.VIII,IX	
	Nombre apparues	feuilles adultes	Nombre apparues	feuilles adultes
LOKPA	42 ± 4	19 ± 2	34 ± 2 ⁽¹⁾	17 ± 1
	41 ± 2			
SEPELO	45 ± 2	16	45 à 50	16 à 18
	48 ± 4	19 ± 3	47 ± 3	19 ± 2
ZREZROU	42 ± 2		43 ± 4	19 ± 1
	40 ± 1	16 ou 17	42 ± 6	17 ± 1
SP DOUCE	62 ± 3	31 ± 1	55 ± 4 ⁽¹⁾	32 ± 2
			60 ± 3	29 ± 2
GNAN	48 ± 5		39 ± 5 ⁽¹⁾	19 ± 1
			46 ± 4	19 ± 4

(1) feuilles au-dessous du bourgeon terminal

b) Fragments à pousse longue (PL)

Par rapport aux plantes issues de PC, on observe soit une situation voisine du stade "éclatement" chez 9 plantes sur 18 soit une initiation plus tardive pour les autres.

3.4. CONCLUSIONS

Les résultats décrits au chapitre précédent pour 3 cultivars sont donc confirmés et étendus à 2 autres. Ils nous permettent d'envisager la coïncidence entre "l'éclatement" et un stade précis du développement aérien comme une relation temporelle caractéristique du cycle de développement des cultivars utilisés et multipliés dans le milieu de Basse Côte-d'Ivoire. Des arguments sont favorables à cette hypothèse.

1°) Le repère foliaire corrélé à "l'éclatement" est pour chaque cultivar très voisin (dans les limites qui ont été précisées)

entre les plantes issues de bourgeons adventifs et de bourgeons préformés portés par des tubercules de deuxième récolte ou par la "tête" des tubercules d'une récolte.

2°) Le délai séparant la levée de "l'éclatement" est voisin pour les deux types de plantes : $27 \text{ j} \pm 4$ pour l'ensemble des plantes obtenues à partir de fragments à PC (70 au total), 25 à 30 j pour celles issues de bourgeons adventifs .

3°) Le délai séparant la levée du départ de la croissance linéaire aérienne est variable mais s'étale pour les deux types de plantes le plus souvent entre 25 et 30 j ($31 \text{ j} \pm 6$ pour celles partant de fragments à PC).

4°) La vitesse d'organogenèse au point végétatif, représentée par le nombre de feuilles apparues par jour sur l'axe principal, est relativement constante pour un cultivar donné dans l'espace levée à "éclatement".

La relation mise en relief est étroitement liée aux durées des étapes du développement dans un milieu donné. Des recherches de physiologie et de biochimie seraient nécessaires pour expliquer cette coïncidence.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Partant d'un matériel hétérogène constitué par des fragments de tubercules de 2ème récolte, de masses variables, portant des bourgeons axillaires préformés à différents stades de développement, plantés précocément ou à la date habituelle, les faits établis sont les suivants:

- les caractères de la croissance, de la morphogénèse, le modèle corrélatif des croissances, sont semblables à ceux trouvés chez les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés ;
- à l'opposé les résultats finaux des croissances sont hétérogènes, nettement supérieurs. Un gain en potentiel croissance tubérisée (masse du(es) tubercule(s)) est étroitement corrélé à un gain en potentiel croissance aérienne (longueur finale du système des axes aériens).

La meilleure optimisation de la croissance s'obtient :

- inéluctablement en plantation précoce : les phénomènes se réalisent pendant longtemps et intensément ;
- aussi bien parfois en plantation traditionnelle, voire tardive : les phénomènes se réalisent pendant une durée plus brève et aussi ou plus intensément.

Le problème de la potentialité "intrinsèque" ou non de ces bourgeons demeure posé.

TROISIEME PARTIE

**PLANTES ISSUES DE GRAINES
ET DESCENDANCE VÉGÉTATIVE DE TROIS GÉNOTYPES**

INTRODUCTION

La multiplication par graines de *Dioscorea complexe* *D. cayenensis* - *D. rotundata*, expérimentée au Nigéria (WAITT, 1956, 1957 dans DOKU, 1966 ; WAITT, 1959-1961 dans SADIK et OKEREKE, 1975a ; WAITT, 1963 ; OKOLI, 1975 dans SADIK, 1976), au Ghana (WALLER, 1958 et DOKU, 1961 dans DOKU, 1966), en Côte-d'Ivoire (DEGRAS, 1957 dans DEGRAS, 1978 ; ANONYME, 1972), et actuellement utilisée en programme d'amélioration à l'IITA d'Ibadan (SADIK et OKEREKE, 1975a ; SADIK et ROCKWOOD, 1975 ; SADIK, 1976 ; VICTOR, 1977 ; WILSON, 1978a, 1982a ; WILSON et VICTOR, 1980), fournit un pourcentage élevé de géotypes à tubercules très allongés : de 90 à 99 % dans la descendance partant de graines de 22 cultivars sur 25 (WILSON, communication personnelle). Des observations semblables ont été faites en Côte-d'Ivoire : ANONYME (1972) note que les tubercules des plantes issues de graines sont "minces et allongés" ; partant de graines de cinq cultivars, nous avons obtenu en culture au champ à Adiopodoumé des tubercules effilés, morphologiquement proches de ceux des espèces sauvages *D. abyssinica* Hochst. ex Kunth, *D. praehensilis* Benth., *D. lecardii* De Wild. présumées parents du complexe *D. cayenensis*-*D. rotundata* (MIEGE, 1968 ; DUMONT, 1978, 1982). Difficilement récoltables, ces tubercules doivent être écartés en sélection. Cependant la masse des tubercules des plantes obtenues par multiplication par graines semble pouvoir être élevée : 0,1 à 8,7 kg par plante en seconde génération, jusqu'à 25 kg en troisième génération (SADIK et OKEREKE, 1975a ; SADIK, 1976 ; WILSON, 1978a ; 1982a).

La question est de savoir si le choix pour la forme et les dimensions du tubercule peut se faire dans une certaine mesure dès le cycle partant de la graine. WILSON et VICTOR (1980) indiquent que la forme du tubercule des plantes issues de graines, donnée par le rapport longueur sur diamètre, est en corrélation hautement significative avec la forme "subjective" des tubercules de la première et de la deuxième descendance végétative.

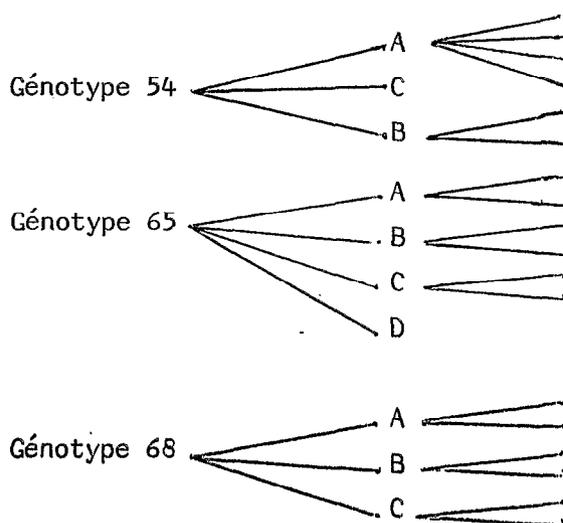
Il nous a paru utile d'essayer de mettre en relief les liens existant entre la morphogénèse et la croissance du tubercule d'une plante issue de graine avec celles du tubercule de sa descendance végétative. Dans cette TROISIEME PARTIE, nous décrirons l'évolution morphologique et quantitative du développement des parties aériennes (chapitre I) et du tubercule (chapitre II) de vingt génotypes au cours du cycle partant de la graine ; cette évolution sera comparée, dans les mêmes chapitres et pour trois génotypes, à celle de la première et de la deuxième descendance végétative.

SCHEMA EXPERIMENTAL

Nous utilisons des graines récoltées à BOUAKE (Côte-d'Ivoire) sur le clone IRAT 97-1 B8 sélectionné à partir du cultivar ASSAOUA.

Le premier cycle part de la graine ; les deuxième et troisième cycles sont obtenus à partir de fragments de tubercule, dépourvus de bourgeons le jour de la plantation, et de masse comprise entre 120 et 150 g. Le schéma expérimental est le suivant :

Cycles	1er	2ème	3ème
Semis ou plantation :	18.01.1977	25.04.1978	17.04.1979
Récolte en décembre :	1977	1978	1979
Nombres de plantes :	17 + 3	10	18



Les conditions de culture ont été indiquées au chapitre MATERIEL ET METHODES. Nous rappelons que trois mois après le semis, les plantes sont repotées dans des bacs en bois placés sur une parcelle non ombrée. Les fragments de tubercule sont directement enterrés dans les bacs. Les deux premières années, nous avons utilisé au départ des bacs comportant une paroi basale ; au cours du cycle cette paroi a été retirée et le terrain sous-jacent remplacé par les mélanges utilisés pour la culture. En troisième année, la culture a lieu en bacs ouverts. L'arrosage est fréquent.

CHAPITRE I

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE COMPARÉE DU DÉVELOPPEMENT AÉRIEN

1.1. CROISSANCE DES PARTIES AÉRIENNES DES PLANTES ISSUES DE GRAINES

1.1.1. Description morphologique

Sur le plan morphologique, le développement a été suivi en fonction du temps chez les vingt génotypes utilisés. Les dessins qui composent la figure 59 ont été faits à partir de plantes cultivées sous abri grillagé et issues de graines appartenant au cultivar KRENGLE ou au clone IRAT 97-1 B8.

La croissance aérienne débute par l'épanouissement de la première feuille, F1 ; assimilatrice, elle grandit pendant 27 à 30 jours (fig. 59, A à H ; fig. 60). Le premier entre-noeud visible, appelé En 1, et la feuille F3 qui le prolonge, se développent ensuite, seuls, durant 15 à 20 jours (fig. 59, H ; fig. 60). Sauf exception, au moment où la feuille F4 (troisième feuille assimilatrice) atteint sa taille adulte, le rythme d'apparition des feuilles et l'allongement de la tige s'accélèrent (fig. 60) ; le volubilisme s'installe à partir de l'entre-noeud 4, 5 ou 6. L'axe principal développé à partir du bourgeon de la plantule croît jusqu'au cinquième ou sixième mois du cycle et se ramifie peu ou pas (fig. 61 A).

L'essentiel de l'appareil végétatif aérien, de toutes les plantes issues de graines sauf une, provient du développement des bourgeons axillaires sériés 1, nommés surnuméraires par QUEVA (1894), situés à la base de la tige dans l'aisselle de la feuille-écaille F2, en contact donc avec le tubercule en formation. Ces axes latéraux basaux d'ordre 1, émergent du sol 2 mois 20 j à 3 mois 20 j après la date de germination ; orthotropes, vigoureux, à feuilles alternes devenant parfois opposées,

TABLEAU XIV

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME AERIEN AU COURS DU CYCLE PARTANT DE LA GRAINE

NUMERO GENOTYPES	GERMINATION APRES SEMIS (j)	CROISSANCE DE L'ENSEMBLE DES AXES AERIENS							PARAMETRES EN FIN DE CROISSANCE				NON CROISSANCE Durée (j)	CYCLE VEGETATIF (semis à des- sèchement) durée (j)
		PHASE ACCELEREE		PHASE LINEAIRE			PHASE VALENTIE	DUREE TOTALE (j)	Somme des longueurs des axes aériens (m)	Longueur de l'axe principal (m)	Nombre de Feuilles			
		Durée (j)	Longueur atteinte (m)	Durée (j)	Allongement journalier (m/j)	Longueur atteinte du fait de cette phase (m)	Durée (j)				ensemble axes	axe principal		
51	11	108	1,53	51	0,16	8,27	63	222	14,2	2,2	292	47	88	321
52	11	108	1,34	60	0,16	9,14	54	222	12,5	0,3c	241	c	88	321
53	11	118	2,70	61	0,16	11,28	43	222	15,4	3,1	293	58	88	321
54	11	111	1,66	57	0,16	9,01	66	234	12,7	1,8c	285	c	76	321
55	11	118	1,23	46	0,10	4,56	57	221	8,2	1,4	182	36	89	321
56	11	118	1,46	55	0,11	5,70	50	223	8,0	2,0	137	44	73	307
57	11	108	1,08	60	0,16	9,74	66	234	15,0	0,7c	211	c	76	321
58	11	118	1,60	61	0,16	9,87	42	221	13,8	0,8c	360	c	103	335
59	11	118	1,67	69	0,11	7,32	34	221	10,9	0,9c	237	c	103	335
60	11	108	1,44	81	0,16	11,27	0	189	12,7	1,5	260	42	135	335
61	11	118	0,50	68	0,08	6,48	37	223	9,1	0,3c	276	c	75	309
63	11	136	0,34	28	0,01	0,40	36	200	0,9	0,3	41	9	85	296
64	11	111	1,83	57	0,16	9,09	66	234	13,0	0,3c	330	c	94	339
65	11	118	1,01	62	0,16	10,22	48	228	14,2	2,0	261	45	100	339
66	11	148	2,08	52	0,15	8,91	29	229	11,3	c	249	c	99	339
68	11	111	1,24	57	0,17	9,53	54	222	14,9	1,2c	295	c	106	339
70	11	111	1,05	75	0,20	14,97	65	251	23,9	1,8	580	49	73	335
72	11	111	2,51	75	0,21	15,70	56	242	23,1	0,7c	470	c	86	339
74	11	111	0,74	75	0,06	4,66	12	198	5,7	1,9	130	46	126	335
76	11	101	2,98	52	0,23	11,97	49	202	17,3	3,5	300	54	80	293
Moyenne	11	115,5		60,1			46,4	221,9					92,2	325,1
Ecart Type		10,5		12,0			18,0	14,9					16,8	14,5
C.V.		9 %		20 %			39 %	7 %					18 %	5 %

à forte dominance apicale, leurs rares ramifications sont liées à des courbures ou à des cassures (fig. 62 A). L'exception citée plus haut concerne une plante naine.

1.1.2. Etude quantitative

Les paramètres qui permettent de caractériser le développement aérien des 20 génotypes suivis au cours du cycle partant de la graine sont rassemblés dans le tableau XIV. La figure 63 A rend compte des valeurs de la somme des longueurs des axes aériens du génotype 68 en fonction du temps. La germination est visible 11 jours après le semis.

La croissance du système des axes aériens se divise en trois phases :

- une phase accélérée, durant les quatre premiers mois après la germination. Au terme de cette phase, la longueur de l'ensemble des axes aériens est comprise entre 0,34 m et 3 m, soit environ 14 % de la longueur finale ;
- une phase linéaire, qui résulte de l'allongement journalier constant de l'axe principal et des axes latéraux basaux 1, l'allongement moyen de ces derniers étant plus élevé que celui de l'axe principal (fig. 61 A). Pour l'ensemble des axes, l'allongement journalier moyen est compris entre 1 et 23 cm par jour ; la durée de cette phase varie de 28 j (génotype nain) à 81 j, soit 60 j en moyenne. La longueur atteinte du fait de cette phase est comprise entre 0,4 m (génotype nain) et 15,7 m, ce qui représente en moyenne 69 % de la longueur finale ;
- une phase ralentie, dont la durée est mal caractérisée en raison de mesures trop espacées en fin de croissance.

La somme des longueurs finales des axes, corrélée à l'allongement journalier moyen pendant la phase linéaire ($r = 0,91$) varie entre 0,92 m (génotype nain) et 24 m, le nombre total de feuilles passant de 41 à 580. L'axe principal, long de 0,3 m à 3,5 m, porte de 9 à 58 feuilles alternes.

La croissance aérienne dure de 7 à 8 mois ; la phase de non croissance qui lui succède se maintient 3 mois environ jusqu'au dessèchement des parties aériennes.

La durée du cycle est comprise entre 10 mois et 11 mois.

1.1.3. Discussion

a) Les problèmes du développement initial de la jeune plante

Initiation foliaire

La feuille cotylédonaire comprend un limbe intra séminal, un pétiole et une gaine dont les grandissements se poursuivent en dehors de la graine. A l'opposé du cotylédon se situe la première feuille assimilatrice nommée F1 individualisée déjà dans l'embryon au repos, la feuille appelée F2 écailleuse et opposée à F1 étant la première fabriquée par le méristème apical au moment du réveil germinatif (M. CHAMPAGNAT, communication personnelle). Le suivi de la croissance montre clairement que la feuille F3 (deuxième feuille assimilatrice) et l'entre-noeud sous-jacent à cette feuille lequel est nommé En 1 (premier entre-noeud visible de la tige) croissent simultanément et seuls ; on peut admettre pour l'Igname qu'une feuille et l'entre-noeud sous-jacent à cette feuille constitue une unité morphophysologique, ontogénique.

La présence d'une ou de deux feuilles écailleuses a été signalée par plusieurs auteurs qui ont décrit de façon peu quantitative le développement de jeunes Dioscoréacées issues de graines (DUTROCHET, 1835 ; DUCHARTRE, 1858 ; BECCARI, 1870 ; LUBBOCK, 1892 ; QUEVA, 1894 ; GARDINER et HILL, 1902 ; LECLERC DU SABLON, 1902 ; GOEBEL, 1905 ; SMITH, 1916 ; HOLM, 1925 dans BURKILL, 1960 ; SPARSHOTT, 1935 ; KOCK et BRUHN, 1962 ; MARTIN et ORTIZ, 1963 ; GERASIMENKO et TROPOVA, 1966 ; ARCHIBALD, 1967 ; LAWTON et LAWTON, 1967, 1969 ; SHARMA, 1974, 1976a). Par la photographie, SADIK et OKEREKE (1975b) montrent l'évolution de la jeune plante de *Dioscorea rotundata* issue de la graine.

Croissance initiale et potentiel trophique

Le problème posé par la croissance de la jeune plante au cours des deux premiers mois du cycle est celui du mécanisme du blocage de l'activité visuelle du bourgeon apical tant que la croissance d'une feuille (la feuille F1) ou d'une unité constituée par une feuille et l'entre-noeud sous-jacent à cette feuille (F3 et En 1 ; F4 et En 2) n'est pas terminée. Est-ce le résultat d'une compétition pour l'alimentation entre les unités feuille-entre-noeud et le méristème apical, liée à une insuffisance trophique (réserves séminales quantitativement peu importantes)

pour que s'expriment simultanément tous les pouvoirs de croissance de la jeune plante ? Ce n'est peut-être qu'au-delà d'un certain seuil trophique, représenté pour la partie aérienne par la présence d'au moins deux à trois feuilles assimilatrices adultes, que l'on observe une accélération du nombre de feuilles apparues par jour, la croissance simultanée de plusieurs unités feuille-entre-noeud, l'installation du volubilisme inéluctablement liée à une augmentation de l'allongement moyen journalier de l'axe principal.

Le développement particulier des bourgeons obtenus à partir d'explants d'Igname cultivés *in vitro* (ARNOLIN, 1980) est assez semblable à celui de la jeune plante issue de graine.

Notons bien que le développement initial observé est aspécifique ; de la mise au point faite par TORT (1977), on peut extraire deux exemples : chez les Renouées un entre-noeud termine son élongation avant que le suivant n'entre en croissance (WENT et THIMAN, 1937) ; chez *Tabernaemontana crassa* chaque paire de feuilles achève sa croissance avant que la paire suivante n'amorce la sienne (PREVOST, 1972). Aussi il est peu probable que la morphogenèse aérienne initiale de la jeune plante d'Igname issue de graine soit uniquement conditionnée par des corrélations de nature trophique.

b) La ramification

Les bourgeons latéraux aériens de l'axe principal (peu vigoureux) demeurent généralement inhibés. A l'opposé les bourgeons axillaires sériés 1 commencent leur développement seulement vers le troisième mois du cycle ; les axes qui dérivent de leurs fonctionnements ont un allongement moyen journalier (phase linéaire) et une longueur finale supérieurs à ceux de l'axe principal, ce qui ne répond pas aux critères de la dominance apicale définis chez les végétaux supérieurs (CHAMPAGNAT, 1961, 1965). Peut-être est-ce parce que ces bourgeons sont, au moment de leur levée d'inhibition, pris dans la tubérisation de la base caulinaires et situés à proximité du système racinaire (meilleure alimentation ?). Par exemple, le problème des potentialités des bourgeons qui sont insérés sur le pseudo-tubercule apical que représente la marcotte de la Ronce a déjà été posé (BARNOLA, 1971). Le mode de ramification de certaines plantes semble dépendre dans une large mesure de leur nutrition générale et de leur "vigueur" (CHAMPAGNAT, 1952 ; GREGORY et VEALE, 1957 ; HUGON, 1960).

T A B L E A U X V

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME AERIEN DE LA DESCENDANCE VEGETATIVE DE TROIS GENOTYPES.

Descendance végétative	Numéro Géotypes	Nombre plantes analysées	LEVÉE (j)		CROISSANCE DE L'ENSEMBLE DES AXES AERIENS											
					Phase accélérée				Phase linéaire				Phase ralentie		Durée Totale (j)	
					Durée (j)		Longueur atteinte (m)		Durée (j)		Allongement moyen journalier (m/j)		Longueur atteinte du fait de cette phase (m)			
Première	G 54 G 65 G 68	3 4 3	\bar{m} δ 35 2 27 32 6	\bar{m} δ 35 2 43 6 30 4	\bar{m} δ 3,9 1,4 8,4 1,0 6,0 2,7	\bar{m} δ 35 4 34 4 34 6	0,29 à 0,78 0,55 à 0,79 0,57 à 0,74		\bar{m} δ 16,4 6,4 22,3 2,0 24,5 3,2	\bar{m} δ 18 14 11 4 17 8	\bar{m} δ 88 15 87 8 81 2					
Deuxième	G 54 G 65 G 68	4 3 5	42 3 40 5 42 5	35 7 40 4 24 7	8,0 2,3 9,2 0,6 6,0 2,5	42 8 56 5 54 11	0,56 à 1,01 0,71 à 0,8 0,45 à 1,38		32,5 7,0 41,4 3,1 41,7 17,0	13 15 6 11 25 15	90 4 102 13 103 5					

¹ Epis mâles : G 54

- Epis femelles : G 65 et G 68

² 1 plante sur 3 fleurit

³ Axe principal non coupé pour une plante.

TABLEAU XV (SUITE)

Descendance végétative	Numéro Géotypes	PARAMETRES EN FIN DE CROISSANCE.				FLORAISON		NON CROISSANCE		CYCLE VEGETATIE (plantation à dessèchement) (j)
		Somme des Longueurs des axes aériens (m)	Longueur de l'axe principal (m)	Nombre de feuilles de l'axe principal	Nombre épis ¹	jours après la levée	Durée (j)			
Première	G 54	\bar{m} 23,0 Δ 9,2	\bar{m} 7,4 Δ 0,2	\bar{m} 106	Δ 393 Δ 303	\bar{m} 65 Δ 2	\bar{m} 99 Δ 21	\bar{m} 222 Δ 5		
	G 65	32,2 3,5	9,7 0,2	128 11	=100	68 10	107 9	221 5		
	G 68	32,2 6,5	c	c	19 ²	61	109 8	222 15		
Deuxième	G 54	45,8 7,6	8,8 0,5	122 2	1430 364	62 2	95 1	227		
	G 65	52,7 1,2	9,3 0,3	123 8	282 170	70 7	96 13	239 9		
	G 68	59,2 24,5	12,3 ³	136 ³	223 85	71 7	101 13	244 13		

1.2. CROISSANCE DES PARTIES AERIFIQUES DE LA DESCENDANCE VEGETATIVE DE TROIS GENOTYPES

Les paramètres qui permettent de caractériser le développement aérien de la première et de la deuxième descendance végétative des génotypes 54, 65 et 68 sont présentés dans le tableau XV. Les figures 63 B et 63 C montrent l'évolution de la somme des longueurs des axes aériens en fonction du temps, respectivement pour la première (2ème cycle) et la deuxième (3ème cycle) descendance végétative du génotype 68 ; le point zéro des axes des coordonnées correspond à la date de fragmentation-plantation.

1.2.1. Première descendance végétative

L'axe principal, développé à partir d'un bourgeon adventif néoformé sur un fragment du tubercule de la plante issue de graine, apparaît hors du sol environ un mois après la plantation. Ses bourgeons axillaires médians commencent à croître de 7 à 21 j après la levée, un peu avant ou au moment de l'arcure de la tige vers le tuteur horizontal.

Les courbes de croissance du système des axes aériens se décomposent en trois phases :

- Une phase accélérée, d'une durée moyenne égale de 30 j à 43 j. La longueur atteinte à la fin de cette phase se situe en moyenne entre 4 m et 8 m ; elle représente une proportion de 14 à 26 % de la longueur finale.

- Une phase linéaire, d'une durée d'un mois, caractérisée par un allongement journalier moyen compris entre 55 et 79 cm/j pour toutes les plantes à l'exception de deux (génotype 54). La longueur acquise du fait de cette phase, comprise entre 16 m et 25 m, représente une proportion de 70 à 79 % de la longueur finale.

- Une phase ralentie.

La floraison a lieu dans la deuxième moitié de la phase linéaire, à la fin du mois de juillet pour une plantation de la mi-avril.

La somme des longueurs finales des axes aériens, moyennement corrélée à l'allongement journalier pendant la phase linéaire ($r = 0,75$),

se situe entre 27 m et 40 m pour toutes les plantes à l'exception de deux (génotype 54).

Le cycle végétatif, long de 7 mois $\frac{1}{2}$, est caractérisé par une levée d'une durée d'un mois, suivie d'une durée de trois mois de croissance aérienne ; la siccité des parties aériennes est totale 3 mois $\frac{1}{2}$ après l'arrêt de la croissance.

1.2.2. Deuxième descendance végétative

a) Remarque préliminaire

Au terme du troisième cycle, les plantes d'un même génotype ne possèdent pas toutes des dimensions semblables. Cette hétérogénéité semble due au tubercule mère. Il a été observé que les faibles valeurs étaient, soit liées à une sénescence précoce couplée à la présence de symptômes de maladies ou de parasites (tubercules mous ou à pustules superficielles) transmissibles par le tubercule mère (SMIT, 1967 ; TERRY, 1976, 1978, 1982 ; THOUVENEL et FAUQUET, 1977, 1978, 1982), soit imputables à une morphogenèse souterraine atypique. Aussi les résultats obtenus à partir de six individus ne sont pas pris en considération.

b) Longueur et phase linéaire

L'examen du tableau XV, de la figure 63 C et l'analyse statistique permettent d'énoncer les remarques suivantes :

- la somme des longueurs finales des axes aériens est significativement plus élevée en troisième cycle ($46 \text{ m} \leq L \leq 59 \text{ m}$) par rapport au deuxième cycle ($23 \text{ m} \leq L \leq 32 \text{ m}$) ;

- cette supériorité est due essentiellement à une durée plus longue de la phase linéaire de croissance : en moyenne de 42 j à 56 j (3ème cycle) contre 34 j (2ème cycle).

La comparaison des moyennes, effectuée par le test de KEULS, se résume ainsi :

	2ème cycle			3ème cycle		
	G.54	G.65	G.68	G.54	G.65	G.68
\bar{L} axes en m	23	32,2	32,2	45,8	52,7	59,2
\bar{D} j phase linéaire	35	34	34	42	56	54
Allongement en m/j pendant la phase linéaire	0,49	0,67	0,66	0,79	0,74	0,79
L atteinte (phase linéaire) en % L finale	72	70	79	73	79	73

c) Ramification

Les autres caractéristiques du développement aérien diffèrent peu entre les six descendances végétatives, notamment en ce qui concerne l'apparition de la ramification. En troisième cycle, les observations montrent les faits suivants.

- La phase linéaire de l'allongement de l'axe principal débute entre le 7ème jour et le 14ème jour après la levée (fig. 61 B). L'allongement journalier est voisin entre géotypes :

17,4 cm/j \pm 1,9 (G 54)

17,7 cm/j \pm 0,6 (G 65)

19,6 cm/j \pm 0,6 (G 58)

- La croissance des bourgeons latéraux situés à l'aisselle de F5, F6..., commence au début de la phase linéaire de croissance de l'axe principal, au 14ème jour (G 65 et G 68), entre le 14ème et le 23ème jour (G 54) après la levée, un peu avant ou au moment de l'arcure de l'axe principal vers le tuteur horizontal. L'axe principal mesure alors de 1,5 m à 2,3 m.

- L'allongement moyen journalier (phase linéaire) des axes latéraux (fig. 61 B) et leur longueur finale comme l'indique aussi le schéma de l'architecture d'un descendant végétatif (fig. 62 B) sont toujours inférieurs à ceux de l'axe principal.

1.2.3. Conclusions

a) Comportement des descendance végétatives

1°) Quels que soient le génotype et la descendance végétative:

- les caractéristiques de la croissance aérienne sont identiques ;
- les durées du cycle et des étapes de la croissance sont voisines, à l'exception d'une phase linéaire significativement plus longue dans la deuxième descendance végétative de deux génotypes.

2°) La potentialité de la croissance aérienne, représentée par la somme des longueurs finales des axes aériens, est significativement plus élevée : dans la deuxième descendance végétative par rapport à la première (46 à 59 m contre 23 à 32 m), dans les descendance végétatives de deux génotypes.

b) Comparaison avec les cultivars

1°) Les génotypes sont comparables à 4 cultivars étudiés (PREMIERE PARTIE) en ce sens que, dans des conditions culturales semblables, :

- les caractéristiques de la croissance du système caulinaire (essentiellement linéaire) et de sa morphogenèse (conditionnée par le degré de la dominance apicale) sont semblables ;
- les durées du cycle, 7 à 8 mois, et des étapes de la croissance sont assez voisines à l'exception d'une phase linéaire plus longue dans la deuxième descendance végétative de deux génotypes (54 à 56 j en moyenne contre 33 à 38 j pour les cultivars).

2°) Ils s'en distinguent par :

- une potentialité de croissance, représentée par la longueur finale du système aérien, supérieure dans la deuxième descendance végétative (46 à 59 m en moyenne contre 25 à 33 m pour les cultivars) ;
- un allongement moyen journalier (phase linéaire) de l'axe principal plus élevé chez les génotypes (17 à 20 cm/j contre 9 à 14 cm/j pour les cultivars).

1.3. COMPARAISON DU DEVELOPPEMENT AERIEN DE LA PREMIERE GENERATION ISSUE DE GRAINE AVEC CELUI DES GENERATIONS PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULES

1.3.1. Résumé des résultats

a) La durée du cycle végétatif, égale à 11 mois + 10 j partant de la graine, se stabilise dès la première multiplication végétative : 7 à 8 mois en deuxième et troisième cycles. Cette diminution en multiplication végétative est liée à une réduction de la durée de la croissance à environ 4 mois (3 mois pour les parties hors du sol plus un mois pour la levée) contre 7 mois $\frac{1}{2}$ à 8 mois dans le cycle partant de la graine. En effet, quel que soit le cycle, la durée de la phase de non croissance avoisine 3 mois à 3 mois $\frac{1}{2}$.

b) La courbe de croissance du système des axes aériens se décompose en trois phases :

- Une phase accélérée plus longue pour les plantes issues de graines (4 mois) que pour les descendants végétatifs (de 30 à 40 jours pour les parties hors du sol).

- Une phase linéaire, de deux mois en premier cycle, tendant (2ème cycle) ou non (3ème cycle) vers une diminution, et au cours de laquelle l'appareil aérien gagne 70 % de sa dimension finale.

- Une phase ralentie.

c) La somme des longueurs finales des axes aériens, laquelle dépend des paramètres de la phase linéaire, est plus élevée dans la descendance végétative (avec \bar{L} compris entre 23 m et 59 m contre $L = 12,7$ à $14,9$ m dans le cycle partant de la graine) en raison d'un allongement journalier plus élevé pendant la phase linéaire.

d) L'allongement journalier pendant la phase linéaire identique en premier cycle pour les trois génotypes (0,16 ou 0,17 m par jour) devient hétérogène (de 0,29 à 1,38 m par jour) et non significativement différent entre les descendances. L'homogénéité ou non est à mettre en parallèle avec les caractéristiques de la ramification. Le déterminisme de la ramification et la signification de la phase linéaire n'apparaissent pas semblable pour les plantes issues de graines ou de multiplication végétative. Partant de graine, la phase linéaire est le résultat de l'allongement

rapide de l'axe principal et de quelques axes issus des bourgeons latéraux basaux 1 sur lesquels la dominance du bourgeon apical de l'axe principal semble peu s'exercer à partir du troisième mois du cycle. A l'opposé, partant de fragment de tubercule, la phase linéaire correspond à la somme des allongements de l'axe principal et de plusieurs axes latéraux médians issus de sommets végétatifs dont les fonctionnements semblent corrélés à celui du bourgeon apical de l'axe principal.

1.3.2. Conclusions

a) Différences entre la plante issue de graine et ses descendants végétatifs

Il existe des différences spectaculaires dans les aspects quantitatifs et morphogénétiques du développement aérien, entre la plante issue de graine et ses descendants végétatifs obtenus à partir de fragments de tubercules ; essentiellement ce sont pour la première par rapport à ces derniers :

- une croissance accélérée au moins deux fois plus longue en raison probablement en partie de la masse des aliments et des facteurs stimulateurs dont dispose la jeune plante, avec comme conséquence un cycle plus long (\approx 3 mois en plus) ;
- une dimension finale du système des axes aériens et des organes (feuilles par exemple : tableau XVI) moins élevée, en liaison probable avec les potentialités "méristématiques" (taille des ébauches) et trophiques de la plante ;
- une architecture du système caulinaire caractérisée par une ramification presque exclusivement basale (au noeud 1 de la tige) ;
- une phyllotaxie alterne dominante (lien avec la "vigueur") ;
- la non floraison.

b) Analogies entre les descendances végétatives

Mis à part la longueur finale de l'ensemble des axes aériens ainsi que le nombre de feuilles et d'épis qui en dépendent, tous les autres paramètres étudiés semblent s'exprimer dès la première descendance végétative. Ce sont :

T A B L E A U X V I

DIMENSIONS FOLIAIRES MOYENNES ET PLASTOCHRONE APPARENT DE TROIS GENOTYPES ISSUS DE GRAINES (1er CYCLE) ET DE LEURS DESCENDANTS VEGETATIFS (2ème ET 3ème CYCLES).

GENOTYPES	CYCLES	LONGUEUR (cm)		LARGEUR		RAPPORT L/l		FEUILLES PAR JOUR SUR L'AXE PRINCIPAL	
		\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s
G. 54	1er	8,8	0,2	4,4	0,2	2,0	0,03	0,55	
	2è	14,6	0,4	7,2	0,5	2,03	0,03		
	3è	13,9	1,4	7,1	0,7	1,96	0,14	1,53	0,18
G. 65	1er	10,1	0,3	4,1	0,2	2,46	0,05	0,83	
	2è	15,7	1,7	7,3	0,3	2,15	0,05		
	3è	16,0	1,3	6,7	0,6	2,40	0,03	1,63	0,08
G. 68	1er	8,2	0,5	3,7	0,1	2,24	0,14		
	2è	15,1	1,6	6,8	0,5	2,23	0,11		
	3è	13,9	0,7	6,2	0,4	2,21	0,06	1,70	0,05

Mensurations des feuilles: de rang 15 à 20 (1er cycle) ; de rang 21 à 36 (2è cycle et 3è cycle) de l'axe principal, les feuilles de rang supérieur ou inférieur présentant une réduction du rapport $\frac{L}{l}$.

- la durée des étapes du cycle, phase linéaire exceptée ;
- la longueur de la tige principale et le nombre de feuilles qu'elle porte (tableau XV) ;
- les dimensions foliaires égales à 1,7 fois celles des plantes issues de graines (tableau XVI) ;
- l'architecture ramifiée du système caulinaire ;
- la phyllotaxie opposée décussée dominante ;
- la floraison, notée par les auteurs en deuxième (WILSON et VICTOR, 1980) ou en premier cycle chez quelques plantes mâles (DOKU, 1973 ; SADIK et OKEREKE, 1975 a).

CHAPITRE II

ANALYSE COMPARÉE DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE

2.1. ETUDE MORPHOLOGIQUE

2.1.1. Initiation visuelle de la tubérisation

L'initiation visuelle de la tubérisation d'une plante issue de graine est notée lorsqu'un renflement blanc, situé entre le départ de la racine principale et la base de la feuille écaille F2, est visible à la loupe de poche (fig. 59 I, J). Elle se manifeste 2 mois à 2 mois $\frac{1}{2}$ après la date de germination, au moment où la troisième feuille assimilatrice (F4) devient adulte, l'axe principal portant alors en moyenne 6 feuilles au-dessous du bourgeon apical (fig. 60 ; tableau XVII).

Chez les descendants issus de bourgeons néoformés sur des fragments de tubercule, l'initiation visuelle est définie par le stade "éclatement". En troisième cycle, il est observé de 7 à 14 j après la levée, pendant la phase accélérée de la croissance aérienne, sur des plantes hautes de 0,4 à 2 m non ramifiées ou en début de ramification et portant de 18 à 30 feuilles au total (tableau XVIII).

2.1.2. Evolution morphologique du tubercule au cours des cycles

a) Cycle partant de la graine

Les dessins qui composent la figure 64 A montrent, au cours des deux premiers mois et demi après la date de l'initiation visuelle, les aspects morphologiques successifs pris par le tubercule des trois génotypes (G 54, G 65, G 68) étudiés par la suite en multiplication végétative et de deux génotypes à morphogenèse "atypique".

La morphologie varie surtout en fonction de l'aptitude pour un génotype donné à posséder des racines plus ou moins nombreuses et larges sur le tubercule. Par exemple elles sont :

- rares (G 54) ;
- nombreuses (G 65) ;
- très nombreuses (G 68).

A l'opposé, tous ces tubercules possèdent au cours de leur développement initial des apex larges, aplatis ou légèrement bombés ne devenant étroits et pointus que vers le deuxième à troisième mois après l'initiation lorsque l'allongement devient rapide. Des observations semblables ont été faites sur des plantes issues de graines du cultivar KRENGLE (fig. 59 K,L).

La zone d'élongation est localisée dans les 5 mm apicaux (pl. XII, 1-2, 3-4).

Notons que le méristème apical peut se fragmenter et donner naissance à des diverticules, au début du développement (fig. 64 A) ou bien au cours de la progression du tubercule dans le milieu de culture.

A la récolte les tubercules obtenus sont cylindriques et très effilés (pl. XII, 5).

b) Cycle partant de fragment de tubercule

La figure 64 B montre une morphogenèse comparable des tubercules de la deuxième descendance végétative : à une ébauche tubérisée arrondie (B) fait suite un tubercule globuleux (C), en toupie (E) ou trapézoïdal (F), sur lequel peuvent se différencier de grosses racines, devenant parfois épineuses pour les génotypes 65 et 68. Lorsque l'allongement du tubercule devient rapide, l'apex s'amincit (diamètre voisin de 3 mm) et le tubercule prend une forme cylindro-conique (D).

A la récolte les tubercules sont cylindriques et effilés (pl. XII, 6). Le dessin pour chaque génotype d'un tubercule obtenu après trois ans de culture (fig. 65) montre essentiellement les différences morphologiques suivantes :

- quasi absence de racines (G 54) ;
- présence de racines nombreuses (G 65) ou très nombreuses (G 68), épineuses à la partie proximale du tubercule.

2.1.3. Conclusions et discussion

a) Stabilité de la situation de l'initiation visuelle de la tubérisation

1°) Chez les plantes issues de graines, l'initiation apparaît à un lieu, moment et stade précis du développement.

Des formations de tubercule aux stades 1, 2, ou 3 feuilles ont été notées chez d'autres Dioscoréacées (QUEVA, 1894 ; SPARSHOTT, 1935 ; SHARMA, 1974, 1976a).

La tubérisation débiterait par la formation d'un cambium périvasculaire dans la région hypocotylaïre puis s'organiserait le méristème apical du tubercule (voir HISTORIQUE ; M. CHAMPAGNAT, communication personnelle).

Notons que, quel que soit le mode de multiplication, le premier ensemble axillaire de la tige est toujours pris dans le phénomène de tubérisation.

2°) Chez les descendants végétatifs, l'éclatement s'observe pendant la phase accélérée de la croissance aérienne, plus tôt donc par rapport à la situation trouvée pour des cultivars multipliés à la même époque ; ceci est peut-être dû à l'état physiologique initial du fragment mère.

b) Stabilité morphologique du tubercule au cours des générations

La forme finale, la fréquence racinaire, l'évolution morphologique du tubercule au cours de sa croissance sont semblables chez la plante issue de la graine et ses descendants végétatifs.

Le développement du tubercule est d'abord lent et isodiamétrique comme l'illustrent aussi certains aspects histologiques présentés

en Annexe, puis le phénomène de l'allongement devient rapide, prédominant, et le tubercule prend sa forme cylindro-conique caractéristique.

Il semble donc bien que l'aptitude du tubercule à un allongement rapide soit conditionnée par des facteurs trophiques et autres. A titre de perspectives de recherches, il serait d'une part intéressant de comparer la cinétique de l'allongement des tubercules pédicellés de certaines espèces de *Dioscorea* ; d'autre part, la structure et le fonctionnement du méristème apical du tubercule demeurent à préciser.

2.2. DIMENSIONS DES TUBERCULES A LA RECOLTE

a) Au terme du cycle partant de la graine, la longueur du tubercule est supérieure à 80 cm pour 19 génotypes sur 20 et atteint 1,6 à 2 m pour 8 d'entre eux. Le diamètre modal est voisin entre génotypes : de 2,4 à 2,9 cm. Une seule exception : le génotype nain possède un tubercule de 36 cm de longueur sur 0,8 cm de diamètre (tableau XVII).

b) Au cours du deuxième cycle, la progression du tubercule dans le milieu de culture ne s'est pas effectuée dans de bonnes conditions ; les longueurs obtenues ne peuvent pas être considérées comme maximales.

c) Au terme du troisième cycle, les longueurs des tubercules sont aussi élevées que celles obtenues en premier cycle ; les tubercules du génotype 54 sont les moins longs. La comparaison entre génotypes et cycles se résume ainsi (écarts types cf tableau XVIII).

Cycles	L tub (cm)		
	<u>G 54</u>	<u>G 65</u>	<u>G 68</u>
1er	99	184	161
2ème (\bar{L})	92	74	109
3ème (\bar{L} ; test de KEULS)	111	139	171

Remarques :

- Un certain nombre de tubercules présentent des diverticules (tableaux XVII, XVIII).

- Pour les raisons présentées au chapitre précédent, les résultats obtenus pour 6 individus en troisième cycle ne sont pas pris en considération.

Le diamètre, voisin de 3 cm à la fin du premier cycle, oscille entre 3 et 7 cm après trois ans de culture. Les seules différences nettement significatives affectent les tubercules obtenus en troisième cycle pour le génotype 54 : leurs diamètres sont plus élevés qu'en deuxième cycle, et, par rapport aux deux autres génotypes, leurs parties proximales sont plus épaisses (fig. 66).

En résumé, les tubercules en troisième cycle par rapport au premier sont : aussi longs, plus épais.

2.3. CROISSANCE EN LONGUEUR

Pour les raisons exposées plus haut, l'analyse ne traite que des 20 génotypes suivis au cours du cycle partant de la graine et de 12 plantes de la deuxième descendance végétative.

2.3.1. Analyse des courbes

2.3.1.1. *Résultats*

Au premier regard les valeurs successives de la longueur du tubercule, au nombre de 20 ou de 12 à 14 réparties respectivement sur 8 mois en premier cycle et 6 mois en troisième cycle, s'ordonnent, en fonction du temps, sur des courbes régulières (pour 24 plantes sur 32 au moins) ne comportant pas dans la majorité des cas un point d'inflexion nettement caractérisé.

La figure 67 A rend compte de l'allongement du tubercule d'un génotype au cours du cycle partant de la graine. Le coefficient de corrélation de la régression linéaire correspondant à L (en cm) = $f(t_j)$ pour la partie de la courbe délimitée par les flèches est égal à 0,999 ; la transformation des données de cette figure selon la relation de GOMPERTZ ou la loi logistique conduit en fonction du temps à un ajustement non linéaire (fig. 67 B). Pour les 32 tubercules analysés, l'ajustement de leur croissance en longueur à ces deux derniers modèles n'est pas bon ; le coefficient de corrélation de la régression linéaire, r , correspondant à :

$$\text{Log Log } \frac{L_m}{L_j} = f(t_j) \text{ ou à } \text{Log } \frac{L_j (L_m - L_1)}{L_1 (L_m - L_j)} = f(t_j)$$

se situe ainsi :

$$\begin{aligned} -0,929 \leq r \leq -0,986 & \text{ (modèle de GOMPERTZ)} \\ 0,964 \leq r \leq 0,990 & \text{ (modèle logistique)} \end{aligned}$$

TABLEAU XVII

PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU TUBERCULE AU COURS DU CYCLE PARTANT DE LA GRAINE

NUMERO GENOTYPES	INITIATION VISUELLE DU TUBERCULE			ALLONGEMENT DU TUBERCULE								DIMENSIONS FINALES DU TUBERCULE			DUREE DE LA TUBERISATION (j)
	Situation :			Phase accélérée		Phase linéaire			Phase ralentie		Longueur maximale (cm)	Diamètre modal (cm)	Nombre et Lon- gueur (cm) des diverticules		
	Après la Germination (j)	Par rapport au nbre de feuilles		Durée (j)	Longueur atteinte (cm)	Durée (j)	Allongement moyen journalier (cm/j)	Coefficient de corrélation (Lj=f(tj))	Longueur atteinte du fait de cette phase (cm)	Durée (j)				Longueur atteinte du fait de cette phase (cm)	
		Apparues	Adultes												
51	64	6	4	123	31,1	68	0,80	0,997	55,5	55	8,8	95,4	2,1	2(43 ; 42)	246
52	69	6	4	66	13,0	30 ¹	0,75	0,998	22,6 ¹	145	43,8	79,4	variable	3(14 ; 10 ; 43)	241
53	68	8	4	67	10,8	129	1,09 ²	0,998	137,7	46	19,8	168,3	2,6	3(42 ; 24 ; 46)	242
54	58	6	4	107	30,9	35 ¹	0,88	0,999	30,7 ¹	110	36,9	98,5	2,9	1(21)	252
55	68	6	4	111	30,2	76	0,90	0,997	68,9	55	21,3	120,4	1,8	2(85 ; 35)	242
56	61	5	3	83	11,6	113	0,60	0,994	67,6	39	5,5	84,7	2,7	1(56)	235
57	69	5	4	82	12,7	113	0,93	0,996	101,0	46	14,5	128,2	2,9		241
58	69	5	4	74	11,9	122	0,95	0,997	113,2	59	30,2	155,3	2,4	1(19)	255
59	80	6	4	71	5,0	134	0,76	0,997	104,2	39	12,2	121,4	2,6	2(21 ; 11)	244
60	80	6	4	63	14,6	122	1,17	0,997	142,1	59	36,9	193,6	2,9	2(68 ; 16)	244
61	79	5	4	72	11,7	75	0,93	0,997	69,4	72	29,7	110,8	2,8		219
63	61	6	4	83	5,2	82	0,31	0,998	24,5	59	6,3	36,0	0,8		224
64	61	7	4	118	44,7	84	1,24	0,999	105,2	65	41,3	191,2	2,8		267
65	65	5	4	92	15,3	100	1,27	0,998	126,4	71	42,3	184,0	2,6		263
66	95			72	7,1	98	0,60	0,998	58,9	63	18,0	84,0	1,8	1(33)	233
68	69	6	4	82	19,9	112	1,03	0,998	117,2	65	23,9	161,0	2,8		259
70	72	5	4	85	15,5	141	1,17	0,997	163,2	26	17,2	195,9	3,2	4(10; 31; 46; 125)	252
72	68	8	4	74	18,2	121	0,99	0,998	122,3	65	31,9	172,4	2,4	1(127)	260
74	69	5	4	75	16,2	91	0,78	0,997	75,4	89	22,1	108,0	2,3		255
76	61	7	4	68	18,8	62 ³	1,13	0,999	70,2 ³	91	46,2	135,2	2,8		221
Moyenne	69,3	6,0	4	83,4		104,8				59,1					244,8
Ecart type	8,7	0,97		17,8		22,5				16,5					13,6
C.V.	13 %	16 %		21 %		21 %				28 %					6 %

¹ Avant gène à la progression du tubercule² 1,41 cm/j dans l'analyse statistique³ Accident : axe aérien cassé d'où ralentissement de l'allongement du tubercule

TABLEAU XVIII : PARAMETRES PERMETTANT DE CARACTERISER LE DEVELOPPEMENT DU TUBERCULE DE LA DESCENDANCE VEGETATIVE DE TROIS GENOTYPES, (\bar{m} = moyenne ; s = écart type).

Descendance végétative	Numéro géotypes	Nombre plantes analysées	INITIATION VISUELLE DU TUBERCULE				DIMENSIONS FINALES DU TUBERCULE				Durée de la Tubérisation (j)		
			SITUATION				Longueur maximale (cm)	Diamètre (cm)	Nombre de tubercules à diverticules et (longueur en cm des diverticules)				
			Après la levée (j)		Par rapport au nombre de feuilles de l'axe principal.								
			\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s		\bar{m}	s		
Première	G 54	3	43 ¹	3				91,6	16,6	3,0 à 5,5		139 ¹	1
	G 65	3	58 ¹				74,4	24,1	2,6 à 3,6	1 (59)		136 ¹	5
	G 68	3	49 ¹	10			108,8	26,8	2,0 à 4,7	3 (<10)		141 ¹	8
Deuxième	G 54	4	11	4	16	4	111,3	12	3,0 à 6,7	1 (60,5)		174	13
	G 65	3	9	5	23	5	139,0	49,4	3,8 à 5,0	1 (72,0)		189	10
	G 68	5	10	4	22	6	110,5	27,2	3,0 à 4,7	2 (<87,6)		193	13

¹ Correspond à l'apparition d'un tubercule haut de 0,8 à 12 cm.

² Au cours du deuxième cycle, la progression du tubercule dans le milieu de culture ne s'est pas déroulée dans des conditions optimales ; seule la partie de la phase linéaire avant une gêne à l'allongement est prise en considération

Nota : Coloration de la chair du tubercule de la descendance végétative : blanc + violet (G. 54) ; très jaune + violet (G. 65) ; jaune + violet (G. 68).

TABLEAU XVIII (SUITE)

Descendance végétative	Numéro géotypes	ALLONGEMENT DU TUBERCULE														
		Phase accélérée				Phase linéaire				Phase ralentie						
		Durée (j)		Longueur atteinte (cm)		Durée (j)		Allongement moyen journalier (cm/j)		Coefficient de corrélation $L_j = f(t_j)$	Longueur atteinte du fait de cette phase (cm)		Durée (j)		Longueur atteinte du fait de cette phase (cm)	
\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s		\bar{m}	s	\bar{m}	s	\bar{m}	s		
Première	G 54 G 65 G 68					51 ² 34 ² 34 ²	35 17 11	0,89 ² 1,22 ² 1,34 ²	0,04 0,09 0,04							
Deuxième	G 54 G 65 G 68	48	6	9,0	3,2	94	7	0,89	0,07	0,994 $\leq r \leq 0,999$	85,7	11,3	32		16,7	2,6
		77	7	21,6	10	80	8	1,24	0,33	0,996 $\leq r \leq 0,999$	99,2	33,0	33	9,2	18,2	10,0
		52	12	15,3	7,6	101	19	1,27	0,10	0,998 $\leq r \leq 0,999$	130,1	29,6	41	5,0	22,3	4,7

à l'exception de 6 tubercules pour lesquels on a un assez bon ajustement au modèle logistique ($0,991 \leq r \leq 0,996$ et $r = 0,998$ pour l'un d'entre eux qui appartient au génotype nain).

La figure 63 C rend compte de l'allongement du tubercule d'un descendant végétatif. Nous avons obtenu en premier cycle des courbes moins régulières (fig. 68), ou parfois à point d'inflexion suivi d'une phase où l'allongement journalier demeure constant (fig. 63 A).

Nous considérons que la croissance en longueur de ces tubercules effilés s'apparente mieux à un modèle à phase linéaire caractérisée.

Nous distinguons trois phases (tableaux XVII et XVIII) :

- une phase accélérée, plus longue en premier cycle, 2 mois 20 j en moyenne contre 1 mois $\frac{1}{2}$ à 2 mois en troisième cycle. A son terme le tubercule mesure de 5 cm à 45 cm ;
- une phase quasi linéaire, comportant en premier cycle 7 à 12 points, en troisième cycle 6 à 9 points assez bien alignés : $r > 0,997$ pour 25 tubercules sur 32 et $r \geq 0,994$ pour les 7 autres. L'allongement moyen journalier reste à peu près constant pendant 3 à 4 mois ; sa valeur se situe entre 0,3 cm/j (génotype nain) et 1,6 cm/j ;
- une phase ralentie, plus longue en premier cycle (2 mois) et dont le départ coïncide en troisième cycle avec l'apparition des premiers signes de sénescence soit environ 1 mois avant le dessèchement.

2.3.1.2. Conclusion et discussion

La phase rapide de l'allongement des tubercules effilés obtenus est considérée comme quasi linéaire. En effet :

- le coefficient de la corrélation linéaire entre les longueurs expérimentales et le temps est $\geq 0,994$ pendant 3 à 4 mois ;
- l'ajustement de l'allongement à un modèle logistique est bon pour 6 tubercules seulement sur 32 ;
- une croissance en longueur selon le modèle à 2 phases (accélérée puis ralentie) trouvé pour les tubercules des cultivars n'est pas perceptible sur les courbes expérimentales.

On peut objecter que la progression du tubercule dans le milieu de culture étant pendant 3 à 4 mois très rapide et peu variable, les courbes obtenues masquent en réalité un allongement selon 2 phases. On peut aussi penser, à l'instar de FERGUSON (1973) et de WILSON (1973,

1977) que la croissance globale d'un tubercule d'Ignome suit un modèle à phase linéaire caractérisée. Pour ces tubercules effilés, l'allongement serait la composante prédominante de l'accroissement volumique ce qui expliquerait peut-être un allongement journalier quasi constant lorsque la potentialité de croissance du tubercule devient optimale.

2.3.2. Longueur du tubercule et cinétique de la phase quasi linéaire de son allongement

2.3.2.1. Résultats

La longueur atteinte par le tubercule du fait de la phase linéaire de son allongement représente plus de 70 % de sa longueur finale (tableaux XVII et XVIII). La durée de cette phase linéaire égalant généralement de 3 à 4 mois, la longueur finale du tubercule est davantage corrélée linéairement ($r > 0,9$) à l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule.

Nous avons cherché à préciser cette relation.

a) Pour établir les relations entre la croissance des parties aériennes et du tubercule des vingt génotypes étudiés dans le cycle partant de graine, il a été choisi de procéder à une analyse statistique des corrélations (voir p. 18) entre les quatre variables suivantes :

- longueur maximale (finale) du tubercule
- allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule
- somme des longueurs finales des axes aériens
- nombre total de feuilles

Quatre classes ont pu ainsi être définies (fig. 69). L'examen du graphique A (fig. 70) montre que la corrélation entre la longueur finale et l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule permet de séparer l'ensemble formé par les classes I (génotype nain) plus II (génotype 54 inclus) de l'ensemble constitué par les classes III (génotypes 65 et 68 inclus) plus IV. Les différences entre les génotypes se résument ainsi :

Classes	L (tub.)	allongement (tub.)
I + II (G 54 inclus)	≤ 128 cm	≤ 0,93 cm/j
II (G 65 et 68 inclus) + IV	≥ 135 cm	≥ 0,95 cm/j

b) L'examen du graphique B (fig. 70) révèle que les coordonnées de cette séparation se retrouvent identiques (à une exception pour un tubercule) en troisième cycle :

Génotypes	L (tub.)	allongement (tub.)
G 54	≤ 123 cm	≤ 0,97 cm/j
G 65 et G 68	≥ 130 cm	≥ 1 cm/j

c) En d'autres termes, l'analogie constatée entre la longueur des tubercules obtenus en premier cycle par rapport au troisième cycle semble liée à la constance des paramètres de la phase linéaire de leur allongement : durée et allongement moyen journalier. La comparaison des moyennes de ce dernier paramètre (tableau XIX) le confirme :

- la différence observée en 1er cycle entre l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule du génotype 54 par rapport aux génotypes 65 et 68, se retrouve, significative, en 2ème cycle (partie de la courbe avant obstacle) et en 3ème cycle ;

- pour un génotype donné, l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule demeure sensiblement du même ordre à chaque cycle.

2.3.2.2. Conclusions

1°) La longueur finale des tubercules est davantage corréllée linéairement à leur allongement moyen journalier pendant la phase quasi linéaire de leur allongement, plutôt qu'à la durée de cette phase qui fournit plus de 70 % de la dimension finale.

2°) Le paramètre "allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule" apparaît dans les conditions utilisées comme une caractéristique génotypique ; sa valeur est :

- voisine à chaque cycle pour un génotype donné,
- différente pour l'un des 3 génotypes.

Ce dernier point pose un problème car nous savons, et nous le rappelons dans le paragraphe suivant, que la somme des longueurs finales des axes aériens diverge entre les plantes issues de graines et leurs descendants végétatifs.

T A B L E A U X I X

COMPARAISON DES MOYENNES DE L'ALLONGEMENT MOYEN JOURNALIER DU TUBERCULE PENDANT LA PHASE LINEAIRE DE SA CROISSANCE EN LONGUEUR.

CYCLES	ALLONGEMENT MOYEN JOURNALIER (cm/j)		
1er	$\frac{\text{G. 54}}{0,88}$	$\frac{\text{G. 65}}{1,27}$	$\frac{\text{G. 68}}{1,03}$
2ème *	0,89	1,22	1,34
3ème	0,89	1,24 1,27	

* Voir tableau et texte

2.3.3. Allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule et longueur du système des axes aériens

2.3.3.1. *Relations*

a) Les relations entre l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule et la somme des longueurs finales des axes aériens sont résumées dans les graphiques C et D de la figure 70.

1°) Partant de graine (graphique C), on constate :

- une allongement du tubercule inférieur à 0,90 cm/j pour une longueur du système aérien inférieure à 12 m ;
- un allongement du tubercule supérieur (classes III et IV) ou non (classe II) à 0,90 cm/j pour une longueur du système aérien supérieure à 12 m ;
- une relation semblable pour les plantes à tubercule unique.

2°) Dans la deuxième descendance végétative (graphique D), pour une somme des longueurs finales des axes aériens comprise entre 30 m et 100 m, l'allongement moyen journalier du tubercule est assez voisin entre individus d'un génotype donné tout au moins en ce qui concerne les génotypes 54 et 68.

b) Les relations temporelles entre les croissances mettent en relief les coïncidences suivantes (fig. 63) : quel que soit le cycle, la phase de l'allongement rapide et quasi constant du tubercule débute pendant la deuxième moitié de la croissance aérienne linéaire et cesse un peu avant ou au moment de la sénescence.

2.3.3.2. *Conclusions*

La valeur de l'allongement moyen journalier (phase quasi linéaire) du tubercule apparaît conditionnée par plusieurs facteurs, et, entre autres :

- trophiques

Elle est :

- . toujours plus faible chez les plantes à faible développement aérien ;

T A B L E A U X X X

MOYENNE DES EPAISSISSEMENTS DIAMETRAUX INITIAUX ($\Delta E_0^{12 \text{ à } 21}$)
 ET DES EPAISSEURS (E) FINALES CORRESPONDANTES DES TUBERCULES
 DE LA DEUXIEME DESCENDANCE VEGETATIVE.

GENOTYPES	NOMBRE TUBERCULES	NOMBRE DIAMETRE	$\Delta E_0^{12 \text{ à } 21}$ (cm)			E FINAL (cm)		
			\bar{m}	s	cv	\bar{m}	s	cv
G. 54	4	28	4,5	0,46	10 %	5,6	0,87	16 %
G. 65	3	23	4,1	0,72	17 %	4,6	0,63	14 %
G. 68	5	29	3,1	0,47	15 %	3,6	0,56	15 %

. atteinte seulement quand la plante dispose d'un potentiel minimal trophique (à partir de la deuxième moitié de la croissance linéaire aérienne ; avant la sénescence).

- internes et externes

Elle est, dans l'environnement choisi, au-delà d'un certain seuil trophique, et pour un géotype donné, relativement stable vis-à-vis des variations de la longueur finale du système des axes aériens.

Le tubercule lui-même semble participer à la régulation de sa croissance. Il convient dès lors d'examiner les aspects de sa croissance en épaisseur avant de formuler une interprétation.

2.4. CROISSANCE EN EPAISSEUR

2.4.1. Résultats

La croissance en épaisseur des tubercules de la deuxième descendance végétative a été régulièrement suivie par la mesure des diamètres marqués tous les 2 cm le long du tubercule. L'examen de la figure 71 et de l'ensemble des résultats permet de formuler les remarques suivantes.

a) - Tout diamètre marqué lors d'une observation atteint, dès l'observation suivante soit au bout de 12 à 21 j, sa dimension quasi maximale (fig. 71 A).

- Puis deux possibilités se présentent :

. l'épaississement cesse dès la 1ère, 2ème ou 3ème observation soit 1 mois à 1 mois $\frac{1}{2}$ le plus souvent après marquage. C'est le cas des diamètres situés dans la moitié distale de tous les tubercules et de tout diamètre relevant du géotype 65 ;

. ou bien l'épaississement se maintient, faible, irrégulier, jusqu'à la fin du cycle. Cet accroissement continu, noté pour la partie proximale des tubercules des géotypes 54 et 68, se concrétise à la récolte par un léger renflement.

b) Si l'on établit les courbes d'épaississement dans les plans horizontaux tangents au sommet du tubercule lors des observations (fig. 71 B), et si l'on compare les accroissements diamétraux initiaux ΔE_0^{12-21} (tableau XX), on constate :

- pour un tubercule donné, une valeur relativement voisine de l'épaississement initial (fig. 71 C) ;

- une valeur moyenne plus élevée pour les géotypes 54 (4,5 cm) et 65 (4,1 cm) par rapport au géotype 68 (3,1 cm) ;
- une épaisseur, atteinte du fait de l'épaississement initial, supérieure à 75 % du diamètre final.

c) La longueur ΔL_j acquise pendant Δt 12 à 21 j est de 3 à 7 fois plus élevée que l'épaisseur ΔE_j , au cours de la phase quasi linéaire de la croissance en longueur du tubercule (fig. 71 C).

2.4.2. Discussion

Les caractéristiques de la croissance en épaisseur des tubercules de la deuxième descendance végétative sont identiques à celles mises en relief chez les cultivars.

Le principe d'une caractéristique génotypique représentée par la valeur de l'épaississement initial paraît pouvoir être maintenu. Pour l'un des géotypes (G 54), la longueur du système des axes aériens est un peu moins élevée, le ΔE_0^{12-21} est plus important.

Un argument va à l'encontre de cette proposition.

Le paramètre représenté par l'épaississement initial est, dans la deuxième descendance végétative, supérieur au diamètre final du tubercule de la plante issue de graine ; en d'autres termes, il est beaucoup plus dépendant des facteurs trophiques que le paramètre "allongement journalier (phase linéaire) du tubercule" et ne peut donc pas être connu dès le cycle partant de la graine.

2.5. RESUME ET CONCLUSIONS

Forme

Quel que soit le cycle, les tubercules obtenus sont cylindro-coniques, effilés.

Des observations semblables ont été faites par d'autres auteurs (cités dans l'Introduction) et à Adiopodoumé à partir de graines récoltées sur divers cultivars (pl. XIII).

Croissance en longueur

Les courbes se décomposent mieux en 3 phases : accélérée, quasi linéaire qui fournit plus de 70 % de la longueur finale, ralentie.

Le résultat final est une longueur comprise : entre 79 cm et 196 cm au terme de 8 mois d'allongement dans le cycle partant de la graine pour 19 géotypes sur 20 (exception : nain), entre 95 cm et 199 cm après 6 mois d'allongement dans le cycle de la deuxième végétative de 3 géotypes.

Les paramètres importants sont la durée, 3 à 4 mois, de la phase quasi linéaire et l'allongement moyen journalier du tubercule pendant cette phase, de 0,3 cm/j (nain) à 1,6 cm/j. Ce dernier paramètre s'exprime dans les conditions utilisées comme une caractéristique géotypique : sa valeur est voisine chez la plante issue de la graine et ses descendants végétatifs, mais différente pour l'un des 3 géotypes (à longueur finale du système des axes aériens et à dimensions foliaires peu différentes).

Croissance en épaisseur

Elle est caractérisée dans la deuxième descendance végétative par une phase d'épaississement diamétral initial qui assure en 12 à 21 j plus des $\frac{3}{4}$ de l'épaisseur finale, suivie d'une phase ralentie plus intense pour les diamètres situés à la partie proximale. La valeur de l'épaississement apparaît comme une caractéristique géotypique, mais qui ne s'exprime pas dans le cycle partant de la graine (insuffisance trophique).

Le résultat final est un diamètre le long du tubercule plus élevé dans la descendance végétative : de 3 à 7 cm contre 2 à 3 cm chez la plante issue de la graine.

Potentialité de croissance

Représentée par les dimensions linéaires finales du tubercule, elle est plus élevée dans la descendance végétative en raison d'un épaississement plus important.

Déterminisme des dimensions finales

Il est à rechercher au niveau des modalités de la répartition de l'influence stimulatrice (trophique et autre provenant des parties aériennes, du système racinaire, du fragment mère pour la descendance) entre les territoires en croissance de la plante. La croissance du tubercule dépend de facteurs endogènes et externes.

a) Des résultats appuient le rôle des facteurs endogènes :

- génotypiques

La régulation endogène de la croissance du tubercule doit être telle que certains paramètres (allongement journalier pendant la phase linéaire, épaissement initial) s'expriment comme des caractéristiques génotypiques.

- trophiques et autres provenant des parties aériennes

. La phase accélérée de l'allongement du tubercule coïncide avec une partie de la croissance accélérée et linéaire aérienne ; les assimilats pourraient être préférentiellement utilisés par les parties aériennes pour leur croissance. (?)

. La croissance du tubercule est initialement isodiamétrique ; l'aptitude du tubercule à un allongement rapide est peut-être conditionnée par des propriétés cellulaires du territoire responsable de l'allongement liées à l'état physiologique de la plante.

. L'allongement rapide du tubercule cesse avec la sénescence :

. Au-dessous d'un seuil du développement aérien, la longueur et l'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule sont moins élevés.

. Le potentiel trophique de la plante issue de la graine est insuffisant pour que s'exprime un épaissement initial équivalent à celui noté dans sa descendance végétative.

- trophiques et autres provenant du tubercule-mère

La phase accélérée de l'allongement du tubercule, plus brève dans la descendance végétative, est à mettre en parallèle avec le raccourcissement de la croissance accélérée aérienne probablement lié en partie à l'influence des réserves du fragment mère ; un schéma (fig.72) résume ces situations.

b) Rôle des facteurs externes

Il est clair que la croissance du tubercule, des parties aériennes, et de ce fait les corrélations qui s'établissent entre ces croissances, sont sous la dépendance de l'environnement (température, intensité lumineuse...).

Interprétation

Elle ne diffère pas de celle déjà proposée pour les cultivars. Les métabolites seraient préférentiellement captés par le territoire morphogène de l'allongement, puis utilisés par les parties néoformées pour l'acquisition d'un épaissement initial ; l'excédent serait emmagasiné pendant la phase ralentie de la croissance en épaisseur. C'est en effet le génotype à faible allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule qui présente, au terme du troisième cycle, des tubercules significativement plus épais.

Comparaison avec les cultivars

La deuxième descendance végétative des génotypes est comparable à 4 cultivars (PREMIERE PARTIE) en ce sens que, dans des conditions expérimentales voulues semblables, :

- les caractéristiques de la croissance en épaisseur sont identiques;
- les durées de la tubérisation sont voisines.

Elle s'en distingue par :

- le modèle suivi par l'allongement du tubercule, à phase quasi linéaire par opposition à un modèle à phase accélérée puis ralentie chez les cultivars ;
- les dimensions finales des tubercules, 2 à 4 fois plus longs (avec $\bar{L} = 111$ à 171 cm contre 32 à 48 cm pour les cultivars) et moins épais d'autant (avec $D = 3$ à 7 cm contre 8 à 10 cm en moyenne chez les cultivars), et ceci pour une potentialité de croissance aérienne supérieure dans la descendance végétative (chapitre précédent).
- les rapports entre l'allongement et l'épaississement pendant Δt_j , plus élevés.

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

Le but des recherches effectuées dans cette TROISIEME PARTIE de notre travail était d'essayer de déterminer à partir de quel cycle partant de la graine les caractéristiques de la croissance et de la morphogénèse d'un génotype pouvaient être considérées comme "stables" dans un environnement donné.

Cette étude a porté sur 20 génotypes en premier cycle, 3 génotypes en deuxième et troisième cycles. Les conclusions que nous donnons sont tirées des observations faites sur ces trois génotypes. Il convient de rappeler que les conditions de culture étaient les mêmes chaque année (culture en bacs sur champ non ombré, alimentation en eau assurée régulièrement).

1°) Certaines caractéristiques de la croissance et de la morphogénèse diffèrent peu entre la plante issue de la graine et sa descendance végétative.

Ce sont :

- le modèle suivi par la croissance en longueur du système des axes aériens et du tubercule, à phase linéaire caractérisée au cours de laquelle chaque partie de l'appareil végétatif atteint 70 % de sa longueur finale ;
- la forme cylindrique et effilée du tubercule ;
- l'allongement moyen journalier du tubercule pendant la phase quasi linéaire de sa croissance ;
- la longueur du tubercule ;
- la fréquence racinaire sur le tubercule ;
- dans une certaine mesure, les relations temporelles entre la croissance des parties aériennes et du tubercule : l'initiation visuelle de la tubérisation se situe pendant la croissance accélérée aérienne, l'allongement rapide du tubercule débute au cours de la seconde moitié de la croissance linéaire aérienne.

Sur le plan pratique, il semble possible de sélectionner dès le cycle partant de la graine les géotypes dont la forme et la longueur du tubercule sont compatibles ou non avec une mise en culture mécanisée.

2°) Les modifications créées par la multiplication végétative portent sur la durée du cycle et les caractères de l'appareil aérien, lesquels s'expriment et "se stabilisent" au terme du cycle reproducteur (graine à graine) bouclé dès la deuxième année.

- Le cycle au champ se raccourcit à une durée voisine de celle des cultivars, 7 à 8 mois. Cette diminution vient d'une réduction de la durée de la croissance aérienne, principalement de la phase accélérée (rôle des réserves) entraînant un raccourcissement de la croissance accélérée du tubercule, la durée des étapes leur faisant suite étant semblable (fig. 72).

WILSON et VICTOR (1980) notent des durées de cycle équivalentes. DEGRAS et coll. (1977) constatent chez *Dioscorea trifida* un allongement du cycle de la descendance végétative.

- Les paramètres aériens étudiés ne différant pas entre la première et la deuxième descendance végétative sont :

- . la durée des étapes du cycle (phase linéaire exceptée);
- . les paramètres de l'axe principal;
- . les dimensions foliaires ;
- . l'architecture du système caulinaire, à ramification placée sur la partie moyenne de l'axe principal par opposition à celle, basale, des plantes issues de graines ;
- . la phyllotaxie opposée décussée dominante ;
- . la floraison.

- Les colorations différentes de la chair du tubercule entre les 3 géotypes (tableau XVIII) et la différenciation de racines épineuses sont nettement perceptibles au terme du deuxième cycle.

3°) Les différences entre la première et la deuxième descendance végétative concernent les aspects quantitatifs de la croissance.

- La longueur finale du système des axes aériens ainsi que le nombre de feuilles et d'épis, augmentent en troisième cycle en raison d'une durée, significativement plus longue pour deux génotypes, de la phase linéaire.

- L'épaisseur du tubercule s'accroît en troisième cycle, significativement pour l'un des génotypes. L'augmentation du potentiel trophique ne modifie pas le phénomène de l'allongement mais stimule le processus de l'épaississement notamment à la partie proximale du tubercule.

Une remarque s'impose.

Les comparaisons ont été établies entre plantes issues de graines et de fragments de tubercule à bourgeons adventifs néoformés, ce dernier mode permettant une multiplication clonale intense. Elles ne tiennent pas compte de la variabilité que pourraient engendrer d'autres modes et dates de multiplication (FERGUSON, HAYNES et SPRINGER, 1969 ; AHOUSSOU, PIQUETAILLE et TOURE, 1978, 1980, 1982 ; CLAIRON et ZINSOU, 1980), ou d'autres environnements.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le principal objectif de travail était de mettre en relief les caractères de la croissance et de la morphogénèse du tubercule souterrain de l'Igname *Dioscorea* complexe *D. cayenensis-D. rotundata*. L'opportunité de disposer d'une Igname à tubercule unique de forme cylindrique nous a permis de relier, au cours du cycle végétatif, la croissance tubérisée d'un individu représentée par l'évolution de la longueur et des diamètres du tubercule, à sa croissance aérienne représentée par l'évolution de la longueur du système des axes aériens. Les plantes, cultivées en bacs sur champ dans les conditions climatiques du Sud de la Côte-d'Ivoire, sont issues, d'une part comme dans la pratique agricole de fragments dépourvus de bourgeons le jour de la plantation ou bien de fragments de tubercule de "deuxième récolte" à bourgeons axillaires préformés, et d'autre part de graines.

Trois faits ou idée sont à retenir :

- la stabilité des repères phénologiques de l'initiation visuelle de la tubérisation ;
- la régulation par chaque partie de l'appareil végétatif de sa propre croissance ;
- les indices, dans un environnement donné, de l'impact des facteurs et/ou des corrélations internes dans l'expression de la croissance des parties aériennes et du tubercule.

I- STABILITE DES REPERES PHENOLOGIQUES DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION

Les résultats obtenus en utilisant 5 cultivars et des graines appartenant à un clone montrent que l'initiation visuelle de la tubérisation apparaît à un lieu, moment et stade précis du développement, sauf dans certaines circonstances.

a) Lieu

Le terme "éclatement" (TROUSLOT, 1978) désigne le premier signe visible de la tubérisation chez les plantes issues de multiplication par fragments de tubercule. Le néo-tubercule naît dans la région périvasculaire du prétubercule ; sa progression provoque une fissuration, un éclatement de la couche de cellules subérisées (issues d'une prolifération sous-épidermique) qui recouvre le prétubercule.

L'initiation chez la plante issue de la graine s'extériorise par un renflement localisé entre le départ de la racine principale et la base de la première feuille-écaille de l'axe principal. Le tubercule naîtrait par des cloisonnements périvasculaires dans la région hypocotyle puis s'organiserait le méristème apical dont le fonctionnement assure la croissance en longueur de cet organe (QUEVA, 1894 ; LAWTON et LAWTON, 1969 ; SHARMA, 1974, 1975 ; CHAMPAGNAT M., communication personnelle).

Bien que nous n'ayons entrepris aucune étude histologique approfondie des tout premiers stades de l'ontogenèse des plantes et du tubercule, il nous semble cependant nécessaire de rappeler brièvement nos conclusions sur la constitution du prétubercule, établies d'après l'observation morphologique et anatomique. Le prétubercule (MIEGE, 1952a) correspond à l'ensemble basal qui porte, au cours du cycle, l'axe principal, les racines traçantes, la feuille-écaille F1 et ses bourgeons axillaires sériés (QUEVA, 1894 ; SHAH, POPULOSE et UNNIKRISHNAN, 1969 ; RAO et TAN, 1976) corrélativement inhibés, des bourgeons inhibés adventifs (cas des plantes issues de bourgeons néoformés adventifs) ou axillaires (cas des plantes issues de bourgeons préformés), le néo-tubercule. Sa structure est de type caulinaire : le prétubercule dérive essentiellement de l'unité ontogénique, morphophysiologique, constituée par la première feuille-écaille charnue F1 de l'axe principal et l'entre-noeud sous-jacent à F1.

b) Moment et stade précis du développement

Nous avons montré que :

1°) Chez les plantes issues de bourgeons adventifs, néoformés sur des fragments appartenant à des tubercules mères âgés de 1 mois $\frac{1}{2}$ à 4 mois $\frac{1}{2}$ après la récolte (décembre), l'initiation visuelle de la

tubérisation (phénomène défini par l'éclatement) :

- apparaît de 25 j à 30 j après la levée,
 - 2 mois après la néoformation visuelle du bourgeon,
 - 2 mois le plus souvent après une plantation effectuée à la mi-avril (date habituelle),
- coïncide avec le départ de la phase linéaire de la croissance du système des axes aériens,
- coïncide, pour un cultivar donné, avec un nombre bien défini de feuilles adultes et de feuilles dégagées du bourgeon apical de l'axe principal.

Si les tubercules sont conservés plus de 4 mois $\frac{1}{2}$ avant d'être plantés, on crée des conditions qui modifient cette situation : les premiers signes de la tubérisation, qui sont alors toujours plus précoces, sont sans doute influencés par l'état physiologique des tubercules mères à la plantation. On peut envisager, comme dans le cas de la Pomme de terre, un effet "incubation" du tubercule mère (MADEC et PERENNEC, 1955, 1959, 1962) qui pourrait être responsable de l'avance de la tubérisation. Il aurait été bon d'entreprendre une expérimentation qui aurait consisté à stocker les tubercules avant plantation dans différentes conditions de température, pour voir dans quelle mesure il est possible de minimiser ou d'augmenter cet effet tubercule mère supposé.

2°) Chez des plantes appartenant aux mêmes cultivars mais issues de bourgeons axillaires préformés, portés par des tubercules de deuxième récolte ou par la "tête" (équivalent du prètubercule) des tubercules d'une récolte, la situation de l'initiation visuelle par rapport à la levée et au développement aérien précité est identique. Une condition est toutefois nécessaire : le bourgeon préformé mis en terre doit être en début d'activité ; ou bien, si l'on plante un fragment portant des bourgeons dormants ou inhibés (?), alors les points de repère définis ci-dessus ne sont valables que si un seul de ces bourgeons se développe.

Cette dernière situation semble en effet créer des phénomènes de compétition qui modifient sans doute la vitesse de croissance des différentes pousses, le moment où elles atteignent leur phase linéaire de croissance, et ceci doit se répercuter sur l'ensemble des phénomènes de tubérisation. Il faut remarquer à ce sujet qu'en Côte-d'Ivoire les paysans hésitent à utiliser un matériel à plusieurs bourgeons,

parce qu'ils ont constaté que cela affectait la levée, la tubérisation notamment le nombre de pousses et de tubercules par pied.

3°) Chez la plante issue de la graine, l'initiation de la tubérisation devient perceptible :

- 2 mois à 2 mois $\frac{1}{2}$ après la germination (contre 11 mois pour la durée du cycle),
- pendant la croissance accélérée aérienne,
- au stade 3 feuilles assimilatrices adultes sur un total de 6 feuilles dégagées du bourgeon apical (contre 580 en fin de croissance dans le meilleur des cas pour l'un des génotypes observés).

c) Application : repères de l'initiation de la tubérisation

L'ensemble des observations faites sur les cultivars nous a conduit à considérer la coïncidence temporelle, entre l'éclatement et un stade foliaire précis de l'axe principal, comme une relation caractéristique du cycle de développement dans l'environnement utilisé.

A priori, cette relation se traduit en termes de coïncidence entre constantes de temps de deux phénomènes corrélés entre eux mais peut-être pas de façon directe : l'éclatement est décelé de 25 à 30 j après la levée ; le nombre de feuilles apparues par jour sur l'axe principal est d'une part constant pendant le mois suivant la levée et d'autre part voisin entre individus d'un cultivar.

Sur le plan pratique, en plantations traditionnelle (mi-avril) et précoce, il est possible d'utiliser sur le terrain deux repères phénologiques pour situer l'initiation visuelle de la tubérisation, l'un morphologique : stade foliaire de l'axe principal, l'autre temporel : date de la levée.

Il convient d'ajouter que, pour les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, le repère "date de fragmentation-plantation" permet seulement en culture habituelle (mi-avril) d'obtenir une estimation fréquentielle du moment de la levée et de ce fait du moment de l'initiation visuelle du tubercule ; en plantations très précoces, ce troisième repère s'avère de surcroît inutilisable par suite de l'hétérogénéité de la levée sans doute liée à une dormance résiduelle des fragments.

d) Hypothèses

Cette coïncidence pose des problèmes. Alors que les relations entre la croissance axiale aérienne et la tubérisation d'apex caulinaires souterrains commencent à être bien connues (MADEC et PERENNEC, 1962 ; MADEC, 1966 ; COURDUROUX, 1967 ; LAGARDE, 1972), dans le cas de l'Igname, et peut-être aussi pour des plantes à racines ou à organes plus complexes tubérisés (Betterave sucrière : TERRY, 1968 ; MILFORD, 1973 ; Manioc : WILLIAMS, 1974 ; Patate douce : LOWE et WILSON, 1974), on est réduit à des hypothèses quant au rôle des parties aériennes dans le déclenchement de la tubérisation et de l'organogenèse du tubercule, phénomènes non dissociés dans le temps chez la *Dioscorea* étudiée. Nous avons émis deux hypothèses :

- Les deux mois (à compter de la néoformation visuelle d'un bourgeon adventif ou de la reprise d'activité d'un bourgeon préformé) qui sont nécessaires pour obtenir le déclenchement de la tubérisation correspondent-ils à une période d'induction par les facteurs de l'environnement (exemple : Ficaire (COURDUROUX, 1966), Crosne (LAGARDE, 1964, 1972)) ?

- Il semblerait plutôt que l'aptitude à la tubérisation chez cette Igname dépend de corrélations liées à la croissance de l'axe principal et aux potentialités métaboliques de la plante, les facteurs de l'environnement intervenant en modifiant ces corrélations et l'activité métabolique.

En tout état de cause, même si l'éclatement n'est que l'accélération d'un processus dont il est difficile d'apprécier le début, sa place précise dans le cycle est un jalon pour des études visant à définir, sur le plan cellulaire d'abord, physiologique ensuite, le mécanisme du déclenchement de la formation du tubercule.

II- CHAQUE PARTIE DE L'APPAREIL VEGETATIF REGULE SA PROPRE CROISSANCE

Les résultats obtenus ayant été discutés au cours de l'exposé des trois parties de ce mémoire, nous ne rappellerons ici que les caractères généraux de la croissance du système des axes aériens et du tubercule.

1. SYSTEME DES AXES AERIENS

a) Chez les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, les résultats ont permis de mettre en relief une croissance essentiellement linéaire du système des axes caulinaires, résultant de l'allongement linéaire (ou quasi linéaire en certains cas) de l'axe principal et de quelques axes latéraux, issus de sommets végétatifs dont les fonctionnements doivent logiquement de ce fait être corrélés. La longueur acquise pendant la phase linéaire correspond à plus de 70 % de la dimension finale.

L'étude de la phase accélérée est intéressante à plusieurs égards. Cette phase est la résultante de la croissance accélérée, laquelle débute dès la néoformation du bourgeon, puis linéaire de l'axe principal d'une part, et de la croissance accélérée de quelques axes latéraux d'autre part. Le fait qu'il existe (à l'exception d'un cultivar) un lien étroit entre le départ de la croissance des bourgeons latéraux situés au-dessus des plus basaux et le début de la croissance linéaire de l'axe principal, le fait également qu'un axe latéral a toujours un allongement moyen journalier (phase linéaire) inférieur à celui de l'axe principal, nous ont permis de conclure que la morphogenèse du système des axes aériens dépendait du degré de la dominance apicale (CHAMPAGNAT, 1961, 1965).

Cette notion est importante à double titre.

1°) Elle permet d'expliquer la présence de ramifications courtes sur la partie basse de l'axe principal et la non obtention d'une couverture végétale rapide au début du cycle.

2°) Mais peut-on aller plus loin dans le raisonnement : l'initiation visuelle de la tubérisation qui, rappelons-le, coïncide avec la fin de la croissance accélérée aérienne, ne correspondrait-elle pas à un changement du degré de la dominance apicale exercée par l'axe principal ? Pourrait-on concevoir le tubercule comme "une ramification particulière" dont l'aptitude à la croissance serait conditionnée par des corrélations liées à un affaiblissement de la dominance apicale : levée d'inhibition corrélative, plus forte "vigueur" de la plante en liaison avec son activité métabolique (et nombre n de feuilles suffisant pour alimenter le tubercule en formation) ? Le tubercule lui-même intervient-il sur la dominance apicale ? En plantations tardives, le nombre de bourgeons adventifs et de pousses par fragment augmente, fait observé également par CLAIRON et ZINSOU (1980) : il semble alors se créer des compétitivités, d'autres dominances préjudiciables à une croissance et à une tubérisation types.

b) Ces caractéristiques de la croissance et de la morphogénèse du système des axes aériens sont identiques chez les plantes issues de bourgeons axillaires préformés.

c) La divergence observée dans le cycle partant de la graine mérite d'être soulignée. La phase linéaire résulte de la croissance linéaire de l'axe principal et de plusieurs axes orthotropes, vigoureux, à allongement moyen journalier supérieur à celui de l'axe principal, issus des bourgeons sériés basaux 1 pris dans la tubérisation de la base caulinaire au moment où ils commencent leur développement. Le problème posé par les potentialités de ces bourgeons a été discuté.

En conclusion, la mise en place d'une phase linéaire de croissance du système des axes aériens ne semble à priori possible que s'il existe une coordination entre le développement des différents axes. Globalement, l'évolution pondérale des parties aériennes (paramètre inaccessible) suivrait-elle un modèle à phase linéaire caractérisée ? La régulation par les parties aériennes de leur propre croissance favorise peut-être la croissance axiale au détriment de la croissance foliaire (exemple : Crosne du Japon, TORT, 1977).

2. TUBERCULE

a) Cultivars

La morphogénèse du tubercule est conditionnée par la simultanéité de :

- La croissance en longueur, accélérée jusqu'à l'atteinte du 1/3 ou de la 1/2 de la longueur maximale, puis ralentie. Dans 60 à 70 % des cas, l'ajustement des courbes à un modèle classique de croissance (logistique pour 4 cultivars, loi de GOMPERTZ pour un autre) peut être considéré comme bon. Le phénomène de l'allongement est localisé dans les 2 cm apicaux.

- La croissance en épaisseur immédiate des parties subapicales néoformées, caractérisée, partant d'un point zéro (sommet du tubercule), par un épaissement diamétral initial qui assure en 11 à 16 j les 3/4 du diamètre final (60 % environ du volume final) suivi d'une phase ralentie d'épaississement faible, lent, de durée variable. La partie cylindrique du tubercule à la récolte correspond au maintien d'un épaissement initial constant au cours du cycle. Deux hypothèses ont été avancées :

1°) le fonctionnement cambial cesserait, pour des propriétés intrinsèques ou parce qu'il est corrélativement inhibé, la phase ralentie correspondrait davantage au grandissement des cellules mises en place ;

2°) la division et le grandissement cellulaires vont toujours de pair (exemple : Crosne, TORT, 1977), le cambium aurait un fonctionnement très modulé, exacerbé pendant la phase initiale, puis ralenti.

b) Plantes issues de graines et leurs descendances végétatives

Le fait à souligner est l'obtention de tubercules très longs et effilés, jusqu'à 65 fois plus long que large. Leur croissance en longueur s'apparente mieux à un modèle à phase linéaire caractérisée ; la longueur atteinte du fait de cette phase représente environ 70 % de la dimension finale. Les caractéristiques de la croissance en épaisseur ne diffèrent pas entre descendances végétatives et cultivars.

Le problème des relations de compétition entre l'allongement et l'épaississement a été discuté. L'accroissement volumique d'un tubercule (paramètre inaccessible) suivrait-il un modèle à phase linéaire caractérisée ? Pour ces tubercules effilés, l'allongement est la composante nettement prédominante ce qui explique peut-être que leur vitesse de croissance en longueur demeure quasi constant lorsque la potentialité de croissance du tubercule est optimale.

En conclusion, la comparaison des caractéristiques de la croissance en longueur et en épaisseur des tubercules, obtenus par les méthodes classiques (cultivars) ou à partir de plantes issues de graines, laisse supposer une certaine similitude du processus endogène de la morphogenèse des tubercules.

III- INDICES DANS UN ENVIRONNEMENT DONNE DE L'IMPACT DES FACTEURS ET/OU DES CORRELATIONS INTERNES DANS L'EXPRESSION DE LA CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES ET DU TUBERCULE

Les conditions expérimentales dans lesquelles a été fait ce travail permettent essentiellement de circonscrire le rôle des facteurs endogènes.

A) PLANTES ISSUES DE BOURGEONS ADVENTIFS NEOFORMES

En premier lieu, il nous a paru essentiel de décrire les phénomènes en utilisant comme point de départ de la plantation un matériel végétal voulu le plus homogène possible. Les résultats exposés dans la PREMIERE PARTIE s'adressent à des plantes provenant de plantations, à la mi-avril comme dans la pratique agricole, de fragments de masses voisines, dépourvus de bourgeons, prélevés sur des tubercules mères obtenus, récoltés et conservés chaque année dans les mêmes conditions.

Les faits

Nous avons montré que :

1- Les paramètres importants de la croissance du système des axes aériens, à savoir la durée des phases de la croissance, l'éventail de l'allongement moyen journalier pendant la phase linéaire, la longueur finale, sont voisins entre individus d'un cultivar (sauf exceptions) et ne diffèrent pas significativement entre 4 cultivars sur 5.

2- Pour ces 4 cultivars, la durée de l'allongement du tubercule se situe entre 4 et 5 mois sur 5 mois de tubérisation. Les autres paramètres importants de la croissance du tubercule à savoir la longueur finale, l'allongement optimal (ΔL_j avant le point d'inflexion), l'épaississement initial (ΔE_0^{11-16}) optimal, le diamètre moyen (partie cylindrique), sont d'une part voisins entre individus d'un cultivar à condition que le tubercule soit unique et à courbe d'allongement régulière, et d'autre part ils peuvent être significativement différents entre cultivars. Les valeurs des paramètres de l'épaississement sont inférieures lorsque la longueur finale du système des axes aériens ne dépasse pas un certain seuil.

3- L'un des cultivars se distingue des autres par une croissance aérienne faible de longue durée et par une courte durée de l'allongement rapide du tubercule ; les longueurs finales atteintes sont significativement moins élevées. En contrepartie, l'allongement optimal du tubercule et les paramètres de son épaississement demeurent du même ordre.

4- Le modèle corrélatif des croissances est semblable mais il existe des divergences.

L'allongement du tubercule :

- débute (stade éclatement) au moment où la croissance du système des axes aériens entre en phase linéaire ;

- devient rapide pendant la deuxième moitié de la phase linéaire de la croissance aérienne, mais à la fin de cette phase pour l'un des cultivars ;

- sa vitesse s'optimalise pendant le mois qui suit l'arrêt de la croissance linéaire aérienne, mais avant cet arrêt pour l'un des cultivars ;

- son ralentissement extrême commence au moment de la sénescence, avant ce phénomène pour 2 cultivars ;

- son arrêt s'opère, dans les limites des observations, 0j, 15 j ou 1 mois avant le dessèchement total des parties aériennes.

L'épaississement initial ΔE_0^{11-16} devient optimal au moment de l'arrêt de la croissance aérienne linéaire, mais avant pour l'un des cultivars. Il le demeure dans les conditions utilisées durant 1 mois $\frac{1}{2}$ à 2 mois cessant le plus souvent 2 mois avant le dessèchement total des parties aériennes.

Les indices du rôle des facteurs endogènes

1°) L'impact des facteurs génétiques s'exprime au niveau :

- Des caractéristiques des croissances. Chaque partie de l'appareil végétatif utilise les métabolites et les composés fournis pour sa croissance selon un mécanisme endogène qui lui est propre.

- Du modèle corrélatif des croissances. Il doit exister chez cette Igbame une certaine similitude du processus de répartition des métabolites et autres substances entre les parties en croissance de la plante au cours du cycle, processus modulé par les interactions génotype-environnement, l'état physiologique initial du fragment mère, des corrélations complexes chez les plantes à faible développement.

- Des dimensions finales et de certains paramètres cinétiques lesquels sont voisins entre individus d'un cultivar, différents entre cultivars.

2°) L'un des déterminants essentiels réside dans les relations de nature trophique.

Dans les conditions écologiques où nous avons travaillé, la plante dispose d'un pool de substances trophiques et autres à investir pour la croissance. Initialement la source est le fragment mère, puis s'ajoutent l'ensemble pré-tubercule-système racinaire, enfin les parties aériennes. Les puits sont les zones en croissance des parties aériennes et de l'ensemble pré-tubercule-système racinaire-néo-tubercule. Des concurrences s'établissent entre les différents puits et au sein même du tubercule : il y a probablement compétition entre la zone d'accroissement sub-apical et apical d'une part et l'ensemble des territoires assurant l'épaississement (cambium, cellules en phase de croissance radiale) d'autre part. Il a été précédemment rappelé que l'initiation visuelle de la tubérisation (stade éclatement) coïncide avec le début de la croissance linéaire du système des axes aériens.

- Le ralentissement de la croissance aérienne se traduit par un affaiblissement de la taille des feuilles, de l'organogenèse au point végétatif, de la longueur des entre-noeuds ; à priori cette triple perte de potentiel croissance pourrait être liée à un détournement des facteurs trophiques vers le tubercule.

- La cinétique de la croissance du tubercule semble en rapport avec la masse des assimilats transférés : en effet la potentialité optimale de la croissance du tubercule se situe (sauf exceptions) pendant les 1 à 2 mois suivant l'arrêt de la croissance linéaire aérienne.

3°) Certains aspects cinétiques semblent dépendre des propriétés cellulaires des territoires responsables de la croissance liées à l'évolution physiologique de la plante ; cette dernière est conditionnée au départ par l'état physiologique initial du fragment mère puis au cours du cycle par les facteurs externes.

- Le ralentissement de la croissance aérienne peut résulter de corrélations liées à l'évolution physiologique de la plante (par exemple équilibre entre régulateurs de croissance).

- La croissance initiale du tubercule est isodiamétrique : un certain temps est nécessaire à l'acquisition de l'aptitude à un allongement rapide.

- Lorsque le ralentissement extrême de l'allongement du tubercule s'opère bien avant la sénescence, un facteur limitant non trophique intervient, l'épaississement est alors stimulé. Est-ce un état dormant du tubercule plus vite atteint ?

4°) Des corrélations de concurrence entre la croissance des parties aériennes et du tubercule d'une part, entre l'allongement et l'épaississement du tubercule d'autre part, peuvent s'établir lorsque le niveau métabolique est insuffisant pour que s'expriment en même temps toutes les potentialités de croissance.

- Chez l'un des cultivars, une incompatibilité entre la croissance linéaire aérienne et le départ de l'allongement rapide du tubercule est très marquée chez les individus à plus faible développement aérien.

- Pour un cultivar donné, les individus à faible développement aérien sont parfois caractérisés par des courbes de croissance atypiques.

- Le départ de la phase ralentie de l'allongement du tubercule peut correspondre soit à une diminution des apports trophiques entraînant des relations de concurrence entre l'allongement et l'épaississement, soit à une inflexion des propriétés cellulaires du territoire apical-subapical du tubercule liées à l'évolution physiologique de la plante.

Le rôle des facteurs externes

Nous avons implicitement admis que la croissance du tubercule est reliée de façon complexe à la croissance des parties aériennes, les deux étant conditionnées et pas forcément dans la même mesure par des facteurs internes et externes. Nous n'avons pas pratiquement étudié l'influence des facteurs externes dont il ne faut pas minimiser l'importance.

De nombreux travaux ou des mises au point soulignent en effet le déterminisme à la fois endogène et exogène de la croissance des parties aériennes et des parties souterraines ainsi que la complexité des corrélations entre elles (exemples : WENT, 1944, 1945, 1957 ; KIM, 1961 ; MILTHORPE, 1967 ; CHAMPAGNAT, 1974 ; RIEDACKER, 1976 ; TORT, 1977 ; PERENNEC et MADEC, 1980).

Nous avons discuté de l'influence possible de l'environnement sur le faible développement de l'un des cultivars. En tout état de cause, une seule preuve expérimentale suffit. On cultive des Ignames dans une serre vitrée, dans des conditions de température plus élevée que sous abri à l'extérieur et d'éclairement faible. On constate (fig.73) une nette suprématie du développement aérien au détriment de la croissance du tubercule.

En conclusion, partant d'un matériel végétal voulu homogène, il existe dans un environnement donné une certaine similitude dans la durée et dans la potentialité de croissance entre individus d'un cultivar et entre certains cultivars. En pratique, tout praticien le sait et nous l'avons montré sur quelques exemples, de nombreux facteurs interviennent au cours du cycle sur l'expression de la croissance du tubercule. Déterminer les dimensions optimales du tubercule d'un clone nécessite un grand nombre de répétitions ; les longueurs et les diamètres les plus fréquemment observés pourraient être retenus comme dimensions types.

B) PLANTES ISSUES DE BOURGEONS AXILLAIRES PREFORMES

La seconde partie de notre travail constitue une approche du problème suivant : peut-on obtenir une meilleure optimisation de la croissance en utilisant la multiplication par fragments de tubercules de deuxième récolte ? Le matériel végétal est, comme dans la pratique agricole, hétérogène : des fragments, de masses variables, portant des bourgeons préformés à différents stades de développement, sont plantés parfois précocément.

Les faits

Nous avons essentiellement observé une durée du cycle et des croissances d'autant plus longue que la plantation est précoce, un résultat final des croissances toujours plus élevé ou parmi les plus élevés en plantation précoce réalisée dès les premières levées de dormance des tubercules, et un résultat aussi important parfois en plantation traditionnelle (mi à fin avril) ceci à une condition : il ne s'agit pas d'une plantation de fragments à bourgeons dormants ou inhibés (évitée par les paysans).

Fait à souligner, le modèle corrélatif des croissances est semblable à celui noté pour les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, ce qui explique peut-être que, pour un cultivar donné, un gain en potentiel croissance tubérisée (masse du(es) tubercule(s) par pied) est étroitement corrélé à un gain en potentiel croissance aérienne (longueur finale du système aérien).

Il convient aussi de rappeler l'opposition, pour une même date de plantation, entre l'homogénéité des résultats (sauf exceptions) observée chez les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés, et l'hétérogénéité de la croissance des plantes issues de bourgeons préformés avec, en contrepartie bien souvent, des rendements nettement supérieurs à ce que l'on peut obtenir à partir de fragments classiques.

Les indices du rôle des facteurs internes

Ces constatations appuient le rôle de l'état physiologique initial du tubercule mère et des facteurs trophiques sur la croissance.

En plantation précoce, le bourgeon préformé semble posséder sa potentialité optimale de croissance en raison probablement d'une influence limitée du tubercule mère dont "l'incubation" n'est pas très avancée : les phénomènes se réalisent pendant longtemps et intensément. Lorsque le tubercule mère est plus "incubé", les phénomènes tendent à s'exprimer pendant un temps plus court, aussi ou plus intensément parfois.

Par ailleurs, les résultats présentés et leur discussion nous ont permis de penser, à titre d'hypothèse de travail, que la potentialité du bourgeon préformé (taille) et du pré-tubercule (taille, capacité de rhizogenèse) peut avoir une influence sur la croissance des parties aériennes et du tubercule.

Sur le plan pratique, la plantation de fragments de tubercules de deuxième récolte réalisée dès les premières levées de dormance des bourgeons préformés semble être l'un des moyens de connaître la potentialité optimale de croissance d'un clone dans un milieu donné.

C) PLANTES ISSUES DE GRAINES ET LEURS DESCENDANCES VEGETATIVES

Les faits

Le but originel du travail exposé dans la TROISIEME PARTIE, qui était d'essayer de déterminer à partir de quel cycle partant de la graine l'expression des caractères pouvait dans un environnement donné être considérée comme "stable", a été atteint dans la mesure où nous avons pu mettre en relief que :

- les caractères importants du développement aérien "se stabilisent" au terme du cycle reproducteur (graine à graine) bouclé dès la deuxième année, donc dès le cycle de la première descendance végétative ;

- la forme, la fréquence racinaire, le paramètre cinétique important de la croissance de ces tubercules effilés lequel est "l'allongement moyen journalier pendant la phase quasi linéaire de l'allongement", la longueur finale dans une certaine mesure, pouvaient être connus dès le cycle partant de la graine.

Les indices du rôle des facteurs internes

1°) L'allongement moyen journalier (phase quasi linéaire) du tubercule semble exprimer une tendance génotypique. Les tubercules de la deuxième descendance végétative sont, aussi longs, plus épais, que celui de la plante issue de la graine. L'allongement moyen journalier (phase linéaire) du tubercule est voisin à chaque cycle pour un génotype donné ; sa valeur est inférieure à chaque cycle pour l'un des génotypes.

2°) L'allongement rapide du tubercule commence pendant la phase linéaire de la croissance aérienne. La croissance initiale est toujours isodiamétrique : un certain temps en relation avec l'évolution physiologique et trophique de la plante semble nécessaire à l'acquisition de l'aptitude à un allongement rapide.

3°) L'augmentation du potentiel trophique dans la descendance végétative stimule le processus de l'épaississement.

En conclusion, d'une façon générale pour le tubercule de cette Ignose, plusieurs arguments incitent à penser que l'allongement pourrait être le phénomène prédominant, le moins dépendant vis-à-vis des variations de la longueur du système des axes aériens, le plus affecté par les corrélations d'ordre non trophique. Les caractéristiques de la phase ralentie de l'épaississement laissent à penser que les cellules gardent pendant longtemps leurs propriétés de s'agrandir dans le sens radial et d'accumuler.

Application : sélection à partir de graines

Dans des conditions de culture et d'environnement semblables pour la plante issue de la graine et ses descendants végétatifs, le choix pour la forme et la longueur (dans une certaine mesure) du tubercule apparaît possible dès le cycle partant de la graine. Le choix pour les caractères aériens est possible la deuxième année, dès le cycle de la première descendance végétative.

Il convient à présent de souligner les insuffisances que comporte cette étude sur la morphogénèse et la croissance de cette Igbame.

La plus urgente à surmonter concerne l'influence de l'état physiologique du fragment mère et de la potentialité intrinsèque ou éventuelle d'un bourgeon préformé par rapport à un bourgeon néoformé sur la croissance des plantes filles ; ces relations n'ont pu qu'être abordées et elles jouent probablement un rôle sur l'irrégularité de la levée et de la croissance au champ.

Puis il se pose le problème du mécanisme du déclenchement de la formation du tubercule. Des éléments de réponse pourront être recherchés à l'aide de méthodes d'investigations histologiques, physiologiques et biochimiques.

Enfin on ignore tout de la structure et du fonctionnement du méristème apical du tubercule ; on sait peu de choses sur le fonctionnement cambial et le grandissement des cellules. Pour l'approche de ces problèmes, les plantes issues de graines seraient à priori un matériel de choix.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADESUYI (S.A.), 1978.- The application of advanced technology to the improvement of yam storage. *Séminaire International sur l'Igname, Buëa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 387-398.
- ADESUYI (S.A.), 1982.- The application of advanced technology to the improvement of yam storage. *Yams - Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 312-319.
- AHOUSSOU (N.), PIQUETAILLE (P.) et TOURE (B.), 1978.- Données préliminaires concernant la variabilité phénologique selon la nature de l'organe de multiplication végétative chez *Dioscorea alata* L. (cv Brazo fuerté). *Séminaire International sur l'Igname, Buëa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 122-152.
- AHOUSSOU (N.), 1980.- Contribution à l'étude de la variabilité potentielle créée par la nature et les caractéristiques des organes de multiplication végétative chez l'espèce *Dioscorea alata* L. cv Brazo fuerté. *Thèse de 3ème cycle*, Abidjan.
- AHOUSSOU (N.), TOURE (B.) et PIQUETAILLE (P.), 1980.- Etude de la variabilité créée par la nature de l'organe de multiplication végétative chez *Dioscorea alata* cv. Brazo fuerté. *L'Igname, Séminaire International, Pointe-à-Pitre, INRA*, 191-205.
- AHOUSSOU (N.), PIQUETAILLE (P.) et TOURE (B.), 1982.- Analyses biométriques concernant la variabilité potentielle, selon la nature de l'organe de multiplication végétative, chez *Dioscorea alata* L. (cv Brazo fuerté). *Yams - Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 88-117.
- ALEXANDER (J.) et COURSEY (D.G.), 1969.- The domestication of the yams. *The domestication and exploitation of plants and animals, P.J. Ucko et G.W. Dimbleby, éd.*, Duckworth, London, 405-425.
- ANONYME, 1969.- Rapport annuel 1969. Exploitation et cultures diverses, IRAT, Côte-d'Ivoire.

- ARCHIBALD (E.E.A.), 1967.- The genus *Dioscorea* in the Cape Province west of East London. *J. South Afr. Bot.*, 33, 1-46.
- ARNOLIH (R.), 1980.- Culture *in vitro* et amélioration de l'Igname (*Dioscorea* L.). *L'Igname, Séminaire International, Pointe-à-Pitre, THIRA*, 255-268.
- AYENSU (E.S.), 1972.- Anatomy of the monocotyledons. VI. Dioscoreales. *C.R. Metcalfe, éd., Clarendon Press Oxford*.
- AYENSU (E.S.) et COURSEY (D.G.), 1972.- Guinea yams. The botany, ethnobotany, use and possible future of yams in West Africa. *Econ. Bot.*, 26, 301-318.
- BARNOLA (P.), 1971.- Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez la ronce (*Rubus fruticosus*). *Beitr. Biol. Pflanzen*, 47, 469-480.
- BARRAU (J.), 1956.- Les ignames alimentaires des îles du Pacifique Sud. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, 3, 385-401.
- BARY (A. de), 1877.- Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. *Handbuch der physiol. Botanik.*, W. Hofmeister, 3, 640-641.
- BECCARI (O.), 1870.- Nota sull'embrione delle *Dioscoreacee*. *Nuovo G. bot. ital.*, 2, 149-155.
- BEEN (B.O.), PERKINS (C.) et THOMPSON (A.K.), 1977.- Yam curing for storage. *Acta Hort. (Vegetable storage)*, 62, 311-316.
- BOURRET (D.), 1973.- Etude ethnobotanique des Dioscoréacées alimentaires. Ignames de Nouvelle Calédonie. *Thèse de 3ème cycle, Biologie Végétale, Paris*.
- BROWN (R.), 1810.- Dioscoreae. *Prodromus Florae Novae Hollandiae*, London, 294-295.
- BUCHERER (E.), 1889.- Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen. *Bibliotheca bot.*, 3, 1-34.
- BUFFARD-MOREL (J.), 1980.- Contribution à l'étude des *Dioscorea* bulbifères de Côte-d'Ivoire. Conditions de formation des tubercules aériens ou "bulbilles". *Thèse Université, Abidjan*.
- BURKILL (I.H.), 1915.- Different parts of the tubers of *Dioscorea alata* sprout at different rates. *The Garden's Bull. strait Settlements*, 1, 306-307.

- BURKILL (I.H.), 1917.- The lesser yam : *Dioscorea esculenta*. *The Garden's Strait Settlements*, 1, 396-399.
- BURKILL (I.H.), 1921.- The correct botanic names for the white and yellow Guinea yams. *The Garden's Bull. Strait Settlements*, 2, 438-441.
- BURKILL (I.H.), 1937.- The development of the tuber of *Dioscorea sansibarensis* Pax. *Blumea, Suppl.* 1, 232-237.
- BURKILL (I.H.), 1939.- Notes on the genus *Dioscorea* in the Belgian Congo. *Bull. Jard. bot. Etat, Bruxelles*, 15, 345-392.
- BURKILL (I.H.), 1960.- The organography and the evolution of Dioscoreaceae, the family of the yams. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56, 319-412.
- BURTON (W.G.), 1957.- The dormancy and sprouting of potatoes. *Food Sci. Abstr.*, 29, 1-12.
- BURTON (W.G.), 1963.- Concepts and mechanism of dormancy. *The growth of the Potato, Proc. 10th Easter School Agric. Sci., Univ. Nottingham*, J.D. Ivins et F.L. Milthorpe, éd., Butterworths, London, 17-41.
- BUSSON (F.), 1965.- Plantes alimentaires de l'ouest africain. Leconte, Marseille.
- BUVAT (R.), 1952.- Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 13, 199-300.
- CAMPBELL (J.S.), CHUKWUEKE (V.O.), TERIBA (F.A.) et HO-A-SHU (H.V.S.), 1962a.- Some physiological investigations into the white Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.). I. The breakage of the rest period in tubers by chemical means. *Emp. J. exp. Agric.*, 30, 108-114.
- CAMPBELL (J.S.), CHUKWUEKE (V.O.), TERIBA (F.A.) et HO-A-SHU (H.V.S.), 1962b.- Some physiological investigations into the white Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.). II. Growth period and out-of-season production. *Emp. J. exp. Agric.*, 30, 232-238.
- CHAMPAGNAT (P.), 1952.- Les départs de bourgeons axillaires sur la partie moyenne des pousses. Etude d'une plante herbacée : *Cicer arietinum* L. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 235, 389-391 et 630-632.
- CHAMPAGNAT (P.), 1954.- Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, 15, 1-51.

- CHAMPAGNAT (P.), 1961.- Dominance apicale. Tropismes, épinastie. *Encycl. Plant Physiol.*, W. Ruhland, éd., Springer - Verlag, Berlin, XIV, 872-908.
- CHAMPAGNAT (P.), 1965.- Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Encycl. Plant Physiol.*, W. Ruhland, éd., Springer - Verlag, Berlin, XV/1, 1106-1164.
- CHAMPAGNAT (P.), 1974.- Introduction à l'étude des complexes de corrélations. *Rev. cytol. et Biol. vég.*, 37, 175-208.
- CHAPMAN (T.), 1965.- Some investigations into factors limiting yields of the white Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) under Trinidad conditions. *Trop. Agric., Trin.*, 42, 145-151.
- CHEVALIER (A.), 1936.- Contribution à l'étude de quelques espèces africaines du genre *Dioscorea*. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, 8, 520-551.
- CLAIRON (M.) et ZINSOU (C.), 1980.- Etude de plantations échelonnées d'Igname *Dioscorea alata* cv. Lupias : Effet du vieillissement du tubercule sur la croissance et le développement de la plante. *L'Igname, Séminaire international, Pointe-à-Pitre*, INRA, 125-141.
- CLAVER (F.K.), 1951.- Influencia de luz, oscuridad y temperatura sobre la incubación de la papa. *Phyton, Argentine*, 1, 3-12.
- CLAVER (F.K.), 1953.- Factores que influyen en la incubación de la papa. *Turrialba*, 3, 32-34.
- CLAVER (F.K.), 1956.- Observaciones sobre la tuberización de brotes de papa y ullucus cultivados *in vitro*. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 32, 111-122.
- CLAVER (F.K.), 1961.- Ensayos sobre incubación de plantas tuberosas. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 37, 73-95.
- COHAT (J.) et LE NARD (M.), 1968.- Influence des températures de conservation des cormus de glaïeul sur la précocité de floraison et le grossissement du nouveau cormus. *Ann. Amélior. Plantes*, 18, 287-302.
- COMBE (L.), 1979.- Effet du gaz carbonique et de l'éclairement sur la croissance et la répartition des assimilats chez le Radis (*Raphanus sativus* L.). *Ann. agron.*, 30, 217-231.

- COURDURoux (J.C.), 1963.- Rapport dormance/tubérisation chez le Topinambour. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 110, 17-26.
- COURDURoux (J.C.), 1964a.- Dormance et tubérisation *in vitro* de bourgeons de tubercules de Topinambour. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 259, 4122-4125.
- COURDURoux (J.C.), 1964b.- Inhibition de croissance et tubérisation. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 259, 4346-4349.
- COURDURoux (J.C.), 1966.- Tubérisation et biologie de la Ficaire (*Ficaria ranunculoïdes* Moench). *Physiol. Vég.*, 4, 341-364.
- COURDURoux (J.C.), 1967.- Etude du mécanisme physiologique de la tubérisation chez le Topinambour (*Helianthus tuberosus* L.). *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 8, 215-356.
- COURSEY (D.G.), 1967.- Yams. Longmans, London.
- COURSEY (D.G.), 1968.- Low temperatures injury in yams. *Fd. Technol., Lond.*, 3, 143-150.
- COURSEY (D.G.) et MARTIN (F.W.), 1972.- The past and future of the yams as crop plants. *Pl. Fds. hum. Nutr.*, 2, 133-138.
- COURSEY (D.G.), 1978.- Opening address. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 15-18.
- DAVIDSON (T.M.W.), 1958.- Dormancy in the potato tuber and the effects of storage conditions on initial sprouting and on subsequent sprout growth. *Am. Potato Jour.*, 35, 451-465.
- DEGRAS (L.), ARNOLIN (R.), POITOUT (A.) et SUARD (C.), 1977.- Quelques aspects de la biologie des ignames (*Dioscorea* sp.p.). Les ignames et leur culture. *Ann. Amélior. Plantes*, 27, 1-23.
- DEGRAS (L.), 1978a.- Les problèmes d'amélioration génétique de l'igname vus à travers celle de *Dioscorea trifida* L. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 19-34.
- DEGRAS (L.), 1978b.- La reproduction végétative de l'igname. Données fondamentales et applications récentes. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 93-121.
- DEGRAS (L.) et MATHURIN (P.), 1980.- L'hétérogénéité du tubercule de l'igname et quelques unes de ses conséquences biologiques et culturelles. *L'Igname, Séminaire International, Pointe-à-Pitre, INRA*, 207-225.

DEGRAS (L.), SANHER (C.) et VAUTOR (A.), 1980.- Nouvelles données sur l'évolution morphologique et pondérale de l'Ignome Cousse-couche, *D. trifida*, en culture en plein champ. *L'Ignome, Séminaire International, Pointe-à-Pitre*, INRA, 233-254.

DEGRAS (L.), 1982a.- Les problèmes d'amélioration génétique de l'ignome vus à travers celle de *Dioscorea trifida* L. *Yams - Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 3-16.

DEGRAS (L.), 1982b.- La reproduction végétative de l'ignome : données fondamentales et applications récentes. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 60-87.

DEMEAUX (M.), BABACAUH (K.D.) et VIVIER (P.), 1978.- Problèmes posés par la conservation des ignomes en Côte d'Ivoire et essais de techniques pour les résoudre. *Séminaire International sur l'Ignome, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 399-412.

DEMEAUX (M.), BABACAUH (K.D.) et VIVIER (P.), 1982.- Problèmes posés par la conservation des ignomes en Côte d'Ivoire et essais de techniques pour les résoudre. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 320-328.

DOKU (E.V.), 1966.- Root crops in Ghana. *Ghana J. Science*, 6, 15-36.

DOKU (E.V.), 1973.- Sexuality and reproductive biology in Ghanaian yam (*Dioscorea* species) cultivars. Preliminary studies. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops*, Ibadan, Nigeria.

DUCHARTRE (M.), 1858.- *Dioscorea batatas* Dcne. *J. Soc. Imp. Centre Hort.*, 4, 465-478.

DUMONT (R.), 1976.- Etude morpho-botanique des ignomes nord béninoises appartenant au complexe *Dioscorea rotundata* et *Dioscorea cayenensis*. *Rapport I.R.A.T., Bénin*, 89 p.

DUMONT (R.), 1978.- Ignomes spontanées et cultivées au Bénin et en Haute-Volta. *Séminaire International sur l'Ignome, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 53-60.

DUMONT (R.), 1982.- Ignomes spontanées et cultivées au Bénin et en Haute-Volta. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 31-36.

- DUTROCHET (H.J.), 1835.- Observations sur la forme et la structure primitive des embryons végétaux. Première partie. *Nouv. Ann. Museum Hist. Nat.*, 4, 165-188.
- EMILSSON (B.), 1949.- Studies on the rest period and dormant period in the potato tuber. *Acta agric. Suecana*, 3, 189-284.
- ENYI (B.A.C.), 1970.- Yams in Africa. *Proc. 2nd Int. Symp. Trop. Root Crops, Hawaii*, 1, 11, 90-93.
- ENYI (B.A.C.), 1972a.- The effects of seed size and spacing on growth and yield of lesser yam (*Dioscorea esculenta*). *J. agric. Sci., Camb.*, 78, 215-225.
- ENYI (B.A.C.), 1972b.- Effect of staking, nitrogen and potassium on growth and development in lesser yam (*Dioscorea esculenta*). *Ann. appl. Biol.*, 72, 211-219.
- ERICKSON (R.O.) et GODDARD (D.R.), 1951.- An analysis of root growth in cellular and biochemical terms. *Growth*, 15, Suppl. 10, 89-116.
- FERGUSON (T.U.) et HAYNES (P.H.), 1968.- Annual report. *Fac. Agr., Univ. West Indies, St. Augustine, Trinidad*. (D'après WILSON L.A., 1977).
- FERGUSON (T.U.) et HAYNES (P.H.), 1969.- Growth and development patterns of *Dioscorea esculenta* and *Dioscorea trifida*. Annual report. *Fac. Agr., Univ. West Indies, Trinidad*. (D'après WILSON L.A., 1977).
- FERGUSON (T.U.), HAYNES (P.H.) et SPRINGER (B.C.F.), 1969.- A study of variability in yams (*Dioscorea* spp.). *Proc. 7th A. Meet Caribbean Food Crops Soc., Martinique-Guadeloupe*, 50-58.
- FERGUSON (T.U.) et HAYNES (P.H.), 1970.- The response of yams (*Dioscorea* spp.) to nitrogen, phosphorus, potassium and organic fertilizers. *Proc. 2nd. Int. Symp. Trop. Root Crops, Hawaii*, 1, 93-96.
- FERGUSON (T.U.), 1972.- The propagation of yams by vine cuttings : a critical review. *Trop. Root Crops Newsl.*, 5, 4-7.
- FERGUSON (T.U.), 1973.- Tuber development in yams ; physiological and agronomic implications. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria*.
- FERGUSON (T.U.) et GUMBS (F.A.), 1976.- Effect of soil compaction on leaf number and area, and tuber yield of white Lisbon yam. *Proc. 4th Symp. Int. Soc. Trop. Root Crops, Cali, Colombie*, 89-93.

- FERGUSON (T.U.), HAYNES (P.H.) et SPENCE (J.A.), 1980.- Distribution of dry matter and mineral nutrients in tubers of two cultivars of *Dioscorea alata* L. *Trop. Agric.*, 57, 61-67.
- FORDHAM (R.), 1972.- Observation on the growth of roots and shoots of tea (*Camellia sinensis* L.) in Southern Malawi. *J. hort. Sci.*, 47, 221-229.
- GANDJI (F.A.), 1978.- Opening address. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 9-12.
- GARDINER (W.) et HILL (A.W.), 1902.- The histology of the endosperm during germination in *Tamus communis* and *Galium tricorne*. *Proc. Camb. phil. Soc. Biol. Soc.*, 11, 445-457.
- GARNER (W.W.) et ALLARD (H.A.), 1923.- Further studies in photoperiodism, the reponse of the plant to relative length of day and night. *J. Agr. Res.*, 23, 871-920.
- GERASIMENKO (I.I.) et TROPOVA (E.F.), 1966.- On the germination of seeds of some species of *Dioscorea*. *Rastitel Resursy*, 2, 346-353.
- GERMAIN DE SAINT-PIERRE (E.), 1857.- Germination du *D. Batatas* comparée à celle du *Tamus communis*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 4, 697-
- GIRARDOT (L.V.), 1956.- Planting and fertilization experiments with yams. *Note 9 cent. agric. Exp. Sta., Suakoko, Liberia*.
- GOEBEL (K.), 1905.- Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. *Flora, Jena*, 95, 167-212.
- GONCARIK (M.N.), 1960.- La dynamique de la croissance et du développement de la pomme de terre dans les conditions de la région transpolaire du Enisej. *Bot. Zh.*, 45, 507-523.
- GONZALEZ (M.A.) et COLLAZO DE RIVERA (A.), 1972.- Storage of fresh yam (*Dioscorea alata* L.) under controlled conditions. *J. Agric. Univ. P. Rico*, 56, 46-56.
- GOODING (E.G.B.) et HOAD (R.M.), 1967.- Problems of yam cultivation in Barbados. *Proc. 1st Int. Symp. Trop. Root Crops, Trinidad*, 3, 137-151.
- GREGORY (L.E.), 1956.- Some factors for tuberization in the potato plant. *Amer. Journ. Bot.*, 43, 281-288.

- GREGORY (F.G.) et VEALE (J.A.), 1957.- A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. exp. Bot.*, 11, 1-20.
- GREGORY (L.E.), 1968.- Factors that influence vegetative bud development in rootstock segments of *Dioscorea composita* and *D. floribunda*. *J. Agric. Univ. P. Rico*, 52, 155-163.
- GUMBS (F.A.) et FERGUSON (T.U.), 1975.- The effect of some soil physical factors on the yield of white Lisbon yams (*Dioscorea alata* L.). 13th A. Meet. Caribbean Food Crops Soc., Trinidad.
- HALLE (F.) et MARTIN (R.), 1968.- Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia*, 8, 475-503.
- HANOWER (P.), 1960.- Formation et débourrement de nouveaux tubercules axillaires sur les tubercules-mères de Topinambour et phénomènes accompagnant les degrés de levée de dormance de ces plantes. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 251, 2767-2769.
- HAYNES (P.H.), SPENCE (J.A.) et WALTER (C.J.), 1967.- The use of physiological studies in the agronomy of root crops. *Proc. 1st Int. Symp. Trop. Root Crops, Trinidad*. 1, III, 1-17.
- HEADFORD (D.W.R.), 1962.- Sprout development and subsequent plant growth. *Eur. Potato J.*, 5, 14-22.
- HENRY (V.C.R.), 1967.- Studies on botanical and agronomic characteristics of cush-cush (*Dioscorea trifida* L.). *Thesis, Mc Gill University, Montreal*.
- HILL (T.G.) et FREEMAN (W.G.), 1903.- The root-structure of *Dioscorea prehensilis*. *Ann. Bot.*, 17, 413-423.
- HOGETOP (K.), 1930.- Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf Keimung und Lebensdauer der Kartoffelknolle. *Bot. Arch.*, 30, 350-413.
- HOLM (T.), 1925.- *Dioscorea villosa*. *Amer. Midl. Nat.*, 9, 458
- HUGON (E.), 1960.- Influences stimulatrices capables de s'opposer à une dominance apicale chez *Cicer arietinum*. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 250, 1334-1336.
- HUTCHINSON (J.) et DALZIEL (J.M.), 1931.- *Flora of West tropical Africa*. Crown Agents, London, Vol.II, 379-382.

- HUTCHINSON (J.), 1959.- *The families of flowering plants*. II. *Monocotyledons*. 2nd edn., Clarendon Press Oxford.
- IRAT - Côte d'Ivoire, 1969, 1970, 1972.- Rapports annuels.
- IRITANI (W.M.), 1968.- Factors affecting physiological ageing (degeneration) of Potato tubers used as seeds. *Amer. Pot. J.*, 45, 111-116.
- ITO (H.) et KATO (T.), 1951.- The physiological foundation of the tuber formation of potato. *Tôhoku J. Agr. Res.*, 2, 1-14.
- JACQUES-FELIX (H.), 1947.- Ignames sauvages et cultivées du Cameroun. *R.B.A.*, Nos 293-294, 119-133.
- JAMES (L.J.), 1953.- Study of the growth and development of yams - *Dioscorea alata* Linn. in relation to planting methods. *Dissertation*, A.I.C.T.A., Trinidad, B.W.I.
- JEFFORD (T.G.) et EDELMAN (J.), 1963.- The metabolism of fructose polymers in plants. II. Effect of temperature on the carbohydrate changes and morphology of stored tubers of *Helianthus tuberosus* L. *J. Exp. Bot.*, 14, 56-62.
- JOLIVET (E.), LEFEVRE (S.) et de CONINCK (B.), 1976.- Détermination de l'état physiologique de la racine tubérisée de Chicorée de Bruxelles (*Cichorium intybus* L.) par son pouvoir réducteur à l'égard du 2,6-dichlorophénol-indophénol : application au repérage de la période optimale de forçage. *Physiol. Vég.*, 14, 849-863.
- KAWAKAMI (K.), 1952.- Physiological aspects of potato seed tubers. *Mém. Hyogo Agri. Coll.*, 2, 1-114.
- KAWAKAMI (K.), 1962.- The physiological degeneration of potato seed tubers and its control. *Eur. Potato J.*, 5, 40-49.
- KIM (Y.C.), 1961.- Effects of thermoperiodism on tuber formation in *Ipomoea batatas* under controlled conditions. *Plant Physiol.*, 36, 680-684.
- KINMAN (C.F.), 1921.- Yam culture in Puerto Rico. *Bull.* 27. P. Rico agric. Exp. Sta. (D'après WAITT, 1963).
- KNUTH (R.), 1924.- Dioscoreaceae. A. Engler. *Das Pflanzenreich*, IV-43, 87. Heft, 1-387.

KOCH (W.) et BRUHN (C.), 1962.- Über die Morphologie der Speicherorgane einiger mittelamerikanischer Dioscoreen. *Flora, Jena*, 152, 670-678.

KRIJTHE (N.), 1955.- Observations on the formation and growth of tubers on the potato plant. *Neth. J. Agric. Sci.*, 3, 291-304.

KRIJTHE (N.), 1958.- Changes in the germinating power of potatoes from the time of lifting onwards. *Eur. Potato J.*, 1, 69-72.

LAGARDE (J.), 1961.- Sur la production de pousses "tubérisées" par les tubercules de Crosne partiellement dormants. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 108, 272-274.

LAGARDE (J.), 1963.- Elimination progressive de la dormance par le froid et boulage sur le tubercule du Crosne du Japon. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 256, 3882-3884.

LAGARDE (J.), 1964.- Thermopériodisme et tubérisation chez le Crosne du Japon. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 259, 1191-1194.

LAGARDE (J.), 1972.- Contribution à l'étude de certains aspects du développement du Crosne du Japon (*Stachys sieboldi* Miq.). *Thèse, Clermont-Ferrand*.

LANCE (A.), 1958.- Infrastructure des cellules du méristème apical et des jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées). *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 19, 165-202.

LAVARENNE (S.), 1968.- Croissance comparée des tiges et des racines de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 266, 778-780.

LAWTON (J.R.S.) et LAWTON (J.R.), 1967.- The morphology of the dormant embryo and young seedling of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 178, 153-159.

LAWTON (J.R.) et LAWTON (J.R.S.), 1969.- The development of the tuber in seedlings of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Bot. J. Linn. Soc.*, 62, 223-232.

LE CLERCH (J.), 1971.- La tubérisation de l'avoine à chapelet : *Arrhenatherum elatius* (L.) Mert. et K. var. *bulbosum* (Willd.) Spenn. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 272, 2174-2176.

- LECLERC DU SABLON (M.), 1902.- Sur le tubercule du *Tamus communis*. *Rev. gén. Bot.*, 14, 145-150.
- LINDLEY (J.), 1853.- *The vegetable kingdom*, 3rd edn., London (D'après AYENSU, 1972).
- LIORET (C.), 1974.- L'analyse des courbes de croissance. *Physiol. vég.*, 12, 413-434.
- LOISEAU (J.E.), 1969.- La phyllotaxie. *Monographies de Botanique et Biologie végétale publiées sous la direction du Professeur P. Champagnat*. Masson et Cie, éd., Paris.
- LOWE (S.B.) et WILSON (L.A.), 1974.- Comparative analysis of tuber development in six sweet potato (*Ipomoea batatas*(L.) Lam) cultivars. 1. Tuber initiation, tuber growth and partition of assimilate - 2. Interrelationships between tuber shape and yield. *Ann. Bot.*, 38, 307-317 et 319-326.
- LUBBOCK (Sir J.), 1892.- A contribution to our knowledge of seedlings. London.
- LYONGA (S.N.), FAYEMI (A.A.) et AGBOOLA (A.A.), 1973.- Agronomic studies on edible yams (*Dioscorea* Spp) in the grassland plateau region of the United Republic of Cameroon. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria*.
- LYONGA (S.N.) et AYUK-TAKEM (J.A.), 1978.- Selection and production investigations on edible yams (*Dioscorea* spp) in the western highlands of the United Republic of Cameroon. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 197-211.
- LYONGA (S.N.) et AYUK-TAKEM (J.A.), 1982.- Investigations on selection and production of edible yams (*Dioscorea* spp) in the western highlands of the United Republic of Cameroon. *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 161-172.
- MADEC (P.) et PERENNEC (P.), 1955.- Les possibilités d'évolution des germes de la pomme de terre et leurs conséquences. *Ann. Amélior. Plantes*, 5, 555-574.
- MADEC (P.), 1956.- La nature et les causes du boulage chez la pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, 6, 151-169.

- MADEC (P.), 1958.- Le rôle du tubercule-mère dans l'évolution des germes de la pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, 8, 5-30.
- MADEC (P.) et PERENNEC (P.), 1959.- Le rôle respectif du feuillage et du tubercule-mère dans la tubérisation de la pomme de terre. *Eur. Potato J.*, 2, 22-49.
- MADEC (P.) et PERENNEC (P.), 1962.- Les relations entre l'induction de la tubérisation et la croissance chez la plante de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Ann. Physiol. vég.*, 4, 5-84.
- MADEC (P.), 1963.- Les développements les plus récents dans le domaine de la physiologie de la pomme de terre. C.R. 2ème conf. triennale Association européenne Recherche Pomme de terre, Pisa, 36-59.
- MADEC (P.), 1966.- Croissance et tubérisation chez la pomme de terre. *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét.*, 12, 159-173.
- MARTIN (F.W.) et ORTIZ (S.), 1963.- Origin and anatomy of tubers of *Dioscorea floribunda* and *D. spiculiflora*. *Bot. Gaz.*, 124, 416-421.
- MARTIN (F.W.), 1972.- Yam production methods (U.S.D.A. Production Research Report n° 147). Washington U.S. Dept Agric., 17 p.
- MARTIN (F.W.), 1973.- A collection of west african yams. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops*, Ibadan, Nigeria.
- MARTIN (F.W.), 1974.- Effects of type of wound, species, and humidity on curing of yam (*Dioscorea alata* L) tubers before storage. *J. Agric. Univ. P. Rico*, 58, 211-221.
- MARTIN (F.W.) et RHODES (A.M.), 1978.- The relationship of *Dioscorea cayenensis* and *D. rotundata*. *Trop. Agric., Trin.*, 55, 193-206.
- MARTIN (F.W.) et DEGRAS (L.), 1978.- *Tropical yams and their potential*. Part VI. *Minor Dioscorea species*. Agricultural Handbook n°538, USDA, USAID, INRA.
- MATHURIN (P.) et DEGRAS (L.), 1974.- Effects of division levels of seed tubers on yams (*D. alata*, *D. trifida*) germination and yield. *Proc. 12th A. Meet. Caribbean Food Crops Soc.*, Jamaica, 52-56.
- MATHURIN (P.) et DEGRAS (L.), 1975.- Effets des modalités de division des tubercules de semences sur la germination et la production des ignames (*D. alata*, *D. trifida*). *Nouv. Agron. Antilles-Guyane*, 1, 139-152.

- MATHURIN (P.), 1977.- Données pour l'étude de la multiplication végétative de l'igname (*Dioscorea* sp). Anatomie du tubercule, fragmentation et essai d'activation de la germination. *Mémoire Et. Ing. tech. agric.*, INPSA, Dijon.
- MATHURIN (P.) et DEGRAS (L.), 1978.- Données sur l'anatomie du tubercule de quelques ignames alimentaires (*Dioscorea* spp). *Nouv. agron. Antilles-Guyane*, 4, 33-48.
- METCALFE (C.R.), 1938.- The morphology and mode of development of axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. *Ann. Bot.*, 2, 145-157.
- MIEGE (J.), 1948.- Le *Dioscorea esculenta* Burkill en Côte d'Ivoire. *Revue int. Bot. appl. Agric. trop.*, 28, 509-514.
- MIEGE (J.), 1952a.- Contribution à l'étude systématique des *Dioscorea* ouest africains. *Thèse, Paris*.
- MIEGE (J.), 1952b.- L'importance économique des ignames en Côte d'Ivoire. Répartition des cultures et principales variétés. *Revue int. Bot. appl. Agric. trop.*, 32, 144-155.
- MIEGE (J.), 1954.- Les cultures vivrières en Afrique occidentale. Etude de leur répartition géographique particulièrement en Côte d'Ivoire. *Cah. d'Outre-mer*, 7, 25-50.
- MIEGE (J.), 1957.- Influence de quelques caractères des tubercules semences sur la levée et le rendement des ignames cultivées. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, 4, 315-342.
- MIEGE (J.), 1968.- *Dioscoreaceae*. In *Flora of West Tropical Africa*, J. Hutchinson, J.M. Dalziel and F.N. Hepper, éd., Crown Agents, London, 3, part 1, 144-154.
- MIEGE (J.), 1978a.- Etude chimiotaxonomique de dix cultivars de Côte d'Ivoire relevant du complexe *Dioscorea cayenensis-D.rotundata*. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, I.F.S. provisional report n°3*, 241-282.
- MIEGE (J.), 1978b.- Gradients de répartition des substances azotées dans les tubercules de *Dioscorea alata* L. var. *florido*. *Candollea*, 33, 321-327.

- MIEGE (J.), 1979.- Sur quelques problèmes taxonomiques posés par *Dioscorea cayenensis* et *D. rotundata*. *Taxonomic aspects of African economic Botany*, Kunkel, éd., Proc. IXth Plen. Meet. AETFAT. Las Palmas de Gran Canaria, 1978, 109-113.
- MIEGE (J.), 1982a.- Etude chimiotaxonomique de dix cultivars de Côte d'Ivoire relevant du complexe *Dioscorea cayenensis*-*D. rotundata*. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 197-231.
- MIEGE (J.), 1982b.- Note sur les espèces *Dioscorea cayenensis* Lamk. et *D. rotundata* Poir. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 367-383.
- MILFORD (G.F.J.), 1973.- The growth and development of the storage root of sugar beet. *Ann. appl. Biol.*, 75, 427-438.
- MILTHORPE (F.L.), 1967.- Some physiological principles determining the yield of root crops. *Proc. 1st Int. Symp. Trop. Root Crops, Trinidad*, 1, II, 1-19.
- MONTALDI (E.R.) et CLAVER (F.K.), 1963.- Tuberization of the potato plant under non-inducing conditions. *Eur. Potato J.*, 6, 223-226.
- MOSER (B.C.) et HESS (C.E.), 1968.- The physiology of tuberous root development in Dahlia. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, 93, 595-603.
- NAKANISHI (H.) et NEGURA (Y.), 1958.- Productivity of a) pieces of tubers of Chinese yam in relation to their position on the tuber from which they were cut, and b) of whole tubers raised from aerial tubers in relation to their size, for early harvesting. *J. hort. Ass. Japan*, 27, 120-124.
- NJOKU (E.), OYOLU (C.), OKONKWO (S.N.C.) et NWOKE (F.I.O.), 1973.- The pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadab, Nigeria*.
- NODA (K.), 1958.- Studies on the tuberization of potato plant. *Bull. Inst. Agr. Res. Tôhoku Univ.*, 10, 225-327.
- NWOKE (F.I.O.), NJOKU (E.) et OKONKWO (S.N.C.), 1973.- The effect of size of seed yams on yield of individual plants of *Dioscorea rotundata*. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria*.

- OLYMPIO (H.K.), 1978.- L'igname au Togo. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 213-235.
- OLYMPIO (H.K.), 1982.- L'igname au Togo.- *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 173-184.
- ONWUEME (I.C.), 1973.- The sprouting process in yam (*Dioscorea* spp) tuber pieces. *J. agric. Sci., Camb.*, 81, 375-379.
- ONWUEME (I.C.), 1975.- Influence of storage time on earliness of sprouting and tubering in *Dioscorea rotundata* yams. *J. agric. Sci., Camb.*, 84, 503-505.
- ONWUEME (I.C.), 1976.- Performance of yam (*Dioscorea* spp) setts planted without water. *J. agric. Sci., Camb.*, 87, 413-415.
- ONWUEME (I.C.), 1977.- Field comparison of West African planting and harvesting practices in yam (*Dioscorea rotundata*) : pre-sprouting, dry season planting, and double-harvesting. *J. agric. Sci., Camb.*, 88, 311-318.
- ONWUEME (I.C.), 1978a.- A strategy package for reducing the high labour requirement in yam production. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun. IFS provisional report n°3*, 417-443.
- ONWUEME (I.C.), 1978b.- *The tropical tuber crops*. Wiley, Chichester.
- ONWUEME (I.C.), 1982.- A strategy package for reducing the high labour requirement in yam production. *Yams-Ignames, J. Miège, S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 335-344.
- OORTWIJN BOTJES (J.), 1927.- Ontijdige knolvorming bij aardappelen. *Tijdschr. Plantenziekten*, 33, 1-13.
- OYOLU (C.), 1978.- Inherent constraints to high productivity and low production cost in yam (*Dioscorea* species) with special reference to *Dioscorea rotundata* Poir. *Séminaire International sur l'Igname, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 183-194.
- OYOLU (C.), 1982.- Inherent constraints to high productivity and low production cost in yam (*Dioscorea* spp) with special reference to *Dioscorea rotundata* Poir. *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 147-160.

- PASSAM (H.C.), READ (S.J.) et RICKARD (J.E.), 1976.- Wound repair in yam tubers : physiological processes during repair. *New Phytol.*, 77, 325-331.
- PASSAM (H.C.), 1977.- Sprouting and apical dominance of yam tubers. *Trop. Sci.*, 19, 29-39.
- PERENNEC (P.) et MADEC (P.), 1960.- Influence du tubercule sur la croissance et le développement du germe de Pomme de terre. *Ann. Physiol. vég.*, 1, 29-67.
- PERENNEC (P.) et MADEC (P.), 1980.- Age physiologique du plant de pomme de terre. Incidence sur la germination et répercussions sur le comportement des plantes. *Potato Res.*, 23, 183-199.
- PHILLIPS (J.A.), 1956.- An agricultural note book. Longmans, London.
- PLAISTED (P.H.), 1957.- Growth of the potato tuber. *Plant physiol.*, 32, 445-452.
- PLANTEFOL (L.), 1946 et 1947.- Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 7, 153-229 ; 8, 1-71.
- PRESTON (W.H., Jr.) et HAUN (J.R.), 1963.- Relationships of temperature and photoperiod to growth, flowering, senescence, and dormancy of *Dioscorea spiculiflora*. *Bot. Gaz.*, 124, 346-353.
- PREVOST (M.F.), 1972.- Rythme d'allongement des articles de *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynacées). *Candollea*, 27, 219-227.
- QUEVA (C.), 1894.- Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. *Mém. Soc. Sci. Agric., Lille*, 20, 1-457.
- RAO (A.N.) et TAN (A.S.), 1976.- Shoot apex and bulbil development in *Dioscorea sansibarensis* Pax. *Bot. J. Linn. Soc.*, 72, 285-298.
- RIEDACKER (A.), 1973.- Influence du traitement en taillis sur la croissance et la morphogenèse aériennes et souterraines d'*Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Thèse Ing., Clermont-Ferrand*.
- RIEDACKER (A.), 1976.- Etude bibliographique. Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. *Ann. Sci. forest.*, 33, 109-138.

- RIEDACKER (A.), 1978.- Rythmes de croissance et de ramification des systèmes racinaires de jeunes cèdres *in situ* et en chambre climatisée. *C.R. Symp. Physiol. Racines et Symbioses*, A. Riedacker et J. Gagnaire-Michard, éd., Nancy, 71-85.
- RIEDACKER (A.), 1978.- Régénération et croissance de la partie souterraine et aérienne de Cèdres placés sous climat constant. *Ann. Sci. forest.*, 35, 117-138.
- ROSA (J.T.), 1928.- Relation of tuber maturity and of storage factors to potato dormancy. *Hilgardia*, 3, 99-124.
- ROZIER-VINOT (C.), 1971.- Quelques aspects de l'influence du tubercule de semence et du nombre des tiges sur la croissance de la plante de pomme de terre. *Pot. Res.*, 14, 219-231.
- SACHS (J.), 1870.- (D'après WHALEY W.G., 1961).
- SADIK (S.) et OKEREKE (O.U.), 1975a.- A new approach to improvement of yam *Dioscorea rotundata*. *Nature*, 254, 134-135.
- SADIK (S.) et OKEREKE (O.U.), 1975b.- Flowering, pollen grain germination, fruiting, seed germination and seedling development of white yam, *Dioscorea rotundata* Poir. *Ann. Bot.*, 39, 597-604.
- SADIK (S.) et ROCKWOOD (W.G.), 1975.- Introducing the hybrid yam. *Span*, 18, 67-68.
- SADIK (S.), 1976.- A review of sexual propagation for yam improvement. *Proc. 4th Int. Symp. Trop. Root Crops, Cali, Colombie*, 40-44.
- SANDT (W.), 1925.- Zur Kenntnis der Beiknospen. *Bot. Abhandl.*, 7, 1-160.
- SAVIC (V.M.), 1943.- The incubation of potatoes. *Sovetsk. Bot.*, 6, 35-41.
- SAWADA (E.), 1952.- Ueber die wahre Natur der Erd- und Luftknollen von *Dioscorea batatas* Decne. *J. Fac. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo*, 47, 267-314.
- SAWADA (E.), YAKUWA (T) et IMAKAWA (S.), 1959.- Studies on the cultivation of chinese yam. IV. Experiments on the planting time and pre-sprouting treatment of seed pieces. *J. hort. Ass. Japan*, 28, 123-129.
- SHAH (J.J.), POPULOSE (K.V.) et UNNIKRISHNAN (K.), 1969.- Ontogeny of axillary buds in *Dioscorea alata* L. *Recent Advances in the anatomy of tropical seed plants*. K.A. Chowdhury, éd., Series "International Monographs on advanced biology and biophysics", Delhi, Hindustan Publishing Corp, 1-17.

- SHARMA (O.P.), 1974.- Anatomy, origin and development of tuber of *Dioscorea glabra*. *Phytomorphology*, 24, 297-305.
- SHARMA (O.P.), 1975.- Initiation of primary thickening meristem in *Dioscorea glabra* Roxb. *Curr. Sci.*, 44, 626-627.
- SHARMA (O.P.), 1976a.- Anatomy, origin and development of the rhizome of *Dioscorea deltoidea* Wallich. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 84, 50-55.
- SHARMA (O.P.), 1976b.- Tuber versus bulbil of *Dioscorea glabra*. Origin, development, sprouting and morphology. *Phytomorphology*, 26, 87-96.
- SIHACHAKR (D.), 1980.- Révision des connaissances acquises sur l'histogénèse du jeune tubercule de Patate douce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam., Convolvulacée). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 127, 327-344.
- SIHACHAKR (D.), ROSSIGNOL (L.), ROSSIGNOL (M.) et PRIOUL (J.L.), 1982.- Analyse de la tubérisation chez la Patate douce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) à partir de boutures de feuilles. *Physiol. Vég.*, 20, 53-71.
- SMIT (J.J.), 1967.- Pests and diseases. *Vams, D.G. Coursey, Longmans, London*, 115-120.
- SMITH (P.M.), 1916.- The development of the embryo and seedling of *Dioscorea villosa*. *Bull. Torrey bot. Club*, 43, 545-558.
- SOBULO (R.A.), 1972.- Studies on white yam (*Dioscorea rotundata*). I. Growth analysis. *Exp. Agric.*, 8, 99-106.
- SPARSHOTT (E.N.), 1935.- Observations on the formation, development, and structure of the tuber of *Testudinaria elephantipes*, and on the origin of the vegetative shoot. *J. Linn. Soc. Bot.*, 49, 593-610.
- TAN (A.S.) et RAO (A.N.), 1974.- Studies on the developmental anatomy of *Dioscorea sansibarensis* Pax (Dioscoreaceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 69, 211-227.
- TAYLOR (C.E.), 1953.- The vegetative development of the potato plant. *Ann. Appl. Biol.*, 40, 778-788.
- TERRY (N.), 1968.- Development physiology of sugar beets. The influence of light and temperature on growth. *J. Exp. Bot.*, 19, 795-811.
- TERRY (E.R.), 1976.- Incidence, symptomatology, and transmission of a yam virus in Nigeria. *Proc. 4th Int. Symp. Trop. Root Crops, Cali, Colombie*, 170-173.
- TERRY (E.R.), 1978.- A *Dioscorea rotundata* virus disease in Nigeria. *Séminaire International sur l'IGNAME, Buéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 291-296.

- TERRY (E.R.), 1982.- A *Dioscorea rotundata* virus disease in Nigeria. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 239-244.
- THOMPSON (A.K.), BEEN (B.O.) et PERKINS (C.), 1973.- Reduction of wastage in stored yams. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops*, Ibadan, Nigeria.
- THOUVENEL (J.C.) et FAUQUET (C.), 1977.- Une mosaïque de l'igname (*Dioscorea cayenensis*) causée par un virus filamenteux en Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 284, 1947-1949.
- THOUVENEL (J.C.) et FAUQUET (C.), 1978.- Les viroses de l'igname en Côte d'Ivoire. *Séminaire International sur l'Igname*, Buéa, Cameroun, *IFS provisional report n°3*, 297-304.
- THOUVENEL (J.C.) et FAUQUET (C.), 1982.- Les viroses de l'igname en Côte d'Ivoire. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 245-252.
- TOOSEY (R.D.), 1963.- The influence of sprout development at planting on subsequent growth and yield. *The growth of the potato*, Proc. 10th Easter School Agric. Sci., Univ. Nottingham, Butterworths Scient. pub., London, 79-95.
- TORT (M.), 1977.- Aspects corrélatifs, spatio-cinétiques et cellulaires de la morphogenèse chez le Crosne du Japon (*Stachys sieboldi* Miq.) cultivé à l'obscurité. *Thèse*, Clermont-Ferrand.
- TOURE (B.), 1974.- Rapport du laboratoire de génétique. Fac. Sc., Univ. Abidjan.
- TOURE (B.) et AHOUSSOU (N.), 1978.- Etude de comportement en collection des ignames (*Dioscorea* spp.) dans deux régions écologiques différentes de la Côte d'Ivoire. *Séminaire International sur l'Igname*, Buéa, Cameroun, *IFS provisional report n°3*, 43-52.
- TOURE (B.) et AHOUSSOU (N.), 1982.- Etude de comportement en collection des ignames (*Dioscorea* spp) dans deux régions écologiques différentes de la Côte d'Ivoire. *Yams-Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga, éd., Clarendon Press Oxford, 23-30.
- TRECHE (S.) et DELPEUCH (F.), 1978.- Le durcissement de *Dioscorea dumetorum* au Cameroun. *Séminaire International sur l'Igname*, Buéa, Cameroun, *IFS provisional report n°3*, 371-385.

- TRECHE (S.) et DELPEUCH (F.), 1979.- Mise en évidence de l'apparition d'un épaissement membranaire dans le parenchyme des tubercules de *Dioscorea dumetorum* au cours de la conservation. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 288, 67-70.
- TRECHE (S.) et GUION (P.), 1979.- Etude des potentialités nutritionnelles de quelques tubercules tropicaux au Cameroun. *Agron. trop.*, Nogent, 34, 127-137 ; 138-146 et 147-156.
- TRECHE (S.) et DELPEUCH (F.), 1982.- Le durcissement de *Dioscorea dumetorum* au Cameroun. *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 294-311.
- TROLL (W.), 1935-1937.- Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Borntraeger, Berlin.
- TROUSLOT (M.F.), 1976.- Rythme de développement de quelques *Nervilia*, orchidées tropicales à tubercules, cultivées en conditions climatiques uniformes. *Physiol. Vég.*, 14, 193-200.
- TROUSLOT (M.F.) et TOILLIEZ (J.), 1976.- Anatomie du suber chez des tubercules d'igname de Bouna soumis au procédé de cicatrisation appelé "curing". *Adiopodoumé, ORSTOM*, 8 p, 10 fig., ph., multigr.
- TROUSLOT (M.F.), 1978.- Croissance et tubérisation chez quelques cvs de *Dioscorea cayenensis* Lamk. *Séminaire International sur l'Igname, Suéa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 153-182.
- TROUSLOT (M.F.), 1982.- Croissance et tubérisation chez quatre cultivars du complexe *Dioscorea cayenensis-D. rotundata*. *Yams-Ignames. J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 118-146.
- ULINE (E.B.), 1898.- Eine Monographie der Dioscoreaceen. *Engler Bot. Jahrb.*, 25, 126-165.
- VANDEVENNE (R.), 1973.- Mécanisation de la culture de l'igname en Côte d'Ivoire. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria*.
- VANDEVENNE (R.), 1976.- Etude de l'influence des dates de tubérisation et de bourgeonnement des tubercules d'ignames (*Dioscorea* sp) sur la date de levée au champ des semenceaux. *Agron. trop.*, Nogent, 31, 188-193.
- VAN SCHREVEN (D.A.), 1956.- On the physiology of tuber formation in potatoes. I. Premature tuber formation. *Plant and Soil*, 8, 49-55.

- VICTOR (L.), 1977.- Correlation of the important agronomic characters of white yam (*Dioscorea rotundata* Poir.). *Thèse Ingénieur Agronome, Univ. Nationale du Bénin, Abomey-Calavi.*
- VOCHTING (H.), 1902.- Ueber die Keimung der Kartoffelknollen. *Bot. Ztg.*, 60, 87-114.
- WAITT (A.W.), 1959-1961.- *Ann. Rep., Fed. Dept. agric. Res., Nigeria.*
- WAITT (A.W.), 1963.- Yams, *Dioscorea* species. *Field Crop Abst.*, 16, 145-157.
- WARDLAW (I.F.), 1976.- Assimilate partitioning : cause and effect. *Transport and transfer processes in plants, I.F. Wardlaw et J.B. Passioura, éd., Academic Press, New York, 381-391.*
- WELLENSIEK (S.J.), 1924.- Een onderzoek naar de factoren, die ontijdige knolvorming bij vroege aardappels bepalen. *Tijdschr. Plantenziekten*, 30, 177-226.
- WELLENSIEK (S.J.), 1929.- The physiology of tuber-formation in *Solanum tuberosum* L. *Meded. Landbwg., Wageningen*, 33, 5-42.
- WENT (F.W.), 1944.- Plant growth under controlled conditions. III. Correlation between various physiological processes and growth in the tomato plant. *Amer. J. Bot.*, 31, 597-618.
- WENT (F.W.), 1945.- Plant growth under controlled conditions. V. The relation between age, light, variety and thermoperiodicity of tomatoes. *Amer. J. Bot.*, 32, 469-479.
- WENT (F.W.), 1957.- The experimental control of plant growth. Ronald Press Company, New York.
- WENT (N.) et THIMANN (K.V.), 1937.- *Phytohormones.* Mac Millan, New York.
- WHALEY (W.G.), 1961.- Growth as a general process. *Encycl. Plant physiol.*, W. Ruhland, éd., Springer-Verlag, Berlin, XIV, 71-112.
- WHOLEY (D.G.) et COCK (J.H.), 1974.- Onset and rate of root bulking in cassava. *Expl Agric.*, 10, 193-198.
- WICKAM (L.), WILSON (L.A.) et PASSAM (H.C.), 1980.- The anatomical origin of the primary nodal complex during vegetative propagation in yam (*Dioscorea* spp) tubers. *L'Igname, Séminaire International, Pointe-à-Pitre, INRA*, 179-184.

- WILLIAMS (C.N.), 1974.- Growth and productivity of tapioca (*Manihot utilissima*). IV. Development and yield of tubers. *Expl. Agric.*, 10, 9-16.
- WILSON (L.A.), 1973.- The process of tuberization in root crops. *3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria*.
- WILSON (L.A.), 1977.- Root Crops. *Ecophysiology of tropical Crops*, P. de T. Alvim et T.T. Kozłowski, éd., Academic Press London, 187-236.
- WILSON (J.E.), 1978a.- Progress in the breeding of yam, *Dioscorea* spp. *Séminaire International sur l'Igname, Buëa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 35-41.
- WILSON (J.E.), 1978b.- Recent developments in the propagation of yam (*Dioscorea* spp). *Séminaire International sur l'Igname, Buëa, Cameroun, IFS provisional report n°3*, 87-92.
- WILSON (J.E.) et VICTOR (L.), 1980.- Relationships between seed seedlings and their vegetative progenies in white yam (*Dioscorea rotundata*). *L'Igname, Séminaire International, Pointe-à-Pitre, INRA*, 269-278.
- WILSON (J.E.), 1982a.- Progress in the breeding of yam, *Dioscorea* spp. *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, éd.*, Clarendon Press Oxford, 17-22.
- WILSON (J.E.), 1982b.- Recent developments in the propagation of yam (*Dioscorea* spp). *Yams-Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga, Clarendon Press Oxford*, 55-59.

ANNEXE I

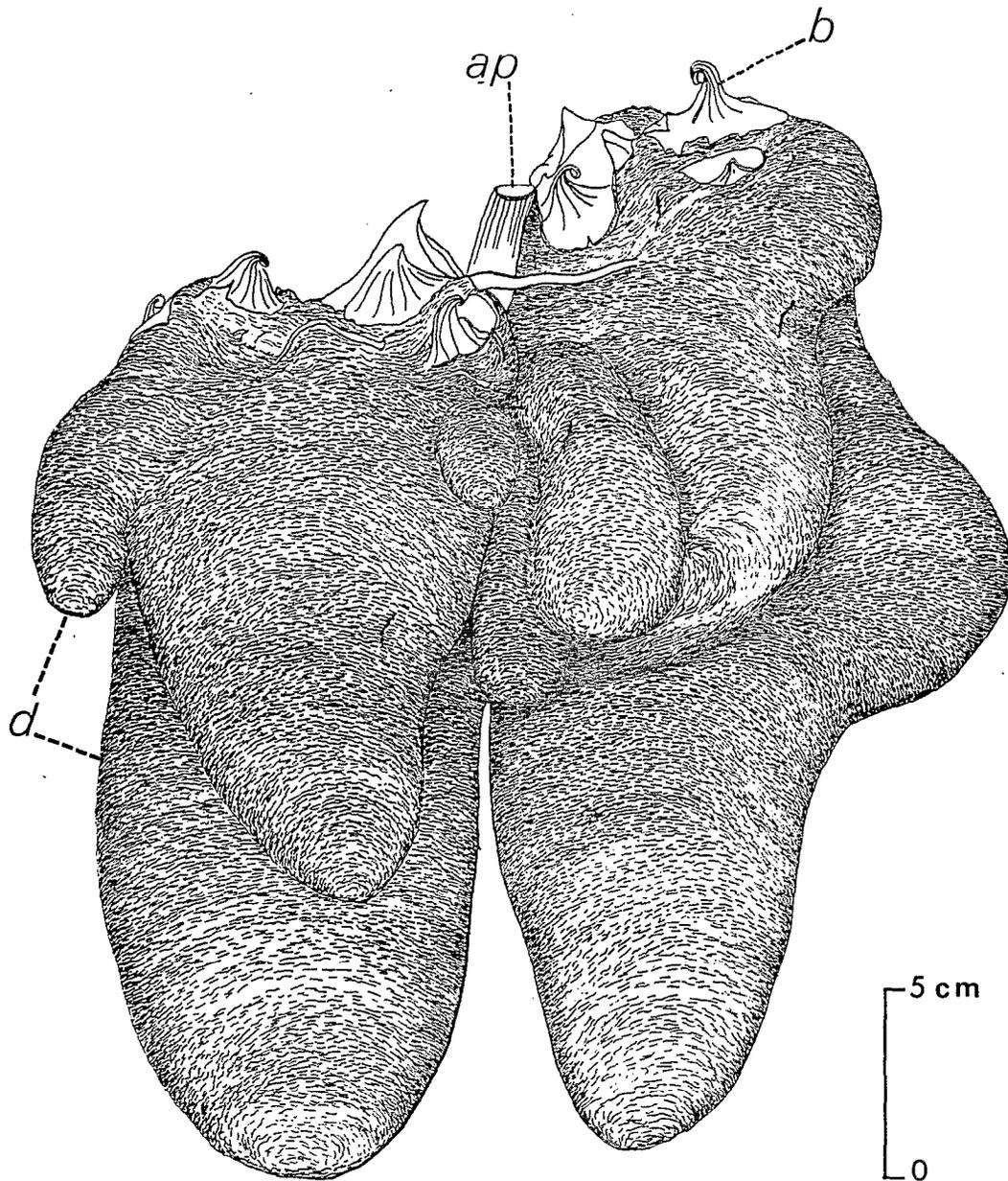


Fig. 1 . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata
 Cultivar ZRÉZROU
 Tubercule de deuxième récolte
 (ap : axe principal ; b : bourgeons préformés ; d : digitation)

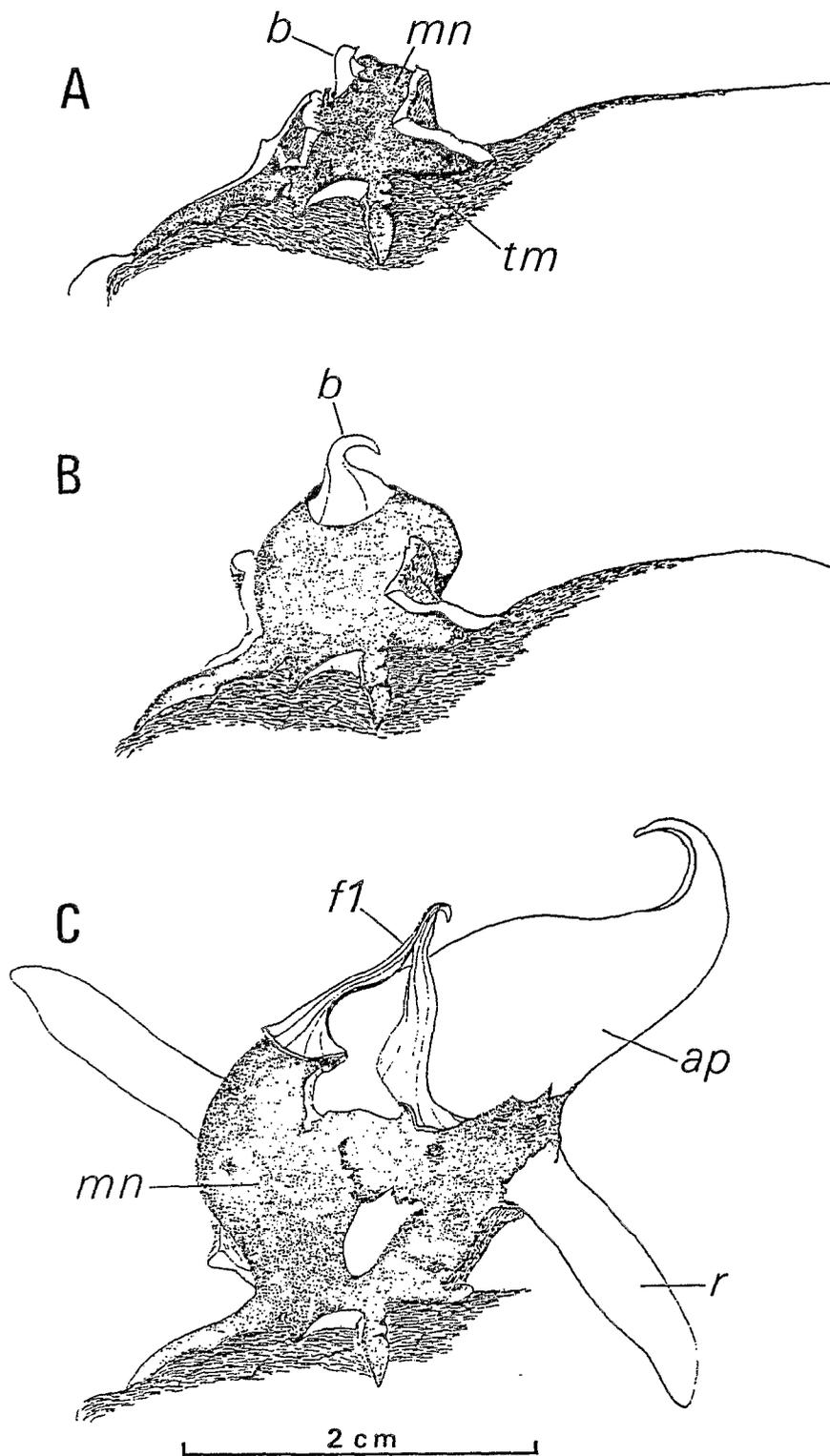


Fig. 2 . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar SÉPÉLO

Développement d'un bourgeon adventif néoformé.

A : 7 jours après l'apparition du massif néoformé ; B : 11 jours ;

C : 16 jours. A partir de C, le prétubercule ne grossit plus.

(ap : axe principal ; b : bourgeon adventif néoformé ; f1 : feuille-
écaille 1 ; mn : massif néoformé ; r : racine ; tm : tubercule mère).

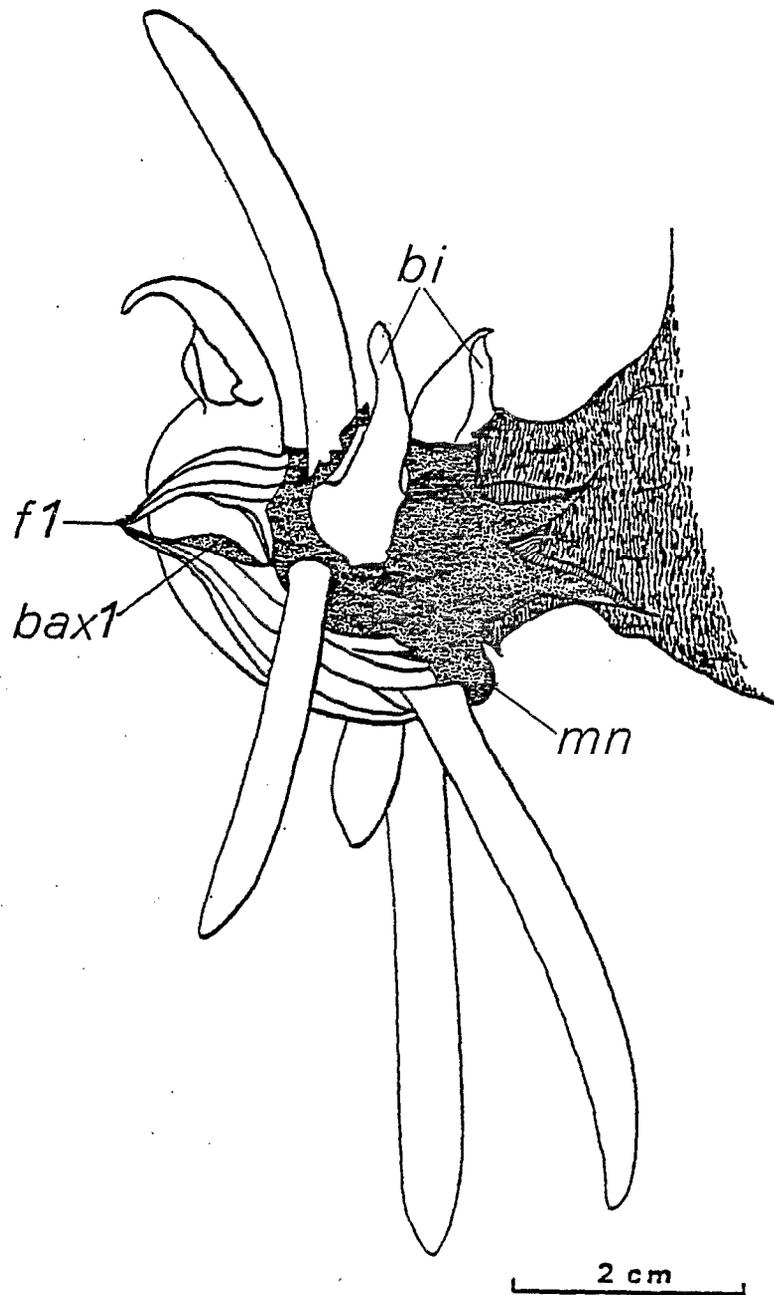


Fig. 3A .- Dioscorea complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*.

Cultivar SÉPÈLO

Massif néoformé portant une pousse dominante et des bourgeons inhibés.

(bax1 = bourgeons axillaires; bi:bourgeon adventif inhibé;

f1:feuille-écaille; mn:massif néoformé).

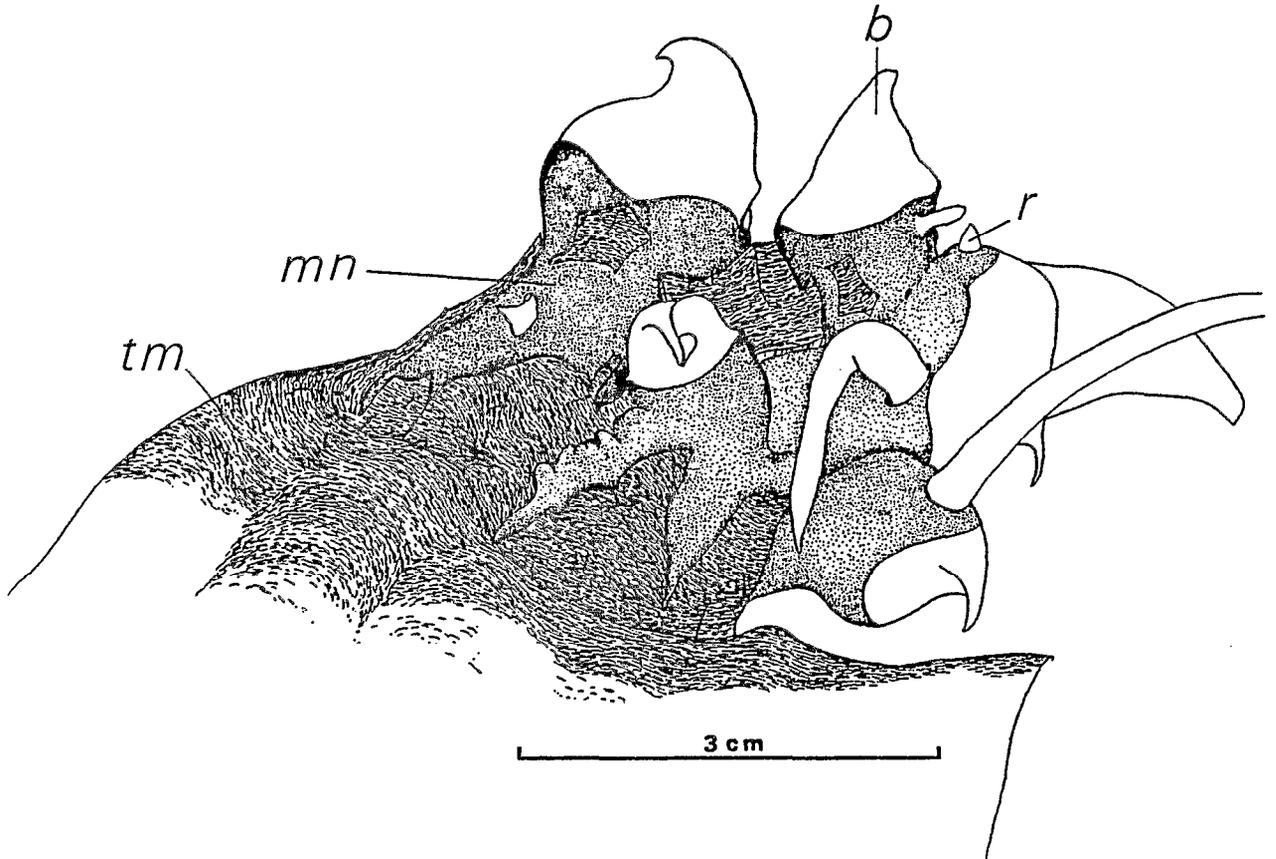


Fig. 3B . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar LOKPA

Individualisation des bourgeons adventifs sur un large massif néoformé.
 (b : bourgeon adventif ; m n : massif néoformé ; r : racine ;
 tm : tubercule mère).

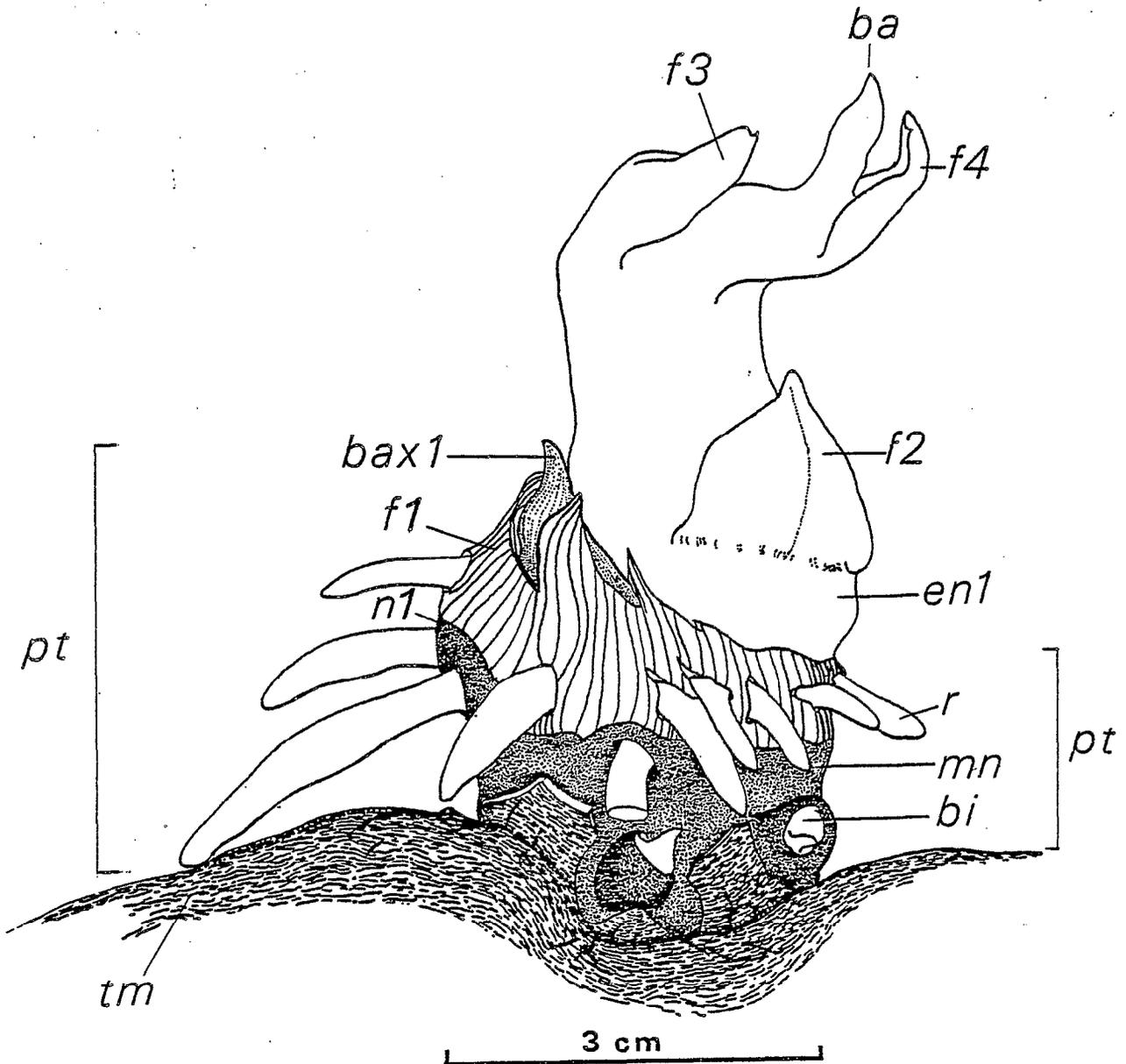


Fig. 4 . - *Dioscorea complexa* D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar LOKPA

Prétubercule d'une jeune pousse issue d'un bourgeon adventif développé en serre dans du sable non humidifié.

(ba : bourgeon apical ; bax 1 : bourgeons axillaires sériés 1 ; bi : bourgeon adventif inhibé ; en 1 : entre-noeud 1 ; f : feuille ; mn : massif néoformé ; n1 : noeud 1 ; pt : prétubercule ; r : racine ; tm : tubercule mère).

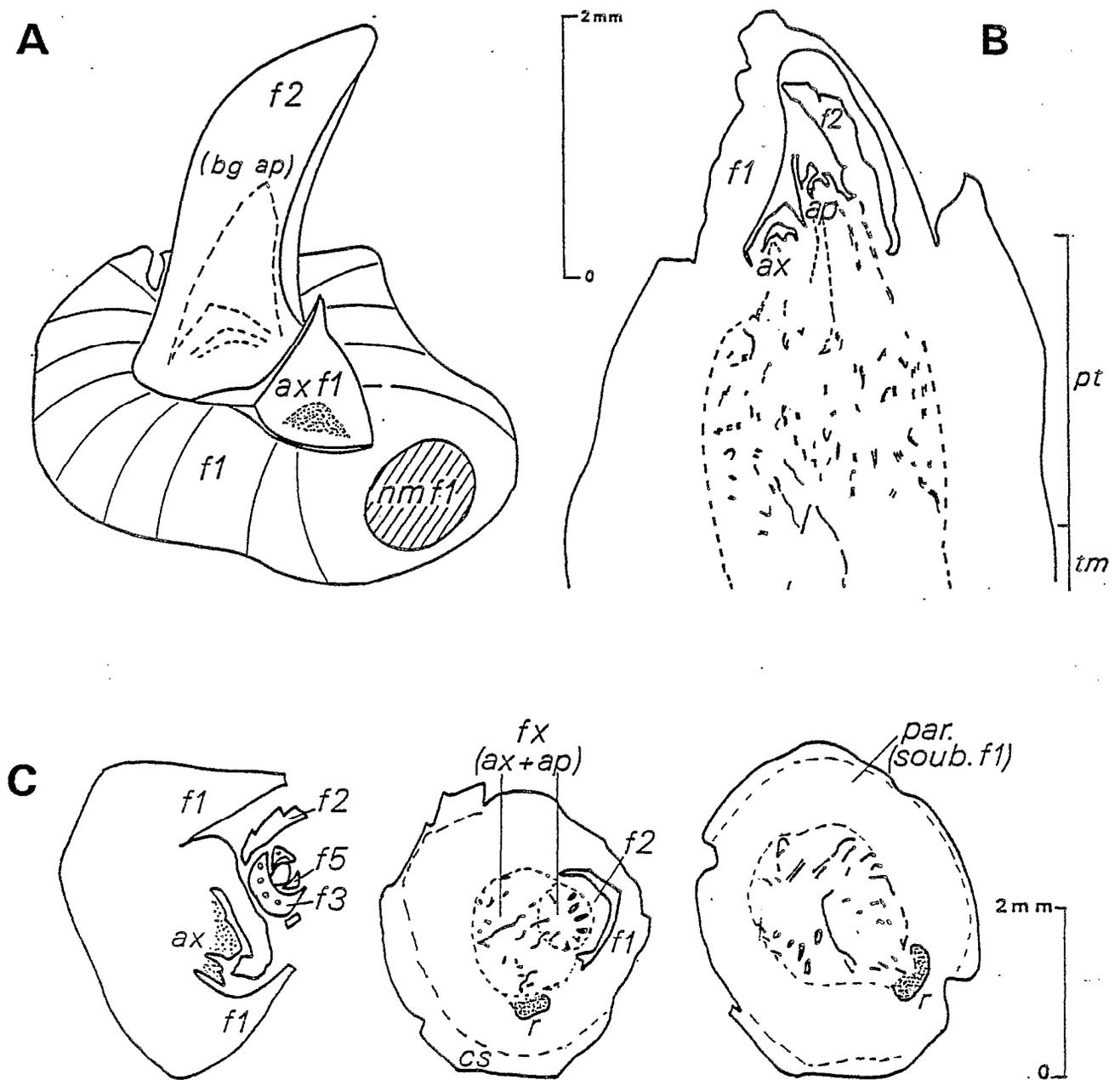


Fig. 5A à 5C.- Schémas montrant l'organisation de l'ensemble massif - bourgeon adventif néoformés.

A : Bourgeon après dissection.

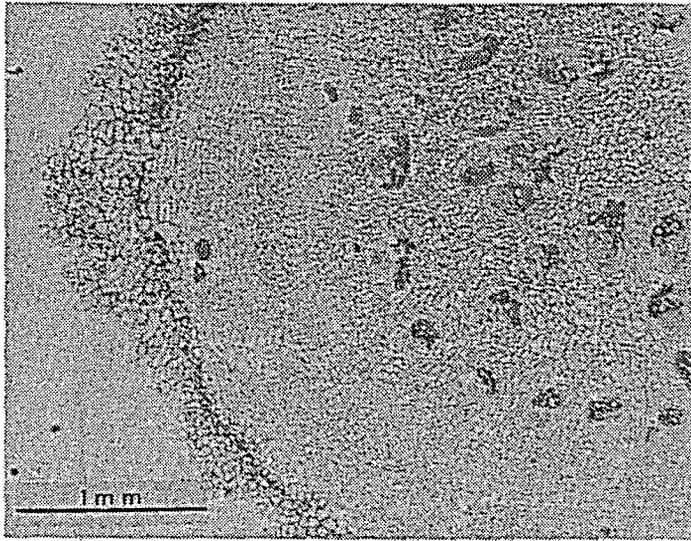
B : Coupe longitudinale (cf pl. V).

C : Coupes transversales (cf pl. IV, 3, 4).

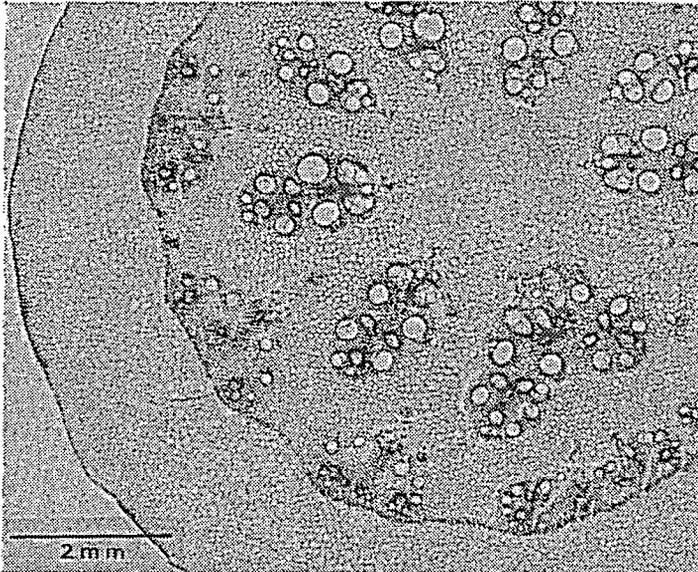
(ap: apical; ax: ensemble axillaire; cs: cellules subérisées;

f: feuille; fx: ensemble des faisceaux vasculaires; par.(soub.F1): parenchyme dérivant du soubassement de la feuille F1; pt: prétubercule; r: racine;

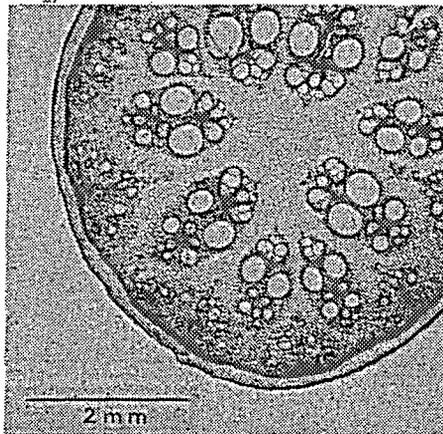
tm: tubercule mère).



D
En 0 ou Pt



E
En 1



F
En 6

Fig. 5D à 5F.- Coupes transversales de l'axe principal.

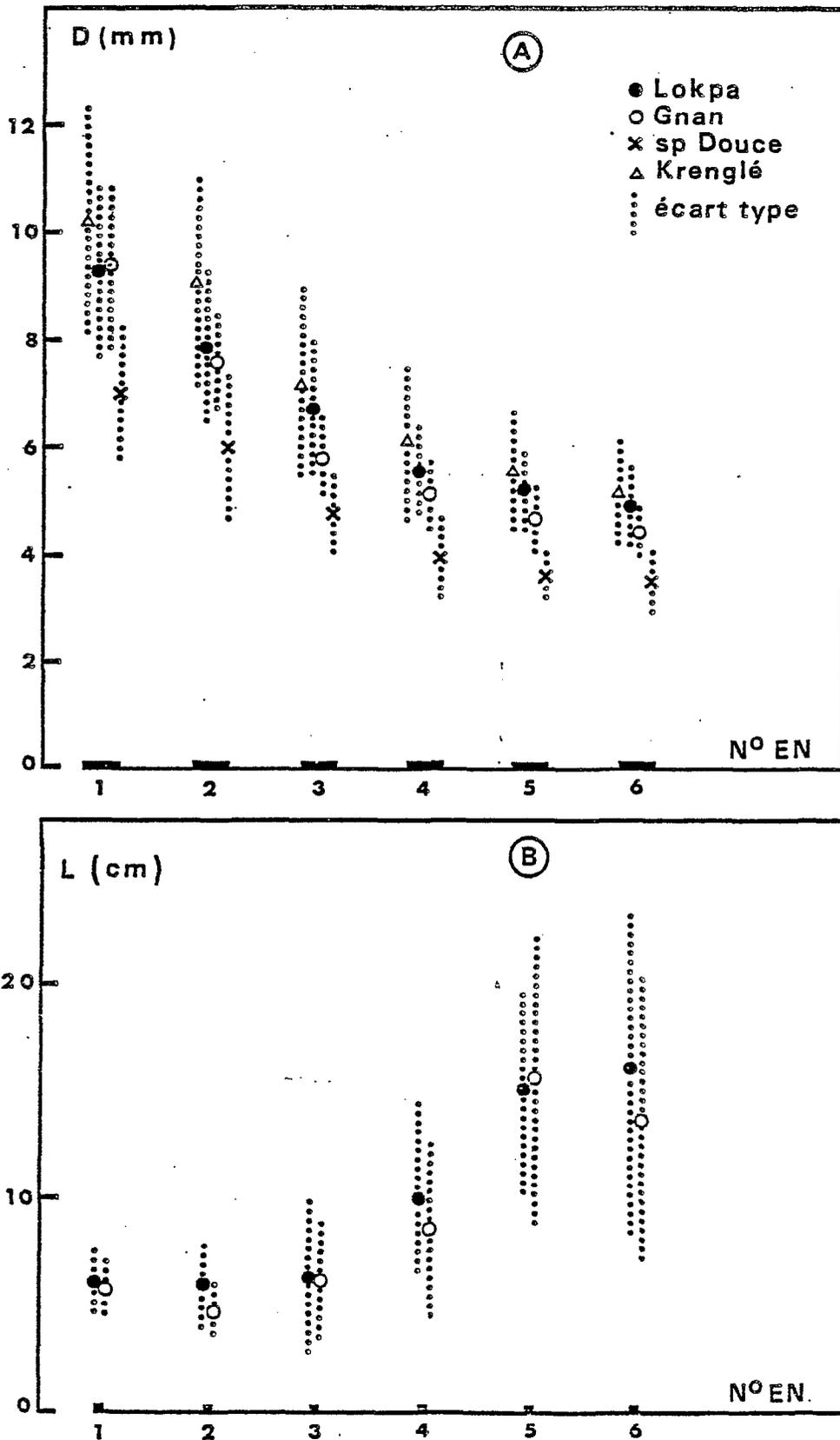


Fig. 6 . - Dimensions finales des premiers entre-nœuds de l'axe principal.

A : Diamètre modal D. La moyenne est calculée sur 42 à 56 plantes cultivées en bacs et au champ.

B : Longueur L. La moyenne est calculée sur les 16 ou 19 plantes dont 1

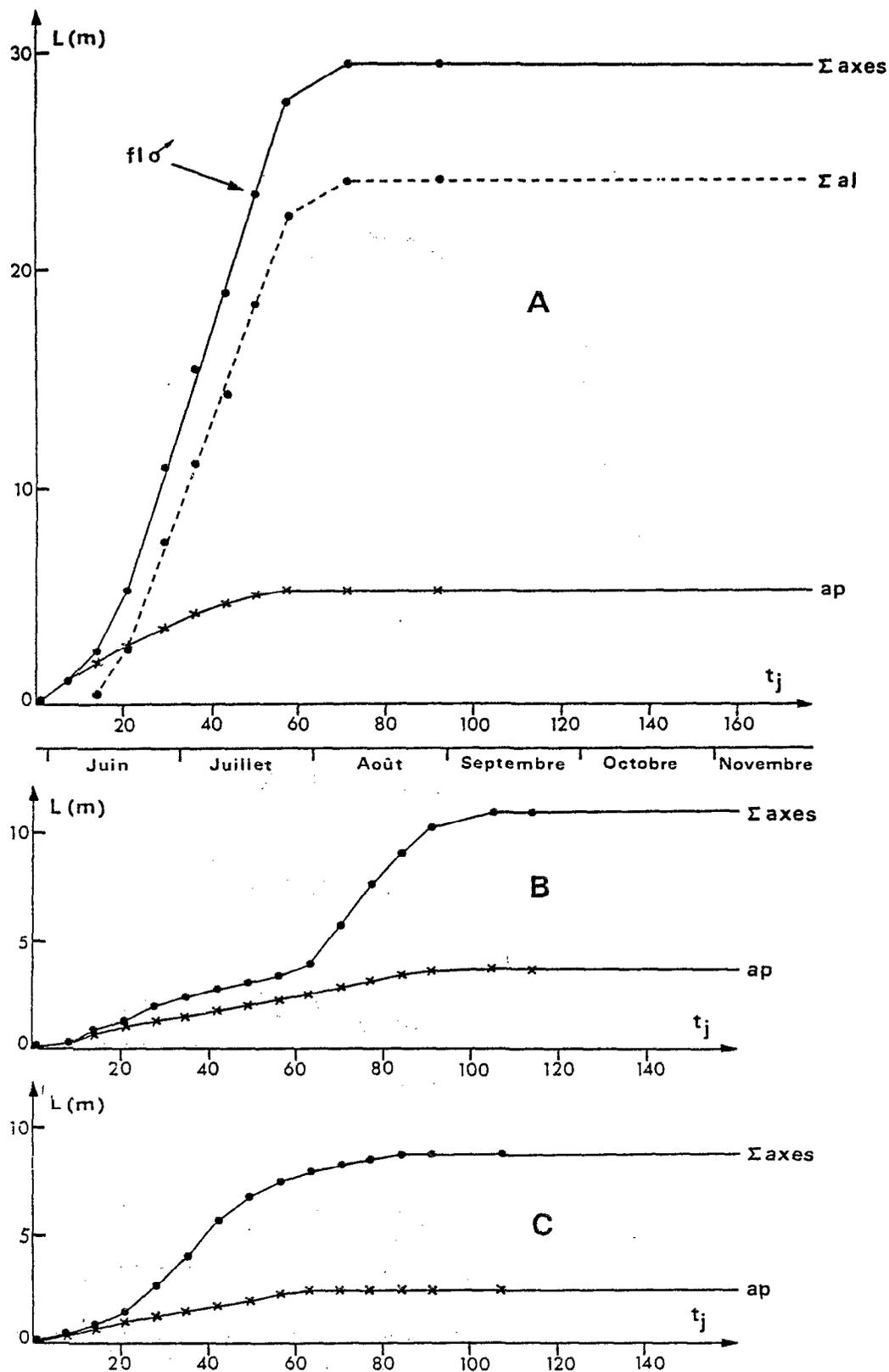


Fig. 7 . - Longueurs L de l'ensemble des axes aériens (Σ axes), de l'ensemble des axes latéraux (Σ al), de l'axe principal (ap) en fonction du temps t_j en jours après la levée.

A : Plante B5 du cultivar SP DOUCE

B : Plante n° 21 du cultivar KRENGLE

C : Plante n° 22 du cultivar KRENGLE

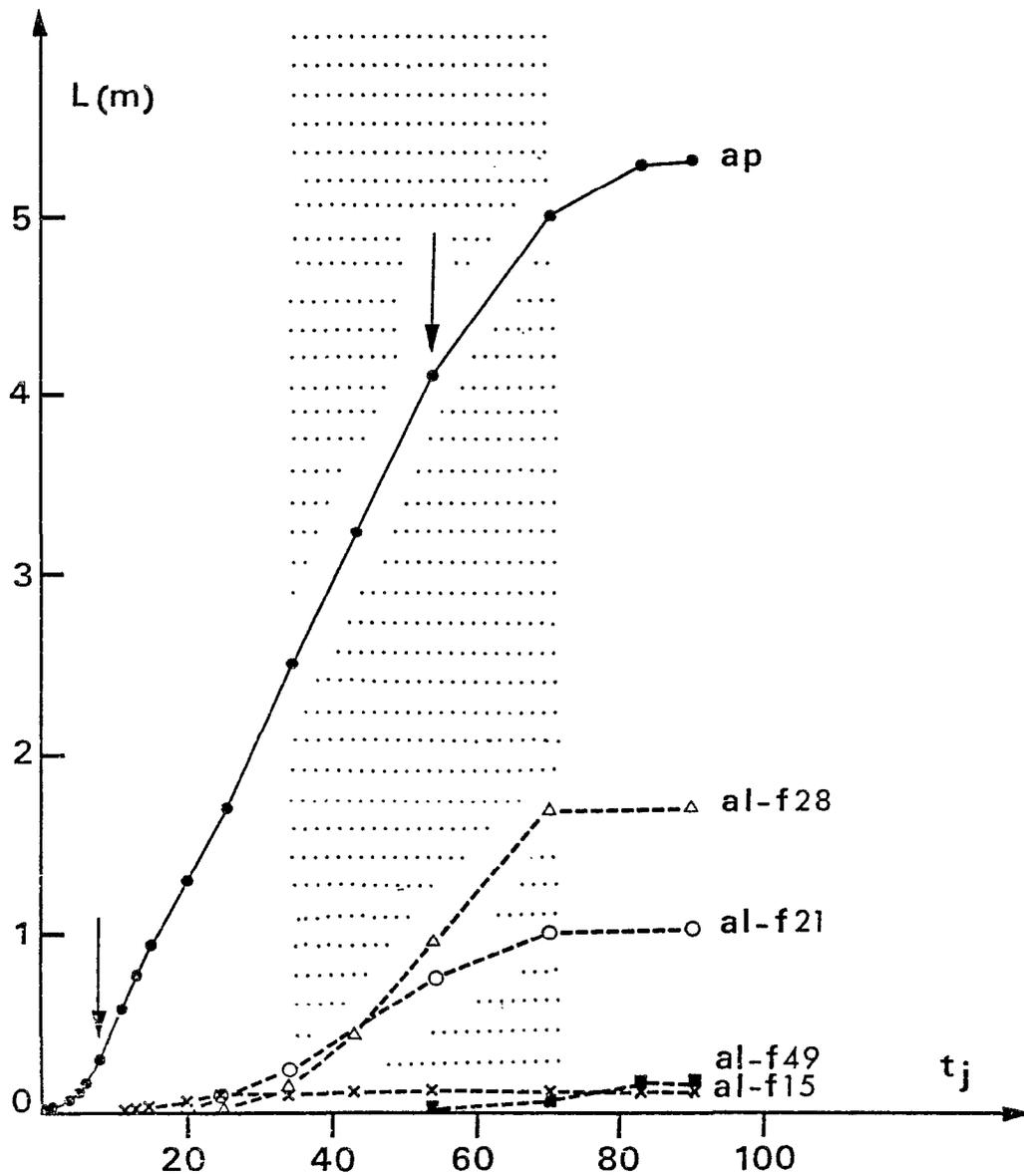


Fig. 8 . - Croissance comparée de l'axe principal et de quatre de ses axes latéraux. Plante A du cultivar SEPELO.

En ordonnées est portée la longueur L de l'axe ; en abscisses est porté le temps t_j en jours après la levée.

(al-f15 : axe latéral à l'aisselle de la feuille 15 ; ap : axe principal ; partie entre les deux flèches : phase linéaire de croissance de l'axe principal ; zone en pointillé : situation de la phase linéaire de croissance de l'ensemble des axes).

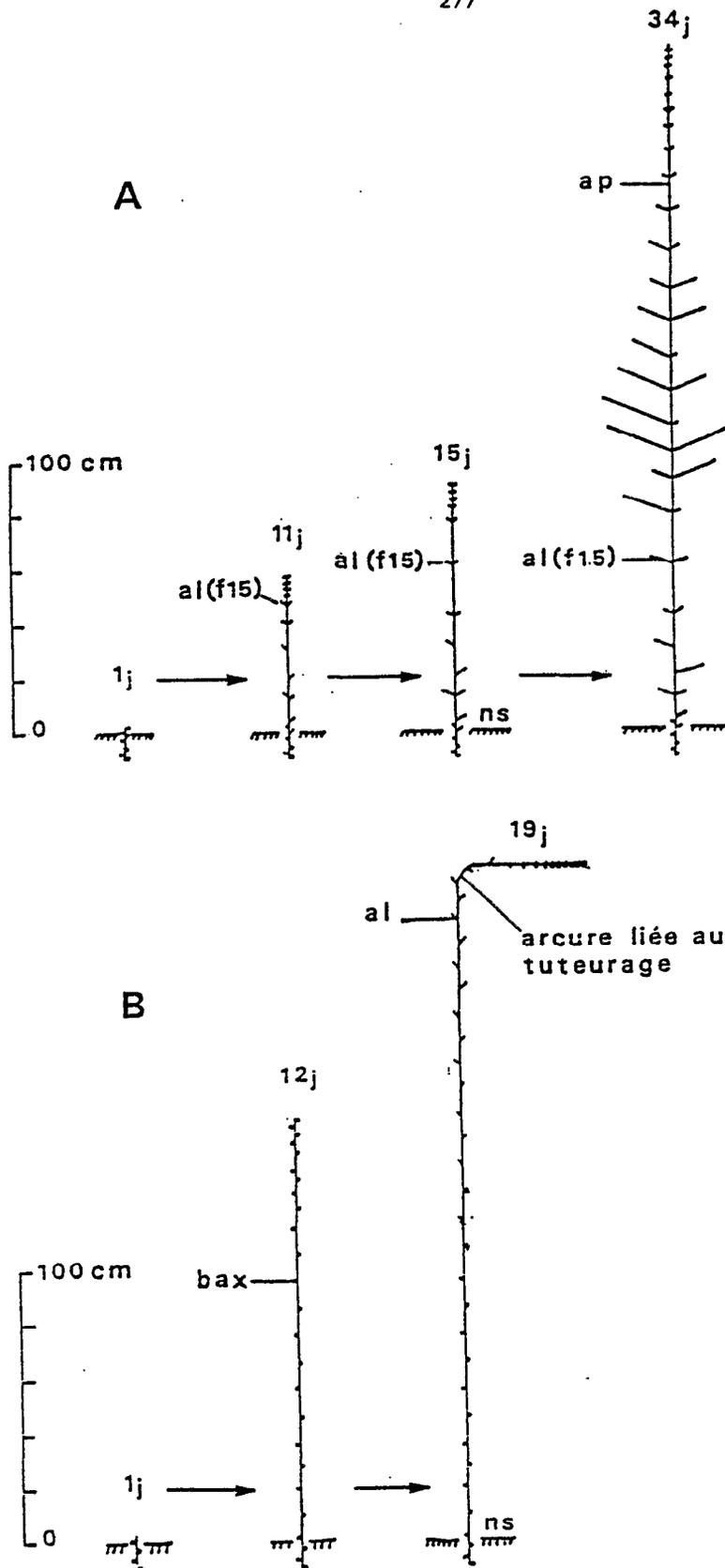


Fig. 9 .- Schéma montrant la position des premières ramifications.

A: plante A du cultivar SÉPÉLO.

B: plante C2 du cultivar SP DOUCE.

(ap:axe principal; al-f15:axe latéral à l'aisselle de la feuille 15;
bax: bourgeon axillaire; ns:niveau du sol).

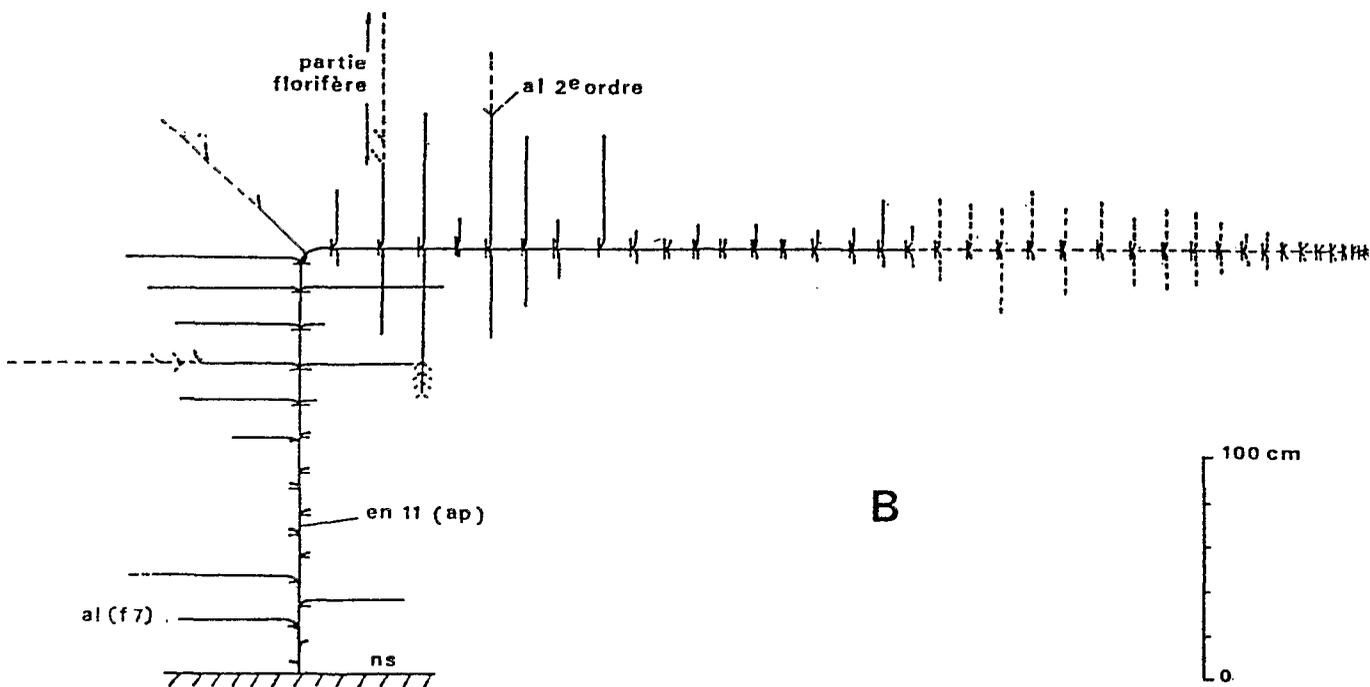
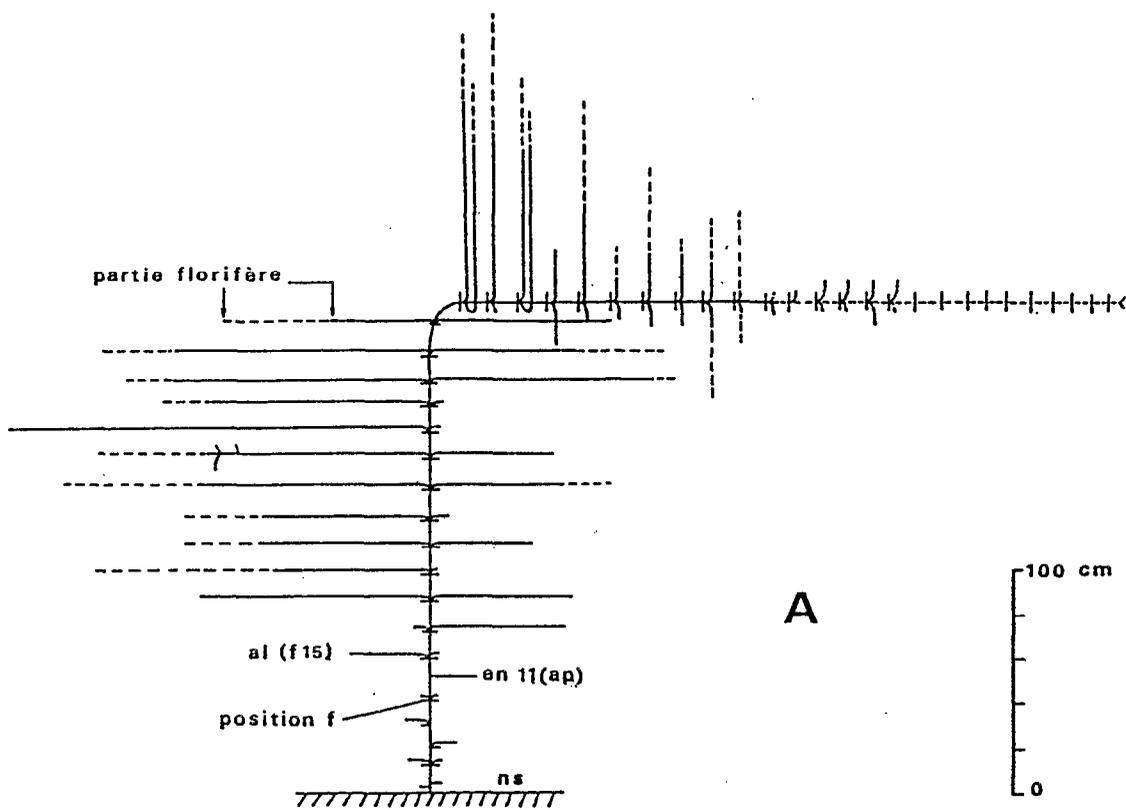


Fig. 10 - Architecture d'une plante issue d'un bourgeon adventif néoformé.
 A : plante A du cultivar SÉPÈLO
 B : plante C2 du cultivar SP DOUCE
 (al:axe latéral; ap:axe principal; en:entre-noeud; ns:niveau du sol.)

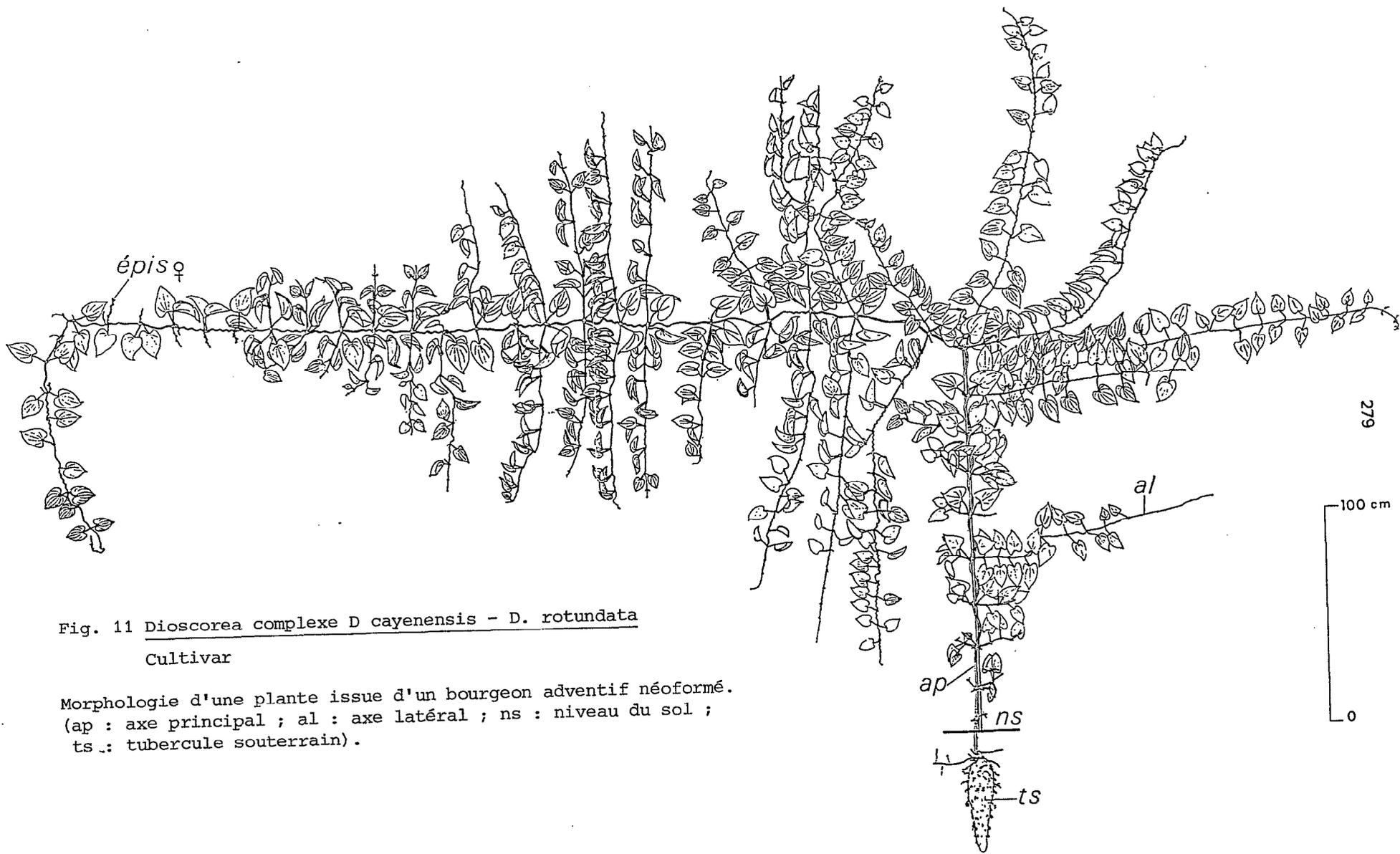


Fig. 11 Dioscorea complexe D cayenensis - D. rotundata
Cultivar

Morphologie d'une plante issue d'un bourgeon adventif néoformé.
(ap : axe principal ; al : axe latéral ; ns : niveau du sol ;
ts : tubercule souterrain).

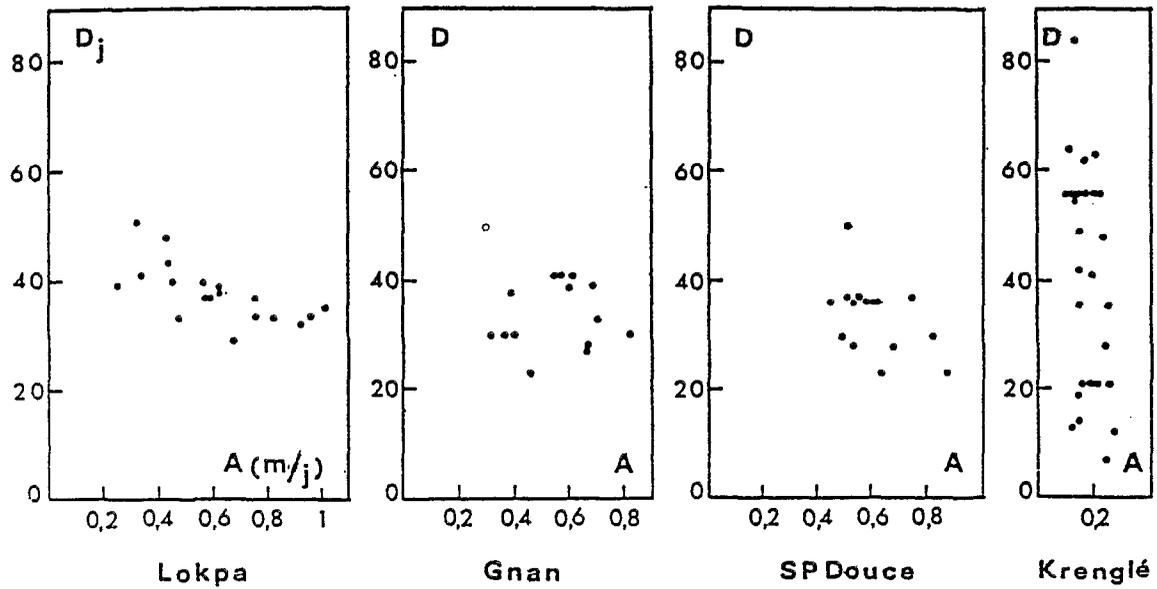


Fig. 12 - Relations entre la durée (D_j en jours) de la phase linéaire de croissance du système des axes aériens et l'allongement moyen journalier (A en m/jour) pendant cette phase ($-0,12 \leq r \leq -0,65$).

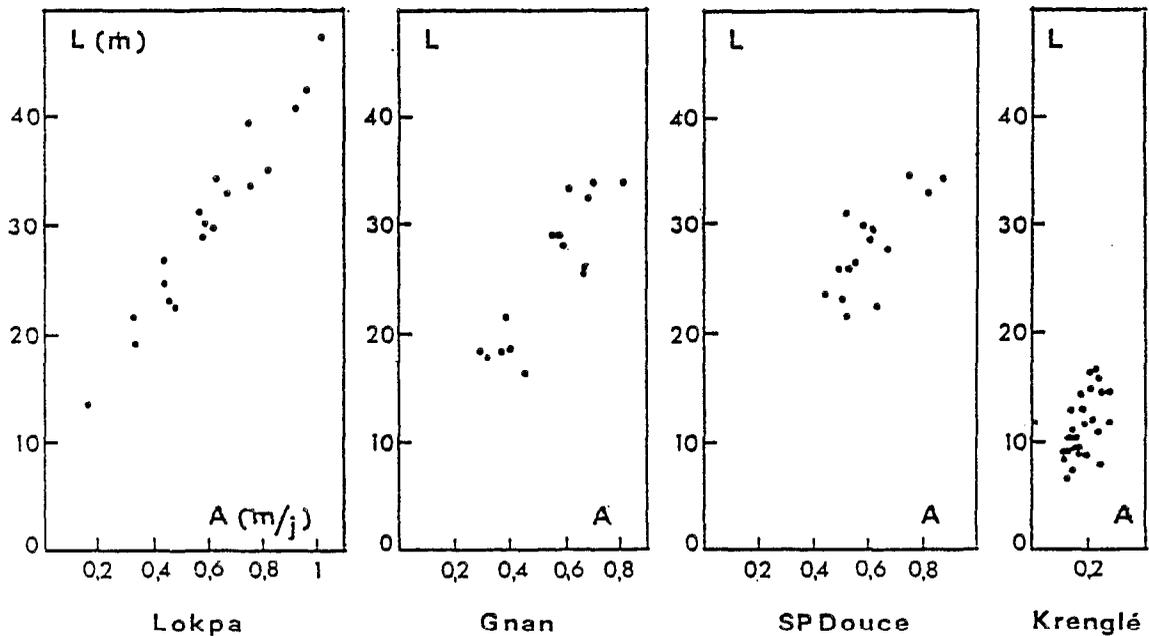


Fig. 13.- Relations entre la longueur finale (L en m) du système des axes aériens et l'allongement moyen journalier (A en m/jour) pendant la phase linéaire de croissance ($0,56 \leq r \leq 0,97$)

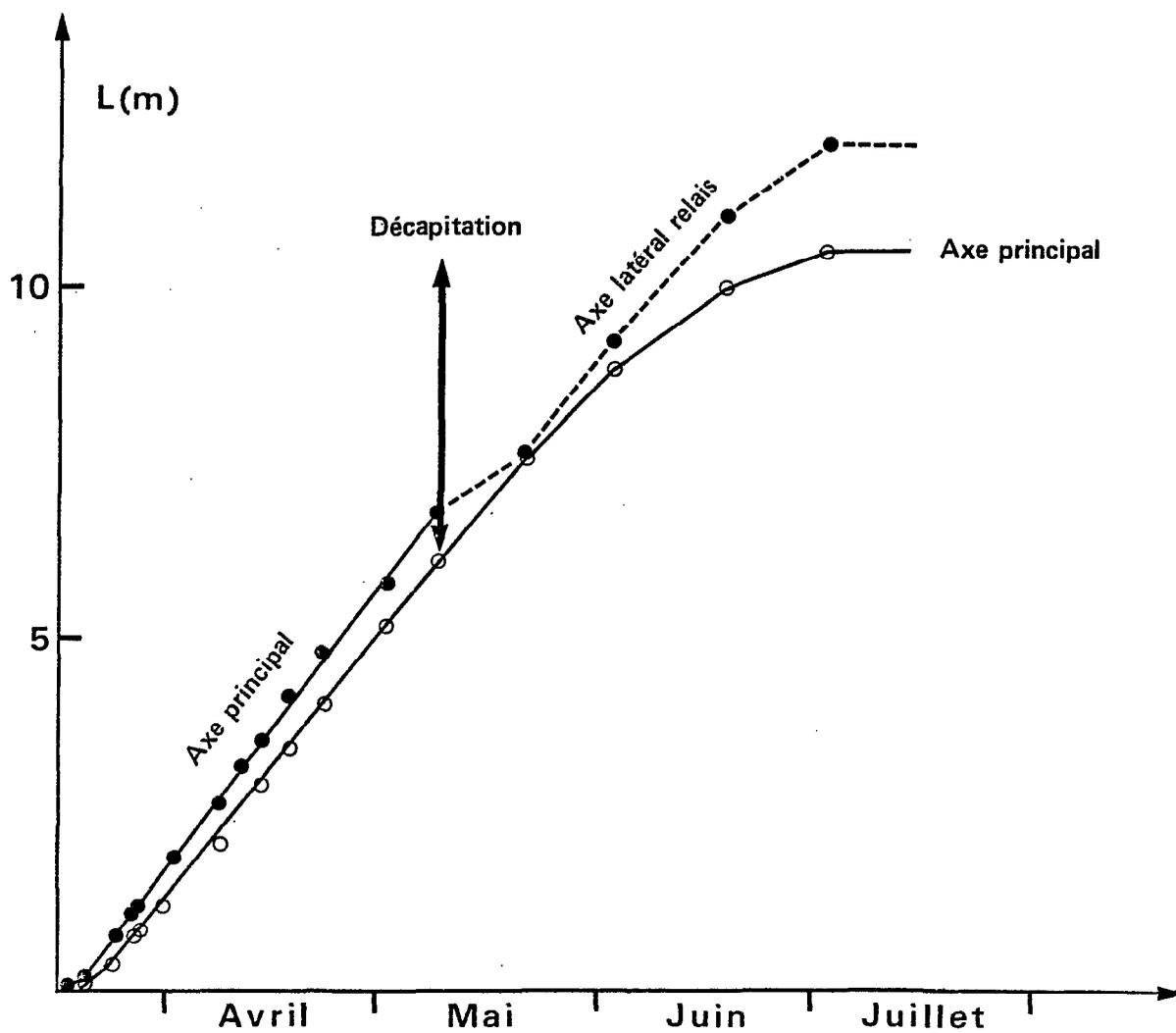


Fig. 14. - Cultivar SP DOUCE

- Effet de la suppression des bourgeons axillaires sur la croissance de deux axes principaux. (L'allongement journalier ne diffère pas de celui observé sur les plantes cultivées en bacs).
- Effet de la décapitation de l'un de ces axes sur la croissance de l'axe latéral relais (lui-même dénudé de ses bourgeons latéraux).

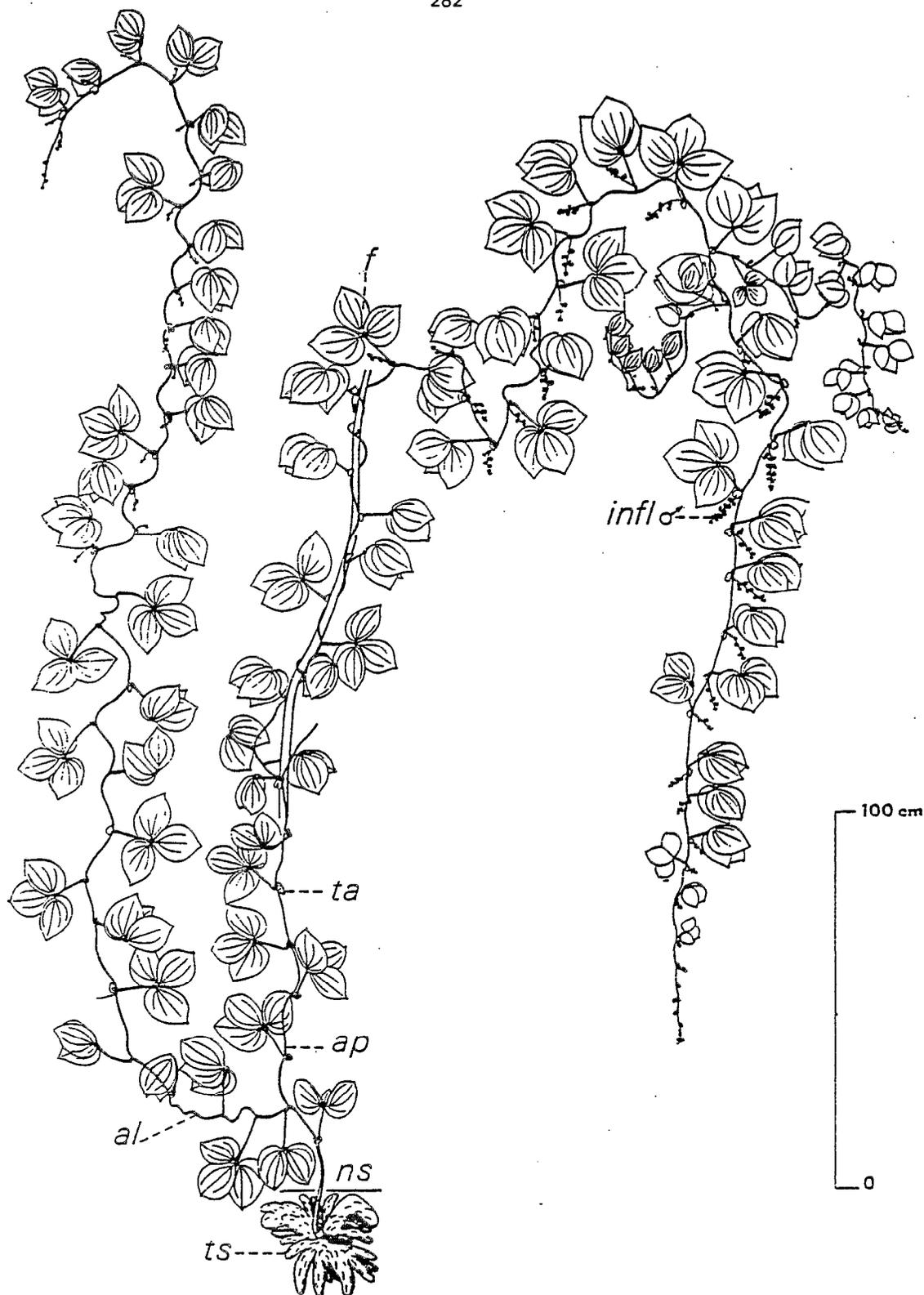


Fig. 15 . - Dioscorea dumetorum KUNTH

Origine : savane vers Maninian (NE de la Côte-d'Ivoire). Culture au champ à Adiopodoumé.

Morphologie d'une plante issue d'un bourgeon adventif néoformé,

(ap : axe principal ; al : axe latéral ; f : feuille à trois folioles ; infl. : inflorescence ; ns : niveau du sol ; ts : tubercule souterrain ; ta : tubercule aérien).

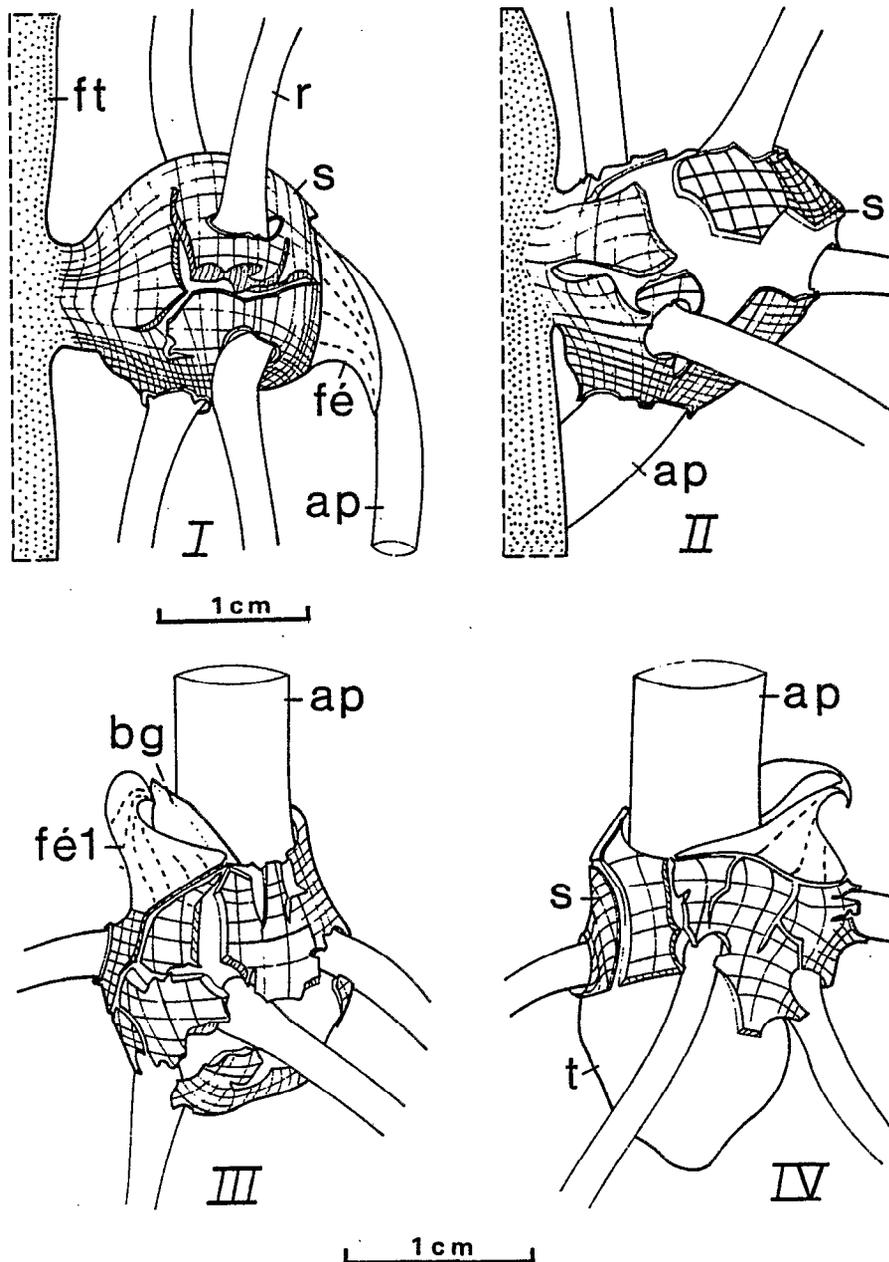


Fig. 16 . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar SP DOUCE

Aspects morphologiques des premiers stades de la croissance du tubercule de plantes issues de bourgeons adventifs néoformés.

I : initiation visuelle appelée "stade éclatement"

II et III : stade prolifération

IV : tubercule nettement perceptible

Prétubercule vu en dessous (I et II) et de face (III et IV). (ap : axe principal ; bg : bourgeons axillaires 1 ; fé 1 : feuille-écaille 1 ; ft : fragment du tubercule mère ; r : racine ; s : zone subéreuse ; t : néo-tubercule).

Fig. 17.- Dioscorea complexe D. cayenensis- D. rotundata.

Plante A1 du cultivar LOKPA - culture en bacs.

Schéma représentant l'évolution du néo-tubercule au cours du cycle.

A : éclatement.

B : prolifération-ébauche tubérisée.

C : tubercule globuleux.

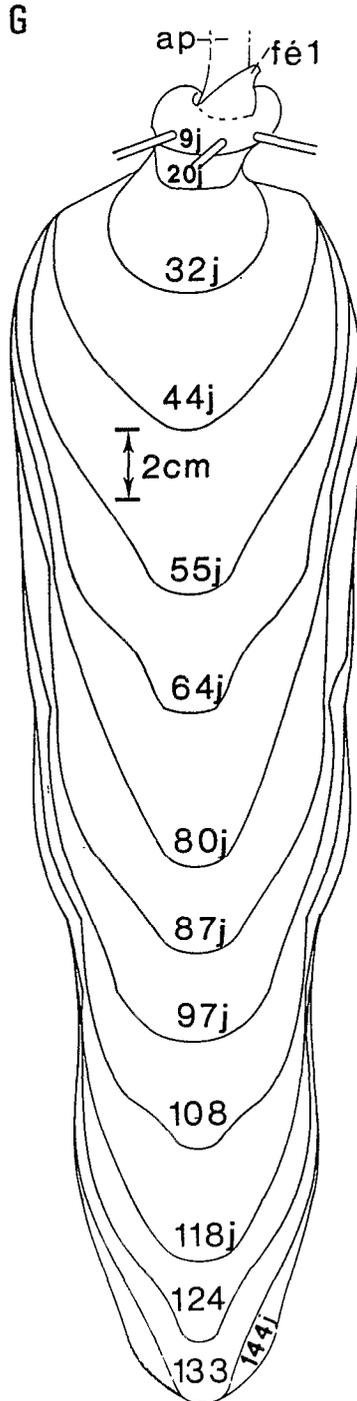
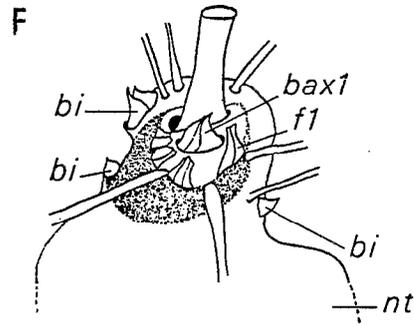
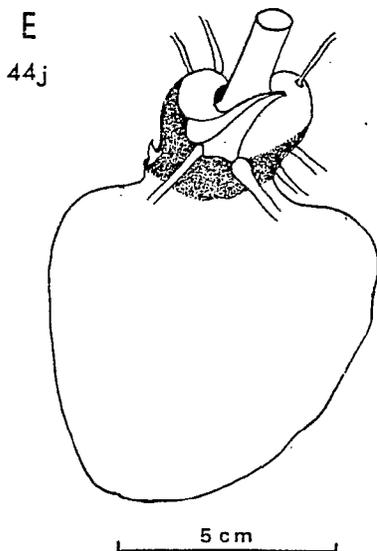
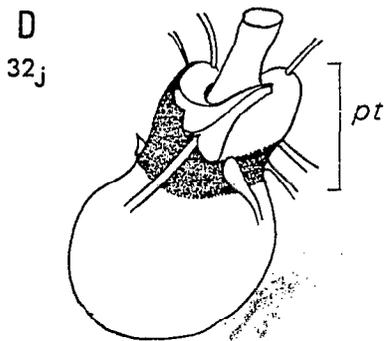
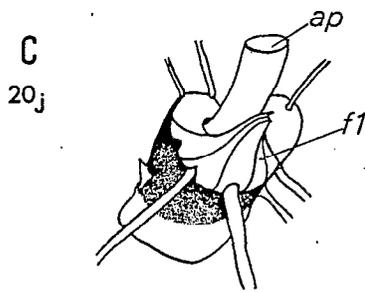
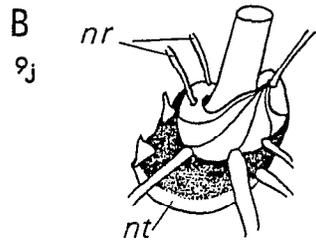
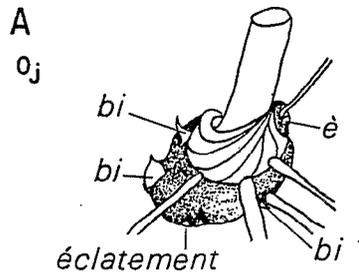
D : tubercule ovoïde.

E : tubercule conique-pyriforme.

F : "tête" du tubercule à la récolte.

G : projections orthogonales du tubercule dans un plan vertical en fonction du temps en jours après l'éclatement.

(ap: axe principal; baxl:bourgeons axillaires sériés l; fl:feuille-
écaille l; nr:nouvelle racine; nt:néo-tubercule; r:racine).



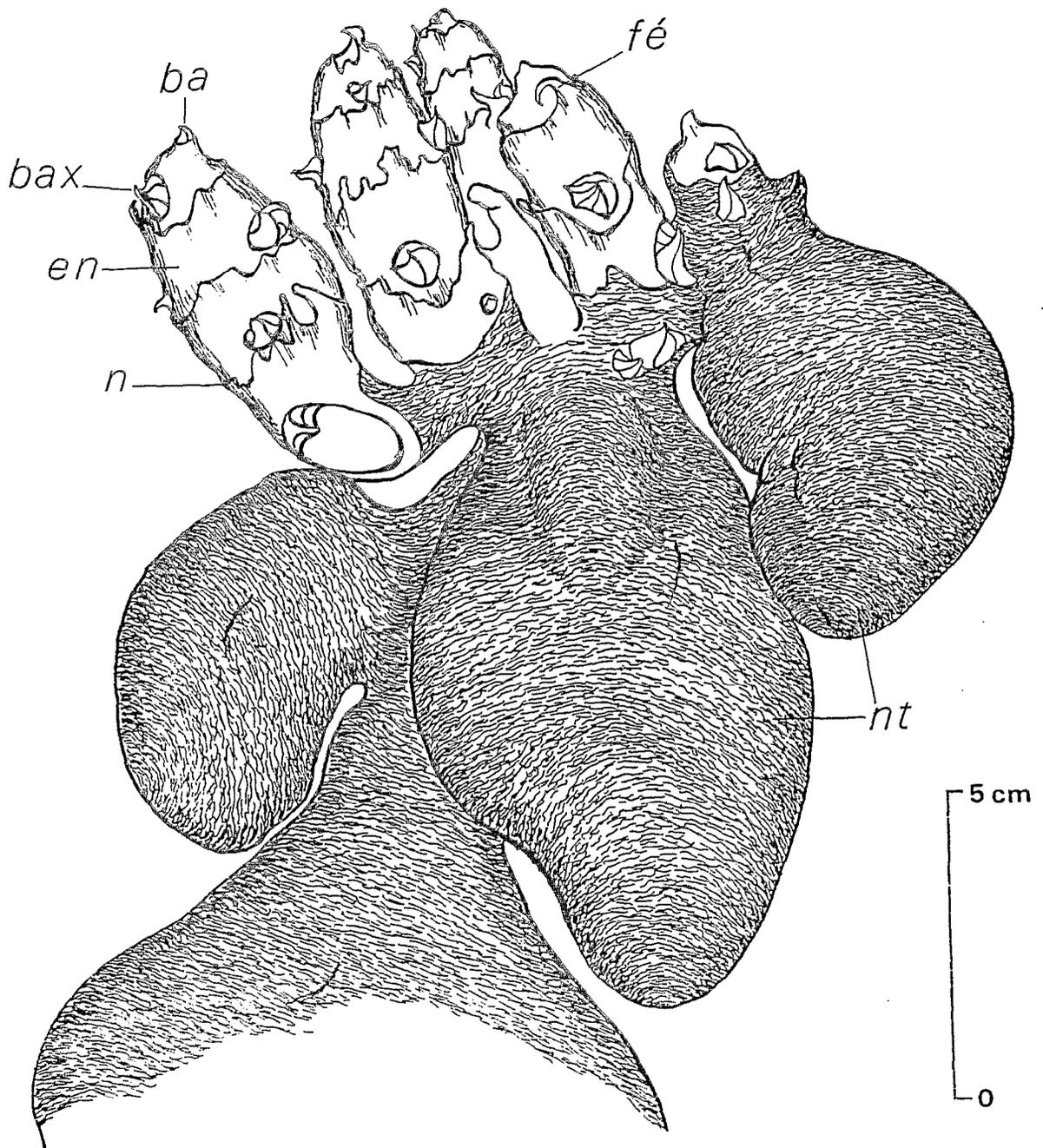


Fig. 18 - *Dioscorea alata* L.

Cultivar OUODOUOBLE

Observation, en fin de cycle et à la "tête" du tubercule, d'un ensemble de tiges courtes tubérisées (phylotaxie opposée décussée). Culture au champ à Adiopodoumé.

(bax: bourgeon axillaire; ba: bourgeon apical d'une pousse; en: entre-noeud; fé: feuille-écaille; n: noeud; nt: néo-tubercule).

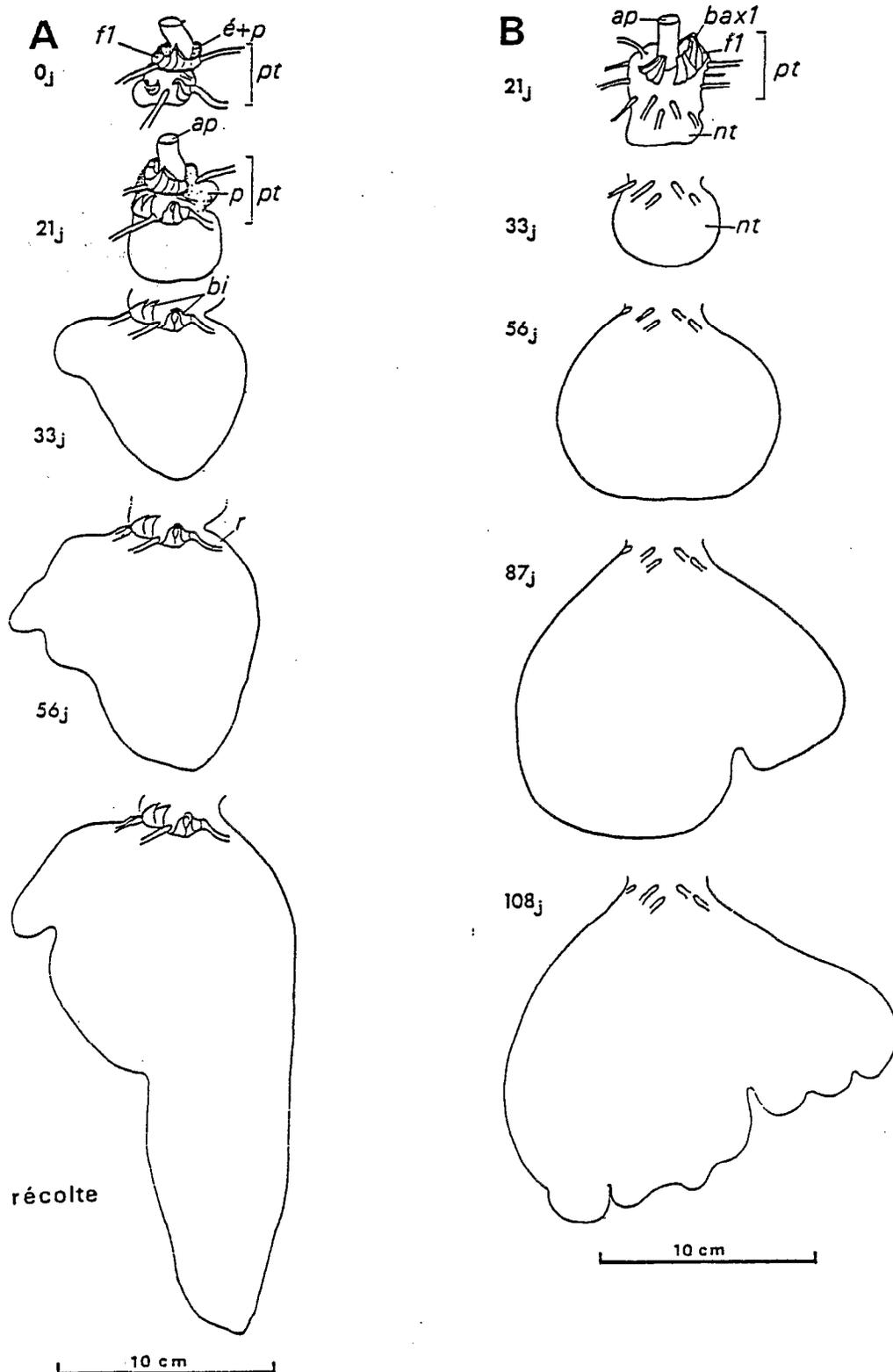


Fig. 19 .- Dioscorea complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*.

Cultivar LOKPA

A: plante D5 et B: plante E2, cultivée en bacs.

Schéma montrant deux cas de morphogénèse atypique du tubercule.
 (ap:axe principal; bi:bourgeon adventif inhibé; é+p:"éclatement"
 plus prolifération; nt:néo-tubercule; pt:prétubercule).

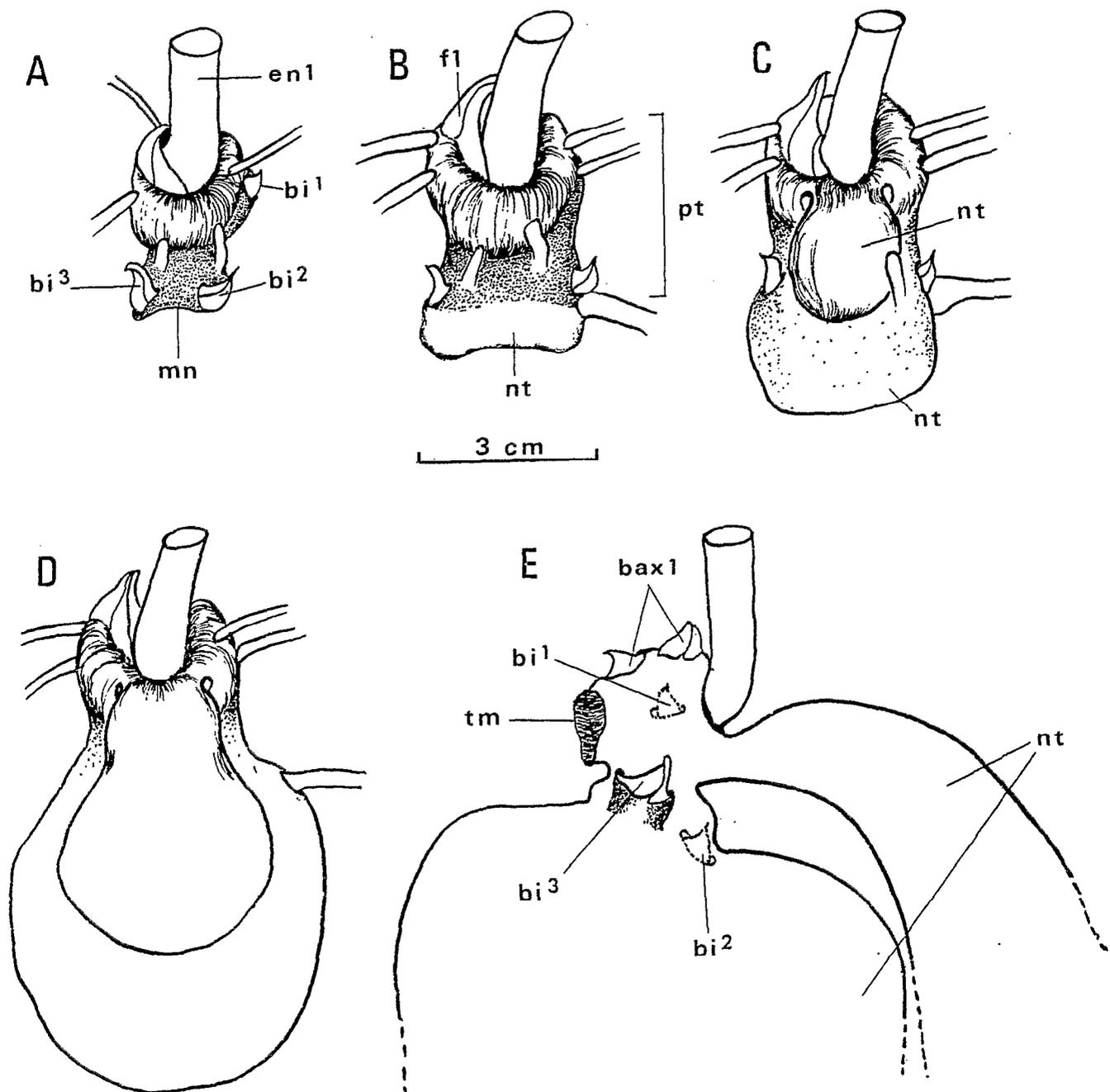


Fig. 20 .-Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Plante A2 du cultivar LOKPA - Culture en bacs.

Schéma montrant la formation de deux tubercules à partir d'un prétubercule.

(bax1 : bourgeons axillaires 1; bi : bourgeon adventif inhibé; en : entre-noeud; fl : feuille-écaille 1; nt : néo-tubercule; pt: prétubercule)

A : avant le stade éclatement; B: 18 j après l'éclatement; C : 30 j;
D : 42 j; E : récolte.

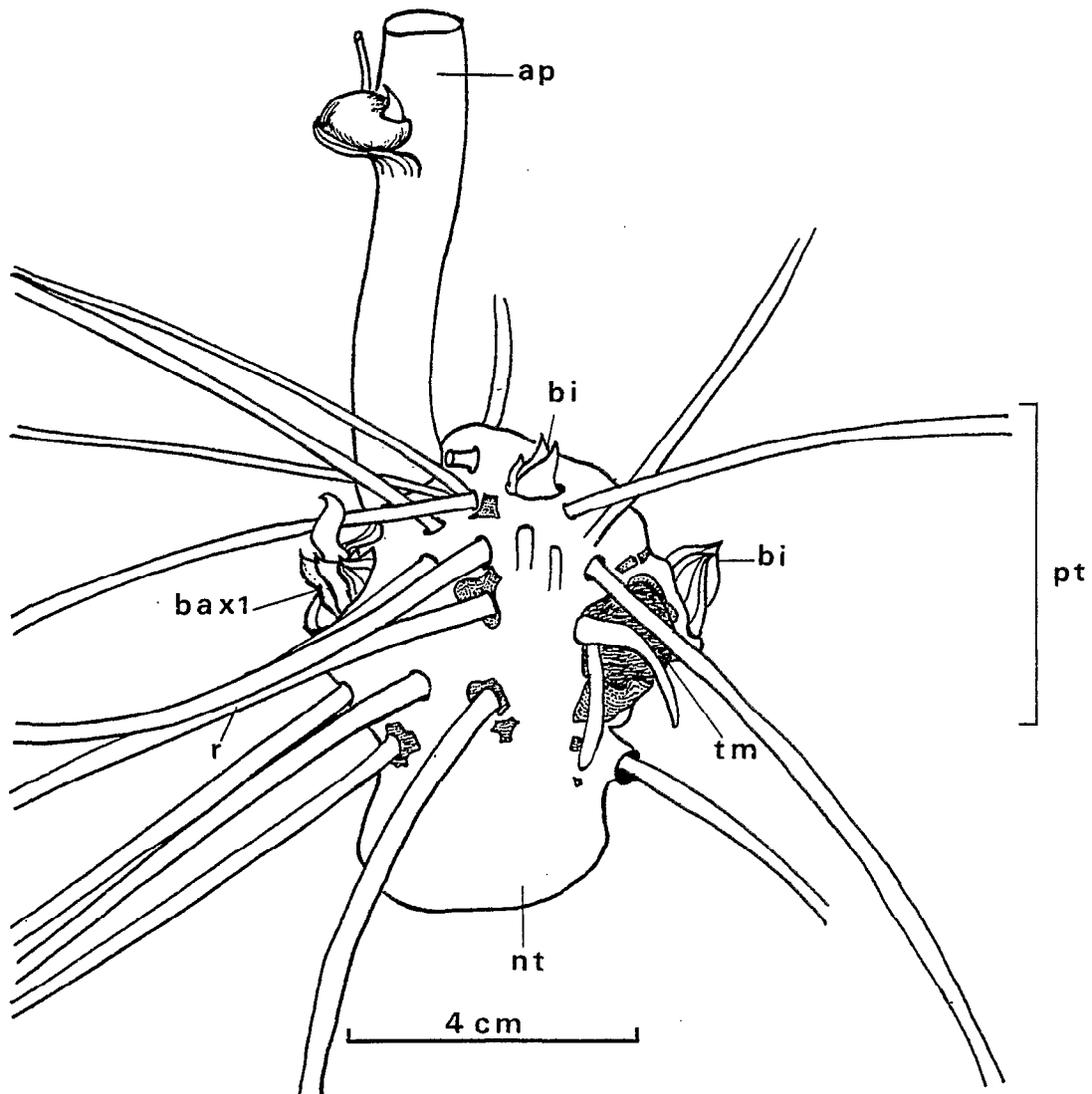


Fig. 21 . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar LOKPA

Tubérisation d'une plante issue d'un bourgeon adventif développé sur le tubercule mère avant la plantation.

(ap : axe principal ; bax1 : bourgeons axillaires 1 ; bi : bourgeon adventif inhibé ; nt : néo-tubercule ; pt : prétubercule ; r : racine ; tm : cicatrice du tubercule mère).

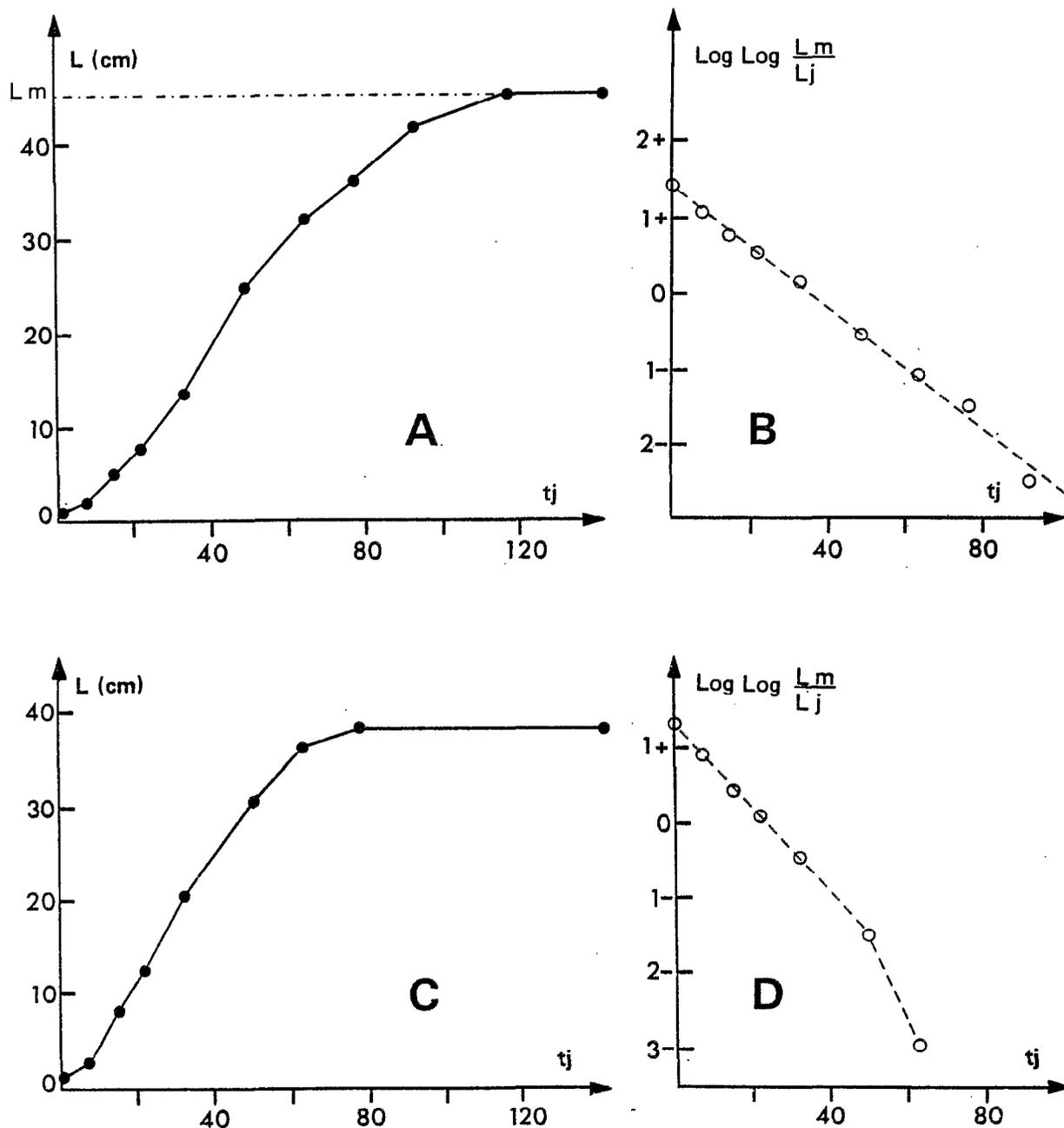


Fig. 22 . - Cultivar SP DOUCE

A et B : Longueurs L (graphique A) et valeurs de $\text{Log Log} \frac{L_m}{L_j}$ (graphique B) du tubercule de la plante B2 en fonction du temps t_j en jours ($r = -0,996$)

C et D : idem pour la plante C2 (r calculé sur les 6 premiers points = $-0,999$; r calculé sur tous les points = $-0,991$)

Le point zéro correspond à la date d'observation d'une ébauche tubérisée.

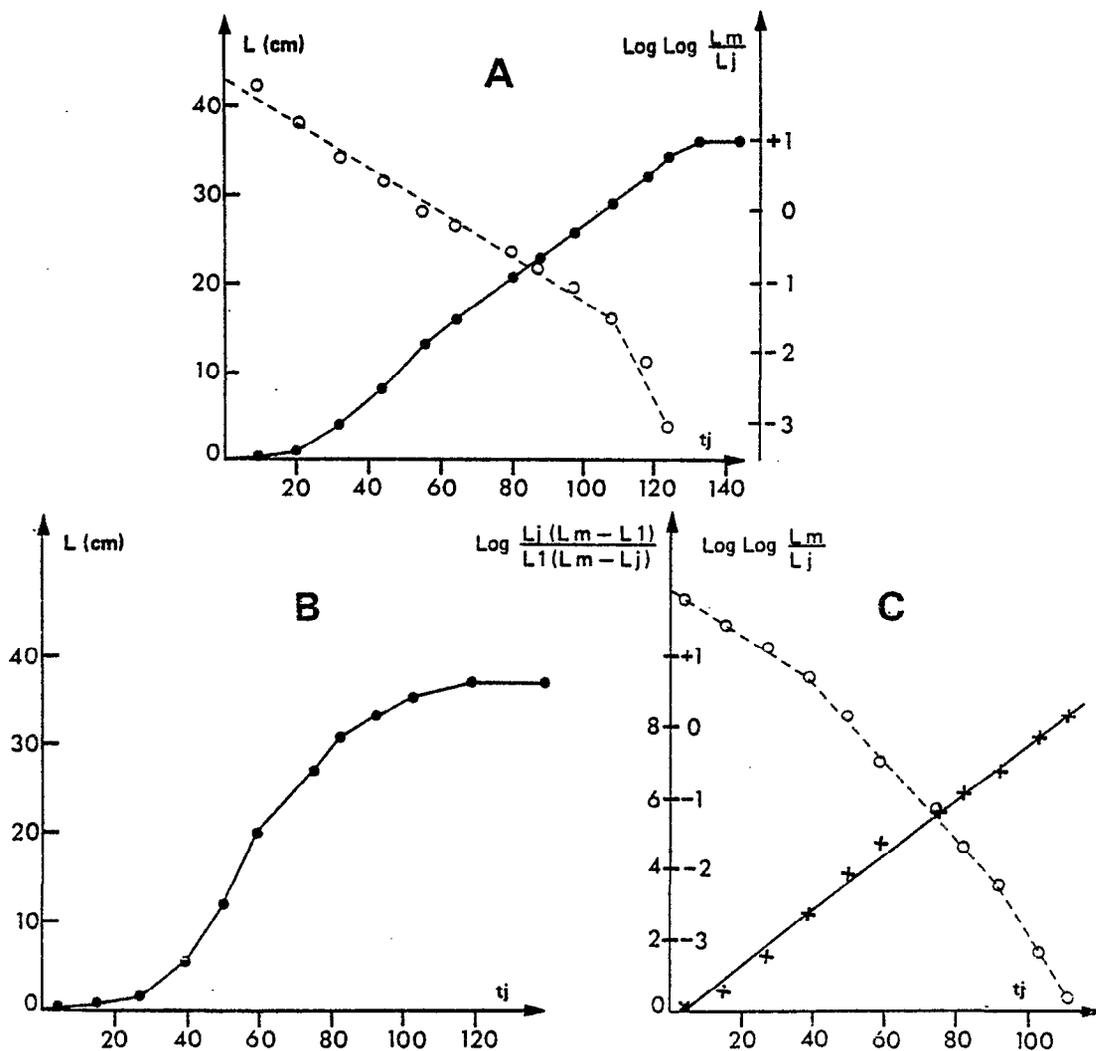


Fig. 23 . - Cultivar LOKPA

A : Longueurs L (●) et valeurs de $\text{Log Log } \frac{L_m}{L_j}$ (○) du tubercule de la plante A1 en fonction du temps t_j en jours (r calculé sur les 10 premiers points (○) = - 0,996; r calculé sur tous les points = - 0,979).

B et C : Longueurs L (graphique B) et valeurs de $\text{Log } \frac{L_j(L_m - L_1)}{L_1(L_m - L_j)}$ (×) et de $\text{Log Log } \frac{L_m}{L_j}$ (○) (graphique C) du tubercule de la plante A3 en fonction du temps t_j (r calculé sur les points (×) = 0,998).

Le point zéro correspond à la date du stade "éclatement".

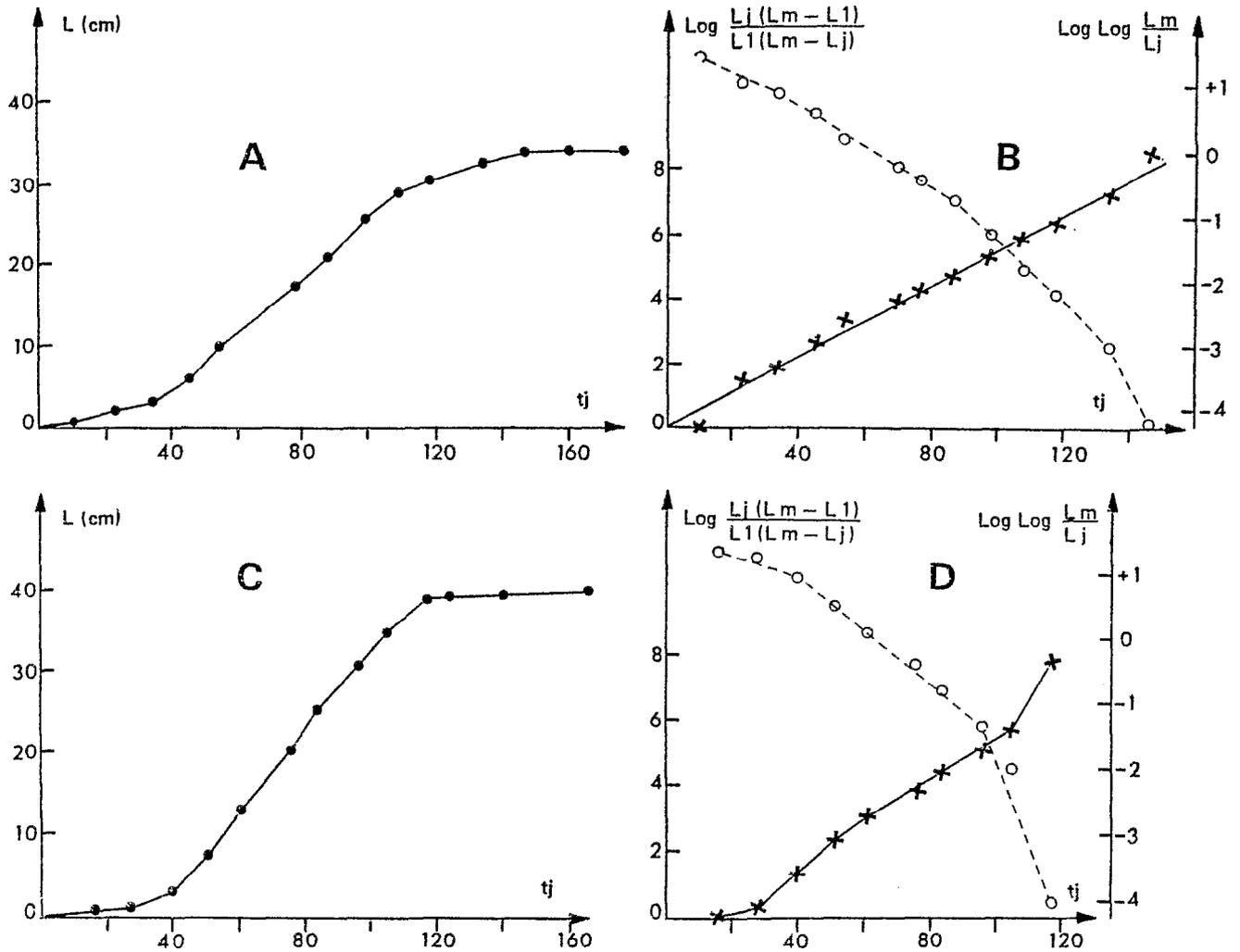


Fig. 24 . - Cultivar GNAN

A et B : Longueurs L (graphique A) et valeurs de $\text{Log} \frac{L_j(L_m - L_1)}{L_1(L_m - L_j)}$ (*) et de

$\text{Log Log} \frac{L_m}{L_j}$ (O) (graphique B) du tubercule de la plante C6 en fonction du temps t_j en jours (r calculé sur tous les points (*) = 0,995).

C et D : idem pour la plante B6 (r calculé pour $L = f(t_j)$ dans l'intervalle $t_j 40 - 120 = 0,999$).

Le point zéro correspond à la date du stade "éclatement".

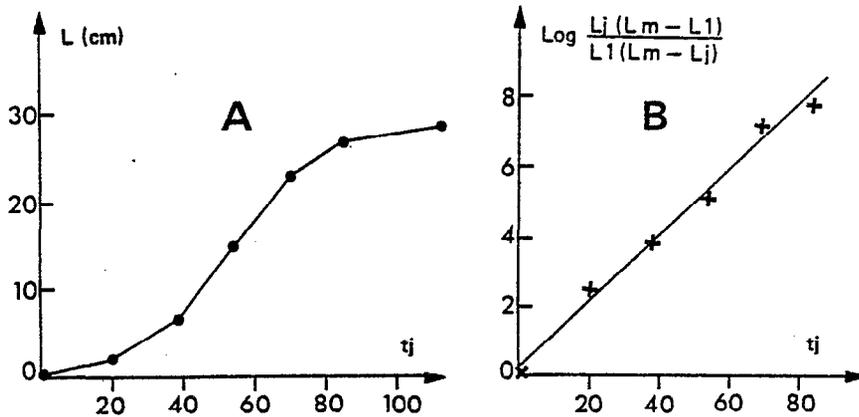


Fig. 25 . - Cultivar KRENGLÉ

A et B : Longueurs L (graphique A) et valeurs de $\text{Log} \frac{L_j(L_m - L_1)}{L_1(L_m - L_j)}$ (graphique B) du tubercule de la plante n° 48-75 en fonction du temps t_j en jours ($r = 0,994$).

Le point zéro correspond à la date d'observation d'une ébauche tubérisée.

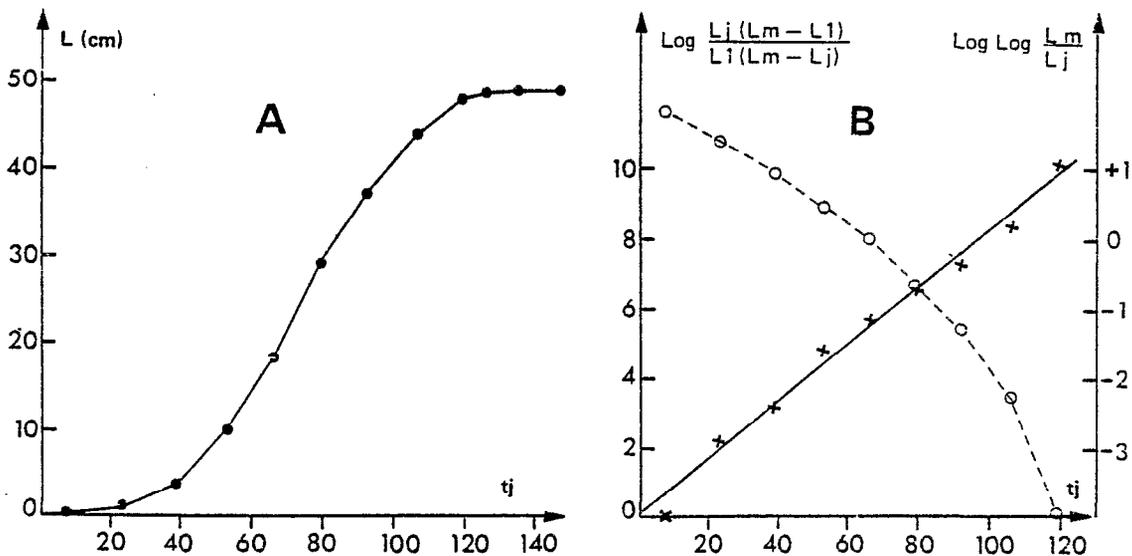


Fig. 26 . - Cultivar SÉPÈLD

A et B : Longueurs L (graphique A) et valeurs de $\text{Log} \frac{L_j(L_m - L_1)}{L_1(L_m - L_j)}$ (\times) et de $\text{Log Log} \frac{L_m}{L_j}$ (O) (graphique B) du tubercule de la plante A en fonction du temps t_j en jours (r calculé sur les points (\times) = 0,992).
Le point zéro correspond à la date du stade "éclatement".

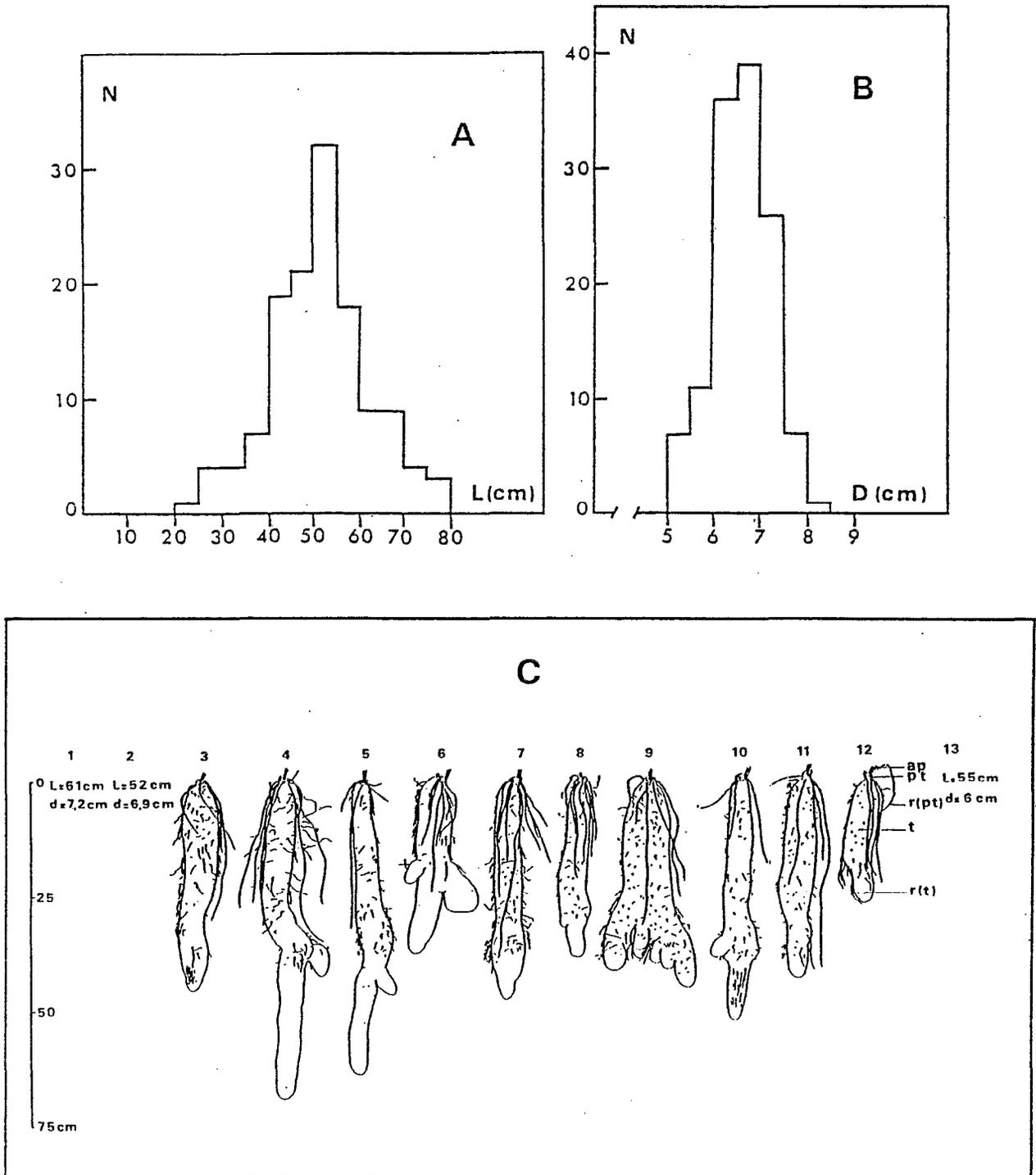


Fig. 27. - Dioscorea complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*
Cultivar SP DOUCE . Culture au champ à Adiopodoumé (avril -
décembre 1974).

A : Histogramme montrant les variations de la longueur finale du tubercule de 127 plantes issues de bourgeons adventifs et obtenues à partir de 11 tubercules mères appartenant à 5 clones.

(N : nombre de tubercules; L : longueur du tubercule en cm).

B : idem pour les variations du diamètre modal (D en cm).

C : Morphologie et dimensions finales du tubercule de 13 plantes issues d'un tubercule mère .

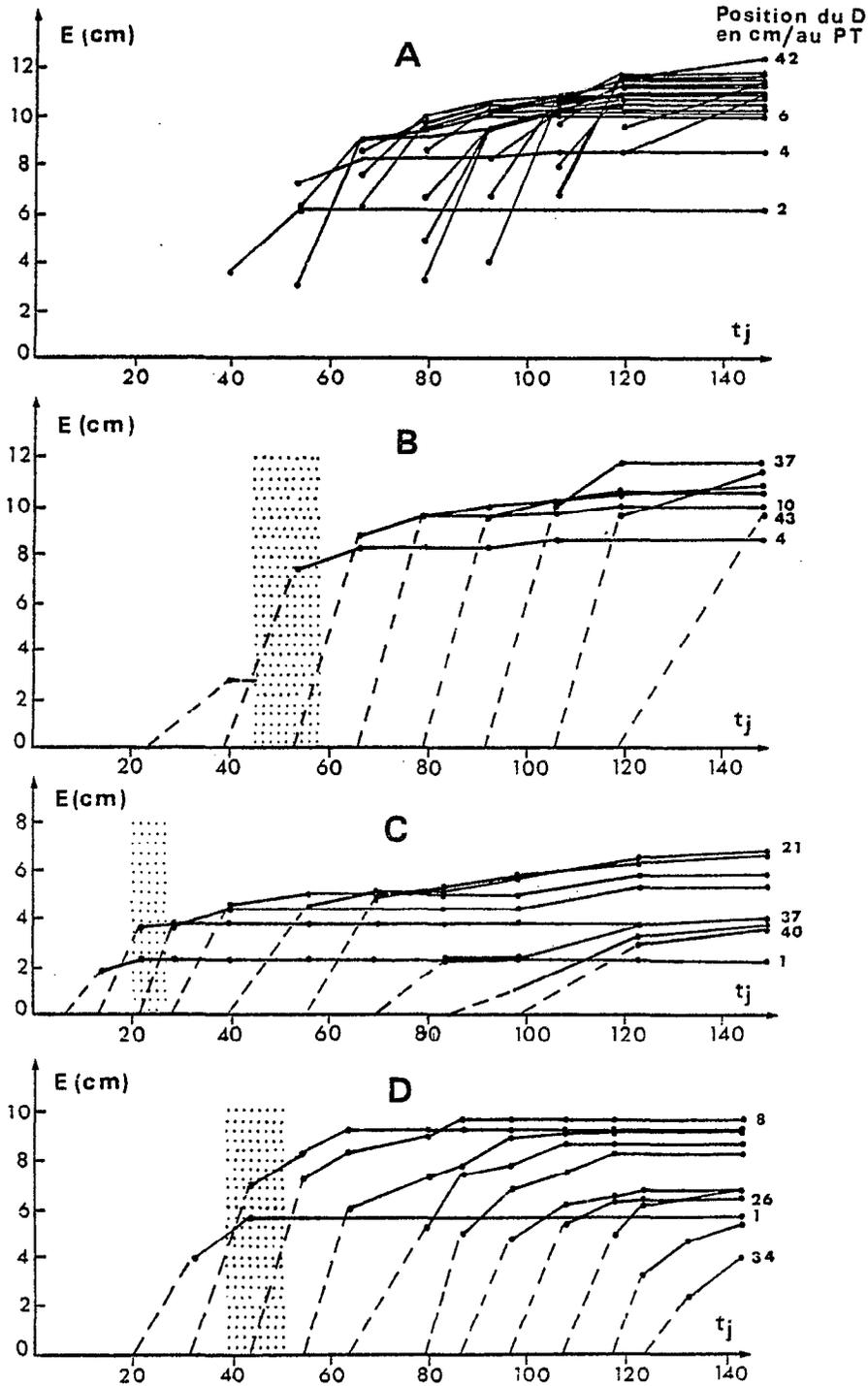


Fig. 28 .- Croissance en épaisseur du tubercule.

A : Epaisseurs E en fonction du temps t_j en jours après l'éclatement, du tubercule de la plante A du cultivar SÉPELO, au niveau des diamètres marqués tous les 2 cm à partir du pré-tubercule.

B : Epaisseurs E en fonction du temps t_j , du même tubercule (A, cv SÉPELO), au niveau des plans horizontaux tangents au sommet du tubercule les jours des observations.

En tiré: épaissement initial ; en pointillé: situation de l'arrêt de la croissance aérienne de la plante.

C : idem, plante B6 du cultivar SP DOUCE

D : idem; plante A1 du cultivar LOKPA

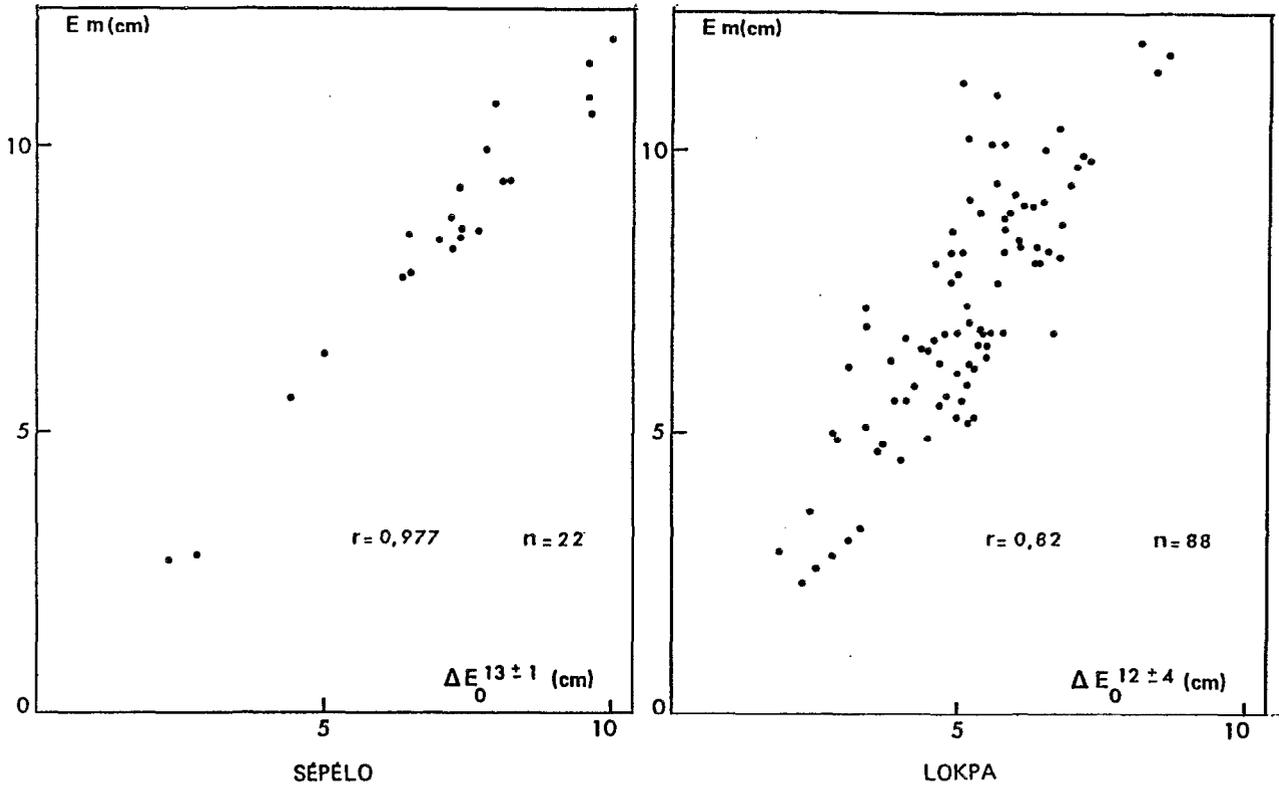


Fig. 29 .- Relation entre l'épaisseur finale E_m et l'épaississement initial $\Delta E_0^{12 \pm 4}$ du tubercule dans les plans horizontaux tangents à son sommet.

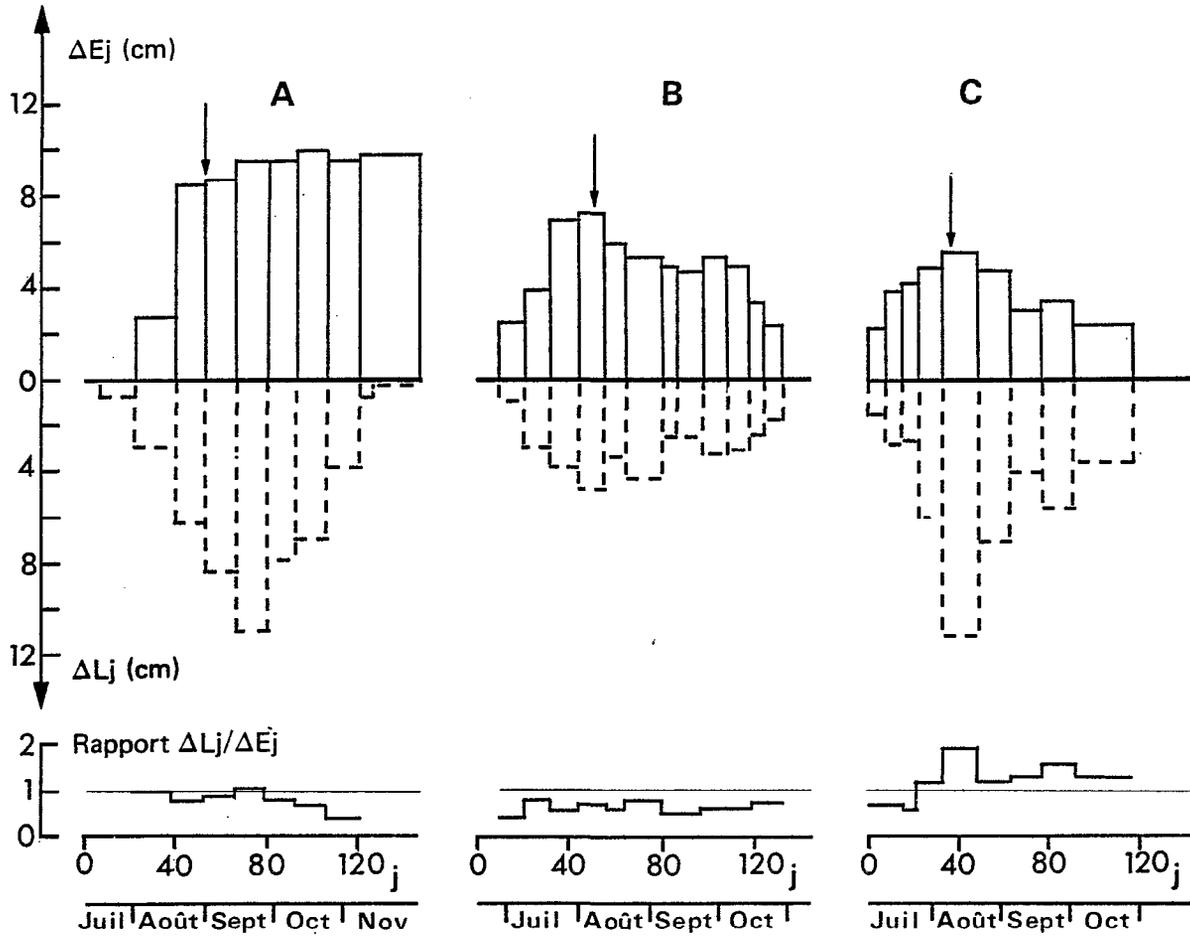


Fig. 30 .- Comparaison de l'allongement (ΔL_j) et de l'épaississement initial (ΔE_j) acquis par le tubercule pendant le temps Δt_j séparant deux observations.

A : plante A du cultivar SÉPÈLO

B : plante A1 du cultivar LOKPA

C : plante B2 du cultivar SP DOUCE

Le temps t_0 correspond à la date du stade "éclatement" (graphiques A et B) ou à l'observation d'une ébauche tubérisée (graphique C).

La flèche situe l'arrêt de la croissance aérienne.

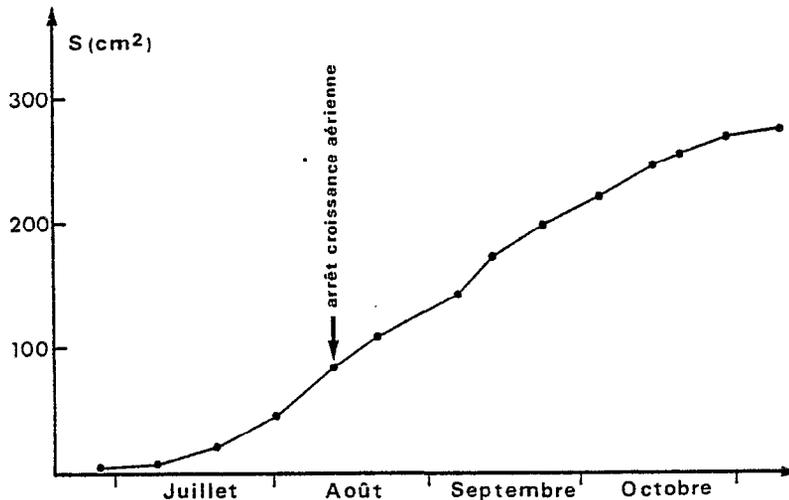


Fig. 31 .- Surfaces S des projections orthogonales dans un plan vertical du tubercule de la plante A1 du cultivar LOKPA en fonction du temps t_j en jours après l'éclatement .

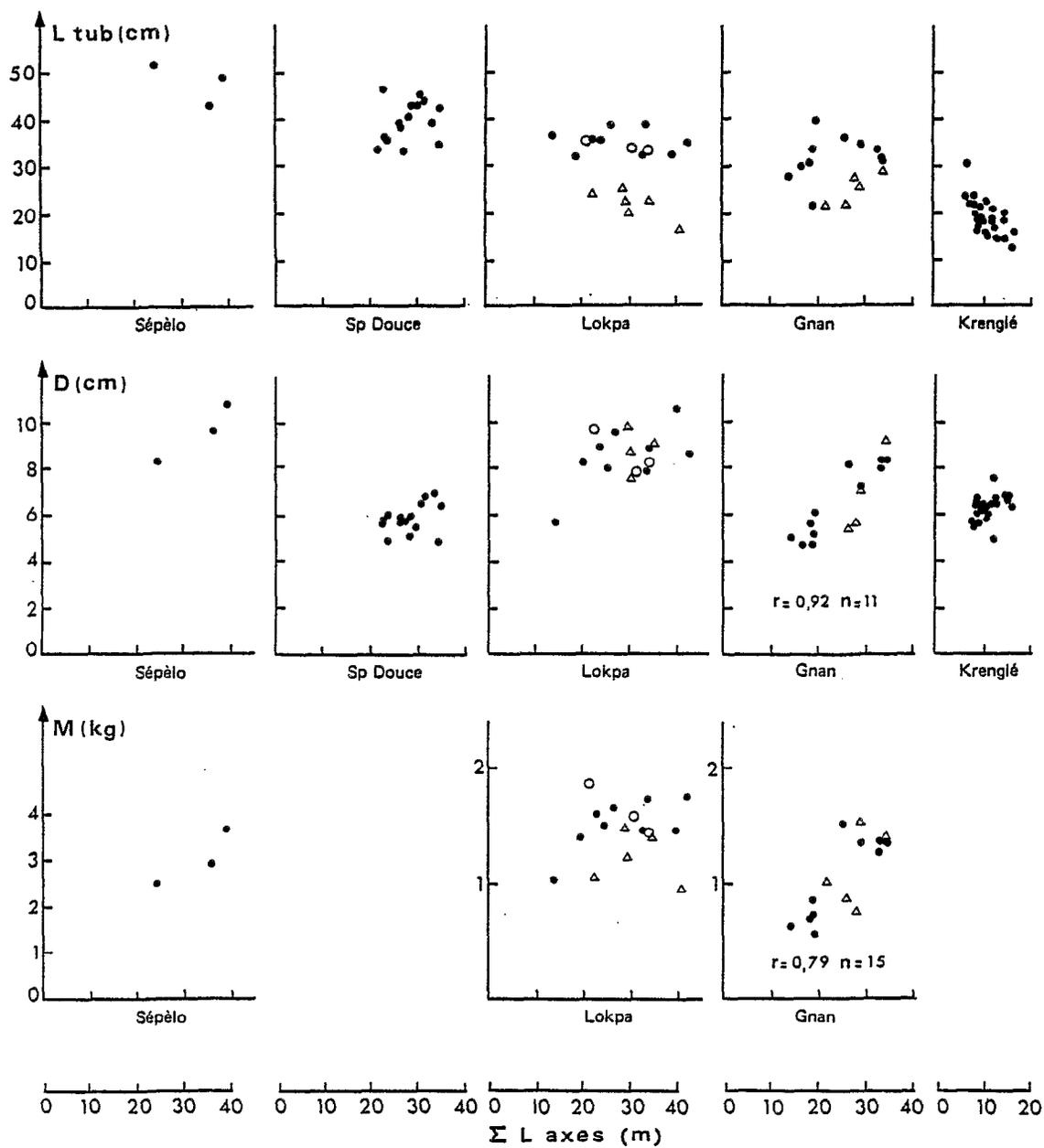


Fig. 32 .-Relations entre la longueur du tubercule (L_{tub}), le diamètre moyen (partie cylindrique) du tubercule (D), la masse des tubercules par plante (M), et la somme des longueurs des axes aériens (ΣL_{axes}).
Tubercule(s) par plante: un(●); plusieurs(○); à morphogénèse atypique(Δ).

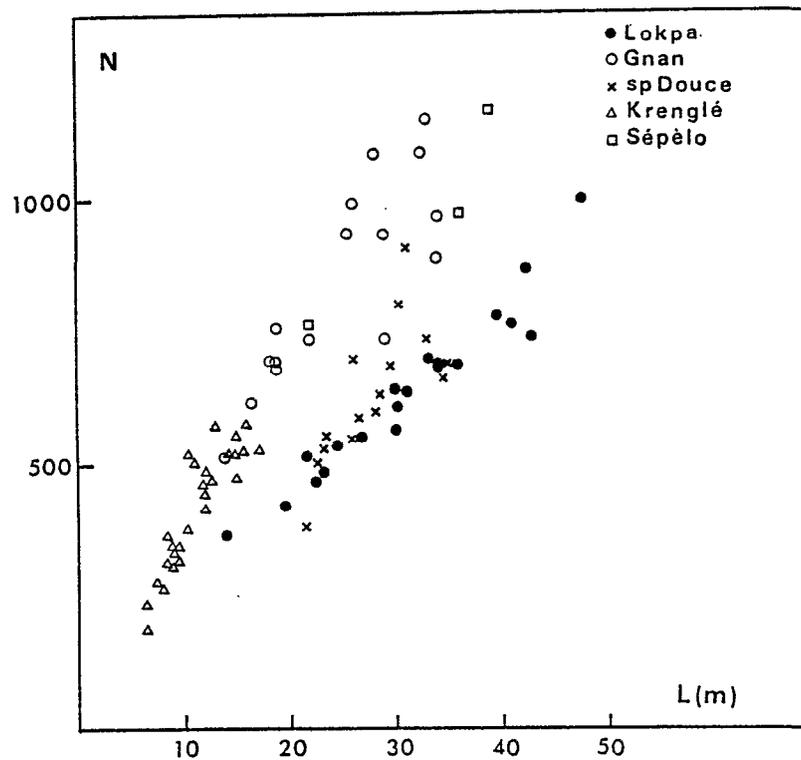


Fig. 33 .-Relations existant entre le nombre total de feuilles (N) et la longueur finale de l'ensemble des axes aériens (L). ($0,73 \leq r \leq 0,97$).

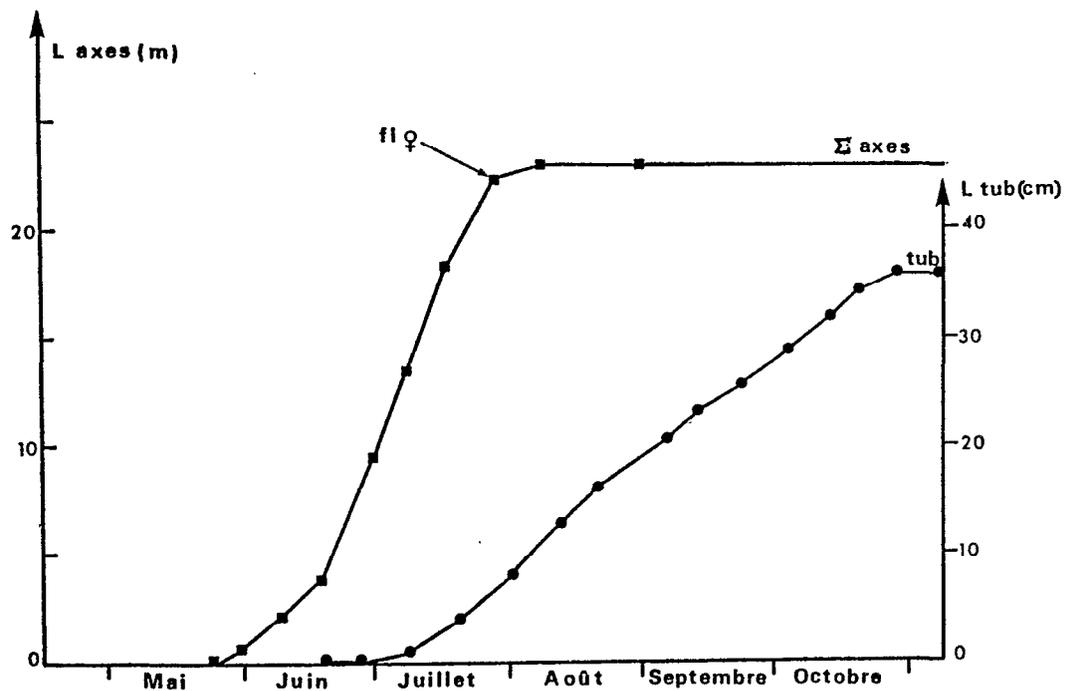


Fig. 34 A . Plante A1 du cultivar LOKPA

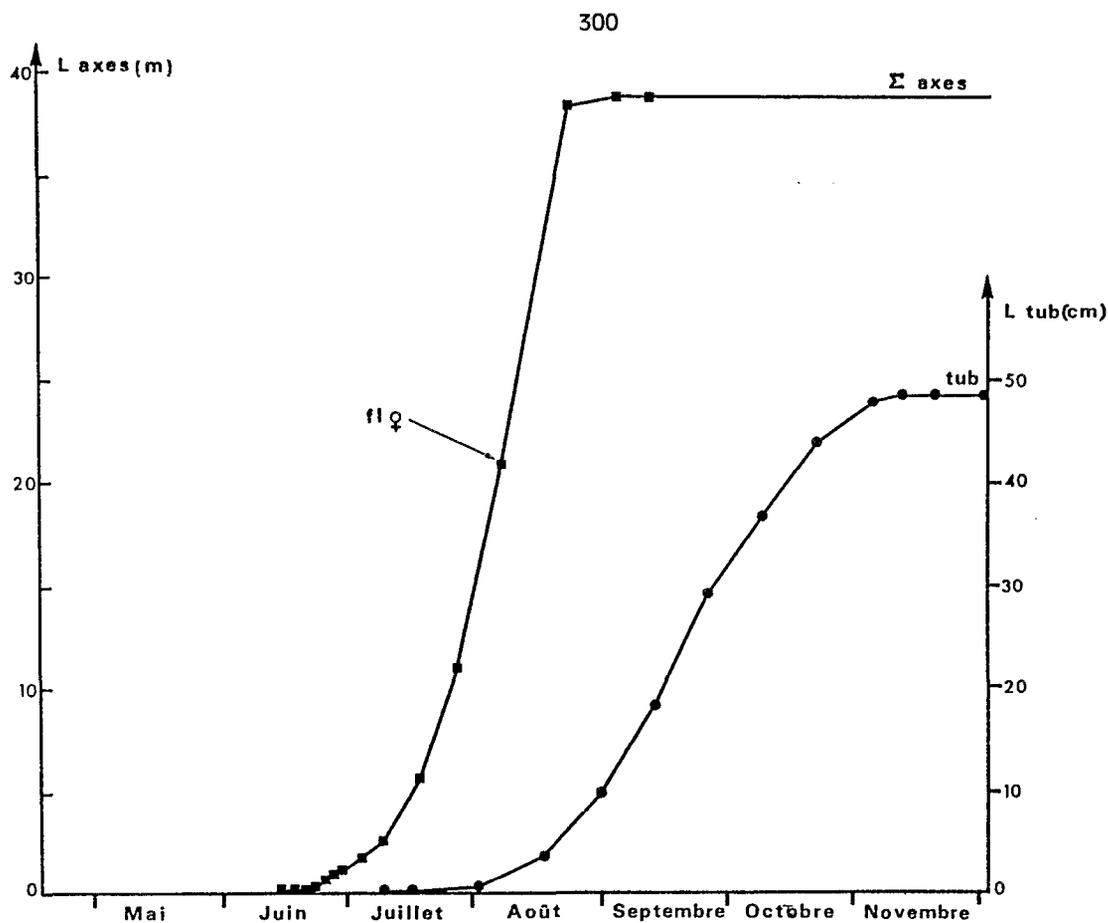


Fig. 34 B : plante A du cultivar SÉPÈLO

Fig. 34 .- Evolution de la croissance en longueur du système des axes aériens et du tubercule au cours du cycle partant d'un fragment de tubercule dépourvu de bourgeons.

Le point zéro de l'allongement du tubercule correspond au stade "éclatement".

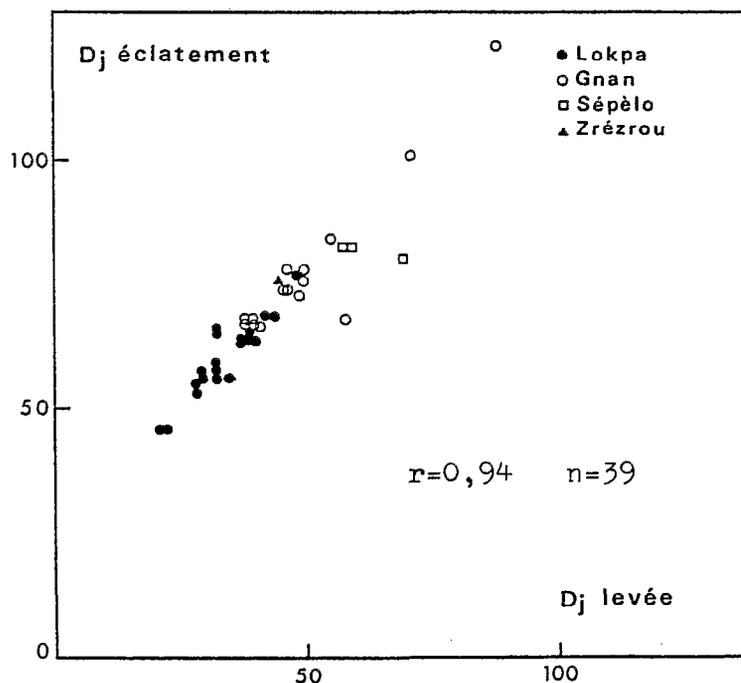


Fig. 35 .-Relation entre la durée D_j en jours séparant la fragmentation-plantation du stade "éclatement" (D_j éclatement) et la durée de la levée (D_j levée).

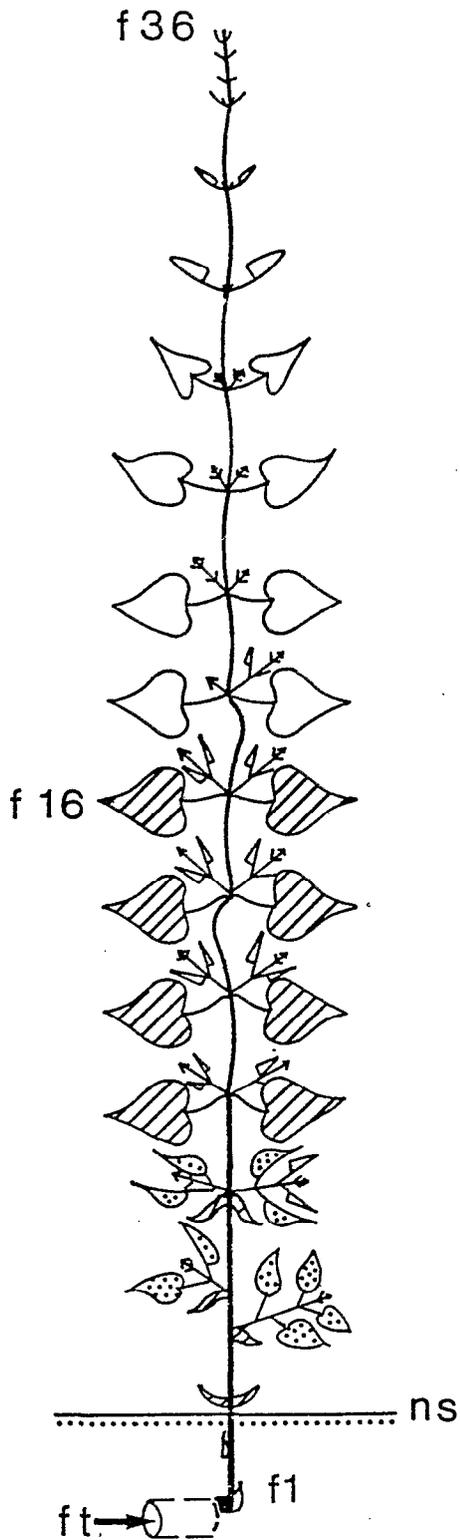


Fig.36

Fig. 36 .-Schéma représentant le développement atteint par la plante A1 du cultivar LOKPA le jour du stade "éclatement".
(f: feuille; ft: fragment du tubercule mère, ns: niveau du sol; en hachuré et en pointillé: feuille adulte)

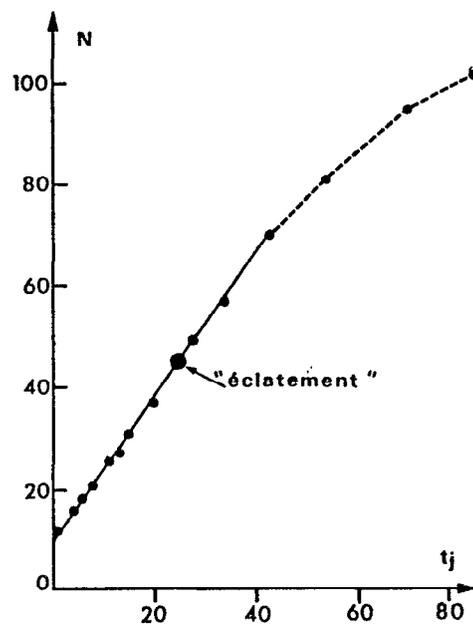


Fig.37

Fig. 37 .-Nombre de feuilles de l'axe principal (N) en fonction du temps tj en jours après la levée. (plante A du cultivar SÉPÉLO).

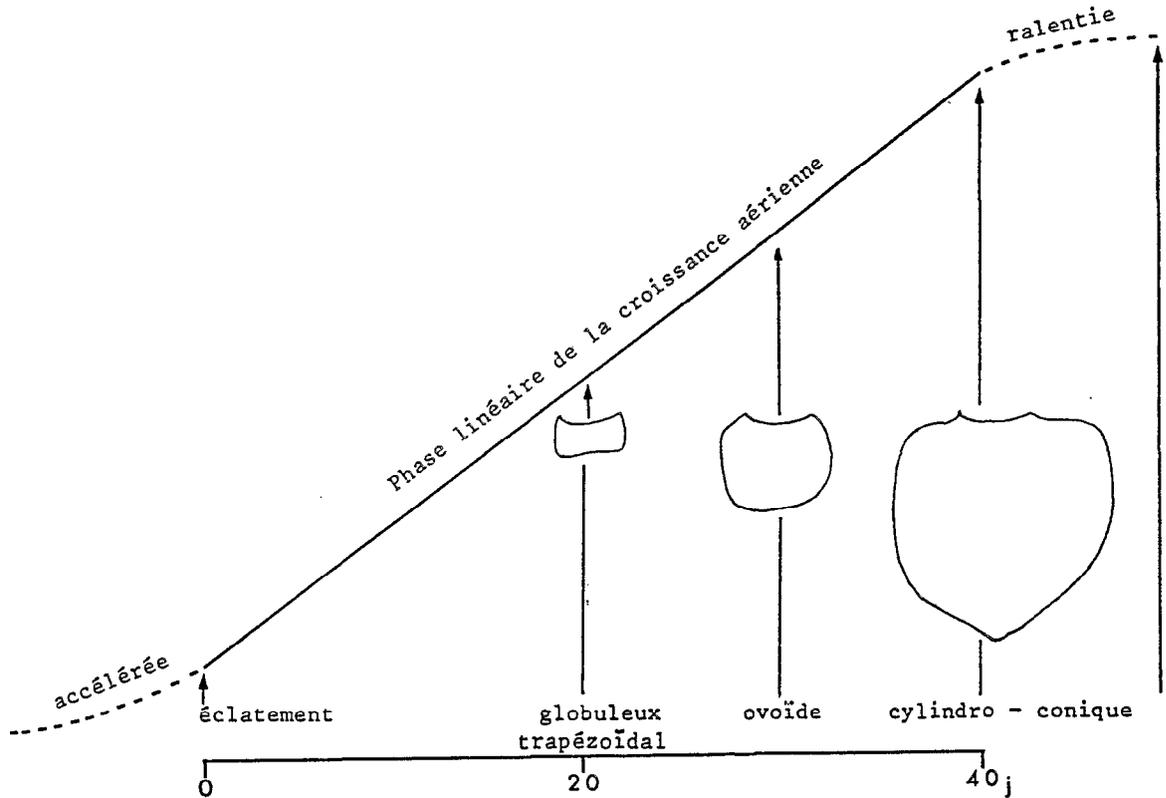


Fig. 38.-Schéma permettant de situer l'allongement perceptible du tubercule par rapport à la croissance aérienne.

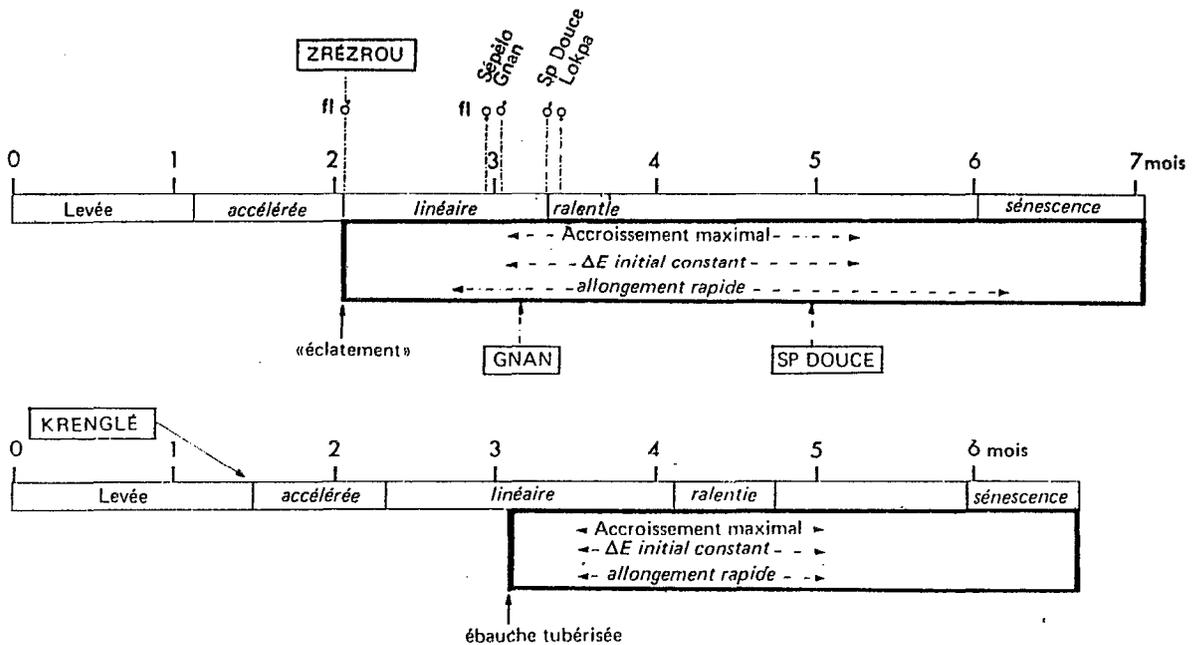


Fig. 39.-Schéma résumant les phases du développement au cours du cycle partant d'un fragment de tubercule dépourvu de bourgeons. (En trait fin: parties aériennes; en trait épais: tubercule; encadrement: singularité d'un cultivar).

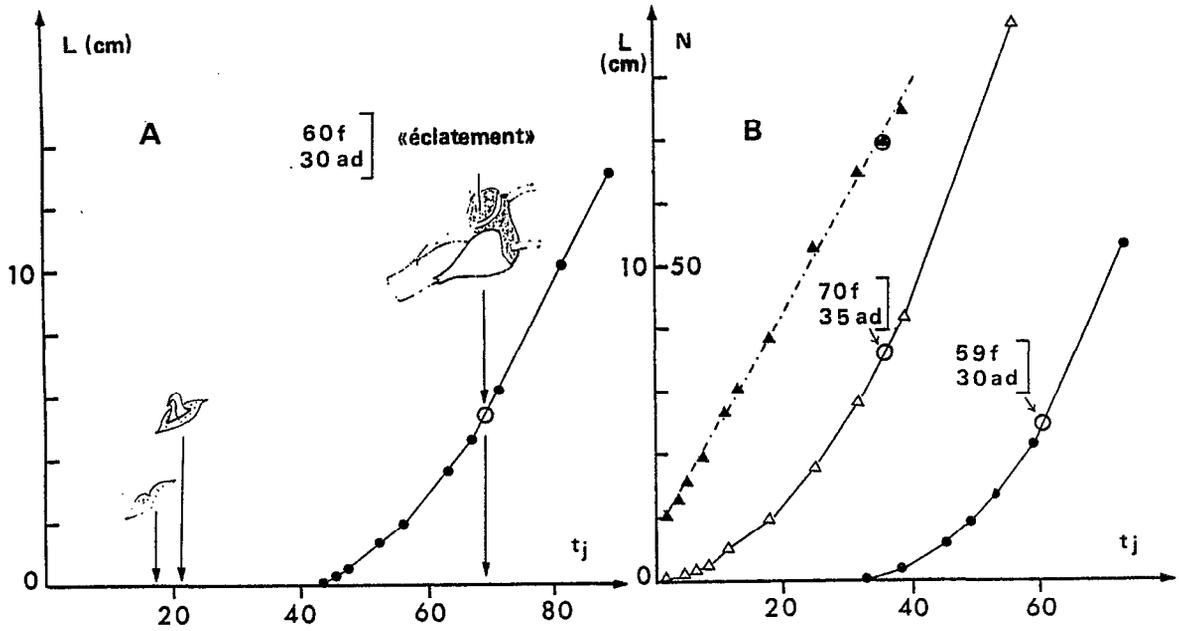


Fig. 40 .- Cultivar SP DOUCE - Effet de la plantation d'un fragment portant une pousse(Δ) ou un bourgeon(●) adventif formé pendant le stockage (graphique B) sur la situation du stade éclatement(○). A : témoin sans bourgeons, 14 janvier; B : (●),31 janvier; (Δ),14 février. En ordonnées: L,longueur du système des axes aériens, N,nombre de feuilles de l'axe principal; tj, jours après la plantation.

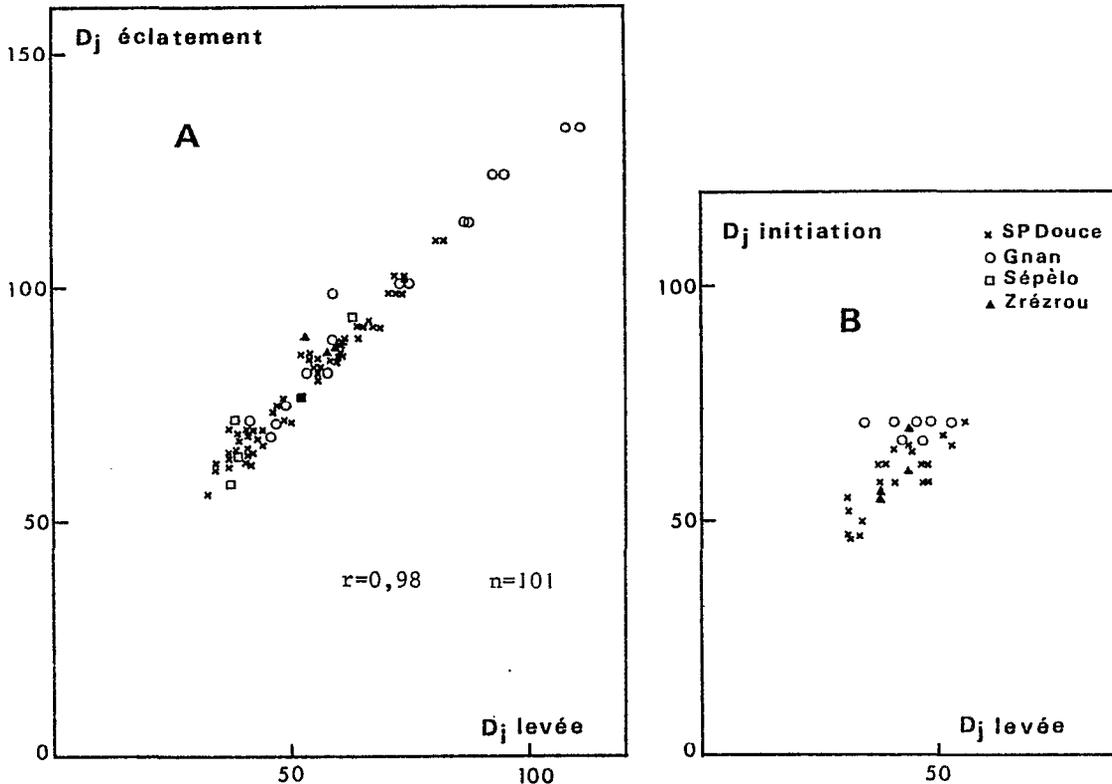


Fig. 41 .-Relations entre la durée Dj en jours séparant la fragmentation-plantation de l'initiation visuelle de la tubérisation (Dj éclatement ou Dj initiation) et la durée de la levée. Plantes dont "l'éclatement" est corrélé (graphique A) ou non (graphique B plantations tardives) au repère foliaire(voir texte).

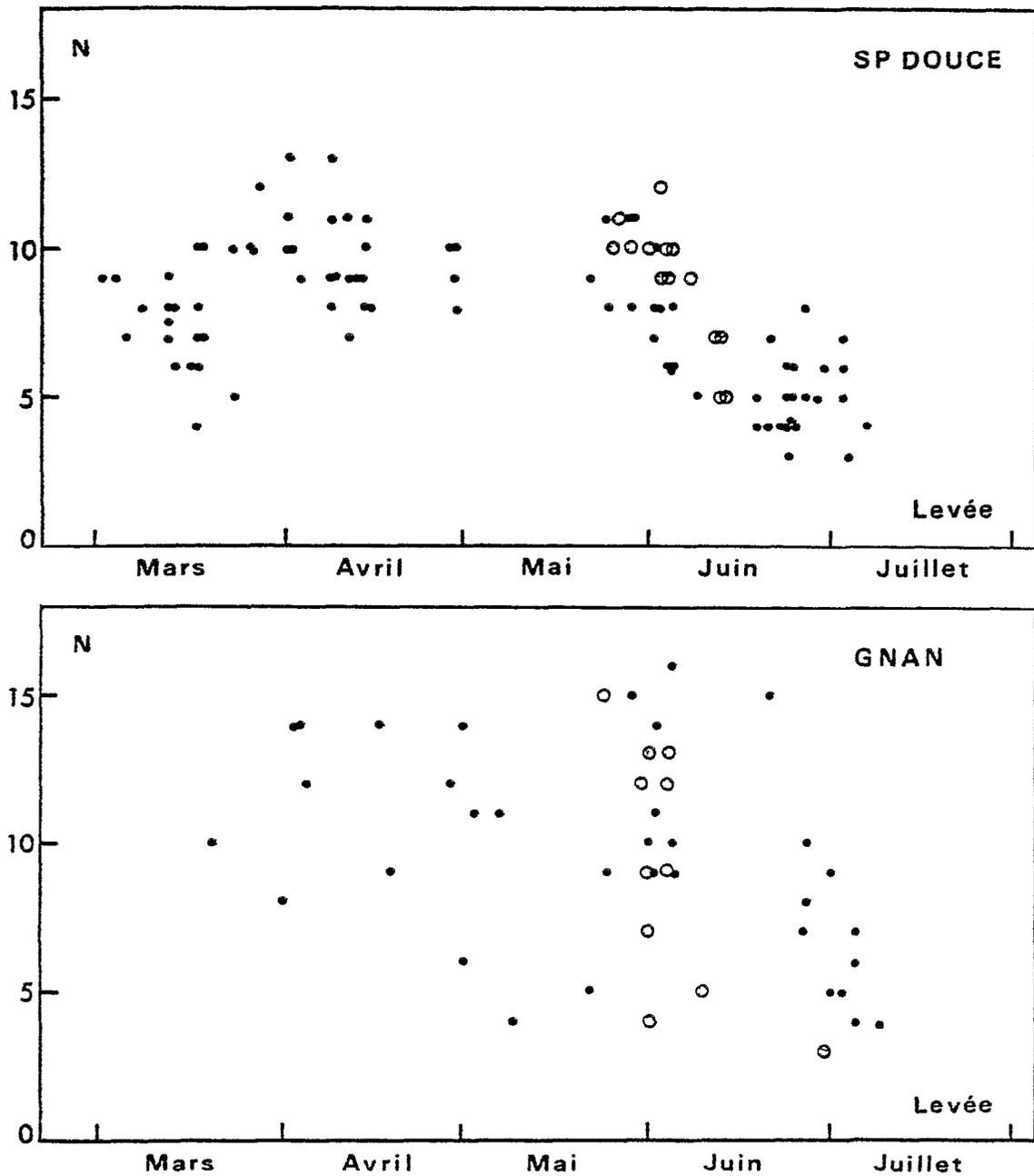


Fig. 42 .-Nombre de feuilles- écailles de l'axe principal (N) en fonction de la date de la levée.
 Culture au champ et en bacs en 1977(O) ,1979-1980(●); arrosage des parcelles avant la mi-avril; plantes issues de bourgeons adventifs néoformés .

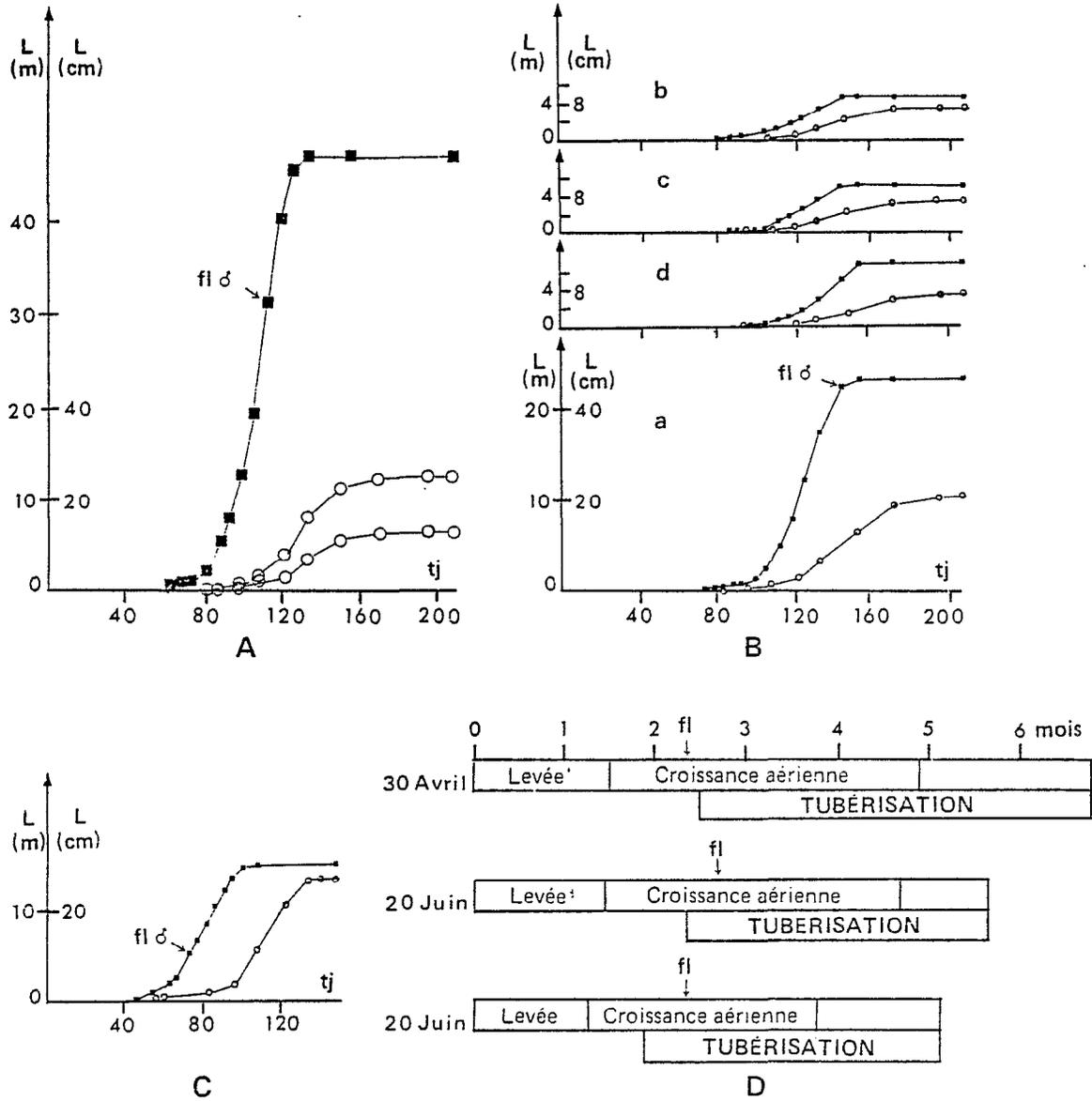


Fig. 43 .-Influence d'une fragmentation-plantation tardive sur l'évolution en fonction du temps de la croissance en longueur du système des axes aériens(■) et du tubercule(O).
 L: longueur de l'ensemble des axes aériens, en m; longueur du tubercule, en cm; tj: durée du cycle, en jours.
 Culture en bacs.Plantation le 20 juin 1979.
 A, B: cultivar GNAN ; C, D: cultivar ZRÉZROU ; D: cycle de 3 plantes.

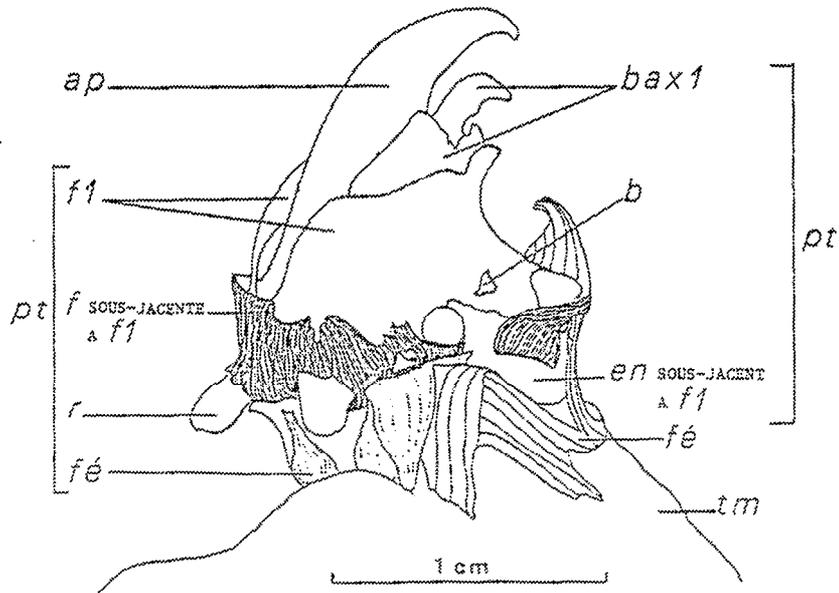
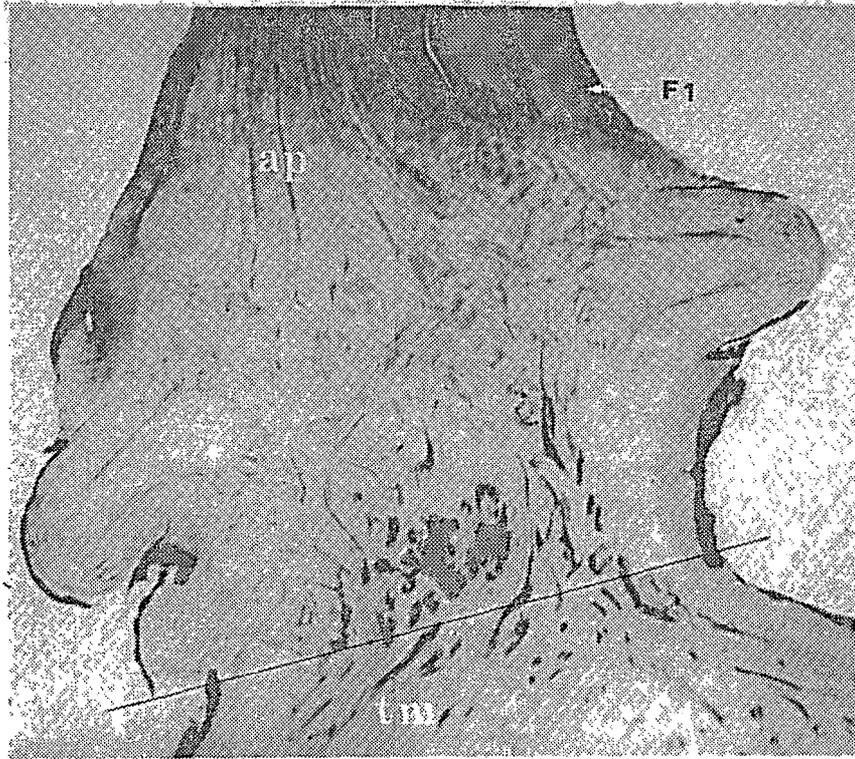


Fig. 44.- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata
Cultivar ZRÉZROU

Prétubercule d'une pousse courte issue du développement d'un bourgeon préformé porté par un tubercule de deuxième récolte.

(ap : axe principal ; bax 1 : bourgeons axillaires sériés 1 ;
b : bourgeon axillaire ; en : entre-noeud ; f1 : feuille-écaille
charnue ; f sous-jacente à f1 et fé : feuilles-écailles sèches ;
n : noeud ; pt : prétubercule ; tm : tubercule mère).

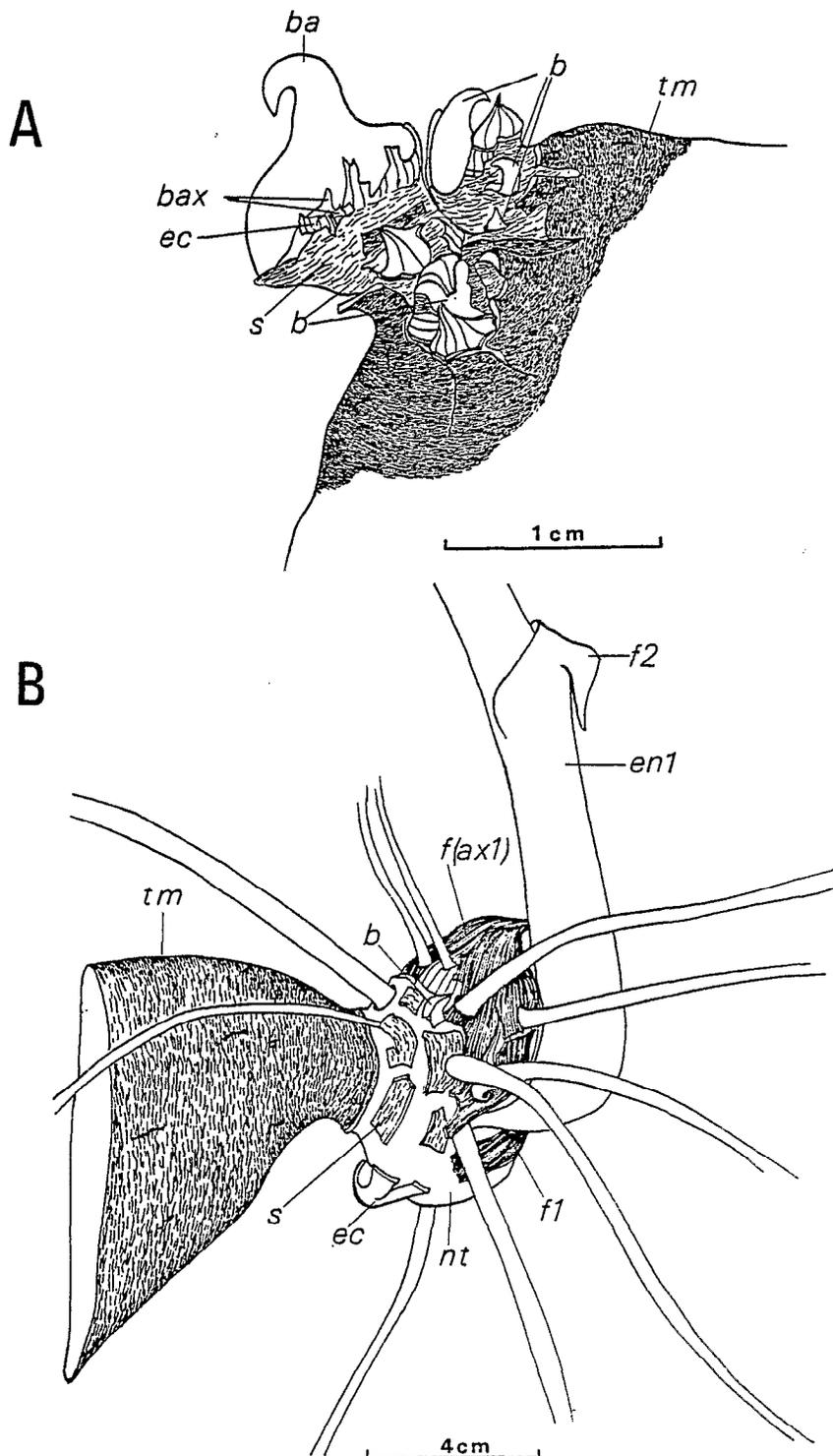


Fig. 45 :- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar LOKPA

Développement d'un bourgeon préformé dormant ou inhibé le jour de la plantation du fragment qui le porte.

A : 19 jours après la plantation

B : 93 jours ; stade prolifération de la plante issue du bourgeon le plus développé. en A.

(b et bax:bourgeon axillaire probablement préformé; ba: bourgeon apical; éc: restes de feuille-écaille; en1:entre-noeud 1 de l'axe principal; f:feuille écaille; nt:néo-tubercule; s:"soubassement" à surface subéreuse;tm:tubercule mère)

Fig. 46 .- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata.

Plante n°51 du cultivar LOKPA. Culture en bac.

Schéma représentant l'évolution du néo-tubercule au cours du cycle partant d'un fragment de tubercule de deuxième récolte à pousse préformée.

A: éclatement.

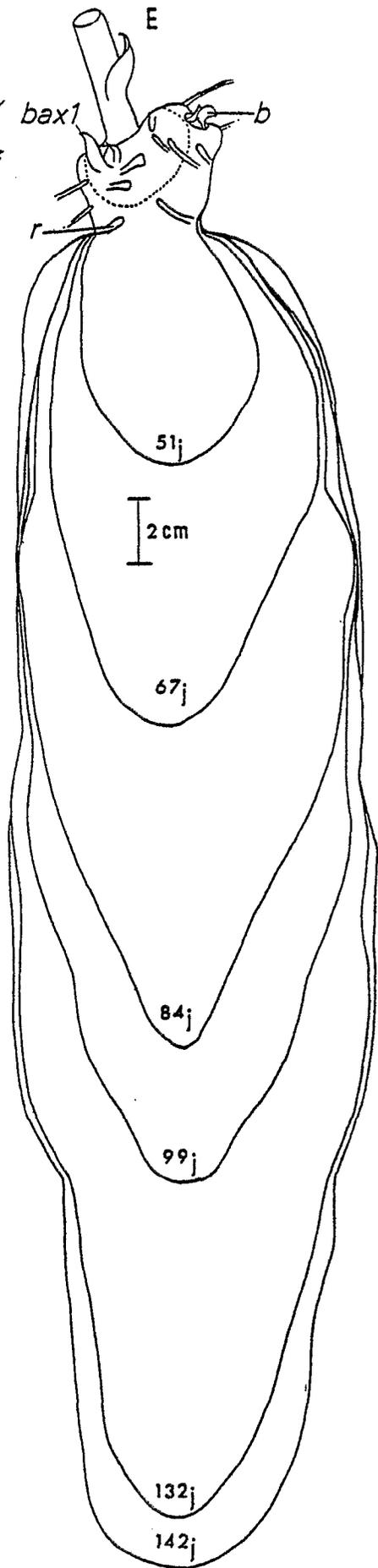
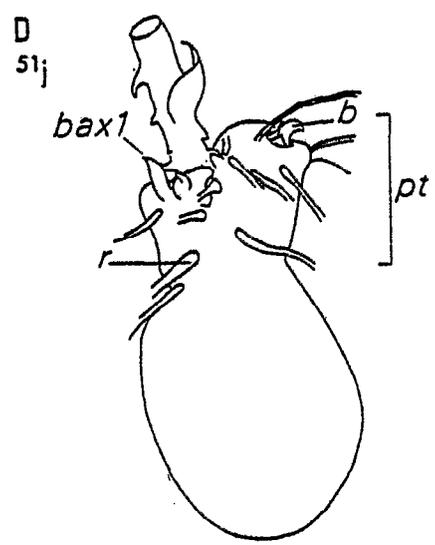
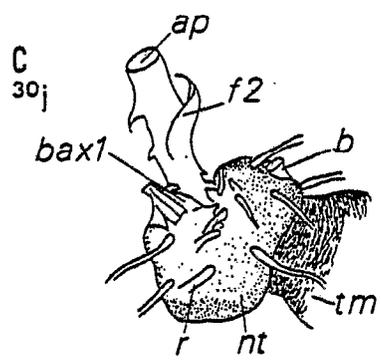
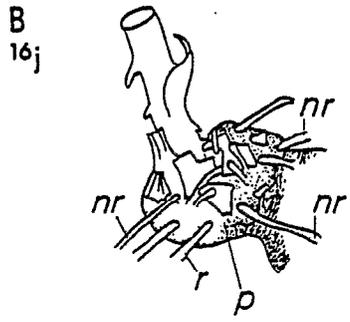
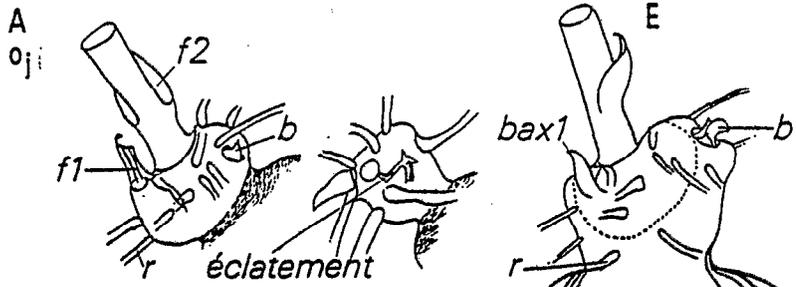
B: prolifération.

C: tubercule globuleux.

D: tubercule ovoïde.

E: projections orthogonales du tubercule sur un plan vertical en fonction du temps en jours après l'éclatement; pour cette plante, le prélèvement du néo-tubercule a eu lieu 142j après l'éclatement.

(ap:axe principal; b:bourgeon préformé; bax1:bourgeons axillaires sériés;
f:feuille-écaille; nr:nouvelle racine; nt:néo-tubercule; pt:prétubercule;
tm:tubercule mère.)



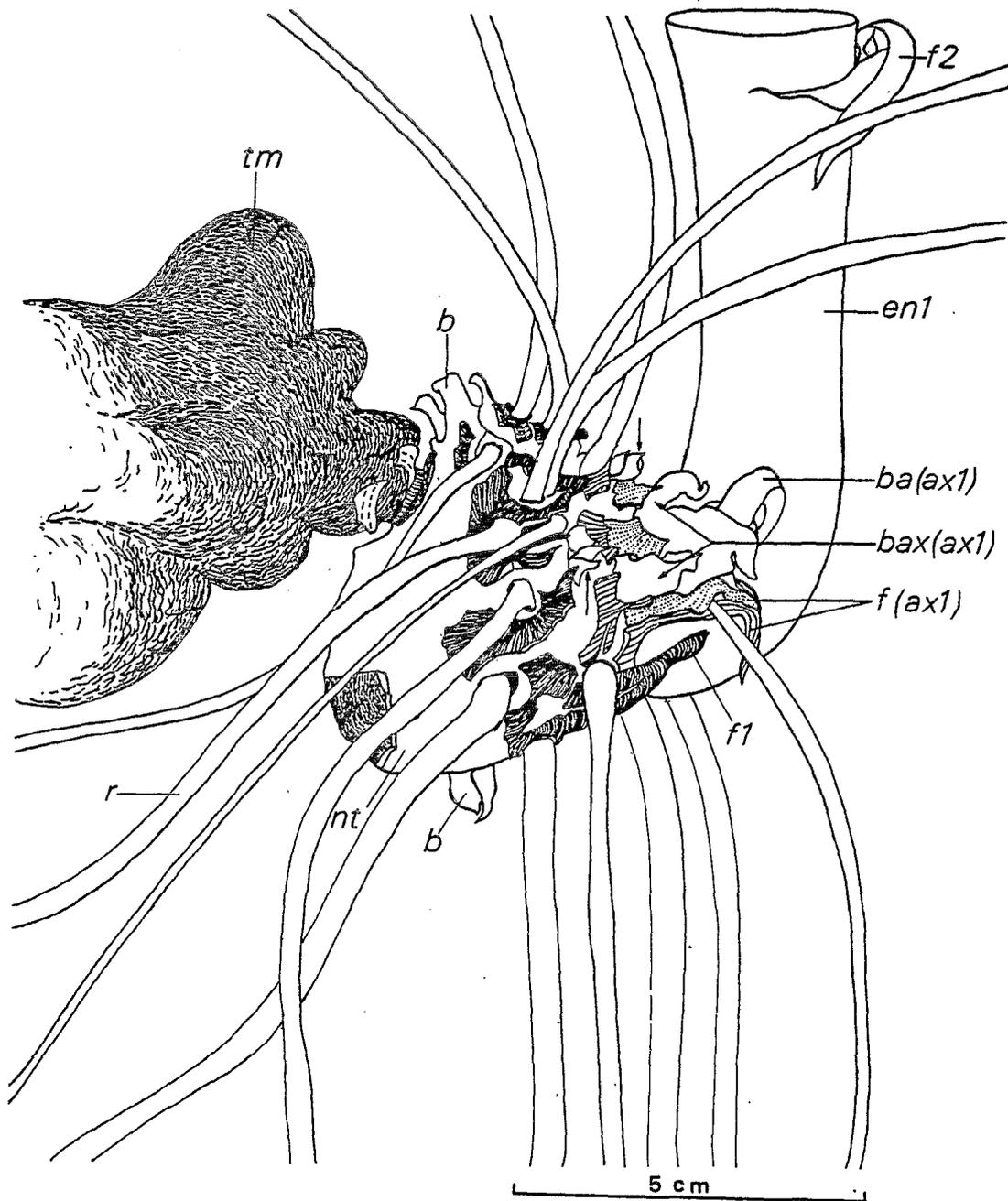


Fig. 47 .- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar ZRÉZROU

Stade ébauche tubérisée d'une plante issue d'une pousse courte préformée d'un tubercule de deuxième récolte.

Prélèvement 25 jours après l'éclatement. On dénombre 23 racines.

(ba: bourgeon apical; bax:bourgeon axillaire; b:bourgeon préformé; en:entre-noeud; nt:néo-tubercule;r:racine; tm:tubercule mère)

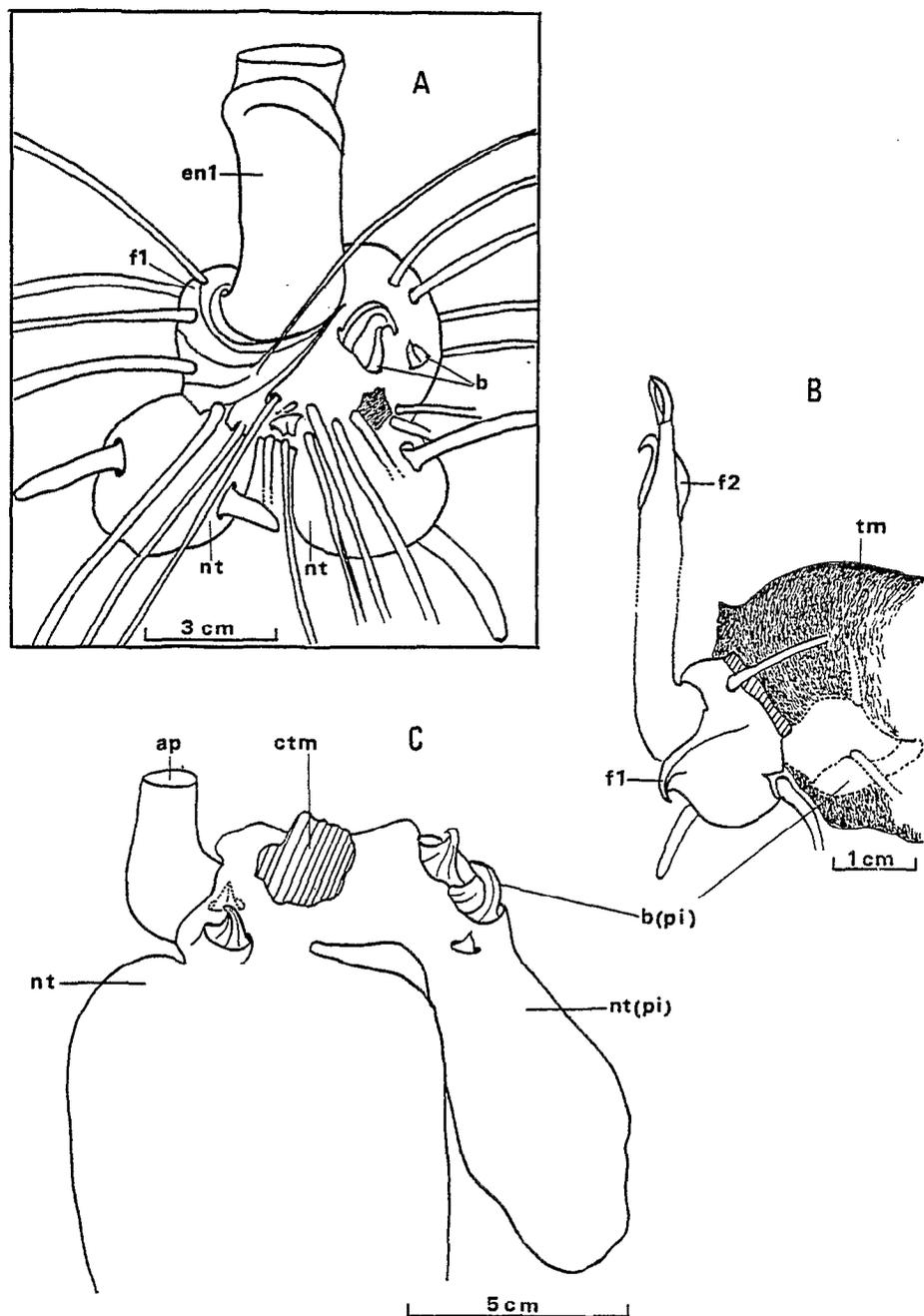


Fig. 48 .- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Formation de deux tubercules par plante.

A : progression du néo-tubercule gênée par le fragment mère

B ,C: développement de l'un lié à la pousse inhibée(pi) adjacente à la pousse dominante . (Plantation d'un fragment à bourgeons dormants ou inhibés).

(ap:axe principal; b:bourgeon; ctm:cicatrice du tubercule mère; en: entre-noeud; f:feuille-écaille;nt:néotubercule; tm: tubercule mère)

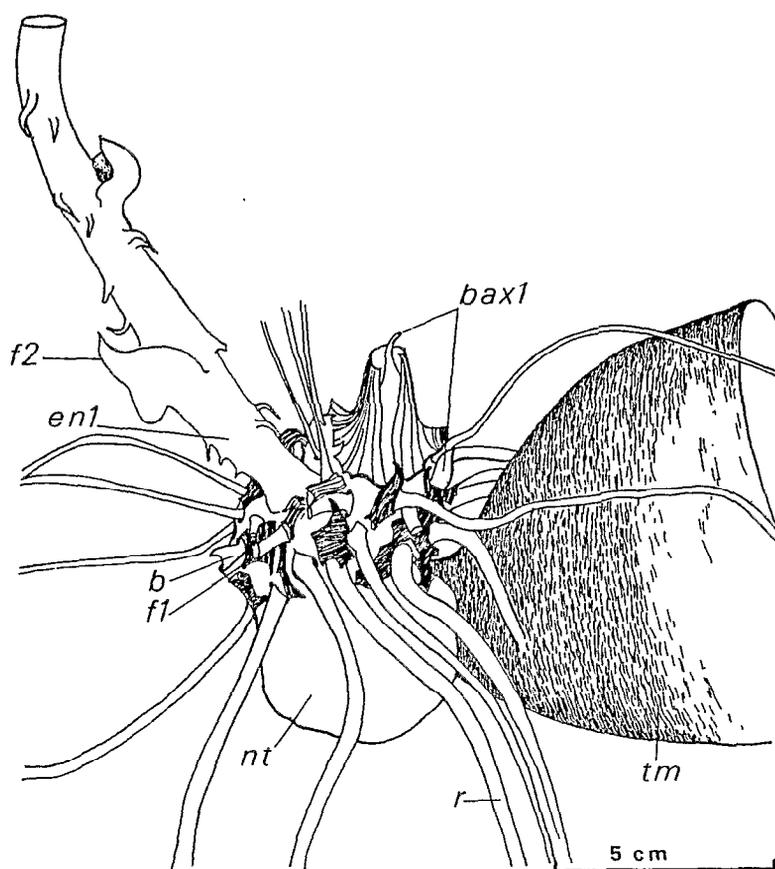


Fig. 49 .- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar LOKPA

Pré- et néo- tubercule d'une plante issue d'un bourgeon préformé de la " tête " d'un tubercule d'une seule récolte.

Prélèvement 46 jours après l'éclatement. On dénombre 38 racines.

(bax1:bourgeons axillaires sériés 1; b:bourgeon préformé; en: entre-
noeud; f:feuille-écaille; nt:néo-tubercule; r:racine; tm:tubercule mère)

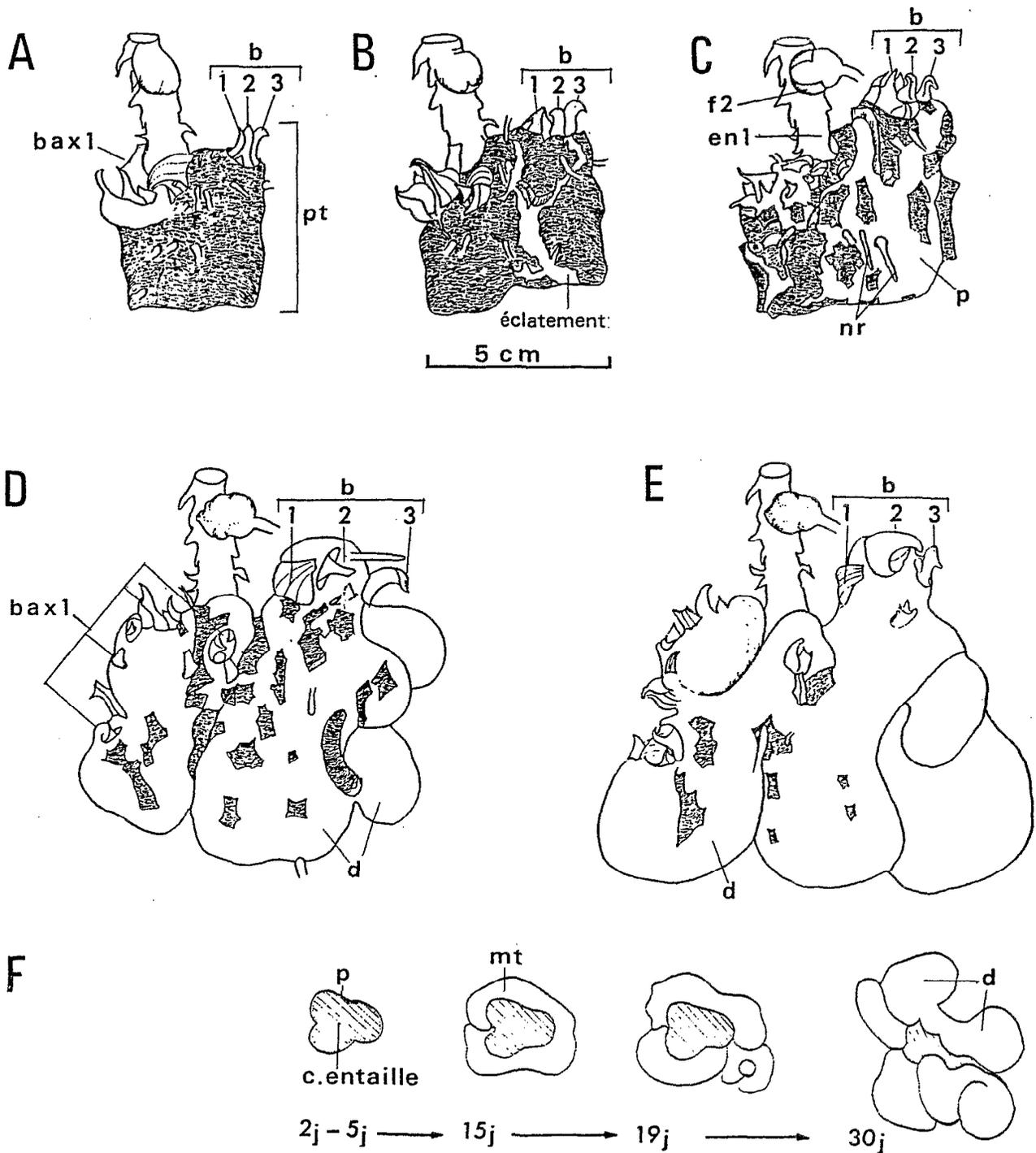


Fig. 50 .- *Dioscorea* complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*
Plante n°51 du cultivar LOKPA . Culture en bac.

Schéma montrant le développement du tubercule de deuxième récolte chez la plante dont l'évolution du néo-tubercule est représentée sur la fig.46.

A:0j, date de la première récolte, le prètubercule (pt) laissé in situ porte les deux ensembles de bourgeons vus sur la fig. 46; B:5j; C:8j; D:19j; E:30j; F:pôle distal face à un miroir.

(b:bourgeon;c:cicatrice; d:digitation; en:entre-noeud; f:feuille-écaille; mt:manchon tubérisé; nr:nouvelle racine; p:prolifération)

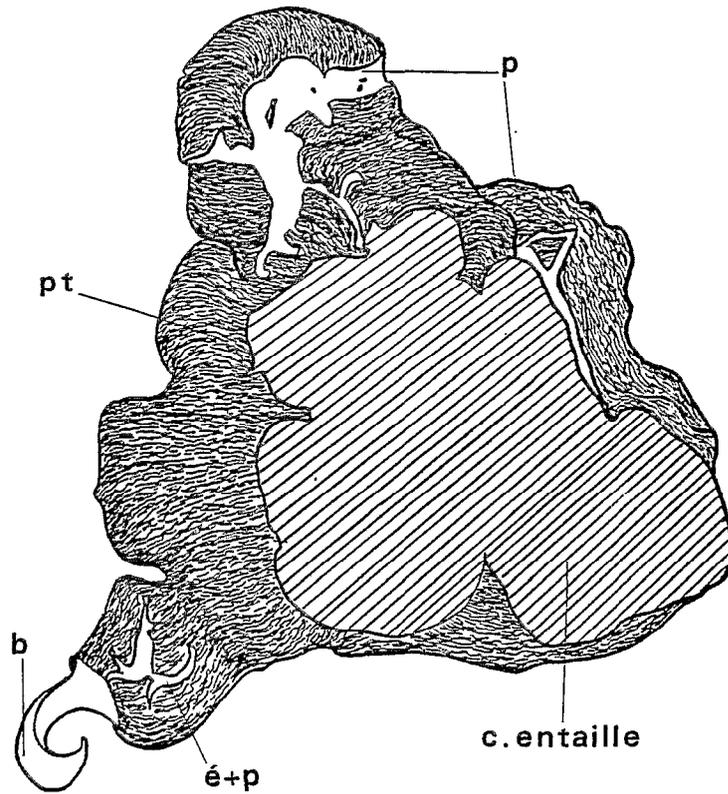


Fig. 51 .- Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata
Cultivar LOKPA

Développement initial du tubercule de deuxième récolte à partir d'un large pré-tubercule portant des bourgeons nettement individualisés.
(Pôle distal vu dans un miroir. b:bourgeon; c:cicatrice; é:éclatement; p:prolifération; pt:pré-tubercule)

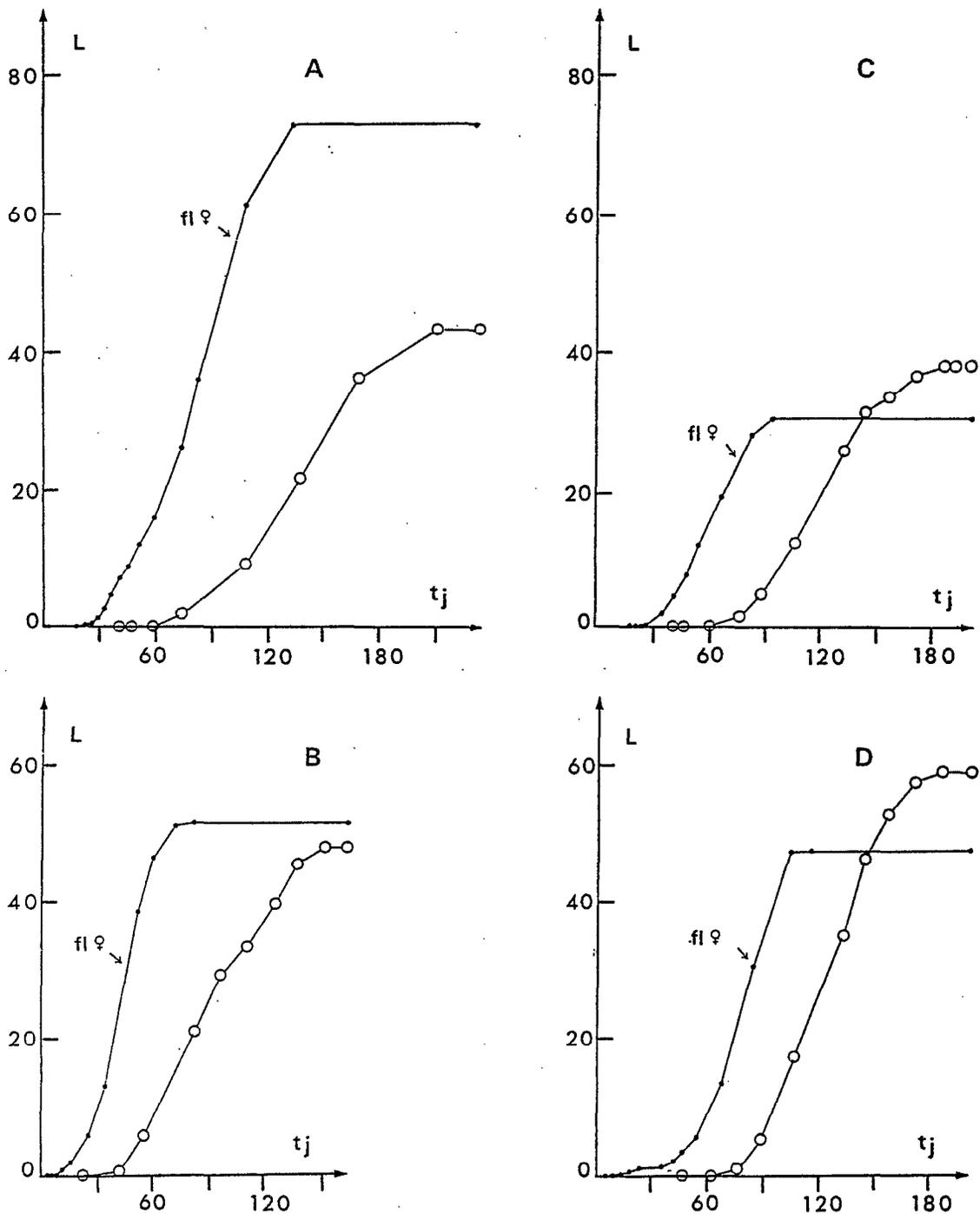


Fig. 52 - Cultivar SÉPELO. Influence de la date de plantation sur la croissance du système des axes aériens (●) et du tubercule (○) de quatre plantes issues de bourgeons préformés de tubercules de deuxième récolte.

L: longueur du système des axes aériens, exprimée en m, et longueur du tubercule exprimée en cm; tj: temps en jours après la plantation.

A: plantation du 23 février, fragment à pousse courte PC;

B: 22 juin, PL; C: 2 mai, PC; D: 2 mai, PL.

Le départ de l'allongement du tubercule correspond à "l'éclatement".

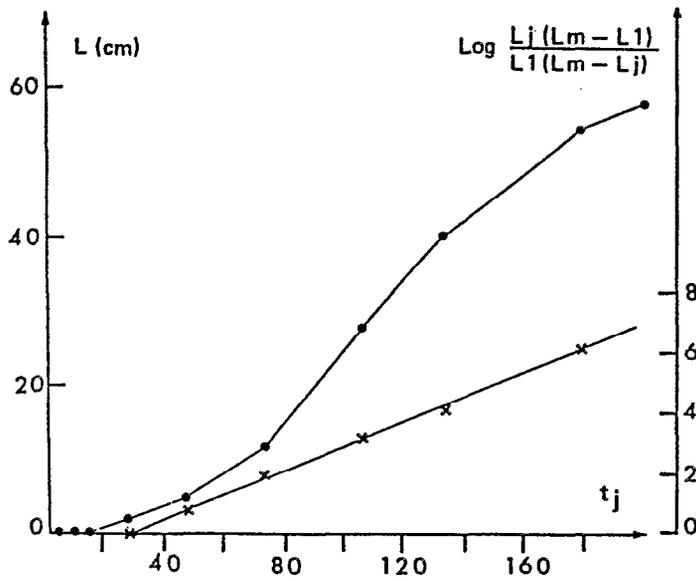


Fig.53

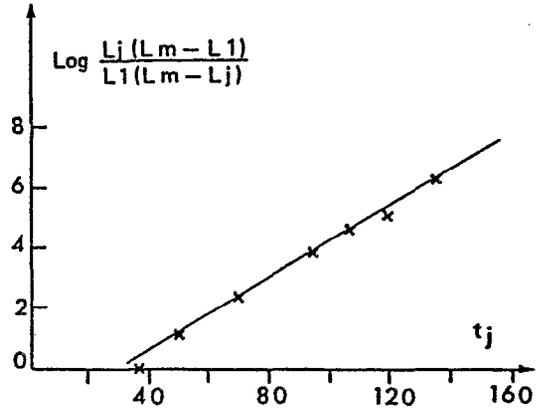


Fig.54

Fig. 53 -Cultivar LOKPA, plante n°31 issue d'une PC d'un fragment de tubercule de deuxième récolte mis en terre le 31 janvier.

Longueurs L(●) et valeurs de $\text{Log} \frac{L_j(L_m-L_1)}{L_1(L_m-L_j)}$ (×) du tubercule en fonction du temps t_j après l'éclatement ($r=0,999$).

Fig. 54 -Cultivar SÉPELO. Transformation, selon le modèle logistique de la courbe de croissance du tubercule reportée sur la fig. 51C ($r=0,998$)

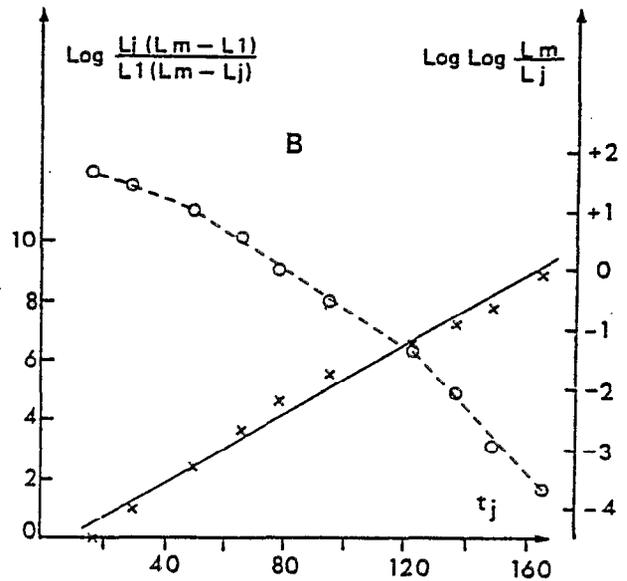
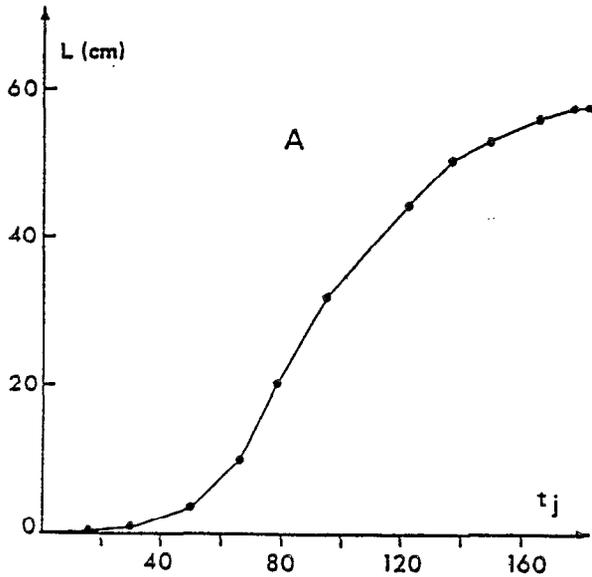


Fig. 55 -Cultivar ZREZROU, plante n°98 obtenue à partir d'un fragment de tubercule de deuxième récolte à pousse longue PL mis en terre le 25 avril.

Longueurs L(graphique A) et valeurs de $\text{Log} \frac{L_j(L_m-L_1)}{L_1(L_m-L_j)}$ (×) et de $\text{Log Log} \frac{L_m}{L_j}$ (○) (graphique B) du tubercule en fonction du temps t_j en jours après "l'éclatement" (r calculé sur les points (×) =0,992; r calculé sur les points (○) =-0,986).

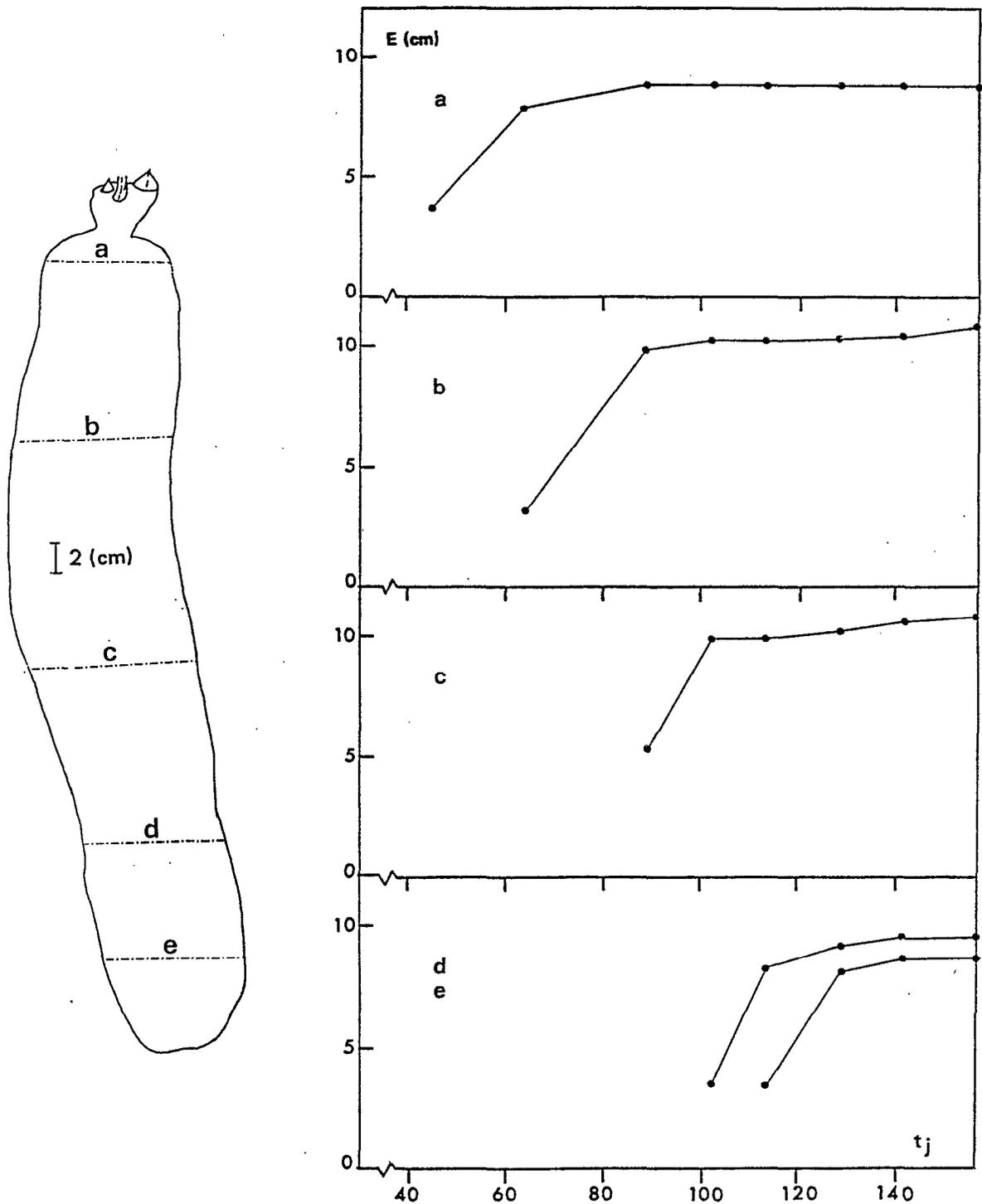


Fig. 56 - Coissance en épaisseur du tubercule d'une plante (cultivar SEPELO) obtenue à partir de tubercule de deuxième récolte. En ordonnées est portée l'épaisseur de quelques diamètres marqués; en abscisses le temps en jours. (Le point zéro des axes correspond à "l'éclatement"; l'allongement de ce tubercule est représenté sur la fig. 52D).

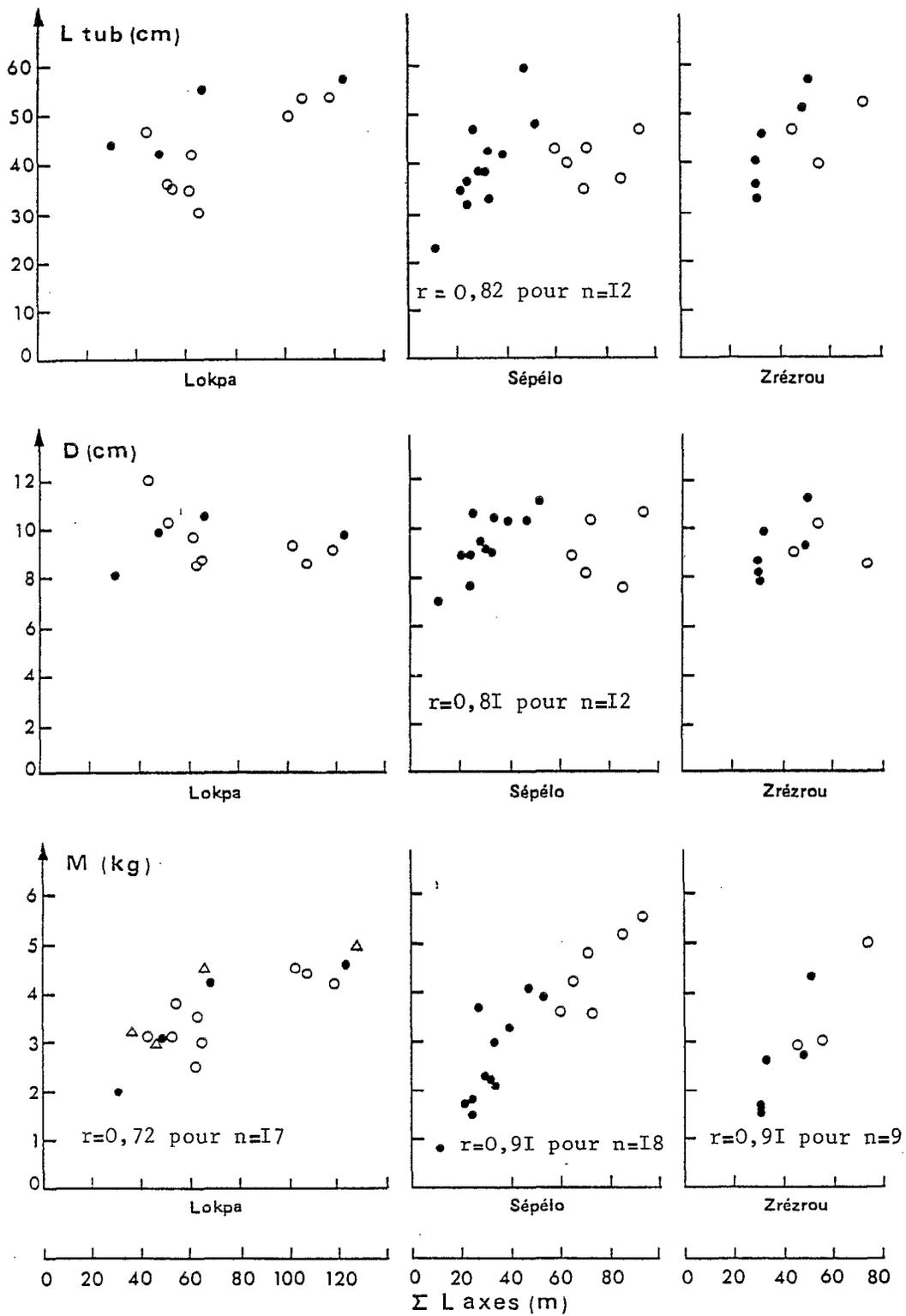


Fig. 57 . - Relations entre la longueur du tubercule (L_{tub}), le diamètre moyen (partie cylindrique) du tubercule (D), la masse des tubercules par plante (M), et la somme des longueurs des axes aériens (ΣL_{axes}). , Tubercule(s) par plante: un (●); plusieurs (○); 1ère + 2ème récolte (Δ).

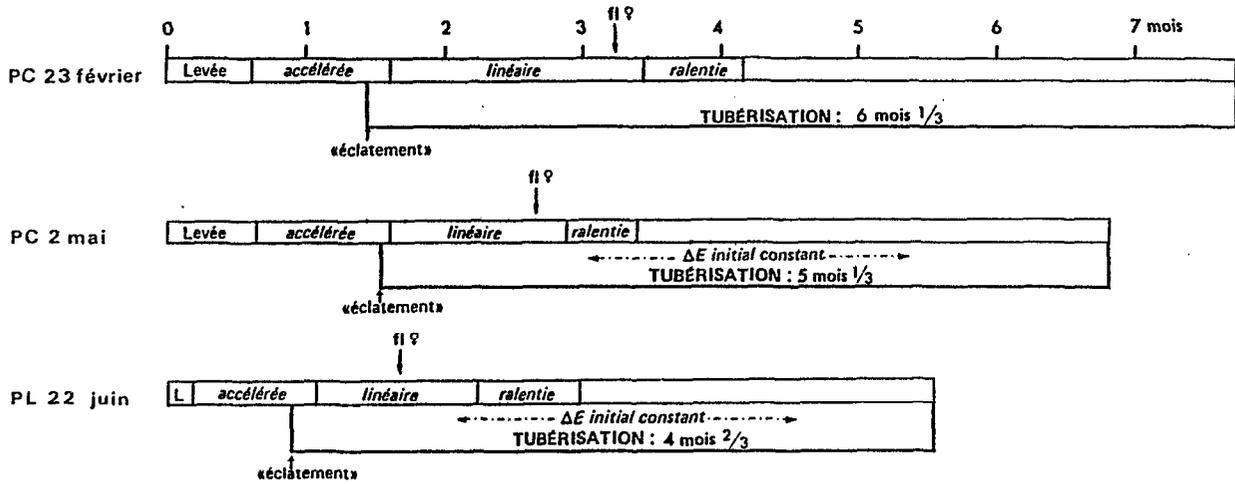


Fig. 58. - Cultivar SÉPELO

Schéma résumant les phases du développement au cours du cycle partant d'un fragment de tubercule de deuxième récolte à pousse préformée.

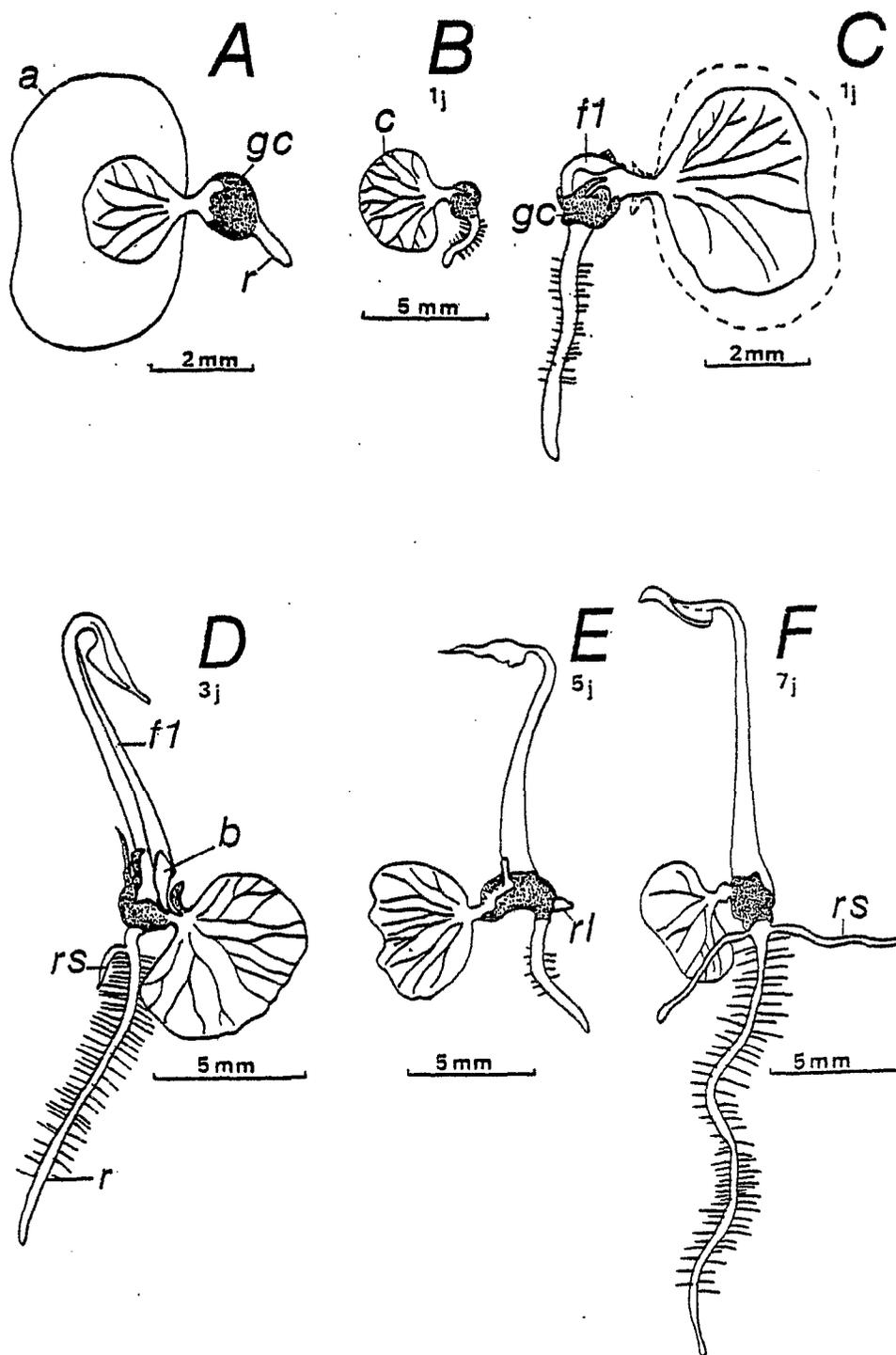
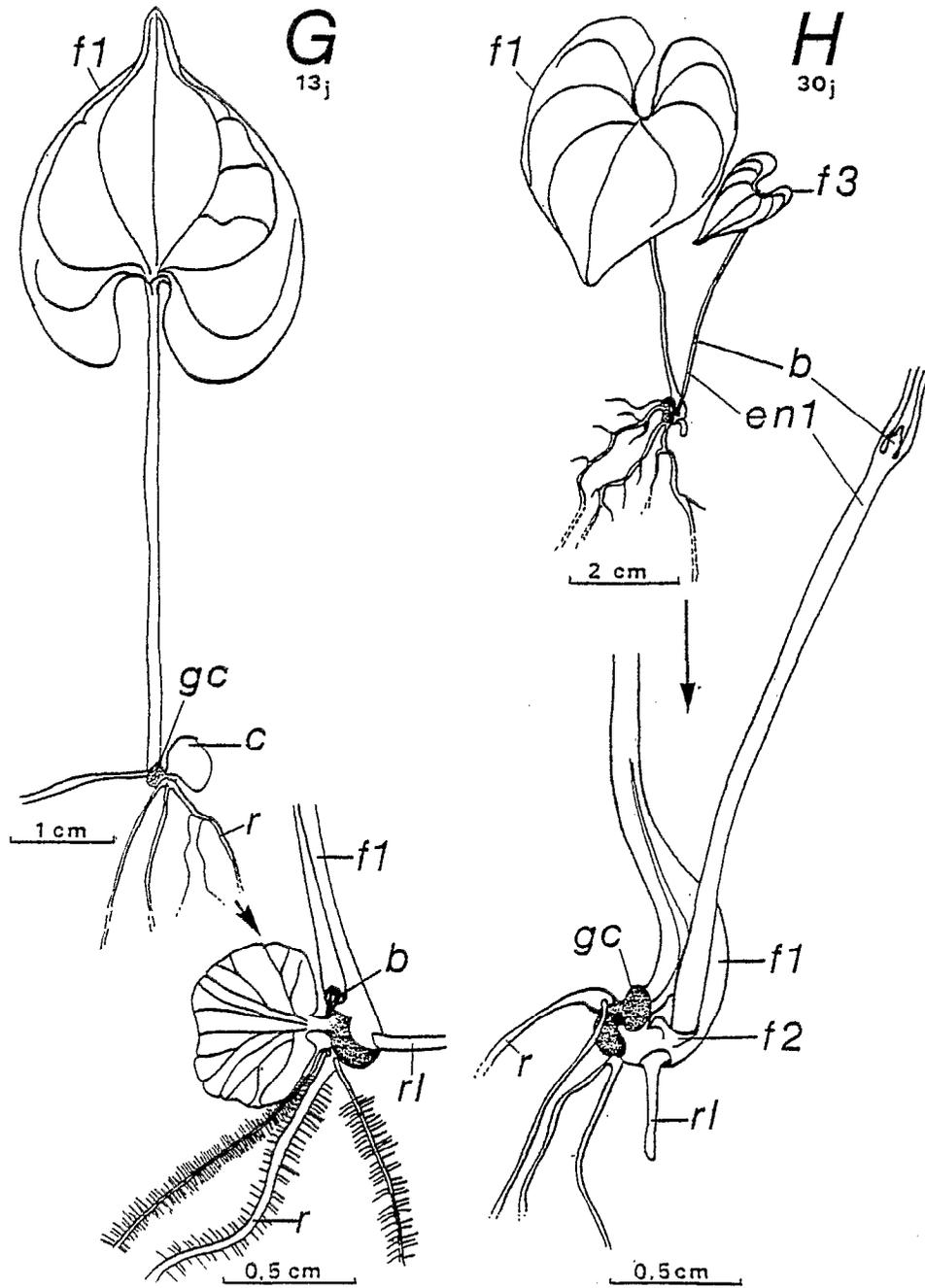


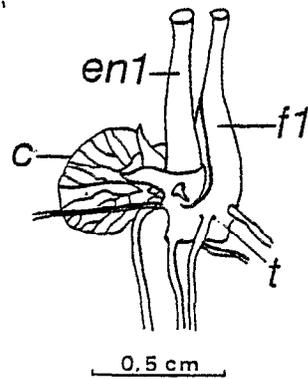
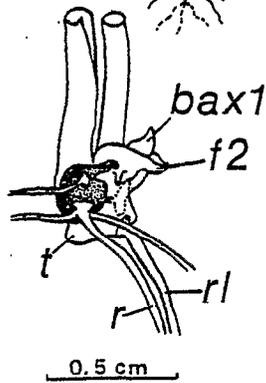
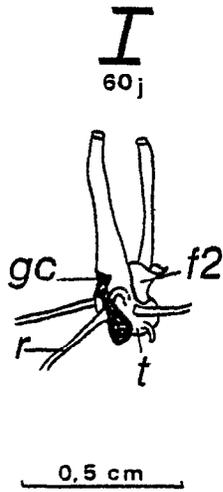
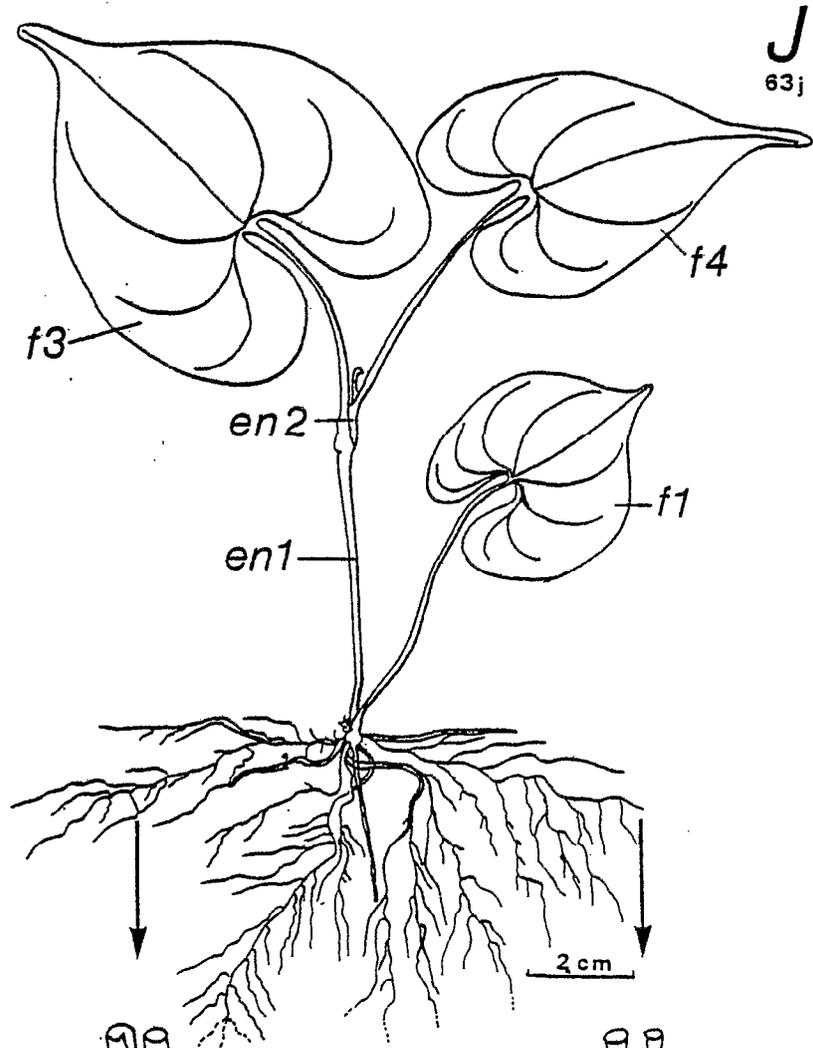
Fig. 59 . - Dioscorea complexe D. cayenensis + D. rotundata

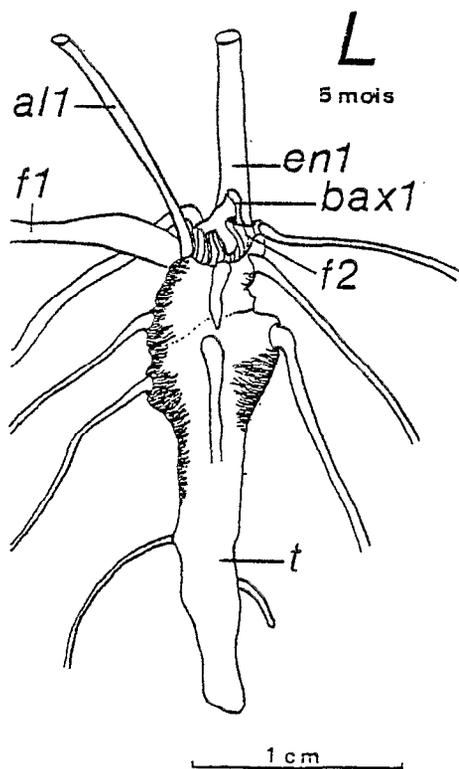
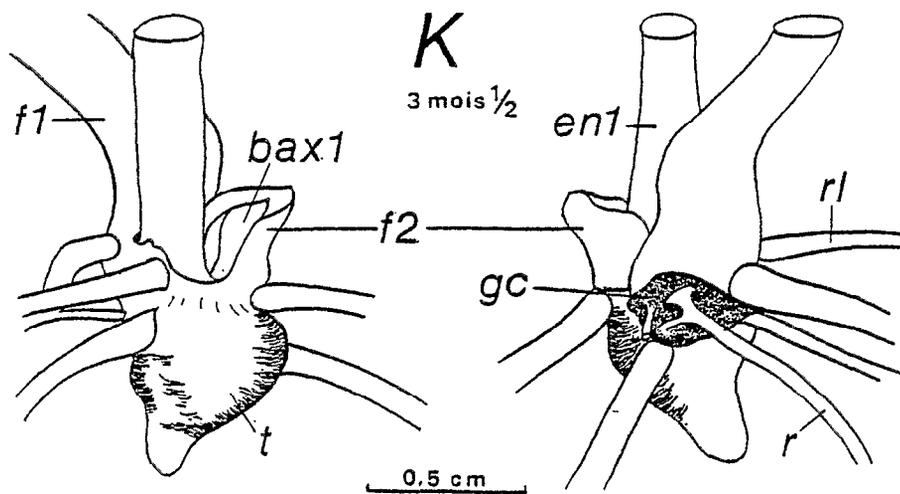
Cultivars KRENGLÉ et IRAT 97 - 1 B8

Plante issue de graine en culture à Adiopodoumé.

A,B,C,D,E,F,G,H : germination et phases initiales de la croissance ;
 I,J : initiation visuelle de la tubérisation ; K,L : tubercule en
 formation. (a : albumen ; al1, axe latéral 1 ; b : bourgeon apical ;
 b ax1 : bourgeons axillaires sériés 1 ; c : cotylédon ; en 1 : entre-
 noeud 1 de l'axe principal ; f1, f2, f3, f4 : premières feuilles ;
 gc : gaine cotylédonnaire ; r : racine principale ; rl : racine laté-
 rale ; rs : racine secondaire ; t : tubercule).







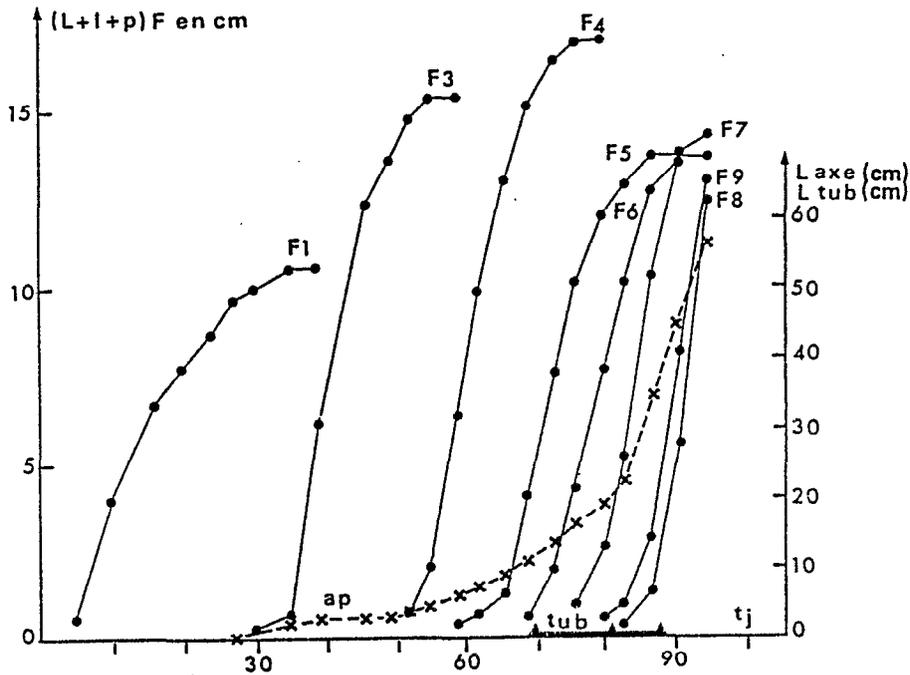


Fig. 60 -Croissance initiale de la plante issue de graine. En ordonnées sont portées, soit les dimensions $(L+l+p)$ des premières feuilles F, soit la longueur de l'axe principal (x) ou du tubercule (\blacktriangle) du génotype 68. En abscisses est porté le temps t_j en jours après la germination.

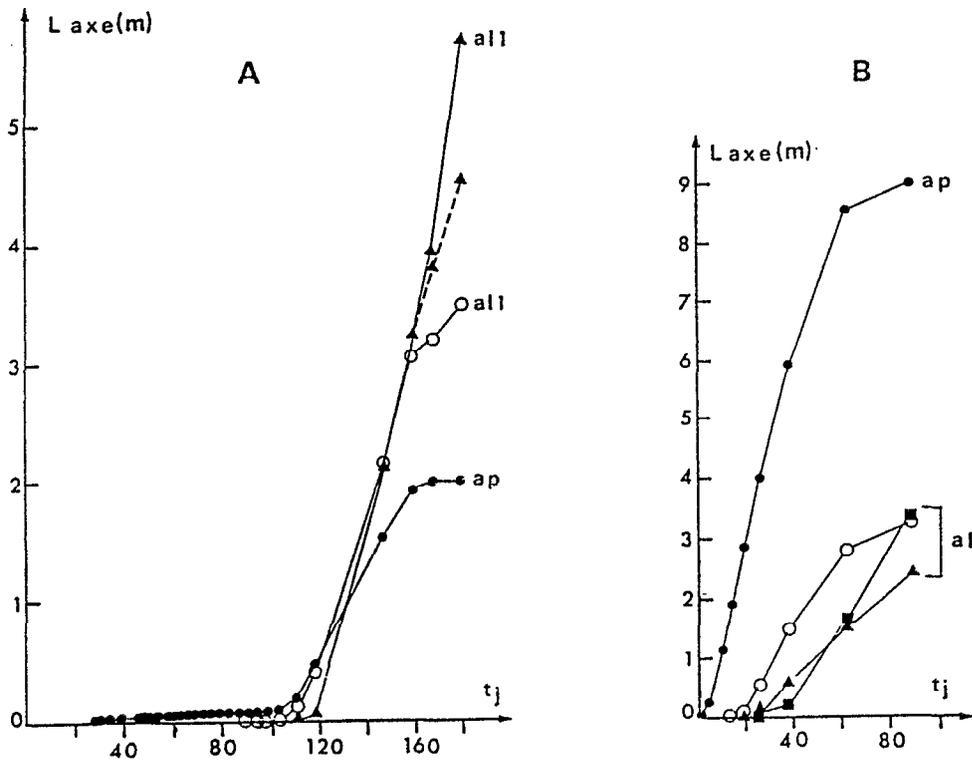


Fig. 61 -Croissance comparée de l'axe principal (ap) et de deux ou trois de ses axes latéraux (al).
 A: plante issue de graine (génotype 65).
 B: plante de la deuxième descendance végétative (A_1 du génotype 54).
 En ordonnée est portée la longueur de l'axe; en abscisse est porté le temps t_j en jours après la germination (A) ou la levée (B).

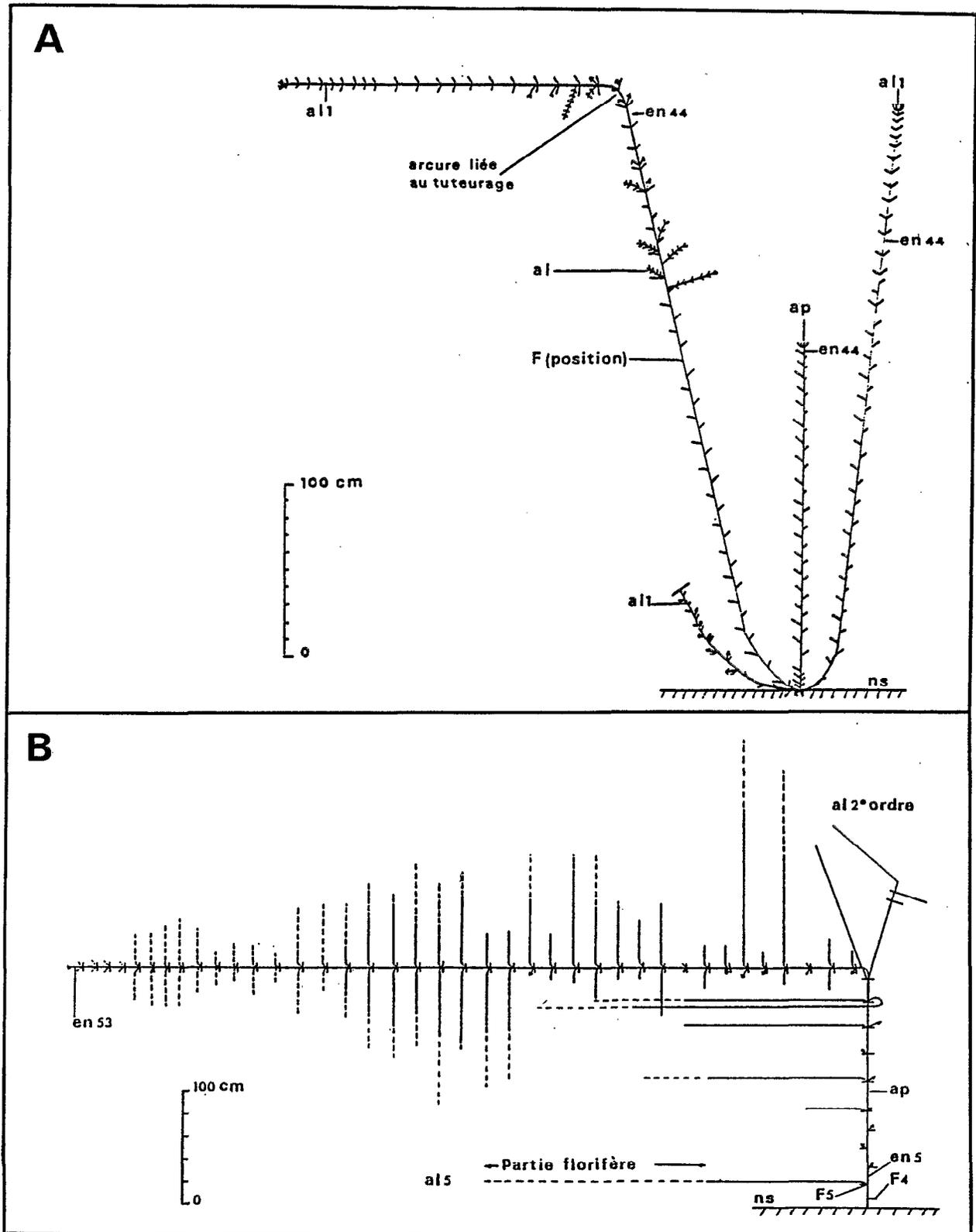


Fig. 62 . - *Dioscorea* complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*

Clone IRAT 97 - 1 B8

Architecture comparée d'une plante issue de graine (A) et d'un descendant végétatif (B). (al : axe latéral ; ap : axe principal ; en : entre-noeud ; F : position d'une feuille ; ns : niveau du sol).

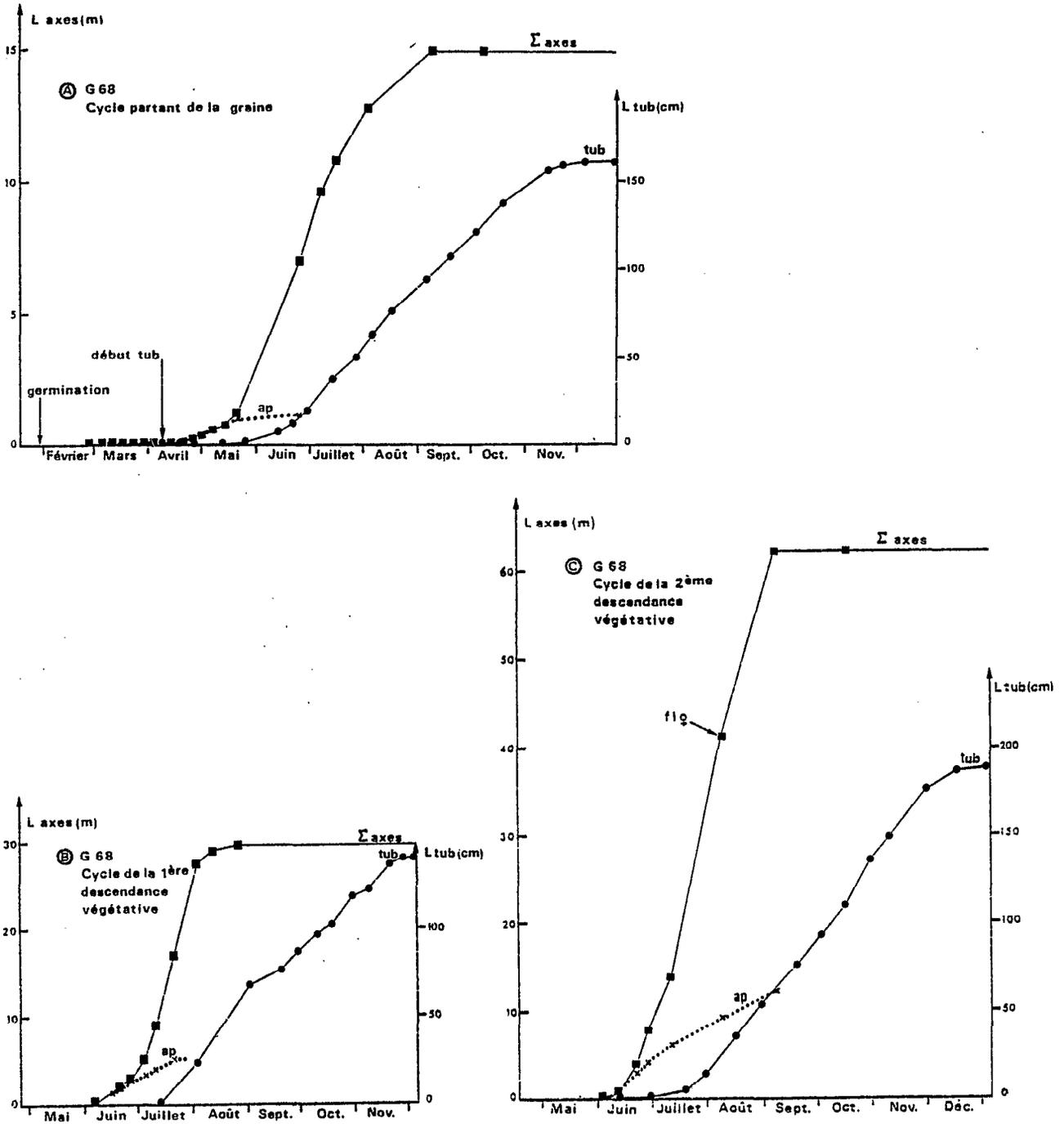


Fig. 63 . - Allongement du système des axes aériens (Σ axes), de l'axe principal (ap) et du tubercule (tub) du génotype 68 au cours de trois cycles végétatifs successifs.

A : partant de la graine.

B : première descendance végétative.

C : deuxième descendance végétative.

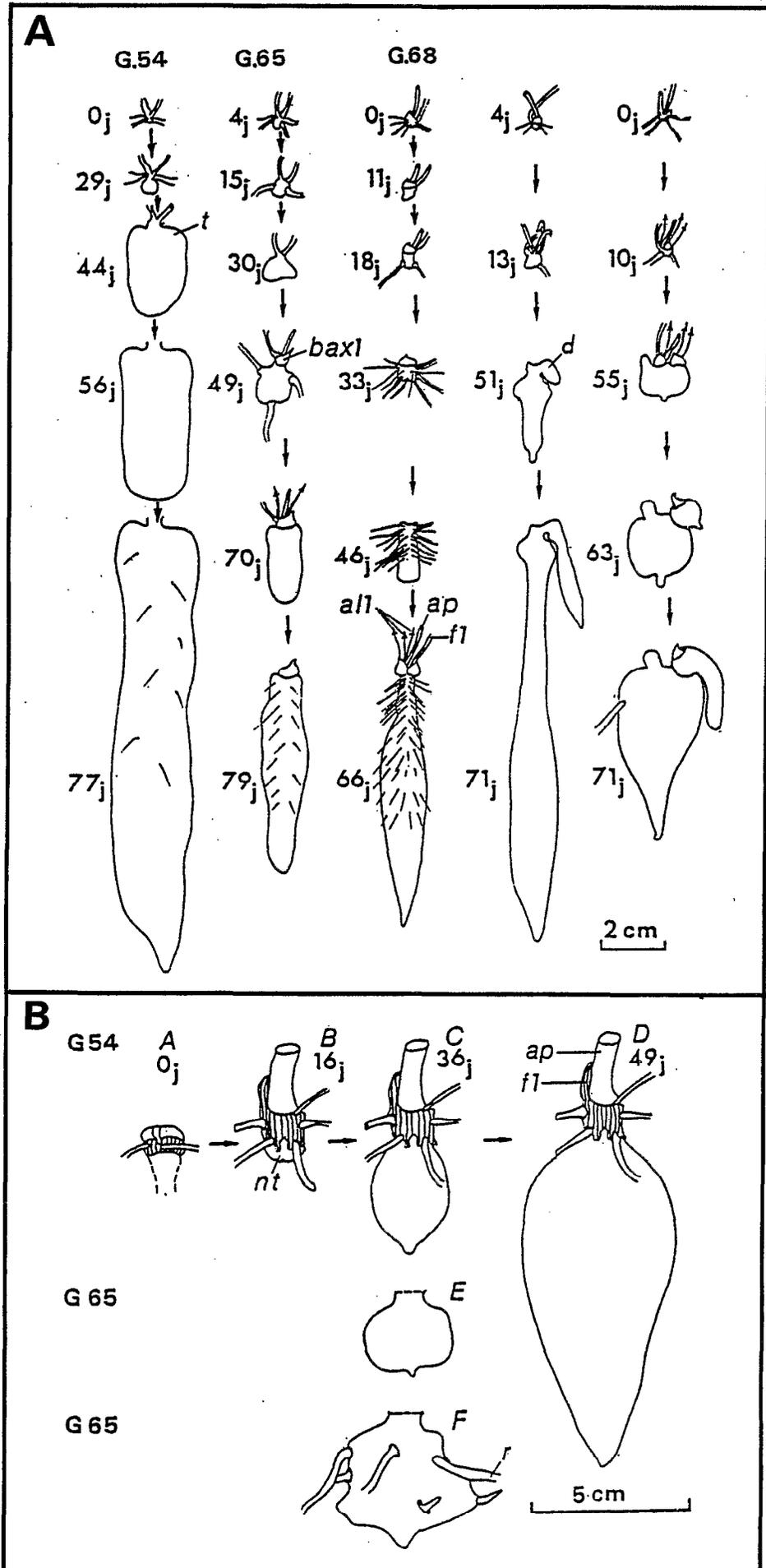
Le point zéro correspond soit au semis (graphique A) soit à la plantation d'un fragment de tubercule (graphiques B et C).

Fig. 64 - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata.

Clone IRAT 97 -1B8

Morphologie du tubercule en formation: de la plante issue de graine (A); de la deuxième descendance végétative. (B). Cultures en bacs sur champ.

Le jour zéro(0j) correspond à l'initiation visuelle du tubercule.
 (all: axe latéral l; ap: axe principal; baxl: bourgeons axillaires
 sériés l; d: diverticule du tubercule; é: éclatement de la zone
 subéreuse; f: feuille; nt: néo-tubercule r: racine; rl: racine
 latérale; t: tubercule).



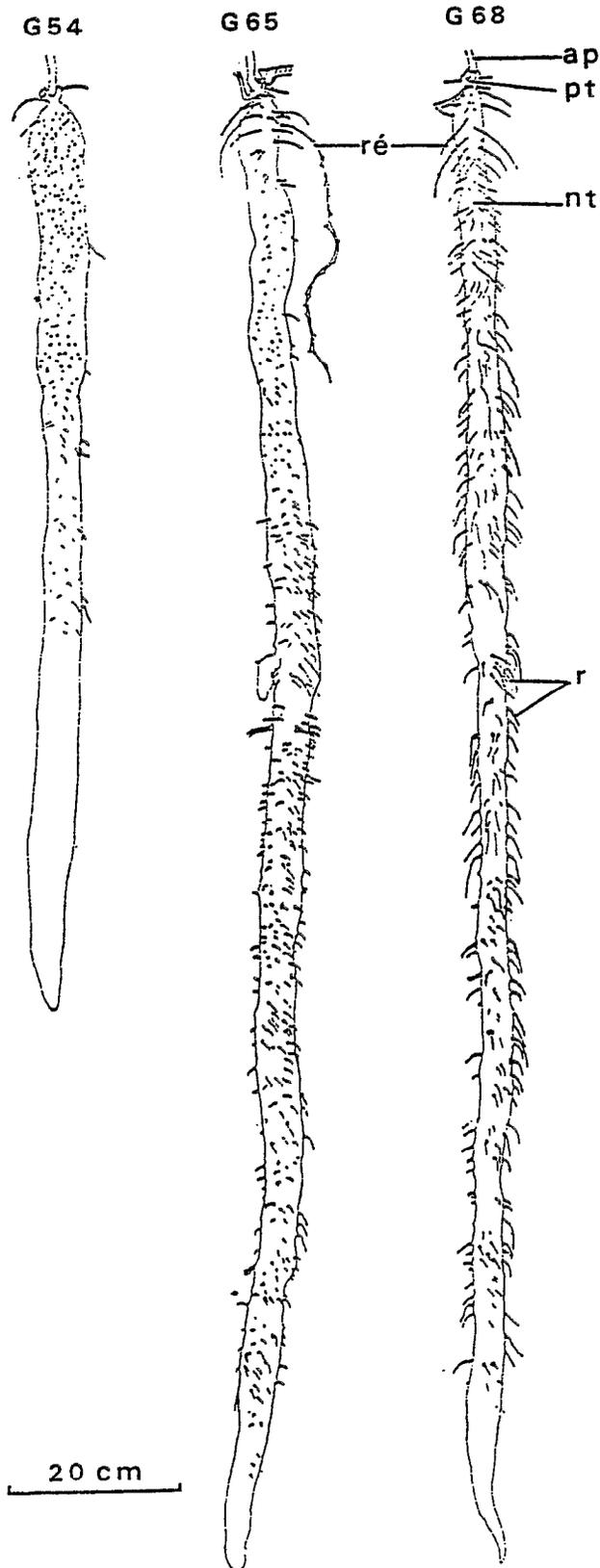


Fig. 65 . - Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Clone IRAT 97 - 1B8

Tubercules de la deuxième descendance végétative.

(ap : axe principal ; nt : néo-tubercule ; pt : pré-tubercule ou "tête" du tubercule ; r : racine ; ré : racine épineuse).

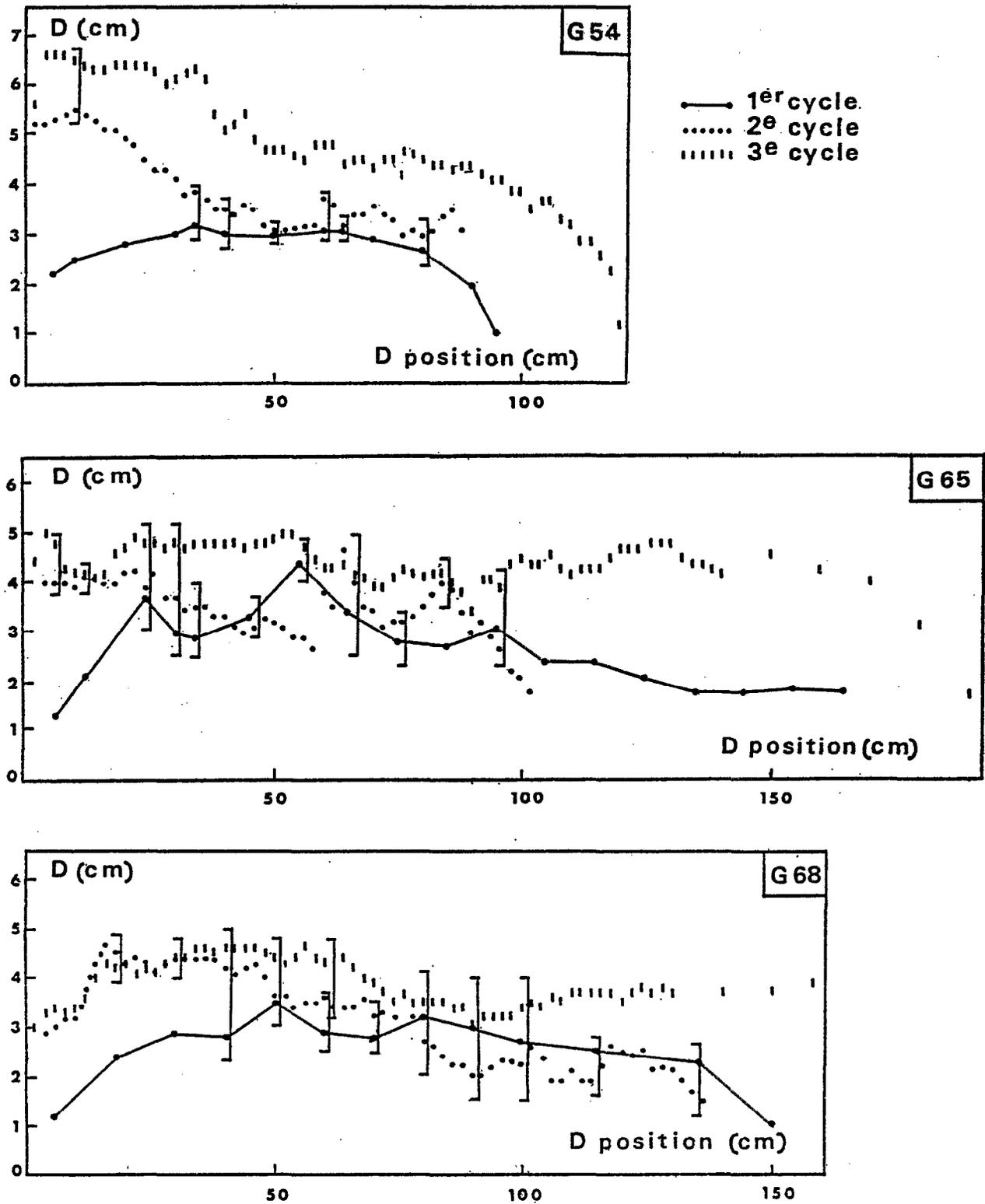


Fig. 66 . - Comparaison entre cycles des diamètres D du tubercule en fonction de leur distance D (position en cm) par rapport au pôle proximal.

(Les moyennes en 2^e et 3^e cycles sont calculées sur les diamètres de même position ; les valeurs non significativement différentes sont réunies par une accolade).

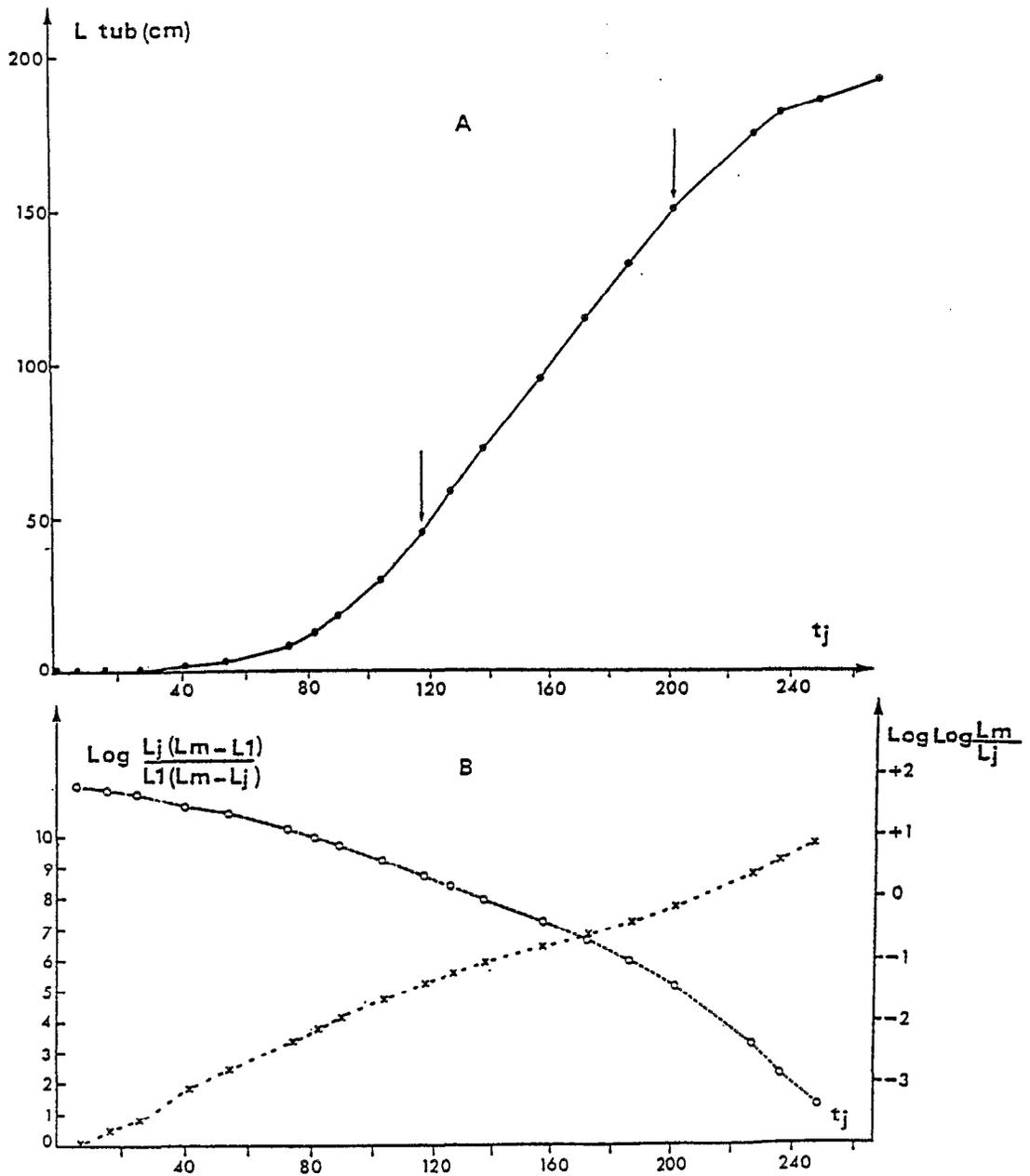


Fig. 67.- Allongement du tubercule d'une plante (génotype 64) issue de graine en fonction du temps t_j en jours après l'initiation visuelle du tubercule.

A : Longueurs L du tubercule en fonction de t_j
($r=0,999$ pour la partie située entre les flèches).

B : Valeurs de : $\text{Log Log} \frac{L_m}{L_j}$ (symboles ronds) en fonction de t_j ($r=-0,976$);

$\text{Log} \frac{L_j(L_m - L_1)}{L_1(L_m - L_j)}$ (symboles croix) en fonction de t_j ($r=0,993$).

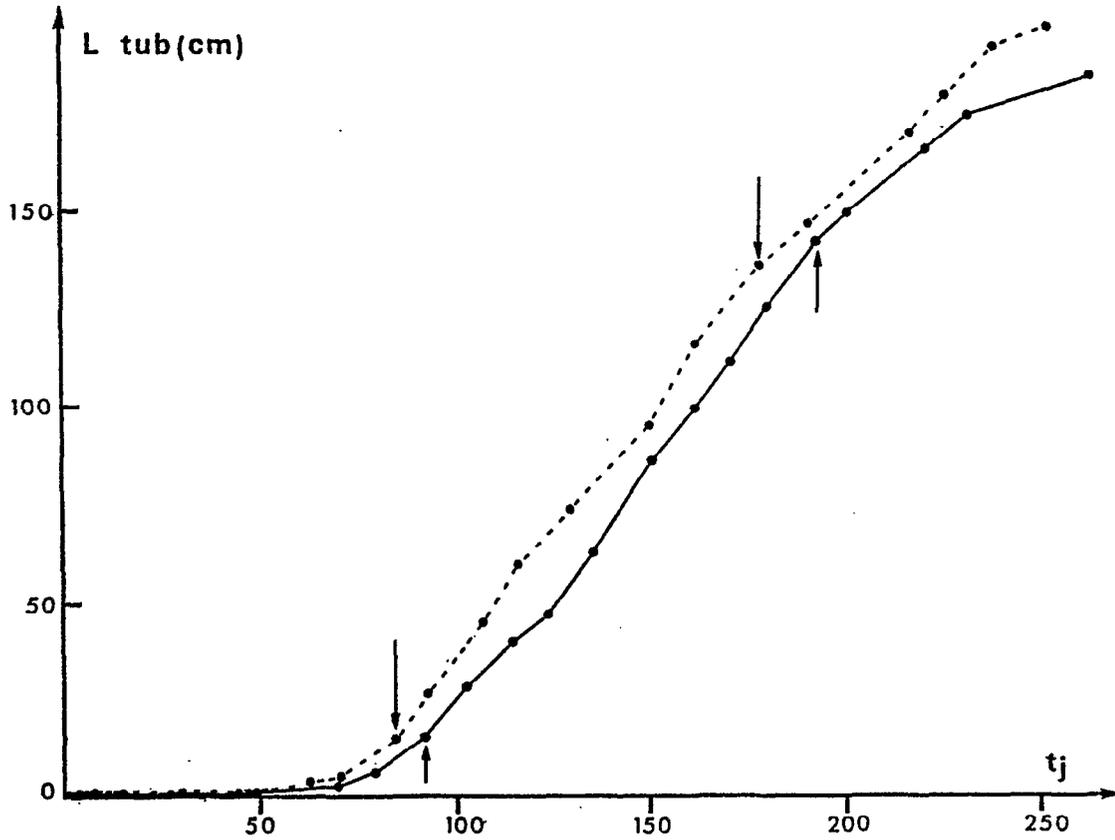


Fig. 68 .- Longueurs L du tubercule de deux plantes issues de graines (génotype 65 en trait plein, génotype 70 en pointillé) en fonction du temps t_j en jours après l'initiation visuelle du tubercule ($0,997 \leq r \leq 0,998$ pour la partie située entre les flèches).

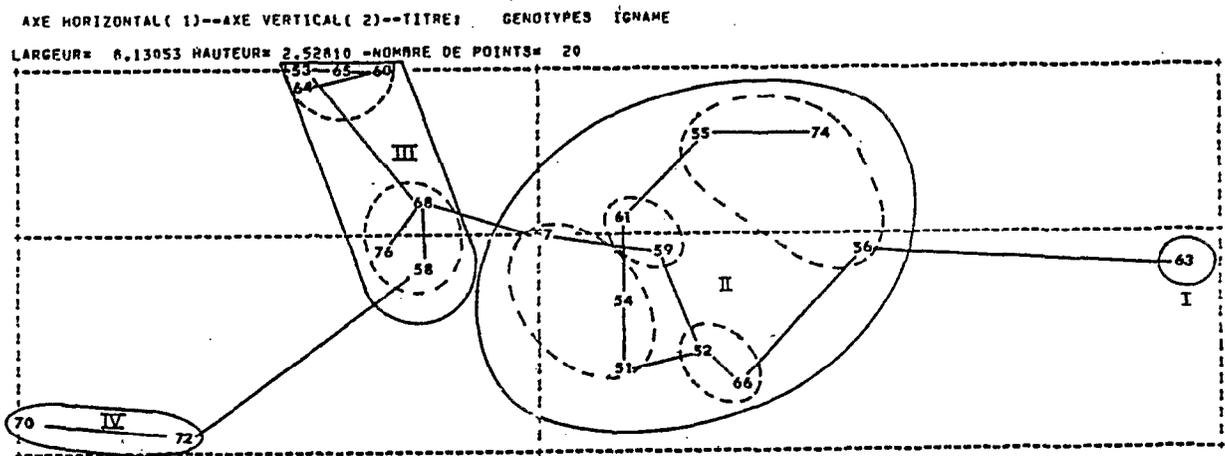


Fig. 69 .- Représentation dans le plan factoriel 1-2 des quatre classes de génotypes détectées par la classification ascendante hiérarchique.

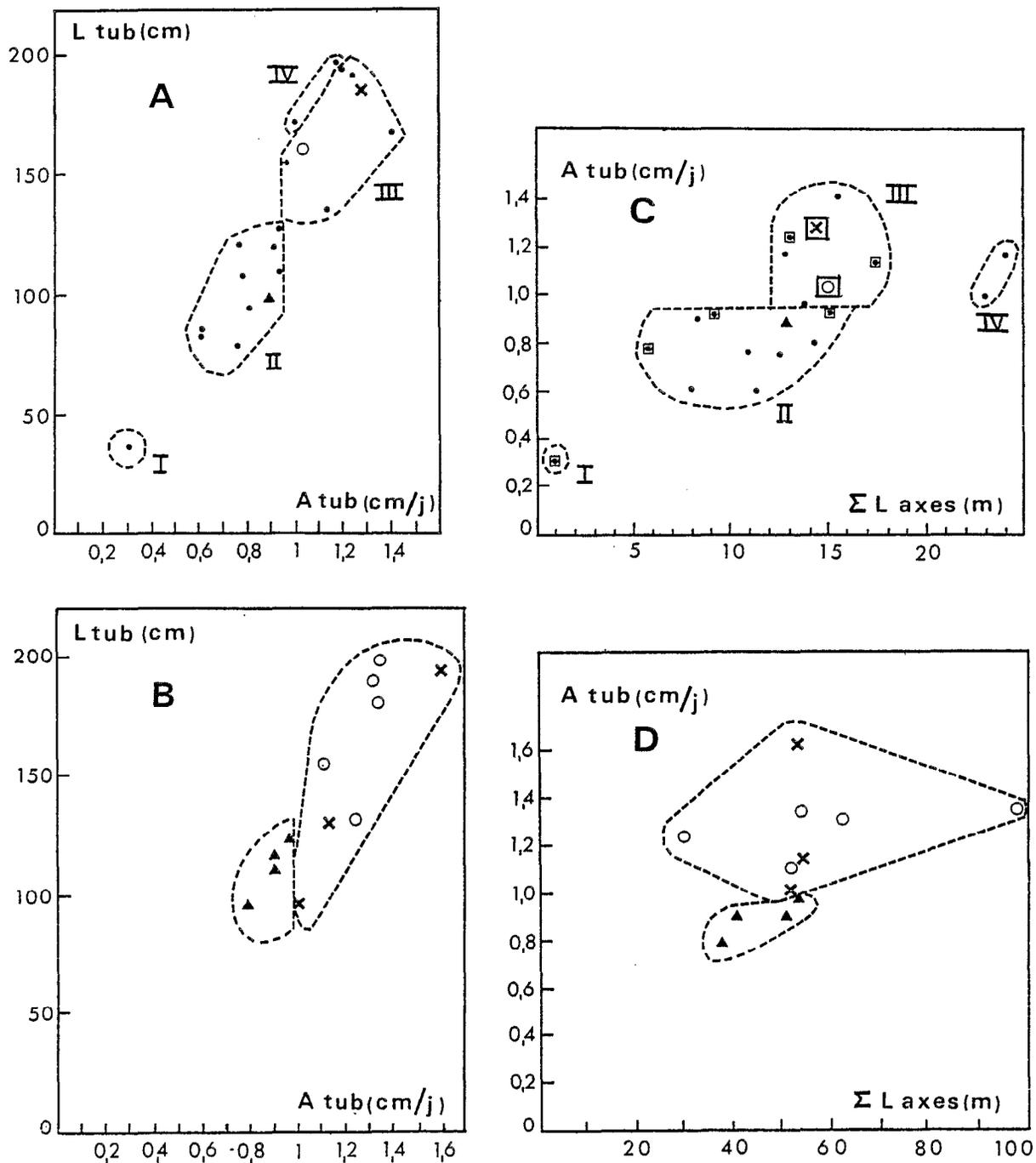


Fig. 70 . - Relations existant entre l'allongement moyen journalier du tubercule ($A \text{ tub}$) pendant la phase linéaire de sa croissance et : la longueur L du tubercule (graphiques A et B) ; la somme des longueurs finales ΣL des axes aériens (graphiques C et D).

A et C : cycle partant de la graine

B et D : cycle de la deuxième descendance végétative (\blacktriangle : génotype 54 ; \times : génotype 65 ; \circ : génotype 68 ; \square dans le graphique C : tubercule sans diverticules).

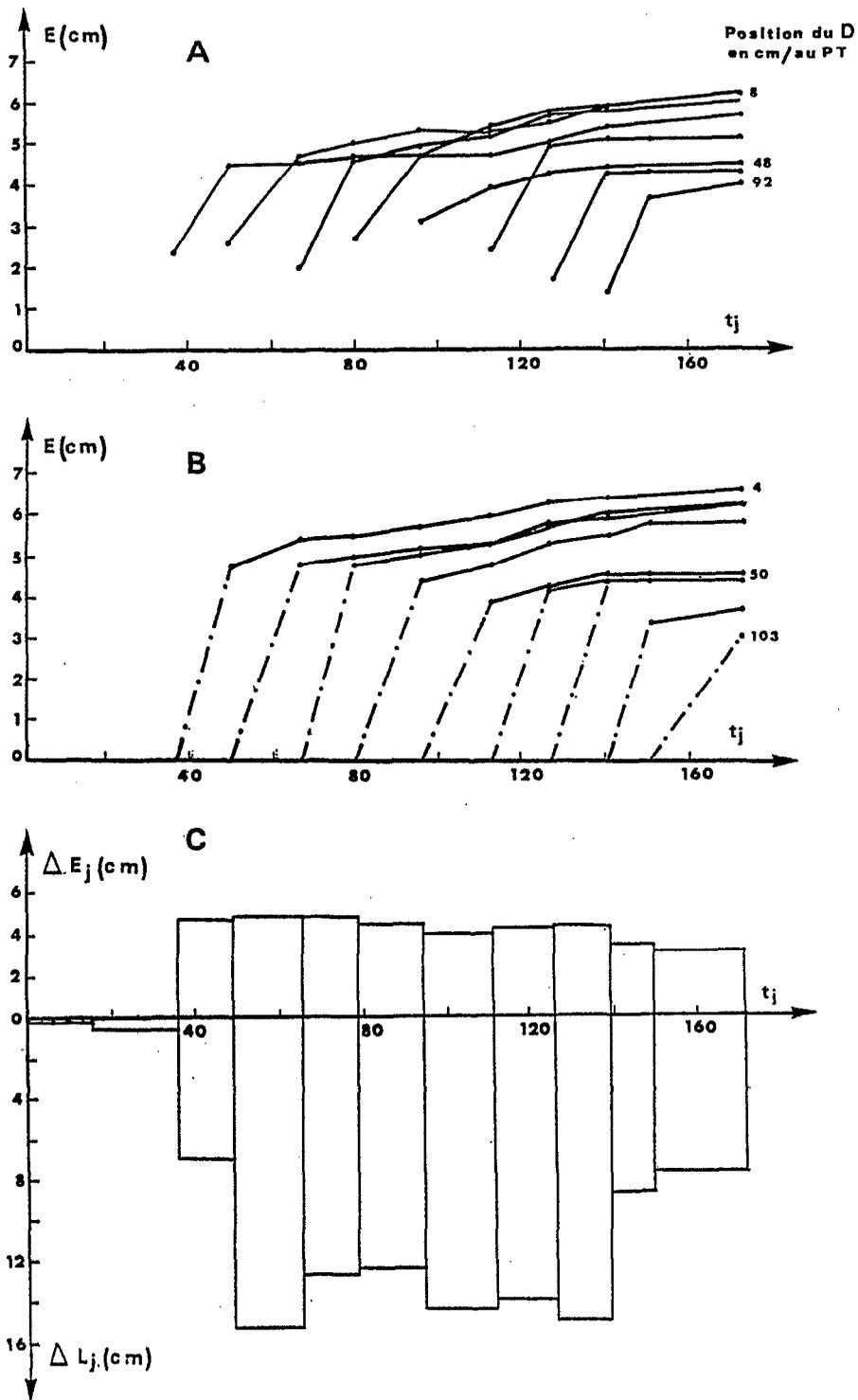


Fig. 71 . - Caractéristiques de la croissance en épaisseur du tubercule d'une plante (A2) de la deuxième descendance végétative du génotype 54.

- A : Epaisseurs E au niveau de quelques diamètres marqués en fonction du temps t_j en jours.
- B : Epaisseurs E en fonction du temps t_j au niveau des plans horizontaux tangents au sommet du tubercule les jours des observations.
- C : Rapports entre l'épaississement ΔE_j et l'allongement ΔL_j pendant Δt_j .

(Le point zéro des axes des coordonnées correspond au stade "éclatement" ou initiation visuelle du tubercule).

GÉNOTYPE 68

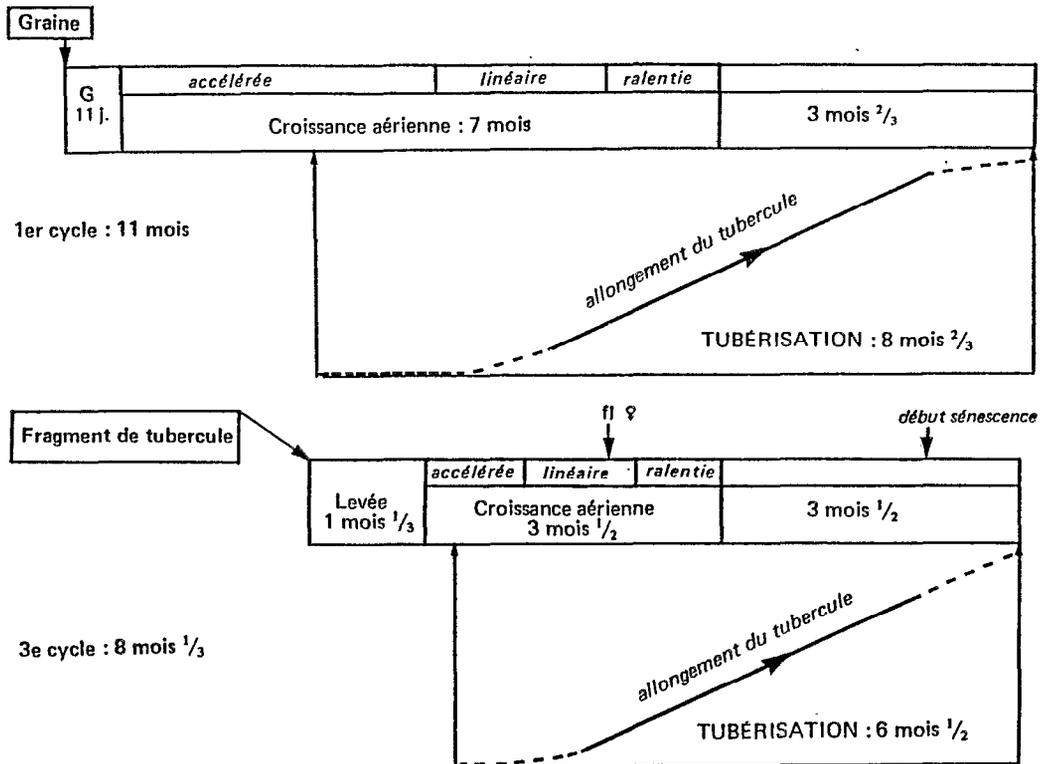


Fig. 72. - Schéma du cycle végétatif d'une plante issue de graine et d'un de ses descendants végétatifs.

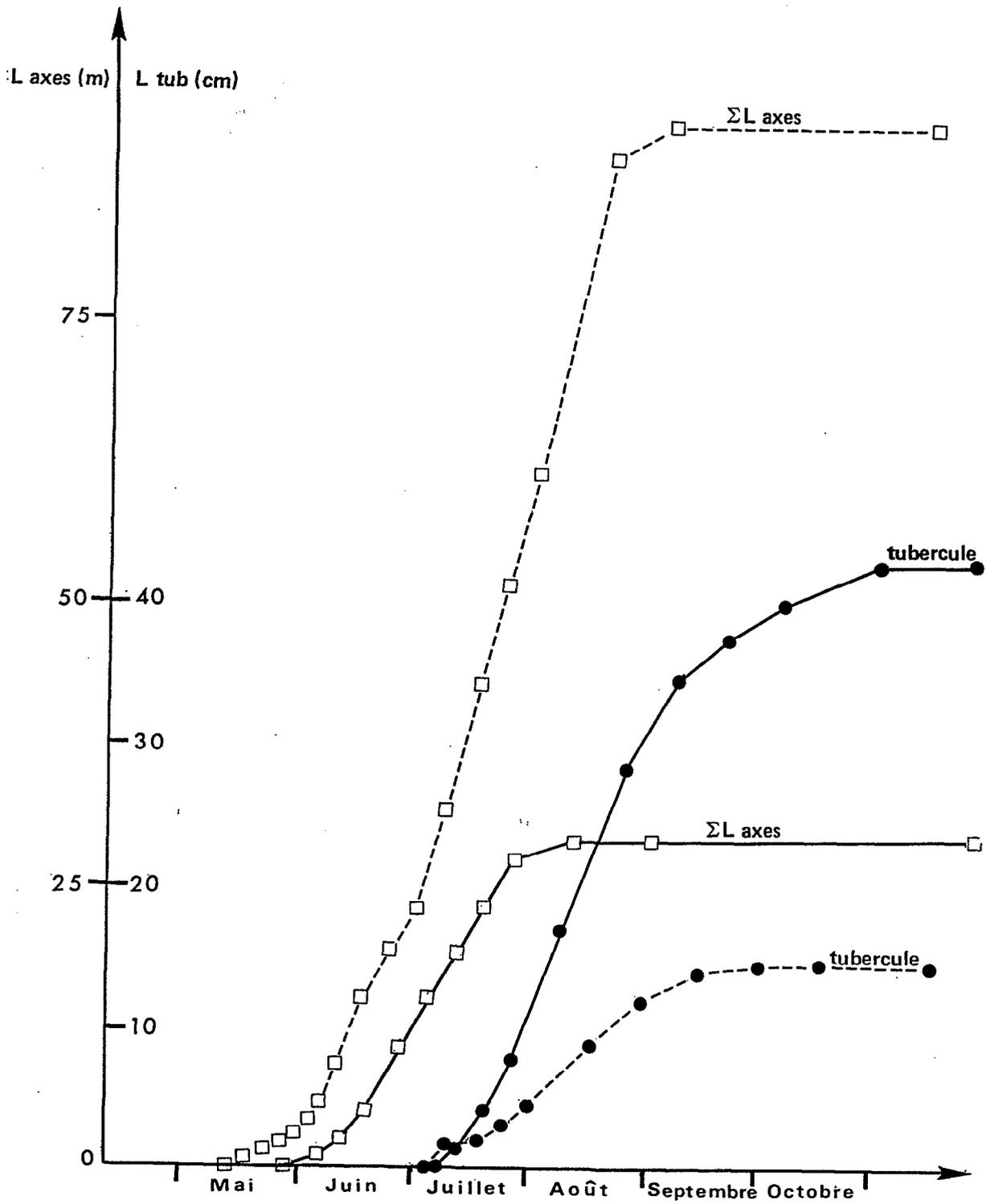


Fig. 73 - Cultivar SP DOUCE

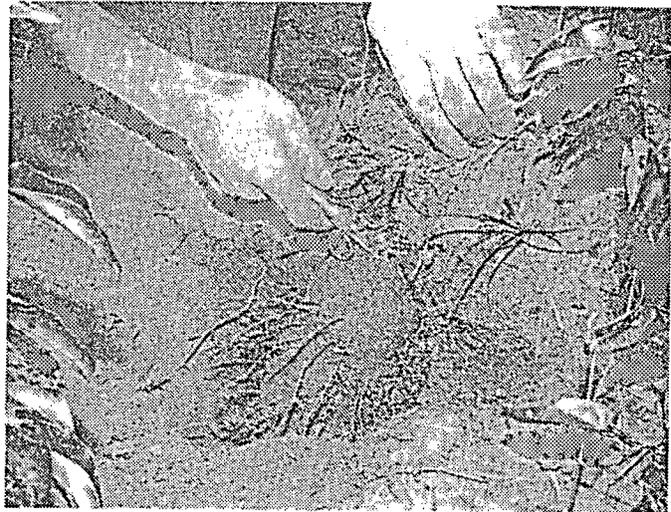
Influence des conditions de culture sur la croissance.

————— Témoins: Culture en bacs sur champ.

----- Culture en bacs dans une serre vitrée.



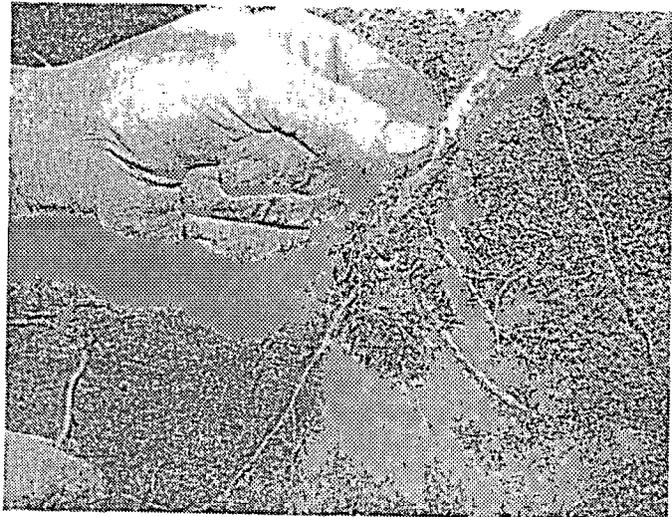
1



2



3



4

PLANCHE I

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

1 : Tubercule du cultivar SP DOUCE

2, 3, 4 : Pratique de la première récolte



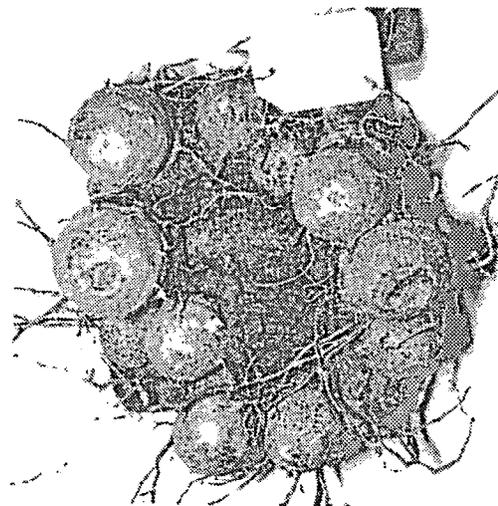
1



2



3



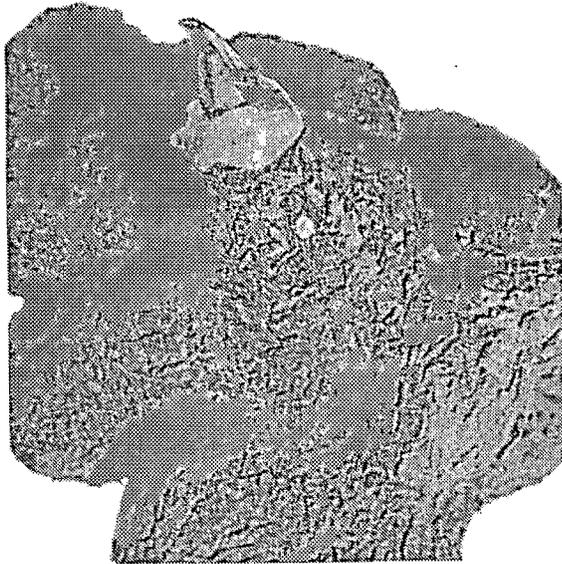
4

PLANCHE II

Dioscorea complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*

Aspect du tubercule de deuxième récolte.

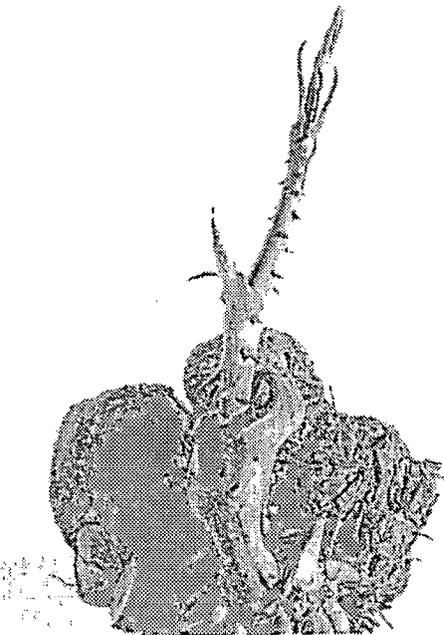
- 1 : cultivar ZRÉZROU . Noter la position des bourgeons préformés
 2 : cultivar N'DÉTRÉ . Idem
 3 : cultivar LOKPA . Remarquer la position des digitations autour de la cicatrice de l'entaille
 4 : cultivar N'DÉTRÉ . Idem



1



2



3



4

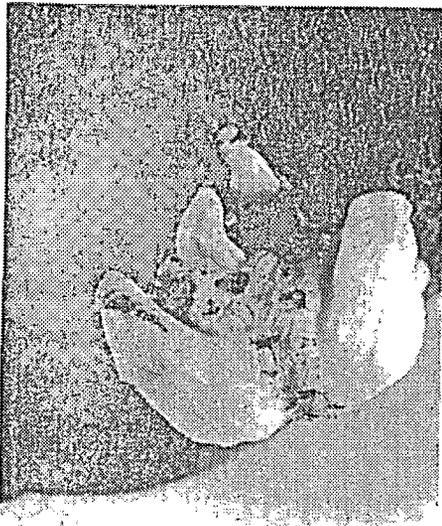
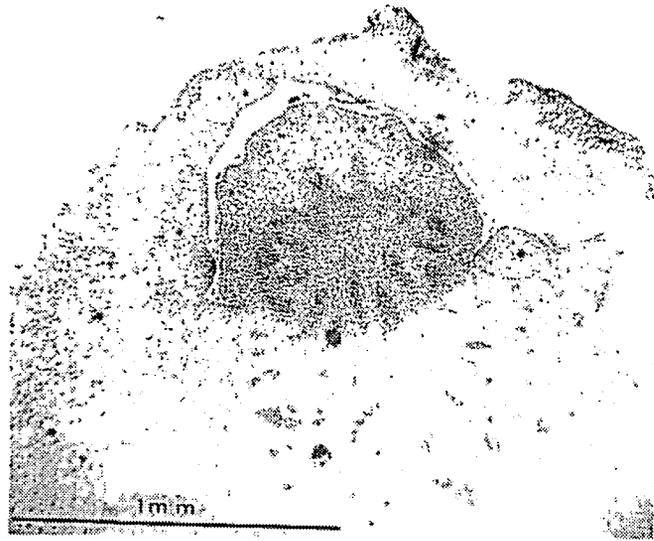
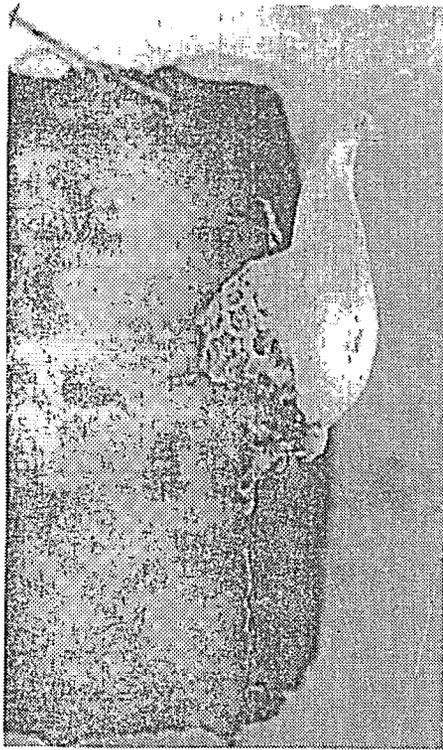
PLANCHE III

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Types de fragments utilisés en multiplication par tubercules de deuxième récolte.

1 et 2 : fragments à pousse courte

3 et 4 : fragments à pousse longue



1

3

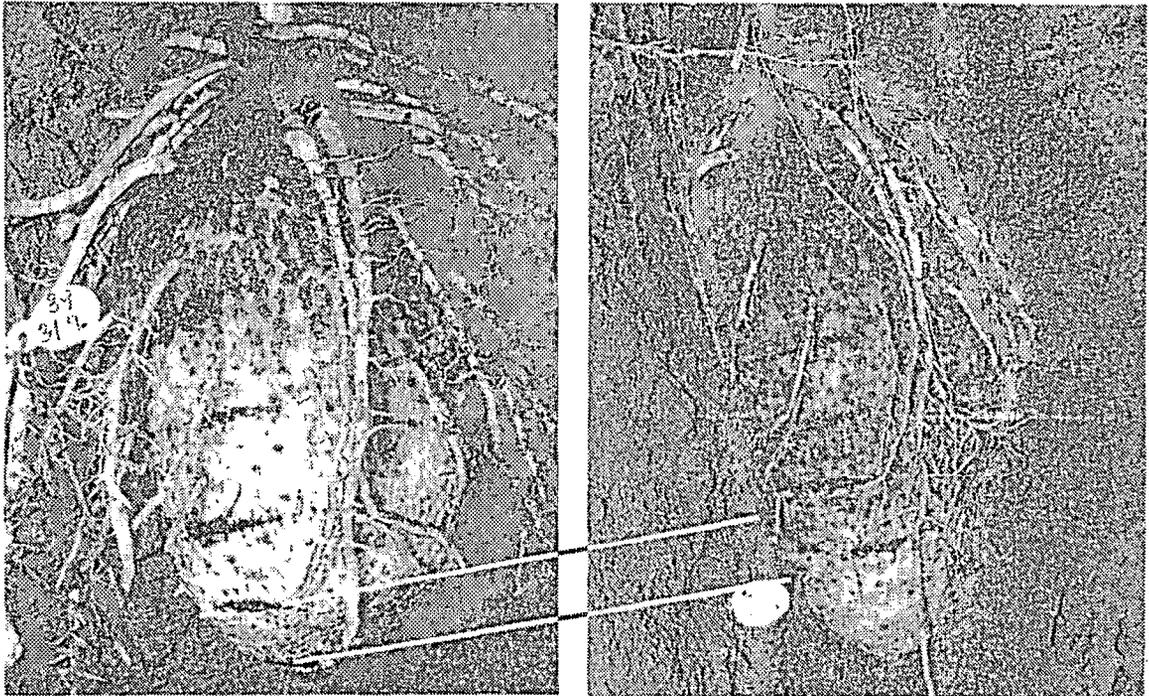
2

4

PLANCHE IV

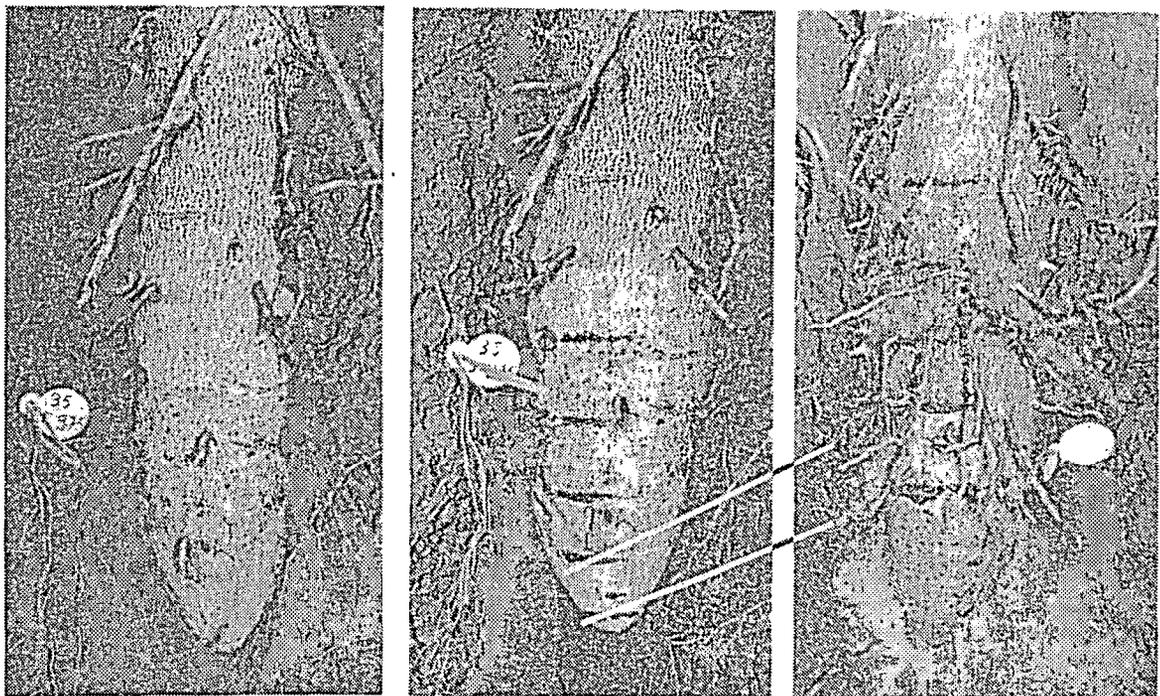
Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

- 1 : Massif néoformé à un bourgeon adventif
 2 : Massif néoformé à quatre bourgeons adventifs perceptibles
 3 et 4 : coupes transversales d'un ensemble bourgeon - massif adventif néoformé prélevé 9 jours après la fragmentation - plantation fixation au Regaud ; coloration à l'hématoxyline de Regaud



1

2



3

4

5

PLANCHE V

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Coupe longitudinale d'un ensemble bourgeon - massif adventif néoformé
 prélevé 12 jours après la fragmentation - plantation
 Fixation au Regaud ; coloration à l'hémotoxyline de Regaud

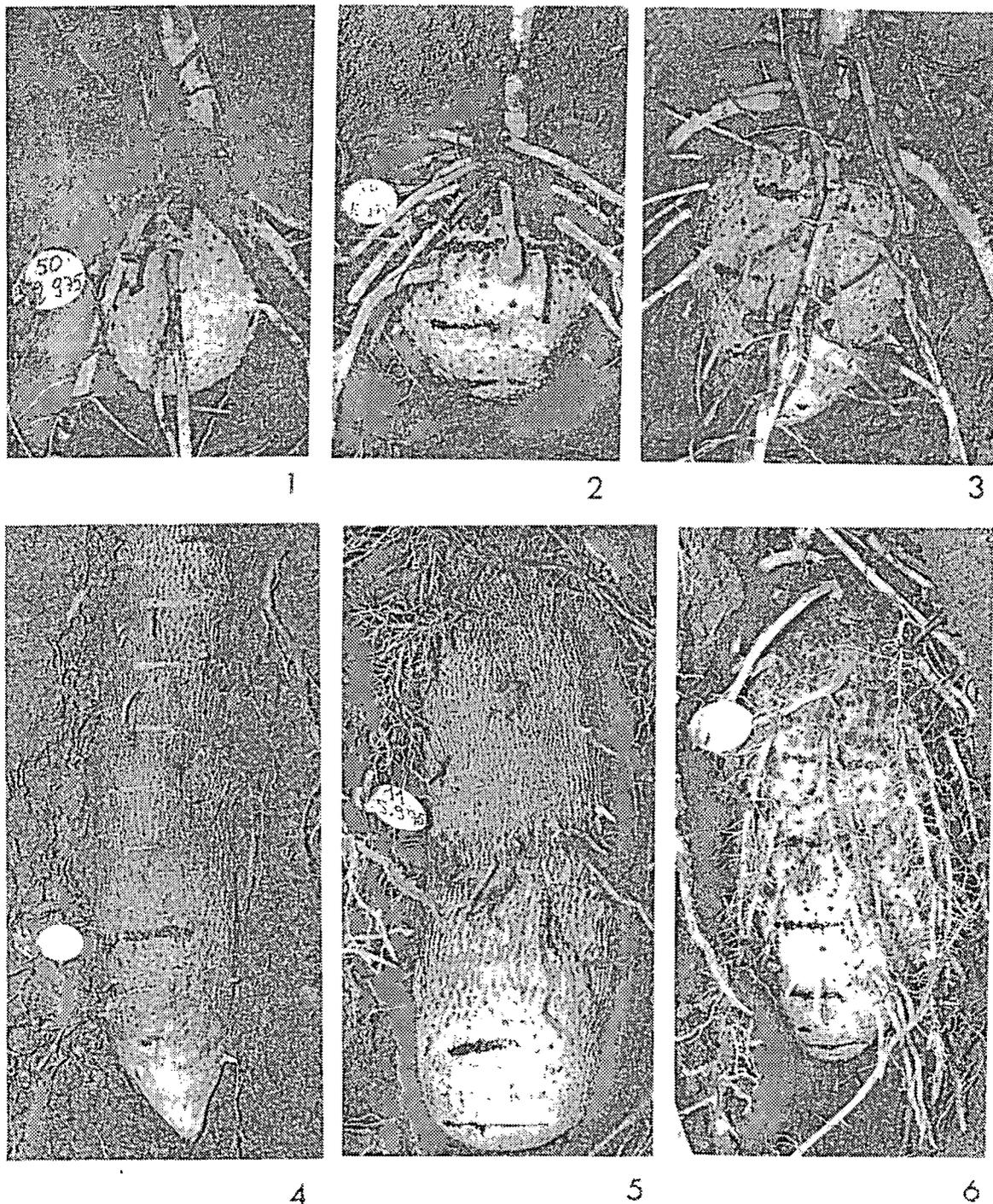


PLANCHE VI

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Développement du tubercule

1, 2, 3 : formes ovoïde, pyriforme, cylindro-conique (cultivar KRENGLÉ)

4, 5 : apex effilé, arrondi (cultivar SP DOUCE)

6 : racines disposées en couronnes



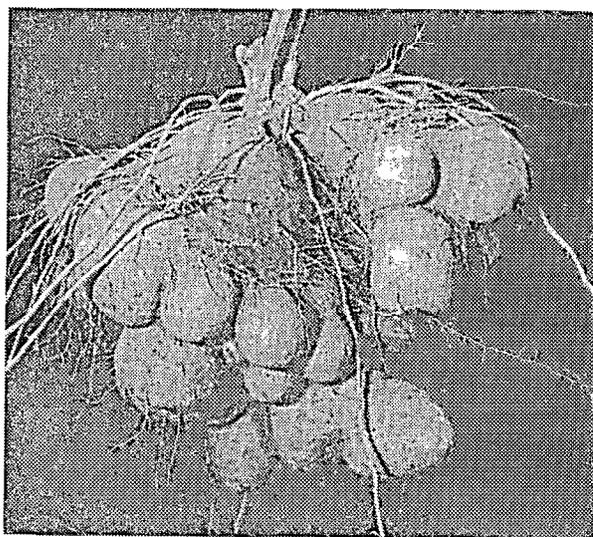
PLANCHE VII

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

- 1 - 2 : localisation macroscopique de la zone d'allongement chez une plante du cultivar KRENGLE : des traits horizontaux équidistants ont été tracés le 30.09. seul l'intervalle apical a augmenté de longueur.
- 3-4-5 : Idem pour une plante du cultivar SP DOUCE (3-4 : le 05.09. et 5 : le 18.09.) Les deux intervalles apicaux ont augmenté de longueur.



1



2

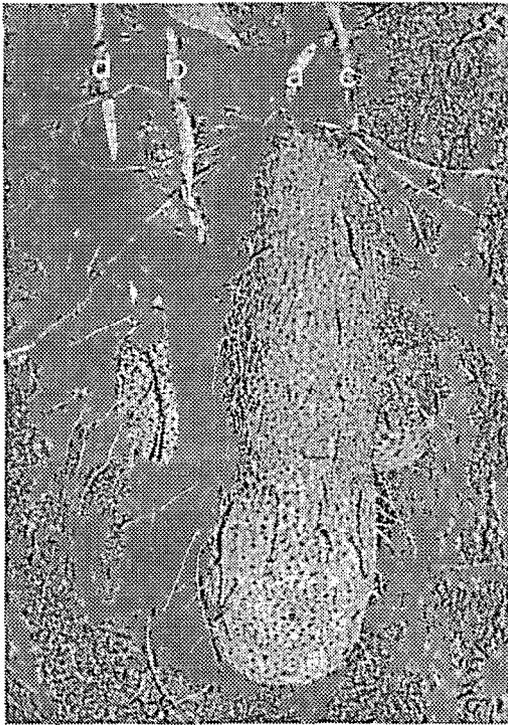


3

PLANCHE VIII

Tubercules souterrains

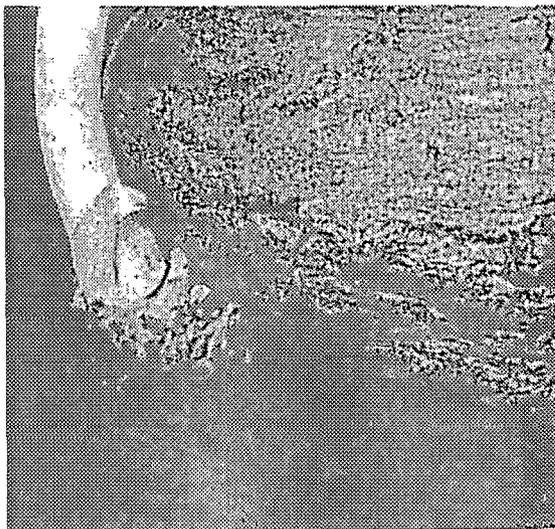
- 1 : Dioscorea alata L cultivar OUODOUOUBLÉ. Remarquer la croissance tubérisée des bourgeons situés à la tête du tubercule
- 2 : Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata. Cultivar GOROGODO origine : République de Centrafrique
- 3 : Dioscorea preussii Pax. Descendance d'une plante issue de graine.



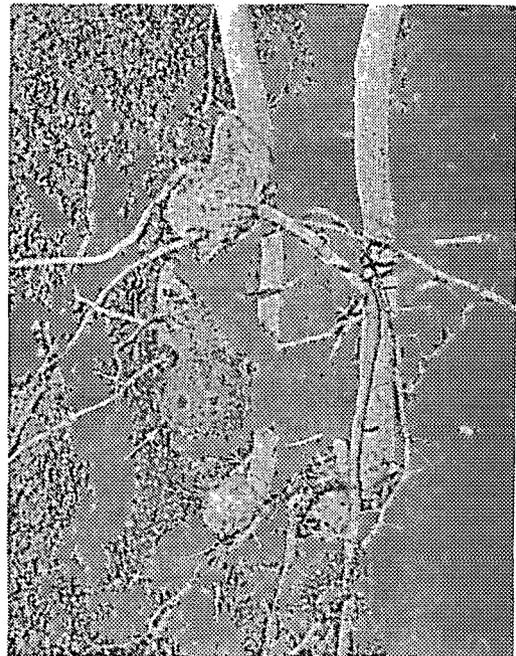
1



2



3



4

PLANCHE IX

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

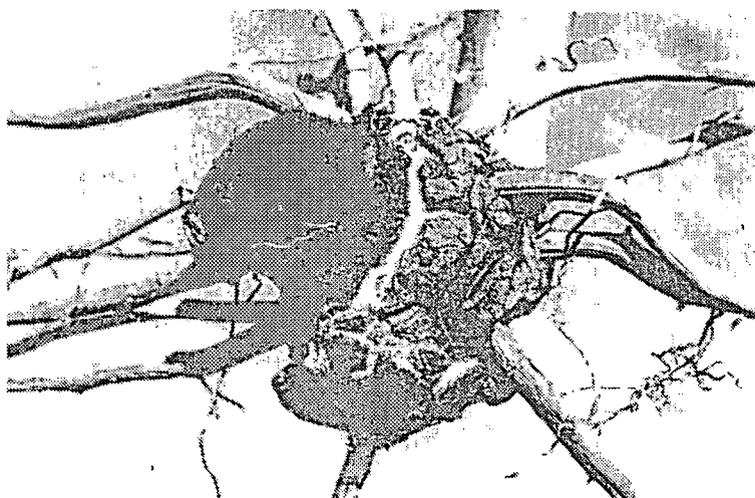
Morphogénèse de quelques plantes à levée tardive.

- 1 : cultivar GNAN. Croissance plus importante du tubercule et des parties aériennes (voir texte) de la pousse a.
- 2 : cultivar ZRÉZROU. Plante chétive en début de tubérisation, 5 mois après la plantation.
- 3 : cultivar SÉPÊLO. Pousse feuillée dépourvue de racines, 4 mois après la plantation
- 4 : cultivar GNAN. "Boulage" sur le pré-tubercule d'un bourgeon adventif, 6 mois après la plantation.



1

2



3

PLANCHE X

Dioscorea complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*

Multiplication par fragments de tubercules de deuxième récolte.
Cultivar LOKPA.

1 : jeune pousse issue d'un bourgeon préformé dormant ou inhibé le jour de la plantation

2 : Initiation visuelle de la tubérisation ou stade "éclatement"

3 : Stade éclatement + prolifération.

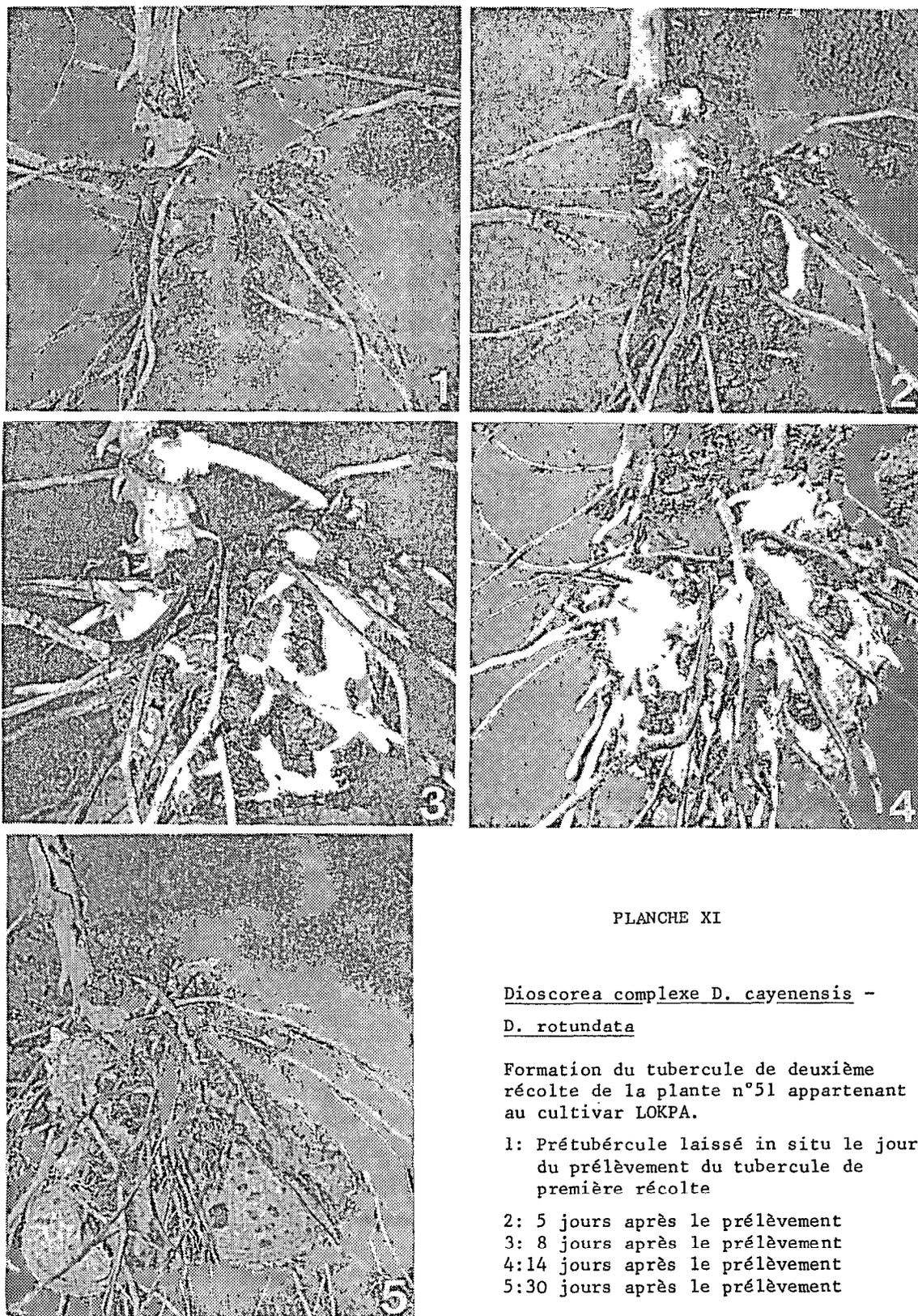


PLANCHE XI

Dioscorea complexe D. cayenensis -

D. rotundata

Formation du tubercule de deuxième récolte de la plante n°51 appartenant au cultivar LOKPA.

1: Prétubercule laissé in situ le jour du prélèvement du tubercule de première récolte

2: 5 jours après le prélèvement

3: 8 jours après le prélèvement

4: 14 jours après le prélèvement

5: 30 jours après le prélèvement

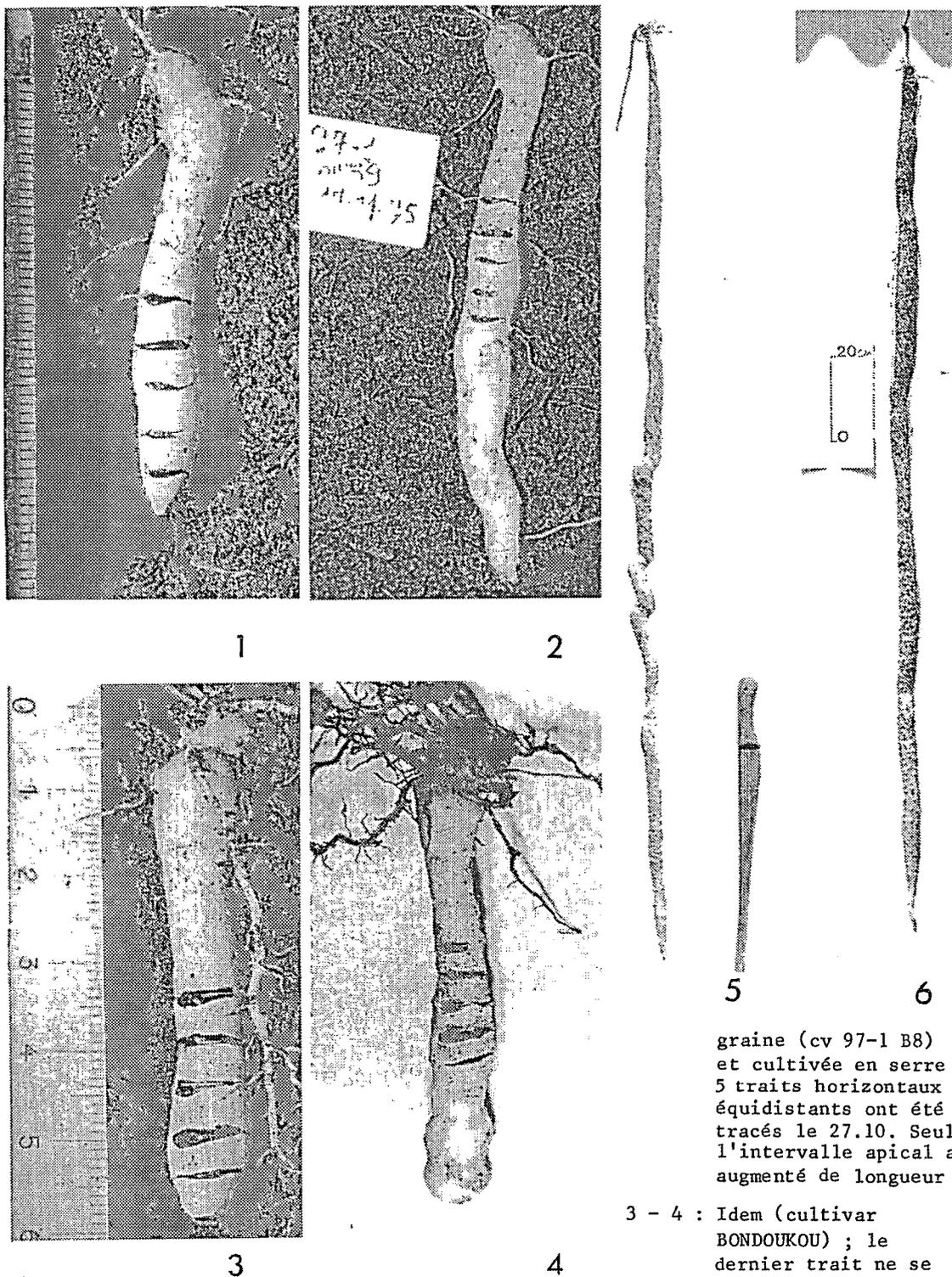


PLANCHE XII

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Tubercules obtenus en multiplication par graines.

1 - 2 : Localisation macroscopique de la zone d'allongement chez une plante issue de

graine (cv 97-1 B8) et cultivée en serre : 5 traits horizontaux équidistants ont été tracés le 27.10. Seul l'intervalle apical a augmenté de longueur

3 - 4 : Idem (cultivar BONDOUKOU) ; le dernier trait ne se retrouve pas

5 : Cycle partant de la graine. Génotype 70 (cv 97-1 B8)

6 : Cycle de la deuxième descendance végétative. G 65 (cv 97-1 B8)

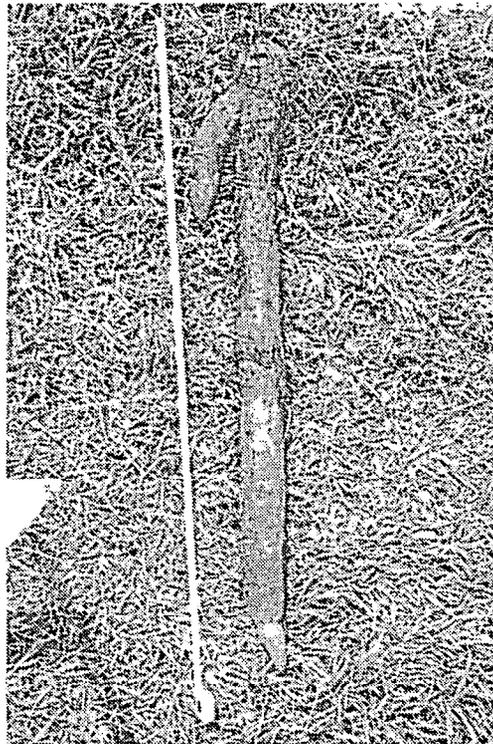
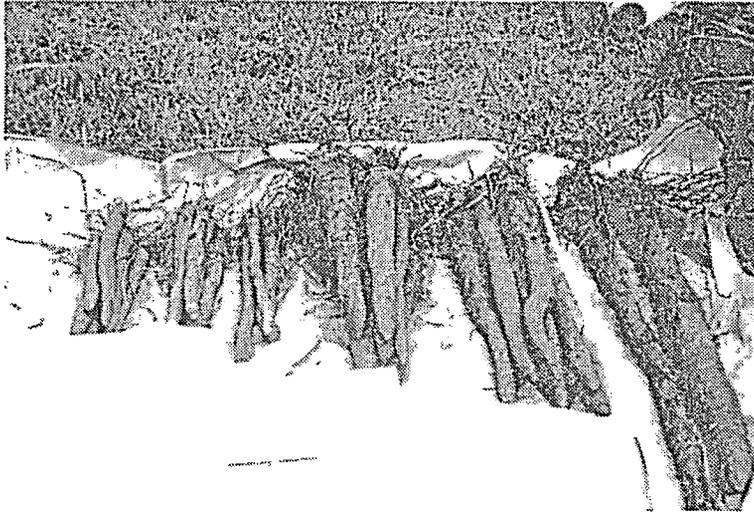


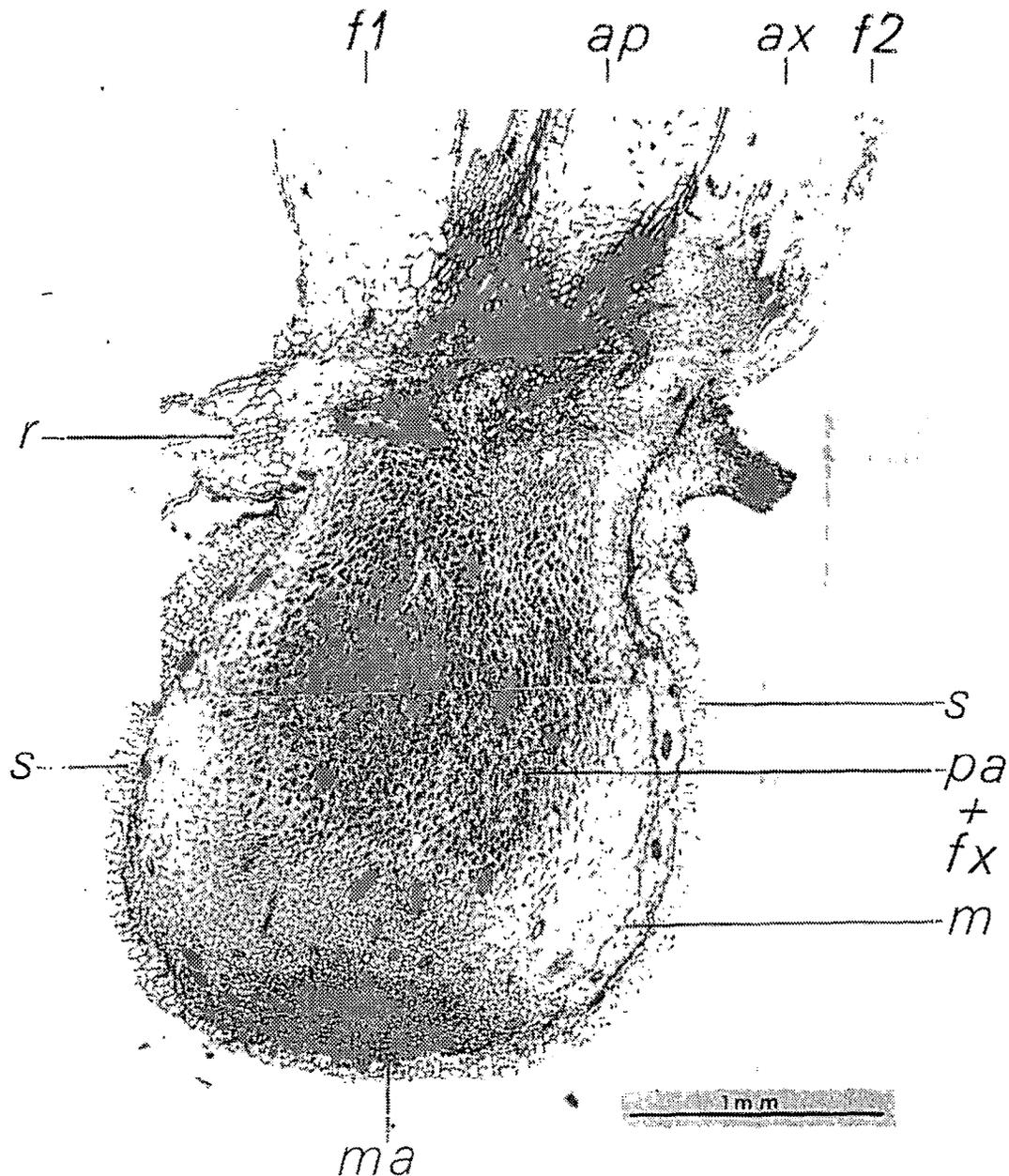
PLANCHE XIII

Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Tubercules obtenus quatre ans après le semis de graines du cultivar BONDOKOU.

Culture dans une parcelle au champ à Adiopodoumé : semis en avril 1975, récolte en décembre 1978 ; à la fin de chaque cycle, les tubercules sont laissés in situ.

ANNEXE II



Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Clone IRAT 97-1

Coupe longitudinale de la partie basale d'une plante issue de graine, prélevée 3 mois 1/2 après la germination.

Fixation au FAA ; coloration à l'hématoxyline de Regaud.

(ap : axe principal ; ax : ensemble axillaire ; F1 : première feuille, assimilatrice ; F2 : deuxième feuille, écaille ; m : méristème latéral, ma : méristème apical du tubercule ; pa + fx : parenchyme amylofère et faisceaux vasculaires ; r : racine ; s : suber).

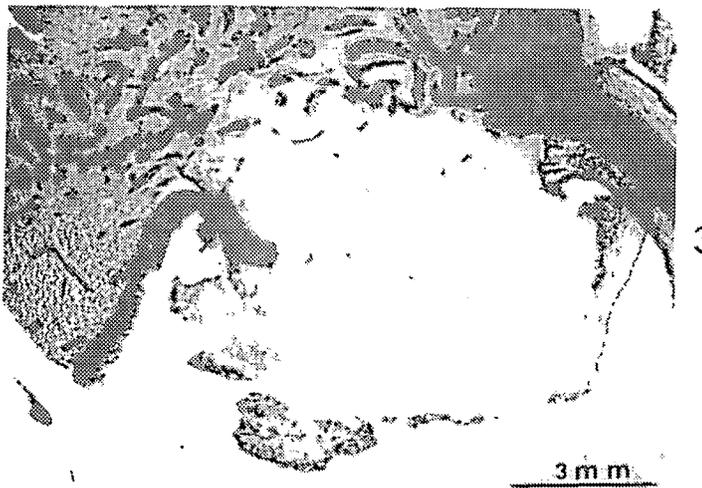
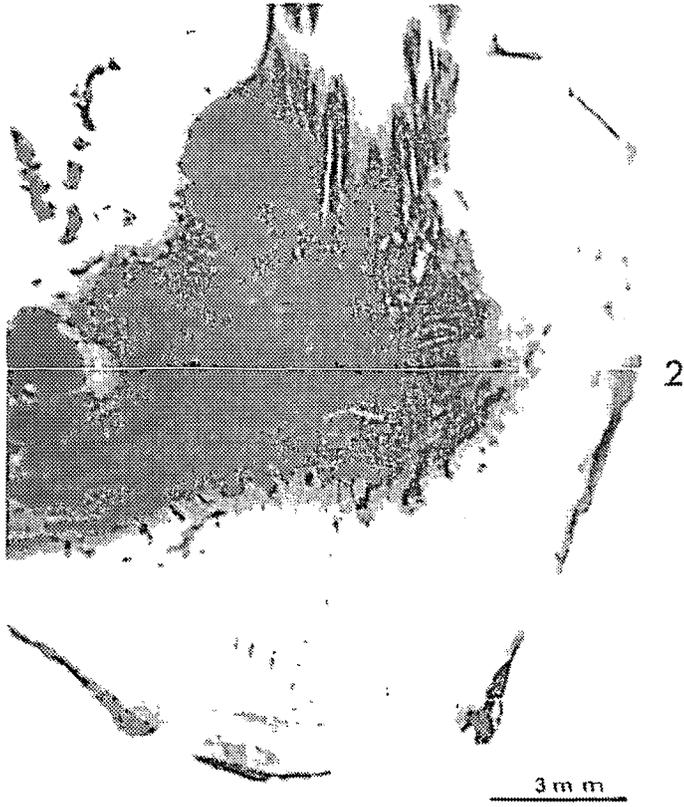
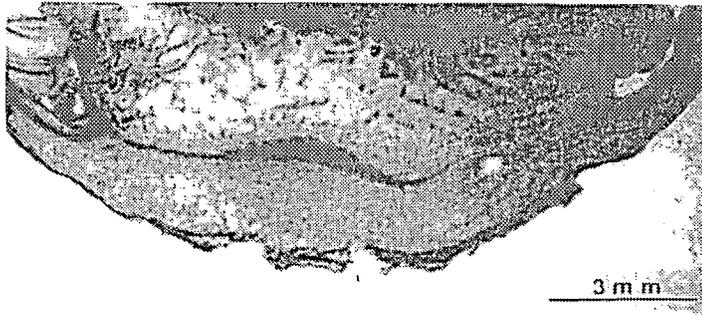
Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivars GNAN et SP DOUCE

Début de la formation du tubercule chez des plantes issues de bourgeons adventifs néoformés.

- 1 . Stade éclatement au niveau d'un prétubercule portant deux bourgeons adventifs inhibés.
- 2 . Stade prolifération.
- 3 . Stade ébauche tubérisée.

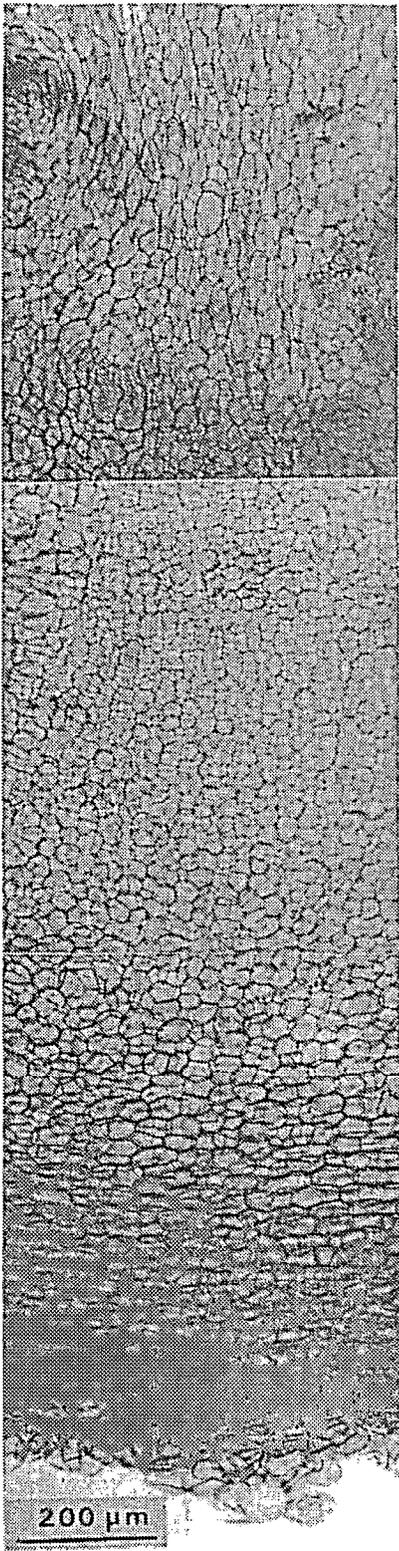
La partie incurvée, apicale, épaisse (cliché 1), du méristème dont dérive le tubercule, correspond à la zone du méristème apical du tubercule.



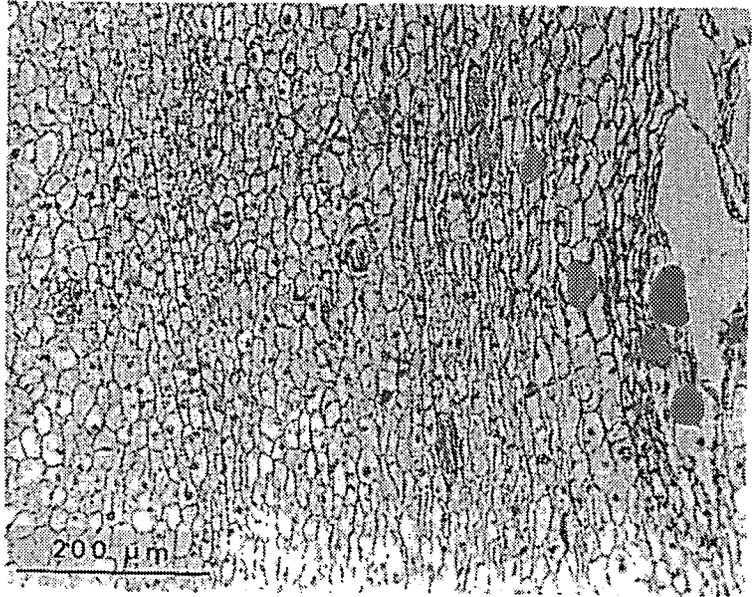
Dioscorea complexe D. cayenensis - D. rotundata

Cultivar SP DOUCE

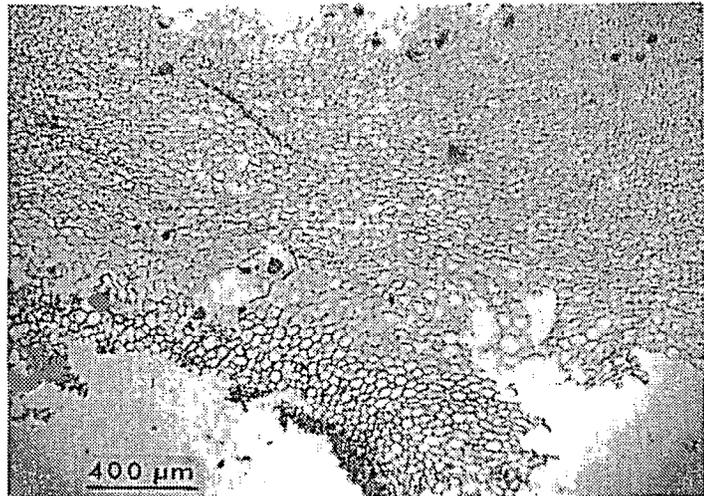
- 1 . Stade prolifération. Détail montrant la mise en place des tissus à partir d'une zone méristématique (cambiale ou secteur méristématique apical).
- 2 . Stade éclatement. Coupe au niveau du méristème latéral.
- 3 et 4 . Stade éclatement. Cellules subérisées externes.



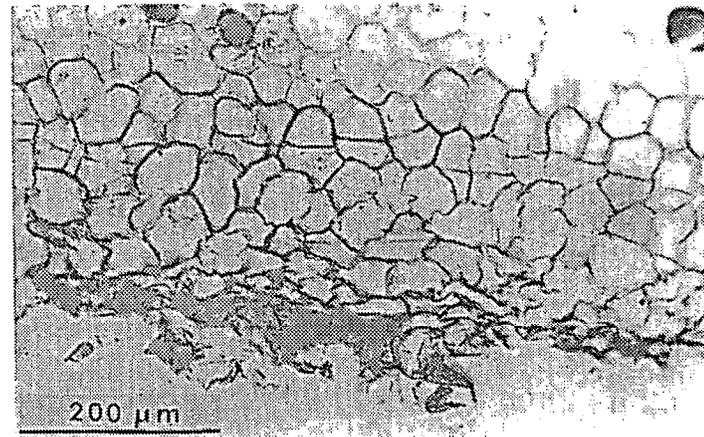
1



2



3



4

TABLE DES MATIERES

AVANT - P R O P O S.....	3
I N T R O D U C T I O N	5
H I S T O R I Q U E	7
1- CONNAISSANCES CONCERNANT LA CROISSANCE DES IGNAME A TUBERCULES SOUTERRAINS COMESTIBLES.....	7 7
2- ORGANISATION DES TUBERCULES DE DIOSCOREACEES: PIRNCIPAUX FAITS ET HYPOTHESES.....	8 8
M A T E R I E L E T T E C H N I Q U E S	11
1- MATERIEL VEGETAL.....	11
1.1. APERCU SUR LA POSITION SYSTEMATIQUE ET LES TRAITS ESSENTIELS DU COMPLEXE ETUDIE.....	11 11
1.2. CULTIVARS UTILISES.....	13
1.3. ENTRETIEN ET CONSERVATION DU MATERIEL	14
2- TECHNIQUES EXPERIMENTALES	14
2.1. CULTURES SUR CHAMP.....	14
2.1.1. Obtention des plantes	14
A) Plantation de fragments de tubercules....	15
-1ère technique : fragmentation d'un tubercule d'une seule récolte.....	15 15
-2ème technique : fragmentation d'un tuber- cule de deuxième récolte.....	15 15
a) Principe	15
b) Morphologie et levée de dormance.....	16
c) Types de fragments utilisés.....	16
B) Semis.....	17
2.1.2. Milieux et conditions de culture.....	18
2.2. MESURES DE LA CROISSANCE	20
2.3. TRAITEMENT DES DONNEES	21

1. Interprétation des courbes de croissance.....	21
2. Interprétation statistique.....	22
<i>P R E M I E R E P A R T I E</i>	
<i>PLANTES ISSUES DE BOURGEONS ADVENTIFS NEOFORMES</i>	23
<u>CHAPITRE I. : DEVELOPPEMENT INITIAL DE LA PARTIE SOUTERRAINE.....</u>	27
1.1. EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU PRETUBERCULE AU COURS DE LA LEVEE.....	27
1. Description.....	27
2. Discussion.....	29
1.2. STRUCTURE.....	30
1. Observations.....	30
2. Discussion.....	31
1.3. DIMENSIONS DE LA PARTIE SOUTERRAINE DE L'AXE PRINCIPAL.....	31
1. Résultats.....	31
2. Discussion.....	32
1.4. CONCLUSIONS.....	33
<u>CHAPITRE II : ANALYSE DE LA CROISSANCE DU SYSTEME DES AXES AERIENS.....</u>	35
2.1. ALLURE DES COURBES DE CROISSANCE.....	35
2.2. ETUDE DE LA PHASE ACCELEREE.....	38
1. Croissance de l'axe principal.....	38
2. Croissance des axes latéraux.....	39
2.3. ETUDE DE LA PHASE LINEAIRE.....	40
2.4. ETUDE DE LA PHASE DE RALENTISSEMENT.....	42
2.5. COMPARAISON DES VALEURS FINALES DES PARAMETRES DE LA CROISSANCE AERIENNE.....	42
2.6. PHASE DE NON CROISSANCE.....	43
2.7. DISCUSSION.....	44
1. Modèle de croissance à phase linéaire.....	44
2. Rapports entre longueur finale, durée et cinétique de la croissance linéaire.....	45
3. Ramification.....	46

4. Arrêt de la croissance.....	48
2.8. RESUME.....	49
2.9. CONCLUSION.....	50
<u>CHAPITRE III : ANALYSE DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE.....</u>	53
3.1. ETUDE MORPHOLOGIQUE.....	53
1. Aspects du premier signe visible de la tubérisation.....	53
2. Evolution du tubercule au cours du cycle.....	54
3. Conclusion-Discussion.....	56
3.2. DIMENSIONS FINALES DES TUBERCULES.....	57
3.3. CROISSANCE EN LONGUEUR.....	59
1. Analyse des courbes.....	59
2. Résumé et interprétation.....	64
3.4. CROISSANCE EN EPAISSEUR.....	68
1. Caractéristiques de l'épaississement diamétral.....	70
1. Analyse.....	70
2. Conclusion.....	73
3. Discussion.....	73
2. Relations entre l'épaississement diamétral initial et la morphogenèse du tubercule, sa forme et son épaisseur à la récolte.....	74
1. Résultats.....	74
2. Conclusions.....	75
3. Relations entre l'allongement et l'épaissis- sissement du tubercule.....	76
4. Interprétation.....	78
3.5. RESUME ET CONCLUSIONS.....	80
<u>CHAPITRE IV : RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES ET DU TUBERCULE.....</u>	85
Remarque : longueurs des axes aériens/développement foliaire..	86
4.1. RELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS FINALES.....	88

4.2. SITUATION DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION PAR RAPPORT A DES REPERES PHENOLOGIQUES.....	88
- 1er : fragmentation-plantation.....	88
- 2ème : levée.....	90
- 3ème : croissance aérienne linéaire.....	90
- 4ème : développement foliaire.....	91
4.3. LES RELATIONS TEMPORELLES ENTRE LA CROISSANCE EN LONGUEUR DU TUBERCULE ET LA CROISSANCE AERIENNE..	94
4.4. LES RELATIONS TEMPORELLES ENTRE L'EPAISSISSEMENT DU TUBERCULE ET LA CROISSANCE AERIENNE.....	96
4.5. RESUME.....	98
4.6. CONCLUSIONS ET DISCUSSION.....	99
1. Conclusions.....	99
2. Discussion.....	100
1. <i>Initiation du tubercule et développement aérien.....</i>	100
2. <i>Croissance des parties aériennes et du tuberculé.....</i>	103
3. <i>Comparaison avec les modèles de crois- sance parus sur les Ignames alimen- taires à tubercule(s) souterrain(s).....</i>	106
CHAPITRE V : INFLUENCE DU TUBERCULE MERE SUR LA RELATION ENTRE L'INITIATION DU TUBERCULE ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL.....	109
5.1. INTRODUCTION.....	109
5.2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL.....	110
5.3. INFLUENCE DE L'AGE DU TUBERCULE MERE SUR LA SITUATION DE L'INITIATION VISUELLE DE LA TUBERISATION.....	111
1. Par rapport au développement foliaire.....	111
1. <i>Résultats.....</i>	111
2. <i>Conclusion.....</i>	116
2. Par rapport à d'autres repères phénologiques...	117

1. <i>Résultats</i>	117
a) Fragmentation-plantation.....	117
b) Levée.....	117
c) Croissance aérienne linéaire.....	118
d) Néof ormation visuelle du bourgeon.....	118
2. <i>Conclusions</i>	119
5.4. REMARQUES SUR LE DEVELOPPEMENT EN PLANTATIONS TARDIVES.....	120
a) Diminution de la vitesse de dégagement des feuilles.....	120
b) Diminution du nombre de cataphylles....	120
c) Augmentation du nombre de bourgeons et de pousses.....	120
d) Modifications de la croissance.....	121
e) Morphogenèse.....	122
5.5. CONCLUSIONS ET DISCUSSION.....	122
1. <i>Conclusions</i>	122
2. <i>Discussion</i>	125
1. <i>Etalement de la néof ormation des bourgeons et de la levée</i>	125
a) En plantations précoces, inaptitude à l'organogenèse/dormance.....	125
b) En plantations tardives, irrégularité/ compétitivité.....	126
2. <i>Stabilité de la situation de l'initiation visuelle de la tubérisation</i>	127
a) Hypothèse d'une relation temporelle caractéristique du cycle.....	127
b) Le vieillissement du tubercule mère déstabilise cette situation.....	127
- Cas de l'Igname.....	127
- Le cas de l'Igname comparé à celui de la Pomme de terre.....	128
3. <i>Potentialité de croissance en plantations tardives</i>	129
a) Stimulation de la néof ormation de bourgeons et affaiblissement de la croissance.....	129

171	b) Morphogenèse foliaire et état	
171	physiologique initial du fragment	
171	mère.....	130
181	c) Effets extrêmes du vieillissement du	
181	tubercule mère.....	131
	CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE.....	133
	2.4. REMARQUES SUR LE DEVELOPPEMENT EN PLANTATION	
150	PLANTES ISSUES DE BOURGEONS AXILLAIRES PREFORMES	137
150	INTRODUCTION.....	139
150	CHAPITRE I : EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DU PRETUBERCULE ET DU	
150	TUBERCULE DE PREMIERE PUIS DE DEUXIEME RECOLTE.....	141
151	1.1. CONSTITUTION DU PRETUBERCULE.....	141
151	1.2. EVOLUTION DU PRETUBERCULE AVANT L'INITIATION DE LA	
151	TUBERISATION.....	142
151	1.3. EVOLUTION DU TUBERCULE DE PREMIERE RECOLTE.....	142
151	1.4. FORMATION D'UN TUBERCULE DE DEUXIEME RECOLTE.....	144
151	1.5. DISCUSSION ET CONCLUSIONS.....	144
	CHAPITRE II : ANALYSE DE LA CROISSANCE.....	147
	2.1. MATERIEL ET PRESENTATION DES RESULTATS.....	147
151	2.2. CROISSANCE DU SYSTEME DES AXES AERIENS.....	150
151	1. Résultats.....	150
151	2. Conclusions et discussion.....	152
151	a) Rapports entre l'état initial du	
151	bourgeon, du tubercule mère et	
151	la croissance aérienne.....	152
158	b) Comparaison avec les plantes issues	
158	de bourgeons adventifs néoformés.....	153
152	2.3. CROISSANCE DU TUBERCULE.....	156
151	1. Dimensions finales.....	156
151	2. Cinétique de l'allongement.....	156

1. Durées de l'allongement et de la tubérisation.....	156
2. Analyse des courbes.....	157
3. Allongement optimal pendant Δt_j	158
4. Conclusions.....	158
a) Rapports entre l'état initial de l'ensemble fragment mère, la potentialité de la croissance aérienne et l'allongement du tubercule.....	158
b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés.....	159
3. Caractéristiques de l'épaississement.....	159
1. Résultats.....	160
2. Conclusions.....	162
a) Epaississement initial et longueur du système aérien.....	162
b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons néoformés.....	162
2.4. RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES ET DU TUBERCULE.....	163
1. Rapports entre les aspects quantitatifs.....	163
2. Relations temporelles.....	164
1. Situation de l'initiation visuelle de la tubérisation.....	164
2. Situation de la croissance du tubercule...	165
3. Conclusions et discussion.....	165
a) Caractères généraux et particularités des relations.....	165
b) Comparaison avec les plantes issues de bourgeons adventifs néoformés.....	167
2.5. RESUME.....	167
2.6. CONCLUSIONS.....	168
<u>CHAPITRE III : VERIFICATION DE LA RELATION ENTRE L'INITIATION DU TUBERCULE ET LE NOMBRE DE FEUILLES DE L'AXE PRINCIPAL</u>	171

3.1. INTRODUCTION.....	171
3.2. MATERIEL ET METHODES.....	171
3.3. RESULTATS.....	172
3.4. CONCLUSIONS.....	174
CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE.....	177

T R O I S I E M E P A R T I E

PLANTES ISSUES DE GRAINES ET DESCENDANCE

VEGETATIVE DE TROIS GENOTYPES 179

INTRODUCTION.....	181
SCHEMA EXPERIMENTAL.....	182

CHAPITRE I : ETUDE BIOMETRIQUE COMPAREE DU DEVELOPPEMENT

AERIEN..... 185

1.1. CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES DES PLANTES ISSUES DE GRAINES.....	185
1. Description morphologique.....	185
2. Etude quantitative.....	187
3. Discussion.....	188
a) Les problèmes du développement initial de la jeune plante.....	188
b) La ramification.....	189
1.2. CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES DE LA DESCENDANCE VEGETATIVE DE TROIS GENOTYPES.....	192
1. Première descendance végétative.....	192
2. Deuxième descendance végétative.....	193
a) Remarque préliminaire.....	193
b) Longueur et phase linéaire.....	193
c) Ramification.....	194
3. Conclusions.....	195
a) Comportement des descendances végétatives.....	195
b) Comparaison avec les cultivars.....	195
1.3. COMPARAISON DU DEVELOPPEMENT AERIEN DE LA PREMIERE GENERATION ISSUE DE GRAINE AVEC CELUI DES GENERATIONS PARTANT DE FRAGMENTS DE TUBERCULES.....	196

1. Résumé des résultats.....	196
2. Conclusions.....	197
a) Différences entre la plante issue de graine et ses descendants végétatifs...	197
b) Analogies entre les descendances végétatives.....	197
<u>CHAPITRE II : ANALYSE COMPAREE DE LA CROISSANCE DU TUBERCULE....</u>	201
2.1. ETUDE MORPHOLOGIQUE.....	201
1. Initiation visuelle de la tubérisation.....	201
2. Evolution morphologique du tubercule au cours des cycles.....	201
a) Cycle partant de la graine.....	201
b) Cycle partant de fragment de tubercule.	202
3. Conclusions et discussion.....	203
a) Stabilité de la situation de l'ini- tiation visuelle de la tubérisation....	203
b) "Stabilité" morphologique du tubercule au cours des générations.....	203
2.2. DIMENSIONS DES TUBERCULES A LA RECOLTE.....	204
2.3. CROISSANCE EN LONGUEUR.....	205
1. Analyse des courbes.....	205
1. Résultats.....	205
2. Conclusion et discussion.....	209
2. Longueur du tubercule et cinétique de la phase quasi linéaire de son allongement.....	210
1. Résultats.....	210
2. Conclusions.....	211
3. Allongement moyen journalier (phase quasi linéaire) du tubercule et longueur du système des axes aériens.....	213
1. Relations.....	213
2. Conclusions.....	213
2.4. CROISSANCE EN EPAISSEUR.....	215
1. Résultats.....	215
2. Discussion.....	216

2.5. RESUME ET CONCLUSIONS.....	216
CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE.....	221
R E S U M E E T C O N C L U S I O N S.....	225
R E F E R E N C E S B I B L I O G R A P H I Q U E S.....	241
A N N E X E I.....	265
A N N E X E II.....	353
T A B L E D E S M A T I E R E S.....	361

Mots Clés : *Dioscorea cayenensis* Lamk ; *Dioscorea rotundata* Poir. ; Igname ; Côte d'Ivoire ; tubercule alimentaire ; croissance ; morphologie ; relations parties aériennes/tubercule ; multiplication végétative ; cycle sexué.

L'étude quantitative de la croissance par la mesure à intervalles réguliers de composantes linéaires du développement a permis de relier, tout au long du cycle, la croissance tubérisée d'une plante, représentée par l'évolution de la longueur et des diamètres du tubercule (souterrain, unique, cylindrique chez cette Igname), à sa croissance aérienne, représentée par l'évolution de la longueur du système des axes aériens. La morphologie et la croissance sont étudiées sur champ en Côte d'Ivoire, au cours des cycles traditionnels partant de deux catégories de fragments de tubercules et expérimentalement à partir de graines.

L'analyse montre : une croissance aérienne essentiellement linéaire et une morphogénèse de l'appareil caulinaire dépendante de la dominance apicale ; une cinétique de l'allongement du tubercule à phase accélérée puis ralentie s'ajustant à des lois classiques (logistique, de Gompertz) pour les cultivars ou bien à phase quasi linéaire dominante pour les génotypes issus de graines ; une croissance en épaisseur du tubercule à phase initiale d'épaississement diamétral rapide suivie d'une phase ralentie de durée variable. Certains aspects de la morphogénèse du tubercule et du pré-tubercule sont précisés.

Les comparaisons intra-intercultivars/génotypes issus de graines indiquent un schéma corrélatif des croissances assez semblable mais comportant des divergences. La situation de l'initiation visuelle de la tubérisation et celle de la croissance optimale du tubercule par rapport au développement aérien sont données avec précision. A partir de graines, les comparaisons portent aussi sur l'expression des caractères de la plante issue de la graine et de sa descendance végétative.

La pluralité des facteurs et des corrélations supposés impliqués dans le déterminisme des croissances est soulignée. Des domaines d'application des recherches exposées sont proposées.