
Mise au point d'une culture d'igname du complexe d'espèces
Dioscorea cayenensis-rotundata en serres et étude du contrôle
hormonal de l'identité du sexe chez ce complexe d'espèces

Vanhove Aline

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur : Muriel Quinet (GRPV)

Encadrant : Narcisse Denadi (GRPV)

Année académique 2019 – 2020

Résumé

Mise au point d'une culture d'igname du complexe d'espèces *Dioscorea cayenensis-rotundata* en serres et étude du contrôle hormonal de l'identité du sexe chez ce complexe d'espèces

L'igname *Dioscorea cayenensis-rotundata* est plante tropicale grimpante, cultivée pour ses tubercules. Elle est une source alimentaire et de revenu importante notamment au Bénin où le tubercule d'igname est l'aliment de base de la population. Bien que la plupart des variétés de *D. cayenensis-rotundata* fassent des fleurs et des graines, la reproduction sexuée de celles-ci est peu utilisée et peu étudiée. En effet, les producteurs d'ignames utilisent la multiplication végétative pour relancer leurs cultures et replantent dès-lors une partie de leur récolte de tubercule ce qui engendre un manque à gagner pour ceux-ci. Récemment, des observations en champs ont permis de remarquer qu'une grande variabilité sexuelle est présente entre plantes-mère et plantes-fille, ce qui ne facilite pas l'utilisation de la reproduction sexuée. Mieux comprendre la reproduction sexuée et le contrôle de l'identité sexuelle chez *D. cayenensis-rotundata* pourrait permettre aux producteurs de profiter pleinement de leur récolte. Au cours de ce travail, différents tests de germination furent réalisés afin de déterminer quelles sont les conditions de germination permettant d'obtenir les pourcentages de germination les plus élevés pour les graines d'ignames. Des cultures, de la variété Dodo et de la variété TDr 1000360, furent mises en place afin de déterminer, à l'aide de pulvérisations hormonales, si l'application d'hormone a une influence sur l'expression du sexe. Une dernière expérience fut conduite dans le but de déterminer si le sexe de la plante-fille varie en fonction de la partie du tubercule de la plante-mère utilisée pour le semis et si un gradient hormonal est présent dans le tubercule. Au terme de ce travail, il ne nous a pas été possible de tirer de conclusions claires sur les meilleures conditions de germination et sur l'impact des hormones sur l'expression du sexe au terme de ce travail. Nous retenons cependant pour la germination que les températures supérieures ou égales à 35°C inhibaient la germination et qu'un priming des graines ou que le substrat n'influença pas le pourcentage de germination. Nous retenons également que l'ajout de gibbérelline eu un impact positif sur la floraison et que des gradients hormonaux étaient présents au sein des tubercules, notamment pour l'acide abscissique, l'acide salicylique et les cytokinines et que les concentrations en jasmonates variaient fortement en fonction de la variété de tubercule et de son sexe.

Abstract

Development of a yam culture of the species complex *Dioscorea cayenensis-rotundata* in greenhouses and study of the hormonal control of sex identity in this species complex

The yam *Dioscorea cayenensis-rotundata* is a tropical climbing plant, cultivated for its tubers. It is an important source of food and income, especially in Benin where the yam tuber is the staple food of the population. Although most varieties of *D. cayenensis-rotundata* have flowers and seeds, their sexual reproduction is little used and little studied. In fact, yam growers use vegetative reproduction to perpetuate their crops and thus replant part of their tuber harvest, which results in a loss of income for them. Recently, observations in the field have shown that there is great sexual variability between mother and daughter plants, which does not facilitate the use of sexual reproduction. A better understanding of sexual reproduction and control of sexual identity in *D. cayenensis-rotundata* could enable growers to take full advantage of their crop. During this work, various germination tests were carried out to determine the germination conditions that result in the highest germination percentages for yam seeds. Crops of the varieties Dodo and TDr 1000360 were planted in order to determine, with the help of hormone sprays, whether the application of hormone has an influence on sex expression. A final experiment was conducted to determine whether the sex of the daughter plant varies according to the part of the mother plant tuber used for sowing and whether a hormone gradient is present in the tuber. At the end of this work, we were not able to draw clear conclusions on the best germination conditions and the impact of hormones on sex expression at the end of this work. However, we retain for germination that temperatures higher or equal to 35°C inhibited germination and that a priming of the seeds or the substrate did not influence the percentage of germination. We also note that the addition of gibberellin had a positive impact on flowering and that hormonal gradients were present within the tubers, notably for abscisic acid, salicylic acid and cytokinins, and that the concentrations of jasmonates varied greatly according to the variety of tuber and its sex.

Remerciements

Je remercie tout le personnel du Groupe de Recherche en Physiologie Végétale (GRPV) pour leur accueil, leur bonne humeur, leur aide et disponibilité en cas de questions. Merci à Baudoin Capelle et Brigitte Van Pee pour leur aide en laboratoire comme en serre et ce tout au long de mon mémoire. Au sein du GRPV, je tiens à remercier tout particulièrement Narcisse Denadi pour son aide, pour son partage de connaissance sur l'igname et pour m'avoir fourni des graines et des tubercules, ainsi que Muriel Quinet pour son aide, ses conseils, son soutien, son inébranlable patience et pour ses encouragements.

Je remercie également Marc Migon pour sa bonne humeur et son aide pour tout ce qui touche aux serres.

Merci à la Clinique des Plantes pour leur aide sur la détermination de l'origine des taches suspectes sur les feuilles de mes ignames.

Merci également aux autres mémorants du laboratoire, Jonathan Drugmand, Adrien Luyckx, Arnaud Isenborghs, Odile Mampaey et Raphaël Serckx pour leur soutien et pour les discussions de couloirs.

Merci à mon amie, Nina Degroote et à mon copain, Sébastien Lefèvre pour leur soutien indéfectible notamment en période de stress intense.

Et finalement, merci à ma famille pour son soutien, ses encouragements et pour leur intérêt, lors des réunions de famille, quant à l'avancement de mon mémoire.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract	iii
Remerciements	v
Table des matières	vi
1. Cadre théorique et conceptuel.....	1
1.1. La germination et le contrôle de la dormance	1
1.1.1. La dormance	1
1.1.2. Le contrôle de la dormance	3
1.2. L'identité sexuelle et son contrôle.....	3
1.2.1. Types d'identité sexuelle.....	3
1.2.2. Contrôle de l'identité sexuelle.....	6
1.3. <i>Dioscorea cayenensis-rotundata</i>	10
1.3.1. Taxonomie.....	10
1.3.2. Cultivars	10
1.3.3. Description Morphologique	11
1.3.4. Identité sexuelle et contrôle du sexe chez l'igname cultivé <i>D. cayenensis-rotundata</i>	13
1.3.5. Phénologie/Cycle de développement	14
1.3.6. Répartition et production.....	15
2. Objectifs	19
2.1. Culture et germination de <i>Dioscorea cayenensis-rotundata</i>	19
2.2. Contrôle hormonal du sexe chez <i>Dioscorea cayenensis-rotundata</i>	20
3. Matériel et Méthode	21
3.1. Tests de germination.....	21
3.2. Traitements hormonaux.....	23
3.3. Dosage des hormones dans les tubercules	25
4. Résultats	28
4.1. Tests de germination.....	28
4.1.1. Impact de la lumière et de la température	28
4.1.2. Impact du prétraitement et de la présence d'ailettes	31
4.1.3. Germination en terreau.....	33
4.2. Traitements hormonaux	34
4.2.1. Phase végétative	35

4.2.2. Phase reproductrice	38
4.3. Quantification des hormones dans les tubercules.....	40
5. Discussion.....	43
5.1. La germination de <i>D. cayenensis-rotundata</i>	43
5.2. Le contrôle du sexe chez <i>D. cayenensis-rotundata</i>	45
6. Conclusions et perspectives	49
Références :	51
Annexes	59
Annexe A : Figures.....	59
Annexe B : Tableau	62
Annexe C : Données de semis et de germination des ignames cultivées dans les serres de l'UCLouvain.....	65

1. Cadre théorique et conceptuel

1.1. La germination et le contrôle de la dormance

La germination est l'étape finale de la dispersion des graines. Celle-ci permet aux graines de s'ancrer là où elles ont atterri grâce à l'émergence de la radicule à travers le spermodermis (Finkelstein et al., 2008 ; Penfield, 2017). Ce processus de germination n'a cependant pas forcément lieu immédiatement après l'atterrissage de la graine sur un milieu favorable. En effet, même si celui-ci s'avère favorable, les autres conditions nécessaires à une bonne croissance de la future plante ne sont pas forcément présentes. Le processus de la dormance est là pour assurer à la graine une germination dans de bonnes conditions (Baskin & Baskin, 2004 ; Née et al., 2017 ; Raven et al., 2014).

Il est intéressant pour la recherche scientifique de comprendre les mécanismes de régulation de la dormance. En effet, dans la nature, la dormance engendre généralement un étalement de la germination des graines, ce qui permet de diminuer la compétition pour les ressources. Cet étalement, souvent avantageux dans la nature, peut se relever problématique dans la recherche scientifique. Une bonne connaissance des mécanismes de régulation de la dormance peut permettre de trouver des moyens pour harmoniser le moment de germination d'un lot de graine.

1.1.1. La dormance

Selon Reece et al (2012), « la dormance est un état métabolique extrêmement lent dans lequel la croissance et le développement sont interrompus ». Raven et al. (2014) donne une définition complémentaire à celle-ci « la dormance est une interruption de la croissance au cours de laquelle la plante ou des portions de la plante telles que les bourgeons et les graines ne commencent à se développer que dans des conditions spéciales ». Dans notre cas, la dormance est donc : un état métabolique extrêmement lent durant lequel la croissance et le développement des graines est interrompue jusqu'à ce que des conditions spéciales se présentent.

La dormance commence une fois que la graine a fini d'accumuler des réserves de carbone et d'azote qui permettront à celle-ci d'avoir une source d'énergie à disposition pour la phase de germination. Autrement dit lorsque la phase de maturation de la graine est finie. C'est également durant la phase de maturation que la graine commence à se dessécher (Baskin & Baskin, 2004 ; Raven et al., 2014).

Trois types principaux de dormance peuvent être trouvés. Ils se distinguent par la manière dont la germination est bloquée.

- Dormance morphologique : l'embryon n'a pas fini sa croissance lors de la phase de maturation et la période de dormance correspond au temps nécessaire à l'embryon pour finir sa croissance avant de percer le spermodermes (Baskin & Baskin, 2004 ; Penfield, 2017). Chez certaines graines présentant ce type de dormance, des conditions environnementales particulières peuvent être nécessaires afin de déclencher une série de processus nécessaires à la finalisation de la croissance de l'embryon (Raven et al., 2014).
- Dormance physique : une barrière physique, souvent le spermodermes de la graine, empêche la germination que ce soit en empêchant la radicule de sortir de la graine ou en rendant l'absorption de gaz et d'eau par la graine impossible (Baskin & Baskin, 2004 ; Raven et al., 2014). La rupture de cette barrière par scarification, l'abrasion par des pierres ou un autre élément abrasif, ou par ingestion de la graine et digestion de sa barrière par un animal permet les échanges avec l'extérieur et donc la germination (Penfield, 2017).
- Dormance physiologique : il s'agit du type de dormance le plus répandu (Baskin & Baskin, 2004). Elle est initiée soit par l'embryon soit par les tissus de l'endosperme. Elle fait intervenir différentes hormones qui gardent la graine dans cet état jusqu'à ce que des conditions environnementales spécifiques et favorables au développement de la plante en devenir se présentent, stoppent la dormance et activent la germination.

À ces trois types principaux s'ajoutent des combinaisons de ceux-ci telles que la dormance morphophysique ou encore la dormance combinatoire qui est une dormance physique et physiologique (Baskin & Baskin, 2004).

La dormance peut également être décrite comme primaire ou secondaire en fonction de son moment d'acquisition. Une graine entrant en phase de dormance alors qu'elle est toujours sur la plante-mère va présenter une dormance primaire (Baskin & Baskin, 2004 ; Garcia et al., 2020). Une graine ayant déjà atterri dans un milieu et étant déjà sortie de la dormance primaire mais n'ayant pas encore germé peut rentrer en dormance secondaire. Ce type de dormance s'acquiert généralement lorsque les conditions environnementales ne sont pas encore favorables à la germination (Baskin & Baskin, 2004 ; Garcia et al., 2020 ; Née et al., 2017).

1.1.2. Le contrôle de la dormance

Bien que de nouvelles études semblent démontrer que la plupart des principales phytohormones, telles que l'éthylène, les auxines, les cytokinines, les brassinostéroïdes, l'acide salicylique et encore l'acide jasmonique, sont impliquées dans la dormance (Finkelstein et al., 2008 ; Née et al., 2017, Shu et al., 2016), la balance entre deux principales phytohormones, les gibbérellines (GA) et l'acide abscissique (ABA), est un des nœuds centraux de la régulation de la dormance. Ces deux hormones présentant des effets antagonistes (Baskin & Baskin, 2004 ; Finkelstein et al., 2008 ; Liu & Hou., 2018 ; Née et al., 2017 ; Shu et al., 2016).

Il est généralement admis que l'acide abscissique entre en jeu dans la mise en place et le maintien de la dormance (Baskin & Baskin, 2004 ; Finkelstein et al., 2008 ; Shu et al., 2016). Chez de nombreuses espèces tels que le maïs (*Zea mays*) les plantes, qui sont peu sensibles ou qui ne produisent pas d'ABA, produisent des graines germant plus vite voire directement (Finkelstein et al., 2008 ; Raven et al., 2014 ; Shu et al., 2016). Une diminution de la concentration en ABA dans la graine semble nécessaire pour permettre la levée de la dormance. En effet, une hyperdormance a été constatée chez des graines d'*Arabidopsis* ne pouvant pas dégrader l'ABA déjà synthétisé (Bewley et al., (2013) ; Nonogaki et al., 2010 ; Shu et al., 2016).

Les gibbérellines quant à elles entrent en jeu dans la levée de la dormance et dans la germination (Baskin & Baskin, 2004 ; Finkelstein et al., 2008 ; Shu et al., 2016). Les GA induisent une fragilisation de l'endosperme et du spermodermes par hydrolyse des parois cellulaires, induisent la mobilisation des ressources de la graine et facilitent l'élongation cellulaire, permettant ainsi à l'embryon de sortir de la graine (Baskin & Baskin, 2004 ; Finkelstein et al., 2008 ; Nonogaki et al., 2010 ; Raven et al., 2014). Chez des graines d'*Arabidopsis* ne pouvant pas synthétiser de GA, un apport externe de gibbérellines est nécessaire pour que ces graines germent (Nonogaki et al., 2010 ; Shu et al., 2016). La présence de GA n'est cependant pas nécessaire si l'embryon est sorti de la graine (Nonogaki et al., 2010).

1.2. L'identité sexuelle et son contrôle

1.2.1. Types d'identité sexuelle

L'identité sexuelle peut être vue comme la façon dont les organes reproducteurs sont répartis chez les individus ou au sein d'une espèce (Forêt, 2018). Bien que ce terme puisse être utilisé pour toute plante possédant des organes reproducteurs, on le retrouve principalement chez les

angiospermes. Chez ceux-ci, les organes reproducteurs sont regroupés dans des structures appelées fleurs. Les fleurs sont généralement composées de quatre verticilles, également appelés cycles d'organes floraux comprenant de l'extérieur vers l'intérieur, les sépales formant le calice, les pétales formant la corolle, les étamines formant l'androcée et finalement les carpelles aussi appelé le pistil formant le gynécée (Lejeune & Lutts, 2016) (Figure 1 en annexe). Les différents termes présents ci-dessous sont cependant également valables pour les espèces qui ne sont pas des angiospermes. Un tableau récapitulatif des types d'identité sexuelle (Tableau 1) présentant des exemples de différentes espèces est présent à la fin de cette partie afin de mieux visualiser les termes.

1.2.1.1. Plantes monoclinales

Chez les plantes monoclinales, les organes reproducteurs femelles, les carpelles, et les organes reproducteurs mâles, les étamines, sont présents dans la même fleur. Ces fleurs sont généralement décrites comme étant des fleurs hermaphrodites bien que le terme fleurs complètes ait été récemment proposé (Lejeune & Lutts, 2016 ; Godin, 2007). Les espèces monoclinales sont assez communes, elles représenteraient jusqu'à 70% de espèces d'angiospermes (Forêt, 2018 ; Yamasaki et al., 2005). Il semble admis que cette identité sexuelle serait un état primitif dont les autres identités découleraient (West & Golenberg, 2018).

1.2.1.2. Plantes diclines

À l'opposé, chez les plantes diclines, les organes reproducteurs mâles et femelles se retrouvent dans des fleurs différentes. Ces fleurs sont dès lors considérées comme des fleurs unisexuées et sont souvent décrites comme étant des fleurs femelles ou des fleurs mâles, ou bien plus récemment comme des fleurs pistillées ou des fleurs staminées (Godin, 2007). Les organes du sexe opposés peuvent cependant être présents mais ils sont alors atrophiés et stériles (Lejeune & Lutts, 2016). Seulement 28% des espèces de plantes à fleurs produisent des fleurs unisexuées (Yamasaki et al., 2005)

On reconnaît donc trois types sexuels chez les fleurs, schématisés dans la figure 2 en annexe. Pour alléger la lecture, les termes les plus généralement cités : hermaphrodite, mâle, femelle, seront utilisés. Une distinction est faite en fonction des patterns de distribution de ces différents types de fleurs au sein des individus d'une espèce ou d'une population. On parle d'espèce monomorphe lorsque tous les individus présentent des fleurs des mêmes types et à l'opposé, on parle d'espèce hétéromorphe lorsque les individus présentent des fleurs de types différents (Godin, 2007).

1.2.1.2.1. La monoécie

Les plantes monoïques sont des plantes diclines présentant des fleurs femelles ainsi que des fleurs mâles sur le même individu (Yamasaki et al., 2005). Les deux types de fleurs relèvent donc du même génome (Lejeune & Lutts, 2016). Les espèces monoïques sont rares, elles ne représentent en effet qu'environ 7% des plantes à fleurs (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005). On considère ces espèces comme des espèces monomorphiques.

1.2.1.2.2. La dioécie

Les plantes dioïques sont également des plantes diclines mais chez celles-ci, les individus ne présentent qu'un des deux types de fleurs (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005). Cette séparation des fleurs mâles et femelles sur des individus différents rend l'autopollinisation et l'autofécondation impossible (Reece et al., 2012). Les espèces dioïques sont également rares, elles ne représentent en effet qu'approximativement 4% des plantes à fleurs (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005). On considère ces espèces comme des espèces hétéromorphiques.

1.2.1.2.3. La polyécie

La polyécie est la présence à la fois de fleurs hermaphrodites et de fleurs unisexuées chez des individus d'une même espèce. Plusieurs formes de polyécie sont possibles en fonction de la combinaison de fleurs hermaphrodites et de fleurs unisexuées retrouvée chez l'espèce.

Chez les espèces andromonoïques, les plantes présentent des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles contrairement aux espèces gynomonoïques dont les plantes présentent également des fleurs hermaphrodites mais présentent des fleurs femelles. Chez les espèces trimonoïques, les plantes présentent des fleurs hermaphrodites, des mâles et des femelles. Ces espèces regroupées représentent environ 10% des angiospermes (Yamasaki et al., 2005). On considère celles-ci comme des espèces monomorphiques.

Chez les espèces androdioïques, gynodioïques et trioïques, le principe est le même mais les fleurs se trouvent sur des individus différents. Une espèce trioïque présentera des individus avec des fleurs hermaphrodites, d'autres avec des fleurs mâles et enfin d'autres avec des fleurs femelles (Lejeune & Lutts, 2016). Ces espèces regroupées représentent elles environ 7% des angiospermes (Yamasaki et al., 2005). Celles-ci sont considérées comme des espèces hétéromorphiques.

Tableau 1 : Récapitulatif des types d'identité sexuelle. Inspiré de Lejeune & Lutts, 2016 ; Forêt, 2018 ; Godin, 2007 et Yamasaki et al., 2005.

Identité sexuelle		% des angiospermes	Fleurs hermaphrodites	Fleurs mâles	Fleurs femelles	Exemples	
Espèces monomorphiques	Monocline	72	x			<i>Rosa canina</i> (Églantier)	
	Monoïque	7		x	x	<i>Fagus sylvatica</i> (Hêtre) <i>Zea mays</i> (Maïs)	
	Andromonoïque	10	x	x		<i>Galium cruciata</i> (Gaillet croissette)	
	Gynomonoïque		x		x	<i>Parietaria officinalis</i> (Pariétaire officinale)	
	Trimonoïque		x	x	x	<i>Ricinus communis</i> (Ricin commun)	
Espèces Hétéromorphiques	Dioïque	4		x		Ind. 1 *	<i>Actinidia chinensis</i> (Kiwî) <i>Cannabis sativa</i> (Chanvre) <i>Spinacia oleracea</i> (Épinard)
					x	Ind. 2	
	Androdioïque	7	x			Ind. 1	<i>Geum urbanum</i> (Benoite)
				x		Ind. 2	
	Gynodioïque		x			Ind. 1	<i>Glechoma hederacea</i> (Lierre terrestre)
					x	Ind. 2	
	Trioïque		x			Ind. 1	<i>Fraxinus excelsior</i> (Frêne)
				x		Ind. 2	
					x	Ind. 3	

* Ind. correspond à individus

1.2.2. Contrôle de l'identité sexuelle

Différents déterminants interviennent dans le contrôle de l'identité sexuelle. Les déterminants génétiques sont à la base de ce contrôle. Les déterminants hormonaux et environnementaux vont eux avoir une influence sur l'expression du sexe (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005).

1.2.2.1. Déterminants génétiques

La structure de toute fleur, et de ce fait l'identité sexuelle de la plante, est déterminée par un ensemble de gènes homéotiques. D'autres ensembles de gènes peuvent cependant intervenir en

aval du contrôle des gènes homéotiques. Chez certaines espèces dioïques l'identité sexuelle est contrôlée par des chromosomes sexuels (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005).

1.2.2.1.1. Gènes d'identité des cycles

Les gènes d'identité des cycles floraux aussi appelés gènes ABC sont des gènes homéotiques regroupés en trois classes de gènes, les gènes de classe A, de classe B et de classe C. Ce sont ces gènes qui sont responsables de la structure type d'une fleur hermaphrodite, structure décrite au point 1.2.1.. Chaque classe de gène contrôle deux cycles adjacents comme le montre la figure 1. Les gènes de classe A contrôlent le cycle des sépales et le cycle des pétales. Ce cycle est également contrôlé par les gènes de classe B qui contrôlent aussi le cycle des étamines. Pour finir les gènes de classe C contrôlent le déterminisme de la fleur, c'est-à-dire les cycles d'organes reproducteurs (Lejeune & Lutts, 2016). On peut observer dans la figure 1 que des mutations dans un des gènes de ces classes engendre la formation d'une fleur ne présentant pas les quatre cycles habituels.

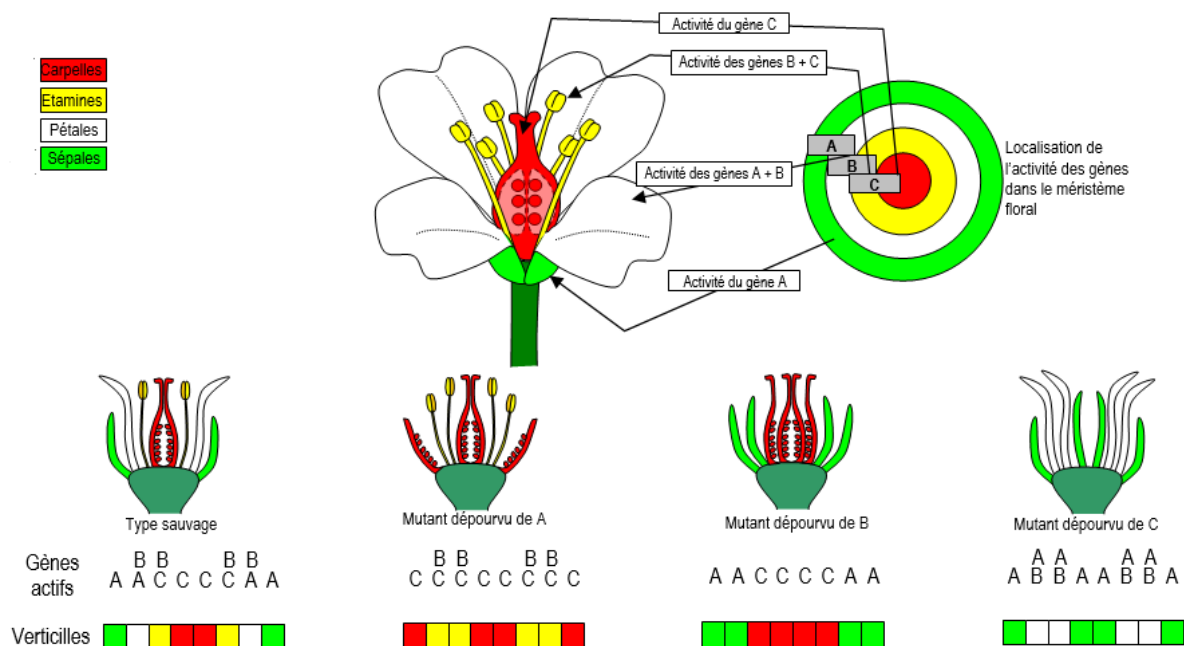


Figure 1: Modèle ABC : Lieux d'expression des gènes (classes de gènes) d'identité des organes dans le développement floral, D'après : dossier hors-série de la revue Pour la Science, janvier 2000 ; Biologie de Neil Campbell et Jane Reece édité par Pearson Education (7e édition) ; biologie végétale de Raven, Evert et Eichert chez De Boeck université (6e édition) et http://serres.u-bourgogne.fr/IMG/pdf/Cours_LBG_Bioveg_5_2009.pdf (Académie de Dijon, 2012)

1.2.2.1.2. Chromosomes sexuels

Les chromosomes sexuels sont retrouvés chez certaines espèces dioïques (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005). Il existe deux systèmes de détermination sexuelle utilisant des

chromosomes sexuels : le système « Active-Y » et le système « X-to-autosome (X:A) balance ». Dans le système « Active-Y », les individus mâles possèdent les chromosomes XY tandis que les individus femelles possèdent les chromosomes XX. Dans ce système le chromosome Y est l'élément principal déterminant le sexe de l'individu car celui-ci possède des gènes essentiels pour la suppression des organes reproducteurs femelles et pour le développement des organes reproducteurs mâles. Ce système de détermination du sexe est retrouvé chez le cannabis (*Cannabis sativa*). Dans le système X:A, le sexe de l'individu est déterminé par la ratio entre X et les chromosomes autosomes. Un ratio égal ou supérieur à 1.0 induit la formation de fleurs femelles tandis qu'un ratio égal ou inférieur à 0.5 induit la formation de fleurs mâles. Tous ratio se trouvant entre 1.0 et 0.5 induit la formation de fleurs hermaphrodites ou de fleurs soit mâles soit femelles. Ce système de détermination du sexe est retrouvé chez le houblon (*Humulus lupulus*) (Yamasaki et al., 2005). D'une manière ou d'une autre, la plupart des systèmes présentent un mécanisme où le sexe femelle est homogamétique tandis que le sexe mâle est lui hétérogamétique (Lejeune & Lutts, 2016). Il semble cependant que l'inverse soit possible et que ce soit le sexe mâle qui soit homogamétique (Tamiru et al., 2017).

1.2.2.1.3. Autres gènes

Un troisième système de détermination sexuelle peut-être retrouvé chez certaines espèces dioïques. Celles-ci ne possèdent pas de chromosomes sexuels mais possèdent des gènes contrôlant l'expression du sexe. Ceci est le cas chez la mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*). Dans ce cas, trois gènes (A, B1, B2) contrôlent cette expression. Si le gène dominant A et un gène dominant B (B1 ou B2) sont présents, cela induit principalement la formation de fleurs mâles. Tandis que si seul un des gènes dominants (A, B1 ou B2) est présent, ce sera la formation de fleurs femelles qui sera principalement induite (Yamasaki et al., 2005).

1.2.2.2. Déterminants hormonaux

Les phytohormones ont de nombreux rôles et interviennent généralement dans la régulation et la coordination du métabolisme, de la croissance et de la morphogénèse (Lejeune & Lutts, 2016 ; Yamasaki et al., 2005). Il n'est dès lors pas étonnant que celles-ci puissent intervenir dans le contrôle de l'identité sexuelle. Plusieurs études ont permis de démontrer l'effet de différentes hormones sur certaines espèces. Cependant, l'analyse croisée des résultats de ces études (*Cucumis sativus*, (Iwahori et al., 1970 ; Zhang et al., 2017), *Spinacia oleracea*, (West

& Golenberg, 2018), *Cannabis sativa*, (Galoch, 1978) et *Momordica charantia*, (Akter & Rahman, 2010), *Mercurialis annua* et *Zea mays* (Yamasaki et al., 2005)), a révélé qu’aucunes des phytohormones ne montrent un effet généralisé dans la détermination du sexe. En effet, en fonction de l’espèce, une phytohormone peut avoir un effet féminisant ou un effet masculinisant sur le sex-ratio fleurs femelles/fleurs mâles. Cette hétérogénéité dans l’influence des phytohormones sur la détermination du sexe suggère que la plupart des espèces possèdent leurs propres mécanismes de régulation hormonale du sexe (Yamasaki et al., 2005). Le tableau 2 montre l’effet des principales hormones sur certaines espèces d’intérêt agronomiques. Cette hétérogénéité dans l’influence des phytohormones sur la détermination du sexe suggère que la plupart des espèces possèdent leurs propres mécanismes de régulation hormonale du sexe (Yamasaki et al., 2005)

Tableau 2 : Impact des phytohormones (Auxine, Gibbérelline et Éthylène) sur le sex-ratio de six espèces d’intérêt agronomiques (le concombre, l’épinard, le chanvre, le melon amer, le mercuriale et le maïs)

	Concombre (<i>Cucumis sativus</i>)	Épinard (<i>Spinachia oleracea</i>)	Chanvre (<i>Cannabis sativa</i>)	Melon amer (<i>Momordica charantia</i>)	Mercuriale (<i>Mercurialis annua</i>)	Maïs (<i>Zea mays</i>)
Auxine	Féminisant	?	Féminisant	Féminisant	Masculinisant	/
Gibbérelline	Masculinisant	Masculinisant	Masculinisant	Masculinisant	?	Féminisant
Éthylène	Féminisant	?	Féminisant	Féminisant	?	/

1.2.2.3. Déterminants environnementaux

Tout comme les déterminants hormonaux, les déterminants environnementaux peuvent jouer un rôle dans l’expression du sexe. On retrouve parmi ceux-ci la photopériode, le stress hydrique, la température ou encore l’éclairement. Les déterminants environnementaux peuvent avoir un effet direct sur le contrôle du sexe en engendrant des modifications dans l’expression de gènes régulateur du contrôle du sexe ou ils peuvent avoir un effet indirect en agissant sur la production de certaines hormones (Lejeune & Lutts, 2016).

Une diminution de la luminosité, un stress hydrique, un mauvais temps ou des carences nutritives semblent induire une masculinisation (Korpelainen, 1998)

1.3. *Dioscorea cayenensis-rotundata*

1.3.1. Taxonomie

Cette monocotylédone appartient à l'Ordre des Dioscoréales et plus précisément à la Famille des Dioscoréacées (Coursey, 1972). Les plantes de cette famille se retrouvent souvent en zones tropicales (Yolou et al., 2015 c). Le genre *Dioscorea* présente plusieurs espèces formant des tubercules comestibles (Coursey, 1972), ces plantes sont généralement regroupées sous le terme d'igname. Le complexe d'espèces *Dioscorea cayenensis-rotundata* porte lui le nom d'igname de Guinée. Par le passé, *Dioscorea cayenensis* et *Dioscorea rotundata* étaient perçues comme deux espèces différentes et étaient respectivement appelées, igname de Guinée jaune et igname de Guinée blanche. Cependant il a été décidé en 1978, lors de la conférence de Buéa au Cameroun, que ces deux espèces ne présentent pas une barrière génétique suffisante pour être considérées comme deux espèces distinctes (Denadi, 2018, Dumont, 1977). Un autre élément ayant joué un rôle dans cette décision est la présence de nombreuses formes intermédiaires entre celles-ci (Chevalier, 1936 ; Burkill, 1939 ; Ayensu & Coursey, 1972). Il est important de noter que le terme igname n'est utilisé ici que pour les espèces faisant partie du genre *Dioscorea*, cependant, il arrive qu'ailleurs ce terme soit utilisé pour parler d'autres espèces. En portugais, le terme « inhame » est utilisé pour parler de certaines espèces du genre *Dioscorea* mais il est également utilisé pour parler d'espèces d'autres genres tels que inhame-coco, le taro, *Colocasia esculenta*, ou encore inhame-doce, la patate douce, *Ipomoea batatas*. Cela ne se limite pas qu'au portugais, en effet, le terme anglais pour l'igname est « yam » or aux États-Unis, ce terme est couramment utilisé pour désigner la patate douce (Ayensu & Coursey, 1972). Il est donc préférable durant des recherches sur ces plantes d'utiliser le nom scientifique de l'espèce ou du genre recherché.

1.3.2. Cultivars

Le complexe *Dioscorea cayenensis-rotundata* présente de nombreux cultivars aussi appelés variétés cultivées. Une étude réalisée en 1999 par Dansi sur 560 cultivars cultivés au Bénin regroupe ceux-ci en 90 morphotypes et les repartit ensuite dans 26 groupes en se basant sur une vingtaine de caractéristiques morphologiques telles que la couleur de la tige, des feuilles ou du tubercule, la présence d'épines sur la tige, la forme des feuilles ou encore la forme du tubercule.

Une des remarques de cette étude est qu'il existe au sein des populations béninoises différentes appellations pour un même cultivar ou une même appellation pour des cultivars différents (Dansi, 1999). Il est probable que ce problème ne soit pas limité au Bénin.

1.3.3. Description Morphologique

1.3.3.1. Le tubercule

Les tubercules sont larges et pèsent généralement entre 2 à 5 kg, il arrive cependant que le poids des tubercules atteigne 10kg voir 25kg dans le plus rare des cas. (Ecocrop FAO, 2007 a ; Kay D. E., 1987). Ils possèdent une “peau” épaisse et brunâtre et sont généralement cylindriques. Il arrive cependant que certains présentent une forme plus distordue. La couleur de la chair varie entre le jaune et le blanc. Anciennement, les tubercules ayant une chair blanche étaient considérés comme provenant de l'espèce *Dioscorea rotundata* alors que les tubercules ayant une chair jaune étaient considérés comme provenant de l'espèce *Dioscorea cayenensis*. (Kay D. E., 1987).

1.3.3.2. La plante

Dioscorea cayenensis-rotundata est une liane pouvant atteindre jusqu'à 10-12m. La tige est généralement cylindrique et lisse mais il arrive fréquemment que celle-ci présente des épines (Ecocrop FAO, 2007 a ; Ecocrop FAO, 2007 b ; Kay D. E., 1987). Pareillement à la tige, la morphologie des feuilles est fort variable. Celles-ci peuvent mesurer entre 4 et 20 cm de long, peuvent avoir une position alterne ou opposée et peuvent aller de fortement cordée à orbiculaire. La couleur de la tige et des feuilles est également un élément fort variable, celle-ci varie généralement entre le vert clair et le vert foncé mais il arrive que certains cultivars présentent une couleur mauvatre (Kay D. E., 1987).

Cette variabilité dans la morphologie de la plante et de son tubercule, a permis à Dansi de regrouper différents cultivars en morphotypes puis en groupe de cultivars et de mettre au point une clé d'identification morphologique pour ces différents groupes de cultivars (Dansi, 1999)

1.3.3.3. Les inflorescences et les fleurs

Les inflorescences chez le complexe d'espèce *Dioscorea cayenensis-rotundata* ont la forme d'épis. D'après l'étude de Yolou (2015 b), les inflorescences mâles sont généralement plus

petites que les inflorescences femelles avec une longueur qui varie entre 0,77 cm et 9,71 cm tandis que chez les inflorescences femelles, la longueur varie entre 6,32 cm et 15,40 cm. Cependant les inflorescences mâles possèdent généralement plus de fleurs que les inflorescences femelles avec des chiffres variant respectivement entre 9 et 54 fleurs mâles et 9 et 19 fleurs femelles (Yolou et al., 2015 b).

1.3.3.4. Le fruit et la graine

Comme le montre la figure 2, le fruit est une capsule présentant trois lobes comprenant chacun deux graines. Ceux-ci sont verts lorsqu'ils sont encore frais et deviennent brunâtres lorsqu'ils se sont desséchés (Figures 2.A et B). Les graines sont brunes et plates, elles présentent un embryon entouré d'une ailette membraneuse (Figure 2.C) (Yolou et al., 2015 c). Dans son étude sur la germination des graines de différents cultivars de *Dioscorea cayenensis-rotundata* (Yolou et al., 2015 c), Yolou regroupe les graines de différents cultivars en deux groupes. Dans le premier groupe, l'embryon et l'ailette sont difficilement distinguables car ceux-ci arborent une couleur brun foncé très similaire. Tandis que dans l'autre groupe, l'ailette arbore une couleur plus claire et parfois plus jaunâtre que l'embryon, qui est lui brun foncé. Cette différence de couleurs permet de distinguer plus facilement l'embryon de la membrane. Les graines possèdent un tégument relativement dur et conférant une certaine résistance à l'eau à celles-ci (Yolou et al., 2015 c).



Figure 2: Fruits et graines de *Dioscorea cayenensis-rotundata*. A) fruits frais, B) fruits desséchés, C) graines. Ces photos sont tirées de l'article Yolou et al., 2015 c

1.3.4. Identité sexuelle et contrôle du sexe chez l'igname cultivé *D. cayenensis-rotundata*

Dioscorea cayenensis-rotundata est un complexe d'espèces diclines, on retrouve chez celui-ci des cultivars dioïques ainsi que quelques cultivars monoïques (Denadi, 2018 ; Dansi, 1999 ; Yolou et al., 2015 b). On y retrouve également des cultivars dont certains individus sont monoïques tandis que d'autres individus sont dioïques. Ceci est notamment le cas du cultivar Laboko. Une hypothèse concernant le cultivar Laboko serait que la variante monoïque et la variante dioïque mâle de Laboko ne seraient en réalité pas des individus du même cultivar. En effet, la variante monoïque a tendance à s'oxyder à la découpe ce qui n'est pas le cas de la variante mâle (note personnelle de Narcisse Denadi). Cette hypothèse pointe une problématique, déjà citée dans la partie 1.3.2., qui est la présence de diverses appellations pour un même cultivar ou la présence d'une appellation commune pour deux cultivars différents. L'analyse croisée de différentes études peut dès lors devenir difficile suite à une non-homogénéité des informations pouvant être déduites des articles (Tableau 1 en annexe). Des études suggèrent que des pseudo-chromosomes sexuels seraient présents chez *Dioscorea cayenensis-rotundata* ce qui semble possible étant donné que les espèces du genre *Dioscorea* sont généralement dioïques (Tamiru et al., 2017). *Dioscorea cayenensis-rotundata* semble posséder un sexe mâle homogamétique (ZZ) et un sexe femelle hétérogamétique (ZW). Ceci suggère que l'allèle W est l'élément principal déterminant le sexe de l'individu et que celui-ci est dominant par rapport à l'allèle Z. Cet allèle semble réprimer le développement des organes reproducteurs mâles et engendrer le développement des organes reproducteurs femelles. Ce n'est cependant pas tout le temps le cas et l'apparition de quelques fleurs mâles sur un individu ZW, rendant celui-ci monoïque, est possible si l'allèle W ne remplit pas correctement sa fonction. De plus, il a été noté qu'un individu ZW peut voir son sexe changer au cours du temps, ce qui suggère un impact de l'environnement sur l'allèle W (Tamiru et al., 2017).

La présence de pseudo-chromosomes sexuels laisse à penser qu'un fort contrôle du sexe par la génétique est présent. Cependant, il arrive que par reproduction végétative, c'est-à-dire sans brassage génétique, un individu monoïque donne d'autres individus monoïques mais donne également des individus dioïques et cela en fonction de la partie du tubercule utilisée comme semence. De plus, par la suite, les individus dioïques ne donnent que des individus dioïques et cela peu importe la partie du tubercule utilisée (note personnelle de Narcisse Denadi). Cette

observation laisse suggérer qu'un autre élément, possiblement présent dans le tubercule d'une variante monoïque, ait un impact important sur le contrôle du sexe.

1.3.5. Phénologie/Cycle de développement

1.3.5.1. Floraison

Toutes les ignames ne fleurissent pas, entre 12 et 30% des cultivars sont considérés comme des cultivars non florifères (Dansi, 1999, Tostain et al., 2005 ; Yolou, 2012 ; Dossou-Yovo, 2013 ; Assaba, 2013 ; Yolou et al., 2015 a). La floraison est fortement liée à l'environnement, et plus particulièrement aux précipitations. En effet, le début de celle-ci semble positivement lié au timing de la saison des pluies, à son intensité et sa répartition. Les cultivars mâles fleurissent avant les cultivars femelles (Yolou et al., 2015 b). De manière générale, les fleurs mâles apparaissent fin mai ou début juin, et les fleurs femelles apparaissent environ trois à quatre semaines après. Il semblerait d'après une étude de Yolou (2015 b), que l'apparition des fleurs mâles chez certains cultivars puisse être étendue jusqu'à la mi-juillet. Le rapport entre cultivars mâles et cultivars femelles au sein d'une même zone agroécologique semble varier en fonction de paramètres climatiques et semble se traduire par un rapport favorisant les cultivars mâles dans le Nord du Bénin. L'igname de manière générale est, en effet, une plante sensible aux paramètres climatiques tels que les précipitations, la luminosité, la température et la photopériode ainsi qu'aux paramètres pédologiques tels que le type de sol (Yolou et al., 2015 b).

1.3.5.2. Fructification

La pollinisation chez les ignames est entomophile et est, en Afrique de l'Ouest, principalement réalisée par des thrips (Zoundjihékpon, 1993). Seuls les cultivars femelles ou monoïques forment des fruits. Chez ceux-ci, le taux de fructification varie entre 30 et 73% (Yolou et al., 2015 b). La formation de fruit semble commencer en août et la complétion de celle-ci coïncide généralement avec le dessèchement des fleurs mâles (Yolou et al., 2015 b).

1.3.5.3. Germination

Selon une étude réalisée par Yolou sur sept cultivars provenant du Bénin, le début de la germination commence en moyenne au 26^{ème} jour après la mise en semi, ce qui correspond à environ trois - quatre semaines, avec une variation possible de quelques jours en fonction du cultivar (Yolou et al., 2015 c). Cependant, une étude réalisée en Côte d'Ivoire a remarqué un début de germination 15 jours après la mise en semi (Zoundjihékpon, 1993). Une explication

serait la différence d'origine des graines (Dangasuk et al., 1997 ; Hessou et al., 2009). Le taux de germination calculé par Yolou (2015 c) est lui en moyenne de 45% mais une variation d'une petite dizaine de pourcent est possible également en fonction du cultivar, le taux pouvant aller de 26 à 68%. Cette gamme de taux de germination est plus petite mais est comprise dans la gamme de taux de germination d'une étude plus ancienne de Trouslot (1983) où le taux de germination varie entre 0 et 85%. Dans l'étude de Yolou (2015 c), le taux de germination semble se stabiliser entre sept et douze semaines après la semi. Cet échelonnage de la germination peut être dû au tégument de la graine et à une fécondation différée des fleurs femelles. La nature du substrat sur lequel la semi a été réalisée ne semble pas avoir d'impact (Yolou et al., 2015 c). Yolou remarque dans son étude (2015 c) que les cultivars ayant des graines avec une ailette brun foncé tendent à germer en premier et à présenter un taux de germination supérieur ou égal à 50%.

1.3.5.4. Tubérisation

Bien que les cultivars non florifères forment aussi des tubercules, le début de la tubérisation coïncide généralement avec l'apparition des fleurs mâles et le dessèchement de celles-ci et des feuilles coïncide lui avec la fin de la tubérisation (Yolou et al., 2015 b ; Denadi, 2018). Chez certains cultivars qualifiés de précoces, il est possible d'obtenir deux récoltes (Yolou et al., 2015 b).

1.3.6. Répartition et production

La production d'ignames a principalement lieu dans les zones tropicales. Bien que l'aire de répartition de la production d'igname soit assez grande et que celle-ci soit présente sur les cinq continents (Figure 3.A), on peut voir sur la figure 3.B que plus de 95% de la production mondiale d'igname a lieu sur le continent africain (FAOSTAT, 2019). L'igname y est d'ailleurs la quatrième ressource alimentaire cultivée (Figure 3.C). Le principal pays producteur d'igname est le Nigeria avec une production annuelle de 47,9 millions de tonnes en 2017. S'en suit le Ghana, la Côte d'Ivoire, le Bénin et l'Éthiopie (FAOSTAT, 2019). La production de *Dioscorea cayenensis-rotundata* en Afrique de l'Ouest représente environ 90% de la production d'ignames (Dansi et al., 2003). On peut dès lors, pour faciliter la description, considérer que les chiffres pour la production d'igname en général, dans cette zone géographique, peuvent s'appliquer à ce complexe d'espèces en particulier. L'igname fournit environ un tiers des apports caloriques

dans les zones où elle est produite (Adejumo et al., 2013) et contribue entre autres à la satisfaction des besoins alimentaires (Djoï & Monhouanou, 2003 ; Baco et al., 2007).

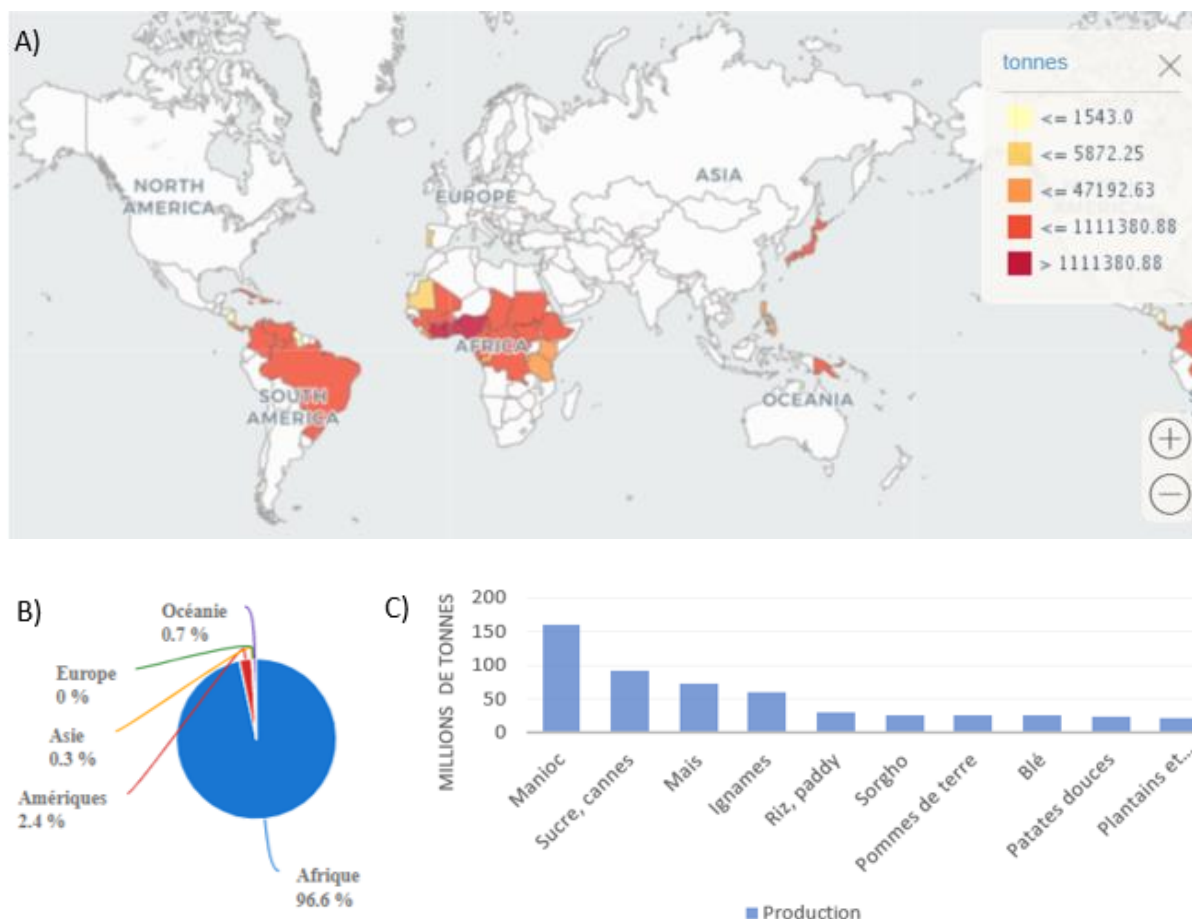


Figure 3 A) Quantité de production de Ignames par pays, moyenne 2010 - 2017, B) Part de la production de Ignames par régions, moyenne 2010 - 2017, C) Produits plus fabriqués, Afrique + (Total), moyenne 2010 – 2017. Source : FAOSTAT (octobre 10, 2019)

1.3.6.1. Principaux pays concernés

Les graines utilisées pour ce mémoire venant du Nigéria et du Bénin et les tubercules venant également de ce dernier, nous nous intéressons ici à ces deux pays. On peut voir sur la figure 4 que le Bénin et le Nigeria sont deux pays frontaliers ayant un accès à la mer et faisant partie de l'Afrique de l'Ouest. Dans ces deux pays, l'igname est la deuxième ressource alimentaire la plus cultivée après le manioc. Cependant la production d'ignames est quinze fois plus importante au Nigéria qu'au Bénin (FAOSTAT, 2019).



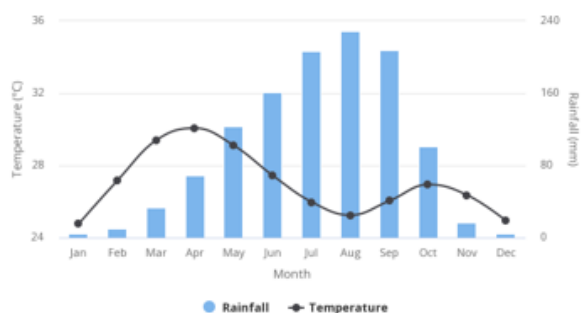
Figure 4 : Carte du Bénin et du Nigéria. Source : Michelin

Le Nigéria ou République fédérale du Nigéria est un pays de plus de 920 000 km² avec plus de 193 millions d'habitants, en 2017 (FAO, 2016 a ; FAOSTAT, 2019 b). Le Bénin ne fait lui qu'environ 110 000 km² et compte un peu moins de 11,5 millions d'habitants en 2017 (FAO, 2016 b ; FAOSTAT, 2019 c), il est depuis 1971 inclus dans la liste des pays les moins développés (UN, 2018). Comme le montrent les figures 5.A et B, le climat du Bénin et du Nigéria sont assez similaires. La température varie en moyenne entre 30°C et 25°C avec un pic de température en avril et des creux en août et janvier. L'été y est pluvieux avec en moyenne un pic de précipitation d'environ 213 mm en août. L'hiver y est généralement sec avec des mois de décembre et janvier n'ayant qu'environ 3,8 mm de précipitation en moyenne (World Bank Group, 2019 a ; World Bank Group, 2019 b).

Ces valeurs sont calculées pour l'ensemble du pays, or le Bénin ainsi que le Nigéria sont des pays assez longs. Il est donc probable que les régions les plus au Nord ou les plus au Sud présentent un climat un peu différent de celui présenté ici et cela pour les deux pays.

A)

Average Monthly Temperature and Rainfall in Nigeria from 1901-2016



B)

Average Monthly Temperature and Rainfall in Benin from 1901-2016

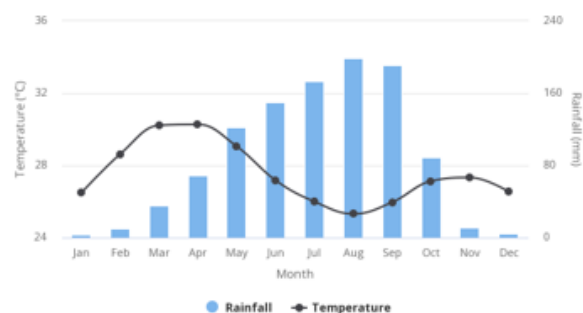


Figure 5 : Température et précipitation mensuelle moyenne de 1901 à 2016, A) au Nigéria, B) au Bénin. Source: World Bank Group

Le Bénin et le Nigeria sont deux pays présentant un pourcentage d'habitants « sous-alimentés » avoisinant les 10% (FAOSTAT, 2019 b et c). Un bon approvisionnement alimentaire y est donc important. Au Bénin, l'igname constitue l'aliment de base au nord et centre du pays (Auriolle & Aboudou, 2006) et possiblement au sud du pays dans le futur. En effet, sa consommation semble y augmenter (Sodjinou et al., 2009). L'igname est également une source de revenu importante pour plus de 75% de la population rurale (Loko et al., 2013).

2. Objectifs

Ce mémoire se place dans le cadre d'une étude plus large sur le contrôle du déterminisme du sexe chez les ignames cultivées du complexe d'espèces *Dioscorea cayenensis*-*Dioscorea rotundata* du Bénin (thèse de Narcisse Denadi). Ces plantes n'ayant jamais été cultivées en serres à l'UCLouvain par le passé, le travail réalisé dans le cadre de mon mémoire est en partie exploratoire. Ce travail vise à répondre à deux objectifs. Le premier objectif consiste en la mise au point de la germination des graines de ces plantes. Le second objectif de ce mémoire est d'évaluer si un contrôle hormonal est impliqué dans la détermination du sexe chez ce complexe d'espèces.

2.1. Culture et germination de *Dioscorea cayenensis-rotundata*

En plus d'une observation régulière des plantes cultivées en serres, trois tests de germination sont réalisés afin d'évaluer quelles sont les conditions permettant une bonne germination des graines en laboratoire. Le premier test nous permettra de voir quels sont les impacts de la température, de l'exposition à la lumière et de la variété sur le taux de germination. Nous nous attendons à ce que le taux de germination pour les graines exposées à la lumière soit plus élevé que pour les graines en obscurité et à ce que le taux de germination augmente avec la température. Mais nous nous attendons à ce que celui-ci ne soit pas influencé par la variété. Le deuxième test est réalisé afin de déterminer si le trempage des graines dans de l'eau ou de la gibbérelline, avant la mise en germination, a un impact sur le taux de germination et sur la levée de la dormance. Ce deuxième test devrait également nous aider à évaluer si la membrane de la graine est nécessaire à la germination. Nous nous attendons à ce que le trempage ait un impact positif sur le taux de germination, à ce que celui-ci accélère la levée de la dormance et également à ce que la membrane ne soit pas nécessaire à la germination. Les deux premiers tests de germination nécessitant de la place en chambre de germination, du matériel ainsi que du temps, pour l'obtention de conditions stériles, un troisième test de germination, plus économe, est mis en place afin d'évaluer le taux de germination en terre pour différentes variétés. Nous nous attendons à ce que le taux de germination soit semblable aux taux des autres tests et comme pour ceux-ci, que le taux de germination ne soit pas influencé par la variété.

2.2. Contrôle hormonal du sexe chez *Dioscorea cayenensis-rotundata*

Deux expériences sont réalisées dans le but de répondre à cet objectif. La première devrait nous permettre de déterminer si l'application exogène d'auxine, de gibbérelline ou de cytokinine, tout au long de la croissance des plantes, a une influence sur l'expression du sexe chez celles-ci et sur leur temps de floraison. Nous nous attendons à ce que la gibbérelline induise une masculinisation des plantes contrairement à l'auxine et la cytokinine qui devrait induire une féminisation de celles-ci. La deuxième expérience a pour objectif de déterminer si le sexe de la plante varie en fonction de la partie du tubercule utilisée pour le semis et si un gradient hormonal est présent dans le tubercule. Nous nous attendons à ce que le sexe varie si le tubercule provient d'une plante monoïque et qu'un gradient hormonal soit effectivement présent dans celui-ci.

3. Matériel et Méthode

Ce mémoire porte sur l'espèce *Dioscorea cayenensis-rotundata*. De nombreux cultivars de cette espèce ont été semés et fournis par Mr Narcisse Denadi à partir de tubercules provenant du Bénin (Annexe C). Bien que les tests réalisés pour ce mémoire ne portent pas sur ces cultivars en particulier, un suivi de leur croissance fût réalisé tout au long de ce mémoire afin d'améliorer la mise en culture de ce complexe d'espèce en serres. Ces plantes furent semées en serre tropicale (S 0.31) avec une température moyenne de 29°C/28°C (jour/nuit), une humidité relative de 65% et une photopériode de 16H (éclairage d'appoint : lampes Lumigrow pro 650 avec une intensité lumineuse de 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Par manque de place dans la serre tropicale, ceux-ci furent déplacés dans une autre serre (serre tempérée S 0.36) à une température moyenne de 25°C/25°C (jour/nuit), une humidité relative de 65% et une photopériode de 16H (éclairage d'appoint : lampes Lumigrow pro 325 avec une intensité lumineuse de 120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). L'arrosage était réalisé 1 à 3 fois par semaines en fonction des conditions extérieures de température.

3.1. Tests de germination

3.1.1. Matériel végétal et conditions de culture

Trois expériences ont été réalisées avec des graines de *Dioscorea cayenensis-rotundata* de plusieurs variétés fournies par Mr Narcisse Denadi afin de tester les meilleures conditions de germination. Le choix des variétés pour les différentes expériences a dépendu du nombre de graines disponibles. Les deux premiers tests ont été réalisés en boîtes de pétri (9 cm de diamètre) sur papier filtre humide et ont testé l'impact de la température et de la lumière d'une part et l'impact d'un prétraitement aux gibbérellines d'autre part. Le troisième test a été réalisé en bac de semis dans un mélange terreau - sable.

Pour la première expérience, deux variétés Nigériennes (TDr 1000221 et TDr 890265) ont été semées sous conditions stériles sous flux laminaire le 14/02/19 après un premier lavage au fongicide (Rovral 1,5 g/l) pendant 24h. Les graines ont été semées en boîtes de pétri sur papier filtre humide à raison de 10 graines par boîte, chaque boîte étant scellée avec du parafilm. Deux variables furent testées : la température (25, 30, 35°C) et la présence de lumière (obscurité ou photopériode de 12h). Trois boîtes de pétri (30 graines) furent utilisées par traitement et variété et les graines ont été mises à germer en chambres de germination (modèle : Economic Delux

by Snijders, photopériode de 12h, intensité lumineuse de 120 $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}^2$). Pour le traitement à l'obscurité, les boîtes de pétri furent emballées dans du papier aluminium. Suite à des infections fongiques, les graines furent traitées à plusieurs reprises au Rovral en cours d'expérience. L'expérience pris fin après que les graines aient passé 84 jours en chambre de germination.

Pour la deuxième expérience, deux variétés Nigériennes (TDr 1000221 et TDr 1000016) furent semées en boîtes de pétri comme décrit précédemment sous conditions stériles après un lavage à l'eau de javel 3% (30 minutes) et au Rovral 1,5g/l (24h) afin de bien désinfecter les graines étant donné les soucis de la 1^e expérience. Quatre traitements (sans ailettes, prétraitement eau, prétraitement GA3, contrôle) furent testés. Le traitement « sans ailettes » visait à voir si l'enlèvement des ailettes permettait de limiter l'infection des graines et si cela affectait sur la germination. Les prétraitements « Eau » et « GA3 » ont consisté en un trempage, avant semis, de 48h des graines dans une solution d'eau ou dans une solution de Gibbérelline (GA3 1mM) en conditions stériles afin de voir si ces prétraitements augmentaient le taux et/ou la vitesse de germination. Le semis fut réalisé le 20/03/19 pour les traitements « contrôle » et « sans ailettes » et le 22/03/19 pour les traitements « Eau » et « GA3 » avec 3 boîtes de pétri (30 graines) par traitement et variété. Le traitement « sans ailette » ne fut pas réalisé pour la variété TDr1000221 à cause d'un faible nombre de graines disponibles. Sur base des résultats de la première expérience, les graines ont été placées en salle de germination à 30°C et à l'obscurité. Les boîtes de pétri présentant des champignons furent retraitées au Rovral en cours d'expérience. L'expérience pris fin après que les graines aient passé 56 jours en salle de germination.

Pour la troisième expérience, deux variétés béninoises (Dodo et Agatou) furent semées le 08/04/19 dans des bacs de semis de 20 cm sur 35 cm contenant un mélange de 1/3 de sable du Rhin (Mpro 4) et 2/3 de terreau (Terreau professionnel n°9/Substrat d'argile Nr. 9 Fe de chez DCM) avec 30-33 graines par bac (2 bacs pour Agatou et 4 bacs pour Dodo). Les graines furent semées en 3 rangées de 10 graines avec les 2-3 graines restantes semées entre les rangées. Ces bacs furent arrosés à l'eau de pluie et recouverts d'une vitre puis placés en serre tropicale S 0.31. Les graines et plantules furent arrosées avec de l'eau de pluie 1 à 3 fois par semaine en fonction des conditions extérieures de température. L'expérience pris fin 84 jours après le semis.

3.1.2. Mesures non destructives

La germination des graines ainsi que l'infection de certaines graines par des champignons ont été suivies au cours du temps. Dans un premier temps, les comptages ont été réalisés une fois par semaine. Après l'apparition de la première graine germée, ceux-ci furent réalisés trois fois par semaine. Pour les expériences en boîtes de pétri, la graine fut considérée comme germée après l'apparition de la radicule. Pour l'expérience en bac de terreau, la graine fut considérée comme germée après l'apparition de la tigelle à la surface du terreau. Le taux de germination a été calculé comme le nombre de graines ayant germé sur le nombre de graines ayant été semées. Le taux d'infection aux champignons a été calculé comme le nombre de graines ayant été infectées sur le nombre de graines ayant été semées.

3.1.3. Analyses statistiques

Des tests χ^2 ont été réalisés sur le logiciel R studio avec la fonction `chisq.test()` pour voir l'effet des différents traitements sur le taux de germination. Pour la première expérience, l'effet de la température et de la lumière ainsi que de leur interaction a été testé pour les 2 variétés. Pour la deuxième expérience, l'effet du prétraitement a été testé pour les 2 variétés et l'effet de la présence ou absence d'ailettes a été testée pour la variété TDr 1000016. Pour la troisième expérience, un test χ^2 fut également réalisé sur le logiciel R studio pour voir l'effet de la variété sur le taux de germination.

3.2. Traitements hormonaux

3.2.1. Matériel végétal, conditions de culture et application des traitements

Des traitements hormonaux ont été réalisés sur deux variétés de *Dioscorea cayenensis-rotundata*., une variété Nigérienne (TDr 1000360) et une variété Béninoise (Dodo). Les graines ont été fournies par Mr Narcisse Denadi.

Les graines de TDr 1000360 ont été semées le 14/01/19 dans des bacs de semis et placées en serre S 0.31 (température moyenne de 29°C/28°C (jour/nuit) ; humidité relative de 65% ; photopériode de 16H ; intensité lumineuse de 180 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$). Quarante plantules de cette variété furent repiquées le 09/04/19 individuellement en pots de 14 cm de diamètre (Pöppelmann gamme TEKU, série TO 14 B) dans le même mélange terreau : sable. Les graines de Dodo furent semées le 08/04/19 de la même façon et mises dans la même serre. Le 24/05/19,

quarante plantules de Dodo furent repiquées en pots individuels. Les graines, plantules et plantes furent arrosées avec de l'eau de pluie 1 à 3 fois par semaine en fonction des conditions extérieures de température. Par manque de place dans la serre tropicale (Serre S 0.31), les plantes de TDr 1000360 furent transférées dans la serre S 0.36 (température moyenne de 25°C/25°C (jour/nuit) ; humidité relative de 65% ; photopériode de 16H ; intensité lumineuse de 120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) le 21/07/19 tandis que les plantes de Dodo sont restées dans la serre S 0.31 durant toute l'expérience.

Pour chaque variété, les plantes furent réparties en 4 groupes de 10 plantes correspondant aux traitements « Contrôle », « Auxine 1mM », « Cytokinine 1mM » et « Gibbérelline 1mM ». Les plantes ont été pulvérisées respectivement avec (i) de l'eau déminéralisée contenant 0.004% de Tween 20, (ii) une solution d'AIA 1mM contenant 0.004% de Tween 20, (iii) une solution de 6-BA 1mM contenant 0.004% de Tween 20, (iv) une solution de GA3 1mM contenant 0.004% de Tween 20. Les premières pulvérisations hormonales eurent lieu le 08/05/19 pour la variété TDr 1000360 et le 05/06/19 pour la variété Dodo. Le traitement eu lieu comme suit : une application de 2 pulvérisations au-dessus du sommet de la plante une fois par semaine jusqu'au 05/06/19. Ensuite, l'application se fit toutes les deux semaines. L'expérience pris fin le 15/10/19 après 160 jours de traitement pour la variété TDr 1000360 et le 18/10/19 après 135 jours de traitement pour la variété Dodo. Suite à l'infection de certaines plantes par une bactérie, les feuilles atteintes ont été coupées pour limiter la propagation sur conseil de la clinique des plantes.

3.2.2. Mesures non destructives

Le nombre de feuilles fut mesuré régulièrement tout au long de l'expérience. Le nombre de fleurs ainsi que la présence possible de tubercule furent notés lors du comptage des feuilles mais également de manière sporadique lors des arrosages. Lors de chaque coupe de feuilles infectées, le nombre de feuilles coupées par plantes fut mesuré.

3.2.3. Mesures destructives

À la fin de chacune des expériences, cinq plantes furent récoltées dans chaque traitement afin de compter le nombre de feuilles total, le nombre de grandes feuilles ($> \pm 4 \text{ cm}$), le nombre de méristèmes vivants, le nombre de méristèmes morts (méristème desséché et noircit), le nombre

de tubercules et le nombre d'inflorescences par plante. La longueur de la tige la plus longue et la longueur du plus grand tubercule ont également été mesurées. Pour chaque plant, la feuille la plus grande fut également récoltée et scannée pour en mesurer la surface via le logiciel Mesurim_pro. Le nombre de feuilles et le nombre de méristèmes furent relevés à l'aide d'un compteur. La taille de la plante fut mesurée à l'aide d'un mètre ruban rigide de 5m et la longueur du tubercule fut mesurée à l'aide d'un mètre ruban souple de 2m. Pour chaque plante, la partie aérienne et les tubercules ont été pesés afin de mesurer le poids frais. Les parties aériennes furent ensuite séchées en étuve à 70°C pendant 72 heures et le poids sec de celles-ci fut déterminé. Grâce au poids frais et au poids sec de chaque plante, la teneur en eau de celle-ci pu être calculée à l'aide de la formule : $\text{teneur en eau} = ((\text{poids frais} - \text{poids sec}) / \text{poids frais}) * 100$.

3.2.4. Analyses statistiques

Pour chaque variété, des analyses des variances (ANOVA 1) furent réalisés sur le logiciel R studio avec différentes fonctions (anova(), kruskal.test() et perm.anova()) par rapport aux résultats obtenus lors des tests de normalité des résidus et d'homogénéité des variances. Ces analyses furent réalisées afin d'analyser l'effet du traitement (variable X à 4 niveaux : « Contrôle », « Auxine 1mM », « Cytokinine 1mM » et « Gibbérelline 1mM ») sur différents Y (le nombre de feuilles, le rapport grandes feuilles/feuilles, la surface foliaire max, la taille, le nombre de méristèmes apicaux vivants, le rapport méristème apicaux vivants/morts, le poids frais de la partie aérienne, la teneur en eau, le nombre de tubercule, la longueur du tubercule, le poids frais du tubercule). Des tests postérieurs (test de Tukey et parfois de Wilcoxon-Mann-Whitney) furent ensuite réalisés si nécessaires afin de vérifier quels traitements sont significativement différents.

3.3. Dosage des hormones dans les tubercules

3.3.1. Matériel végétal et conditions de culture

Une dernière expérience fut réalisée avec des tubercules de 2 variétés béninoises (Laboko et Katala) fournies par Mr Narcisse Denadi. Un tubercule de Katala monoïque ainsi qu'un tubercule de Laboko monoïque et un tubercule de Laboko mâle furent utilisés. Les tubercules furent coupés en 3 parties pour les variétés Katala et Laboko mâle (tête, milieu, bas) et en 12

parties pour la variété Laboko monoïque (4 « tête », 4 « milieu », 4 « bas »). Pour chacune de ces parties, 100 à 300 mg ont été prélevés pour le dosage des phytohormones. Après prélèvement des échantillons pour le dosage des hormones, les portions de tubercules furent laissées au sec afin que les coupures cicatrisent puis furent semées dans des pots contenant un mélange de 1/3 sable et 2/3 terreau, similaire à celui utilisé pour les semis des graines. Les pots furent placés dans la serre tropicale (S 0.31 - température moyenne de 29°C/28°C (jour/nuit) ; humidité relative de 65% ; photopériode de 16H ; intensité lumineuse de 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) et furent arrosés avec de l'eau de pluie 1 à 3 fois par semaines en fonction des conditions extérieures de température. Malheureusement, aucun plant ne sorti de terre à la suite du pourrissement des portions de tubercules.

3.3.2. Mesures destructives

Lors de la coupe des tubercules, 6 échantillons furent prélevés sur chaque tubercule, 2 de part et d'autre de la tête du tubercule, 2 de part et d'autre du milieu et 2 de part et d'autre du bas du tubercule et stockés dans de l'azote liquide. Chaque échantillon fut réduit en poudre dans un mortier avec de l'azote liquide et fut stocké dans un Eppendorf numéroté et pesé avec un poids variant entre 0,11 et 0,24 g FW. Les 18 Eppendorfs obtenus furent ensuite stockés au -80° avant d'être envoyés à Prague pour quantifier les hormones présentes dans ceux-ci. Trente hormones furent quantifiées. Ces échantillons ont été envoyés au laboratoire du Dr. Vaclav Motyka (Institut de Botanique Expérimentale ; Prague) pour le dosage des phytohormones. Les phytohormones sont extraites à l'aide d'un mélange méthanol : acide formique : eau (15 : 1 : 4, v/v) et purifiées par la méthode « dual mode » en phase solide de Dobrev & Kaminek (2002). Deux fractions sont ainsi obtenues : la fraction A contient les hormones neutres et acides (auxines, gibbérellines, acide abscissique et acide benzoïque) alors que la fraction B contient les hormones basiques (cytokinines et ACC). L'analyse des hormones et leur quantification ont été réalisées par HPLC (Ultimate 3000, Dionex, USA) couplée à un spectromètre de masse fonctionnant en mode hybride (quadrupole/ion trap) utilisant une calibration à plusieurs niveaux par standard interne marqué avec [2H] (Djilianov et al., 2013 ; Dobrev & Vankova, 2012).

3.3.3. Analyses statistiques

Pour cette expérience, des analyses des variances (ANOVA 2 croisées) furent réalisées sur le logiciel R studio avec différentes fonctions (`anova()` et `kruskal.test()`) par rapport aux résultats obtenus lors des tests de normalité des résidus et d'homogénéité des variances. Ces analyses furent réalisées afin d'analyser l'effet de la variété (variable X à 3 niveaux : Katala monoïque, Laboko monoïque et Laboko mâle) ainsi que de la partie du tubercule récoltée (variable X à 3 niveaux : « tête », « milieu » et « bas ») sur la concentration de différentes hormones (les acides abscissiques (ABA), les auxines (IAA), l'acide salicylique (SA), l'acide benzoïque (BzA), les jasmonates (JA), les cytokinines (CKs) et le précurseur de l'éthylène (ACC)). Des tests postérieurs (test de Tukey et parfois de Wilcoxon-Mann-Whitney) furent ensuite réalisés afin de vérifier quels niveaux des variables (variété et partie du tubercule) sont significativement différents. Par la suite, ces tests furent reproduits deux fois mais en ANOVA 1 avec différentes fonctions (`anova()`, `wilcox.test()` et `kruskal.test()`) par rapport aux résultats obtenus lors des tests de normalité des résidus et d'homogénéité des variances. Ces analyses furent réalisées afin d'analyser l'effet de la variété (variable X à 2 niveaux : Katala monoïque et Laboko monoïque) ainsi que de la partie du tubercule récoltée (variable X à 3 niveaux : « tête », « milieu » et « bas ») sur la concentration de différentes hormones puis l'effet du sexe (variable à 2 niveaux : Laboko monoïque et Laboko mâle) ainsi que de la partie du tubercule récoltée (variable X à 3 niveaux : « tête », « milieu » et « bas ») sur la concentration de différentes hormones. Des tests postérieurs (test de Tukey et parfois de Wilcoxon-Mann-Whitney) furent également réalisés dans la même optique que précédemment.

4. Résultats

4.1. Tests de germination

Les résultats de cette partie se focalisent sur la germination chez *Dioscorea cayenensis-rotundata*. Trois expériences exploratoires furent réalisées afin d'essayer de déterminer quelles sont les conditions les plus favorables pour la germination des graines. La première expérience avait pour but de voir l'impact de la température (25°C, 30°C et 35°C) et de la lumière (lumière et obscurité) sur le pourcentage de germination chez deux variétés nigériennes (TDr 1000221 et TDr 8902665). La deuxième expérience avait pour but de voir si un prétraitement (Eau et GA3) des graines permettait d'augmenter le pourcentage de germination et si la présence des ailettes affectait le pourcentage de germination chez deux variétés nigériennes (TDr 1000221 et TDr 1000016). Lors de ces deux expériences, de nombreuses graines furent attaquées par des champignons. Nous avons donc, pour chacune de ces expériences, vérifié l'effet des variables (Température, Lumière et Trempage) sur le pourcentage de graines présentant des champignons. Suite aux soucis de contamination et aux faibles pourcentages de germination, la troisième expérience avait pour but de voir si un semis directement en terreau améliorerait ces paramètres et le pourcentage de germination. Pour cela deux variétés béninoises furent semées sans qu'aucun traitement spécifique ne leur soit apporté.

4.1.1. Impact de la lumière et de la température

Lors de cette première expérience, le pourcentage de germination le plus élevé dans les deux cas fut de 30% (Figures 6 A, B). Ce pourcentage fut atteint pour la variété TDr 1000221 par les graines ayant été placées à la lumière à 30°C tandis que ce pourcentage fut atteint par les graines ayant été placées à l'obscurité à 25°C pour la variété TDr 8902665. La variété TDr 1000221 tend à avoir un pourcentage de germination plus élevé pour les graines exposées à la lumière (Figure 6 A) mais la différence n'est cependant pas significative (X-squared = 2.3558, P = 0.1248). Par contre, le taux de germination de la variété TDr 8902665 ne semble pas affectée par la lumière (X-squared = 0.092421, P = 0.7611, Figure 6 B).

Aucunes graines exposées à 35°C n'ont germé qu'elles soient à la lumière ou à l'obscurité et qu'elles soient de la variété TDr 1000221 ou de la variété TDr 8902665 (Figures 6 A, B). Le pourcentage de germination variait donc en fonction de la température et ce pour les deux variétés (X-squared = 13.846, P < 0,001 pour TDr 1000221 et X-squared = 15.855, P < 0,001 pour TDr 8902665). Cependant si l'on ne compare que les températures 25 et 30°C, le

pourcentage de germination ne variait pas de façon significative en fonction de celles-ci et ce pour les deux variétés (X-squared = 0, P = 1 pour TDr 1000221 et X-squared = 0.025815, P = 0.8724 pour TDr 8902665). Le taux de germination était donc similaire à 25°C et à 30°C au sein d'une même variété et était de l'ordre de 20% pour TDr 1000221 et de 19% $\pm$ 4% pour TDr 8902665. Pour les températures permettant une germination, l'interaction entre les conditions de températures et de lumière n'étaient pas significatives (X-squared = 4.1667, P = 0.244 pour TDr 1000221 et X-squared = 3.0223, P = 0.3882 pour TDr 8902665).

Pour ce qui est du temps de germination, les premières graines germées furent observées durant le courant de la quatrième semaine suivant le semis pour les deux variétés (Figures 6 A, B). La germination des graines de la variété TDr 1000221 commença 25 jours après le semis pour trois des différents traitements (25°C à l'obscurité, 30°C à la lumière et 30°C à l'obscurité) et 11 jours plus tard pour le traitement à 25°C à la lumière (Figure 6 A). Pour ce qui est des graines de la variété TDr 8902665, le début de la germination fut espacé d'environ 2 à 4 jours entre les traitements avec en premier lieu les traitements à l'obscurité, à 30°C puis à 25°C, et dans un second temps les traitements à la lumière, à 30°C puis à 25°C (Figure 6 B).

Les pourcentages étant inférieurs à 50%, il nous fut dès lors impossible de calculer le temps mis pour arriver à 50% de germination, t50.

La période de germination dura environ 4 semaines pour la variété TDr 1000221 et s'étala de la quatrième à la septième semaine, avec un léger rebond pour le traitement à 25°C à l'obscurité au début de la neuvième semaine (Figure 6 A). La période de germination de la variété TDr 8902665 fut quant à elle plus espacée, allant de la quatrième semaine à la huitième semaine, avec un léger rebond pour les traitements à 30°C au début de la dixième semaine (Figure 6 B).

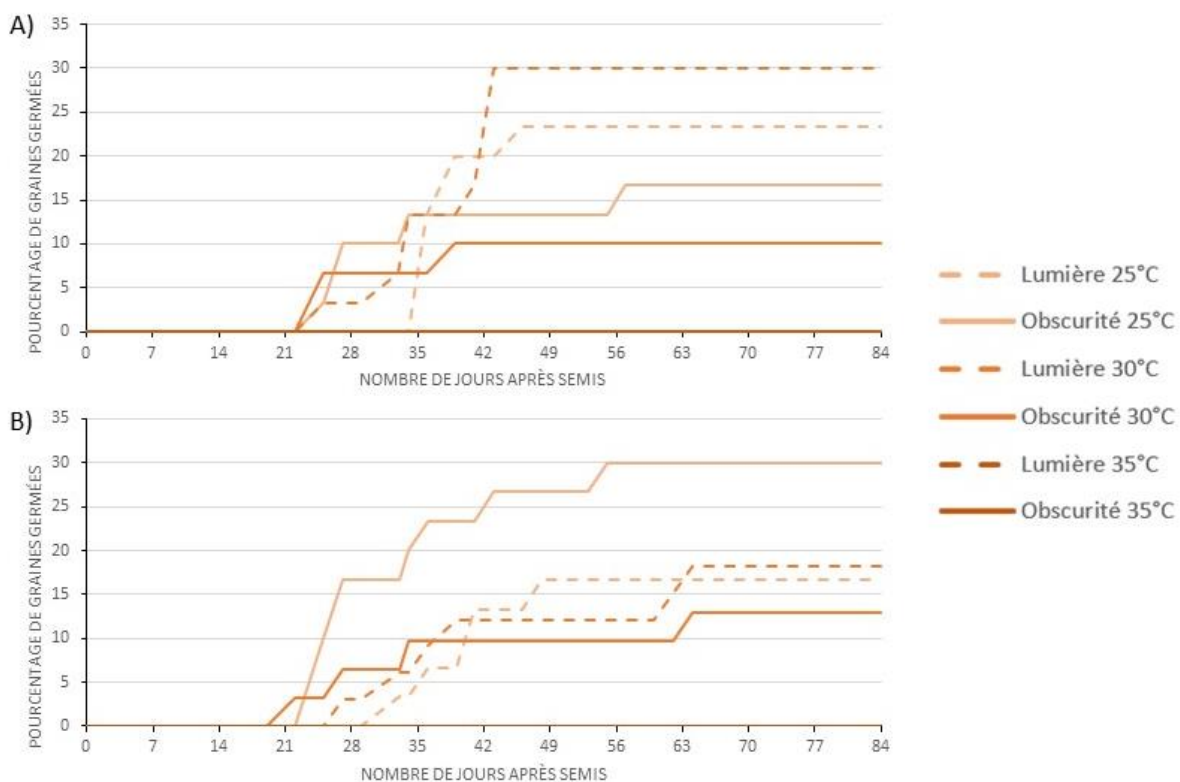


Figure 6 : Evolution du pourcentage de germination en fonction de la température et de la lumière chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* (A) var. TDr 1000221. et (B) var. TDr 8902665

Cependant, environ 27,78 % des graines de la variété TDr 1000221 et 25,54% de celles de la variété TDr 8902665 furent attaquées par des champignons. Alors que pour la variété TDr 8902665, le pourcentage de graines attaquées par des champignons ne variait pas en fonction des différents traitements ($X^2 = 0.37429, P = 0.8293$ pour la température, $X^2 = 0.26105, P = 0.6094$ pour la lumière et $X^2 = 6.0918, P = 0.2974$ pour l'interaction entre les deux), le pourcentage de graines attaquées par des champignons était plus élevé à 25°C pour les graines de la variété TDr 1000221 ($X^2 = 11.022, P = 0.004043$) et était également plus élevé pour les graines à 35°C exposées à la lumière ($X^2 = 14.511, P = 0.01267$) (Tableau 3). Cependant, comme pour la variété TDr 8902665, le pourcentage de graines contaminées ne variait pas en fonction de la lumière ($X^2 = 0.027692, P = 0.8678$).

Tableau 3 : Pourcentage de graine attaquée par des champignons en fonction de la température et de la lumière chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* (A) var. TDr 1000221. et (B) var. TDr 8902665

	25°C	30°C	35°C	Total
TDr 1000221				
Lumière	36,67	20,00	30,00	28,89
Obscurité	50,00	16,67	13,33	26,67
Total	43,33	18,33	21,67	/
TDr 8902665				
Lumière	36,67	18,18	16,13	23,40
Obscurité	20,00	30,00	33,33	27,78
Total	28,33	23,81	24,59	/

4.1.2. Impact du prétraitement et de la présence d'ailettes

Lors de cette deuxième expérience, environ 55 % des graines de la variété TDr 1000221 et 63,33% de la variété TDr 1000016 furent attaquées par des champignons (Tableau 4) malgré un traitement désinfectant plus poussé (eau de javel et fongicide). Le pourcentage de graines attaquées par des champignons ne variait pas en fonction des variables et ce quelle que soit la variété (X-squared = 0.40404, P = 0.8171 pour TDr 1000221, X-squared = 2.3634, P = 0.3067 pour TDr 1000016).

Tableau 4 : Pourcentage de graine attaquée par des champignons en fonction du trempage (Eau, GA3) chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* var. TDr 1000221 et var. TDr 1000016

	Contrôle	Eau	GA3
TDr 1000221	55,00	50,00	60,00
TDr 1000016	56,67	56,67	73,33

Dès lors, le pourcentage de germination le plus élevé fut de 30% pour la variété TDr 1000221 et de 10% pour la variété TDr 1000016 (Figures 7 A, B). Ces pourcentages maximums furent atteints pour la variété TDr 1000221 par les graines ayant été trempées dans une solution de GA3 1mM (Figure 7 A) et par les graines ayant été trempées dans l'eau pour la variété TDr 1000016 (Figure 7 B). La variété TDr 1000221 présenta des pourcentages de germination supérieurs à ceux de la variété TDr 1000016 quel que soit le traitement. Par contre, le pourcentage de germination ne variait pas en fonction du prétraitement et ce pour les deux variétés (X-squared = 1.3043, P = 0.5209 pour TDr 1000221 et X-squared = 0.30981, P = 0.8565 pour TDr 1000016)

Pour ce qui est de la date de première germination, les premières graines germées furent observées trois semaines après le semis pour les deux variétés (Figures 7 A, B). Le début de la germination des graines de la variété TDr 1000221 se fit aux environs du 16^{ème} jour pour le traitement contrôle et aux environs du 19^{ème} jours pour les autres traitements (Figure 7 A). Pour ce qui est des graines de la variété TDr 1000016, le début de la germination fut lui espacé d'environ 2 à 3 jours entre les traitements avec en premier lieu les graines trempées dans de l'eau aux environs du 16^{ème} jour, puis dans un second temps les graines trempées dans la solution de GA3, et dans un troisième temps, les graines du traitement « Contrôle » (Figure 7 B).

La période de germination dura dans les 3 semaines pour la variété TDr 1000221, entre la troisième semaine et la cinquième semaine après le semis (Figure 7 A). La période de germination de la variété TDr 8902665 fut quant à elle très courte, probablement suite au très faible taux de germination, et a eu lieu lors de la troisième semaine suivant le semis, avec un léger rebond pour le traitement « Contrôle » durant la sixième semaine (Figure 7 B).

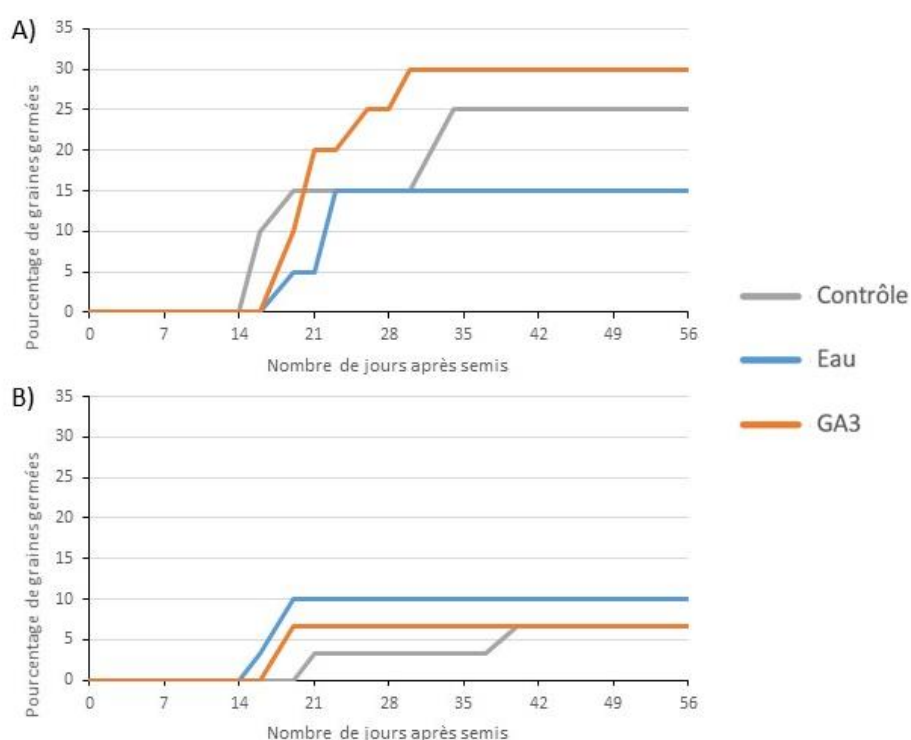


Figure 7 : Evolution du pourcentage de germination en fonction du trempage (Eau, GA3) chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* (A) var. TDr 1000221. et (B) var. TDr 1000016

Une petite expérience annexe fut réalisée en même temps sur la variété TDr 1000016 pour voir l'impact de la présence des ailettes des graines sur la germination et sur leur contamination par les champignons. L'excision des ailettes n'a pas limité la contamination des graines par les champignons ($X^2 = 0.28202$, $P = 0.5954$) vu que 66,67% des graines ont été infectées après retrait des ailettes contre 56,67% pour les graines avec ailettes. Le pourcentage de germination final fut de 10% pour le traitement « sans ailettes » et de 6,66% pour le traitement « Contrôle » (Figure 8) et n'a pas été affecté par la présence des ailettes ($X^2 = 0$, $P = 1$). La germination a commencé aux environs du 16^{ème} jour pour le traitement « sans ailettes » et du 21^{ème} jour pour le traitement « contrôle » (Figure 8). La période de germination dura une semaine, entre la troisième et la quatrième semaine suivant le semis, avec un léger rebond pour le traitement « Contrôle » durant la sixième semaine (Figure 8).

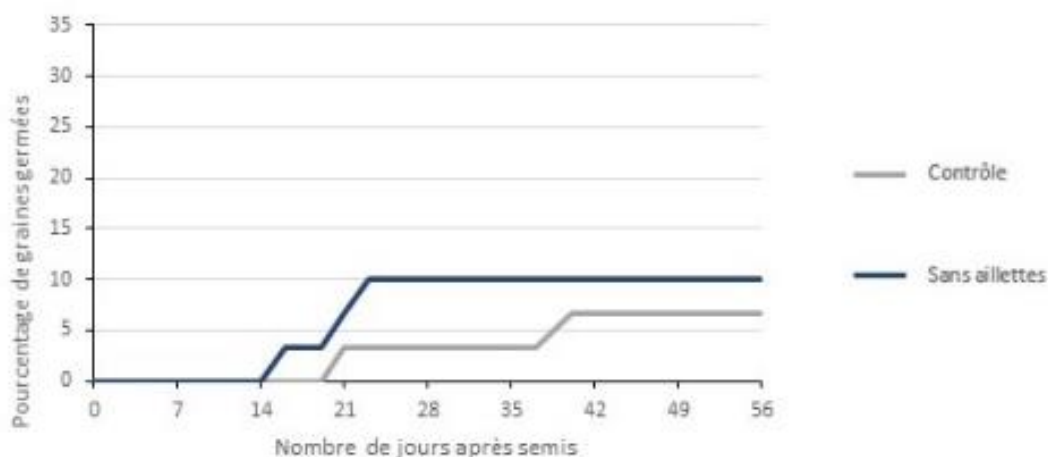


Figure 8 : Evolution du pourcentage de germination en fonction de la présence des ailettes de la graine chez la variété TDr 1000016 de *D. cayenensis-rotundata*

4.1.3. Germination en terreau

Lors de cette troisième expérience, le pourcentage final de germination fut de 96,2% pour la variété Dodo et de 27,7% pour la variété Agatou (Figure 9). La germination fut différente en fonction de la variété ($X^2 = 18.146$, $P < 0,001$). Les premières graines à germer furent observées 28 jours après le semis et furent des graines de Dodo, les graines d'Agatou commencèrent à germer 30 jours après le semis. Le début de la germination se fit donc dans les deux cas au début de la 5^{ème} semaine.

Après la première germination, la variété Dodo mit environ 10 jours à arriver à 50% de germination ce qui correspond à la 6^{ème} semaine de mise en germination et à un t50 de 38 jours. Il nous fut impossible de calculer le t50 de la variété Agatou étant donné que son pourcentage de germination n'a pas atteint 50%.

La période de germination dura 1 mois pour la variété Dodo, entre la cinquième et la neuvième semaine (Figure 9). La période de germination de la variété Agatou fut quant à elle plus longue et lente. Elle commença dans le courant de la cinquième semaine et ne semblait pas terminée lors de la clôture de l'expérience (Figure 9).

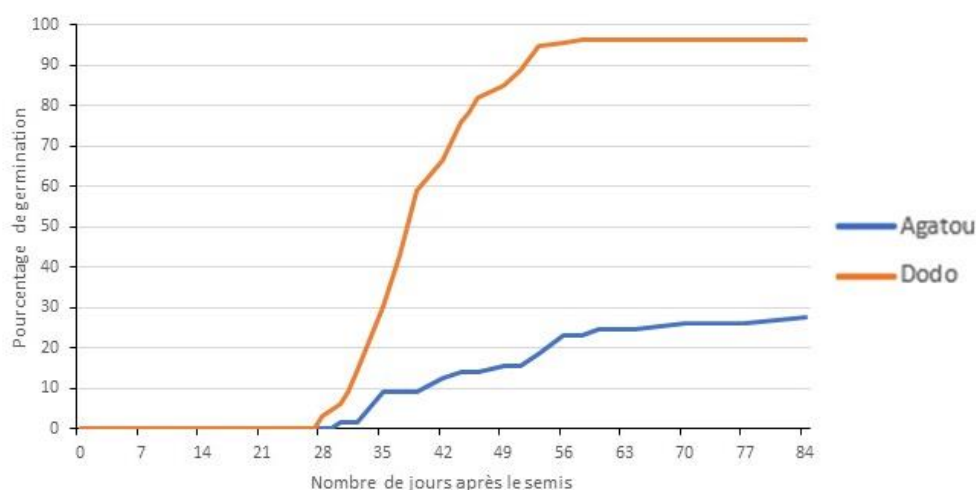


Figure 9 : Evolution du pourcentage de germination chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* (Agatou et Dodo)

4.2. Traitements hormonaux

Les résultats de cette partie se focalisent sur les effets de la pulvérisation d'hormones, à savoir une auxine, une cytokinine et une gibbérelline, sur divers traits morphologiques de deux variétés de *Dioscorea cayenensis-rotundata*, une variété nigérienne TDr 1000360 et une variété béninoise Dodo. Cette expérience avait pour but de voir l'impact des traitements hormonaux sur le sexe des fleurs. Malheureusement, seuls 7 plantes sur les 80 ont fleuri et il n'a donc pas été possible de faire le lien entre la pulvérisation d'hormones et le sexe des fleurs obtenues. Nous avons cependant analysé l'effet de la pulvérisation d'hormones sur les autres traits morphologiques. Par ailleurs sur les 80 plantes, 2 plantes de la variété TDr 1000360 pulvérisées

avec de la cytokinine sont mortes dans les 2 à 3 mois après le début du traitement. Celles-ci n'ont dès lors pas été prises en compte dans les mesures.

4.2.1. Phase végétative

Le nombre de feuilles produites différait entre les deux variétés et la variété Dodo a globalement produit plus de feuilles que la variété nigérienne (Figure 10). Cependant comme les deux variétés n'ont pas poussé dans les mêmes conditions, nous ne les avons pas comparées au niveau statistique. Au niveau de l'impact des traitements hormonaux, celui-ci a varié en fonction des variétés. En effet, les plantes contrôles avaient un rythme d'initiation foliaire plus élevé que les plantes traitées chez la variété Dodo (Figure 10 A) alors que chez la variété TDr 1000360, les plantes contrôles avaient un rythme d'initiation foliaire parmi les plus faibles (Figure 10 B). L'effet du traitement ne variait cependant pas en fonction de la date ($F = 0,6550$, $P = 0.8925712$ pour TDr et $F = 1.0191$, $P = 0.4385$ pour Dodo). En fin de culture, l'effet du traitement hormonal sur le nombre total de feuilles n'était significatif chez aucune des deux variétés (Tableau 5). La taille des feuilles sur une plante variait fortement entre traitements, ce qui nous a incités à analyser la proportion de grandes feuilles (Tableau 5). Celle-ci était plus petite lorsque les plantes étaient pulvérisées avec de la cytokinine et ce pour les deux variétés (Tableau 5). Concernant la surface foliaire de la plus grande feuille, elle était maximale chez les plantes traitées à l'auxine et minimale chez les plantes traitées à la cytokinine chez la variété TDr 1000360 mais ne variait pas avec le traitement hormonal chez la variété Dodo.

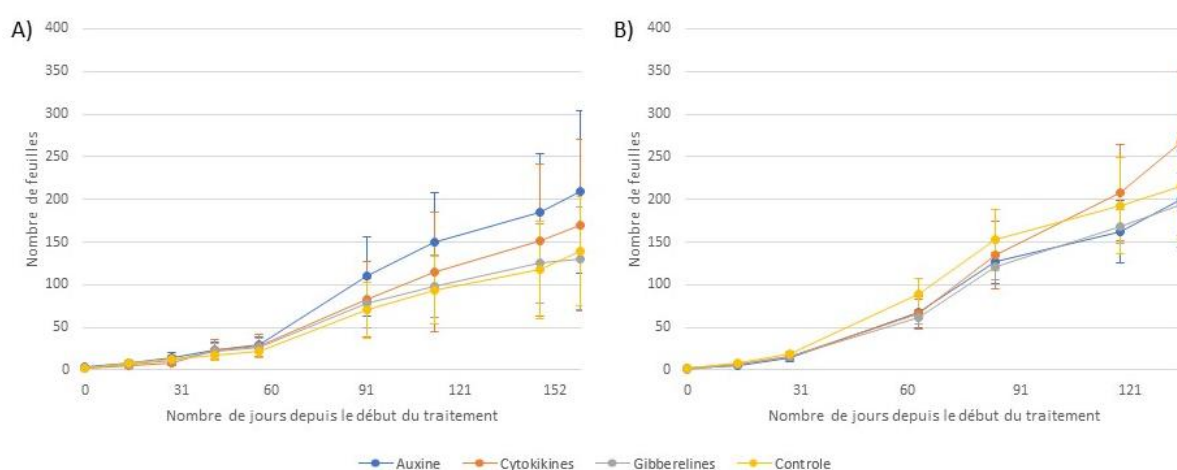


Figure 10 : Evolution du nombre de feuilles en fonction du traitement hormonal (Auxine, Cytokinine, et Gibbérelline) chez deux variétés de *D. cayenensis-rotundata* (A) var. TDr 1000360. et (B) var. Dodo

Tableau 5 : Effet de traitements hormonaux (Auxine, Cytokinine, et Gibbérelline) sur le nombre de feuilles par plante, le rapport entre le nombre de grandes feuilles et le nombre total de feuilles par plante, et la surface de la plus grande feuille par plante chez deux variétés d'igname *D. cayenensis-rotundata*.

Hormone	n	Nombre de feuilles	Rapport feuilles	Surface foliaire max.
TDr 1000360				
Contrôle	5	140,8 ± 77,6 a	0,57 ± 0,05 b	75,20 ± 21,82 ab
Auxine	5	255,4 ± 144,8 a	0,52 ± 0,09 ab	83,40 ± 12,58 b
Cytokinine	5	146,7 ± 77,2 a	0,39 ± 0,10 a	51,7 ± 14,4 a
Gibbérelline	5	115,6 ± 50,1 a	0,55 ± 0,10 b	62,8 ± 10,95 ab
ANOVA 1		F = 2,2233	F = 4,3974	F = 4,4451
		P = 0,1226	P = 0,0183 *	P = 0,01763 *
Dodo				
Contrôle	5	230,2 ± 79,6 a	0,71 ± 0,07 b	76,00 ± 14,13 a
Auxine	5	211,6 ± 53,3 a	0,63 ± 0,05 b	89,30 ± 32,78 a
Cytokinine	5	262,8 ± 43,5 a	0,36 ± 0,05 a	93,10 ± 17,96 a
Gibbérelline	5	190,0 ± 14,4 a	0,66 ± 0,04 b	95,20 ± 27,20 a
ANOVA 1 & Kruskal		KW χ^2 = 5.3086	F = 43,022	F = 0,6361 (perm.anova)
& Perm.anova		P = 0,1505	P < 0,001 ***	P = 0,59

Les plantes d'igname sont des plantes grimpantes. La taille des plantes ne différait pas en fonction des traitements hormonaux et ce pour les deux variétés (Tableau 6). Le poids frais des parties aériennes étaient également similaires entre traitements pour les deux variétés (Tableau 6). Cependant, les traitements hormonaux ont affecté la teneur en eau des parties aériennes chez la variété TDr 1000360 mais pas chez la variété Dodo (Tableau 6). En effet, la variété TDr 1000360 présentait une teneur en eau plus faible lorsqu'elle était pulvérisée avec de l'auxine (Tableau 6).

En cours de culture, plusieurs méristèmes de la tige principale et de ramifications ont séché et bruni chez un grand nombre de plantes sans que la cause ait pu être identifiée. Le nombre de méristèmes vivants et le rapport entre méristèmes vivants et morts par plante a donc été analysé et comparé entre les différents traitements. Le nombre de méristèmes apicaux vivants par plante et le rapport méristèmes vivants/méristèmes morts ne différait pas pour la variété TDr 1000360 (Tableau 6). La variété Dodo présentait quant-à-elle plus de méristèmes apicaux vivants lorsqu'elle était pulvérisée avec de la cytokinine bien qu'aucune différence significative ne fût

observée pour le rapport entre le nombre de méristèmes vivants et morts, probablement étant donné la forte variabilité au sein du traitement cytokinine (Tableau 6).

Tableau 6 : Effet de traitements hormonaux (Auxine, Cytokinine, et Gibbérelline) sur la taille, le nombre de méristèmes apicaux vivants, le rapport méristème apicaux vivants/morts, le poids frais de la partie aérienne et la teneur en eau par plante chez deux variétés d'igname *D. cayenensis-rotundata*.

Hormone	n	Taille (cm)	Méristèmes apicaux vivants	Rapport méristème apicaux (log) ¹	Poids frais partie aérienne (g)	Teneur en eau
TDr 1000360						
Contrôle	5	129,1 ± 98,5 a	20,6 ± 10,0 a	2,19 ± 10,28 a	71,04 ± 47,04 a	0,83 ± 0,03 b
Auxine	5	139,6 ± 79,0 a	26,8 ± 11,4 a	4,63 ± 3,76 a	90,60 ± 46,40 a	0,77 ± 0,03 a
Cytokinine	5	54,4 ± 10,7 a	20,3 ± 13,6 a	2,29 ± 1,60 a	40,26 ± 21,66 a	0,85 ± 0,03 b
Gibbérelline	5	150,8 ± 31,4 a	20,2 ± 5,3 a	1,51 ± 1,03 a	52,57 ± 28,05 a	0,82 ± 0,02 ab
ANOVA 1 & Kruskal		KW $\chi^2 = 6.974$ P = 0,07273	F = 0,4577 P = 0,7154	F = 0,6787 P = 0,5771	F = 1,9185 P = 0,1649	F = 7,1305 P = 0,00262 **
Dodo						
Contrôle	5	207,0 ± 104,1 a	28,4 ± 4,7 ab	5,07 ± 2,36 a	104,68 ± 33,18 a	0,84 ± 0,02 a
Auxine	5	220,7 ± 62,8 a	25,6 ± 5,1 a	4,75 ± 3,34 a	116,48 ± 24,70 a	0,83 ± 0,03 a
Cytokinine	5	214,6 ± 54,9 a	38,8 ± 9,8 b	12,30 ± 16,33 a	108,49 ± 27,92 a	0,84 ± 0,02 a
Gibbérelline	5	240,8 ± 95,1 a	23,2 ± 6,2 a	7,22 ± 8,56 a	95,49 ± 18,02 a	0,83 ± 0,01 a
ANOVA 1		F = 0,1562 P = 0,9241	F = 5.1868 P = 0,0108 *	F = 0,3568 P = 0,7849	F = 0,5396 P = 0,662	F = 0,3689 P = 0,7765

¹(log) = transformation logarithmique des données

4.2.1.1.Tubercules

Les tubercules produits ont été récoltés en fin d'expérience pour les différentes plantes. En moyenne, les plantes d'igname ont produit 1 à 2 tubercules par plante. Le nombre de tubercules ne différait pas en fonction de l'hormone pulvérisée et ce quelle que soit la variété (Tableau 7). En revanche, la longueur et le poids des tubercules variaient avec le traitement hormonal chez les deux variétés (Tableau 7). Pour la variété TDr 1000360, la longueur et le poids frais des

tubercules étaient plus élevés lorsque les plantes étaient pulvérisées avec de l’auxine et étaient plus petits lorsque ceux-ci étaient pulvérisés avec de la cytokinine (Tableau 7). Pour la variété Dodo, la longueur et le poids frais des tubercules étaient plus élevés lorsque les plantes étaient pulvérisées avec de l’auxine ou avec la solution contrôle et moindre lorsque les plantes étaient pulvérisées avec de la cytokinine (Tableau 7)

Tableau 7 : Effet de traitements hormonaux (Auxine, Cytokinine, et Gibbérelline) sur le nombre de tubercule par plante, la longueur du plus grand des tubercules par plante, et le poids frais de l’ensembles des tubercules par plante chez deux variétés d’igname *D. cayenensis-rotundata*.

Hormones	n	Nombre de tubercules (log)	Longueur du tubercule (cm)	Poids frais tubercules (g)
TDr 1000360				
Contrôle	5	2,0 ± 1,7 a	11,5 ± 5,6 ab	101,0 ± 88,1 ab
Auxine	5	2,0 ± 1,0 a	16,5 ± 4,2 b	132,4 ± 42,3 b
Cytokinine	5	1,5 ± 0,5 a	8,4 ± 3,8 a	39,7 ± 26,7 a
Gibbérelline	5	1,4 ± 0,9 a	14,7 ± 2,8 ab	125,6 ± 43,5 ab
ANOVA 1 &		F = 0,4096	F = 3,9767	F = 3,4619
Perm.anova		P = 0,743	P = 0,02572 *	P = 0,03968 *
Dodo				
Contrôle	5	1,4 ± 0,5 a	29,0 ± 6,9 b	159,2 ± 30,6 b
Auxine	5	1,8 ± 0,8 a	28,8 ± 10,3 b	127,8 ± 41,5 b
Cytokinine	5	1,2 ± 0,4 a	13,2 ± 5,9 a	55,6 ± 28,2 a
Gibbérelline	5	1,8 ± 0,4 a	17,6 ± 7,1 ab	100,8 ± 35,8 ab
ANOVA 1		F = 1,2857	F = 5,3582	F = 8,1293
		P = 0,3132	P = 0,009541 **	P = 0,001629 **

¹(log) = transformation logarithmique des données pour TDr 1000360

4.2.2. Phase reproductive

Sur l’ensemble de plantes, seules 7 plantes ont fleuri dont trois étaient de la variété TDr 1000360 et quatre de la variété Dodo (Tableau 8). Trois plantes contrôles (une de TDr 1000360 et deux de Dodo), trois plantes pulvérisées à la gibbérelline (une de TDr 1000360 et deux de Dodo), et un plant pulvérisé à l’auxine (de TDr 1000360) ont fleuri tandis qu’aucun plant traité à la cytokinine n’a donné d’inflorescences.

Pour les plantes qui ont fleuri, le nombre moyen d'inflorescences par plant variait entre 1 et 3, sauf pour un plant de Dodo pulvérisé à la gibbérelline qui forma 7 inflorescences et un plant contrôle de TDr 1000360 qui en forma 11. Ce dernier était également le plus petit plant sur les 80 plantes, avec une taille de 27,5 cm pour une taille moyenne de 129,1 cm pour les plantes de la même variété ayant subi le même traitement (Tableau 6).

Les plantes de la variété Dodo furent les premières à avoir des inflorescences et ce aux alentours du 7 août 2019 (121 jours après le semis). Le plant contrôle de la variété TDr 1000360 a eu quant à lui sa première inflorescence aux alentours du 19 août (217 jours après le semis) et les plantes de TDr 1000360 pulvérisées l'un à l'auxine et l'autre à la gibbérelline eurent leur unique inflorescence aux alentours du 29 août (227 jours après le semis). Tous les plantes qui ont fleuri ont formé des inflorescences mâles avec de 2 à 53 fleurs par inflorescence pour la variété Dodo et avec de 5 à 61 fleurs par inflorescence pour la variété TDr 1000360 (Tableau 8). La taille des inflorescences variait quant à elle de 0,5 à 9 cm pour la variété Dodo et de 1 à 12,5 cm pour la variété TDr 1000360 (Tableau 8).

Tableau 8 : Données de floraison (première apparition de l'inflorescence, nombre d'inflorescence final, nombre de fleurs par inflorescence, taille des inflorescences) pour des plantes de deux variétés d'igname *D. cayenensis-rotundata* en fonction du traitements hormonaux (Auxine, et Gibbérelline).

Variétés	Traitements	Première apparition de l'inflorescence (nombre de jours après semis)	Nombre d'inflorescence final	Nombre de fleurs par inflorescence	Taille des inflorescences (cm)
TDr 1000360	Auxine	227	1	8	1
TDr 1000360	Gibbérelline	227	1	30	4
TDr 1000360	Contrôle	217	11	33,5 ± 14,2	6,7 ± 3,2
Dodo	Gibbérelline	121	7	7,6 ± 4,6	2,0 ± 1,6
Dodo	Gibbérelline	121	1	16	3
Dodo	Contrôle	121	1	18	5,5
Dodo	Contrôle	121	3	23,7 ± 25,4	3,7 ± 4,6

4.3. Quantification des hormones dans les tubercules

Les résultats de cette partie se focalisent sur les différentes hormones présentes dans les tubercules et sur leur quantité en fonction de la partie du tubercule prélevée, ainsi que de la variété et du sexe de la plante mère dont le tubercule est issu. Cette expérience visait à voir si un gradient hormonal était présent dans le tubercule et si le sexe des plantes générées à partir des différents fragments de tubercules pouvait être expliqué par ce gradient. Malheureusement, aucune plante n'a pu être régénérée à partir des fragments de tubercules et il n'a donc pas été possible de faire le lien entre profil hormonal et sexe des plantes issues des fragments de tubercules. Nous avons cependant analysé le profil hormonal des tubercules.

Une première analyse fut réalisée en comparant les 3 variétés, à savoir Katala monoïque, Laboko monoïque et Laboko mâle (Tableau 2 en annexe ; Figure 11). Celle-ci permit de constater que, de façon générale, la concentration en ABA était plus élevée dans la partie basale du tubercule ($F = 4,3062$, $P = 0,04874$, Figure 11 A) et que la concentration en SA variait d'une partie à l'autre du tubercule en fonction de la variété ($F = 6,07$, $P = 0,02142$, Figure 11 C).

Par la suite, afin de bien déterminer l'impact isolé de la variété et du sexe sur les concentrations hormonales, des comparaisons ont été réalisées entre les individus monoïques des variétés Laboko et Katala d'une part (Figure 3 et tableau 3 en annexe) et entre les individus mâles et monoïques de Laboko d'autre part (Figure 4 et tableau 4 en annexe).

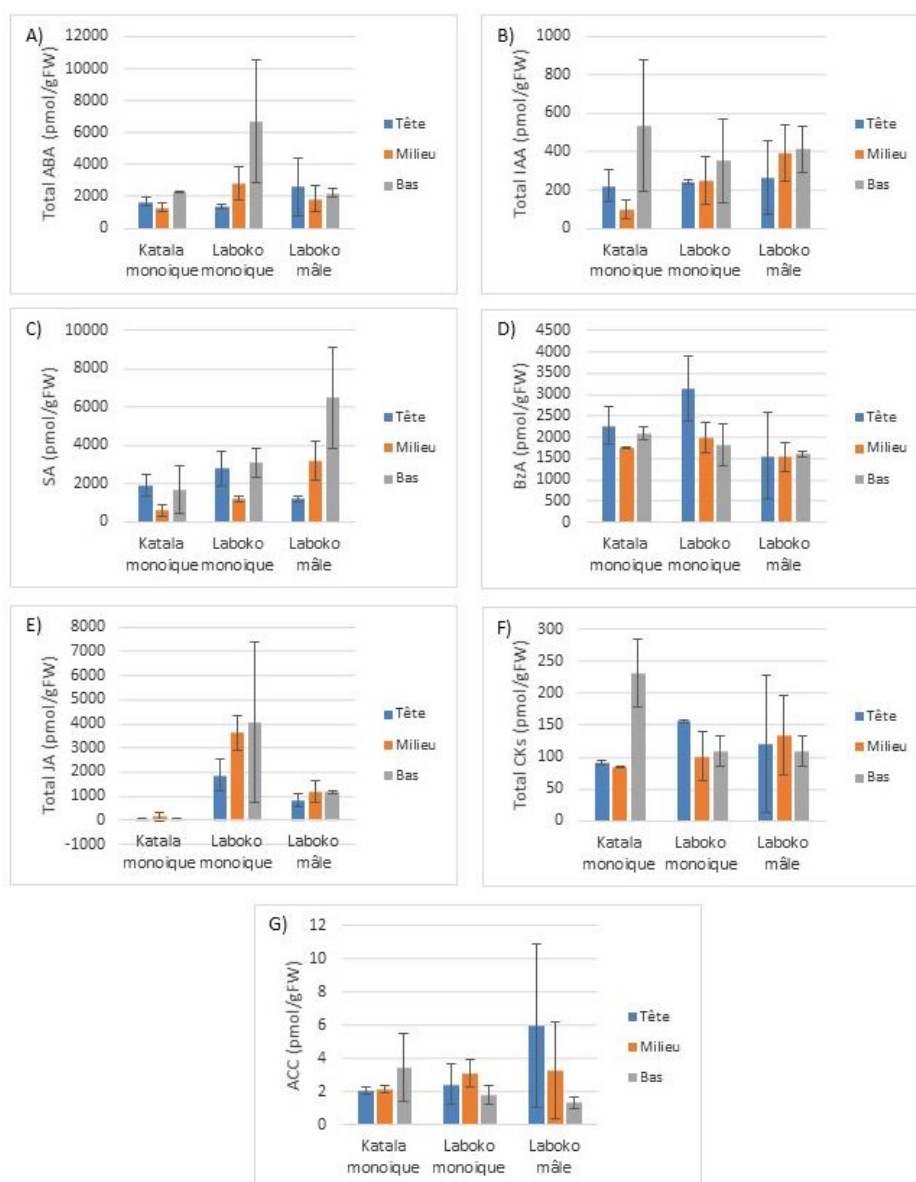


Figure 11 : Impact de la portion de tubercule sur le profil hormonal des tubercules d'igname *D. cayenensis-rotundata* var. Katala monoïque, Laboko mâle et Laboko monoïque. Concentrations en (A) acide abscissique (Total ABA), (B) auxines (Total IAA), (C) acide salicylique (SA), (D) acide benzoïque (BzA), (E) jasmonates (Total Ja), (F) cytokinines (Total CKs), et (G) précurseur d'éthylène (ACC).

La comparaison des individus monoïques des variétés Laboko et Katala a montré que les concentrations en JA ($F = 62,6042$, $P < 0,001$) étaient plus importantes pour la variété Laboko (Figure 11 E) tandis qu'aucune différence de concentration n'a été observée entre variétés pour les autres hormones (Tableau 3 en annexe ; Figures 11 A, B, C, D, F, G). La concentration en SA différait en fonction de la partie du tubercule ($F = 5,1573$, $P = 0,0497$) et était plus élevée aux deux extrémités du tubercule chez les deux variétés (Figure 11 C). Les concentrations en

ABA et en CKs différaient également en fonction de la partie du tubercule (respectivement $F = 9,5005$, $P = 0,01382$; $F = 7,6783$, $P = 0,02217$) mais différemment suivant la variété ($F = 11,5233$, $P = 0,00881$ pour CKs). En effet, la concentration en ABA augmentait de la tête à la base du tubercule chez Laboko mais pas chez Katala (Figure 11 A) pour qui la concentration en ABA était plus importante dans la tête du tubercule que dans le milieu de celui-ci ($F = 12,029$, $P = 0,03692$). Tandis que la concentration en CKs était plus importante à la base du tubercule chez Katala mais était globalement similaire quelle que soit la partie du tubercule chez Laboko (Figure 11 F). Les concentrations en IAA, BzA, JA et ACC étaient similaires quelle que soit la partie du tubercule chez les deux variétés (Figures 11 B, D, E, G).

La comparaison des individus monoïque et mâle de la variété Laboko a montré que les concentrations en JA ($F = 13,9006$, $P = 0,00975$) étaient plus importantes pour le tubercule monoïque (Figure 11 E) tandis qu'aucune différence de concentration n'a été observée entre sexes pour les autres hormones (Tableau 4 en annexe ; Figures 11 A, B, C, D, F, G). La concentration en SA différait en fonction de la partie du tubercule prélevé ($F = 6,1789$, $P = 0,0349$) mais légèrement différemment suivant le sexe. En effet, la concentration en SA augmentait de la tête à la base du tubercule chez Laboko mâle tandis que la concentration en SA était plus importante aux extrémités du tubercule chez Laboko monoïque (Figure 11 C). Aucune différence de concentration n'a été observée entre parties pour les autres hormones. (Figures 11 A, B, D, E, F, G)

5. Discussion

5.1. La germination de *D. cayenensis-rotundata*

Dans les cultures d'ignames, la principale méthode de multiplication chez les producteurs est l'utilisation de morceaux de tubercules également appelés plançons (Otoo et al., 1987 ; Okoli et Akoroda, 1995 ; Raemaekers, 2001). Ceux-ci pèsent généralement entre 0,2 et 0,6 kg. Il est également possible de couper le tubercule en plus petits morceaux mais à moins de passer par un séjour en pépinière de 4 à 6 mois avant semis, le nombre de plants obtenus est faible (Raemaekers, 2001). Près de 25% de la production de tubercules est utilisée comme semence, ce qui représente dès lors un manque à gagner important pour les producteurs (Dumont, 1977 ; Zoundjihékpon, 1993). Or, plusieurs investigations entreprises sur la biologie de la reproduction ont révélé que les ignames fructifient et les graines contenues dans les fruits sont susceptibles d'être utilisées comme semence (Denadi, 2018 ; Dumont et al., 2010 ; Yolou et al., 2015abc ; Zoundjihékpon, 1993). Il est dès lors intéressant de se concentrer sur l'utilisation de graines qui pourrait permettre d'augmenter fortement le taux de multiplication.

Dans le cadre de notre étude, nous avons tout d'abord essayé d'obtenir des plantes à partir de semis de tubercules en serres en Belgique. Cependant peu de ceux-ci germèrent et la germination fut très espacée dans le temps (Annexe : tableau ...). Les conditions environnementales (photopériode, luminosité, etc...) sont fortement différentes entre la Belgique et le Bénin et pourraient expliquer les difficultés de germination malgré la culture en serres à x °C. Par ailleurs, il existe un temps de dormance des tubercules-semences en fonction des variétés (note personnelle de Narcisse Denadi) que nous n'avons sans doute pas réussi à lever dans nos conditions de culture. Afin d'obtenir des plantes, nous nous sommes donc tournés vers l'utilisation de graines étant donné que des taux de germination de l'ordre de 50% avaient été obtenus par Yolou (2016) au Bénin. Des essais de semis de graines en terreaux furent réalisés mais le taux de germination resta faible, ce qui nous poussa à faire des essais de semis en boîtes de pétri et à voir si différentes températures, la présence de lumière et, dans un second temps, un priming influenceraient le taux de germination.

Lors de notre premier essai, nous fûmes confrontés à une forte contamination aux champignons et ce malgré un traitement fongicide avant le semis. Ce problème fut également rencontré lors de notre deuxième essai et ce malgré un passage à la Javel, un traitement fongicide à l'iprodione et un retrait des ailettes pour certaines graines. Ces contaminations étaient vraisemblablement dues à la présence de spores de champignons sur les graines. La contamination de graines par

des champignons limite en effet leur germination (Acharya et al., 2018 ; Ma et al., 2015). En effet, quasi aucune graine contaminée n'a germé durant nos essais. Optimiser la désinfection des graines n'est pas chose aisée et de nombreuses études comparent différents traitements pour désinfecter les graines. Par exemple, Acharya et al. (2018) a montré que chez le maïs (*Zea mays*), des traitements au métalaxyl, au métalaxyl et pyraclostrobine, au pyraclostrobine et fludioxonil et ipconazole et sédaxane, ainsi qu'un traitement avec ces cinq fongicides ont permis d'obtenir des pourcentages de germination supérieur à celui du traitement contrôle. Gundel et al. (2006) a montré que chez le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflora*), un traitement au Triadiménol a permis d'obtenir un pourcentage de germination plus élevé chez les graines traitées que pour les graines non-traitées. Il aurait pu être intéressant de tester l'impact sur le pourcentage de germination de ces traitements ainsi que du traitement utilisé par Ma et al. (2015) consistant en un trempage pendant 10 minutes des graines dans une solution d'hypochlorite de sodium 1% suivi d'un trempage de 3 minutes dans une solution d'éthanol 75% et finissant par trois à quatre rinçages avec de l'eau distillée et stérilisée.

Il ressort cependant de notre premier essai que les températures supérieures ou égales à 35°C ne sont pas propices à la germination des graines d'ignames. En effet, aucune graine n'a germé à cette température. Et que la présence de lumière n'a pas d'impact significatif sur le pourcentage de germination chez ces variétés. Gundel et al. (2006) a montré que chez le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflora*), plante originaire des prairies tempérées de la région de Pampa en Argentine, le pourcentage de germination était plus faible pour les hautes températures ($\geq 20^{\circ}\text{C}$) que pour les basses températures. Yuan & Wen (2018) ont montré que chez trois astéracées, *Crassocephalum crepidioides*, espèce tropicale native d'Afrique, *Ageratum conyzoides*, espèce pantropicale native de l'Amérique centrale et du sud, et *Conyza canadensis*, espèce native d'Amérique du Nord se retrouvant dans des climats tempérés et tropicaux, les hautes températures ($\geq 35^{\circ}\text{C}$) n'étaient pas propice à la germination avec des taux de germination avoisinant les 0% pour *C. crepidioides* et *C. canadensis* et les 25% pour *A. conyzoides* à 35°C et les 0% à 40°C.

Bien qu'un impact des hautes températures ait pu être démontré lors de notre premier essai, le taux de germination resta faible, ce qui a soulevé la question d'une éventuelle dormance des graines. Il existe différents types de dormance des graines et des traitements de priming ont amélioré la germination des graines chez différentes espèces comme le maïs (*Zea mays*) (Tian et al., 2014), le ray-grass anglais (*Lolium perenne*) (Adegbuyi et al., 1981), le guayule (*Parthenium argentatum*) (Hurly et al., 1991) ou encore le fenouil (*Foeniculum vulgare*)

(Tahaei et al., 2016). De notre deuxième essai, il ressort que le priming, à l'eau ou à la GA3, n'améliorait pas le pourcentage de germination et ce que ce soit pour la variété TDr 1000221 ou la variété TDr 8902665. Les traitements de prégermination permettent généralement d'augmenter le pourcentage de germination et d'uniformiser la germination (Ma et al., 2018 ; Tian et al., 2014). Les gibbérellines jouent un rôle clé dans la germination et des traitements aux gibbérellines ont permis de lever la dormance des graines ou d'améliorer la germination chez des espèces comme le maïs (*Zea mays*) (Tian et al., 2014), la betterave (*Beta vulgaris*) (Dotto & Silva, 2017) ou *Leymus chinensis* (Ma et al., 2018). Cependant, ce type de traitement ne lève pas la dormance chez toutes les espèces et des traitements aux gibbérellines se sont montrés inefficaces chez le fenouil (*Foeniculum vulgare*) (Tahaei et al., 2016). Il est probable que ce type de traitement concerne principalement les espèces ayant des dormances physiologiques. Chez les espèces présentant une dormance physique ou une dormance physiologique induite par le spermodermis, l'enlèvement de celui-ci peut lever la dormance des graines ou d'améliorer la germination. Bamba et al. (2018) a montré que chez le vèner (*Pterocarpus erinaceus*), le décorticage des graines permet d'obtenir une germination plus uniforme et avec de meilleurs pourcentages de germination.

De nos deux essais combinés, il ressort que le semis en boîte de pétri n'a pas permis d'obtenir de meilleur taux de germination qu'un semis en terreau. Yolou (2015 c) avait également obtenu des taux de germination similaires sur papier filtre et en terre. Le semis en terreau qui fut réalisé en dernier sembla présenter dans l'ensemble un meilleur pourcentage de germination. Il semblerait cependant que l'élément clé qui a permis le meilleur pourcentage de germination de ces graines soit leur état phytosanitaire. En effet, un tri des graines, ayant pour but de sélectionner celles présentant le moins de champignons, fut réalisé avant ce dernier semis. De façon générale, les graines de Dodo et Agatou étaient moins contaminées que les autres lots de graines que nous avons, après un examen approfondi à la loupe binoculaire.

5.2. Le contrôle du sexe chez *D. cayenensis-rotundata*

Bien que la méthode de multiplication utilisée pour la culture d'igname soit une méthode n'induisant pas de brassage génétique, une variabilité dans le sexe des plantes-filles provenant d'une même plante mère fut noté. Cette variabilité dans le sexe des plantes-filles est surtout observée lorsque la plante-mère provient d'une variété monoïque (note personnelle de Narcisse

Denadi). Ceci laisse dès-lors supposer qu'un déterminant autre que le celui lié à la génétique entre en jeu dans la détermination de l'identité sexuelle, tout du moins chez les variétés monoïques. Nous nous sommes dès lors demandé s'il existait un contrôle hormonal de l'identité sexuelle chez *D. cayenensis-rotundata*.

Il est connu que chez certaines espèces telles que le concombre (*Cucumis sativus*) ou le chanvre (*Cannabis sativa*) un traitement hormonal peut influencer le sexe des fleurs (Iwahori et al., 1970 ; Zhang et al., 2017 ; Galoch, 1978 ; Yamasaki et al., 2005). Nous avons dès lors réalisé un traitement hormonal sur des jeunes plantes de deux variétés, l'une monoïque et l'autre dont l'identité sexuelle n'est pas clairement identifiée, afin de voir si les hormones utilisées influenceraient le sexe des fleurs obtenues. Nous n'eûmes cependant qu'un taux de floraison de 8,75%. Il se pourrait que ce faible taux de floraison soit lié à l'utilisation de plantes issues de graines pour l'expérience. En effet, il semblerait que chez l'igname, le taux de floraison soit plus faible pour les plantes de première génération, c'est-à-dire issues de graines, que pour les plantes des générations suivantes, c'est-à-dire celles issues de tubercules (note personnelle de Narcisse Denadi). Il ressort cependant de notre expérience qu'il y eu plus de floraison pour les plantes contrôles et les plantes traitées à la gibbérelline et qu'il n'y eu pas de floraison pour les plantes traitées à la cytokinine. Une plus grande floraison pour les plantes traitées à la gibbérelline fut confirmée par les observations de Mr Narcisse Denadi lors de ses essais en champs au Bénin. Il est connu que l'ajout de cette hormone impacte la floraison (Plackett & Wilson, 2016). La gibbérelline promeut généralement la floraison notamment chez *Arabidopsis thaliana* (Eriksson et al., 2006) mais il arrive que celle-ci induise parfois un retardement de la floraison comme pour le pois (*Pisum sativum*) (Reinecke et al., 2013). La gibbérelline agit sur le moment de l'induction de la floraison en régulant de manière positive ou négative l'expression de gènes impliqués dans celle-ci (Plackett & Wilson, 2016). Bien que nous ayons pu observer un effet d'une hormone sur la floraison, nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence l'effet des hormones utilisées sur le sexe car nous n'avons eu que des fleurs mâles. Cependant, il ressort d'études faites sur d'autres espèces telles que le concombre (*Cucumis sativus*), le chanvre (*Cannabis sativa*), l'épinard (*Spinachia oleracea*) ou le melon amer (*Momordica charantia*) que l'auxine est plutôt féminisante et que la gibbérelline est plutôt masculinisante (Concombre : Iwahori et al., 1970 et Zhang et al., 2017, chanvre : Galoch, 1978, épinard : West & Golenberg, 2018 et melon amer : Akter & Rahman, 2010).

Alors que les effets de l'application d'hormones sur la phase reproductrice de nos plantes sont difficiles à déterminer, des effets plus importants furent observés sur la phase végétative de

celles-ci. L'hormone ayant montré les effets les plus présents et les prononcés fut la cytokinine et la deuxième hormone fut l'auxine. Globalement, le rapport grandes feuilles/feuilles totales, la longueur du plus grand des tubercules par plantes et le poids frais de l'ensemble des tubercules par plantes étaient plus faibles chez les plantes traitées à la cytokinine par rapport aux plantes contrôles. Contrairement à la cytokinine, chez les plantes de la variété TDr1000360, la longueur du plus grand des tubercules par plante et le poids frais de l'ensemble des tubercules par plante étaient plus élevés chez les plantes traitées à l'auxine par rapport aux plantes contrôles. Chez les plantes de la variété Dodo, le nombre de méristèmes apicaux vivants était plus faible chez les plantes traitées à l'auxine et plus élevés chez les plantes traitées à la cytokinine par rapport aux plantes contrôles. Chez les plantes de la variété TDr 1000360, la surface de la plus grande feuille par plante était plus faible chez les plantes traitées à la cytokinine et plus élevés chez les plantes traitées à l'auxine par rapport aux plantes contrôles et la teneur en eau était plus faible chez les plantes traitées à l'auxine par rapport aux plantes contrôles. Globalement, la cytokinine eu donc tendance à avoir un effet négatif sur la croissance végétative par rapport aux plantes contrôles tandis que l'auxine eu tendance à avoir, sur les plantes de la variété TDr 1000360, un effet positif sur la croissance végétative. L'auxine et la cytokinine ont des effets opposés sur la croissance végétative en termes de dominance apicale. En effet, le rapport auxine/cytokinine joue un rôle important dans le maintien de la dominance apicale (Reece et al., 2012). La dominance apicale est maintenue lorsque la concentration en auxine est élevée, lorsque celle-ci diminue ou que la concentration en cytokinine augmente, la dominance apicale faiblit ou disparaît permettant ainsi l'apparition de nouveaux méristèmes apicaux et la croissance de ramifications latérales. Cet effet sur la dominance apicale pourrait expliquer le nombre plus élevé de méristèmes apicaux chez les plantes traitées à la cytokinine par rapport aux plantes contrôles.

En parallèle de notre expérience de traitement hormonal, une expérience visant à voir si un gradient hormonal est présent dans les tubercules et si celui-ci pourrait influencer le sexe des plantes-fille fut réalisée. En effet, il semblerait que chez certains cultivars, la portion du tubercule utilisée comme semence puisse affecter le sexe de la plante-fille (note personnelle de Narcisse Denadi). L'existence d'un gradient hormonal au sein des tubercules pourrait expliquer ce lien et pourrait également dès lors expliquer la variabilité dans le sexe des plantes-fille. De plus, ceci viendrait confirmer le rôle des hormones dans la détermination de l'identité sexuelle chez l'igname. Nous avons donc analysé le profil hormonal au sein de fragments de tubercules qui ont par la suite été semés afin de voir le sexe des plantes-fille. Suite au faible taux de

germination de nos fragments de tubercules et à l'absence de floraison, nous n'avons pas pu mettre en lien le fragment de tubercule semé et le sexe de la plante-fille. Nous avons cependant pu montrer l'existence d'un gradient au sein du tubercule pour certaines hormones telles que l'acide abscissique, l'acide salicylique et les cytokinines. La présence de ces gradients au sein de tubercule dépendait pour l'acide salicylique et les cytokinines de la variété ou du sexe des tubercules. Contrairement à l'acide abscissique qui présentait de façon générale un pic de concentration dans la partie basale des tubercules, l'acide salicylique présentait des pics de concentrations aux extrémités des tubercules Katala monoïque et Laboko monoïque tandis que la concentration augmentait de la tête à la base du tubercule de Laboko mâle. Les cytokinines présentaient un fort pic de concentration dans la partie basale du tubercule de Katala monoïque tandis que pour la variété Laboko monoïque, le pic de concentration en cytokinines se trouvait dans la tête du tubercule. Bien qu'aucun gradient hormonal au sein du tubercule n'ait été démontré pour les jasmonates, les variations inter-tubercules les plus notables ont été observées pour ces hormones. Les jasmonates sont en effet présents en plus grande concentration dans les tubercules de la variété Laboko et sont, au sein de celle-ci, présents en plus grande concentration dans le tubercule monoïque. Il serait dès lors tout de même intéressant de tester cette hormone pour de futurs traitements hormonaux. Une review récente de Wasternack & Haus (2013) montre que les jasmonates aurait un impact sur l'identité sexuelle et que celui varierait en fonction de l'espèce étudiée. En effet, chez *Arabidopsis* les individus insensibles aux JA présentent une stérilité masculine (Browse, 2009) tandis que chez la tomate (*Solanum lycopersicum*) les individus insensibles aux JA présentent une stérilité féminine (Li et al., 2004). Parmi les hormones plus connues pour affecter l'identité du sexe, telles que l'auxine et l'éthylène, nous n'avons pas observé de différence de concentration et ce que ce soit en fonction de la variété, du sexe ou de la partie du tubercule.

6. Conclusions et perspectives

Nous retenons des expériences sur la germination que celle-ci fut inhibée par les températures supérieures ou égales à 35°C, que le priming des graines à l'eau ou à la gibbérelline n'entraîna pas d'amélioration du pourcentage de germination et que celui-ci fut similaire pour les semis en boîtes de pétri et en terreau. L'expérience de pulvérisation hormonale montra un impact positif de la gibbérelline, ici de la GA3, sur la floraison des plantes ainsi que des effets antagonistes de l'auxine et de la cytokinine sur différents éléments de la croissance végétative, tels que la surface foliaire, le nombre de méristèmes apicaux vivants, la teneur en eau ainsi que la longueur et le poids frais des tubercules d'une plante. Finalement, l'expérience de quantification hormonale nous permit de constater que des gradients hormonaux sont présents au sein des tubercules, notamment pour l'acide abscissique, l'acide salicylique et les cytokinines et que les concentrations en jasmonates varient fortement en fonction de la variété de tubercule et de son sexe. La présence d'un lien entre le morceau du tubercule utilisé et le sexe de la plante-fille ne put pas être confirmé suite à ce travail mais le fut par Mr Monsieur Denadi.

Bien que nous ne puissions pas tirer de conclusions claires sur les meilleures conditions de germination et sur l'impact des hormones sur l'expression du sexe au terme de ce travail, certains conseils peuvent être apportés pour améliorer la gestion de la culture d'igname en serres à Louvain-la-Neuve. Nous conseillons tout d'abord en cas de semis à partir de graines de porter une grande importance à l'état phytosanitaire des graines et à faire si possible un tri préalable de celles-ci en fonction de celui-ci. Ensuite, le semis peut se faire en terreau avec un arrosage léger mais régulier. Lors du repiquage, nous conseillons de repiquer de préférence dans un grand pot afin de limiter le nombre de repiquage nécessaire ultérieurement. Nous conseillons également d'arroser ensuite 2 fois par semaines en fonction de la météo, des arrosages supplémentaires peuvent s'avérer nécessaires en cas de fortes chaleurs et d'instaurer le plus rapidement possible un système de soutien, possiblement à l'aide de cordes suspendues. L'igname étant une plante grimpante pouvant atteindre une taille très haute, il est important que le système de soutien soit dynamique et puisse être adapté à la croissance, parfois rapide, de la plante.

Au terme de ce travail, plusieurs pistes peuvent cependant être proposées pour améliorer notre compréhension du rôle potentiel des hormones dans l'expression du sexe chez *D. cayennensis-rotundata*. Il serait intéressant de refaire des tests de pulvérisations en utilisant des tubercules

issus de plantes provenant de graines. En effet, d'après une communication personnelle de Mr Narcisse Denadi, il semblerait que la première génération ne présente qu'un faible pourcentage de floraison et que celui-ci augmente à la deuxième génération. Il serait également intéressant de pulvériser des hormones, telles que l'acide abscissique, l'acide salicylique et les cytokinines, dont un gradient a été identifié dans le tubercule et des jasmonates, dont la concentration était différente pour le tubercule monoïque et le tubercule mâle. Avant cela, refaire des tests de quantifications hormonales sur un nombre plus important d'échantillons de tubercules, idéalement d'autres variétés et de sexe différents, et en quantifiant pour les gibbérellines permettraient d'affiner les résultats obtenus précédemment et de confirmer les hormones à utiliser lors de nouveaux tests de germination.

Références :

- Académie de Dijon (2012), Banque de Schémas, SVT, Modèle ABC : Lieux d'expression des gènes (classes de gènes) d'identité des organes dans le développement floral, disponible sur : <http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/spip.php?article2917>, consulté le 11/10/2019
- Académie de Dijon (2015), Banque de Schémas, SVT, Cerisier ; fleur, fruit, disponible sur : <http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/spip.php?article3591>, consulté le 11/10/2019
- Acharya J., Bakker M.G., Moorman T.B., Kaspar T.C., A.W., Robertson A.E. (2018), *Effects of fungicide seed treatments and a winter cereal rye cover crop in no till on the seedling disease complex in corn*, Canadian Journal of Plant Pathology, 40 (4), 481-497, DOI: [10.1080/07060661.2018.1506503](https://doi.org/10.1080/07060661.2018.1506503)
- Adegbuyi E., Cooper S.R., Don R. (1981), *Osmotic priming of some herbage grass seed using polyethylene glycol (PEG)*, Seed Science and Technology, 9(3), 867–878.
- Adejumo B. A., Okundare R. O., Afolayan O. I., Balogun S. A. (2013), *Quality Attributes of Yam Flour (Eludo) as affected by blanching water temperature and soaking time*, Intl. J. Engr. Sci., 2 (1), 216-221
- Akter P. & Rahman M. A. (2010), *Effect of foliar application of IAA and GA₃ on sex expression, yield attributes and yields of bitter melon (Momordica charantia L.)*, The Chittagong Univ. J. B. Sci., 5 (1 &2), 55-62
- Assaba E. I. (2013), *Diversité génétique et Biologie de la reproduction des ignames cultivées du complexe Dioscorea cayenensis-D. rotundata et Dioscorea dumetorum : cas de la Commune de Dassa*, (Mémoire de master GBRB, Université d'Abomey-Calavi, Bénin).
- Auriol L. & Aboudou R. (2006), *Impacts de la croissance urbaine sur les filières agricoles en Afrique de l'Ouest : cas de l'igname à Parakou, Bénin*, Ifeas, Lares, Document de travail Ecocité, 13, 1-51
- Ayensu E. S. & Coursey D. G. (1972), *Guinea yams. The botany, ethnobotany, use and possible future of yams in West Africa*, Econ. Bot., 26 (4), 301-318
- Baco M. N., Tostain S., Mongbo R. L., Biaou G., Lescure J. -P. (2007), *Igname, plante alimentaire commerciale et culturelle au nord Bénin*, Annales des sciences Agronomiques, 9, 49-67

- Bamba N., Ouattara N. D., Konan D., Bakayoko A., & Tra Bi F. H. (2018). *Effets de cinq prétraitements sur la germination du vèze (Pterocarpus erinaceus Poir., Fabaceae) dans la Réserve du Haut Bandama (Côte d'Ivoire)*. European Scientific Journal, 14(30), 438. DOI : <https://doi.org/10.19044/esj.2018.v14n30p438>
- Baskin J.M. & Baskin C.C. (2004), *A classification system for seed dormancy*, Seed Science Research, 14, 1-16, DOI: 10.1079/SSR2003150
- Bewley J.D., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M., Nonogaki H. (2013), *Dormancy and the Control of Germination*. In: Seeds. Springer, New York, NY. DOI: https://doi-org.proxy.bib.ucl.ac.be/2443/10.1007/978-1-4614-4693-4_6
- Browse J. (2009), *The power of mutants for investigating jasmonate biosynthesis and signaling*, Phytochemistry, 70, 1539-1546
- Burkill I. M. (1939), *Notes on the genus Dioscorea in The Belgian Congo*, Bull. Jard. Bot., Etat Brux, 15, 345-392
- Chevalier A. (1936), *Contribution à l'étude de quelques espèces africaines du genre Dioscorea*, Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2^e Série 8 (6), 520-551
- Coursey D. G. (1972), *The civilizations of the yam : interrelationships of man and yams in Africa and the Indo Pacific region*, Archeology and Physical Anthropology in Oceania, 7, 215-233
- Dangasuk O. G., Gudu S., Okaebo J. R. (1997), *Early growth Performance of sixteen populations of Faidherbia albidain semi arid Baringo district of Kenya*, In Sustaining Global Farm, Stott D.E, Mohtar RH, Steinhardt GC (éds), Purdue University press: Purdue, 412-418.
- Dansi A., Mignouna H. D., Zoundjihékpon J., Sangare A., Asiedu R., Quin F. M. (1999), *Morphological diversity, cultivar groups and possible descent in the cultivated yams (Dioscorea cayenensis- Dioscorea rotundata complex) of Benin Republic*, Genet. Resour. Crop. Evol., 46, 371-388
- Dansi A., Vernier P., Marchand J-L., Lutaladio N., Baudouin W. O. (2003), *Les Variétés d'igname Cultivées : Savoir-faire Paysan au Bénin, Dioscorea cayenensis Dioscorea rotundata*, Groupe de travail interdépartemental sur la biodiversité dans l'alimentation et l'agriculture, FAO, disponible sur <http://www.fao.org/3/y5116f00.htm#Contents>
- Denadi N. (2018), *Essai d'amélioration du taux de fructification des cultivars florifères du complexe Dioscorea cayenensis- Dioscorea rotundata dans les champs*

des producteurs des communes de Dassa-Zoumè et Savalou, (Mémoire de master GBRB, Université d'Abomey-Calavi, Bénin).

- Djilianov D. L., Dobrev P. I., Moyankova D. P., Vankova R., Georgieva D. T., Gajdošová S., & Motyka V. (2013). *Dynamics of endogenous phytohormones during desiccation and recovery of the resurrection plant species haberlea rhodopensis*. Journal of Plant Growth Regulation, 32 (3), 564-574. DOI: 10.1007/s00344-013-9323-y
- Djoï D. & Monhouanou J.D. (2003), *Étude de marché national sur les racines et tubercules et produits dérivés*, Volume 1 : Rapport Principal. MAEP/PDRT
- Dobrev P.I. & Kaminek M. (2002), *Fast and Efficient Separation of Cytokinins from Auxin and Absciscic Acid and Their Purification Using Mixed-Mode Solid-Phase Extraction*. Journal of Chromatography A, 950, 21-29.
- Dobrev P.I. & Vankova R. (2012), *Quantification of absciscic Acid, cytokinin, and auxin content in salt-stressed plant tissues*. Methods Mol Biol., 913, 251-261. DOI: 10.1007/978-1-61779-986-0_17
- Dossou-Yovo R. (2013), *Possibilités d'amélioration des ignames africaines cultivées Dioscorea cayenensis-D. rotundata par voie sexuée : Cas de la commune de Djidja*, (Mémoire de Master GBRB, Université d'Abomey-Calavi, Bénin).
- Dotto L. & Silva V.N. (2017), *Beet seed priming with growth regulators*. Semina: Ciencias Agrarias, 38, 1785–1798
- Dumont R. (1977), *Etude morphobotanique des ignames Dioscorea cayenensis- D. rotundata cultivées au Nord –Bénin*, L'agronomie tropicale, 32, 225-241
- Dumont R., Zoundjihekpon J., Vernier Ph. (2010), *Origine et diversité des ignames Dioscorea rotundata Poir. Comment le savoir-faire des paysans africains leur permet d'utiliser la biodiversité sauvage dans l'agriculture*, Cah Agric, 19, 255-61. doi : 10.1684/ agr.2010.0411.
- Ecocrop FAO (2007 a), *Dioscorea cayenensis*, disponible sur <http://ecocrop.fao.org/ecocrop/srv/en/cropView?id=942>, consulté le 10/10/2019
- Ecocrop FAO (2007 b), *Dioscorea rotundata*, disponible sur <http://ecocrop.fao.org/ecocrop/srv/en/cropView?id=5369>, consulté le 10/10/2019
- Eriksson S., Böhlenius H., Moritz T., Nilsson O. (2006), *GA₄ is the active gibberellin in the regulation of LEAFY transcription and arabidopsis floral initiation*. The Plant Cell, 18(9), 2172-2181. doi:10.1105/tpc.106.042317

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2016 a), Pays, Nigéria, disponible sur : <http://www.fao.org/countryprofiles/index/fr/?iso3=NGA>, consulté le 31/05/2019
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2016 b), Pays, Bénin, disponible sur : <http://www.fao.org/countryprofiles/index/fr/?iso3=BEN>, consulté le 31/05/2019
- FAOSTAT (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2019), Data, crops, disponible sur : <http://www.fao.org/faostat/en/?#data/QC/visualize>, consulté le 31/05/2019
- FAOSTAT (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2019 b), Selected Indicators, Nigeria, disponible sur : <http://www.fao.org/faostat/en/#country/159>, consulté le 31/05/2019
- FAOSTAT (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2019 c), Selected Indicators, Benin, disponible sur : <http://www.fao.org/faostat/en/#country/53>, consulté le 31/05/2019
- Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T., Steber C. (2008), *Molecular Aspects of Seed Dormancy*, Annu. Rev. Plant. Biol., 59, 387-415, DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092740
- Forêt R. (2018), *Dictionnaire des sciences de la vie*, Louvain-la-Neuve : De Boeck Supérieur SA
- Galoch E. (1978), *The hormonal control of sex differentiation in dioecious plants of hemp (Cannabis sativa): The influence of plant growth regulator on sex expression in male and female plants*, Acta Societatis Botanicorum Poloniae, XLVII (1-2), 153-162
- Garcia Q.S., Barreto L.C., Bicalho E.M. (2020). *Environmental factors driving seed dormancy and germination in tropical ecosystems : A perspective from campo rupestre species*, Environmental and Experimental Botany, 178, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104164>
- Godin V. N. (2007), *Sex differentiation in plants. Terms and notions*, Zhurnal obschei biologii, 68 (2), 98-108
- Gundel P.E., Maseda P.H., Ghera C.M., Benech-Arnold R.L. (2006), *Effects of the Neotyphodium endophyte fungus on dormancy and germination rate of Lolium multiflorum seeds*. Austral Ecology, 31, 767-775. DOI : [10.1111/j.1442-9993.2006.01638.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01638.x)

- Hessou C., Glèlè kakaï R., Assogbadjo A. E., Odjo T., Sinsin B. (2009), *Test de germination des graines de Caesalpinia bonduc (L.) Roxb au Bénin*, Int. J. Biol. Chem. Sci., 3 (2), 310-317
- Hurly R.F., Van Staden J., Smith M.T. (1991), *Improved germination in seeds of guayule (Parthenium argentatum Gray) following polyethylene glycol and gibberellic acid pretreatments*. Annals of Applied Biology. 118, 175–184
- Iwahori S., Lyons J. M., Smith O. E. (1970), *Sex Expression in Cucumber Plants as Affected by 2-Chloroethylphosphonic Acid, Ethylene, and Growth Regulators*, Plant Physiology, 46 (3), 412-415
- Kay D. E., (revised by Gooding, E. G. B.) (1987), *Crop and Product Digest No. 2, Root Crops* (2^{ème} éd.). London : Tropical Development and Research Institute, xv, 380 pp. Disponible sur: <http://www.nzdl.org/gsdlmod?e=d-00000-00---off-0fnl2%2e2--00-0---0-10-0---0---0direct-10---4-----0-11--11-en-50---20-about---00-0-1-00-0--4---0-0-11-10-0utfZz-8-10&a=d&c=fnl2.2&cl=CL3.44&d=HASHd8d905db1c6eae0daee48f.37.10>, consulté le 10/10/2019
- Korpelainen H. (1998), *Labile sex expression in plants*, Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 73 (2), 157-180
- Lejeune A., & Lutts S. (2016), *Biologie Végétale : Biologie florale, systématiques des angiospermes et reproduction*, LBIO1241, Syllabus de cours de l'année académique 2015-2016, 153p
- Li L., McCaig B., Wingerd B. et al. (2004), *The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development*, The Plant Cell, 16, 126 - 143
- Loko Y. L., Dansi A., Agre A. P., Akpa N., Dossou-Aminon I., Assogba P., Dansi M., Akpagana K., Sanni A. (2013), *Perceptions paysannes et impacts des changements climatiques sur la production et la diversité variétale de l'igname dans la zone aride du nord-ouest du Bénin*, Int. J. Biol. Chem. Sci., 7 (2), 672-695
- Ma et al. (2018), *A multi-year beneficial effect of seed priming with gibberellic acid-3 (GA3) on plant growth and production in a perennial grass, Leymus chinensis*. Scientific Reports, 8, 13214, DOI : 10.1038/s41598-018-31471-w

- Ma M., Christensen M.J. & Nan Z. (2015), *Effects of the endophyte Epichloë festucae var. lolii of perennial ryegrass (Lolium perenne) on indicators of oxidative stress from pathogenic fungi during seed germination and seedling growth*, Eur. J. Plant. Pathol, 141, 571–583 DOI : <https://doi-org.proxy.bib.ucl.ac.be/2443/10.1007/s10658-014-0563-x>
- Michelin (2019), Viamichelin, disponible sur : <https://fr.viamichelin.be/web/Cartes-plans?address=benin>
- Née G., Xiang Y., Soppe W.JJ. (2017), *The release of dormancy, a wake-up call for seeds to germinate*, Current Opinion in Plant Biology, 35, 8-14, DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2016.09.002>
- Nonogaki H., Bassel G.W., Bewley J.D. (2010), *Germination – Still a mystery*, Plant Science, 179, 574-581, DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.02.010
- Okoli O.O. & Akoroda M.O., (1995), *Providing seed tubers for the production of food yams*. African Journal of Root and Tuber Crops, 1, 1-6.
- Otoo J. A., Osiru D. S. O., Ng N. Q., Hahn S. K., (1987), *Improved Technology for Seed Yam Production* IITA Ibadan, Nigeria 56p.
- Plackett A.R. & Wilson Z.A. (2016), Gibberellins and plant reproduction, In Annual Plant Reviews, Volume 49 (eds P. Hedden and S.G. Thomas). doi:10.1002/9781119210436.ch11
- Penfield S. (2017). *Seed dormancy and germination*, Current biology, 27(17), 874–878, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.050>
- Raemaekers R.H. (2001), *Agriculture en Afrique Tropicale*, Bruxelles : Direction Générale de la Coopération Internationale, Ministère des Affaires Etrangères, du Commerce Extérieur et de la Coopération Internationale
- Raven P.H., Evert R.F., Eichhorn S.E. (2014), *Biologie végétale* (3^{ème} éd.) (J. Bouharmon, Trans.). Bruxelles : De Boeck Supérieur
- Reece J., Urry L., Cain M., Wasserman S., Minorsky P., Jackson R. (2012), *Campbell Biologie* (9^{ème} éd.) (J. Faucher & R. Lachaine, Trans.). Montreuil : Pearson France (Travail original publié en 2011)
- Reinecke D.M., Wickramaratna A.D., Ozga J.A. et al. (2013). *Gibberellin 3-oxidase gene expression patterns influence gibberellin biosynthesis, growth, and development in pea*. Plant Physiology 163, 929–945.

- Sodjinou E., Agli C., Adegbola P. Y. (2009), *Consommation et préférence des produits d'ignames par les ménages urbains de Cotonou et de Porto-Novo au Bénin*, In : Nkamleu N, Annang D, Baco M. Securing livelihood through yams. Proceeding of a technical workshop on progress in yam research for developpement in west and central Africa held in Accra, Ghana, 11–13 September 2009.
- Shu K., Liu X., Xie Q., He Z. (2016), *Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination*, Mol. Plant., 9, 34-45, DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.010>
- Tahaei A., Soleymani A. & Shams M. (2016), *Seed germination of medicinal plant, fennel (Foeniculum vulgare Mill), as affected by different priming techniques*. Appl Biochem Biotechnol 180, 26–40, DOI: <https://doi-org.proxy.bib.ucl.ac.be/2443/10.1007/s12010-016-2082-z>
- Tamiru et al. (2017), *Genome sequencing of the staple food crop white Guinea yam enables the development of a molecular marker for sex Determination*, BMC Biology, 15-86
- Tian Y., Guan B., Zhou D., Yu J., Li G., Lou Y. (2014), *Responses of Seed Germination, Seedling Growth, and Seed Yield Traits to Seed Pretreatment in Maize (Zea mays L.)*, Scientific World Journal, 2014, 834639, DOI: [10.1155/2014/834630](https://doi.org/10.1155/2014/834630)
- Tostain S., Chaïr H., Scarcelli N. (2005), *Diversité, origine et dynamique évolutive des ignames cultivées Dioscorea rotundata Poir. au Bénin*. Colloque national BRG sur un dialogue pour la diversité génétique, Lyon, Les actes du BRG, 5, 465-482
- Trouslot M. F. (1983), *Analyse de la croissance et morphogenèse de l'igname D. cayenensis – D. rotundata* (Thèse de doctorat d'état, Université de Clermont-Ferrand II, France).
- UN (United Nations) (2018), *List of Least Developed Countries (as of December 2018)*, Committee for Development Policy, disponible sur https://www.un.org/development/desa/dpad/wp-content/uploads/sites/45/publication/ldc_list.pdf
- Wasternack C. & Hause B. (2013), *Jasmonates: Biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development*. Ann Bot, 111, 1021–1058

- West N. W. & Golenberg E. M. (2018), *Gender-specific expression of Gibberellic Acid insensitive is critical for unisexual organ initiation in dioecious Spinacia oleracea*, New Phytologist, 217, 1322–1334
- World Bank Group (2019 a), Country, Nigeria, disponible sur : <https://climateknowledgeportal.worldbank.org/country/nigeria>, consulté le 31/05/2019
- World Bank Group (2019 b), Country, Benin, disponible sur : <https://climateknowledgeportal.worldbank.org/country/benin>, consulté le 31/05/2019
- Yamasaki S., Fujii N., Takahashi H. (2005), *Hormonal Regulation of Sex Expression in Plants*, Vitamins and Hormones, 72, 79-110
- Yolou M. (2012), *Biologie de la reproduction sexuée des ignames africaines cultivées Dioscorea cayenensis- D. rotundata : Cas de la Commune de Ouaké* (Mémoire de master GBRB, Université d'Abomey-Calavi, Bénin).
- Yolou M., Anizèhou I., Dossou-Yovo R., Akoègninnou A., Zongo J. D., Zoundjihékpon J. (2015 a), *Etat des lieux de la reproduction sexuée des ignames africaines Dioscorea cayenensis – Dioscorea. rotundata cultivées au Bénin*, Int. J. Biol. Chem. Sci., 9 (2), 737-750
- Yolou M., Zoundjihékpon J., Assaba E. I., Anizehou I., Akoègninou A. (2015 b) , *La floraison des ignames africaines cultivées (D. cayenensis – D. rotundata et D. dumetorum) dans les champs des producteurs du Centre-Bénin*, J. Appl. Biosci., 91, 8480 – 8492
- Yolou M., Zoundjihékpon J., Tiama D., Anizehou S. I., Assaba E. I., Adechokan H. A., Zongo J. D., Akoègninou A. (2015 c), *Evaluation of yam (Dioscorea cayenensis – Dioscorea rotundata) seed germination grown in Centre Benin*, International Journal of Advanced Research, 3 (12), 277–284
- Yuan X. & Wen B. (2018), *Seed germination response to high temperature and water stress in three invasive Asteraceae weeds from Xishuangbanna, SW China.*, PLoS ONE, 13 (1), e0191710. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191710>
- Zhang Y., Zhao G., Li Y., Mo N., Zhang J., Liang Y. (2017), *Transcriptomic Analysis Implies That GA Regulates Sex Expression via Ethylene-Dependent and Ethylene-Independent Pathways in Cucumber (Cucumis sativus L.)*, Front. Plant Sci., 8-10.
- Zoundjihékpon J. (1993), *Biologie de la reproduction et génétique des ignames cultivées de l'Afrique de l'Ouest, Dioscorea cayenensis – rotundata* (Thèse de Doctorat d'Etat, Université Nationale de Côte d'Ivoire).

Annexes

Annexe A : Figures

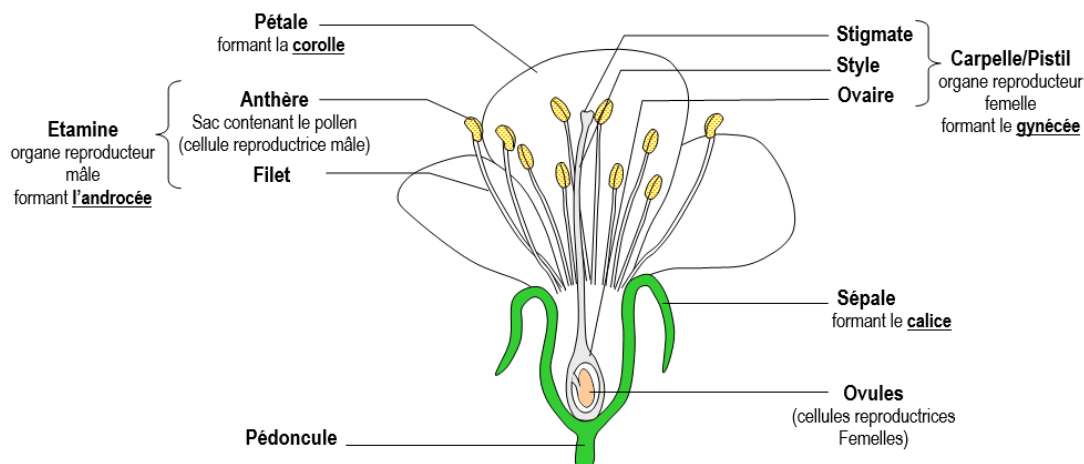


Figure 1 : Schéma d'une fleur et de ses verticilles, d'après Lejeune & Lutts, 2016 et http://www.jpbi-imaginer.com/Sharjah/0tnouv/0t1aGeneEvol/doc0t1a/TP1510_F1_OrganisFleur_doc.pdf. Réalisé par Aline Vanhove à partir d'un document de l'Académie de Dijon (2015)

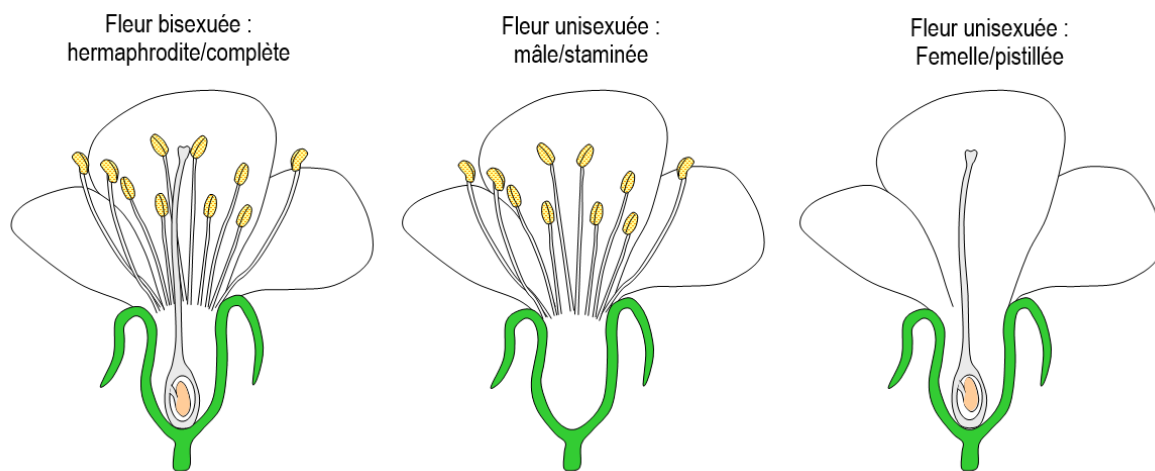


Figure 2 : Schéma des trois différents types sexuels chez les fleurs, d'après Lejeune & Lutts, 2016 et Godin, 2007. Réalisé par Aline Vanhove à partir d'un document de l'Académie de Dijon (2015)

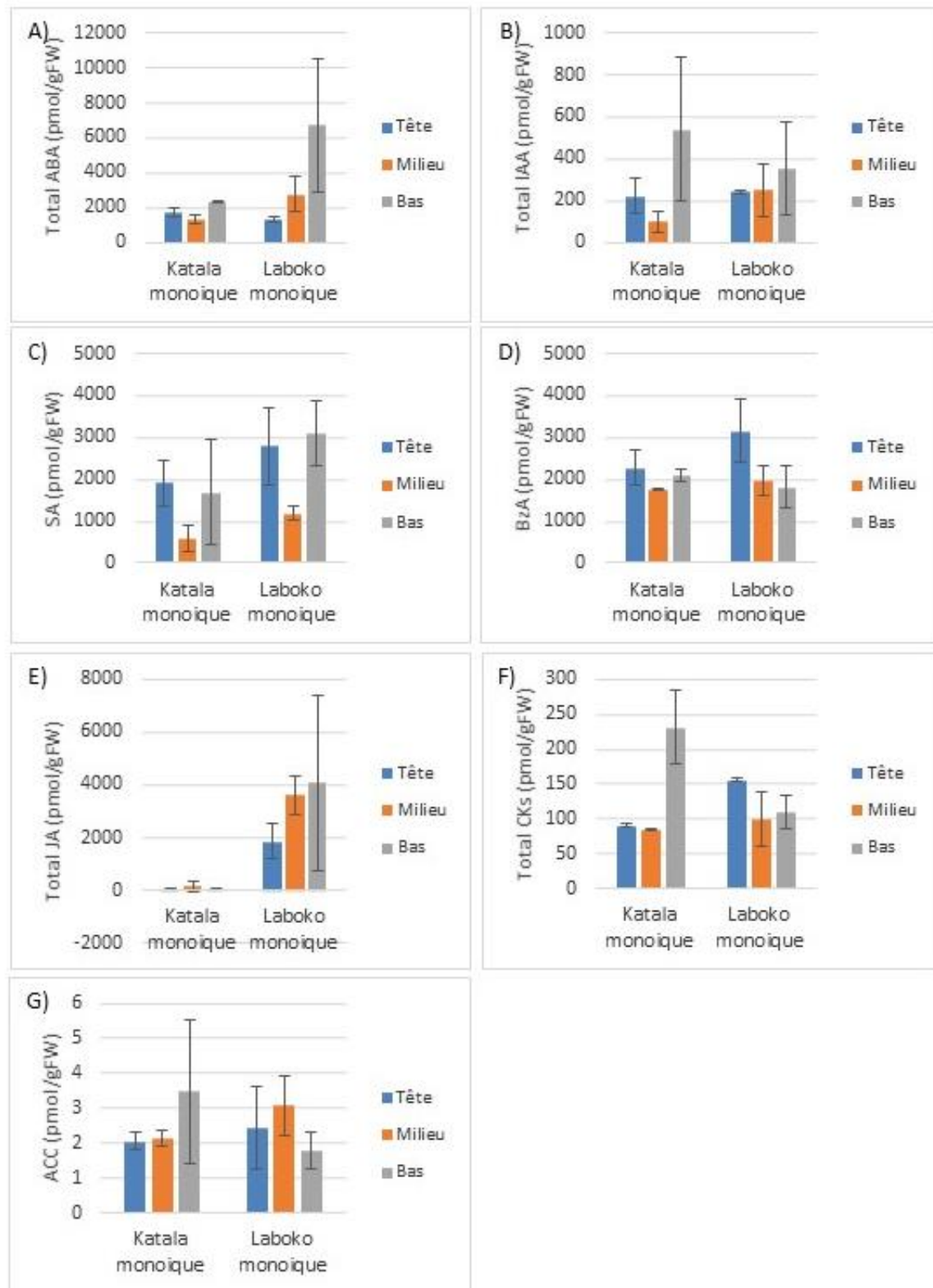


Figure 3 : Impact de la portion de tubercule sur le profil hormonal des tubercules d'igname *D. cayenensis-rotundata* var. *Katala monoïque* et *Laboko monoïque*. Concentrations en (A) acide abscissique (Total ABA), (B) auxines (Total IAA), (C) acide salicylique (SA), (D) acide benzoïque (BzA), (E) jasmonates (Total Ja), (F) cytokinines (Total CKs), et (G) précurseur d'éthylène (ACC).

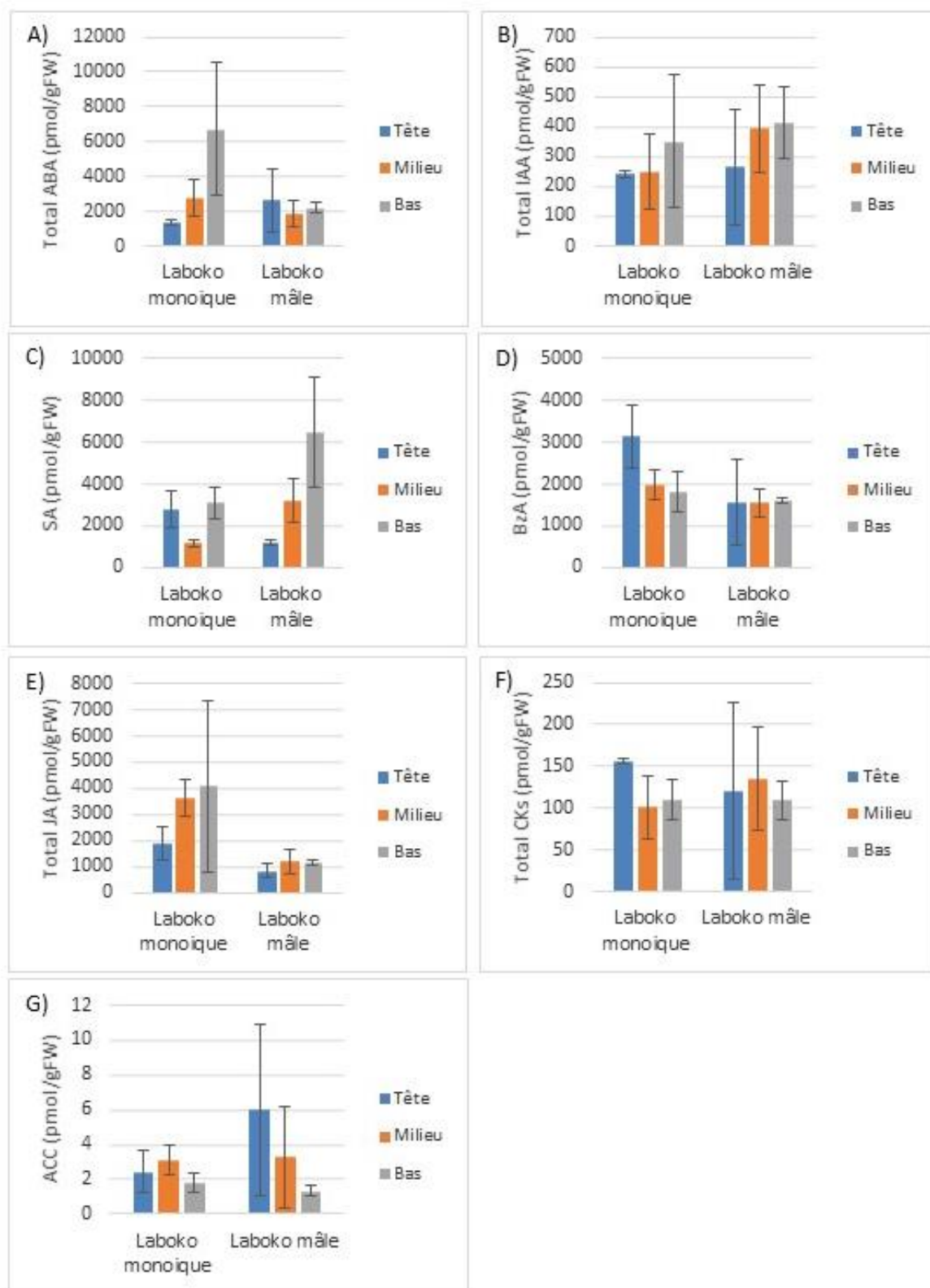


Figure 4 : Impact de la portion de tubercule sur le profil hormonal des tubercules d'igname *D. cayenensis-rotundata* var. Laboko mâle et Laboko monoïque. Concentrations en (A) acide abscissique (Total ABA), (B) auxines (Total IAA), (C) acide salicylique (SA), (D) acide benzoïque (BzA), (E) jasmonates (Total Ja), (F) cytokinines (Total CKs), et (G) précurseur d'éthylène (ACC).

Annexe B : Tableau

Tableau 1: Comparaison de deux bases de données sur l'identité sexuelle prédominantes de différents cultivars de *Dioscorea cayenensis-rotundata*

Cultivars	Morphotypes	Étude de Dansi 1999	Étude de Youlou 2015
Mafofo	Oroutanai	M	F
Sotoboua/Sotouboa	Ahimon	FMMo	F
<u>Gnidou</u>	Gnidou	FMMo	F
Mondi/Mondji	Mondi	F	F
Kratchi	Kratchi	F	F
Anago	Morokorou	F	F
Issou Agatou/ Agaatou	Issou agatou	F	F
Fananan/Fanannan	Oroutanai	M	F
Akpekpe	Oroutanai	M	M
<u>Dodo</u>	Nonforwou	F	Mo
Laboko	Laboko	M	M
<u>Wetanam</u>	Ahimon	FMMo	M
Kokoro agbessi/Kokoro	Kagourou	M	M
Tounonhe/Tounohè	Brizi	M	M

Les cultivars présentant deux orthographes fortement similaires ont été considérés comme un même cultivar. Les cultivars en gras et soulignés sont des cultivars présents dans nos serres. Cultivars présentant des individus : F = femelle, M = mâle, Mo = monoïque. Les éléments rouges correspondent à des différences entre les deux études.

Tableau 2: Résultats des analyses statistiques de l'effet de la variété et du sexe (Katala monoïque, Laboko monoïque et Laboko mâle) et de la partie du tubercule(tête, milieu, bas) sur la concentration en hormones dans des tubercules d'igname D. cayenensis-rotundata.

		Total ABA (log)	Total IAA	SA	BzA	Total Ja (log)	Total CKs	ACC
Anova 2	Tubercule	F = 2.4565	F = 0.3755	F = 5.9524	F = 3.3152	F = 47.2927	F = 0.1661	KW χ^2 = 0.035
&		P = 0.14083	P = 0.6972	P = 0.02254 *	P = 0.08341	P < 0,001 ***	P = 0.84951	P = 0.9826
kruskal.test	Partie	F = 4.3062	F = 2.4259	F = 6.07	F = 2.2181	F = 1.0790	F = 1.2798	F = 0.5739
		P = 0.04874 *	P = 0.1436	P = 0.02142 *	P = 0.16476	P = 0.3802	P = 0.32424	P = 0.5827
	Interaction	F = 2.3258	F = 0.8725	F = 3.8254	F = 1.2266	F = 0.0391	F = 2.8282	/
		P = 0.13476	P = 0.5166	P = 0.04388 *	P = 0.36519	P = 0.9965	P = 0.08994	/

(log) = transformation logarithmique des données

Tableau 3 : Résultats des analyses statistiques de l'effet de la variété (Katala monoïque, Laboko monoïque) et de la partie du tubercule (tête, milieu, bas) sur la concentration en hormones dans des tubercules d'igname D. cayenensis-rotundata.

		Total ABA (log)	Total IAA	SA	BzA	Total Ja (log)	Total CKs	ACC
Anova 2	Variété	W = 12	F = 0.0043	F = 4.8951	F = 1.1977	F = 62.6042	F = 0.6647	F = 0.0368
&		P = 0.3939	P = 0.9498	P = 0.0689	P = 0.3157	P < 0,001 ***	P = 0.44607	P = 0.8541
wilcox.test	Partie	F = 9.5005	F = 2.5405	F = 5.1573	F = 4.4982	F = 0.7014	F = 7.6783	F = 0.1588
		P = 0.01382 *	P = 0.1588	P = 0.0497 *	P = 0.06405	P = 0.53245	P = 0.02217 *	P = 0.8567
	Interaction	/	F = 0.8965	F = 0.2961	F = 1.7499	F = 0.0071	F = 11.5233	F = 1.7260
		/	P = 0.4564	P = 0.7540	P = 0.2519	P = 0.99292	P = 0.00881 **	P = 0.2558

(log) = transformation logarithmique des données

Tableau 4 : Résultats des analyses statistiques de l'effet du sexe (Laboko monoïque et Laboko mâle) et de la partie du tubercule (tête, milieu, bas) sur la concentration en hormones dans des tubercules d'igname *D. cayenensis-rotundata*.

		Total ABA	Total IAA	SA	BzA	Total Ja (log)	Total CKs	ACC
Anova 2	Sexe	W = 14	F = 0.7837	F = 3.0931	F = 4.7489	F = 13.9006	F = 0.0006	W = 17
&		P = 0.5887	P = 0.4101	P = 0.1291	P = 0.0721	P = 0.00975 **	P = 0.9816	P = 0.9372
wilcox.test	Partie							KW χ^2 =
&		F = 2.1720	F = 0.7215	F = 6.1789	F = 1.4652	F = 1.5217	F = 0.2927	4.3077
kruskal.test		P = 0.1510	P = 0.5238	P = 0.0349 *	P = 0.3033	P = 0.29205	P = 0.7563	P = 0.116
	Interaction	/	F = 0.1674	F = 4.2262	F = 1.5524	F = 0.1492	F = 0.4054	/
		/	P = 0.8496	P = 0.07155	P = 0.2862	P = 0.8645	P = 0.6837	/

(log) = transformation logarithmique des données

Annexe C : Données de semis et de germination des ignames cultivées dans les serres de l'UCLouvain

Données de semis et de germination des ignames cultivées dans les serres de l'UCLouvain

Nom du cultivar/sexe	Date de semi	Date de germination
Agatou tête/Mo	22-10-18	10-02-2019 + 3 nœuds (03/04)
Agatou milieu/Mo	22-10-18	20-01-19
Agatou base/Mo	22-10-18	13-02-19
Katala tête/F	22-10-18	22-01-19
Katala tête/F	22-10-18	22-02-19
dodo tête/F	22-10-18	07-02-19
Dodo tête/ F	22-10-18	
Laboko tête/F	22-10-18	08-02-19
Laboko tête/F	22-10-18	17-02-19
Gnrambo base/M	22-10-18	12 nœuds (03/04)
Loboko-TGA3/Mo	22-10-18	18-08-19
Laboko NTGA3/Mo	22-10-18	
Laboko NTGA3/Mo	22-10-18	26-04-19
Laboko NTGA3/Mo	22-10-18	09-05-19
Laboko NTGA3/Mo	22-10-18	27-05-19
Laboko NTGA3/Mo	22-10-18	03-05-2019 (mort)
Katala tête TGA3/M	22-10-18	22-05-19
Katala- tête TGA3/M	22-10-18	
Katala-tête TGA3/M	22-10-18	11-09-19
Katala-tête TGA3/M	22-10-18	
Katala-tête TGA3/M	22-10-18	
Katala-base TGA3/M	22-10-18	13-07-19
Katala-base TGA3/M	22-10-18	Pourri
Katala-base TGA3/M	22-10-18	06-05-19
Katala-base TGA3/M	22-10-18	Pourri
Katala-base TGA3/M	22-10-18	Pourri
Katala-tête NTGA3/M	22-10-18	19-04-19
Katala-tête NTGA3/M	22-10-18	27-03-19
Katala-tête NTGA3/M	22-10-18	Pourri
Katala-tête NTGA3/M	22-10-18	28-03-19
Katala-tête NTGA3/M	22-10-18	29-03-19
Katala-base NTGA3/M	22-10-18	26-04-19
Katala-base NTGA3/M	22-10-18	06-05-19
Katala-base NTGA3/M	22-10-18	15-04-19
Katala-base NTGA3/M	22-10-18	
Katala-base NTGA3/M	22-10-18	05-04-19
Anago-tête NTGA3/F	22-10-18	
Anago-tête TGA3/F	22-10-18	Pourri
Anago-tete TGA3/F	22-10-18	Pourri
Anago-tête NTGA3/F	22-10-18	Pourri
Anago-tête TGA3/F	22-10-18	Pourri
Anago-base NTGA3/F	22-10-18	30-04-19

Anago-base NTGA3/F	22-10-18	Pourri
Anago-base NTGA3/F	22-10-18	13-03-19
Anago milieu/F	16-11-18	30-03-19
Anago tête/F	16-11-18	
Anago milieu/F	16-11-18	18-03-19
Anago tête/F	16-11-18	16-06-19
Parayoubou/F	14-01-19	15-04-19
Assina/M	14-01-19	26-02-19
Birni/M	14-01-19	Pourri
Laboko /M	14-01-19	Pourri
Gamini/M	14-01-19	Pourri
Wétanam/F	14-01-19	
Adjouadjèrè/M	14-01-19	Pourri
Bobatchinga	14-01-19	13-03-19
Laboko/M	14-01-19	
Bakarou/M	14-01-19	29-03-19
Soussouka/M	14-01-19	25-04-19
Dodo/F	14-01-19	Pourri
Kpakala/F	14-01-19	17-04-19
Baniapka/M	14-01-19	14 et 25-03-19
Bakarou/M	14-01-19	19 et 24-03-19
Kpakala/M	14-01-19	15-04-19
Kagourou/M	14-01-19	21-03-19
Bobatchinga	14-01-19	17-03-19
Wété/F	14-01-19	01 et 13-03-19
Kokoro/M	14-01-19	10-03-2019 + 5 et 7 nœuds (03/04)
Gnidou/F	14-01-19	25-03-19
Boniakpa	14-01-19	25-03-19
bababètèi	14-01-19	Pourri
Laboko-tête/Mo	13-02-18	Pourri
Laboko-base/Mo	13-02-18	Pourri
Laboko-milieu/Mo	13-02-18	Pourri
Laboko-tête/M	13-02-18	22-03-19
Laboko-base/M	13-02-18	01-04-19
Laboko-milieu/M	13-02-18	Pourri
Katala-base 1.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-base 1.2 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-base 2.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-base 2.2 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-milieu 1.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-milieu 1.2 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-milieu 2.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-milieu 2.2 /Mo	23-05-19	Pourri

Katala-tête 1.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-tête 1.2 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-tête 2.1 /Mo	23-05-19	Pourri
Katala-tête 2.2 /Mo	23-05-19	Pourri

NB : F= femelle ; M= mâle ; Mo= Monoïque ; TGA3= traité à la GA3 ; NTGA3= non traité à la GA3.