Communauté Française de Belgique
Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux

ÉTUDE DU FONCTIONNEMENT PHYSIOLOGIQUE D'UN COUVERT VÉGÉTAL D'IGNAME (*Dioscorea alata* L.)

Denis CORNET

Mémoire présenté pour l'obtention du diplôme d'étude approfondie en sciences agronomique et ingiénerie biologique.

Promoteurs :
P. DU JARDIN, FUSAGx
R. BONHOMME, INRA

Novembre 2005

© Denis CORNET, 2005

Promoteurs :

- ***Patrick DU JARDIN***, Département de biologie végétale, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux
- ***Raymond BONHOMME***, Unité de Recherche Agropédoclimatique de la Zone Caraïbes, Institut National de Recherche Agronomique

Membres du Jury :

- ***Jean-Pierre BAUDOIN***, Unité de Phytotechnie tropicale et horticulture, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux
- ***Jean-Leu MARCHAND***, Département cultures annuelles, Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement
- ***Guy MERGEAI***, Unité de Phytotechnie tropicale et horticulture, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux

RESUME

L'igname est une plante d'importance pour des millions de personnes à travers toute la zone inter-tropicale. Pourtant, une revue bibliographique approfondie montre très peu de publications ayant trait à l'écophysiologie de l'igname. Cette revue a permis de montrer les limites de l'approche empirique, notamment concernant la fertilisation minérale, et la nécessité de les contourner par des expérimentations plus mécanistes qui permettront, à moyen terme, de mieux comprendre la plante et sa culture.

C'est pourquoi trois génotypes d'igname *D. alata*, Belep, Kinabayo et Oriental, sont étudiés sur deux sites contrastés de la Guadeloupe, à Duclos en Basse-Terre et à Godet en Grande-Terre. Une analyse de croissance de type « Monteith » est réalisée. Leurs différences de comportement, en fonction des facteurs agro-pédo-climatiques nous ont permis de comprendre leur fonctionnement face aux contraintes locales. Ainsi, il s'est avéré que la production en poids de tubercule est supérieure à Duclos par rapport à Godet. L'étude met aussi en avant une différence de précocité entre génotypes et la met en relation avec des pratiques culturales telles que la fertilisation minérale. A Duclos, en sols acides, il est montré que les variétés utilisées sont tolérantes au faible pH. Les connaissances acquises permettent de mieux apprécier les moyens nécessaires à une meilleure productivité de la culture.

De manière plus fine, les mesures de rayonnement transmis et d'indice de surface foliaire nous ont permis de calculer le coefficient d'extinction de la lumière à travers la canopée de l'igname (k = 0,64). A partir de cette valeur, nous avons pu calculer les valeurs d'efficience d'utilisation du rayonnement (RUE) sur l'igname (en moyenne 0,42 g de biomasse produite par MJ de rayonnement global absorbé). L'efficience d'utilisation varie entre génotypes et entre lieux. Cette variation est discutée.

Les exportations en nutriments par la culture sont présentées. Pour la première fois, les courbes de dilution en azote de l'igname sont établies. Le lien avec le niveau de nutrition azotée est discuté.

Enfin, deux méthodes fiables d'estimation de l'indice foliaire, simples et adaptées au contexte de travail des régions intertropicales, sont proposées. Elles sont basées sur la mesure de dimensions du limbe ou sur la relation entre la biomasse et la surface foliaire.

SUMMARY

Yam is a very important crop for millions people throughout the entire inter-tropical zone. Yet, a thorough bibliographic review reveals very few publications linked to yam crop physiology. This review demonstrates the limits of the empirical approach, notably concerning the mineral fertilization. It underlines the necessity of getting around these limits by a more mechanistic approach that will able us to better understand the plant and its culture.

In this order, three yam (*D. alata*) genotypes, Kinabayo, Belep and Oriental, are studied on two contrasting sites of Guadeloupe, in Duclos, Basse-Terre and to Godet, Grande-Terre. A growth analysis of "Monteith" type is achieved. Genotype differences of behaviour, according to abiotic factors allowed us to better understand their development towards local constraints. Thus, higher yield was obtained at Duclos than at Godet. This study shows a difference in the precocity of variety and links it to cultural practices like mineral fertilization. In Duclos the cultivated varieties appeared to be tolerant to acidic soils. All these results permit us to identify the necessary means to achieve better yam productivity.

In a more accurate way, the measures of transmitted radiation and leaf area ratio allow the calculation of the coefficient of light extinction through yam canopy (k = 0,64). From this value, we can calculate the values of yam global radiation use efficiency (RUE : mean of 0,42 g of dry biomass produced by MJ of absorbed global radiation). The radiation use efficiency showed variance between genotypes and sites. This variation is discussed further.

The nutrients removed from the soil by the crop are presented. For the first time, the relationship between the dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation of the yam are established. The relationship with the nitrogen nutrition level is also discussed.

Finally, two reliable methods to estimate the LAI of the yam crop, both simple and adapted to the inter-tropical context of experimentation, are proposed. They are based on linear measurements or on specific leaf area.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements les plus chaleureux vont à Raymond Bonhomme, directeur de recherche à l'Unité de Recherche AgroPédoClimatique (UR-APC) de la zone Caraïbe de l'INRA. Ses connaissances mais aussi sa patience, sa disponibilité et son humour m'ont permis d'attendre sans broncher la prochaine éclaircie, le ceptomètre à la main.

Je remercie vivement Monsieur Harry Ozier-Lafontaine de m'avoir permis l'accès aux multiples ressources de l'UR-APC, dans un climat de confiance. Merci aussi aux autres chercheurs de l'unité pour leurs conseils, leurs coups de main et leur pause café. Merci à David Hammouya, José Lator, PetitPhare et Cécile pour leur aide de terrain.

J'adresse également mes remerciements à mon promoteur, Monsieur Patrick du Jardin, responsable du département de biologie végétale à l'université de Gembloux, pour sa compréhension et son soutien.

Je remercie aussi l'équipe du CIRAD de la station de Roujol (Petit-Bourg) pour mon accueil et la mise à disposition des locaux et du matériel nécessaire.

Merci à Jean-Leu Marchand, responsable de l'équipe Racines et Tubercules de l'UR 75 (CIRAD) pour sa confiance et sa disponibilité.

Je dois beaucoup à mes parents, trop pour tenir sur une page. Je leur garde donc ma reconnaissance et mon amour pour un autre jour.

Enfin, j'ai une pensée particulière pour Kim et Léa, mon épouse et ma fille, qui à travers mes humeurs, mes absences et ma fatigue ont porté ce travail autant que moi.

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Sensibilité à l'ombrage de deux espèces d'igname D. alata (Da) et D. rotundata (Dr). *4*

Figure 2 : Exportations moyennes de trois espèces d'igname (en kg nutriment par tonne de tubercule frais). . *6*

Figure 3 : Effet de la température et de l'ensoleillement sur le taux de photosynthèse nette des plantes en C3 et C4. ..... *19*

Figure 4 : Données météorologiques de la station de Godet (Grande-Terre, Guadeloupe) en 2004. ..... *37*

Figure 5 : Données météorologiques de la station de Duclos (Basse-Terre, Guadeloupe) en 2004. ..... *38*

Figure 6 : Mesures de rayonnement intercepté à l'aide d'un capteur linéaire. *44*

Figure 7 : Dessin d'une feuille d'igname et des mesures de dimensions réalisées. *48*

Figure 8 : Dynamique de surface foliaire pour deux variétés de D. alata en fonction du site. *51*

Figure 9 : Dynamique de surface foliaire de deux variétés de D. alata en fonction du traitement. *51*

Figure 10 : Evolution des coefficients de transmission du rayonnement à travers un couvert végétal de deux variétés d'igname (Belep et Oriental) sur deux sites de Guadeloupe (Godet et Duclos). *52*

Figure 11 : Relation entre l'évolution de l'indice de surface foliaire (LAI) et le coefficient d'absorption (PCT_ABS) d'une culture d'igname. *52*

Figure 12 : Efficience d'utilisation du rayonnement absorbé par l'igname sur deux sites de Guadeloupe. *54*

Figure 13 : Rayonnement globale cumulé sur deux sites de Guadeloupe. *55*

Figure 14 : Influence de la fertilisation azotée sur l'efficience d'utilisation du rayonnement de trois variétés d'ignames sur la station de Godet (Grande-Terre, Guadeloupe). *56*

Figure 15 : Diagramme empilé de l'évolution des coefficients de répartition entre organe de la plante selon la variété et le lieu. *58*

Figure 16 : Courbes de dilution en azote de l'igname en fonction de la fertilisation azotée (NN : apport > 100 unités N par hectare, N0 : pas d'apport). *61*

Figure 17 : Evolution de la concentration azotée en fonction de la biomasse totale de la pomme de terre (Wt : biomasse totale, Nc concentration critique en azote). *61*

Figure 18 : Relation entre la surface foliaire mesurée au planimètre et la surface foliaire estimée à partir du produit de la longueur maximale et de la largeur maximale. *63*

Figure 19 : Estimation de la surface foliaire à partir de la biomasse fraîche et sèche de l'igname. *64*

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Propriétés physiques des sols pour une bonne production d'igname. *5*

Tableau 2 : Comparaison entre les valeurs limites des propriétés chimiques des sols identifiées dans la littérature et les propriétés chimiques observées des sols des zones productrices d'ignames au Nigeria. *6*

Tableau 3 : Les analyses de croissances dans la littérature (LAD : durée de vie foliaire, LAI : indice de surface foliaire, NAR : taux d'assimilation nette). *8*

Tableau 4 : Liste des publications traitant des phases de tubérisation pour différentes espèces de plantes à tubercule. *13*

Tableau 5 : Photosynthèse foliaire de quelques espèces à racines et tubercules. *18*

Tableau 6 : Indice de surface foliaire des principales ignames alimentaires. *20*

Tableau 7 : Comparaison des indices de surface foliaire de 3 espèces d'igname cultivées dans les mêmes conditions. *21*

Tableau 8 : Pratiques culturales influençant la durée de vie foliaire. *21*

Tableau 9 : Influence du mode de gestion de la dormance sur le développement de l'igname hors-saison. *25*

Tableau 10 : Cinquante ans d'expérimentations en fumure minérale de l'igname. *31*

Tableau 11 : Analyses de sols réalisées en début de culture. *37*

Tableau 12 : Récapitulatif des particularités de chaque site d'expérimentation. *40*

Tableau 13 : Méthodes disponibles pour estimer l'indice de surface foliaire d'une culture. *42*

Tableau 14 : Détails des analyses de concentrations réalisées pour les différentes récoltes. *45*

Tableau 15 : L'estimation de la surface foliaire de différentes espèces à partir des mesures linéaires. *47*

Tableau 16 : Liste des variétés utilisées dans l'essai d'estimation de la surface foliaire à partir de dimensions du limbe. *48*

Tableau 17 : Durées d'émergence et dates de 50% de levée en fonction du traitement et de la variété. *50*

Tableau 18 : Coefficients d'extinction moyens pas site, traitement et variété. *53*

Tableau 19 : Efficience d'utilisation du rayonnement de trois variétés d'ignames par site et par traitement en g de biomasse sèche par MJ de rayonnement global. *54*

Tableau 20 : Rapport entre la biomasse sèche des racines et de la partie aérienne (tiges et feuilles) par date de récolte pour trois variétés d'igname cultivées à Godet (Grande-Terre, Guadeloupe). *58*

Tableau 21 : Rendements (g.m-²) de trois variétés d'igname en fonction du traitement appliqué sur deux sites de Guadeloupe. *59*

Tableau 22 : Exportations des principaux nutriments par trois variétés d'igname en fonction du site et des traitements (NN : fertilisation azotée, N0 : pas de fertilisation). *62*

Tableau 23 : Caractéristiques des régressions entre surface du limbe et mesures de dimensions de 10 variétés d'ignames. *63*

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION ____ *1*

1. La production d'igname ____ **1**

2. L'approche écophysiologique ____ **1**

3. Les objectifs de l'étude ____ **2**

PARTIE I : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ____ *3*

1. L'écologie des ignames ____ **3**
1.1. Conditions climatiques ____ 3
1.2. Conditions physiques du sol ____ 4
1.3. Propriétés chimiques des sols ____ 5

2. La phénologie et le développement de l'igname en culture ____ **7**
2.1. Concept de degré.jour ____ 7
2.2. Description des phénophases ____ 7
2.3. Croissance des différents organes ____ 10
2.3.1. Tiges et feuilles ____ 10
2.3.2. Racines ____ 10
2.3.3. Bulbilles ____ 11

3. Le tubercule ____ **11**
3.1. Origine du tubercule ____ 11
3.2. Initiation de la tubérisation ____ 12
3.3. Remplissage du tubercule ____ 12
3.4. Dormance et germination ____ 13
3.5. Maturité du tubercule ____ 14
3.6. Déterminisme de la tubérisation ____ 14
3.6.1. Facteurs du milieu ____ 15
3.6.1.1. La température ____ 15
3.6.1.2. L'eau ____ 15
3.6.1.3. La photopériode ____ 15
3.6.1.4. Les facteurs chimiques ____ 15
3.6.2. Influence du tubercule-mère ____ 16

4. La production et la répartition de biomasse ____ **17**
4.1. Photosynthèse et respiration ____ 17
4.2. Indice de surface foliaire et durée de vie foliaire ____ 19
4.3. Analyse de croissance dans le temps ____ 22
4.4. Analyse de croissance en fonction du rayonnement ____ 23
4.5. Répartition de la biomasse ____ 23

5. Le comportement de l'igname au champ ____ **24**
5.1. Influence de la désaisonnalisation ____ 24
5.2. Influence des pratiques culturales ____ 26
5.2.1. Origine des semenceaux ____ 26
5.2.2. Taille du semenceau ____ 26
5.2.3. Travail du sol ____ 27
5.2.4. Date de plantation ____ 28
5.2.5. Densité ____ 28
5.2.6. Tuteurage ____ 29
5.2.7. Apport de matière organique, résidus de récolte et paillage ____ 29
5.2.8. Fertilisation minérale ____ 30
5.2.9. Association culturale ____ 32

6. La modélisation de la culture ____ **33**

7. Perspectives ____ **34**

PARTIE II : MATERIELS ET METHODES 36

1. Analyse de croissance de trois variétés de *D. alata* 36
1.1. Objectifs 36
1.2. Choix des sites 36
1.2.1. Station expérimentale de Godet 36
1.2.1.1. Caractéristiques pédologiques 36
1.2.1.2. Caractéristiques climatiques 37
1.2.2. Station expérimentale de Duclos 37
1.2.2.1. Caractéristiques pédologiques 38
1.2.2.2. Caractéristiques climatiques 38
1.3. Pratiques culturales 38
1.4. Dispositif expérimental 39
1.4.1. Godet 39
1.4.2. Duclos 39
1.5. Le matériel végétal 40
1.6. Récapitulatif 40
1.7. Méthode 41
1.7.1. Dynamique de levée 41
1.7.2. Production de biomasse 41
1.7.2.1. L'interception du rayonnement par la culture 41
1.7.2.1.1. La dynamique de surface foliaire 42
1.7.2.1.2. La mesure du rayonnement transmis 43
1.7.2.2. L'utilisation du rayonnement absorbé par la culture 44
1.7.3. Répartition de la biomasse 44
1.7.4. Mesure des concentrations en nutriments 45
1.7.5. Analyse statistique 45

2. Estimations de la surface foliaire chez l'igname 46
2.1. Objectifs 46
2.2. Mesures linéaires 46
2.3. Poids spécifique 48

PARTIE III : RESULTATS ET DISCUSSIONS 50

1. Accumulation et répartition de la biomasse par l'igname 50
1.1. Dynamique de levée 50
1.2. Production de biomasse 50
1.2.1. Interception du rayonnement 50
1.2.1.1. Dynamique des surfaces foliaires 50
1.2.1.2. Transmission du rayonnement dans la culture 52
1.2.1.3. Coefficient d'extinction 52
1.2.2. L'efficience d'utilisation du rayonnement de l'igname 53
1.3. Répartition de la biomasse entre les organes de la plante 57
1.4. Rendements 59
1.5. Nutrition minérale et exportations 60

2. Méthodes de mesures de surface foliaire chez l'igname 62
2.1. Mesures linéaires 62
2.2. Poids spécifique 64

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 65

BIBLIOGRAPHIE 1

ANNEXES 1

INTRODUCTION

1. LA PRODUCTION D'IGNAME

La production mondiale d'ignames alimentaires, estimée à 36 millions de tonnes, en fait la deuxième plante à racine et tubercule après le manioc [FAO 2004]. Sa consommation est importante (plus de 40 kg/an/habitant) dans au moins 10 pays (du Nigeria aux îles Salomon) totalisant 155 millions d'habitants, principalement situés en zone intertropicale. Bien que plus faible en terme de production totale, l'igname est aussi une culture importante dans plusieurs pays d'Amérique Latine (Jamaïque, Haïti, Dominique) ou d'Asie-Pacifique (Papouasie-Nouvelle Guinée, Salomon), avec une consommation supérieure à 20 ou même 40 kg/personne/an.

L'Afrique subsaharienne assure à elle seule plus de 95% de la production mondiale d'igname, avec plus de 30 millions de tonnes annuelles, en augmentation constante depuis 30 ans au rythme annuel de plus de 3%. L'essentiel de la production provient des zones de savanes humides où l'expansion de la production s'est réalisée principalement par défrichement de jachère de longue durée (savanes arborées).

2. L'APPROCHE ECOPHYSIOLOGIQUE

L'histoire de l'agronomie commence par une phase où la production végétale est principalement vue comme une technologie. Les efforts se sont concentrés sur la relation entre pratiques culturales (densités, dose de fertilisation, date de plantation, phytoprotection, ...) et rendement. Ces pratiques sont souvent choisies arbitrairement ou adoptées par tradition. Cette approche empirique soulève rapidement une série de problème. L'évolution des connaissances sur la fertilisation azotée de la patate douce (*Ipomea batatas*) est un exemple à suivre dans le cas de l'igname. En effet, les méthodes classiques d'expérimentation ont abouti à des résultats contradictoires. Avec l'aide des analyses de croissance et de développement, il est maintenant possible d'expliquer ces résultats [AGATA 1970; WILSON 1970]. Comme nous le verrons par la suite, la fertilisation minérale de l'igname est loin de faire l'unanimité et le manque de connaissance entourant la plante y est sûrement pour beaucoup.

De nos jours, l'agronomie est vue comme un système complexe d'interactions entre la plante, le sol et l'atmosphère. Une bonne compréhension de ce système nécessite une étude systématique sur l'ensemble du cycle de la plante. Cette approche permet de mettre en évidence les processus physiologiques de base déterminant le rendement d'une culture. La densité, le potentiel de réponse à la fumure minérale et les autres paramètres agronomiques sont alors étudiés en relation avec la croissance et le développement de la plante. Des études de ce type sont maintenant fréquentes pour la plupart des plantes alimentaires d'importance, mais leur nombre reste faible dans le cas de l'igname [CHOWDHURY 1998].

3. LES OBJECTIFS DE L'ETUDE

D'une part, la revue bibliographique a permis de rassembler de la manière la plus exhaustive possible la littérature se rapportant à l'écophysiologie des ignames. En dehors des sources documentaires classiques, mes changements d'affectations m'ont donné accès aux fonds documentaires de l'INRA Antilles-Guyane, de l'IITA et des bibliothèques des organismes membres d'Agropolis (IRD, INRA-France, CIRAD). Toutes les informations collectées sont compilées ici dans la partie bibliographique.

Ensuite, les expérimentations ont permis d'obtenir des informations quantitatives et intégrées sur les déterminants physiologiques de la production d'igname en conditions sub-optimales. En utilisant les techniques d'analyses de croissance, il a été possible d'envisager la façon dont l'igname (*Dioscorea alata* L.) produit sa biomasse. L'indice de surface foliaire, le coefficient d'extinction, l'efficacité d'utilisation de la lumière, le recouvrement, les coefficients de répartition,... sont autant de données indispensables à la compréhension de la plante. La relation entre le rayonnement intercepté et la production de biomasse a été décrite dans le détail. Dans une moindre mesure, cette étude a essayé d'expliquer la répartition de la biomasse de l'igname comme un processus dynamique dépendant de facteurs externes et des pratiques culturales comme la fertilisation.

Cette étude a également montré deux méthodes simples et efficaces permettant d'estimer l'indice de surface foliaire, paramètre essentiel à la bonne compréhension de la croissance d'un culture.

Enfin, objectif moins avouable, cette étude a été pour moi l'occasion d'aiguiser mes armes dans le domaine de l'écophysiologie qui m'était peu familier. J'ai pu profiter à l'INRA-URAPC d'un encadrement scientifique, humain et matériel enthousiasmant pour un jeune chercheur. Cet objectif ne fera évidemment pas l'objet d'un chapitre mais me permettra, je l'espère, de déboucher sur une thèse de doctorat mieux maîtrisée.

PARTIE I : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1. L'ECOLOGIE DES IGNAMES

Les ignames (genre des *Dioscorea*) se répartissent en plus de 600 espèces et présentent une grande diversité d'adaptation écologique [KNUTH 1924]. La majorité des espèces se rencontre dans les zones intertropicales de tous les continents. Des espèces d'altitude existent cependant dans les Pyrénées et dans la chaîne des Alpes en Europe ; d'autres encore supportent les basses températures (jusqu'à - 4 °C), comme en Argentine. Enfin, certaines sont acclimatées aux régions tempérées. Cependant, à l'exception de *Dioscorea opposita* (syn. *Dioscorea batatas* Decne), les ignames d'importance alimentaire croissent entre 20°N et 20°S et en-dessous de 1000 mètres d'altitude [WILSON 1977].

1.1. Conditions climatiques

Le développement du tubercule des ignames alimentaires correspond à une adaptation aux saisons sèches marquées. Durant la saison de culture, l'igname a besoin d'une importante quantité d'eau. La culture de l'igname se pratique avec succès dans des zones où la pluviométrie varie entre 1000 et 1800 mm [COSTAS *et al.* 1968; COURSEY 1967; FERGUSON et GUMBS 1976; ONWUEME 1975b, 1978b]. Cependant, certaines ignames sont cultivées dans des climats où la pluviométrie dépasse 3000 mm, et à l'opposé, il est possible de la cultiver avec une pluviométrie de seulement 600 mm, mais le rendement net reste faible et il n'est pas possible de réaliser deux récoltes. Notons que la distribution des pluies est souvent plus importante pour la culture que leur volume.

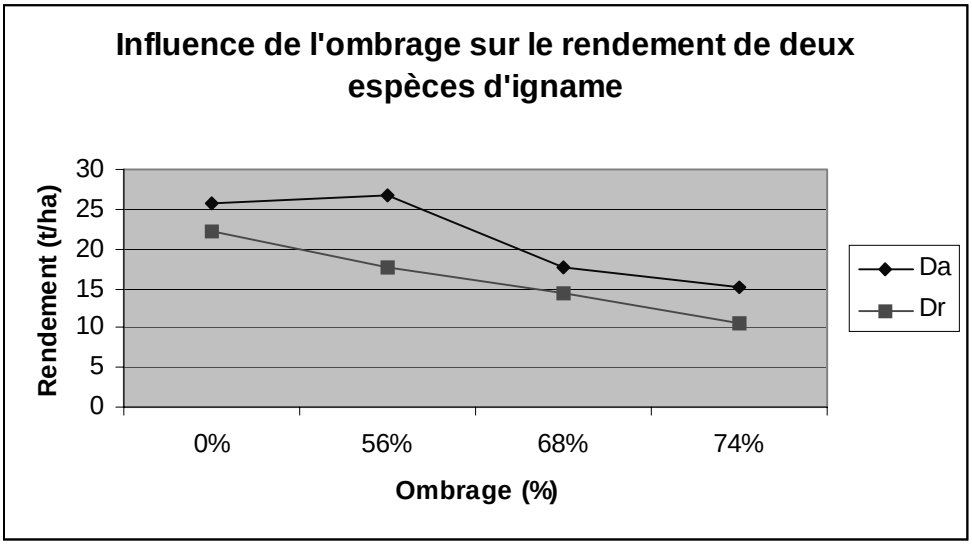
La culture de l'igname requiert au moins cinq mois de pluies sur les huit mois de croissance. En cours de cycle, elle peut tolérer de courtes périodes de stress hydrique avec de grandes différences variétales (*D. cayenensis* étant réputé très exigeant en eau). Mais cela s'accompagne presque toujours d'une réduction du rendement. Sa tolérance vient en grande partie des réserves disponibles dans le tubercule semence. La forte proportion d'eau dans le tubercule rend sa germination relativement indépendante du statut hydrique du sol [ONWUEME 1976]. Mais une fois cette réserve épuisée, la sensibilité aux épisodes secs augmente [GHUMAN *et al.* 1985; METRI et CARVALLO 1998]. Une alimentation hydrique suffisante semble surtout nécessaire entre la 14ème et la 20ème semaine de croissance. Mais cette affirmation courante dans la littérature [COURSEY 1967; NORMAN *et al.* 1995; ONWUEME 1978b; ORKWOR *et al.* 1998] ne repose que sur une expérimentation [OYOLU 1961] et les besoins hydriques réels des ignames sont loin d'être connus.

L'igname est avant tout un taxon d'espèces tropicales qui nécessite des températures élevées. La germination est optimale entre 25 et 30 °C, alors que des températures inférieures à 15°C ou supérieures à 35°C retardent la germination [ONWUEME 1978b]. A l'exception de *Dioscorea japonica* Thunb. et *D. opposita*, le taux de croissance est fortement ralenti en dessous de 20°C et continue d'augmenter entre 25 et 30°C [COURSEY 1967]. Mais ces valeurs n'ont été vérifiés que pour la croissance de la partie aérienne [WILSON 1977] et la référence exacte date de 1916 [COPELAND 1916].

La photopériode semble aussi influencer la croissance de l'igname [NJOKU 1963]. Les jours courts, aux alentours de 12 heures, caractéristiques des zones tropicales productrices d'igname, favorisent la tubérisation [ORKWOR *et al.* 1998]. A l'opposé, les jours de plus de 12 heures semblent favoriser le développement de la partie aérienne [COURSEY 1967]. Mais les données proviennent trop souvent d'essais in-vitro [NJOKU 1963; OGAWA 1976; UDUEBO 1970] et leurs applications à la culture hors saison par exemple est loin d'être évidente.

La floraison est aussi influencée par la photopériode. Des études menées par Arnolin en 1986 ont montré que l'évolution photopériodique annuelle rendrait compte de la variation du délai plantation – floraison, et Buffard-Morel (1980) note l'absence de floraison à l'ombre.

A la question de savoir si l'igname est une plante tolérante à l'ombrage, la littérature apporte peu de réponse. L'origine (peri-)forestière de plusieurs espèces d'ignames ne doit pas faire oublier que son port grimpant lui permet d'atteindre la canopée [MC KEE *et al.* 1998]. Une seule étude a été menée sur l'influence de l'ombrage sur les caractéristiques (pigments photosynthétiques, taille des feuilles, …) de l'igname (*Dioscorea esculenta* (Lour.) Burkill) [JOHNSTON et ONWUEME 1998; ONWUEME et JOHNSTON 2000]. Il semble que cette igname tolère modérément l'ombrage, grâce surtout à une augmentation de la taille individuelle des feuilles et, dans une moindre mesure, à l'augmentation de la concentration en chlorophylle foliaire des plants ombragés. L'augmentation de la taille des feuilles ombragées s'observe aussi pour *D. alata* [RODRIGUEZ 1997]. Dans une expérimentation au Nigeria, *D. alata* était plus tolérante à un ombrage partiel que *D. rotundata* (figure 1).



(Source : IITA, 1977).

Figure 1 : Sensibilité à l'ombrage de deux espèces d'igname *D. alata* (Da) et *D. rotundata* (Dr).

1.2. Conditions physiques du sol

L'igname semble être tolérante à une large gamme de sols [ASADU *et al.* 1990b]. Les propriétés physiques du sol liées à une bonne production sont résumées dans le tableau 1. Cependant, les données de Asadu et al. (1990b) et de Ohiri et Nwokoye (1983) viennent d'échantillons collectés avant buttage. Cette opération est susceptible de changer fondamentalement certaines de ces propriétés [KANG et WILSON 1981]. Ainsi, une

compaction de la zone de croissance du tubercule et des racines passant de 1,1 à 1,3 et 1,6 $g.m^{-3}$ de sol diminue fortement le rendement [FERGUSON et GUMBS 1976].

Tableau 1 : Propriétés physiques des sols pour une bonne production d'igname.

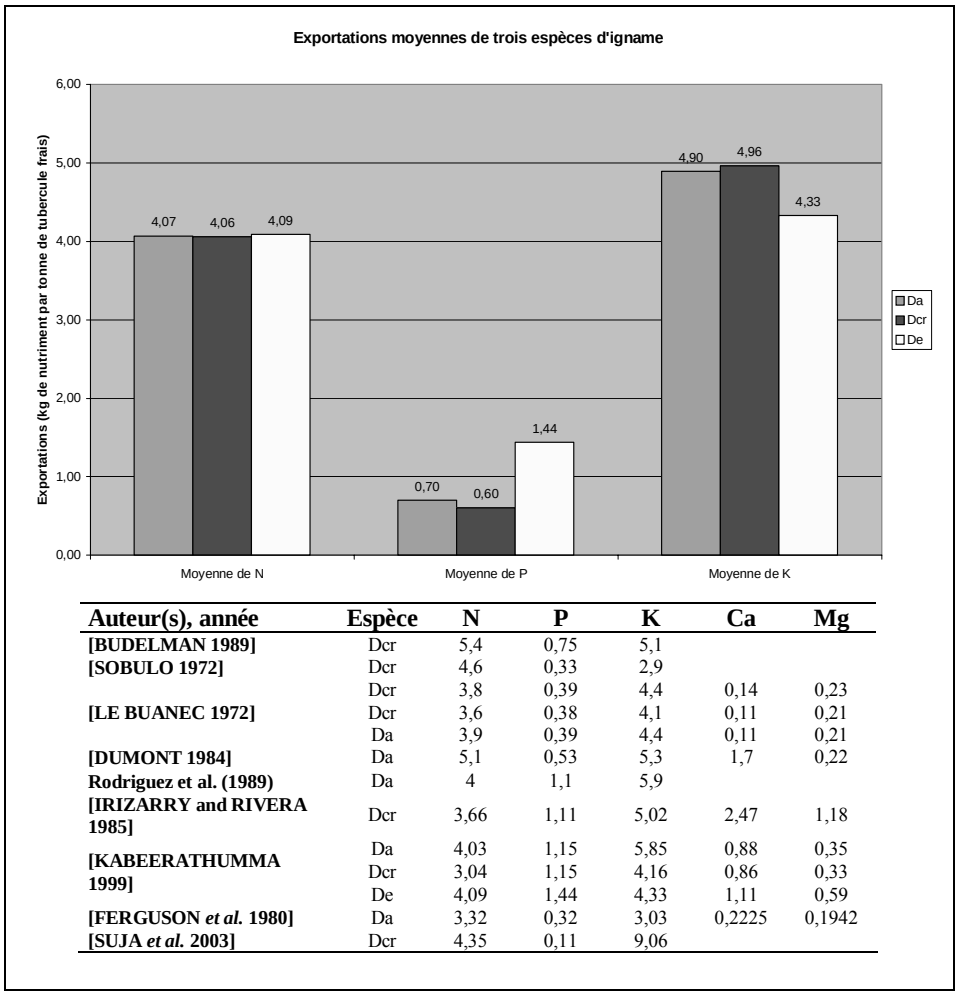
Propriétés	Résultats	Auteur(s)
Porosité totale	60 % 46 à 56 %	[ASADU *et al.* 1990b] [OHIRI et NWOKOYE 1983]
Macropores	30 %	[ASADU *et al.* 1990b]
Capacité au champ	> 16%	[ASADU *et al.* 1990b]
Conductivité hydraulique	15 $cm.h^{-1}$ rapide à modérée	[ASADU *et al.* 1990b] [ORKWOR *et al.* 1998]
Texture	Limono-sableux ou sablo-limoneux	[ASADU *et al.* 1990b; ORKWOR *et al.* 1998]
Masse volumique de sol	1,1 à 1,6 $g.cm^{-3}$	[ASADU *et al.* 1990b; OHIRI et NWOKOYE 1983]
Consistance	Sol léger, profond (> 0,6m) et bien drainant	[COURSEY 1967]

De bonnes capacités de drainage évitent la compaction du sol et la stagnation de l'eau, deux phénomènes perturbant la croissance du tubercule [FERGUSON et GUMBS 1976]. Ainsi, lorsque le sol est léger et possède de bonnes propriétés physiques, il est possible de planter l'igname à plat (sans buttage) [NORMAN *et al.* 1995].

1.3. Propriétés chimiques des sols

Au contraire de la patate douce ou du manioc, la culture de l'igname n'est pas recommandée sur les sols marginaux [FLACH 1979], bien qu'elle exporte environ la même quantité de nutriments (figure 2). Au Nigeria, les sols convenant mieux à la culture de l'igname se distinguent par leur capacité d'échange cationique (CEC) plus élevée et un potentiel nutritionnel plus important, principalement pour Ca, Mg et K [NWINYI 1981; OHIRI et NWOKOYE 1983]. Une autre étude souligne l'importance de l'azote dans le sol et dans une moindre mesure de K et P [OBIGBESAN 1977]. *D. alata* semble plus tolérante aux sols pauvres que les autres espèces d'ignames alimentaires [IRVINE 1969].

Pourtant, même si l'igname est considérée comme une culture exigeante en terme de fertilité, les sols qui les accueillent traditionnellement ne présentent pas des propriétés chimiques très favorables. Le tableau 2 reprend les principaux paramètres des sols, avec les seuils (de toxicité, de bonne production ou de réponse probable à la fumure) identifiés dans la littérature et les compare avec les propriétés des sols des zones productrices d'igname au Nigeria. A l'exception de la concentration en phosphore assimilable, les propriétés des sols observées au Nigeria sont systématiquement plus faibles que les seuils identifiés dans la littérature ! Pour ces sols, l'igname serait donc susceptible de montrer une forte réponse à toute amélioration du statut nutritionnel du sol. Comme nous le verrons plus loin (cf. §5.2.8), c'est pourtant loin d'être le cas.



Auteur(s), année	Espèce	N	P	K	Ca	Mg
[BUDELMAN 1989]	Dcr	5,4	0,75	5,1		
[SOBULO 1972]	Dcr	4,6	0,33	2,9		
	Dcr	3,8	0,39	4,4	0,14	0,23
[LE BUANEC 1972]	Dcr	3,6	0,38	4,1	0,11	0,21
	Da	3,9	0,39	4,4	0,11	0,21
[DUMONT 1984]	Da	5,1	0,53	5,3	1,7	0,22
Rodriguez et al. (1989)	Da	4	1,1	5,9		
[IRIZARRY and RIVERA 1985]	Dcr	3,66	1,11	5,02	2,47	1,18
[KABEERATHUMMA 1999]	Da	4,03	1,15	5,85	0,88	0,35
	Dcr	3,04	1,15	4,16	0,86	0,33
	De	4,09	1,44	4,33	1,11	0,59
[FERGUSON *et al.* 1980]	Da	3,32	0,32	3,03	0,2225	0,1942
[SUJA *et al.* 2003]	Dcr	4,35	0,11	9,06		

(Source : Cornet et al., 2005a)

Figure 2 : Exportations moyennes de trois espèces d'igname (en kg nutriment par tonne de tubercule frais).

Tableau 2 : Comparaison entre les valeurs limites des propriétés chimiques des sols identifiées dans la littérature et les propriétés chimiques observées des sols des zones productrices d'ignames au Nigeria.

Paramètre	Auteurs	Seuil	Commentaire	Sols des zones productrices d'igname au Nigeria [ASADU *et al.* 1990a]
pH	[ABRUNA-RODRIGUEZ *et al.* 1982]	5,5	*D. alata* non tolérant à la toxicité aluminique	4,1 à 6,7
N_{total} (%)				0,02 à 0,17
$C_{organique\ total}$ (%)	[KAYODE 1985]	2	Réponse probable à la fertilisation	0,31 à 2,14
Matière organique (%)	[KOLI 1973; SOBULO 1972a, b; SOBULO 1972c]	2 à 2,5	Réponse probable à la fertilisation	
P_2O_5	[VANDER ZAAG 1978]	0,005	Limite de tolérance (ppm solution du sol)	1,3 à 20,9 (Bray II)
Mg	[OHIRI 1982; OHIRI et NWOKOYE]	2,3	Bonne production	
K^+ (meq/100g)	[KAYODE 1985; KOLI 1973]	0,15	Réponse probable à la fertilisation	0,08 à 0,92
	[OBIGBESAN *et al.* 1976; OHIRI 1982; OHIRI et NWOKOYE 1983]	0,31	Bonne production	

CEC* (meq/100g)	[OHIRI 1982; OHIRI et NWOKOYE 1983]	18,75	Bonne production	2,14 à 8,83
Saturation (%)	[OHIRI 1982]	27	Bonne production	26 à 99,7

* : Capacité d'échange cationique.

2. LA PHENOLOGIE ET LE DEVELOPPEMENT DE L'IGNAME EN CULTURE

2.1. Concept de degré.jour

La phénologie est l'étude de l'apparition et de la durée d'évènements biologiques récurrents, de leur causes (biotique ou abiotique) et de la relation entre ces phases pour une même espèce [LEITH 1974]. La durée entre deux stades de développement peut être calculée dans le temps ou sur base d'une relation avec la température (somme de degré.jour).

Comme nous l'avons vu, les températures optimales de croissance de l'igname pour les différents stades phénologiques ne sont pas connues. Seules quelques données sont disponibles (température de germination et de croissance maximale de la partie aérienne), sachant que la température seuil est susceptible de changer d'un stade à l'autre, voire d'un organe à l'autre [WANG 1960]. De plus, on dispose de peu de renseignements sur la façon dont ces températures ont été prises, et la méthode utilisée pour les identifier peut influencer fortement les résultats [BONHOMME 2000].

2.2. Description des phénophases

Le cycle végétatif des ignames alimentaires, variable selon les espèces et cultivars, est annuel et en phase avec l'alternance des saisons dans les régions intertropicales [ZINSOU 1997]. L'igname est adaptée aux régions alternant une saison humide et une saison sèche; la phase active de croissance a lieu pendant la saison humide, et est suivie par la sénescence de l'appareil aérien qui coïncide en général avec le début de la période sèche [WICKHAM *et al.* 1997].

La durée effective de la phase de croissance de la culture (de l'émergence à la sénescence) varie entre 6 et 12 mois selon le génotype, le matériel de plantation, et l'écologie. La période de pré-émergence (de la plantation à l'émergence) n'est habituellement pas comptée dans la phase de croissance puisque sa durée varie fortement selon le degré de maturité et la dormance du tubercule semence [AKORODA 1993b; FERGUSON *et al.* 1969; ONWUEME 1984]. En pratique, le délai peu varier de 2 à plus de 12 semaines [ONWUEME 1975a]. L'uniformité de l'émergence est aussi très faible et le maximum de germination peut être très long à atteindre (4 semaines ou plus).

De nombreuses études se sont intéressées aux phénophases des ignames et à leurs durées dans le temps (tableau 3). Cependant, la comparaison de ces études entre continents pose un problème majeur. En Afrique de l'Ouest, la plantation est souvent réalisée durant la saison sèche, avec une grande variation dans la phase de pré-émergence. La notion de nombre de semaines après plantation n'a donc aucune utilité et la date d'émergence n'est pas toujours disponible. Dans les Caraïbes (Barbade, Trinidad, Guadeloupe, ...), la plantation se fait en début de saison des pluies et le tubercule germe rapidement (après un mois environ). Les auteurs parlent alors en nombre de semaines après plantation.

Tableau 3 : Les analyses de croissances dans la littérature (LAD : durée de vie foliaire, LAI : indice de surface foliaire, NAR : taux d'assimilation nette).

Auteur(s)	Pays	Espèce	Observation	Commentaire
[CAMPBELL *et al.* 1962a, b; CAMPBELL *et al.* 1962c]	Trinidad	*D. alata* (W. Lisbon)	Racines, tiges/feuilles, tubercules	Irrigué, 27.000 pieds.ha^{-1}
[CHAPMAN 1965]	Trinidad	*D. alata* (W. Lisbon)	LAD, LAI Tubercules	Fertilisation azotée ou non Non irrigué, 27.000 pieds.ha^{-1}
[GOODING et HOAD 1967b]	Barbade	*D. alata* (W. Lisbon)	Racines, tiges (+longueur), feuilles (+nombre), tubercules Recouvrement, LAI	4.330 pieds.ha^{-1}
[ENYI 1972a; ENYI 1971, 1972b, 1973]		*D. esculenta*	Racines, tiges, feuilles, tubercules LAI et LAD	Tuteurage ou non N ou non, K ou non
[SOBULO 1972a, b; SOBULO 1972c]	Nigeria	*D. rotundata*	Tiges, feuilles, racines/tubercules NAR et LAI	12.000 pieds.ha^{-1} Tuteurés, pas de fumure Analyses tissulaires NPK
[NJOKU *et al.* 1973]	Nigeria	*D. rotundata*	Racines, tiges, feuilles, tubercules	
[OKOLI 1980]	Nigeria	*D. rotundata* *D. alata*	Tiges/feuilles, racines, tubercules	Tuteurage, fumure
[TROUSLOT 1983]				
[RODRIGUEZ 1997; RODRIGUEZ et LEIHNER 1997a, b]		*D. alata*		
[DIBY *et al.* 2004]		*D. rotundata* *D. alata*		

Sobulo (1972a) souligne l'importance des facteurs du milieu sur le calage du cycle. En effet, les variétés de *D. rotundata* plantées précocement sont susceptibles d'avoir un comportement différent de celles plantées en début de saison des pluies. Hélas, peu d'études se sont attachées à observer l'influence de tels facteurs sur le développement de l'igname. L'influence du système de culture à deux récoltes chez l'igname blanche (*D. rotundata*) n'a pas non plus été étudiée. Or, ce système est largement répandu.

Un revue bibliographique de la littérature sur la croissance et le développement des ignames a été réalisée récemment par Orkwor et Ekanayake (1998). D'une manière générale, on peut résumer le cycle de l'igname comme suit [CRAUFURD *et al.* 2001; PATETSOS 2001] :

- Phase 1 : de la maturité du tubercule à la levée de la dormance

La maturité biologique du tubercule est obtenue lorsque la translocation des produits de la photosynthèse s'arrête. Ce stade physiologique correspond à la sénescence du feuillage. Lorsque la maturité est atteinte, le tubercule d'igname connaît une période de " dormance " pendant laquelle il est incapable de germer. Celle-ci prend fin avec l'apparition de micro-protubérances à la surface du tubercule, caractérisant la levée de dormance.

- Phase 2 : de la germination à la levée des premiers organes

La germination du tubercule est précédée de la formation d'un méristème primaire d'épaississement sous-cortical. Son développement conduit à un méristème apical racinaire et à un méristème caulinaire, dit de germination. Celui-ci sera à l'origine du complexe nodal

primaire (primary nodal complex, PNC) ou massif néoformé, dont la constance d'apparition semble indiquer le rôle prépondérant dans la croissance et le développement de l'igname. Les racines, les tubercules et les tiges se développeront à partir de ce même tissu.

A ce stade, la plante est encore dépendante de la mobilisation des réserves du tubercule et ni cataphylle (écailles foliaires), ni feuille ne sont encore visibles. La durée de ce stade varie entre 30 et 50 jours.

- Phase 3 : croissance et développement végétatif

Rapidement les appareils racinaires et aériens deviennent fonctionnels : c'est la phase d'autotrophie (Degras, 1986). Simultanément, les tiges et leurs ramifications s'allongent et des feuilles se mettent en place.

Durant trois années de cultures, Njoku et al (1973b) montrent que les courbes de croissance d'une variété de *D. rotundata* sont très semblables. Dans cette étude, le maximum de croissance des racines apparaît systématiquement un mois avant le maximum de croissance des tiges.

Pendant cette phase, une excroissance, en saillie, à partir du massif néoformé, est considérée comme l'initiation de la tubérisation chez *D. alata*. L'initiation du tubercule coïncide avec l'entrée en phase linéaire de la croissance exponentielle de l'appareil aérien. Trouslot (1983) montre que l'initiation de la tubérisation pour un génotype donné est fortement corrélé avec l'apparition d'un nombre de nœuds fixe de l'axe principal [TROUSLOT 1983]. La croissance du tubercule est alors très lente. La durée de cette phase varie entre 20 et 70 jours.

- Phase 4 : phase critique

Cette phase démarre avec l'entrée en compétition de la partie aérienne et du tubercule pour l'utilisation des assimilats. Ceci entraîne rapidement l'infléchissement des courbes de croissance des tiges et feuilles. La partie aérienne fonctionne alors exclusivement pour alimenter le tubercule. Quant au tubercule, il commence à se remplir activement suivant une loi de croissance exponentielle. L'entrée en phase rapide de tubérisation coïncide avec le passage par le maximum de développement foliaire [NJOKU *et al.* 1973; TROUSLOT 1983].

La durée de cette phase varie entre 60 et 90 jours. Durant cette phase, la plante est très sensible aux conditions de culture (climat, itinéraire technique, stress).

- Phase 5 : arrêt de végétation et maturité du tubercule

Les feuilles et les tiges continuent leur sénescence et commencent à se nécroser. La croissance du tubercule atteint un plateau avec l'achèvement du stade feuillé. Au cours de cette dernière phase, on peut voir apparaître la floraison sur les plantes florifères. Dans la pratique, il est difficile de séparer les stades 4 et 5. La durée cumulée de ces deux phases varie entre 80 et plus de 150 jours. En fin de cycle, le tubercule peut perdre de la matière sèche [CAMPBELL *et al.* 1962b; SOBULO 1972a].

2.3. Croissance des différents organes

Les modalités varient suivant les espèces et cultivars (florifères ou non), les individus et les années. Les précipitations apparaissent déterminantes [CAMPBELL *et al.* 1962b; SOBULO 1972a].
On peut cependant reconnaître des caractères constants :

2.3.1. Tiges et feuilles

Avant l'apparition de feuilles normales, la plante développe un nombre variable de cataphylles. Leur nombre est élevé chez *D. rotundata* (7 ou 8 nœuds) et *D. cayenensis* (3 ou 4 nœuds) [NJOKU *et al.* 1973]. Plus rarement, certaines variétés de *D. alata* présentent aussi quelques écailles foliaires avant la production des feuilles [DEGRAS 1978].

L'apparition tardive des feuilles chez *D. rotundata* est un avantage à l'état sauvage qui lui permet la croissance jusqu'à la canopée avant d'émettre les premières feuilles. Mais en culture, c'est un inconvénient puisqu'elle retarde la formation de feuilles fonctionnelles et donc la possibilité de passage précoce à l'autotrophie.

L'axe principal croît seul pendant quelques jours. Ensuite, des bourgeons axillaires se développent. Les deux types d'axe présentent une courbe de croissance en longueur sigmoïdale et entrent simultanément en phase linéaire. La croissance des lianes continue pendant 10 à 12 semaines après émergence, avant d'atteindre leur poids frais maximum.

Durant cette phase, l'axe latéral a toujours un allongement moyen journalier inférieur à celui de l'axe principal [TROUSLOT 1983]. A l'arrêt de sa croissance, la partie aérienne commence à entrer en sénescence. Le système aérien se dessèche complètement après 7 à 11 mois. Aucune donnée n'est disponible sur la proportion d'assimilats remobilisés de l'appareil aérien vers le tubercule. Chez la pomme de terre, on estime cette proportion à environ 10% de la matière sèche [MOORBY 1970].

2.3.2. Racines

Le système racinaire de l'igname est mal connu. Dumont et Choppart (1992) montrent que le développement et la croissance du système racinaire varient selon la variété, le tuteurage, la date de plantation (à travers la répartition des pluies) et la texture du sol. Mais qualitativement, le système racinaire des ignames alimentaires est relativement similaire. Clairon et Zinsou (1980) comme Njoku et al. (1973b) observent que le maximum de développement racinaire apparaît environ un mois avant celui des parties aériennes.

En principe, seuls les plants de *Dioscorea* issus de graines ont des racines primaires. Les racines de plants provenant de tubercule sont par définition, toutes adventives. La première phase de croissance est principalement marquée par le développement d'un système racinaire extensif [ORKWOR *et al.* 1998]. Celui-ci est fibreux et se développe à partir d'un renflement à la base de la tige [ONWUEME 1978b]. Le système racinaire est fortement superficiel (< 0,3 m de profondeur, rarement plus) [DUMONT et CHOPART 1992; JAMES 1953; MADUAKOR *et al.* 1984; NJOKU *et al.* 1973; ONWUEME 1978b]. En revanche, Dumont et Choppart (1992) montrent que le système racinaire de *D. alata* explore bien le volume de la butte, avec un degré d'occupation racinaire du sol de 35% en moyenne.

Les racines adventives partant de la base de la tige ont un rôle nutritionnel (eau et nutriment) pour la plante. La superficialité du système racinaire de l'igname la rend plus sensible au stress hydrique.

L'architecture et le développement racinaire des principales espèces de *Dioscorea* est assez similaire [ORKWOR *et al.* 1998]. Njoku et al. (1973b) montrent que la plupart des racines de *D. rotundata* sont originaires du tubercule mère et que le pic de croissance est atteint avant le passage à l'autotrophie. Le système racinaire se développe durant les quatre premiers mois puis semble aboutir à un pic et décline par la suite [CAMPBELL *et al.* 1962a; JAMES 1953]. La sénescence du système racinaire intervient dès le 5ème mois de croissance. Cependant, les plants de *D. rotundata* issus de graines prolongent l'élongation racinaire beaucoup plus longtemps [OKEZIE *et al.* 1980].

Un autre type de racine peut apparaître sur le tubercule ou aux points de contact entre un nœud de tige et le sol [MARTIN 1974]. Ces racines sont généralement plus courtes et plus fines [OKEZIE *et al.* 1980]. Ferguson et Gumbs (1976) formulent l'hypothèse que les racines du tubercule et la surface du tubercule elle-même jouent un rôle important dans l'absorption de l'eau et des nutriments.

2.3.3. Bulbilles

La formation de bulbille n'est pas générale. Elles sont absentes pour *D. trifida*, rares pour *D. cayenensis* et *D. rotundata*, fréquentes pour *D. alata* et elles caractérisent *D. bublifera* où elles peuvent même supprimer la production souterraine [DEGRAS 1978]. L'organogenèse des bulbilles est commune aux différentes espèces d'igname. Elle est axillaire, et débute sur les bourgeons les plus jeunes, donc les plus éloignés de l'axe de la tige. L'anatomie des bulbilles est très similaire à celles des tubercules et comme lui, elles présentent une phase de dormance.

L'utilisation de la bulbille comme matériel de plantation, encore rare, est une voie prometteuse. Malgré l'étagement et l'échelonnement dans le temps de la formation des bulbilles, ces dernières ont une germination parfois plus homogène que leurs homologues souterrains [DEGRAS 1978]. De plus, chez *D. alata*, elles permettent à la plantule d'émettre presque directement des feuilles normales sans produire les écailles foliaires habituelles, ce qui permet un passage à l'autotrophie plus rapide.

3. LE TUBERCULE

3.1. Origine du tubercule

L'origine du tubercule a suscité de nombreuses controverses. Cet organe possède une structure anatomique caulinaire [BURKILL 1960; NJOKU 1963] mais ses autres caractères sont de type racinaires : absence d'ébauche foliaire et de bourgeons préformés, et géotropisme positif. En fait, il semble que la zone de naissance du tubercule se situe sur l'hypocotyle [LAWTON et LAWTON 1969; MARTIN et ORTIZ 1962; ONWUEME 1979].

Une chose est sûre, les racines, les tubercules et les tiges se développent à partir d'un même tissu, appelé massif néoformé par Trouslot (1983) ou « primary nodal complex » (PNC) par les anglophones.

3.2. Initiation de la tubérisation

L'initiation réelle de la tubérisation est difficilement identifiable. En effet, ce qu'observent la plupart des auteurs sont les premiers signes visibles de cette tubérisation [CAMPBELL *et al.* 1962b; CHAPMAN 1965; FERGUSON 1973a; FERGUSON et HAYNES 1969; JAMES 1953; NWOKE *et al.* 1973]. Selon ces observations, l'initiation de la tubérisation varie de 80 à 120 jours après germination en fonction de la variété [GAMIETTE 1999] et de facteurs environnementaux [CRAUFURD *et al.* 2001].

En revanche, la création du méristème responsable de la tubérisation est susceptible d'apparaître beaucoup plus tôt. Ferguson (1973b) considère que l'initiation du tubercule commence dès la germination avec la formation du PNC, mais avec une croissance très lente pendant 2 à 4 mois. Seulement ensuite apparaissent les premiers signes extérieurs de tubérisation.

Une fois initiée, la masse de cellules composant le pré-tubercule se polarise et acquiert rapidement un géotropisme positif. Le méristème se situe sur la partie distale et continue la division cellulaire presque jusqu'à la fin de la croissance du tubercule [ONWUEME 1979]. Ce mode de croissance différencie l'igname des autres plantes à racines et tubercules où la majeure partie de la croissance de l'organe de réserve se fait par l'élargissement de structures déjà présentes (racines pour le manioc et la patate douce, stolon pour la pomme de terre). Dans le cas de l'igname, c'est donc l'apex distal du tubercule qui doit « pousser » à travers le sol. C'est probablement pour cette raison que l'igname nécessite un sol léger et bien aéré.

3.3. Remplissage du tubercule

En conditions de croissance optimale, la tubérisation suit le modèle de Gompertz (le taux de croissance décroît exponentiellement) [LIORET et TROUSLOT 1983]. En revanche, si un facteur devient limitant, le remplissage du tubercule suit un modèle logistique. Dans les deux cas, la courbe de croissance du tubercule est une sigmoïde et le début de remplissage est lent. Campbell et al. (1962) montrent que le tubercule de *D. alata* reste petit jusqu'au 5ème mois après plantation, où il atteint son taux maximum d'accroissement.

La plupart des auteurs décrivent la tubérisation en fonction du rythme de remplissage du tubercule (tableau 4).

Tableau 4 : Liste des publications traitant des phases de tubérisation pour différentes espèces de plantes à tubercule.

Auteur(s)	Espèce
[MILTHORPE et MOORBY 1966]	*Solanum tuberosum*
[CAMPBELL *et al.* 1962b; CHAPMAN 1965; FERGUSON 1973a; GAMIETTE 1999; JAMES 1953; MASON et LEWIN 1926]	*D. alata*
[SOBULO 1972a]	*D. rotundata*
[FERGUSON 1969b]	*D. trifida*
[ENYI 1972a; ENYI 1972b; FERGUSON 1969b]	*D. esculenta*

Ils identifient trois à quatre phases selon que l'on tienne compte ou non de la première :

- **Phase de stagnation** : formation du PNC et initiation du tubercule. La phase de stagnation correspond chez la plupart des espèces à la germination.
- **Phase de croissance lente** : phase de division cellulaire rapide, augmentation du nombre de tubercules et début de remplissage. Goenaga et Irizarry (1994) mesurent un taux de remplissage du tubercule de seulement 0,9 g par plante et par semaine durant les 4 premiers mois après plantation.
- **Phase de croissance rapide** : accumulation rapide de matière sèche dans le tubercule. Le taux d'accumulation de matière fraîche est plus lent que celui de matière sèche. Le taux de remplissage durant cette période est relativement élevé. Il était respectivement de 21, 30 et 51 à 165 g de matière sèche par plante et par semaine pour *D. alata* [FERGUSON 1973b], *D. esculenta* [ENYI 1973] et *D. rotundata* [ENYI 1972a; KPEGLO *et al.* 1982b; NJOKU *et al.* 1984].
- **Retour à une croissance lente** : maturation du tubercule. Durant cette phase, le poids du tubercule passe par un maximum puis diminue légèrement [ENYI 1972b; OKOLI 1980; SOBULO 1972a; TRECHE et GUION 1979a].

3.4. Dormance et germination

Généralement, l'igname entre en dormance rapidement après la récolte pour une période d'environ deux à quatre mois. Cependant, cette période varie selon l'espèce ou la variété. *D. cayenensis* a une période de dormance plus courte que *D. rotundata*.

Les causes de la dormance restent inexpliquées. Les données biochimiques de Houvet et al. (1982), étayées par des études anatomiques et morphogénétiques, montrent qu'il ne s'agit pas d'une véritable dormance mais plutôt d'un « repos végétatif » apparent, préparatoire à la germination. Une baisse de respiration et une augmentation de composés cellulosiques caractérisent ce repos végétatif. Celui-ci prend fin avec l'apparition de micro-protubérances à la surface du tubercule, caractérisant la levée de dormance.

La dormance peut être levée artificiellement par différents traitements : application de composés libérant de l'éthylène [CAMPBELL *et al.* 1962c; MATHURIN 1977], radiation gamma [GREGORY 1968; MARTIN *et al.* 1974], 2-chloroéthanol (pour *D. alata* mais pas pour *D. rotundata*) [FERGUSON 1969b]. Il semble que plus le tubercule soit proche de sa date de germination naturelle, plus il est aisé de lever sa dormance. A l'inverse, il est possible de prolonger la dormance par traitement chimique [CAMPBELL *et al.* 1962a; FERGUSON 1969b; JAMES 1953], par action sur les conditions de stockage [GONZALEZ et COLLAZO DE RIVERA 1972; RAO et GEORGE 1990] ou par radiation gamma [ADESUYI 1973].

3.5. Maturité du tubercule

La maturité du tubercule est une notion très relative. Sa détermination varie souvent selon l'objectif de celui qui l'utilise. Ainsi, l'agriculteur, le consommateur, le physiologiste, l'économiste et le nutritionniste peuvent identifier une date de maturité différente. La date optimale de récolte en terme de rendement, ne coïncide pas toujours avec les paramètres recherchés :

- Nutrition : La teneur en protéines augmente jusqu'à la récolte et même au-delà [TRECHE et GUION 1979a, b, c]. De plus, le contenu en amidon est fonction de la maturité (âge) [OSAGIE 1992].
- Conservation : Les tubercules récoltés à maturité perdent plus de poids après trois semaines de stockage que ceux récoltés immatures [TRECHE 1989; TRECHE et GUION 1979a, b, c].
- Consommation : La teneur en sucre soluble responsable du goût sucré de certaines variétés varie avec la maturité et la durée de stockage [KETIKU et OYENUGA 1973]. Elle est minimale au moment de l'arrêt de photosynthèse (après dessèchement des feuilles) puis augmente en cours de stockage (respiration).
- Transformation : L'activité de l'enzyme permettant le brunissement (par blessure) varie selon la maturité physiologique du tubercule [OZO et CAYGILL 1985],
- ...

Au champ, la maturité du tubercule est souvent estimée à partir de l'entrée en sénescence du feuillage [CAMPBELL *et al.* 1962a; WAITT 1965]. Mais ce phénomène reste inexpliqué chez l'igname. Et il ne correspond pas toujours avec l'époque de rendement maximum en tubercule. James (1953) montre que si le système racinaire commence à décliner à partir du $5^{ème}$ mois et que l'appareil aérien entre en sénescence parfois dès le $6^{ème}$ mois, le tubercule peut continuer de croître jusqu'à complète dessiccation de la végétation, voire même après. Chez la patate douce, la sénescence est liée à une diminution de la force du puit. Le transport du saccharose vers le tubercule devient limitant. Il y a alors accumulation des assimilats dans les feuilles, ce qui ralenti puis arrête la photosynthèse [CHVA *et al.* 1970].

Les agriculteurs se servent aussi de la facilité du tubercule à se séparer de la tige ou de la couleur du feuillage pour évaluer la date de récolte. La couleur de l'épiderme du tubercule est aussi une indication : marron ou blanc crème selon qu'il est mature ou non. Mais en terme de maturité physiologique, la notion de date de récolte a peu de sens. Il paraît nécessaire de se reporter à la date de germination et de clôturer le cycle en observant la date de germination en stockage du tubercule récolté.

3.6. Déterminisme de la tubérisation

L'étude du cycle végétatif de l'igname soulève une question essentielle, celle du déterminisme responsable du couplage de chaque phase du cycle avec une saison précise. La modulation de la durée de chaque phénophase semble sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux. Les corrélations de croissance observées par Trouslot (1978) suggèrent que, dès la germination, le développement des différentes parties de la plante fille suit un programme morphogénétique assez strict [LACOINTE 1984].

Il existe de nombreux facteurs qui influencent le grossissement de l'organe de réserve chez les plantes à racines et tubercules [CONSTANTIN *et al.* 1977; HAHN et HOZYO 1980; IMAS et BANSAL 1999; JANSSON 1978; MADEC 1966; TORREY 1976; WALWORTH *et al.* 1990]. On ignore encore presque tout de leur influence sur la tubérisation de l'igname.

3.6.1. Facteurs du milieu

3.6.1.1. La température

N'ayant pas fait l'objet d'études spécifiques chez l'igname, on signalera simplement que chez les plantes des zones tempérées, elle interagit généralement avec la photopériode dans sa régulation de la tubérisation [JOLIVET 1969, 1973].

3.6.1.2. L'eau

La germination du tubercule ne semble pas influencée par la présence d'eau dans le sol. En cours de cycle, Onwueme (1975b) montre que le statut hydrique du sol a un effet sur la vitesse de croissance de l'ébauche du tubercule mais pas sur son initiation. L'eau apparaît plutôt comme facteur limitant pour la croissance des différents compartiments au cours du développement du cycle, que comme un facteur régulant la tubérisation au sein de ce cycle [GHUMAN *et al.* 1985].

3.6.1.3.La photopériode

Ce facteur est très important pour les plantes tubérifères des zones tempérées, notamment dans l'induction puis l'amorce de la tubérisation. Pour les plantes d'origine intertropicale, l'effet de la photopériode est plus quantitatif que qualitatif. Dans le cas de l'igname, on remarque que la photopériode a tendance à jouer sur la vitesse de croissance plutôt que sur l'initiation du tubercule [DEGRAS 1978; OGAWA 1976; OKEZIE 1986b; UDUEBO 1970].

Le cycle est en phase avec l'alternance des saisons qui pilote la durée de chaque phénophase. Un désaisonnement de la culture rompt cet équilibre. Le facteur en cause est la photopériode. En effectuant des plantations échelonnées hors saison, on met en évidence les effets du climat sur le cycle végétatif de l'igname [LACOINTE 1984]. Quel que soit le paramètre pris en compte, on observe un effet très net de la date de plantation sur le développement maximal atteint.

Même s'il existe de nombreuses publications sur l'influence de la photopériode sur la tubérisation des ignames, les résultats sont rarement transposables au champ. Pour des raisons pratiques, ces études se font généralement en culture in vitro [JOHN *et al.* 1993], avec des durées de jours artificielles (8 ou 24 heures) [MIGINIAC 1980; YOSHIDA *et al.* 1999] et/ou des espèces adaptées aux conditions tempérées [YOSHIDA *et al.* 2000]. L'applicabilité de ces résultats n'est donc pas évidente pour l'agriculteur des régions tropicales.

3.6.1.4. Les facteurs chimiques

L'effet des facteurs chimiques est en général étudié à partir de boutures de tige, ce qui pose problème car il n'est pas évident que le développement d'un bourgeon de liane soit équivalent à la germination d'un tubercule pour l'organogenèse du nouveau tubercule.

De manière générale, les facteurs hormonaux ont été peu étudiés chez l'igname. Signalons cependant que chez les plantes tubérifères des pays tempérés :

- les cytokinines semblent liées à l'expression de la dominance apicale à la germination et croissent parallèlement à la levée de la dormance (la kinétine a, dans certaines conditions, un effet favorable sur la tubérisation),
- alors que les auxines exercent généralement un effet anti-tubérisant.

Plusieurs substances phénoliques ont été identifiées comme inhibitrices de la germination du tubercule ou des bulbilles d'igname [HASHIMOTO *et al.* 1972; IRELAND et PASSAM 1984; SHASEGAWA et HASHIMOTO 1975]. Ces substances diminuent en cours de dormance dans l'organe étudié. Une application de gibbérelline permet d'augmenter leur concentration et donc de prolonger la dormance [IRELAND et PASSAM 1984; OKAGAMI 1978; OKAGAMI et TANNO 1977; RAO et GEORGE 1990]. En Côte d'Ivoire, Tschannen (2003) utilise l'acide gibbérellique pour diminuer les pertes en cours de conservation. En cours de culture, la gibbérelline semble favoriser le développement des nouveaux tubercules [YOSHIDA *et al.* 2001a].

Kikuno et al. (2002) montrent que le grossissement du tubercule de *D. alata* s'accompagne d'une élévation de la concentration en jasmonate et en gibbérelline dans les feuilles. En revanche, la concentration en acide absicique reste constante. De plus, il semble exister une relation entre les régulateurs de croissance (principalement la gibbérelline) et la photopériode [YOSHIDA *et al.* 1999; YOSHIDA *et al.* 2000, 2001b].

3.6.2. Influence du tubercule-mère

Il existe une connexion vasculaire très précoce entre le tubercule parental et le massif néoformé. Plusieurs auteurs ont observé une réallocation des réserves du tubercule mère directement dans le tubercule en formation [NJOKU *et al.* 1973; NWOKE *et al.* 1973], parfois même avant que la tige n'ait émergé [FERGUSON 1973a; IZAWA et NATAKE 1958a, b; ONWUEME 1975b]. Il est donc possible que le tubercule mère exerce un contrôle précoce sur le développement de la plante. La taille et l'origine de la semence (donc du contenu en facteur endogène, hormones, enzymes, ...) peuvent influencer fortement le développement de la plante. Ferguson (1973) montre que plus le tubercule mère est petit, plus vite la plante passe à l'autotrophie (avec des taux d'assimilattion net plus élevés que les gros semenceaux). Ce passage à l'autotrophie détermine en quelque sorte la date à laquelle la plante devient sensible aux facteurs exogènes.

L'influence de l'âge physiologique de la semence sur la production de l'igname sera traitée dans le paragraphe 5.1 sur la culture hors saison.

4. LA PRODUCTION ET LA REPARTITION DE BIOMASSE

Il existe trois étapes primordiales dans la production végétale : l'interception de l'énergie solaire par la canopée, la conversion en énergie chimique (matière sèche) et la répartition de cette matière sèche entre les parties récoltées et le reste de la plante [CHARLES-EDWARDS 1982]. Une fois le rayonnement intercepté par la canopée, la quantité de biomasse produite par une culture est une fonction du taux de photosynthèse nette (la photosynthèse moins la respiration). Ensuite, la biomasse produite est transportée et répartie vers les différents compartiments de la plante en fonction de facteurs génétiques et environnementaux. Cette section passe en revue les recherches effectuées dans les domaines de la photosynthèse, la respiration et de la croissance et la répartition des assimilats.

4.1. Photosynthèse et respiration

Il n'existe que quelques études portant sur l'activité photosynthétique foliaire de l'igname et les méthodes diffèrent fortement. Les principaux résultats sont présentés dans le tableau 5. Bhagsari (1988) observe une photosynthèse relativement faible en comparaison du manioc et de la patate douce. Les observations réalisées par les différents auteurs sont du même ordre de grandeur.
Parmi les plantes cultivées, il existe trois principales voies métaboliques d'assimilation du gaz carbonique atmosphérique. La synthèse de glucose à partir du CO_2 atmosphérique peut se dérouler selon plusieurs mécanismes caractérisés par le nombre d'atomes de carbone de l'intermédiaire métabolique :

- le 3-phosphoglycérate à trois atomes de carbone (plante dite en C3),
- ou le malate à quatre atomes de carbone (plantes dite en C4 ou CAM).

Les valeurs de vitesses maximum de photosynthèse communément observées varient entre 55 et 70 pour les plantes en C4 et entre 20 et 60 pour les plantes en C3 [LECLERC 1999], alors que les valeurs mesurées sur l'igname dépassent difficilement 20 µmol de CO_2 par m² de feuille et par seconde.

Dans la littérature, les ignames sont automatiquement classées comme plantes en C3 [BASINGER 2002; ORKWOR *et al.* 1998; VOORTMAN *et al.* 1999]. Mais il n'existe aucune documentation sur le pourquoi de cette classification qui paraît dès lors arbitraire. Orkwor et al. (1998) classent les ignames comme des plantes en C3 mais parlent de faible point de compensation en CO_2 (plutôt caractéristique des plantes en C4). Ils ne citent aucune référence et précisent bien qu'aucune étude n'a été réalisée sur l'existence éventuelle de C4 au sein du genre *Dioscorea*. Au mieux peut-on se baser sur l'origine sciaphile de cette plante ou sur les rares mesures de photosynthèse pour supposer une appartenance aux plantes en C3.

Pourtant, la question n'est pas que rhétorique. En effet, les conséquences agronomiques du mode de carboxylation sont nombreuses :

- l'efficience d'utilisation de l'eau est meilleure pour les C4,
- toute proportion gardée, les besoins en azote lors de la mise en place du couvert végétal sont plus faibles pour les plantes en C4 (puisqu'elles présentent une teneur en azote foliaire plus faible),
- les changements climatiques globaux (augmentation du CO_2 atmosphérique) affecteront moins les plantes en C4.

Il est possible, en étudiant l'allure des courbes de réponse photosynthétique en fonction de la température ou de la luminosité, de spéculer sur l'appartenance de la plante à un type photosynthétique précis (figure 3). Deux études ont établi la courbe de réponse à l'ensoleillement pour *D. alata* [MASSON 2002; RODRIGUEZ 1997]. Mais les résultats sont contradictoires et les valeurs sont toutes plus faibles que celles généralement observées pour les autres plantes en C3 et en C4 [PENNING DE VRIES *et al.* 1989]. La courbe de réponse de la photosynthèse à la température réalisée par Rodriguez (1997) se rapproche de celle observée pour les plantes en C3, avec une diminution de la photosynthèse pour des températures élevées.

Tableau 5 : Photosynthèse foliaire de quelques espèces à racines et tubercules.

Auteur(s)	Espèce	Méthode	Résultats
[KPEGLO *et al.* 1982a]	*D. rotundata*	Indirecte (gravimétrique)	P_n : de 6,8 à 14,25 P_n varie selon la variété et l'âge mais pas selon la position de la feuille.
[BHAGSARI 1988]	*D. alata*	Gazométrique	P_n : 6,82 C_s : 0,27 mol.m^{-2}.s^{-1} P_n et C_s diminuent avec l'âge de la feuille.
	Patate douce		P_n : 25,00 C_s : 0,62 mol.m^{-2}.s^{-1}
	Manioc		P_n : 15,91 C_s : 0,62 mol.m^{-2}.s^{-1}
[RODRIGUEZ 1997]	*D. alata*	Gazométrique	Très peu de stomates (62 mm^{-2}) P_n varie en fonction de l'ordre de la feuille (augmente du 1er au 7ème nœud puis diminue jusqu'au 14ème nœud avant de rester constante) en corrélation avec la lumière incidente. La conductance stomatique et la transpiration suivent le même schéma. P_n : de 2 à 16 T_r : 2 à 6 µmol H_2O.m^{-2}.s^{-1} C_s : 0,05 à 1,1 mol.m^{-2}.s^{-1}
[MASSON 2002]	*D. alata*	Gazométrique	P_{brute} : 8 à 18 Varie selon la variété, un peu selon l'âge de la feuille et très peu selon le site.
[AIGHEWI et EKANAYAKE 2004]	*D. rotundata*	Fluorescence	F_o : diminue avec l'âge de la plante F_v/F_m : 0,68 – 0,78 Différences variétales pour F_m T_r : 2,1 à 5,2 µmol H_2O.m^{-2}.s^{-1} C_s : 4,3 à 9,1 mol.m^{-2}.s^{-1} Très peu de stomate (59-64 mm^{-2})
[XU et GUO 2004]	*D. zingiberensis* *D. panthcica* *D. parriflora*	n.p.	Contenu en chlorophylles plus faible pour les feuilles du dessus. P_n montre une courbe journalière à double pic. P_n : de 15 T_r : 0,5 à 2 mmol.m^{-2}.s^{-1}

P_n : photosynthèse nette (en µmol de CO_2 par m² de feuille et par seconde) ; **T_r** : transpiration ; **C_s** : conductance stomatique abaxiale (la plupart des ignames alimentaires ne possèdent pas (ou peu) de stomates sur la face adaxiale ; seules certaines variétés de *D. bulbifera* L. font exception [AYENSU 1972]) ; **F_o** : Fluorescence initiale ; **F_v** : Fluorescence stationnaire ou variable ; **F_m** : fluorescence maximum ; **F_v/F_m** : Efficacité photochimique des chloroplastes.

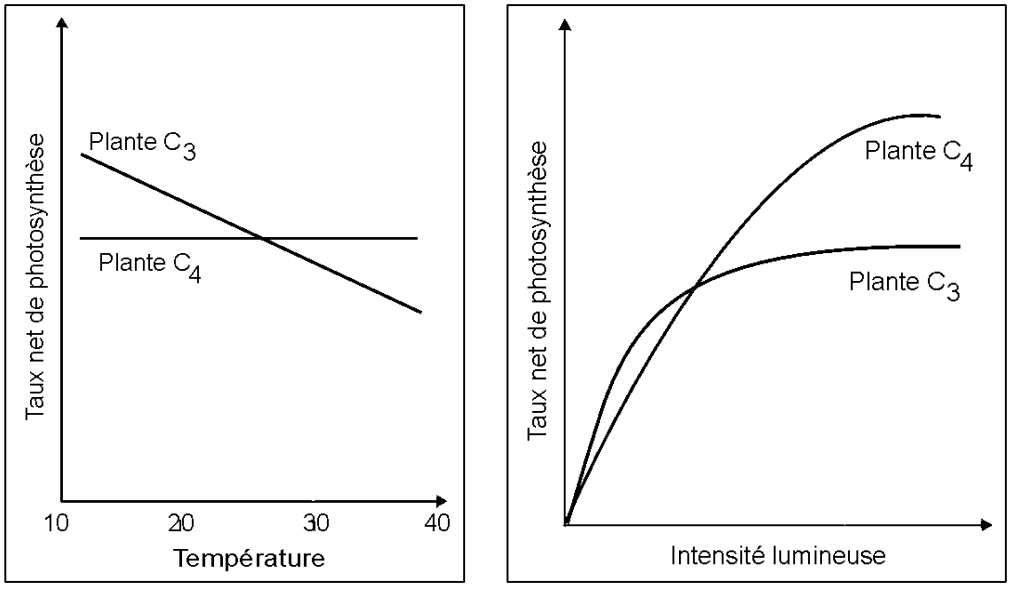


Figure 3 : Effet de la température et de l'ensoleillement sur le taux de photosynthèse nette des plantes en C3 et C4.

En revanche, l'allure de la courbe de réponse à la concentration en CO_2 est, elle, bien typique du métabolisme photosynthétique de la plante et peut servir à les différencier. Il est nécessaire, pour réaliser ces observations, de posséder un analyseur de gaz à infrarouge et de travailler sur des feuilles adultes à ensoleillement saturant, température et humidité constantes.

Les maigres informations disponibles sur la photosynthèse de l'igname ne permettent pas de conclure quant à l'appartenance aux plantes en C3 ou en C4. De plus, seules deux espèces ont été étudiées et le genre *Dioscorea* en comprend plus de 600, dont au moins une dizaine d'importance alimentaire.

4.2. Indice de surface foliaire et durée de vie foliaire

L'igname recouvre incomplètement le sol aux densités pratiquées dans les systèmes vivriers d'Afrique de l'Ouest (4 à 7000 plants par hectare). Au Nigeria, en fin de culture, le recouvrement était seulement de 75% pour *D. rotundata* contre 93% pour *D. alata* [ORIUWA et ONWUEME 1980]. Cette tendance est confirmée en Côte d'Ivoire où *D. rotundata* présente un taux de recouvrement en fin de cycle de 37 à 67% contre 50 à 88% pour *D. alata* [KONE 1987]. Neuf semaines après plantation, *D. alata* présentait un taux de recouvrement de 0,26 à 0,62 [BUDELMAN 1990]. Cela la rend très sensible à la pression des plantes adventices. L'IITA a montré que pour minimiser les pertes dues aux mauvaises herbes, il était nécessaire de réaliser au moins quatre sarclages durant les quatre premiers mois de croissance [IITA 1977]. Kone (1987) montre que la fertilisation augmente le recouvrement en fin de cycle d'environ 30 à 40%.

Mais l'indice de surface foliaire maximal varie fortement selon les conditions de culture. Le tableau 6 reprend les valeurs observées d'indice de surface foliaire dans la littérature en fonction de l'espèce et des conditions de culture.

Tableau 6 : Indice de surface foliaire des principales ignames alimentaires.

Auteur(s), année	Pays	Espèce	LAI_{max}	Date*	Densité ($pl.m^{-2}$)	Tuteurs**	Commentaire
[CHAPMAN 1965]	Trinidad	*D. alata (WL)*	4	17 SAG	2,7	T	
[GOODING et HOAD 1967b]	Barbade	*D. alata (WL)*	2,7	16 SAG	4,3	ns	
[FERGUSON 1969b]	Trinidad	*D. esculenta* *D. trifida*	10 3,3	22 SAP 30 SAP	2,4	ns	
[ENYI 1972a]	Sierra Leone	*D. esculenta*	3,2 à 8,5	20 SAG 24 SAP	0,7 à 1,8	T	Selon taille semenceaux et densité
[ENYI 1972b]	Sierra Leone	*D. esculenta*	2,4 à 4,8	20 SAG	1,2	T et NT	
[SOBULO 1972a]	Nigeria	*D. rotundata*	1,9 à 2,5	16 SAG	1,2	T	
[ONWUEME 1972, 1974]	Nigeria	*D. rotundata*	1,4	15 SAG		ns	
[FERGUSON 1973a]	Trinidad	*D. alata (WL)*	4,5-10		1,8 à 3,6	ns	Selon origine et taille du tubercule
[LACOINTE 1984]	Guadeloupe	*D. alata*	1,4	20 SAG	1,0	T	
[MADUAKOR *et al.* 1984]	Nigeria	*D. rotundata*	2,1 à 3,7	19 et 24 SAP	1,0	T	Selon préparation du sol et paillage 2 années
[JIMENEZ et RODRIGUEZ 1992]	Costa Rica	*D. trifida*	7,2			ns	
[OSIRU et HAHN 1994]	Nigeria	*D. rotundata*	1 à 3,8	18 SAG	4,0	T et NT	Mini-fragment Selon mulch
[OLASANTAN 1999]	Nigeria	*D. cayenensis*	0,2 à 1,5	24 SAP	1,0	ns	Selon date de paillage (chapeau)
[GOENAGA et IRIZARRY 1994]	Puerto Rico	*D. alata*	7,1 et 8	20 SAP	3,7	NT	
[AIGHEWI et EKANAYAKE 2004]	Nigeria	*D. rotundata*	1,3 à 1,7	16 SAG	3	NT	Selon cultivar Mini-fragment (30g)
[DIBY *et al.* 2004]	Côte d'Ivoire	*D. alata* *D. rotundata*	4,5 à 8 2 à 4,5		2,7	ns	Selon site

* : période de maximum de développement foliaire, en semaines après germination (SAG) ou en semaines après plantation (SAP).
** : T = tuteuré, NT = non tuteuré, ns = non spécifié.

Peu d'études ont essayé de déterminer l'indice de surface foliaire optimal chez l'igname. Mais comme pour d'autres plantes rampantes, on peut s'attendre à obtenir des valeurs assez faibles puisque la plante concentre toutes ses feuilles dans une couche relativement mince (2,9 à 3,2 pour la patate douce) [HAHN et HOZYO 1980]. Même si le buttage permet un étagement du feuillage, si l'igname n'est pas tuteurée, l'indice de surface foliaire optimal doit être assez bas. Rodriguez (1997) montre que la production de matière sèche totale en fonction de la surface foliaire suit une courbe asymptotique. Il conclut qu'une amélioration du rendement peut être apportée si on maintient un indice de surface foliaire de 3 pendant la plus grande partie du cycle de *D. alata*.

La durée de vie foliaire d'une culture (leaf area duration, LAD) mesure l'aptitude de la plante à produire un indice de surface foliaire tout au long de son cycle. Ce paramètre traduit donc la capacité de la plante à intercepter de la lumière sur une longue période. Le tableau 7 reprend trois études réalisées en Inde et qui comparent la durée de vie foliaire de trois espèces d'igname. Ce paramètre varie fortement en fonction de la variété [CHOWDHURY 1998; ORKWOR *et al.* 1998], des conditions de culture mais aussi de son mode de calcul. La comparaison de différents essais est méthodologiquement douteuse. En

revanche, certaines pratiques sont connues pour avoir un effet notable sur la durée de vie foliaire (Tableau 8).

Tableau 7 : Comparaison des indices de surface foliaire de 3 espèces d'igname cultivées dans les mêmes conditions.

Année	Espèce	LAI_{max}	Epoque* (mois)	LAD (jours)
1992 [CHOWDHURY 1998]	*D. alata*	4 à 6	3ème ou 4ème	404 à 698
	D. rotundata	2,5 à 3,3	4ème	311 à 461
	D. esculenta	2 à 2,5	3ème	136 à 178
1993 [CHOWDHURY 1998]	*D. alata*	4 à 6	5ème ou 6ème	537 à 647
	D. rotundata	3 à 4	6ème	350 à 394
	D. esculenta	2	6ème	157 à 161
1999 [SUJA *et al.* 2000]	*D. alata*	8	5ème	330
	D. rotundata	1,9 (type nain) à 6	6ème	105 (nain) à 183
	D. esculenta	0,75	5ème	47

* : période de maximum de développement foliaire, en mois après plantation.

Tableau 8 : Pratiques culturales influençant la durée de vie foliaire.

Auteur(s)	Espèce	Pratique	Effet sur la durée de vie foliaire
[ENYI 1972a]	*D. esculenta*	Densité	-
[IITA 1974]	*D. rotundata* *D. alata*	Culture associée	-
[MADUAKOR *et al.* 1984]	*D. rotundata*	Billonnage	-
[MADUAKOR *et al.* 1984] [OSIRU et HAHN 1994]	*D. rotundata*	Paillage	- +
[EMURA *et al.* 1981]	*D. batatas*	Fertilisation azotée	+
[CHAPMAN 1965; ENYI 1973]	*D. alata*	Tuteurage	+
[ENYI 1972a]	*D. esculenta*	Taille des semenceaux	+

Plusieurs études ont montré une corrélation fortement positive entre la durée de vie foliaire et le rendement [CHAPMAN 1965; CHOWDHURY 1998; ENYI 1973; HAHN et HOZYO 1980; MADUAKOR *et al.* 1984; RODRIGUEZ 1997]. Mais cette relation ne semble pas s'appliquer aux indices de surfaces foliaires élevés [CHOWDHURY 1998]. Il est possible qu'à partir d'un certain niveau, le coefficient de transmission de la lumière soit trop faible et que la biomasse foliaire supplémentaire ne permette pas un gain d'interception du rayonnement. Une meilleure connaissance du coefficient d'extinction de la lumière des variétés d'ignames devrait permettre de confirmer cette hypothèse.

Certains auteurs recommandent la sélection de variétés présentant un feuillage moins important avec une durée de vie foliaire plus longue [RODRIGUEZ 1997; RODRIGUEZ et LEIHNER 1997a]. Cependant, il est primordial de prendre en compte la densité pratiquée avant de faire le choix de ces variétés afin d'éviter un faible recouvrement du sol (voir §4.5). De plus, il ne faut pas oublier le rôle de puits temporaires que peuvent avoir les feuilles. L'IITA a montré qu'une défoliation partielle du feuillage (50%) avait un effet très variable selon le génotype : de –53 à +20% et de -38 à -57% de rendement respectivement pour *D. rotundata* et *D. alata* [IITA 1995].

4.3. Analyse de croissance dans le temps

Les premières analyses de croissance ont été réalisées en fonction du temps [BLACKMAN 1919]. En conséquence, l'approche classique décrivait la croissance comme un changement de biomasse dans le temps (t). Le taux de croissance de la culture (crop growth rate, CGR) était facilement estimé à partir de récoltes successives en cours de saison : CGR = *dW/dt*. Il est apparu rapidement que ce paramètre ne pouvait pas servir de comparaison entre plantes et/ou localités puisqu'il ne tient aucun compte de la quantité de rayonnement incident et intercepté. Malgré cette constatation, la majorité des études de croissance réalisées sur igname utilise ce paramètre [CHOWDHURY 1998; ENYI 1972b; FERGUSON 1973a].

Cette première approche biaisée a débouché sur l'utilisation de deux autres paramètres, le taux de croissance relatif (relative growth rate, RGR) et le taux d'assimilation nette (net assimilation rate, NAR). Le taux de croissance relatif mesure l'efficacité de la plante à produire du nouveau matériel, donc la quantité de matériel en croissance de la plante par unité de poids sec [WATSON 1952] :

$RGR = \frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt}$, où W est le poids sec de la plante.

Mais l'utilisation RGR suppose que l'incrément de biomasse soit une fonction inverse de la biomasse déjà produite. Cette relation suppose que le rapport entre la biomasse et la surface foliaire reste constant en cours de culture. De plus, implicitement, ce paramètre ne prend pas en compte l'effet d'auto-ombrage entre feuilles pourtant fréquent [SINCLAIR et HORIE 1989]. Le RGR doit donc être utilisé avec prudence et son domaine de validité se cantonne souvent aux premiers stades de développement. Dans la littérature, les valeurs obtenues sur l'igname varient entre 0,1 et 0,8 g de matière sèche produite par g de biomasse déjà produite par semaine [ENYI 1972b; NJOKU *et al.* 1984; OKEZIE *et al.* 1986].

Le taux d'assimilation nette mesure l'excès du taux de photosynthèse sur le taux de respiration [WATSON 1952] et on le calcule comme suit :

$NAR = \frac{1}{L} \cdot \frac{dW}{dt}$, où L est la surface foliaire de la plante.

Le taux d'assimilation nette a été développé pour intégrer explicitement l'indice de surface foliaire dans les analyses de croissance, en reconnaissance de l'importance du processus d'interception du rayonnement dans l'analyse de production et de répartition de biomasse. Mais en plus de baser la croissance sur le temps, l'utilisation du NAR suppose une distribution uniforme du rayonnement sur les feuilles. De nouveau, la validité de l'équation du NAR se restreint aux feuillages peu denses et répartis de manière uniforme.

Chapman (1965), Sobulo (1972) et Okezie et al. (1986) observent des taux d'assimilation nette allant de 16 à 27 g de matière sèche par m² de feuille et par semaine. Ces valeurs sont beaucoup plus faibles que celles reportées dans la littérature pour d'autres espèces tropicales [BLACKMAN et BLACK 1959]. De leur côté, Njoku et al. (1973b) observent un NAR moyen de 40g.m^{-2}.semaine^{-1}.

Le taux d'assimilation nette de l'igname varie fortement en fonction de l'époque d'observation : [ENYI 1972a; JIMENEZ et RODRIGUEZ 1992]. Les apports du tubercule semence, l'évolution de l'encombrement foliaire et les changements d'équilibre dans les relations source-puits en cours de culture sont autant de facteurs susceptibles d'influencer ce paramètre.

4.4. Analyse de croissance en fonction du rayonnement

Les premières analyses de croissance réalisées sur la base de la quantité de rayonnement utilisable par la plante ont été réalisées par de Wit (1959). Mais c'est en 1977 que Monteith a publié un article établissant les bases théoriques et expérimentales de la relation entre l'accumulation de biomasse par la culture et la quantité de rayonnement absorbé. Cette relation, aussi appelée efficacité d'utilisation de la lumière (radiation use efficiency, RUE), est maintenant reconnue comme une approche robuste et méthodologiquement fiable pour la description de la croissance d'une culture.

Mais les données relatives à l'effet du rayonnement sur la croissance de l'igname sont rares. Goenaga et Irizarry (1994) ont utilisé des mesures de rayonnement mensuel et un modèle temporel de régression polynomiale pour décrire le taux de surface foliaire, l'accumulation et la répartition de biomasse chez *D. alata*. Leur étude a permis une analyse quantitative de la production et de la répartition de la biomasse, mais elle apporte peu de compréhension sur les bases physiologiques de cette production.

Rodriguez (1997) a mené une analyse fonctionnelle de la croissance de *D. alata* accompagnée d'observations sur le rayonnement intercepté et l'indice de surface foliaire. Mais, étonnamment, l'auteur ne calcule pas l'efficacité d'utilisation du rayonnement. Patetsos (2001) présente une valeur de RUE de 1,7 $g.MJ^{-1}$ de rayonnement utile à la photosynthèse absorbé pour trois génotypes de *D. alata*.

4.5. Répartition de la biomasse

La répartition des assimilats et la relation source-puits, ainsi que les mécanismes qui les contrôlent sont des processus importants en production végétale. La présence d'un organe de stockage souterrain introduit une dimension très particulière dans l'étude de la production de biomasse. En effet, à un moment donné du cycle, l'organe de réserve entre en compétition avec les feuilles en croissance comme « puit » potentiel pour les assimilats [LOOMIS et RAPOPORT 1976].

Les plantes à racines et tubercules peuvent être réparties en deux types extrêmes en fonction de la dynamique de répartition de biomasse [LOOMIS et RAPOPORT 1976] :

- Les plantes montrant une phase de croissance conjointe des deux types de puits (répartition équilibrée), comme la betterave.
- Et les plantes où la diminution du taux de croissance de l'appareil aérien marque le début de la tubérisation rapide (répartition alternée) comme la pomme de terre et l'igname.

Chez l'igname, de nombreuses études observent une relation entre le début de la tubérisation rapide et la fin de l'accumulation de biomasse dans la partie aérienne [OKOLI 1980; VANDEVENNE et CASTANIE 1985]. Mais dans certains cas, la croissance des lianes se maintient pendant et même après la période de grossissement du tubercule [TROUSLOT 1983; VANDEVENNE et CASTANIE 1985]. Dans la réalité, les facteurs du milieu peuvent avancer ou retarder la tubérisation et de ce fait, la distinction entre répartition alternée ou équilibrée se révèle souvent arbitraire.

La répartition de biomasse, à un moment donné, dépend du stade de développement de l'igname. Dans les premiers stades, les assimilats sont surtout répartis entre les racines et l'appareil aérien. Goenaga et Irizarry (1994) montrent que, trois mois après plantation, l'appareil végétatif possède plus de 90% de la matière sèche. L'initiation du tubercule ne commence généralement que 8 à 12 semaines après émergence pour *D. alata* [CAMPBELL *et al.* 1962b; CHAPMAN 1965; ONWUEME 1978a], 9 à 13 semaines pour *D. rotundata* [KPEGLO *et al.* 1982b; NJOKU *et al.* 1984; ONWUEME 1972; SOBULO 1972a] et 15 semaines pour D. *esculenta* [ENYI 1972a]. Cette phase de transition de la dominance de répartition des assimilats du système aérien vers le tubercule est un moment clé de la formation du rendement.

Le grossissement du tubercule continue souvent jusqu'au dessèchement total des feuilles (la croissance en longueur s'arrête en cours de sénescence) [TROUSLOT 1983]. La sénescence de l'appareil aérien complique donc les mesures d'indice de récolte chez l'igname. Dans la littérature, cet indice varie entre 0,50 et 0,69 en fonction des conditions de culture mais surtout de la variété [CHOWDHURY 1998; ENYI 1972b].

Comme nous l'avons vu au paragraphe 4.2, il existe une corrélation entre les paramètres de développement du feuillage (LAI, LAD, nombre de feuilles) et le rendement. La corrélation est souvent plus forte si elle se base sur le LAI au moment de l'initiation du tubercule [ENYI 1972b]. Le potentiel de tubérisation dépend donc directement de l'indice de surface foliaire au moment de son initiation et de la durée du remplissage. En hâtant l'initiation, si le développement aérien n'est pas suffisant, on risque de compromettre le rendement.

Pour les généticiens, le choix des critères sélection doit donc tenir compte du système de culture communément pratiqué et des variétés utilisées. En Afrique de l'Ouest où les densités sont faibles et où le recouvrement est rarement complet, il faut s'orienter vers la sélection de clone développant un appareil végétatif précoce et important. En revanche, dans des systèmes de culture plus intensifs, avec de fortes densités, la recherche doit s'orienter vers la sélection de variétés présentant un bon indice de récolte et une tubérisation précoce.

Chez l'igname, aucune étude portant sur la relation source-puits proprement dit n'a été réalisée. L'appartenance aux monocotylédones rend impossible l'utilisation de greffe réciproque comme cela a été utilisé avec succès pour la patate douce. Hahn et Hozyo (1980) soulignent la possibilité d'utiliser les propriétés inhibitrices de l'exposition du tubercule à la lumière pour étudier cet aspect de la physiologie de l'igname. De même, la pratique de la double récolte, l'effeuillage et le recepage pourrait être valorisée dans ce sens.

5. LE COMPORTEMENT DE L'IGNAME AU CHAMP

5.1. Influence de la désaisonnalisation

Beaucoup d'études ont été réalisées sur le sujet et les résultats sont souvent confus et contradictoires. Cependant, une meilleure compréhension des méthodes utilisées et de leurs influences sur les résultats permet de nuancer ces contradictions apparentes. En condition de croissance optimale (irrigation, tuteurage, ...), la culture hors saison de l'igname fait intervenir deux types de facteurs :

- Les facteurs exogènes. Il s'agit de l'influence des conditions environnementales (principalement le photopériodisme). Comme nous l'avons vu aux paragraphes 1.1

et 3.6.1.3, l'influence de la durée du jour (ou de sa variation) est de type quantitatif et varie fortement avec la variété et l'espèce cultivée [VANDEVENNE et CASTANIE 1985].

- Les facteurs endogènes. Ils s'expriment surtout à travers l'influence du tubercule semence. Celui-ci dépend de son âge qui lui-même dépend du délai entre la maturité du tubercule et la plantation, et du mode de gestion de la dormance (tableau 9).

Tableau 9 : Influence du mode de gestion de la dormance sur le développement de l'igname hors-saison.

	Gestion de la dormance	Age du tubercule	Auteur(s)	Résultats
Plantation précoce	Récolte avant maturité		[GREGORY 1968] [DAUDET 1980; OKOLI 1980]	Germination hors saison Germination à la date normale
	Sans traitement	Normal	[LAL et HAHN 1973; ONWUEME 1975a, 1977; WAITT 1963]	Variables selon l'écologie et les pratiques culturales (cf. §5.2.4). Germination à la date normale.
	Avec traitement physique ou chimique pour rompre la dormance	Jeune	[CAMPBELL *et al.* 1962b]	Le cycle se déroule normalement et le décalage se maintient en année 2.
	Plants issus de CIV et donc d'âge identique	Normal	[LACOINTE 1984]b]	Cycle prolongé. Le décalage ne se maintient pas l'année suivante.
Plantation tardive	Conservation en condition naturelle et dégermage manuel	Vieux	[CLAIRON et ZINSOU 1980; ENYI 1973; IRIZARRY et RIVERA 1993; MARTIN 1974; NJOKU *et al.* 1973; ONWUEME 1975a; VANDEVENNE et CASTANIE 1985]	Raccourci le cycle de l'igname. Le décalage ne se maintient pas en année 2 (raccourcissement de la dormance)
			[EDEM 1975]	Augmente la probabilité de floraison
	Prolongation de la dormance par radiation gamma ou traitement chimique	Normal à vieux*	[GOODING et HOAD 1967a]	Plantation tardive raccourci le cycle de l'igname
	Conservation en atmosphère contrôlée (HR : 80% et T : 18°C)	Normal à vieux**	[ARNOLIN 1981; MATHURIN 1985]	Le cycle se déroule normalement. (Germination rapide. Plus de tiges et de tubercules par plantes. Rendement supérieur.)
	Par bouturage	Selon l'âge du rameau	[BUFFARD-MOREL 1980]	Variables. Tendance à ramener le repos vers la saison normale.
	Plants issus de CIV et donc d'âge identique	Normal	[LACOINTE 1984]b]	Raccourcissement du cycle dû à la photopériode.

* : selon que le traitement arrête le vieillissement du tubercule ou bloque la germination sans affecter les régulateurs de croissance.
** : l'évolution physiologique paraît ralentie mais non stoppée (perte de dominance apicale à la germination et parfois « boulage ».

Ainsi, la plantation précoce de tubercules récoltés immatures permet une germination hors saison pour Gregory (1980) mais non pour Daudet (1980) et Okoli (1980). Le premier auteur a travaillé sur des fragments de tubercules d'ignames médicinales (*Dioscorea floribunda* Mart et Gal et *Dioscorea composita*) alors que les deux suivants ont travaillé avec des tubercules entiers de *D. trifida*, *D. alata* et *D. rotundata*.

Quand elle est possible, l'observation de la date de germination de la génération suivante apporte aussi un éclaircissement. Clairon et Zinsou (1980) ont planté une variété de *D. alata*

d'avril à septembre (ébourgeonnage). Ils montrent que le cycle est d'autant plus court que la plantation est tardive. De plus, les tubercules fils récoltés après dessèchement de l'appareil aérien germent tous 12 ±1 mois après la levée de la dormance du tubercule mère, donc avec une dormance très brève pour les tubercules plantés 6 mois après levée de la dormance. En revanche, Campbell et al (1962) montrent qu'après la plantation précoce de tubercule par rupture de la dormance, le décalage du cycle se maintient l'année suivante. Dans le deuxième cas, le tubercule planté est jeune (rupture de la dormance) alors que dans le premier, l'ébourgeonnage successif aboutit à un tubercule âgé physiologiquement.

En partant de plants issus de culture in vitro (donc d'âge physiologique identique), Lacointe (1984) isole l'effet du climat sur la croissance et le développement d'ignames *D. alata* en plantation échelonnée. Il montre une réduction très importante du développement maximal de la partie souterraine, après plantation en conditions de durées de jours décroissantes. Le cycle de la plante semble se raccourcir avec une plantation tardive aboutissant à un certain regroupement des dates de fanaison de la partie aérienne et des dates de germination du tubercule en année deux. Pour cette variété d'igname et dans les conditions guadeloupéennes, il n'est donc pas possible de réaliser une culture hors saison.

Enfin, il est intéressant de noter que l'utilisation de semences de *D. trifida* provenant de Guyane et plantées en Guadeloupe (donc avec un décalage du cycle de 6 mois) permet une culture hors saison la première année. Par la suite, la plante semble, en trois ou quatre saisons, caler son cycle sur celui des ignames de Guadeloupe [LACOINTE 1984].

5.2. Influence des pratiques culturales

5.2.1. Origine des semenceaux

En laissant de côté le problème de l'état sanitaire des semences, Miege (1957) montre que les morceaux issus de la tête du tubercule germent plus rapidement et permettent un gain de rendement. Depuis, cette observation a été confirmée de nombreuses fois [ENYI 1973; FERGUSON *et al.* 1980; VANDEVENNE 1976] avec plusieurs explications possibles : gradient de concentration en nutriments, de matière sèche, d'âge physiologique, absence ou présence d'un bourgeon préformé, ... Mais dans la pratique, il est difficile de séparer ces différents effets.

5.2.2. Taille du semenceau

La taille des semenceaux varie fortement selon la région de production et les objectifs de production. En Afrique de l'Ouest ou en Papouasie Nouvelle Guinée, la production des tubercules de cérémonie nécessite des semenceaux de parfois quatre kilogrammes [COURSEY 1967] alors que pour la production de semences par mini-fragment, la taille de ceux-ci varient entre 20 et 80g [ASIABAKA 1996; OKEZIE 1986a].

De la taille de la semence dépend directement la quantité d'énergie, de nutriment et de réserve hydrique accessible à la plantule jusqu'à son passage à l'autotrophie. La composition de la semence dépend de sa taille mais aussi de la partie du tubercule mère dont est issu le matériel de plantation. On observe en effet un gradient biochimique longitudinal dans le tubercule [FERGUSON 1973a].

En règle générale, les gros tubercules permettent une germination et une émergence plus rapide, une croissance plus vigoureuse de la jeune plantule, une surface foliaire accrue, et donc souvent une augmentation du rendement [AKORODA 1985; BAKER 1964; ENYI 1972A; ENYI 1972B; FERGUSON 1973A; GIRADOT 1956; MIEGE 1957; NAKANISHI ET NEGURA 1958]. Cet avantage a été observé sur la pomme de terre et le manioc également [BRENNER et TAHA 1966; ENYI 1973]. L'utilisation de gros tubercules permet aussi une entrée en phase de tubérisation rapide plus précoce, par conséquence une période de tubérisation plus longue [ONWUEME 1978a].

De plus, il a été montré que proportionnellement, les gros tubercules sont capables de transférer plus de nutriments que les petits, augmentant encore l'avantage lié à leur taille [FERGUSON 1973a; ONWUEME 1975b]. Le taux de germination est lui aussi plus élevé. Cela s'explique en partie par un plus grand nombre de bourgeons germés [ONWUEME 1973]. Si la tige principale est endommagée précocement, d'autres peuvent prendre le relais. Si plusieurs tiges survivent, leur développement s'individualise, expliquant ainsi pourquoi la plantation de gros tubercules permet de récolter un plus grand nombre de tubercules par hectare [ONWUEME 1972]. Cependant, plus le tubercule semence est gros, plus le taux de multiplication est faible [ONWUEME 1978a]. Pour un système donné, il doit être possible d'identifier une taille de semence et une densité optimale.

En revanche, les plantes issues de semenceaux de grandes tailles semblent moins bien utiliser les ressources. Leur taux d'assimilation nette et le taux de croissance relative sont plus faibles que pour les plantes issues de petits tubercules et le passage à l'autotrophie plus lent [FERGUSON 1973a; NWOKE *et al.* 1973].

5.2.3. Travail du sol

L'igname peut être cultivée sur butte [WAITT 1961], sur billon, à plat [MORGAN 1955; OWUSU et OFORI 1969] ou en lit surélevé [COURSEY 1967]. Le choix dépend surtout des propriétés du sol (à plat sur des sols sableux, profonds et bien drainants), de la topographie (buttage en bas-fond), du degré d'intensification de la culture (billons en culture mécanisée) et de la disponibilité en main d'œuvre [LUGO *et al.* 1993]. Au Nigeria, Lal et Hahn (1973) montrent que le mode de plantation (à plat, sur billon ou sur butte) n'a pas d'effet significatif sur le rendement. Ils recommandent la confection de buttes uniquement pour des sols superficiels ou pour des nappes d'eau affleurante en saison des pluies. Cette observation est confirmée par Maduakor et al. (1984) qui ne mesurent pas de différence de rendement entre la plantation sur billon et la plantation à plat.

Bien que Onwueme (1978) montre que le buttage n'est pas toujours nécessaire, la majorité des agriculteurs au Nigeria le pratique [ASADU 1989]. La facilité de récolte influence aussi ce choix. Le buttage évite, entre autre, le contact des racines et du tubercule avec la nappe d'eau en saison des pluies. Et il permet d'augmenter la conductivité hydraulique du sol, notamment en ramenant les horizons superficiels du sol, plus riches en macropores [ASADU *et al.* 1996]. De plus, cette pratique est indispensable pour des sols dont la profondeur est inférieure à 50 cm.

La plantation dans de larges buttes permet un rendement par plante supérieure et produit de plus gros tubercules, mieux valorisables sur les marchés de l'Afrique de l'Ouest [KANG et WILSON 1981]. Okigbo (1973) montre que la plantation sur butte ou billon augmente le nombre de tubercule à la récolte par rapport à la plantation à plat.

5.2.4. Date de plantation

Une plantation précoce (en saison sèche) permet un gain de rendement de 30% en comparaison avec une plantation en début de saison des pluies [LAL et HAHN 1973; ONWUEME 1977; WAITT 1963]. Cependant, cette technique s'accompagne parfois de problèmes phytosanitaires (pourriture, termites, ...) et d'un sarclage supplémentaire puisque le travail du sol est réalisé 1 à 2 mois avant la plantation.

Dumont et Choppart (1992) montrent que la date de plantation a un effet très marqué sur l'indice d'occupation du sol et dans une moindre mesure sur la profondeur racinaire. Cet effet serait principalement dû à une meilleure humectation du sol si la plantation est réalisée au début de la saison des pluies.

Clairon et Zinsou (1980) montrent que le nombre de tubercules par plante est en relation avec le nombre de tiges germées et que ces deux paramètres augmentent avec un retard de plantation. Arnolin et Mathurin (1983) observent aussi cette relation entre l'âge de la semence et le nombre de tiges (donc de tubercules). Mais cette relation semble dépendre de la variété.

5.2.5. Densité

L'igname est le plus souvent plantée en buttes ou sur billon avec des densités oscillant entre 4.000 et 35.000 plants par hectare. Le choix de la densité est fortement lié à la taille du semenceau. Souvent, les petites semences sont utilisées à haute densité alors que les grosses semences sont plantées à de plus grands écartements. Pour combiner les deux, les anglais parlent de « seed rate », ou quantité de semenceaux par hectare. Ce paramètre combinant densité et taille de semence est assez stable, même entre systèmes fort différents. Il est de l'ordre de ±700g de semence.m^{-2} [ONWUEME et HAVERKORT 1991].

En général, le rendement de l'igname augmente avec une augmentation de densité pour *D. rotundata* [AFONJA 1967; BAKER 1964; GURNAH 1974], *D. alata* [BAKER 1964; CARO-COSTAS et SERVANDO 1968; COSTAS *et al.* 1968; GOODING 1967; GOODING et HOAD 1967b; WOOD 1933], *D. trifida* [HENRY 1967] et *D. esculenta* [ENYI 1972a]. En revanche, Ferguson (1973a) n'observe aucune différence significative de rendement surfacique en fonction de la densité (sauf pour de petites semences). Mais seules deux densités ont été testées, toutes deux relativement élevées (18000 et 36000 plants.ha^{-1}). Par contre, il observe comme Enyi (1972a) sur *D. esculenta* et Gurnah (1974) sur *D. rotundata,* un effet marqué de la densité sur la taille et le nombre de tubercules récoltés.

Au Nigeria, Oriuwa et Onwueme (1980) ont testé différentes densités et tailles de semenceaux de *D. rotundata* et *D. alata*. Les meilleurs résultats, en terme de rendement, sont obtenus avec la plus forte densité testée (30.000 plants/ha) et les plus grands semenceaux (300g). Mais les auteurs expliquent que même si le rendement net est plus élevé, le système requiert beaucoup de semence. Ils différencient alors deux types de situation. La première où le manque de terre est limitant et la deuxième où les semences sont limitantes. Afin de mesurer les performances agronomiques du système, ils recommandent l'utilisation du rendement net dans le premier cas et dans le second, l'utilisation d'un indice de rendement généralisé (IRG). Ce dernier combine le rendement net avec le coefficient de reproduction : IRG = rendement net x coefficient de reproduction [ORIUWA et ONWUEME 1980]. L'utilisation de cet indice donne des résultats opposés aux

précédents (densité de 10.000 plants/ha et semenceaux de 100g). D'autres auteurs ont souligné la nécessité de prendre en compte la quantité de semence nécessaire dans un système [BAKER 1964; KING et RISIMERI 1992; WAITT 1963]. Rodriguez (1997) montre qu'une augmentation de la quantité de semence par hectare permet d'atteindre plus rapidement un indice de surface foliaire maximum mais que ce dernier n'est pas significativement plus élevé.

5.2.6. Tuteurage

Il existe de nombreuses méthodes pour tuteurer l'igname. Au Nigeria, la méthode la plus répandue utilise un, trois ou quatre tuteurs qui sont attachés ensemble à leur sommet [WAITT 1961]. Il est aussi possible d'espacer les tuteurs ou de confectionner un treillis afin de diminuer le nombre de tuteurs nécessaires. Les sources de tuteurs sont presque aussi nombreuses que leurs utilisateurs : tuteurs vivants (*Gliricidia*, tabac, ...) ou morts, résidus de récolte (tige de sorgho, coton, maïs, ...), bois de coupe, ...

Beaucoup d'études ont montré l'intérêt du tuteurage en terme de rendement [BAYOT 1994; CORELL *et al.* 1955; COSTAS *et al.* 1968; COURSEY 1967; ENYI 1971, 1972b; IGWILO 1989; IITA 1974; IRVINE 1940; KING et RISIMERI 1992; WAITT 1961; WILSON et AKAPA 1980]. Le principal avantage réside dans une meilleure répartition du feuillage (augmente l'interception de rayonnement). Les plants tuteurés développent un indice de surface foliaire plus élevé et une durée de vie foliaire accrue [CHAPMAN 1965; ENYI 1972b].

Mais d'autres avantages existent. Ainsi, le tuteurage semble aussi avoir une influence positive dans la lutte contre l'anthracnose chez *D. alata* [NWANKITI et AHIARA 1983]. De plus, cette technique permet d'augmenter la compétitivité de l'igname pour la lumière vis-à-vis des mauvaises herbes [WAITT 1961].

La sensibilité au tuteurage dépend de l'espèce et de la variété. Ainsi, *Dioscorea dumetorum* (Kunth) Pax ne semble pas souffrir d'une plantation à plat (sans tuteur), alors que *D. alata*, *D. rotundata* et *D. cayenensis* montrent une perte de rendement de 35, 50 et 66% respectivement [WAITT 1961]. Enyi (1972b) montre que la biomasse totale produite est plus importante lorsque l'igname *D. esculenta* est tuteurée. Cette observation est confirmée par Enyi (1973) et Okigbo (1973) qui montrent que le tuteurage augmente le nombre de tubercules par plante et la vitesse de tubérisation de *D. esculenta*. Dumont et Choppart (1992) montrent que le tuteurage de *D. alata* permet un développement du système racinaire plus important et plus profond.

Mais le coût écologique et économique (main d'œuvre) lié au tuteurage a orienté la recherche vers la création de systèmes et la sélection de variétés moins sensibles à la plantation sans tuteur.

5.2.7. Apport de matière organique, résidus de récolte et paillage

Dans le cas de l'igname, il est fréquent de réaliser un paillage localisé sur le sommet de la butte ou du billon (appelé chapeau ou coussinet) [WAITT 1961]. Ainsi réalisé, le paillage permet de jouer sur la température du sol et le bilan hydrique de la butte ou du billon. Lal et Hahn (1973) ont montré que la croissance de l'igname est affectée par des températures supra-optimales et un déficit hydrique tôt dans la saison. Avec Maduakor et al. (1984), ils montrent que le paillage réduit la température journalière maximale et améliore le statut

hydrique du sol. Mais cette technique est plus utile dans les régions où la plantation se fait pendant la saison sèche et où les précipitations sont restreintes [BROWN 1931; WAITT 1961]. Dans ces conditions, les résultats peuvent être spectaculaires (50% d'émergence en plus et augmentation de rendement de 30%) [WAITT 1961, 1963].

En dehors de cette pratique, quelques expériences ont été réalisées sur l'apport de matière organique. Elles montrent en majorité, un effet positif sur le rendement [CAMPBELL et GOODING 1962; FERGUSON et HAYNES 1970; WAITT 1961]. Mais les résultats varient selon la source de matière organique [BAYOT 1994; CABIDOCHE 2000; CLAIRON *et al.* 1988; CLAIRON *et al.* 1980; OLIVEIRA *et al.* 2002].

Au Nigeria, différents types de paillage (plastiques et pailles de riz) ont été testés pour la production de semences à partir de mini-fragments [OSIRU et HAHN 1994]. Les résultats montrent que le paillage plastique avec du polyéthylène, face blanche au dessus, donne les meilleures performances. Par rapport au système traditionnel, il permet de presque doubler la taille moyenne des tubercules. Dans cette expérience, le paillage a permis d'obtenir de plus grands indices de surface foliaire pendant plus longtemps. L'avantage de cette technique en terme de gestion des plantes adventices est évident.

Mais l'utilisation de matière organique ou de paillage pose des problèmes d'accessibilité et de manutention difficiles à résoudre en agriculture de subsistance. Un certain nombre de techniques, mieux adaptées à l'agriculture africaine, ont été proposées depuis quelques années par la recherche dans le domaine de la production durable d'ignames. Parmi celles-ci, on peut citer les techniques d'agroforesterie à base de légumineuses arbustives qui, notamment au Bénin, ont montré des premiers résultats encourageants en milieu paysan [DOPPLER *et al.* 2000]. Les systèmes de culture utilisant les plantes de couverture et les techniques de semis direct sur couverture végétale (SCV) constituent une autre voie prometteuse pour la mise au point d'une agriculture durable en zone tropicale.

Ces techniques sont bien connues et maîtrisées pour les plantes à graines (céréales, légumineuses, coton..) [SEGUY et BOUZINAC 2001]. Par contre, peu d'expérimentations SCV intègrent les plantes à racines et tubercules (RT) malgré leur importance dans une grande partie des zones tropicales. Des essais préliminaires (Côte d'Ivoire, Bénin) ont montré que la plantation d'igname [CORNET *et al.* 2005a] et de manioc sous mulch de légumineuse, sans buttage, donnaient des résultats encourageants [AUTFRAY et TCHETCHE 1999; CHARPENTIER 1998; CHIKOYE *et al.* 2002; EKELEME *et al.* 2000]. Moins compliquées à gérer mais souvent d'adoption difficile, les jachères améliorées présentent également un grand intérêt. En Afrique de l'Ouest, le développement de tels systèmes de culture demande encore certaines mises au point et nécessite une validation pour leur adoption effective, par une approche participative en milieu paysan.

5.2.8. Fertilisation minérale

Indépendamment des coefficients de variation élevés rencontrés généralement dans les expérimentations sur igname [FERGUSON *et al.* 1969], la réponse à la fumure minérale reste faible : 59% de réponses positives dont seulement 24% d'essais présentant des différences significatives entre traitements [CORNET *et al.* 2005b]. L'application d'engrais composés suit cette tendance (Tableau 10).

Tableau 10 : Cinquante ans d'expérimentations en fumure minérale de l'igname.

Espèce	Fumure	+	+*	-	Auteurs
Da	N	13	4	9	[ACOSTA et CEPEDA 1994; ADENIJI 1998; BAYOT 1994; BEHURA et SWAIN 1997; CHABALIER 1980, 1982; CHAPMAN 1965; DIBY 2000; DUMONT 1984, 1985; ETTIEN 2000; EVANGELIO et QUEVEDO 2002; FERGUSON et HAYNES 1970; GIGOU *et al.* 1987; GIGOU et TRAORE 1987a, b; GOODING 1971; IRIZARRY *et al.* 1995; JANINE 1985; KHAIRUDDIN et SIMATUPANG 1996; LIU 1989; OBIGBESAN *et al.* 1976; OKWUOWULU 1995; OYETUNJI *et al.* 2003; RAO *et al.* 1989; SHYU et CHENG 1978; SORO *et al.* 2001; SORO *et al.* 2003; SOTOMAYOR-RAMIREZ *et al.* 2003; VANDER ZAAG *et al.* 1980; YEBOUA et GODO 1990]
	P	1	1	1	
	K	4		2	
	Composé	19	9	13	
Dc	N	2	2	7	[BIGOT 1977; DIBY 2000; DOUMBIA 1996; DUMONT 1985, 1988; ETTIEN 2000; GIGOU et TRAORE 1987a; LYONGA 1980; LYONGA *et al.* 1973; MACEDO et SANTOS 1998; OBIGBESAN *et al.* 1976; SANTOS et MACEDO 1998; SORO *et al.* 2001]
	P			2	
	K	1	1	2	
	Composé	1	4	9	
Dr	N	6	5	6	[ADENIJI 1998; ADUAYI et OKPON 1980; AMON 1962; ASADU *et al.* 1988; DUMONT 1985; GIGOU *et al.* 1987; GURNAH 1974; IRIZARRY et RIVERA 1985; KANG et WILSON 1979; KANG et WILSON 1981; KAYODE 1985; KOLI 1973; KPEGLO *et al.* 1981; LYONGA 1980; LYONGA *et al.* 1973; NWINYI 1983; OBIGBESAN *et al.* 1976; OKWUOWULU 1995; OYETUNJI *et al.* 2003; SOBULO 1972a; SORO *et al.* 2001; SORO *et al.* 2003; SOTOMAYOR-RAMIREZ *et al.* 2003; TRECHE 1989; TRECHE et GUION 1986; VANDER ZAAG *et al.* 1980]
	P	3		9	
	K	3	1	11	
	Composé	9	11	6	
Non précisé /autres	N	3	9	8	[DJOKOTO et STEPHENS 1961; DUMONT et TOKPA 1989; EKPETE 1976; EMURA *et al.* 1981; FERGUSON et HAYNES 1970; FUJIYAMA et NAGAI 1985; IIDA et KATO 2002; JIMENEZ et RODRIGUEZ 1992; KHAN et ZAIDI 1989; KHAN *et al.* 1978; LE BUANEC 1972; LYONGA 1980; LYONGA *et al.* 1973; NANDI et CHATTERJEE 1992; NYE 1954; OKWUOWULU 1995; PUREA et MATAORA 1996; RISHI *et al.* 1994; SAHA et CHATTERJEE 1991; SINGH *et al.* 1981; SINGH *et al.* 1985; SINGH *et al.* 1973; TRECHE 1989; VANDER ZAAG 1978; VANDER ZAAG *et al.* 1980; ZAIDI et KHAN 1990]
	P	4	3	5	
	K	4	1	4	
	Composé	9	5	3	
Total	N	24	20	30	74 essais
	P	8	4	17	29 essais
	K	12	3	19	34 essais
	Composé	38	29	31	98 essais
TOTAL		**82**	**56**	**97**	235 essais

Adapté de Cornet et al., 2005b
(+) : nombre d'essais présentant une réponse positive, (+*) : réponse positive significative, (-) : pas de réponse.
(Da) : *D. alata*, (Dc) : *D. cayenensis*, (Dr) : *D. rotundata*.

Tous types de fertilisation confondus, *D. alata* semble répondre plus fréquemment à la fumure minérale (67% de réponses positives) que les deux espèces africaines *D. cayenensis* et *D. rotundata* (48%). Cette différence de réponse entre espèces a déjà été mise en évidence pour *D. alata*, *D. esculenta* et *D. trifida* [FERGUSON et HAYNES 1969; FERGUSON et HAYNES 1970]. Gooding et Hoad (1967) observent des différences de développement du tubercule entre variétés de *D. alata*.

Dans ce tableau, la réponse à l'azote est la plus fréquente : 59% de réponses positives mais seulement 27% d'essais avec des différences significatives entre traitements, le plus souvent à de faibles doses. Les fortes doses amènent rarement un gain de rendement supplémentaire significatif et parfois même une baisse de rendement. En conséquence, en agriculture de subsistance, on recommande de ne pas dépasser 40 kg N/ha (plus 40 kg P_2O_5 et 40 kg K_2O) puisque les effets les plus marqués apparaissent avec les premières doses appliquées.

La réponse au potassium est moins fréquente : 44% de réponses positives mais seulement 9% d'essais avec des différences significatives entre traitements. Cependant, relativement peu d'essais (34) ont été réalisés sur la fumure potassique alors que l'on connaît son importance dans la formation du rendement et de la qualité d'autres plantes à racines et tubercules [CONSTANTIN *et al.* 1977; IMAS et BANSAL 1999; JANSSON 1978; OBIGBESAN 1980; WALWORTH *et al.* 1990; WILSON 1970]. La réponse de l'igname au potassium semble dépendante de l'origine du sol [AMON et ADETUNDJI 1969], de l'historique parcellaire

[IRVING 1956] et surtout de l'espèce [FERGUSON et HAYNES 1970; OBIGBESAN 1981; OBIGBESAN *et al.* 1976].

La réponse au phosphore est relativement rare : 41% et seulement 14% de réponses significatives. Deux hypothèses peuvent expliquer cette « indifférence » de l'igname à la fumure phosphatée. D'abord, avant de passer à l'autotrophie, la plante vit sur les réserves du tubercule semence et c'est particulièrement vrai pour le phosphore. Chez *D. alata,* le contenu en P de plantes provenant de semence est le double de celui provenant de bouture de tige et ce, alors qu'aucun symptôme de carence n'est visible et que les infections vasculaires racinaires par mycorhizes sont similaires [VANDER ZAAG *et al.* 1980]. Une grande partie du contenu en P de la plante pourrait donc provenir du tubercule semence. Ensuite, rapidement après le passage à l'autotrophie, l'association avec des mycorhizes permettrait à l'igname de s'affranchir d'une grande partie de ses besoins en P. Un essai mené à l'IITA montre que la colonisation par les mycorhizes est lente (35-40% des racines fines après 50 jours puis 40-45% après 90 jours) mais dépasse rapidement le seuil des 20% en deçà duquel l'infection n'est pas utile à la plante [IITA 1974].

Hahn et Hozyo (1980), en partant de l'exemple de la patate douce, recommandent une fertilisation azotée modérée et une fertilisation potassique précoce. La première afin de ne pas exacerber la compétition entre le tubercule et l'appareil aérien vis-à-vis de la répartition des assimilats. La deuxième en se basant sur le fait que l'igname, comme la patate douce, initie le prétubercule peu de temps après l'émergence de la tige. Et, au moment de l'initiation du tubercule (phase de division cellulaire qui déterminera le potentiel du puits), le rapport N/K doit rester faible afin de ne pas favoriser le développement foliaire sur la création du massif néoformé. Dans tous les cas, il serait intéressant de déterminer la date d'entrée en phase active de division cellulaire selon l'espèce ou la variété d'igname.

5.2.9. Association culturale

En Afrique de l'Ouest, les ignames sont le plus couramment cultivées en association, parfois avec plus de cinq espèces différentes [COURSEY 1967]. Cependant, l'estimation de l'importance des systèmes de culture associée est relativement difficile et dépend souvent de la définition qui leurs sont données (degré de chevauchement des espèces, complexité, densité critique des composantes secondaires, …). Ainsi, au Nigeria, Manyong (1998) et Diehl et Winch (1979) montrent que plus de 80% des champs d'ignames sont associés à une ou plusieurs autres composantes (okra, poivrier, maïs, sorgho, mil et niébé principalement) alors que Okigbo et Greenland (1976) relèvent 41 % des surfaces d'ignames sans plantes associées [DIEHL et WINCH 1979; MANYONG *et al.* 1998; OKIGBO et GREENLAND 1976].

Même s'il coexiste souvent un grand nombre d'associations culturales faisant appel à l'igname, deux grands types prédominent : l'igname dans les plantations pérennes et l'igname associée aux cultures vivrières.

En association, les composantes vivrières les plus courantes sont le maïs, l'okra (*Hibiscus esculentus* L.) et diverses cucurbitacées [COURSEY 1967]. On retrouve moins souvent l'arachide, les haricots *(Vigna* spp. et *Phaseolus* spp.), le manioc, le gingembre, le mil, l'ananas, le taro, la tomate, … [DUMONT *et al.* 1994; MISSAH et PETERS 1998; NWEKE 1981]. Plus récemment, la patate douce est associée à l'igname pour le contrôle des plantes adventices [PRUDENCIO *et al.* 1992]. Dans la plupart de ces systèmes, l'igname est la composante principale et les densités des autres espèces sont réduites afin de ne pas

diminuer sa production [VERNIER 2002]. A l'inverse, lorsque l'igname est associée à une plantation pérenne de rente (caféier en Côte d'Ivoire, Cocotier en Inde, cacaoyer au Cameroun, …), sa production passe en second plan.

Très peu d'études ont été réalisées sur les cultures associées à base d'igname. La plupart d'entre elles traitent de cultures intercalaires ou complantées. Malgré leur importance, les travaux traitant de culture en mélange sont plus rares encore. Toutes les études visent à répondre à la question : « quelle est l'association la plus productive ? ». Les résultats sont variables, mais aucuns ne permettent de savoir pourquoi. Cependant, dans la plupart des études, l'igname souffre de l'association et son rendement chute significativement [CORNET 2005; WAITT 1961]. Une meilleure compréhension du type de compétition (eau, nutriments, lumière) mis en jeu et des périodes critiques permettrait une gestion plus efficace du système.

Dans tous les essais, il ressort qu'aux densités communément pratiquées en Afrique de l'Ouest, l'igname n'est pas assez compétitive vis à vis des composantes associées (ou des plantes adventices). Ce qui explique pourquoi les agriculteurs associent souvent les autres composantes à de faible densités, et en suivant un schéma de plantation dispersée.

De plus, dans de nombreux systèmes traditionnels, il semble que le recours à la culture associée permette un tuteurage, même temporaire, de l'igname plantée précocement. Cette fonction de la composante associée reste à prendre en compte.

Aucune étude ne porte sur l'identification ou la sélection de critères variétaux spécifiques à la culture associée. C'est pourquoi le travail d'amélioration de ces systèmes ne peut se passer d'une forte interaction entre agronomes et sélectionneurs.

6. LA MODELISATION DE LA CULTURE

En modélisation, il existe plusieurs approches, conduisant à des modèles de plus en plus complexes. En l'absence d'un grand nombre de données sur l'igname, il est illusoire d'espérer un modèle explicatif. En revanche, l'utilisation de modèles mécanistes, permet d'avoir une vision quantitative et dynamique de l'action combinée de différents facteurs environnementaux sur le fonctionnement d'une culture [BONHOMME *et al.* 1996].

La présence d'un organe de stockage souterrain introduit une particularité dans le développement de la plante et plus particulièrement dans la répartition des assimilats (cf. §4.5). Il existe assez peu de modèle simulant la croissance et le développement des plantes à racines et tubercules. Singh et al (1998) recensent des modèles pour le manioc (CROPSIM-Cassava), les aroïdes (SUBSTOR-Aroids) ou la pomme de terre (SUBSTOR-Potato) mais aucuns pour l'igname. Le modèle le plus simple établit une relation entre la fraction du rayonnement intercepté depuis l'initiation du tubercule et la biomasse fraîche du tubercule, comme réalisé sur la pomme de terre par Haverkort et Harris (1987). A partir de là, il est possible d'intégrer la production des autres organes de la plante. On intègre ainsi l'indice de récolte au modèle [ONWUEME et HAVERKORT 1991].

Dans le cas de l'igname, la modélisation de sa croissance et de sa production pourrait permettre de :

- mettre en évidence les manques de connaissances et aider à concevoir les expérimentations pour remédier à ces lacunes,
- mieux appréhender les facteurs déterminant le rendement (physiologie du rendement),
- pouvoir prédire le rendement potentiel sous différentes conditions écologiques,
- mieux comprendre la différence entre les rendements observés (environ 10 t/ha) et les rendements potentiels (> 70 t/ha [GURNAH 1974; IRIZARRY et RIVERA 1993; VANDER ZAAG *et al.* 1980]).

Une première tentative de modélisation a été réalisée sur base de l'article de Onwueme et Haverkort (1991) [SPIJKERBOER *et al.* 1990]. Cependant, beaucoup de paramètres ont été fixés arbitrairement sans qu'il soit possible de les valider. Par la suite, Rodriguez (1997) a développé un autre modèle préliminaire sur *D. alata*, appelé YamSim et adapté du modèle SUCROS (Simple and Universal CROp growth Simulator). YamSim permet d'estimer la croissance potentielle d'une culture en conditions optimales. Le modèle calcule l'accumulation de carbohydrates comme une fonction de la quantité de CO_2 assimilée par une feuille, du rayonnement absorbé par la culture et de la surface foliaire. Il a été calibré avec une variété de *D. alata* cultivée au Costa Rica (Guàpiles), dans des conditions hydriques et nutritionnelles optimales, en utilisant le rayonnement total, la température journalière moyenne et l'humidité relative entre le 152ème et le 336ème jour après plantation. Le taux de croissance, l'indice de surface foliaire, le développement et les coefficients de répartition sont basés sur des observations hebdomadaires.

Diby et al. (2004) ont testé le modèle sur deux espèces d'igname (*D. alata* et *D. rotundata*) dans des conditions écologiques contrastées. Mais le modèle a surestimé la production de biomasse de la culture dans trois cas sur quatre. Les auteurs imputent la différence entre les valeurs estimées et mesurées aux différences de fertilité du sol et aux différences génotypiques. Mais les conditions de culture ont dû jouer un rôle important dans ces différences. Rodriguez (1997) a élaboré son modèle à partir d'expérimentations en culture irriguée et tuteurée avec des densités allant de 2 à 9,5 plantes par m², alors que Diby et al. (2004) travaillaient en culture non-irriguée et non tuteurée avec une densité de 2 plantes par m².

7. PERSPECTIVES

Que ce soit dans une optique de meilleure compréhension de la plante ou de modélisation, la bibliographie réalisée ci-dessus montre clairement qu'il existe très peu d'expérimentations touchant à l'écophysiologie de l'igname. Ces expérimentations ont été réalisées dans des conditions extrêmement variables et les résultats sont souvent parcellaires. Même si elles permettent de répondre à des questions spécifiques, elles apportent peu à la compréhension de la culture. Les prédictions de rendements réalisables à partir de ces résultats ne sont plus valides en dehors des conditions expérimentales. Et, à l'exception de Rodriguez (1997) pour *D. alata*, il n'existe aucune expérimentation reprenant l'ensemble des paramètres explicatifs déterminant la production de l'igname. C'est pourtant le seul moyen de comprendre les relations entre ces différents paramètres. L'indice de surface foliaire, le coefficient d'extinction, l'efficacité d'utilisation de la

lumière, le recouvrement, l'indice de récolte, les coefficients de répartition,... sont autant de données indispensables à la modélisation et à la compréhension de la plante.

Cette revue bibliographique a aussi permis de montrer les limites de l'approche empirique, notamment concernant la fertilisation minérale, et la nécessité de les contourner par des expérimentations plus mécanistes qui permettront à moyen terme de mieux comprendre la plante et sa culture. Les expérimentations en conditions non optimales sont toujours nécessaires pour déterminer les contraintes (nutritionnelles, phytosanitaires, ...) et l'influence des pratiques culturales telles que la taille des semenceaux, la densité ou le tuteurage. Mais en intégrant d'autres paramètres que le rendement et avec une description adéquate des conditions environnementales (rayonnement incident, température et précipitation), ces expérimentations trouveraient un champ d'application plus large.

Onwueme et Haverkort (1991) ont souligné l'importance et l'urgence d'accumuler un maximum de données d'expérimentations en champs en conditions optimales. L'objectif de ce travail est d'une part de mettre au point une méthodologie permettant de mesurer certains de ces paramètres avec un minimum de moyens et d'autre part, de regrouper l'observation de ces paramètres dans une même expérimentation afin d'observer les relations qui existent entre eux.

PARTIE II : MATERIELS ET METHODES

1. ANALYSE DE CROISSANCE DE TROIS VARIETES DE *D. ALATA*

1.1. Objectifs

L'objectif premier est d'apporter des pistes de compréhension du fonctionnement physiologique d'une culture d'igname. Pour cela, l'accent a été mis sur l'analyse de la relation entre le rayonnement intercepté et l'accumulation de biomasse. Les observations de rayonnement intercepté, nécessaires à cette analyse, imposent de travailler de manière destructive (avec donc l'impossibilité d'effectuer un suivi dans le temps) et avec un faible nombre de plants par date de récolte (taille du ceptomètre et lourdeur des observations). Ce choix préalable a donc des implications sur l'observation des autres paramètres et surtout sur le suivi de leur évolution dans le temps. Pour ces derniers, il faut s'attendre à un coefficient de variation élevé et, le plus souvent, seule une analyse descriptive de ces paramètres sera réalisée.

Moins spécifiquement, cette étude décrit le comportement au champ de trois variétés d'igname (*D. alata*) dans des conditions de cultures contrastées. Les résultats permettront donc d'aborder les questions suivantes :

- y a-t-il des différences de comportement génotypiques générales en fonction des facteurs environnementaux propres aux différents sites et traitements ?
- y a-t-il des différences de rythme de croissance entre les génotypes ?

1.2. Choix des sites

Les expérimentations se déroulent sur deux sites en Guadeloupe, fortement différents par leurs conditions agropédoclimatiques. De plus, chaque site présente un traitement spécifique.

1.2.1. Station expérimentale de Godet

Godet se situe sur la Grande-Terre à une latitude de 12°24'N, une longitude de 61°24'W et une altitude de 38 mètres.

1.2.1.1. Caractéristiques pédologiques

La parcelle de Godet a un sol de type vertique, très argileux, riche en montmorillonite et pauvre en hydroxyde de fer individualisé. Ces vertisols sont riches en argile gonflante et présentent des propriétés de retrait-gonflement fortement marquées. Ils se contractent fortement en saison sèche et s'émiettent en surface, en se fissurant largement en profondeur. C'est un sol qui, en saison des pluies, est très difficile à travailler car il adhère aux outils. Le tableau 11 présente les caractéristiques chimiques du sol de la parcelle. Les valeurs présentées sont toutes supérieures aux limites de bonne production reportées dans la littérature (cf. tableau 2). Il faut donc s'attendre à un effet relativement restreint de la fertilisation minérale.

Tableau 11 : Analyses de sols réalisées en début de culture.

Analyse	Godet	Duclos acide	Duclos chaulé
pH KCl / pH H_2O	7.02 / 8.22	/4,60	/5,25
N organique total (%)	0.19	0,1335	0,1452
C organique total (%)	2.29	2,177	2,295
C/N	12,05	16,30	15,81
Matière Organique (%)	3.95		
P_2O_5 assimilatble ($mg.100g^{-1}$)	18.4		
K^+ ($meq.100g^{-1}$)	0.93	0,27	0,23
Ca^{2+} ($meq.100g^{-1}$)		1,77	4,13
Mg^{2+} ($meq.100g^{-1}$)		0,516	1,117
Na^+ ($meq.100g^{-1}$)		0,050	0,096
CEC Metson à pH du sol ($meq.100g^{-1}$)	44.5	11,93	12,26
CEC cohex à pH 7 ($meq.100g^{-1}$)		6,16	7,54
Somme des cations ($meq.100g^{-1}$)		2,61	5,57
$H^+ + Al^{3+}$ ($meq.100g^{-1}$)*		3,55	1,97

* : valeur déduite

1.2.1.2. Caractéristiques climatiques

La parcelle de Godet appartient à la zone climatique de Guadeloupe la plus sèche, où les précipitations ne dépassent que très rarement 1300-1400 mm par an. La saison de culture 2004 est à ce titre exceptionnelle (figure 4), avec des précipitations annuelles de 1625 mm et l'absence de saison sèche marquée.

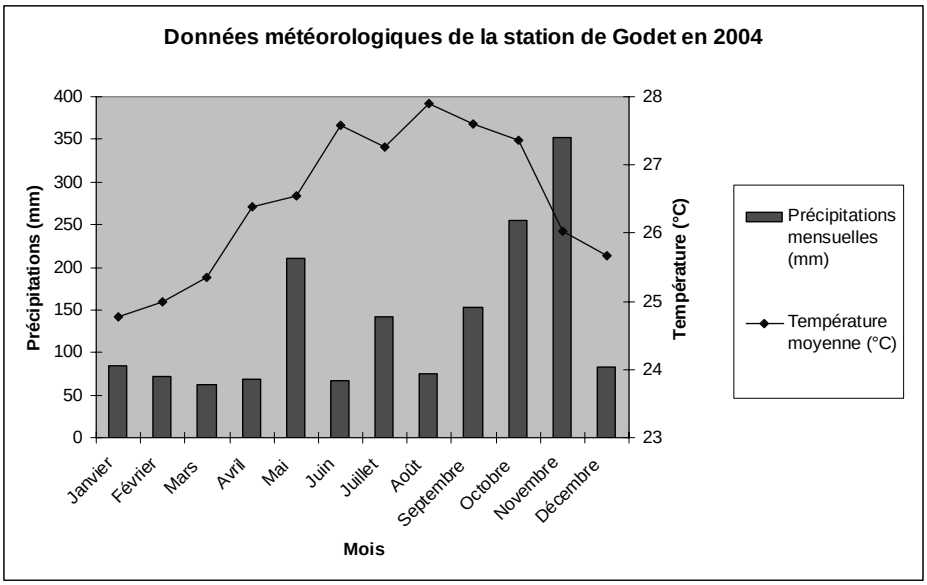


Figure 4 : Données météorologiques de la station de Godet (Grande-Terre, Guadeloupe) en 2004.

1.2.2. Station expérimentale de Duclos

Le site de Duclos se situe sur la Basse-Terre à une latitude de 16°12' Nord, une longitude de 61°12' Ouest et une altitude de 110 mètres.

1.2.2.1. Caractéristiques pédologiques

La parcelle est située sur un sol ferralitique (ou oxisol) caractéristique des régions chaudes et humides. Ces sols sont acides à très acides. La solubilisation de l'aluminium dans les sols ferralitiques est une conséquence directe de l'acidité du sol. Ainsi, sous la forme Al^{3+}; l'aluminium devient toxique pour la plante. Les oxisols sont caractérisés aussi par une perméabilité élevée qui entraîne un faible potentiel de rétention de l'eau et une sensibilité au lessivage. De formation ancienne, ils ne contiennent plus aucun minéral primaire susceptible de recharger les sols en bases. Le tableau 11 présente les principales caractéristiques des deux parcelles (chaulée et non-chaulée) du site de Duclos en début de culture.

1.2.2.2. Caractéristiques climatiques

Le site de Duclos se situe dans une région de transition climatique entre la Guadeloupe sèche (moins de 1.300 mm par an) et la Guadeloupe très humide. Dans cette zone intermédiaire, la moyenne des précipitations se situe de 1.500 à 3.000 mm d'eau par an. Les données météorologiques de la campagne 2004 à Duclos sont présentées à la figure 5. Le cumul des précipitations atteint 3664 mm en 2004 (alors que la moyenne annuelle sur ce site est de 2700 mm !). Quel que soit le site, 2004 est donc une année climatique exceptionnellement pluvieuse où l'excès d'eau peut avoir été limitant.

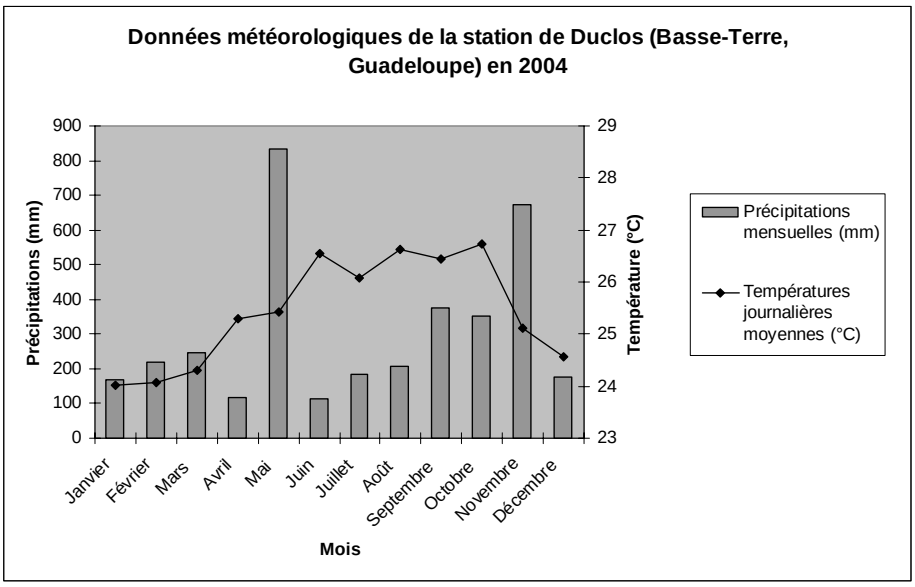


Figure 5 : Données météorologiques de la station de Duclos (Basse-Terre, Guadeloupe) en 2004.

1.3. <u>Pratiques culturales</u>

Les deux parcelles ont suivi un itinéraire cultural semblable, mais à des dates différentes. L'igname est plantée sur billon sans tuteurage. Les billons sont hauts de 0,35 m en moyenne et sont élevés dans le sens de la pente permettant ainsi l'évacuation de l'eau. L'irrigation est réalisée, si nécessaire, au goutte-à-goutte. La semence utilisée pour la plantation est issue d'une première récolte de chaque variété à partir d'un même lot de semence. Les semenceaux sont obtenus à partir de fragments de tubercule. Chaque semenceau pèse entre 60 et 80 g. Les plantations ont eu lieu le 5 avril et le 1er juillet, pour Godet et Duclos

respectivement. Le désherbage des cultures d'igname est réalisé par sarclage ou arrachage régulier.

1.4. Dispositif expérimental

Selon le site, certains paramètres changent (densité, traitement, ...). Ces paramètres sont présentés ci-dessous et récapitulés au paragraphe 1.6.

1.4.1. Godet

Le dispositif expérimental de la station de Godet, avec le détail des traitements, est schématisé en annexe 1. La parcelle de l'essai est composée de billons espacés de 1,5 mètre. A l'intérieur des billons, les plants sont espacés tous les 30 cm pour une densité de 2,22 plants par m². Les traitements sont séparés par 2 mètres de billon non planté dans la ligne et par un billon non planté entre les lignes.

L'unité expérimentale est composée de deux billons de 6 mètres de long pour une surface de 18 m², comprenant 40 plantes. Chaque unité expérimentale est divisée en 6 placettes de 7 plantes qui seront récoltées à des dates différentes pour le suivi de la production de biomasse. La répartition des placettes est aléatoire.

Deux facteurs sont étudiés sur ce site, la fertilisation azotée et la variété. Afin d'observer l'influence de la fertilisation azotée sur la production de l'igname, un apport de 0, 100 ou 200 unités d'azote sous forme d'urée a été ajouté. Le phosphore est apporté en une seule application à 50% de levée, alors que les apports de N et K sont fractionnés en deux applications : une moitié à 50% de levée et l'autre, un mois plus tard. Dans la pratique, les applications ont été réalisées le 15 août et le 15 septembre 2004.

Une fumure de fond a été apportée indifféremment à toute la parcelle sous forme de fumure composée PK à hauteur de 100 unités de phosphore et de 200 unités de potassium par hectare.

1.4.2. Duclos

Le plan de l'essai est donné en annexe 2. La parcelle est composée de billons espacés de 1,2 mètre. A l'intérieur des billons, les plants sont espacés tous les 25 cm pour une densité de 3,33 plants par m².

L'unité expérimentale est composée de trois billons de 12,5 mètres de long pour une surface de 45 m², comprenant 150 plantes. Chaque unité expérimentale est divisée en 6 placettes de 25 plantes qui seront récoltées à des dates différentes pour le suivi de la production de biomasse. La répartition des placettes est aléatoire.

L'essai comporte 3 facteurs : le chaulage, la variété et la fumure phosphatée. Le site de l'essai est composé de deux parcelles séparées de 25 mètres, notées « Ac » et « Ch ». « Ac » est issu du sol d'origine, fortement acide, alors que « CH » a été chaulée en 1995 afin de relever le pH. Dans une tentative de différencier l'effet de la toxicité aluminique de l'effet dû à la quantité de phosphore assimilable, les deux parcelles ont été subdivisées, avec et sans apport de phosphore. L'apport de phosphate super triple a été réalisé tardivement le 1er

septembre, soit deux mois après plantation. Son effet est donc resté limité. Ce facteur n'a pas été pris en compte par la suite. Deux variétés ont été étudiées dans cet essai, Oriental et Belep.

Une fumure de fond NPK a été réalisée indifféremment sur l'ensemble des traitements en début de croissance (le 3 août 2004). Cette fumure a apporté 110, 50 et 160 kg par hectare de N, P et K respectivement.

1.5. Le matériel végétal

L'étude porte sur trois variétés d'igname de *Dioscorea alata* : Belep, Oriental et Kinabayo, choisies pour leur résistance particulière à l'anthracnose. L'essai réalisé à Duclos ne comporte pas la variété Kinabayo.

Belep est une variété héxaploïde qui ne porte que des fleurs mâles. Elle produit des tubercules piriformes à épiderme marron et à chair blanche. Ce type de tubercule est sujet à des déformations. Cette variété produit des bulbilles.

Oriental est une variété tétraploïde connue pour sa facilité d'adaptation aux différents milieux. Ses feuilles sont plutôt petites, de coloration verte sombre et les nervures sont violacées. Son tubercule brun-noir est lisse et la chair rose-violacée. Cette variété peut fleurir (fleur femelle) et donner des fruits, mais ne produit jamais de bulbilles.

Enfin, Kinabayo, variété tétraploïde, possède des feuilles de taille moyenne, vert pâle puis vert foncé à nervures rosées. La floraison est assez rare et les bulbilles absentes. Son tubercule est brun noirâtre, rosé sous l'écorce, de forme très régulière. Elle est caractérisée par un faible développement végétatif.

1.6. Récapitulatif

Le tableau 12 résume les techniques culturales appliquées et les opérations réalisées sur les différentes parcelles.

Tableau 12 : Récapitulatif des particularités de chaque site d'expérimentation.

	GODET	DUCLOS
Précipitations annuelles (mm)	1625	3660
Type de sol	vertisol	oxisol
Date de plantation	5 avril	1er juillet
Fumure de fond	100 et 200 kg/ha de P et K	110, 50 et 160 kg/ha de N, P et K
Densité	2,22 plantes.m^{-2}	3,33 plantes.m^{-2}
Facteurs	• Variétés (3) • fumure azotée (3)	• variétés (2) • chaulage (2)
Variétés	Belep, Oriental et Kinabayo	Belep et Oriental
Fertilisation	0, 100 ou 200 kg/ha de N	0 ou 100 kg/ha de P
Date de récolte	12 janvier 2005	17 janvier 2005
Unité expérimentale	18 m², soit 40 plantes	45 m², soit 150 plantes
Nombre de répétitions	2	2

1.7. Méthode

Pour analyser de façon générique les différences de comportement entre les génotypes d'igname, nous avons choisi la démarche maintenant classique des modèles de fonctionnement de culture [BONHOMME *et al.* 1996]. Ainsi, l'étude des différences de comportement portera sur :

- La phénologie des génotypes (différences de levée, de début de tubérisation, d'apparition des bulbilles, des fleurs).
- La production de biomasse qui fait non seulement intervenir la dynamique de surface foliaire, capteur de rayonnement, mais aussi l'efficience de transformation de l'énergie captée en biomasse.
- La répartition de la biomasse entre les différents compartiments de la plante, et surtout vers les tubercules, productions récoltables.
- L'influence du milieu sur cette production.

1.7.1. Dynamique de levée

Un mois après plantation, un relevé hebdomadaire du nombre de plants germés est réalisé. Par la suite, la dynamique de surface foliaire et la répartition de biomasse se basent sur une évolution en nombre de jours après 50% de levée (considéré comme la date de levée pour un traitement donné).

1.7.2. Production de biomasse

L'analyse de production de biomasse est de type « Monteith » (approche énergétique). Cette démarche est dite mécaniste : on assimile la culture à un capteur/transformateur d'énergie solaire. Cette approche suppose une relation linéaire entre le rayonnement absorbé et la production de biomasse. Nous aborderons successivement l'interception du rayonnement et l'utilisation de ce rayonnement par la culture.

1.7.2.1.L'interception du rayonnement par la culture

Le calcul de l'efficience photosynthétique d'une culture (RUE, biomasse produite/énergie utile à la photosynthèse absorbée) peut se calculer à partir du rayonnement absorbé, ou, pour plus de simplicité, à partir du rayonnement transmis [VARLET-GRANCHER *et al.* 1989]. Dans cette étude, nous travaillerons sur la base du rayonnement transmis, donc sans mesurer la réflexion du sol et de la culture. L'implication de ce choix sur le calcul de la RUE et le moyen de passer d'une méthode à l'autre sont discutés par Bonhomme (2000).

Depuis la première étude sur le sujet [MONSI et SAEKI 1953], de nombreux modèles ont été développés afin de simuler les interactions entre le rayonnement et la végétation [MYNENI *et al.* 1989]. Dans ce domaine, la loi de Beer, adaptée aux couverts végétaux par Monsi et Saeki (1953) reste largement utilisée, principalement du fait de sa simplicité et de la large utilisation des paramètres estimés. Elle permet, à partir des mesures de surface foliaire et des rayonnements transmis et incidents, d'estimer un coefficient d'extinction de la lumière à travers le couvert végétal (***k***) :

$$\frac{PARt}{PARi} = e^{-k.LAI},$$

où ***PAR*** est le rayonnement utile à la photosynthèse, ***t*** pour transmis et ***i*** pour incident. ***LAI*** est l'indice de surface foliaire. La valeur ***k*** obtenue est utilisée dans l'équation de calcul du rayonnement absorbé (***PAR_a***) par la culture :
$PAR_a = 0{,}95.(1 - e^{(-k.LAI)})$.

Le facteur 0,95 est introduit pour tenir compte du rayonnement réfléchi par la culture. En effet, une surface foliaire même infinie réfléchit environ 5% du rayonnement [ALLEN et RICHARDSON 1968; BONHOMME et VARLET-GRANCHER 1977; VARLET-GRANCHER et BONHOMME 1979].

Cependant, la loi de Beer suppose une distribution horizontale homogène du feuillage, ce qui n'est pas toujours le cas. Ainsi, la culture en ligne, les faibles densités ou une croissance directionnelle, comme dans le cas de l'igname, peuvent biaiser cette relation. Ces considérations seront envisagées plus loin.

1.7.2.1.1. La dynamique de surface foliaire

Comme nous l'avons déjà vu, la production de biomasse dépend en premier lieu de la quantité de rayonnement absorbé par un couvert végétal. L'indice de surface foliaire est le paramètre le plus courant pour quantifier l'importance de ce couvert. Plusieurs méthodes existent pour son estimation (tableau 13).

Tableau 13 : Méthodes disponibles pour estimer l'indice de surface foliaire d'une culture.

Méthode	Mesure(s)	
Méthodes d'évaluation de la surface de feuilles (directe)	Mesures classiques	Comptage de carrés Utilisation du contour Pesée de copies Planimètre
	Numérisation et analyse d'image	Scanner « Portable area meter »
Méthodes d'estimation de la surface des feuilles (semi-directe)	Mesures de dimensions	
	Estimation sur base de la biomasse foliaire	
Estimation de la surface d'une plante (semi-directe)	Estimation des surfaces des différentes feuilles	
	Mesure ou estimation de quelques feuilles et d'autres variables	
Estimation directe de l'indice foliaire d'une culture (indirecte)	Mesure de capacitance	
	Mesure des fractions de trouées	Comptage des non-interceptions d'aiguilles (points quadrats)
		Photographies hémisphériques (fisheye photography)
	Utilisation du rayonnement solaire comme sonde de radiation transmise	« Ceptometer » « Fisheye light sensor » Colorimétrie de papier photosensible

Chacune de ces méthodes présente des inconvénients ou des limites. Les méthodes directes sont pour la plupart destructives et ne permettent pas un suivi continu du même échantillon. En revanche, elles sont souvent peu coûteuses et demandent peu de technicité. Les méthodes indirectes présentent l'avantage d'être non destructrices. Cependant, leur utilisation nécessite souvent une mise au point préalable. En général, on reconnaît que les méthodes indirectes ont tendance à sous-estimer (de 25 à 50%) l'indice de surface foliaire par rapport aux méthodes directes [BREDA 2003] ; cette différence est surtout due à la

distribution non aléatoire du feuillage. Une autre source de biais vient de la prise en compte dans la mesure des branches et pétioles. Il existe plusieurs méthodes pour diminuer ces biais mais toutes demandent un surcroît de manipulation. Les méthodes semi-directes sont un compromis entre les deux types de méthodes. Il est souvent nécessaire de les calibrer ou de définir leurs limites de validité. Certaines sont non destructives et la plupart sont relativement peu coûteuses et simples d'utilisation. En revanche, elles demandent beaucoup de main d'œuvre et leur précision dépend beaucoup de l'utilisateur.

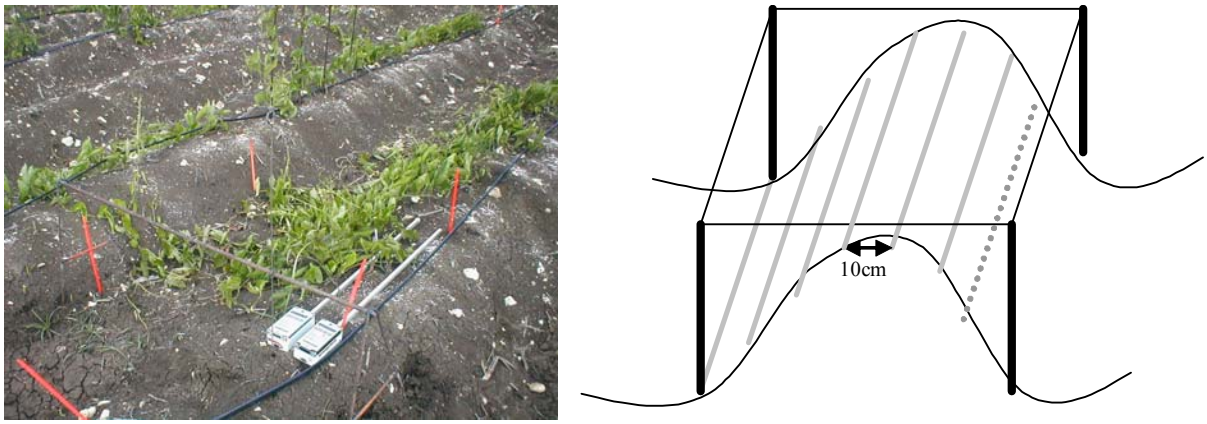
Dans cette étude, la mesure de l'indice de surface foliaire est réalisée par planimétrage après séparation des tiges et des feuilles. L'opération est réalisée sur un sous-échantillon aléatoire d'au moins 250 feuilles, puis extrapolé à partir de la biomasse sèche. La mesure est réalisée avec un planimètre de marque Li-cor (Li 3.100), avec une précision de 1%. Le principe de ce type de planimètre est basé sur l'interception d'un flux lumineux. La mise au point de méthodes semi-directes est discutée plus loin, au paragraphe 2.

1.7.2.1.2. La mesure du rayonnement transmis

Le coefficient de transmission foliaire est calculé sur base de mesures de rayonnement au-dessus puis en-dessous du feuillage de l'igname (figure 6). Les mesures sont réalisées à l'aide d'un capteur linéaire de rayonnement (Sunfleck PAR Ceptometer, Decagon Devices Inc.). Le ceptomètre est composé d'une ligne de 80 capteurs de rayonnement espacés tous les centimètres ; les capteurs sont constitués de cellules photosensibles de silicium. Ils permettent la mesure du flux de photons pour des longueurs d'ondes comprises entre 400 et 700 nm, donc du rayonnement dit utile à la photosynthèse (PAR). L'appareil permet de mémoriser un rayonnement moyen sur les 80 capteurs ainsi qu'une estimation de la proportion de taches solaires. Ce dernier paramètre est une bonne indication du recouvrement de la culture.

Deux ceptomètres ont été utilisés, un en plein soleil et l'autre sous la canopée, afin d'avoir une mesure simultanée des rayonnements incidents et transmis. Le coefficient de transmission est égal au rapport entre ces deux mesures de rayonnement. Les observations ont été systématiquement réalisées entre 11h00 du matin et 14h00, lorsque le soleil était le plus proche du zénith. Les observations sont réalisées avant chaque récolte, soit quatre fois en cours de culture. Deux placettes sont ainsi observées par traitement.

La relation entre l'indice de surface foliaire et le taux de recouvrement est loin d'être évidente. En effet, lorsque l'igname est cultivée sans tuteur, les variétés fortement liannescantes ont tendance à enrouler leur tige les unes autour des autres, alternant des zones de très hauts indices de surface foliaire et des zones sans recouvrement. Le caractère hétérogène de la distribution horizontale des feuilles d'igname pose un problème méthodologique sérieux puisque l'utilisation de la loi de Beer suppose une distribution homogène du feuillage. Afin de prendre en compte au mieux la variabilité horizontale, les mesures sont répétées parallèlement tous les 10 cm sur la totalité de la distance inter-billon (figure 6). Lang et Xiang (1986) montrent que, pour un feuillage discontinu, il est nécessaire de calculer la moyenne des logarithmes des mesures individuelles de transmission.



(_ : rayonnement intercepté ; .... : rayonnement incident)

Figure 6 : Mesures de rayonnement intercepté à l'aide d'un capteur linéaire.

1.7.2.2.L'utilisation du rayonnement absorbé par la culture

Malgré une large utilisation du concept d'efficience d'utilisation du rayonnement [SINCLAIR *et al.* 1999], il n'existe aucune publication sur l'igname. Cette étude présente donc une première tentative portant sur trois variétés de *D. alata* cultivées dans des environnements contrastés.

En pratique, l'efficience d'utilisation du rayonnement (RUE) correspond à la pente de la droite de régression entre l'accumulation de biomasse et la quantité de rayonnement absorbé. Le rayonnement incident journalier est donné par les stations météorologiques de Godet et Duclos respectivement pour les deux sites. Le rayonnement journalier mesuré sur les deux stations est un rayonnement global. La RUE sera donc exprimée en g de biomasse sèche par MJ de rayonnement global.

La fraction absorbée est calculée ponctuellement pour quatre dates de récolte en cours de végétation. Afin d'obtenir la fraction journalière de rayonnement absorbé, une interpolation linéaire est réalisée entre chaque point de récolte. L'interpolation est réalisée à l'aide de la fonction « remplissage – série linéaire » du logiciel Microsoft® Excel. En multipliant le rayonnement incident et la fraction absorbée journalière, on obtient une estimation de la quantité journalière de rayonnement absorbé.

La dernière date de récolte n'est pas prise en compte afin de ne pas biaiser la relation biomasse/rayonnement intercepté avec des valeurs collectées après le début de la forte sénescence.

1.7.3. Répartition de la biomasse

Afin de suivre l'évolution des biomasses de chaque organe de la plante, quatre récoltes ont été effectuées, d'août à janvier. Avant chaque récolte, les mesures de rayonnement sont réalisées. A cette occasion, une placette de 0,8m de long (longueur du ceptomètre) sur 1,2 ou 1,5 m de large (distance inter-billon à Godet et Duclos respectivement) est délimitée. Toute la biomasse présente dans cette placette est récoltée. Par récolte, deux placettes sont prélevées pour chaque traitement. Pour des raisons pratiques, les récoltes à Godet et à Duclos sont décalées.

Pour chaque placette, les parties souterraines sont séparées des parties aériennes (tige, feuille et bulbille). Les bulbilles et les feuilles sont alors séparées des tiges (pétioles inclus). Les feuilles sont ensuite dénombrées et un sous-échantillon est prélevé pour le calcul de l'indice foliaire. La partie souterraine est lavée puis séchée sommairement. Les racines sont séparées des tubercules. Les différents organes (tiges, feuilles, racines, bulbilles, tubercules) sont pesés frais puis séchés à l'étuve pendant 72 heures à 80°C afin de mesurer leurs biomasses sèches.

1.7.4. Mesure des concentrations en nutriments

Une fois les échantillons des différents organes séchés puis pesés, un sous-échantillon est prélevé. Le sous-échantillon est ensuite broyé. Une série d'analyse de concentration en nutriments est alors réalisée sur les différents organes (tableau 14). Ces analyses serviront à déterminer le statut nutritionnel de la plante et les exportations à la récolte.

Tableau 14 : Détails des analyses de concentrations réalisées pour les différentes récoltes.

No de récolte	Partie	Godet		Duclos	
		Nbr d'objets	Analyse réalisée	Nbr d'objets	Analyse réalisée
1	Feuilles	18	2	8	1
	Tiges	18	1	8	1
	Racines	18	0	8	0
	Tubercules	18	1	8	0
2	Feuilles	18	2	8	1
	Tiges	18	1	8	1
	Racines	18	0	8	0
	Tubercules	18	1	8	0
3	Feuilles	9	2	8	1
	Tiges	9	1	8	1
	Racines	9	0	8	0
	Tubercules	9	1	8	0
Final	Feuilles	18	2	16	2
	Tiges	18	2	16	2
	Racines	18	1	16	1
	Tubercules	18	2	16	2

(0 = aucune analyse, 1 = concentration en azote, 2 = concentration en azote, phosphore et potassium)

1.7.5. Analyse statistique

Les différentes analyses statistiques réalisées pour le traitement des résultats sont effectuées à partir du logiciel S.A.S. (Statistical Analysis System). Ainsi, nous avons pu réaliser, grâce à ce logiciel, des analyses de variances par la procédure GLM (modèle linéaire généralisé), et des régressions par la procédure REG. Ce logiciel permet aussi de faire des comparaisons de moyenne par les tests de Student-Newman-Keuls.

2. ESTIMATIONS DE LA SURFACE FOLIAIRE CHEZ L'IGNAME

2.1. Objectifs

L'igname est une plante cultivée majoritairement en région inter-tropicale. Dans ces régions, les outils d'expérimentations nécessaires aux observations écophysiologiques font souvent défaut. De plus, l'entretien de ce matériel lorsqu'il est présent est lui aussi problématique, faute de structure adéquate. L'objectif de cette étude est de développer des méthodes d'estimation de l'indice de surface foliaire de l'igname, simples et adaptées au contexte des régions inter-tropicales. L'estimation de l'indice foliaire est de première importance dans l'étude de la production végétale. Durant cette étude, deux méthodes ont été mises au point. La première, basée sur des mesures linéaires du limbe foliaire, permet un suivi en continu de la culture mais nécessite une main d'œuvre importante. La seconde se base sur une relation linéaire entre la surface des feuilles et leur biomasse. Cette deuxième méthode est destructive mais présente l'avantage d'être rapide et facile d'utilisation.

2.2. Mesures linéaires

Il est possible d'estimer la surface d'une feuille ($\boldsymbol{S}$) à partir de mesures linéaires de son limbe (souvent la longueur et la largeur, $\boldsymbol{L}$ et $\boldsymbol{l}$). Le principe est de réaliser une régression multiple de la surface foliaire sur les combinaisons des différentes dimensions du limbe. Ensuite, après transformation en variable normée, une régression pas à pas permet de choisir les variables les plus pertinentes. Cette méthode a été testée pour un grand nombre d'espèces et reste encore d'actualité (tableau 15). Le choix du nombre de mesures à réaliser sur le limbe dépend de la précision souhaitée et de la forme de la feuille. Les mesures les plus courantes sont : $\boldsymbol{S = A.L.l}$, $\boldsymbol{S = A.L^B}$ ou $\boldsymbol{S = A.l^B}$ où **A** et **B** sont des coefficients empiriques [SINOQUET et ANDRIEU 1993].

Dans le cas de l'igname, les travaux menés jusqu'à présent se sont surtout focalisés sur *D. alata*. Seuls Ravi et Chowdhury (1989) ont utilisé cette méthode sur trois espèces d'igname (R^2 de 0.71, 0.85 et 0.77 pour *D. alata*, *D. esculenta* et *D. rotundata* respectivement). Mais les régressions effectuées n'utilisent pas de variables normées et la méthode d'échantillonnage n'est pas décrite.

L'igname possède une grande diversité de forme et de dimension foliaire. Afin de rendre la méthode utilisable dans un maximum de situations, l'expérimentation a porté sur plusieurs espèces provenant d'écologies contrastées. La liste des variétés et leur origine sont présentées dans le tableau 16.

Afin de couvrir les différentes classes de tailles, les feuilles ont été collectées en fonction de leur rang sur la tige. Ainsi, il y a quatre rangs de dix feuilles par variété. Pour chaque variété, 40 à 50 feuilles ont donc été observées. Pour chaque feuille, trois dimensions ont été mesurées systématiquement : la plus grande longueur, la longueur reliant l'apex et l'insertion du pétiole et la plus grande largeur (figure 7). La surface des feuilles estimées à partir des dimensions est ensuite comparée à la surface mesurée avec un planimètre (Li Cor, Li 3100).

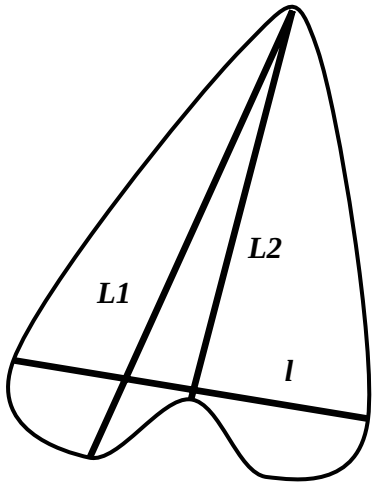
Tableau 15 : L'estimation de la surface foliaire de différentes espèces à partir des mesures linéaires.

Espèce	Variable/Equation	Auteur(s)
Maïs	$S = L.l.0,75$	[MONTGOMERY 1911]
	$\log S = \log L + \log l - \log k$	[LAL et SUBA RAO 1950, 1956]
	$S = L.l.0,73$ ou $S = L.6,67$	[McKEE 1964]
Fraisier	L ou $L.l$	[DARROW 1932]
Haricot	$S = 0,0045.L.l$	[DAVIS 1940]
Tomate	L	[GARG et MANDAHAR 1972; LYON 1948]
Sorgho	$S = 0,747.L.l$	[STRICKLER et al. 1961]
	$\log S = 1,50.\log L - 0,41$	[WENDT 1967]
Coton	$S = L.l.0,77$	[ASHLEY et al. 1963]
	$\log S = 1,86.\log L + 0.006$	[WENDT 1967]
Xanthosoma		[CHAPMAN 1964]
Pomme de terre	$\log S = a.\log L$	[EPSTEIN et ROBINSON 1965]
Ricin	$\log S = -0,35 + 2,15.\log L$	[WENDT 1967]
Patate douce	$L.l$	[RAMANUJAM et INDIRA 1978]
Colocasia	$S = 57,07.l - 527,58$ $S = 0,92.L.l - 1,51$ $S = 0,917.L.l$	[BIRADAR et al. 1978]
Mangifera indica	L.l ou l	[RAO et CHADHA 1978]
Poivrier	$S = 0,60.L.l$ $S = -0,68 + 0,63\ (L.l)$	[RAY et SINGH 1989]
Banane	$S = -0,03 + (L.l.0,84)$ $S = 0,027 + (L.l.0,76)$	[POTDAR et PAWAR 1991]
Telfairia occidentalis	$S = 0,95 + 0,25.L.l + 0.97.L.l$.Nombre de feuilles	[AKORODA 1993a]
Vigne	$S = 0,64.l.^{2,0}$ $S = 0,67.l.^{1,96}$	[WILLIAMS et MARTINSON 2003]
Taro		[LU et al. 2004]
Pêcher	$S = 0,5 + 0,23.L/l + 0,67.L.l$	[DEMIRSOY et al. 2004]
Igname	$S = a + b.(L.l)$ selon espèce	[RAVI et CHOWDHURY 1989a]
	6 variables retenues	[LACOINTE 1984]
	$S = -76,32 + 10,01.L$	[GUMBS et FERGUSON 1976]
	$S = 0,20.(L1+L2+L3).l$	[PATETSOS 2001]
Manioc	$L.l = 0.407\ S + 11.38$	[SPENCER 1962]
	$S = L.l.$Nombre de lobes	[RAMANUJAM et INDIRA 1978]

L : longueur, l : largeur, S : surface du limbe

Tableau 16 : Liste des variétés utilisées dans l'essai d'estimation de la surface foliaire à partir de dimensions du limbe.

Année	Origine	Espèce	Variété	Nbr échantillons
2004 (Cornet)	Bénin, Fo Boure	*D. rotundata* précoce	Kpouna	40
		D. rotundata tardive	Yakanougo	40
		D. alata	Florido	40
	Guadeloupe, Petit-Bourg, INRA-URPV	*D. bulbifera*	Adon	40
			Kabusah	40
			Plimbite	40
	Guadeloupe, Petit-Bourg, INRA-URAPC		Boutou	40
			Belep	40
			Oriental	40
2001 (Patetsos)	Guadeloupe, Petit-Bourg, INRA-URAPC Irrigué.	*D. alata*	Belep	50
			Kinabayo	50
			Oriental	50
			Boutou	50
	Guadeloupe, Petit-Bourg, INRA-URAPC Non-irrigué.		Belep	50
			Kinabayo	50
			Oriental	50
			Boutou	50



L1 : la plus grande longueur, ***L2*** la longueur reliant l'apex et l'insertion du pétiole, ***l*** : la plus grande largeur
Figure 7 : Dessin d'une feuille d'igname et des mesures de dimensions réalisées.

2.3. Poids spécifique

Cette méthode repose sur la constance, pour un stade donné, du rapport « surface foliaire : poids de la feuille ». Ce rapport est appelé « specific leaf area, (SLA) » par les anglo-saxons. Le SLA est mesuré sur un sous-échantillon, puis une simple règle de trois permet à partir du poids total de l'échantillon, d'en estimer la surface foliaire. Selon le cas, le poids frais ou le poids sec est utilisé [KVET et MARSHALL 1971]. L'utilisation du poids frais nécessite plus de précautions (statut hydrique identique des échantillons, ...). La taille du sous-échantillon dépend de la variabilité du SLA entre feuilles d'un même pied.

Pour l'igname, deux références existent [MADUAKOR *et al.* 1984; RAVI et CHOWDHURY 1989b]. Mais dans les deux cas, la méthode d'échantillonnage n'est pas décrite et les régressions n'utilisent pas de variables normées :

D. rotundata : $\boldsymbol{S} = 273{,}1.\boldsymbol{PS} + 305$ (R^2 : non précisé) [MADUAKOR *et al.* 1984],
D. rotundata : $\boldsymbol{S} = 0{,}26.\boldsymbol{PS} + 10{,}7$ (R = 0,78) [RAVI et CHOWDHURY 1989b],
D. esculenta : $\boldsymbol{S} = 119{,}1.\boldsymbol{PS} + 2{,}22$ (R = 0,49) [RAVI et CHOWDHURY 1989b],
D. alata : $\boldsymbol{S} = 3{,}3.\boldsymbol{PS} + 612{,}1$ (R = 0,27) [RAVI et CHOWDHURY 1989b],

où, ***S*** est la surface foliaire et ***PS*** la biomasse sèche.

Dans cette expérimentation, le calcul du SLA est réalisé à partir des feuilles récoltées dans le cadre de l'essai précédent (cf. matériels et méthode 1.). Pour les deux premières récoltes, la surface foliaire est calculée sur l'ensemble des feuilles récoltées sur les placettes. Par la suite, la surface foliaire est mesurée sur un sous-échantillon d'au moins 250 feuilles. Une droite de régression est réalisée entre, d'un côté, le poids frais et la surface foliaire et, de l'autre, le poids sec et la surface foliaire.

PARTIE III : RESULTATS ET DISCUSSIONS

1. ACCUMULATION ET REPARTITION DE LA BIOMASSE PAR L'IGNAME

1.1. Dynamique de levée

Le tableau 17 présente les dates de 50% de levée en fonction du traitement et de la variété. Il n'y a pas d'effet traitement sur la date de levée. En revanche, Belep est plus précoce que les autres variétés, quel que soit le site. Il existe aussi une forte différence entre Duclos et Godet. En effet, Duclos présente un retard de levée principalement dû à une plantation plus tardive qu'à Godet. La durée d'émergence, le temps écoulé entre la plantation et la levée est beaucoup plus rapide à Duclos qu'à Godet. Ceci confirme que sans manipulation de la dormance, plus la conservation est longue, plus la levée est rapide.

Tableau 17 : Durées d'émergence et dates de 50% de levée en fonction du traitement et de la variété.

Site	Variété	Traitement	Date de 50% levée	Durée d'émergence (j)
Godet	Belep	N0	30-juin	87
		N1	28-juin	85
		N2	30-juin	87
	Oriental	N0	7-juil.	94
		N1	7-juil.	94
		N2	20-juil.	107
	Kinabayo	N0	5-juil.	92
		N1	7-juil.	94
		N2	30-juin	87
Duclos	Belep	Acide	28-juil.	28
		Chaulé	2-août	33
	Oriental	Acide	9-août	40
		Chaulé	4-août	35

(N0 : aucun apport azoté, N1 : 100 unités d'azote par hectare, N2 : 200 unités d'azote par hectare)

1.2. Production de biomasse

1.2.1. Interception du rayonnement

1.2.1.1. Dynamique des surfaces foliaires

Malgré les fortes densités, l'indice de surface foliaire des cultures est resté relativement faible (figure 8 et 9). De plus, le coefficient de variation est très élevé (données non présentées). La principale raison de cette variabilité découle d'un choix préalable des sites de mesure comme cela a été expliqué dans la partie « matériels et méthodes » (cf. §1.1). En effet, l'objectif principal de l'étude impose de travailler de manière destructive (impossibilité d'effectuer un suivi dans le temps) et avec un faible nombre de plants par date de récolte (taille du ceptomètre et lourdeur des observations).

Par conséquence, il n'est pas possible d'observer d'effet significatif du traitement ou du site sur l'indice de surface foliaire. Pourtant, il semble que la parcelle chaulée de Duclos présente un LAI moyen légèrement supérieur à la parcelle acide en cours de saison (figure 9a et 9b). A Godet, le développement du feuillage de la variété Oriental n'est pas influencé par la fertilisation azotée alors que celui de Belep croît avec la dose d'azote ajoutée (figure 9c et 9d).

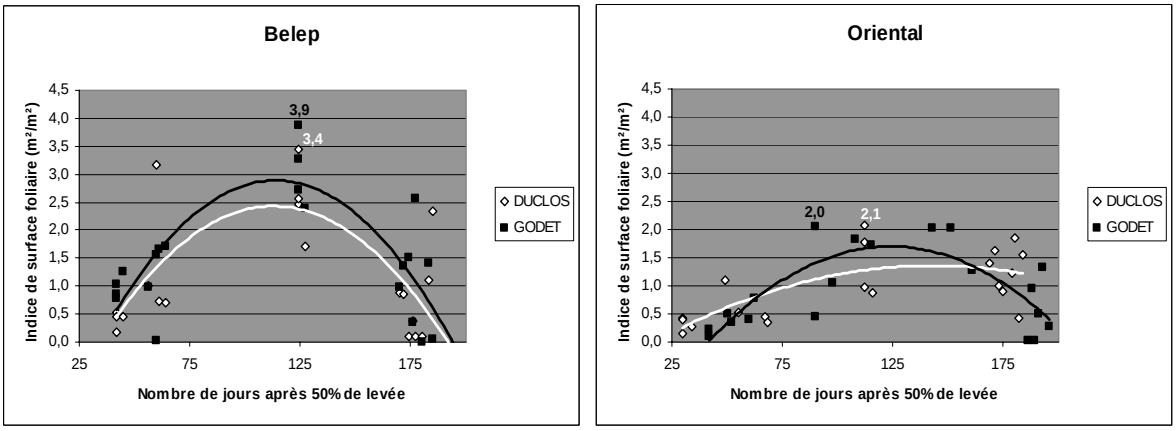
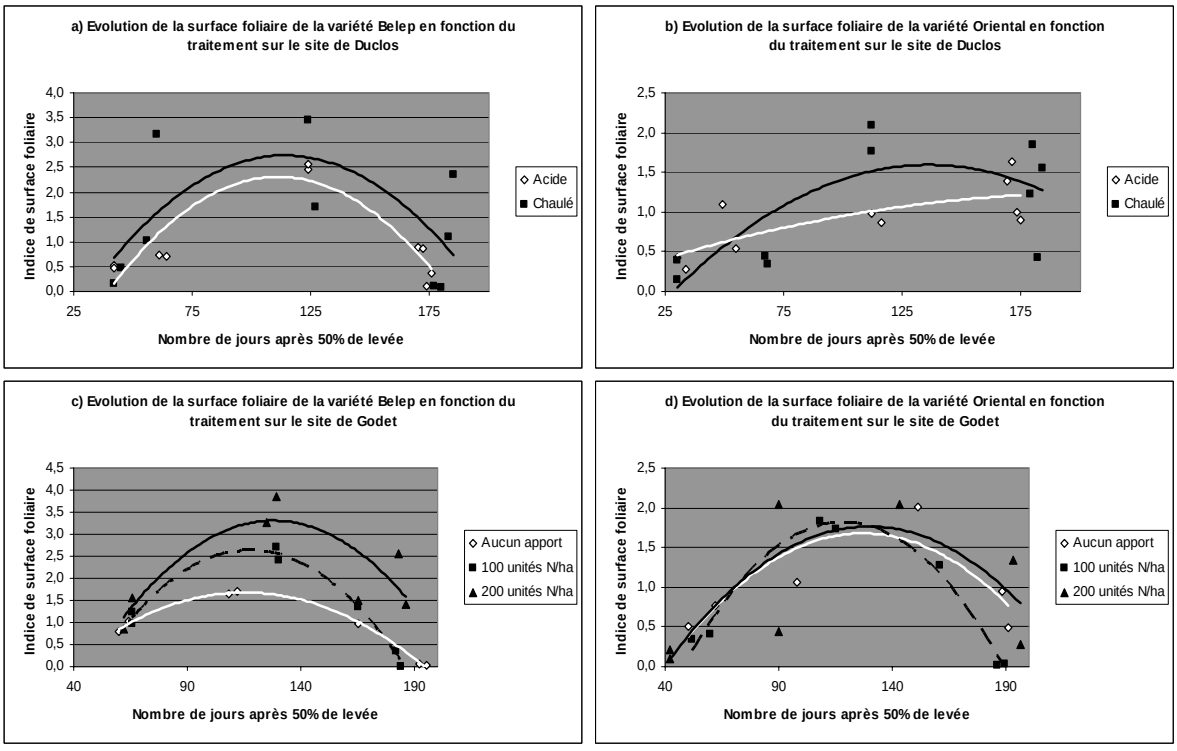


Figure 8 : Dynamique de surface foliaire pour deux variétés de *D. alata* en fonction du site.



(_ _ : 100 unités d'azote par hectare, __ : 200 unités d'azote par hectare)

Figure 9 : Dynamique de surface foliaire de deux variétés de *D. alata* en fonction du traitement.

En revanche, il existe une différence significative quant à la variété. Belep développe un indice foliaire maximal plus important que Oriental (3,9 contre 2,1 respectivement).

1.2.1.2. Transmission du rayonnement dans la culture

L'évolution des coefficients de transmission moyens de la lumière est présentée sur la figure 10 en fonction du site et de la variété. Comme pour l'indice de surface foliaire, ce paramètre traduit un faible recouvrement de la culture. Lorsque Belep est planté à temps (Godet), il y a une augmentation de la transmission en fin de cycle, due principalement à la sénescence. Cette augmentation n'est pas visible pour Oriental, considéré ici comme plus tardif.

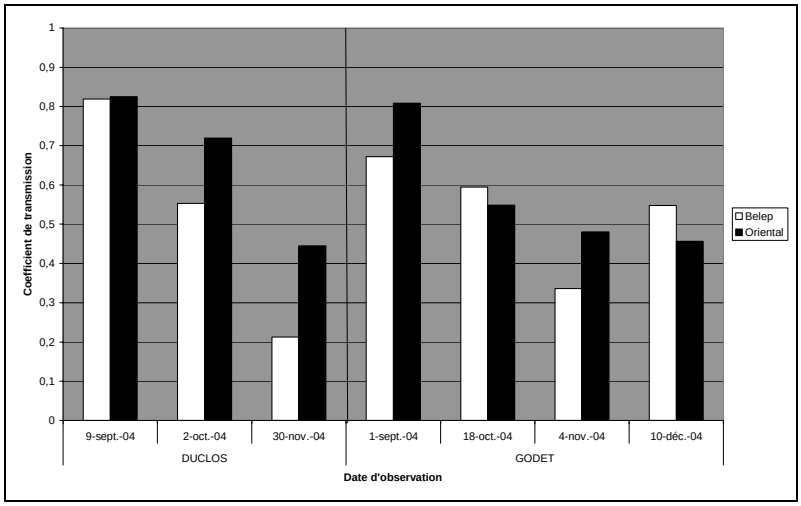


Figure 10 : Evolution des coefficients de transmission du rayonnement à travers un couvert végétal de deux variétés d'igname (Belep et Oriental) sur deux sites de Guadeloupe (Godet et Duclos).

1.2.1.3. Coefficient d'extinction

L'observation de la relation entre la fraction de rayonnement absorbé et l'indice de surface foliaire permet une bonne compréhension de la dynamique d'établissement d'un couvert végétal (figure 11). La relation est asymptotique avec un plafond aux alentours de 95%. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles observées par Rodriguez (1997) mais l'asymptote est atteinte moins rapidement.

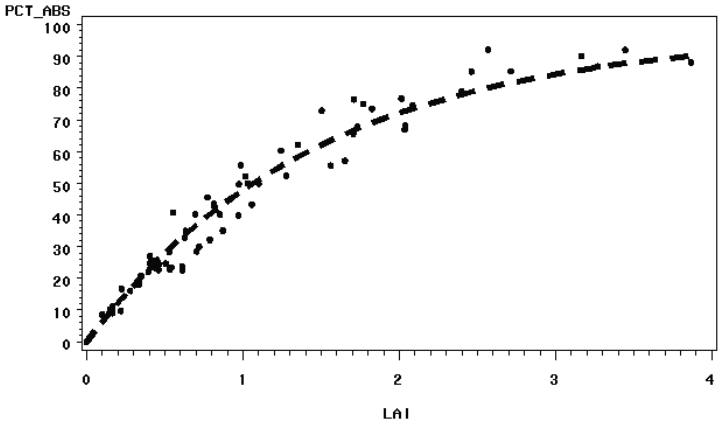


Figure 11 : Relation entre l'évolution de l'indice de surface foliaire (LAI) et le coefficient d'absorption (PCT_ABS) d'une culture d'igname.

A partir de cette relation (cf. §1.7.2.1 de la partie II), il est possible de calculer le coefficient d'extinction par site, traitement et variété (tableau 18). Au vu de la variabilité des résultats, nous conservons par la suite la valeur moyenne de 0,64 pour l'ensemble des traitements. C'est cette valeur qui servira à calculer la quantité de rayonnement absorbé par la culture.

Tableau 18 : Coefficients d'extinction moyens pas site, traitement et variété.

Site	Traitement	Belep	Kinabayo	Oriental	Sous-totaux
DUCLOS	Acide	0,59 *(0,17)**		0,64 *(0,04)*	**0,62** *(0,12)*
	Chaulé	0,63 *(0,12)*		0,68 *(0,09)*	**0,66** *(0,10)*
Sous-totaux DUCLOS		**0,61** *(0,15)*		**0,66** *(0,07)*	**0,64** *(0,11)*
GODET	N0	0,63 *(0,14)*	0,67 *(0,13)*	0,65 *(0,12)*	**0,65** *(0,12)*
	N1	0,67 *(0,09)*	0,64 *(0,14)*	0,65 *(0,06)*	**0,66** *(0,09)*
	N2	0,63 *(0,14)*	0,61 *(0,14)*	0,55 *(0,06)*	**0,60** *(0,12)*
Sous-totaux GODET		**0,64** *(0,12)*	**0,64** *(0,13)*	**0,62** *(0,09)*	**0,64** *(0,11)*
TOTAL		**0,63** *(0,13)*	**0,64** *(0,13)*	**0,64** *(0,08)*	**0,64** *(0,11)*

* : Écart-type.

1.2.2. L'efficience d'utilisation du rayonnement de l'igname

Dans ce paragraphe l'efficience d'utilisation du rayonnement (RUE) de l'igname est exprimée en $g.MJ^{-1}$ de rayonnement global. En première approximation, on peut considérer que 0,5 $g.MJ^{-1}$ de rayonnement globale correspond à 1 $g.MJ^{-1}$ de rayonnement utile à la photosynthèse (PAR).

Les valeurs d'efficience d'utilisation du rayonnement (RUE) de l'igname, présentées au tableau 19, sont relativement faibles en comparaison à d'autres cultures (0,74 à 1,86 $g.MJ^{-1}$ de rayonnement global pour le maïs ; 1,45 à 1,7 pour la pomme de terre) [SINCLAIR *et al.* 1999]. Patetsos (2001) présente une RUE de 0,85 $g.MJ^{-1}$ de rayonnement global pour l'igname (*D. alata*). De plus, les observations ont été réalisées en milieu de journée. Charles-Edwards et Lawn (1984) montrent que la fraction interceptée est sous-estimée d'environs 10% si les mesures sont prises ponctuellement plutôt qu'en intégrant les mesures sur une journée continue, surtout pour les faibles valeurs d'interception. Muchow (1985) montre que la sous-estimation pour des valeurs ponctuelles collectées en milieu de journée passe de 40 à 3% lorsque le coefficient d'interception passe de 0,2 à 0,9. Cette sous-estimation du rayonnement intercepté est susceptible de diminuer les valeurs de RUE obtenues.

Enfin, le passage de la RUE ($g.MJ^{-1}$) au rendement énergétique ($MJ.MJ^{-1}$) devrait encore accentuer la relative faiblesse de l'igname à utiliser le rayonnement absorbé. En effet, le coût de production des plantes à racines et tubercules (principalement composées d'amidon) est souvent plus faible que celui des plantes à graines (cellulose, protéines, ...) [PENNING DE VRIES 1975].

Dans le tableau 19, on observe de fortes différences (non significatives) entre variétés. Oriental semble présenter la meilleure RUE (0,55) suivie de Belep (0,40) et Kinabayo (0,24).

Tableau 19 : Efficience d'utilisation du rayonnement de trois variétés d'ignames par site et par traitement en g de biomasse sèche par MJ de rayonnement global.

Site	Traitement	Belep	Oriental	Kinabayo	RUE par lieu et traitement
Duclos	Acide	0,646 *(0,46)*[*]	0,986 *(0,94)*		0,706 *(0,53)*
	Chaulé	0,686 *(0,89)*	0,743 *(0,64)*		0,704 *(0,78)*
RUE par variété à Duclos		0,662 *(0,58)*	0,834 *(0,74)*		0,705[A] *(0,62)*
Godet	N0	0,186[a] *(0,64)*	0,570 *(0,91)*	0,195 *(0,81)*	0,274 *(0,49)*
	N1	0,319[b] *(0,89)*	0,409 *(0,90)*	0,280 *(0,84)*	0,340 *(0,88)*
	N2	0,428[c] *(0,73)*	0,484 *(0,997)*	0,238 *(0,87)*	0,419 *(0,81)*
RUE par variété à Godet		0,334 *(0,68)*	0,469 *(0,89)*	0,240 *(0,81)*	0,353[B] *(0,74)*
RUE par variété		0,399 *(0,51)*	0,552 *(0,71)*	0,240 *(0,81)*	0,420 *(0,56)*

()[*] : R^2

A, B : différences significatives (à 5%) entre sites.

a, b, c : différences significatives (à 5%) entre traitements pour un site et une variété donnée.

En revanche, la différence de RUE entre les deux sites est significative (figure 12). Or, en conditions optimales, la RUE est un paramètre robuste, peu sujette aux variations [SINCLAIR *et al.* 1999]. Il faut donc chercher l'explication dans l'apparition de contraintes non maîtrisées. Il est possible que l'excès de pluviométrie soit devenu limitant. Les vertisols fortement argileux de Godet et donc moins drainants, ont pu gêner la croissance des tubercules. Par conséquence, une diminution de la force des puits a pu ralentir la vitesse de la photosynthèse de la plante.

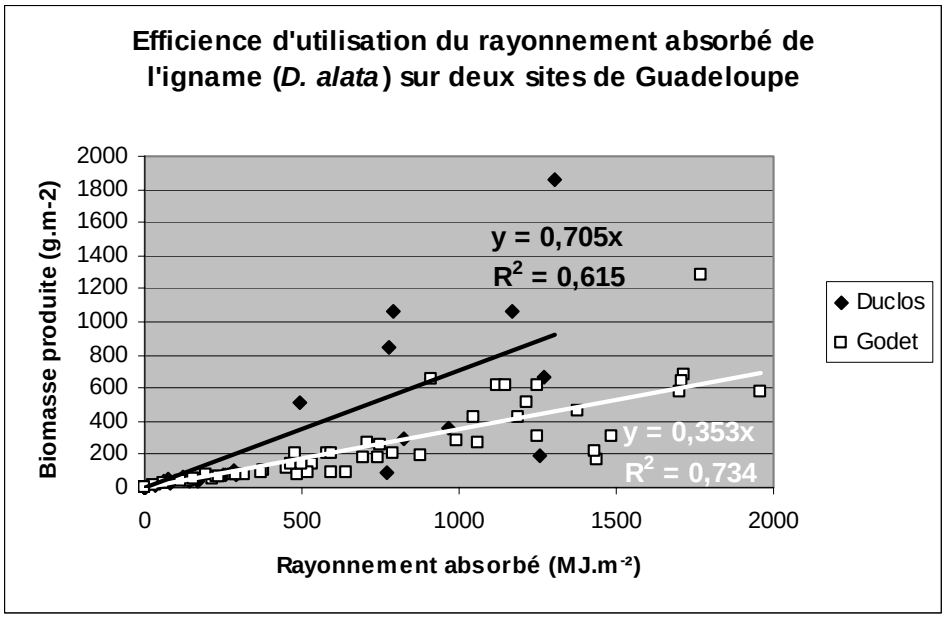


Figure 12 : Efficience d'utilisation du rayonnement absorbé par l'igname sur deux sites de Guadeloupe.

Le site de Duclos, avec une pluviométrie du double de celle de Godet, montre un encombrement nuageux plus important (figure 13). Il en résulte une augmentation du rayonnement diffus. Or, la part de rayonnement utile à la photosynthèse est plus élevée dans le rayonnement diffus que dans le rayonnement direct [MEEK *et al.* 1984]. Il y a donc une

augmentation de la RUE de 0,15 à 0,4 g.MJ^{-1} de rayonnement global [HAMMER et WRIGHT 1994]. De plus, l'igname n'est pas une plante de soleil au sens strict et l'ensoleillement accru à Godet a pu ralentir la photosynthèse (fermeture des stomates, ...).

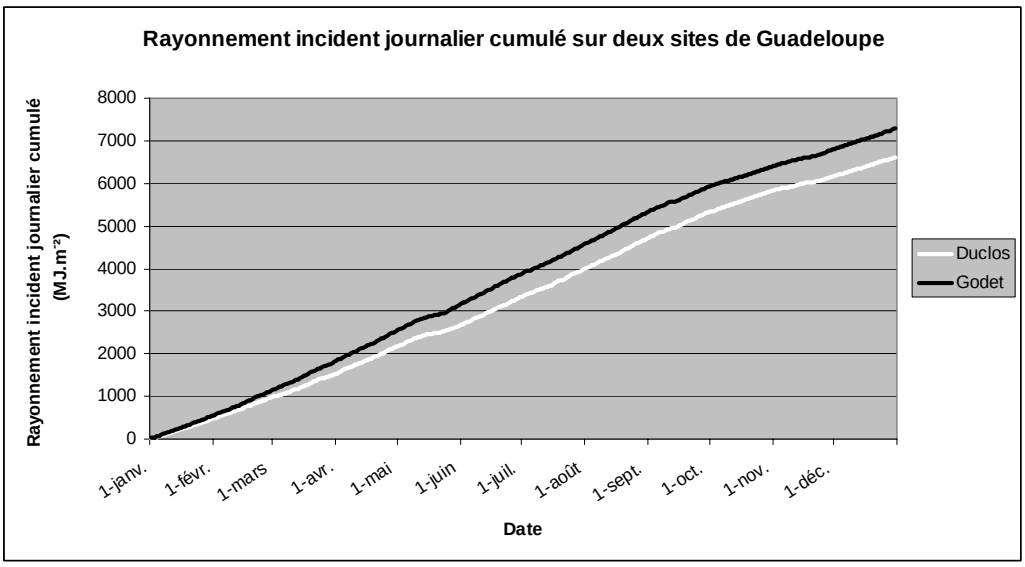


Figure 13 : Rayonnement globale cumulé sur deux sites de Guadeloupe.

A Godet, la variété Belep présente une RUE significativement différente en fonction de la dose d'azote apportée (figure 14). Plus l'apport est élevé, meilleure est la RUE. Cette relation entre la nutrition azotée et la RUE a déjà été observée [SINCLAIR et HORIE 1989]. Cette tendance se retrouve chez Kinabayo mais pas chez Oriental. Il est possible que la précocité de Belep lui ait permis de profiter des apports minéraux en début de tubérisation rapide, comme nous le verrons au paragraphe 1.3.

Sur tous les graphiques présentés, les premiers points tirent la droite de régression vers le bas. Sinclair et Horie (1989) montrent que la RUE est sensible aux variations de LAI, si ce dernier est inférieur à 1. Or, au paragraphe 1.2.1.1, nous avons montré que les valeurs de LAI étaient relativement faibles. De plus, la distribution hétérogène du couvert végétal alterne des zones de fortes densités avec des zones de faibles densités foliaires, augmentant l'effet d'auto-ombrage entre feuilles, même avec des valeurs de LAI faibles. A l'avenir, il serait intéressant de mieux comprendre la relation entre le LAI et le % de recouvrement, par exemple à l'aide d'une relation de ce type :
% recouvrement = ***LAI***/***x***, où ***x*** est un facteur fonction de l'hétérogénéité du feuillage.

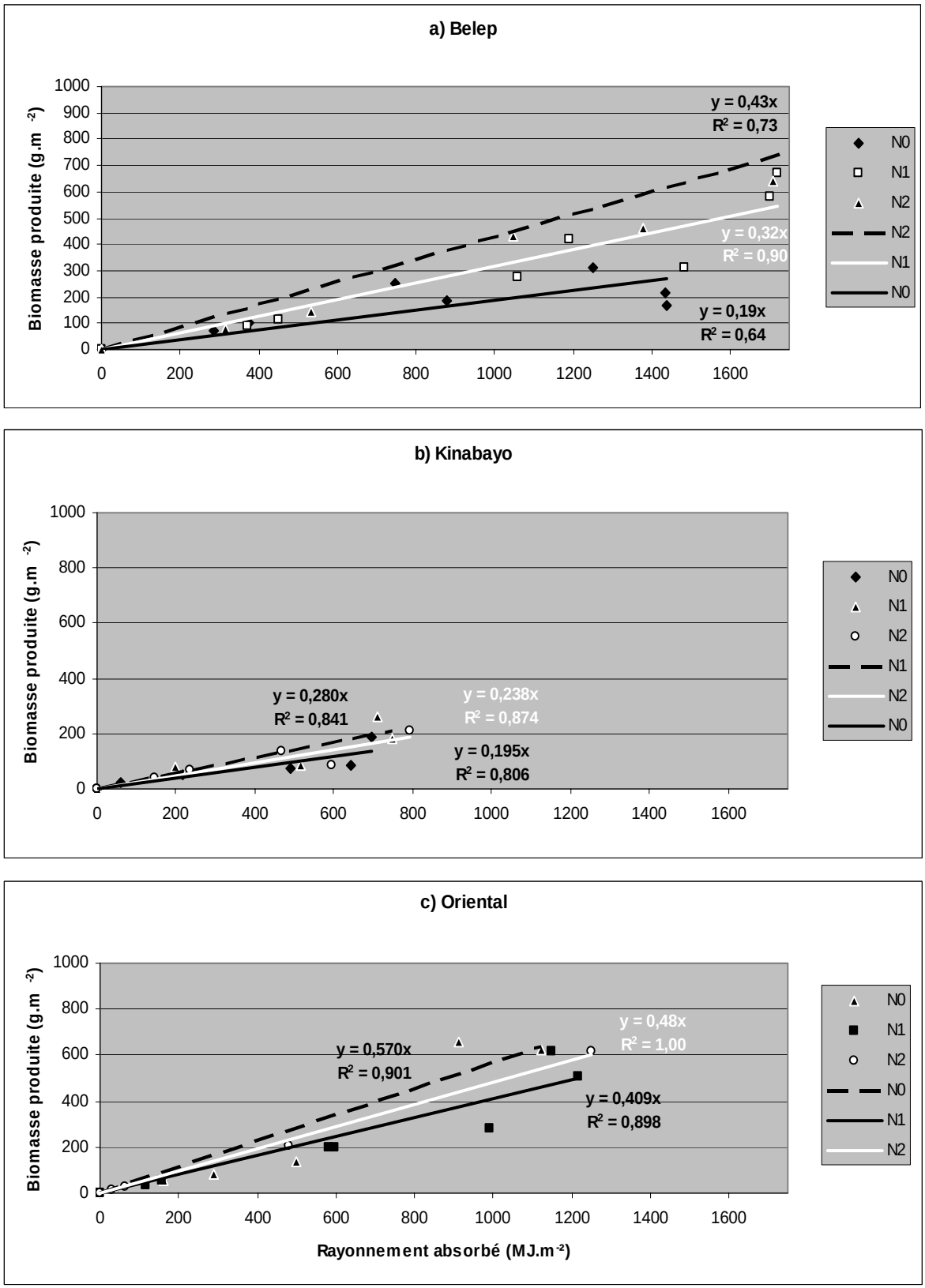


Figure 14 : Influence de la fertilisation azotée sur l'efficience d'utilisation du rayonnement de trois variétés d'ignames sur la station de Godet (Grande-Terre, Guadeloupe).

Dans le calcul de la RUE, la variabilité vient essentiellement des variations de biomasse (et non du rayonnement intercepté). Il est possible que la taille de l'échantillon (déterminée par la longueur du capteur et la largeur du billon) soit mal adaptée. Aux densités pratiquées et sur la longueur du capteur (0,8m), le nombre de plantes varie de 2 à 4 par échantillon. Si au niveau de la canopée cette différence se remarque peu, en terme de biomasse de tubercules, elle a une grande influence. Or, pour les plantes à racines et tubercules tropicaux, dès le milieu de saison, la majeure partie de la biomasse se situe sous terre. De plus, le nombre de plants non-germés varie lui aussi considérablement. Cette variabilité « souterraine » n'est pas prise en compte dans la même proportion par la mesure aérienne, puisque les lianes recouvrent plus facilement l'espace manquant. Lors de futurs essais, il convient de porter une attention particulière aux plants non germés. De plus, il serait peut-être nécessaire d'adapter la densité ou d'augmenter le nombre de mesures de rayonnement dans le sens du billon.

1.3. Répartition de la biomasse entre les organes de la plante

Les coefficients de répartitions sont calculés en divisant la biomasse sèche de l'organe considéré (tiges, feuilles, ...) par la biomasse sèche totale. Les figures 15a, b, c et d présentent l'évolution des coefficients de répartitions cumulés en fonction du nombre de jours après levée pour deux variétés cultivées sur deux sites. Les dates d'application des fumures minérales sont indiquées par deux flèches noires. La fumure de fond à Duclos n'est pas indiquée car elle a été réalisée à une date antérieure à l'origine de l'axe des ordonnées. Les dates de début de remplissage rapide du tubercule sont indiquées par une flèche pointillée.

Il existe une différence de comportement entre variétés. Sur les deux sites, la variété Belep (figure 15a et b) est plus précoce que la variété Orientale (figure 15c et d). L'estimation de la date de début de remplissage rapide est de 60 à 70 jours après levée pour Belep et 70 à 115 jours après levée pour Oriental. Cette différence de précocité de développement peut expliquer pourquoi la fertilisation azotée a un effet sur la dynamique de surface foliaire et l'efficience d'utilisation de la radiation de Belep alors qu'elle n'en a aucun sur Oriental. En effet, à Godet, la deuxième application d'engrais coïncide avec le début de la phase de tubérisation rapide pour Belep alors que pour Oriental, elle la précède de plus d'un mois. La majeure partie de l'azote peut avoir été lessivée. La fertilisation ne semble pas avoir favorisé le développement de l'appareil végétatif d'Oriental puisque la biomasse aérienne n'est pas plus élevée dans les parcelles fumées pour les deux dates d'observation suivant la fertilisation (données non présentées).

Pour une même variété, il existe une différence de la durée du cycle entre sites. En effet, le nombre de jours entre la levée et l'entrée en phase rapide de tubérisation est plus faible pour Duclos que pour Godet. La plante « rattrape » en quelque sorte le retard dû à la plantation.

Il est intéressant de noter que la variété Belep porte des bulbilles à Godet alors qu'elle n'en porte pas à Duclos. Pour la variété Oriental, le comportement inverse est observé. De plus, le développement des bulbilles semble se faire au détriment du tubercule puisque si le coefficient de répartition des bulbilles augmente, celui du tubercule diminue (figure 15b).

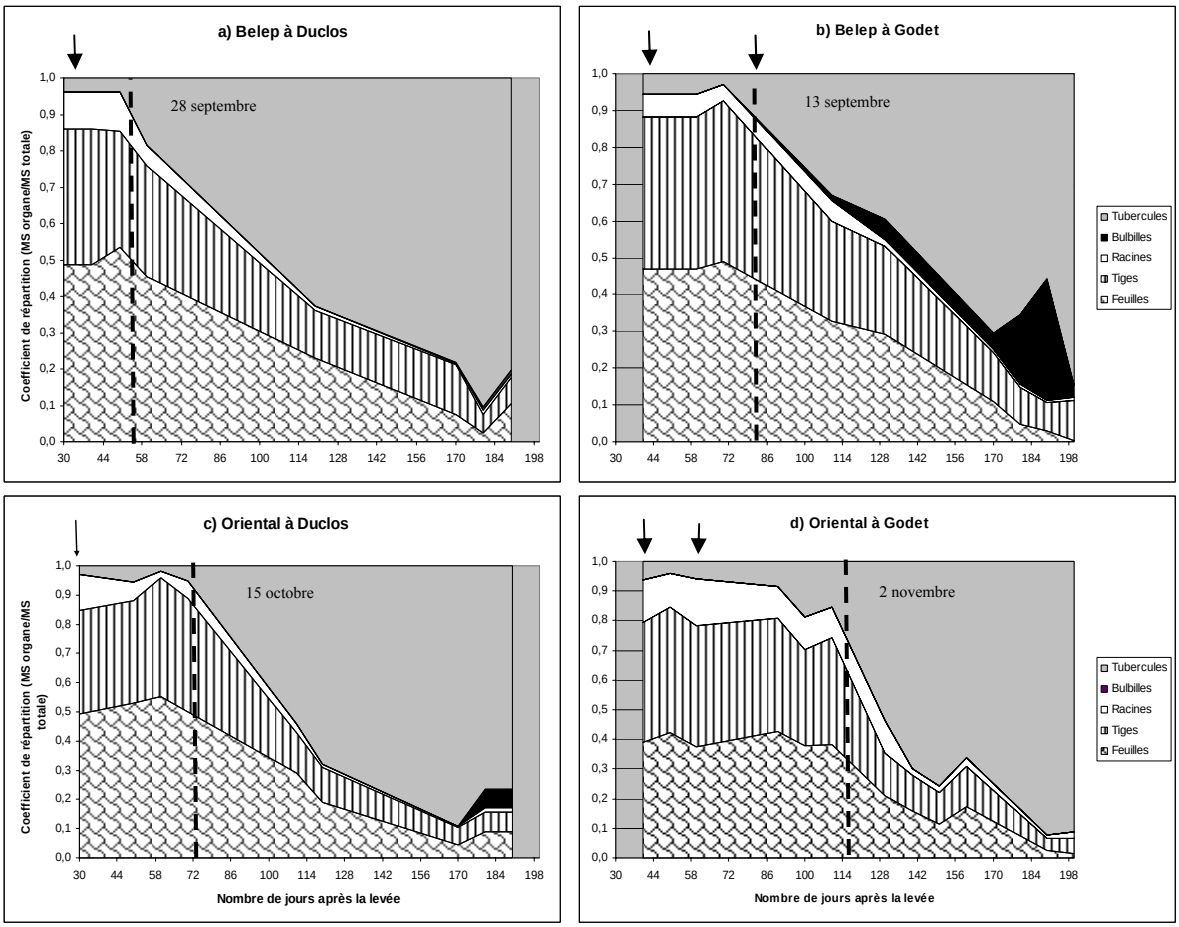


Figure 15 : Diagramme empilé de l'évolution des coefficients de répartition entre organe de la plante selon la variété et le lieu.

L'importance du volume racinaire peut être évalué par le rapport entre la biomasse sèche des racines et de la partie aérienne (tiges et feuilles). A Godet, ce rapport est significativement différent entre variétés pour trois dates de récolte sur cinq (tableau 20). C'est Oriental qui présente le meilleur rapport (de 0,12 à 0,32) suivie de Kinabayo (0,07 à 0,29) et de Belep (0,04 à 0,07). A Duclos, ce même rapport ne diffère pas entre variété mais bien entre traitements. A la première date de récolte, la parcelle chaulée présente le rapport le plus faible (0,09 contre 0,18 en sol acide). Mais cette différence ne se confirme pas aux autres dates de récolte. De plus, l'incertitude liée à l'échantillonnage et aux difficultés de récolte des racines nous incite à la prudence quant à l'interprétation de ces résultats.

Tableau 20 : Rapport entre la biomasse sèche des racines et de la partie aérienne (tiges et feuilles) par date de récolte pour trois variétés d'igname cultivées à Godet (Grande-Terre, Guadeloupe).

Site	Variété	D1	D2	D3	D4	D5	Moyenne par variété
Godet	**Belep**	0,057^{a}	0,097	0,036^{a}	0,044	0,074^{a}	0,060
	Kinabayo	0,143^{b}	0,111	0,071^{ab}	0,146	0,323^{b}	0,188
	Oriental	0,173^{b}	0,139	0,121^{b}	0,096	0,287^{b}	0,186
Moyenne de Godet		0,124	0,120	0,058	0,089	0,228	0,142^{A}
Duclos	**Chaulé**	0,094^{a}	0,086	0,048	0,112		0,091
	Acide	0,184^{b}	0,047	0,050	0,128		0,107
Moyenne de Duclos		0,139	0,067	0,049	0,120		0,099^{B}

a, b : valeurs significativement différentes entre variétés ou traitements.
A, B : valeurs significativement différentes entre sites.

1.4. Rendements

Le tableau 21 présente les rendements (g de tubercule.m^{-2}) des trois variétés en fonction des différents traitements. Il existe une différence significative entre sites. Malgré la plantation tardive, Duclos produit plus que Godet. Un développement végétatif moins important (LAI) et une efficience d'utilisation du rayonnement plus faible en sont les principales raison.

Tableau 21 : Rendements (g.m-^{2}) de trois variétés d'igname en fonction du traitement appliqué sur deux sites de Guadeloupe.

Site	Traitement	Belep	Kinabayo	Oriental	Total
DUCLOS	Acide sans phosphate	5658 *(2946)*		4665 *(2294)*	5162^{a} *(2231)*
	Acide avec phosphate	3414 *(4324)*		5633 *(3556)*	4523^{a} *(3477)*
	Chaulé sans phosphate	3307 *(60)*		2356 *(2255)*	2832^{b} *(1413)*
	Chaulé avec phosphate	1615 *(1534)*		1631 *(1215)*	1623^{b} *(1130)*
Moyenne DUCLOS		3499 *(2570)*		3571 *(2559)*	3535^{D} *(2478)*
GODET	Aucun apport	918^{Aa} *(183)*	691^{A} *(352)*	3537^{B} *(815)*	1715 *(1471)*
	100 unités N	3025^{Ab} *(540)*	1167^{B} *(171)*	2911^{A} *(365)*	2368 *(979)*
	200 unités N	3703^{b} *(2224)*	784 *(367)*	3645 *(866)*	2711 *(1842)*
Moyenne GODET		2549 *(1656)*	881 *(329)*	3364 *(660)*	2265^{E} *(1448)*
Total Moyenne		3092 *(2202)*	881 *(329)*	3483 *(1925)*	2862 *(2070)*

() : écart-type.
a, b : différences significatives entre traitements
A, B : différences significatives entre variétés
C, D : différences significatives entre sites

A Duclos, les rendements par plante, en poids frais de tubercules, sont significativement différents. Paradoxalement, la parcelle acide s'est mieux comportée que la parcelle chaulée (différence significative). Le nombre de tubercules par plante (2,1 en acide pour 3,6 en chaulé) et les poids moyens des tubercules (1220 g en acide et 386 g en chaulé) sont significativement différents.

La production de tubercules par plante est donc plus faible en sol chaulé, et cet écart semblerait dû à la réduction du poids moyen des tubercules, alors que leur nombre par plante est augmenté (données non présentées). Cet effet apparaît nettement sur la distribution des poids individuels des tubercules : le chaulage accroît le nombre de petits tubercules, et réduit le nombre de gros ; il y aurait donc une action sur l'initiation ou la régulation du nombre de tubercules. Ceci reste à confirmer.

Toujours à Duclos, l'apport de phosphore en cours de culture a diminué le rendement, quelle que soit la variété ou le traitement. Il est possible que l'opération ait endommagé les racines. En effet, la fumure a eu lieu en pleine croissance racinaire par ouverture d'un micro-sillon sur le haut du billon. Les racines très superficielles de l'igname ont pu être endommagées à cette occasion.

Pour l'analyse de la variance à Godet, les deux niveaux d'azote semblant conduire à des effets comparables, ils ont donc été regroupés. Ceci conduit seulement à deux traitements : avec et sans azote. Le rendement de Kinabayo est significativement plus faible que celui des deux autres variétés. Pour le reste, compte tenu de la forte variabilité des données, les effets ne sont jamais significatifs, mais qualitativement, l'azote accroît la production de tubercules par plante pour Belep alors que l'effet est inexistant pour Oriental. Cet accroissement de la production de Belep est surtout dû à l'augmentation du poids moyen des tubercules et, dans une moindre mesure, du nombre de tubercules par plante. La fumure azotée conduit, pour Belep, à une production de tubercules de plus grosse taille. Pour Oriental, c'est surtout le nombre de petits tubercules qui est augmenté.

Il faut noter que les productions par plante et les poids moyens de tubercules sont très faibles et se rapprochent de ceux obtenus à Duclos en sol chaulé. Oriental semble mieux adapté aux conditions de Godet (et Belep à celles de Duclos). Ces résultats sont à manier avec beaucoup de précautions vu l'hétérogénéité de l'essai et des prélèvements, avec une année climatique exceptionnellement pluvieuse.

1.5. Nutrition minérale et exportations

La nutrition azotée des plantes cultivées varie considérablement en cours d'année, entre années, entre sites et entre espèces, même lorsque l'azote déjà présent dans le sol ou apporté par la fertilisation est en quantité suffisante [GASTAL et LEMAIRE 2002]. En situation optimale de nutrition azotée, la variabilité dans les dynamiques d'accumulation de l'azote peut être réduite en reliant la concentration en azote de la plante avec sa biomasse plutôt qu'en fonction du temps [LEMAIRE et SALETTE 1984]. A partir de cette relation, il est possible de définir la concentration critique en azote comme le minimum d'azote nécessaire pour atteindre le taux maximum de croissance [GREENWOOD *et al.* 1991]. Ce concept permet de connaître en cours de croissance et dans n'importe quel environnement si la plante est en condition supra ou sub-optimale de nutrition azotée. Le rapport entre la concentration en azote critique et la concentration mesurée permet de quantifier la déficience en azote. Ce rapport est appelé « indice de nutrition azotée » (nitrogen nutrition index).

Dans le cas de l'igname, la courbe de concentration critique en azote reste encore à déterminer. D'après Obigbesan et Agboola (1977), le statut nutritionnel azoté de l'igname peut être estimé judicieusement à partir de mesures de concentration en azote dans les feuilles. Comme nous l'avons souligné, dans les conditions de l'expérience, la variété Belep répond bien à un apport d'azote. Nous avons donc établit les courbes de dilution en azote de Belep fertilisé et non fertilisé (figure 16). La variété Belep non fertilisée présente bien une courbe de dilution en-dessous de la courbe fertilisée.

Les valeurs de la courbe de l'igname sont beaucoup plus faibles (surtout pour de faibles biomasses) que celles obtenues sur la pomme de terre par Duchenne et al. en 1997 (figure 17). Il serait intéressant de continuer ce type d'expérience afin de déterminer la courbe de concentration critique en azote de l'igname.

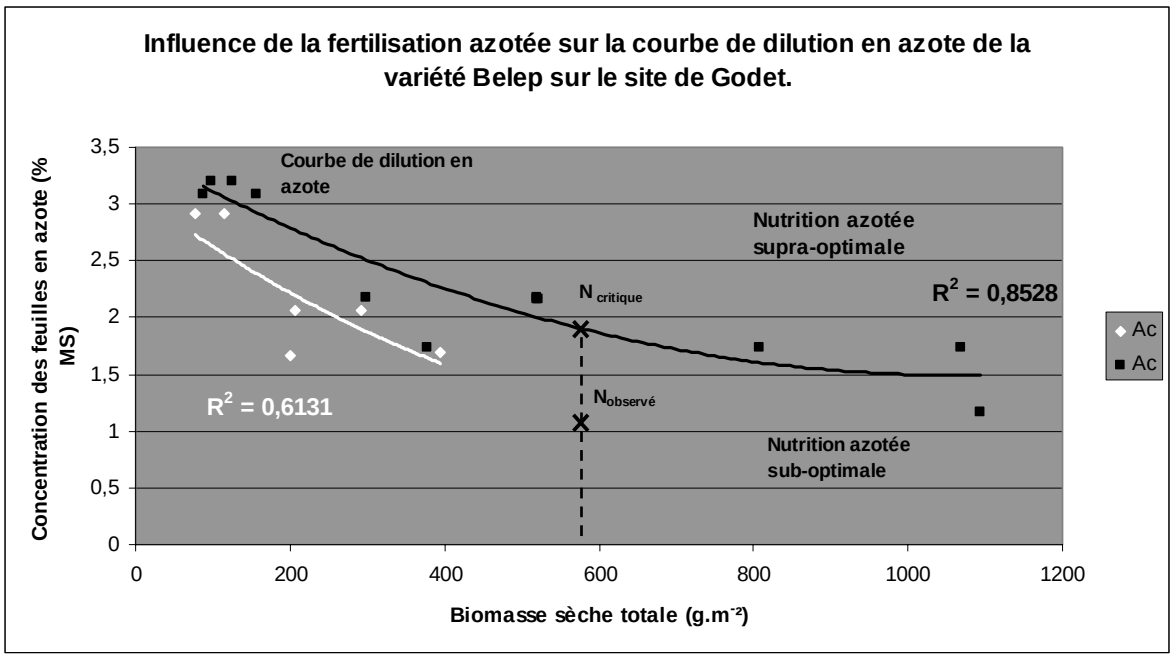
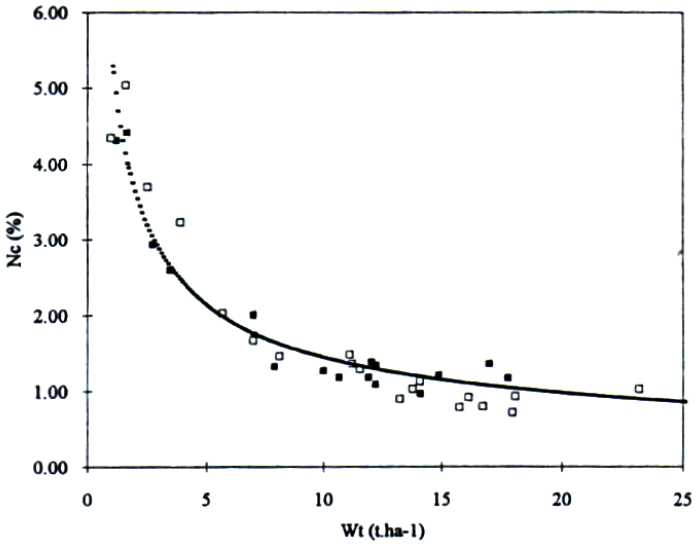


Figure 16 : Courbes de dilution en azote de l'igname en fonction de la fertilisation azotée (NN : apport > 100 unités N par hectare, N0 : pas d'apport).



Duchenne et al. (1997)

Figure 17 : Evolution de la concentration azotée en fonction de la biomasse totale de la pomme de terre (Wt : biomasse totale, Nc concentration critique en azote).

A la récolte, les exportations sont similaires aux résultats communément cités [FERGUSON 1969a; FERGUSON *et al.* 1980; IRIZARRY *et al.* 1995; IRIZARRY et RIVERA 1985; VANDER ZAAG *et al.* 1980] (tableau 22). Il semble que la fumure azotée augmente la concentration d'azote dans le tubercule (de 0,8 à 1,11% pour Oriental et de 1,14 à 1,35% pour Belep, respectivement sans et avec apport d'azote). En moyenne, pour un rendement de 30 tonnes par hectare, l'igname exporte 150, 14 et 250 kg de N, P et K respectivement.

Tableau 22 : Exportations des principaux nutriments par trois variétés d'igname en fonction du site et des traitements (NN : fertilisation azotée, N0 : pas de fertilisation).

Site	Variété	Trait.	kg de nutriments exportés.t^{-1} tubercules secs			kg nutriments exportés.ha^{-1} pour un rendement de 30 t de tubercules frais		
			N	P	K	N	P	K
Duclos	Belep	Acide	11,3	0,8	17,0	147	10	221
		Chaulé	10,0	0,8	16,6	130	10	216
	Oriental	Acide	8,6	0,8	14,5	112	10	189
		Chaulé	9,0	0,9	16,8	117	12	219
Godet	Belep	N0	11,4	1,2	18,6	149	16	242
		NN	13,5	1,1	20,6	176	15	268
	Kinabayo	N0	14,2	1,6	20,1	185	21	262
		NN	17,3	1,4	23,7	225	19	309
	Oriental	N0	7,7	1,1	14,4	100	14	187
		NN	11,8	1,0	16,1	153	13	209

Il est intéressant de noter que l'acidité du sol à Duclos n'a eu aucune influence sur la concentration en phosphore du tubercule des deux variétés cultivées mais bien sur la concentration foliaire (+0,3% et +0,22% pour Belep et Oriental respectivement). Mais cette différence est non significative.

2. METHODES DE MESURES DE SURFACE FOLIAIRE CHEZ L'IGNAME

2.1. Mesures linéaires

Afin de déterminer la relation entre la surface du limbe (***SL***) et la mesure de dimensions, nous avons procédé à une régression multiple sur les variables suivantes :

- LO_LA=LO*LA,
- LOMAX_LA=LOMAX*LA,
- LO_LO=LO*LO,
- LOMAX_LOMAX=LOMAX*LOMAX,
- LA_LA=LA*LA,
- LA_LO=LA/LO,
- LA_LOMAX=LA/LOMAX,
- LOMAX_LO=(LOMAX-LO)/LO,

où ***la*** est la plus grande largeur, ***lo*** la longueur allant de l'apex à l'insertion du pétiole et ***lomax***, la plus grande longueur (cf. figure 7). La liste des variétés et espèces testées est donnée au tableau 16.

Une régression multiple pas à pas est réalisée par variété. Seules deux des huit variables proposées sont jugées significatives à 5% d'erreur. Dès l'introduction de la première variable, le coefficient de corrélation est déjà de 0,898 à 0,998 selon la variété. Mais le $C_{(p)}$ de Mallows (statistique permettant de comparer les modèles obtenus avec différents ensembles de variables) est encore assez élevé (10 à 33). L'introduction de la deuxième variable n'augmente que faiblement le R^2 (0,9389). De plus, les deux variables sont fortement corrélées. Nous retiendrons donc uniquement la première.

Pour huit variétés sur dix, la variable la plus corrélée est ***lomax_la***. Pour Kabusa et Kinabayo, ce sont les variables ***la_la*** et ***lo_la*** respectivement. Afin d'identifier un modèle de régression basée sur une variable commune à toutes les variétés testées, nous avons procédé à une nouvelle régression normée, avec cette fois, l'unique variable explicative ***lomax_la***. Les R^2 de ces régressions sont présentés dans le tableau 23.

Tableau 23 : Caractéristiques des régressions entre surface du limbe et mesures de dimensions de 10 variétés d'ignames.

Variété/Espèce	Variable la plus corrélée	Régression normée	R^2 ajusté de la régression normée du modèle Lomax_la
Belep / *D. alata*	Lomax_la	oui	0,9890
Boutou / *D. alata*	Lomax_la	non	0,9875
/ *D. bulbifera*	Lomax_la	non	0,9983
Florido / *D. alata*	Lomax_la	oui	0,9915
Kabusa / *D. alata*	La_la	non	0,9966
Kinabayo / *D. alata*	Lo_la	oui	0,9754
Kpouna / *D. rotundata*	Lomax_la	oui	0,9957
Oriental / *D. alata*	Lomax_la	oui	0,9796
Plimbite / *D. alata*	Lomax_la	oui	0,9991
Yakanougo / *D. rotundata*	Lomax_la	oui	0,9816

Une analyse de la variance a été réalisée sur les pentes des droites de régression. Elle met en évidence un effet significatif de la variété sur ces dernières. Cependant, une régression réalisée sur l'ensemble des génotypes identifie à nouveau la variable ***lomax_la*** comme la plus pertinente. Une régression normée avec cette variable sur l'ensemble des génotypes montre que le modèle est significatif avec un R^2 de 0,9885 (figure 18).

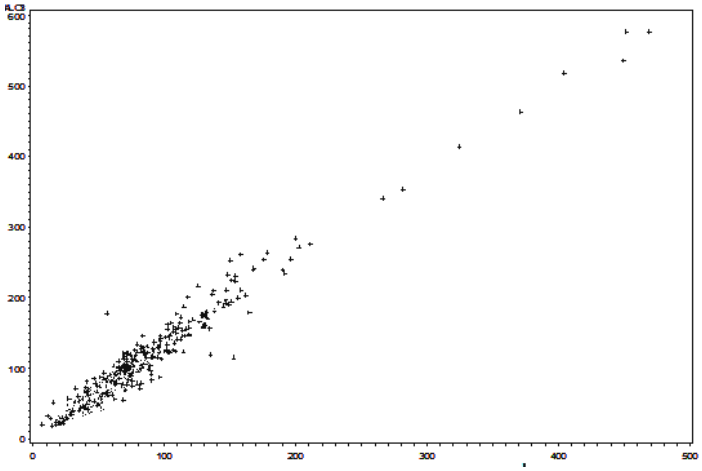


Figure 18 : Relation entre la surface foliaire mesurée au planimètre et la surface foliaire estimée à partir du produit de la longueur maximale et de la largeur maximale.

Nous proposons donc la relation suivante pour estimer la surface du limbe d'une feuille d'igname : ***SL*** = 0,607.***lomax***.***la.*** Cette relation est très proche de celle obtenue par George (1992) sur deux génotypes d'ignames naines (*D. rotundata*) : ***SL*** = 0,64.***lomax***.***la*** (R^2 de 0,98).

2.2. Poids spécifique

Une méthode plus rapide encore, mais destructive, établit une relation entre la biomasse foliaire (ici par unité de surface, m²) et l'indice de surface foliaire. Nous avons testé une régression entre ces deux paramètres pour la biomasse sèche et la biomasse fraîche. Les coefficients de corrélation sont très élevés (figure 19).

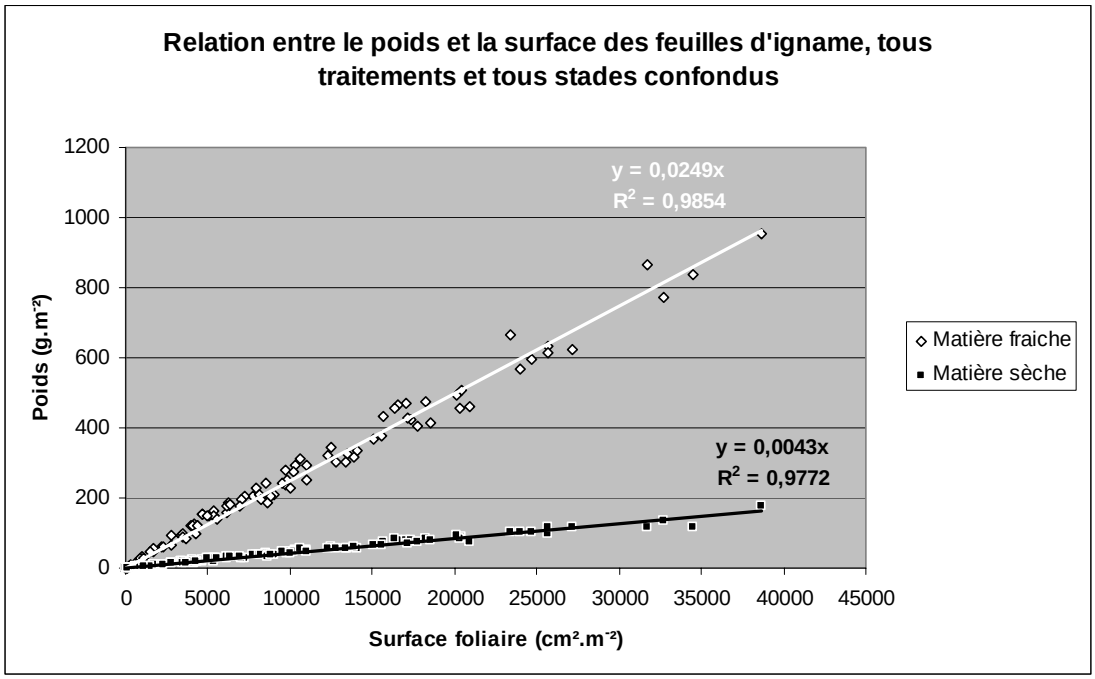


Figure 19 : Estimation de la surface foliaire à partir de la biomasse fraîche et sèche de l'igname.

De plus, il semble que la relation soit valable touts sites, traitements, variétés et stades de croissance confondus. Pourtant, le poids spécifique foliaire (SLA) est connu pour varier selon le stade ou les conditions de culture [COOPER et QUALLS 1967; KOLLER 1972; REDDY *et al.* 1989]. Avant son utilisation, il est nécessaire de confirmer cette relation par d'autres essais.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'igname est une plante d'importance pour des millions de personnes à travers toute la zone inter-tropicale. Pourtant, relativement peu d'études ont été réalisées sur l'igname et la plupart se sont attachées aux aspects techniques de sa culture. Après plus de 50 ans de recherche sur l'igname, on ne connaît que très peu la plante et son fonctionnement. La bibliographie réalisée montre clairement qu'il existe très peu d'expérimentations touchant à l'écophysiologie de l'igname. Ces expérimentations ont été réalisées dans des conditions extrêmement variables et les résultats sont souvent parcellaires. De plus le grand nombre d'espèces et de variétés accentue encore la spécificité des résultats. Même si ces études permettent de répondre à des questions précises, elles apportent peu à la compréhension de la culture. Cette revue bibliographique a permis également de montrer les limites de l'approche empirique, notamment concernant la fertilisation minérale, et la nécessité de les contourner par des expérimentations plus mécanistes qui permettront, à moyen terme, de mieux comprendre la plante et sa culture.

Cette étude a permis d'avoir une meilleure connaissance du comportement de trois variétés d'igname (*D. alata*) dans des conditions de cultures contrastées. L'analyse de croissance réalisée a permis de mettre en évidence des différences de précocité entre génotypes. Ces différences ont été mises en relation avec des pratiques culturales telles que la fertilisation minérale. A Godet, la précocité de la variété Belep lui a permis de profiter de l'apport minéral dès le début du remplissage rapide du tubercule. En revanche, l'époque d'application doit être adaptée pour la variété Oriental, plus tardive. A Duclos, en sol acide, l'application de phosphate a eu un effet négatif sur le rendement des deux variétés testées. Il est probable que le mode d'application en soit la cause. De plus, que ce soit en terme de rendement ou de paramètres caractéristiques de la croissance (LAI, RUE, ...), l'acidité du sol n'a pas eu l'effet négatif décrit par d'autres auteurs [ABRUNA-RODRIGUEZ *et al.* 1982]. Au contraire, le rendement sur la parcelle acide était supérieur à celui de la parcelle chaulée. Il semble que les variétés utilisées soient tolérantes au faible pH. Toutes ces connaissances permettent de mieux apprécier les moyens nécessaires à une meilleure productivité de la culture.

Malheureusement, l'hétérogénéité de l'essai et des prélèvements (en partie imposée par la méthode d'analyse choisie), avec une année climatique exceptionnellement pluvieuse, ne permet que rarement d'observer un effet significatif. De plus, trop peu d'attention a été portée à l'irrégularité de la germination et aux problèmes d'échantillonnage qui l'accompagne. L'utilisation d'un plus grand nombre de plantes au moment de la plantation puis une sélection d'un nombre minimum de plantules de même âge physiologique devrait permettre de mieux contrôler la variabilité introduite au moment de l'émergence. Toutes les observations et l'analyse ultérieure porteraient sur une « cohorte » d'individus plus homogènes.

De manière plus fine, cette étude s'est intéressée à la relation entre le rayonnement absorbé et la production de biomasse. Les mesures de rayonnement transmis et d'indice de surface foliaire nous ont permis de calculer le coefficient d'extinction de la lumière à travers la canopée de l'igname (k = 0,64). A partir de cette valeur, nous avons pu calculer les valeurs d'efficience d'utilisation du rayonnement (RUE) sur igname. Les observations montrent une RUE relativement faible : de l'ordre de 0,42 g de biomasse produite par MJ de

rayonnement global absorbé. Cette efficience d'utilisation varie entre génotypes (0.24, 0,40 et 0.55 pour Kinabayo, Belep et Oriental respectivement) et entre lieux. Cette variation est discutée.

La relation entre la surface foliaire et le pourcentage de recouvrement du sol gagnerait à être affinée. En effet, il est possible que le mode de croissance de l'igname non tuteuré induise un biais important dans le calcul du coefficient d'extinction ou dans celui de l'efficacité d'utilisation de la lumière. L'utilisation d'un appareil de mesure de la lumière plus récent pourrait permettre de calculer la proportion de taches solaires (mesure indirecte du recouvrement), l'indice de surface foliaire et la radiation interceptée sur des surfaces de l'ordre de 10 cm². Afin de mieux comprendre l'influence de l'hétérogénéité de la canopée de l'igname sur le rayonnement absorbé, il serait intéressant de quantifier la relation entre l'indice foliaire et le pourcentage de recouvrement.

Les analyses de concentration minérale dans les différents organes de la plante ont permis de calculer les quantités de nutriments exportés et immobilisés. Les mesures de contenu en azote foliaire ont permis d'établir une première coure de dilution de l'azote en fonction de la biomasse totale. L'effet de la fertilisation azotée sur le rendement, le LAI et la RUE de la variété Belep à Godet sont aussi visibles sur le contenu en azote foliaire. Sans être réellement une courbe de concentration critique, la courbe de dilution de Belep fertilisé permet de se faire une idée sur le statut nutritionnel des plantes cultivées dans les autres traitements. Il serait intéressant de poursuivre ce type d'expérimentation afin de déterminer la courbe de concentration critique en azote qui servirait de base au calcul de l'indice de nutrition azotée pour les cultures d'igname.

Enfin, la dernière partie de cette étude a permis de développer deux méthodes demandant peu de technicité et permettant une bonne estimation de l'indice de surface foliaire. La première se base sur une relation entre la surface du limbe (***SL***) et la mesure de deux dimensions : la plus grande longueur (***lomax***) et la plus grande largeur (***la***) de la feuille d'ignames. Cette méthode s'est avérée efficace (R^2 de 0,989) sur plus de 10 génotypes appartenant à trois espèces d'ignames. Les échantillons provenant du Bénin et de Guadeloupe ont été collectés sur deux saisons de culture. La relation établie est la suivante : $\boldsymbol{SL} = 0{,}607.\boldsymbol{lomax}.\boldsymbol{la}$.

La deuxième méthode demande à être confirmée pour différentes espèces selon le stade de développement et l'année de culture. Elle est basée sur la relation entre la surface foliaire (***S***) et la biomasse sèche (***PSF***) ou fraîche (***PFF***) :
$\boldsymbol{S} = 0{,}0249.\boldsymbol{PFF}$ (R^2 de 0,985) et $\boldsymbol{S} = 0{,}0043.\boldsymbol{PSF}$ (R^2 de 0,977).
Dans les conditions de l'expérience, cette méthode s'est avérée efficace sur deux génotypes cultivés dans des conditions contrastées, quel que soit le stade de développement.

BIBLIOGRAPHIE

ABRUNA-RODRIGUEZ, F., VICENTE-CHANDLER, J., RIVERA, E., et RODRIGUEZ, J. (1982). Effect of soil acidity factors on yields and foliar composition of tropical root crops. *Soil Science Society Amer J* **46**, 1004-1007.

ACOSTA, -. S. C. E., et CEPEDA, -. V. R. A. (1994). Fertilizacion del name (*Dioscorea alata* L.) en suelos de Turipana y Carmen de Bolivar. *Revista-ICA* **29**, 39-49.

ADENIJI, M. O. (1998). Effects of different fertilizer combinations on tuber yield, storage and food qualities of two yams (*Dioscorea)* species. Msc report, Univ. of Ibadan, Ibadan.

ADESUYI, S. A. (1973). Advances in yam storage research in Nigeria. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.), pp. 14. IITA, Ibadan, Nigeria.

ADUAYI, E. A., et OKPON, S. N. (1980). Role of continuous nitrogen fertilization on nutrient composition of leaves sampled at various stage of growth and yield of yam (*Dioscorea rotundata*). *Soil Science and Plant Analysis* **11**, 267-282.

AFONJA, B. (1967). The analysis of an experiment with plots of different sizes. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **44**, 39.

AGATA, W. (1970). Les caractéristiques de la production de matières sèches et du rendement chez la patate douce dans les conditions de culture en champs. *In* "La patate douce, actes du premier symposium international" (R. L. VILLAREAL et T. D. GRIGGS, eds.). CTA, Taïwan.

AIGHEWI, B. A., et EKANAYAKE, I. J. (2004). In-situ chlorophyll fluorescence and related growth of white Guinea yam at different ages. *Tropical Science* **44**, 201-206.

AKORODA, M. O. (1985). Optimizing sett size and sett multiplication ratio for ware tuber production in Guinea yams. *Field Crop Research* **12**, 377-385.

AKORODA, M. O. (1993a). Non-destructive estimation of area and variation in shape of leaf lamina in the fluted pumpkin (*Telfairia occidentalis*). *Scientia Horticulturae* **53**, 261-7.

AKORODA, M. O. (1993b). Yams. *Dioscorea* spp. *In* "Genetic improvement of vegetable crops" (G. KALLOO et B. O. BERGH, eds.), pp. 717-733. Pergamon Press, New York.

ALLEN, W. A., et RICHARDSON, A. J. (1968). Interaction of light with a plant canopy. *J. Opt. Soc. Am.* **58**, 1023-1028.

AMON, B. O. E. (1962). Rep. First Meeting on Soil Fertility and Fertilizer Use in West Africa. FAO publication.

AMON, B. O. E., et ADETUNDJI, S. A. (1969). "Fertilizer work in Western Nigeria : Result 1960-1969." Ministry of Agriculture, Ibadan.

ARNOLIN, R. (1981). Quelques observations sur le cycle végétatif de *Dioscorea alata*, cv. "Tahiti" suivant la date de plantation. *In* "Proceedings of the annual meeting of the CFCS" (CFCS, ed.), pp. 9, Caracas.

ASADU, C. L. A. (1989). A comparative study and evaluation of yam-zone soils and the performance of six cultivars of white yam (*D. rotundata*) in southeastern Nigeria. Ph.D. thesis, University of Nigeria, Nsukka.

ASADU, C. L. A., AKAMIGBO, F. O. R., EZUMAH, H. C., et NWEKE, F. I. (1990a). The characterization of selected yam-growing soils in southeastern Nigeria II. chemical and mineralogical properties. *Nigerian Agricultural Journal* **24**, 71-86.

ASADU, C. L. A., AKAMIGBO, F. O. R., EZUMAH, H. C., et NWEKE, F. I. (1990b). The characterization of selected yam-growing soils in southeastern Nigeria. I. Physical and morphological properties. *Nigerian Agricultural Journal* **24**, 55-69.

ASADU, C. L. A., AKMIGBO, F. O. R., NWEKE, F. I., et EZUMAH, H. C. (1996). Evaluation of six cultivars of white yam (*Dioscorea rotundata*) across three yam-growing areas in southeastern Nigeria. *Journal of Agricultural Science*, 463-468.

ASADU, C. L. A., EZUMAH, H. C., NWEKE, F. I., et AKMIGBO, F. O. R. (1988). The performance of six cultivars of white yam derived from three sources and evaluated across three zones in southern Nigeria. *Cassava-based cropping systems research* **1**, 215-224.

ASHLEY, D. A., DOSS, B. D., et BENNET, O. L. (1963). A method of determining leaf area in cotton. *Agron. J.* **55**, 584-5.

ASIABAKA, C. C. (1996). The rate of adoption of Yam Minisett Technology Among Farmers in Imo State of Nigeria. *NAJTE* **1/2**, 1-13.

AUTFRAY, P., et TCHETCHE, H. G. (1999). Semis de cultures vivrières dans des couvertures végétales en zone forestière de Côte d'Ivoire. *In* "Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture. Actes de l'atelier international" (CIRAD, ed.), pp. 563-576, Antsirabe, Madagascar.

AYENSU, E. S. (1972). "Anatomy of the monocotyledons."

BAKER, E. F. I. (1964). Plant population and crop yield. *Nature* **204**, 856.

BASINGER, M. A. (2002). Vascular flora of Thompson woods, Jackson County, Illinois. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* **95**, 21-36.

BAYOT, A. J. (1994). Response of ube to inorganic and organic fertilizers grown with and without trellis. *Philippine-Journal-of-Plant-Industry* **54**, 81-90.

BEHURA, A. K., et SWAIN, D. (1997). A note on response of yam to different levels of nitrogen and potash. *Orissa-Journal-of-Horticulture* **25**, 99-100.

BHAGSARI, A. S. (1988). Photosynthesis and stomatal conductance of selected root crops as related to leaf age. *Crop Sci.* **28**, 902-906.

BIGOT, Y. (1977). Fertilisation, labour et espèce cultivée en situation de pluviosité incertaine du centre de Côte d'Ivoire. Synthèse des principaux résultats d'un test de différents systèmes culturaux de 1967 à 1974. *In* "L'agronomie Tropicale", Vol. 17, pp. 242-247, Bouaké.

BIRADAR, R. S., VENKATESWARALU, T., et HRISHI, N. (1978). Leaf area estimation in *Colocasia*. *J. Roots Crops* **4**, 51-53.

BLACKMAN, G. E., et BLACK, J. N. (1959). Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. XII. The role of the light factor in limiting growth. *Annals of Botany* **23**, 131.

BLACKMAN, V. H. (1919). The compound interest law and plant growth. *Annals of Botany* **33**, 353-360.

BONHOMME, R. (2000). Bases and limits to using "degree.day" units. *European Journal of Agronomy* **13**, 1-10.

BONHOMME, R., DROUET, J. L., et AMEGLIO, T. (1996). Introduction à la modélisation du fonctionnement physiologique d'un couvert. *In* "De la plante au couvert végétal" (P. CRUIZIAT et J. P. LAGOUARDE, eds.), Vol. 1. INRA, Le Croisic.

BONHOMME, R., et VARLET-GRANCHER, C. (1977). Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant : 1. Etablissement des lois et vérifications expérimentales. *Ann. Agron.* **28**, 567-582.

BREDA, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index : a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* **54**, 2403-17.
BRENNER, P. M., et TAHA, M. A. (1966). Study in potato agronomy : 1. The effects on variety seed size and spacing on growth, development and yield. *Journal of Agricultural Science* **66**, 241-252.
BROWN, H. D. (1931). Cultivation of yams. Part I and II. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **8**, 201-231.
BUDELMAN, A. (1990). Woody legumes as live support systems in yam cultivation. II. The yam-*Gliricidia sepium* association. *Agroforestry Systems* **10**, 61-69.
BUFFARD-MOREL, J. (1980). Contribution à l'étude de Dioscorea bulbifères de Côte d'Ivoire. Conditions de formation des tubercules aériens ou "bulbilles". Thèse de 3ème Cycle, Université d'Abidjan, Abidjan, Côte d'Ivoire.
BURKILL, I. H. (1960). The organography and the evolution of *Dioscoreaceae*, the family of the Yams. *J. Linn. Soc. (Bot.)* **56**, 319.
CABIDOCHE, Y.-M. (2000). "Analyse de l'intérêt agronomique et de l'innocuité environnementale des cendres de bagasse produites par la centrale bagasse-charbon du Moule (Guadeloupe)." INRA, Petit-Bourg.
CAMPBELL, B., et GOODING, E. G. B. (1962). Recent developments in the production of food crops in Trinidad. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **39**, 261-70.
CAMPBELL, J. S., CHUKWUEKE, V. O., TERIBA, F. A., et HO-A-SHU, H. V. S. (1962a). Some physiological experiments with the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) in Trinidad III. The effect of chemicals on storage. *Empire Journal of Experimental Agriculture* **30**, 335-344.
CAMPBELL, J. S., CHUKWUEKE, V. O., TERIBA, F. A., et HO-A-SHU, H. V. S. (1962b). Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) II. Growth period and out-of-season production. *Empire Journal of Experimental Agriculture* **30**, 232-238.
CAMPBELL, S. J., CHUKWUEKE, V. O., TERIBA, F. A., et HO-A-SHU, H. V. S. (1962c). Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) I. The Breakage of the rest period in tubers by chemical means. *Empire Journal of Experimental Agriculture* **30**, 108-114.
CARO-COSTAS, R. B. E., et SERVANDO, S. (1968). Effect of various cultural practices on yields of yams in Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **52**, 356.
CHABALIER, P. (1980). "Fertilisation chimique et organique." IDESSA/DCV, Division d'agronomie, Bouake.
CHABALIER, P. (1982). "Fertilisation chimique et organique." IDESSA/DCV, Division d'agronomie, Bouake.
CHAPMAN, T. (1964). A note on the measurement of leaf area of the tannia (Xanthosoma sagittifolium). *Trop. Agric. Trin.* **41**, 351-2.
CHAPMAN, T. (1965). Some investigations into factors limiting yields of the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) under Trinidad conditions. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **42**, 145-51.
CHARLES-EDWARDS, D. A. (1982). "Physiological determinant of crop growth," Academic Press, Australia.
CHARPENTIER, H. (1998). Semis direct sur couverture végétale dans deux écologies de la Côte d'Ivoire. *In* "Actes de l'atelier international sur la gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture." (F. RASOLO et M. RAUNET, eds.), pp. 165-177.

CHIKOYE, D., MANYONG, V. M., CARSKY, R. J., EKELEME, F., GBEHOUNOU, G., et AHANCHEDE, A. (2002). Response of speargrass (*Imperata cylindrica*) to cover crops integrated with handweeding and chemical control in maize and cassava. *Crop Protection* **21**, 145-156.

CHOWDHURY, R. (1998). Characteristics of dry matter production and partitioning in edible yam (*Dioscorea* spp.) cultivars. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **75**, 434-439.

CHVA, L. K., GOESCHL, J. D., KAYS, S. J., MAGNUSON, C. E., et FARES, Y. (1970). Les modes d'assimilation du carbone des patates douce en formation avec l'utilisation de ^{11}C et de ^{14}C. *In* "La patate douce : actes du premier symposium international" (R. L. VILLAREAL et T. D. GRIGGS, eds.), pp. 105-126. CTA, Taiwan.

CLAIRON, M., DEGRAS, L., HOUTONDJI, A., et FADERIN, B. (1988). The value of sewage sludges for tannia and yam production, research applications. *In* "26ème symposium du CFCS", Jamaïque.

CLAIRON, M., NAGOU, D., et SOBESKY, O. (1980). "Amendements organiques et cultures intensives sur sol ferralitique acide en zone tropicale humide." INRA, Petit-Bourg.

CLAIRON, M., et ZINSOU, C. (1980). Etude de plantations échelonnées d'igname *Dioscorea alata* cv. *Lupias*: effet du vieillissement du tubercule sur la croissance et le développement de la plante. *In* "Séminaire international", pp. 125-141. Institut National de la Recherche Agronomique, Pointe-à-Pitre.

CONSTANTIN, R. J., JONES, L. G., et HERNANDEZ, T. P. (1977). Effects of potassium and phosphorous fertilization on quality of sweet potatoes. *Journal of American Society of Horticultural Science* **102**, 779-781.

COOPER, C. S., et QUALLS, M. (1967). Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. *Crop Science* **7**, 672-3.

COPELAND, E. B. (1916). Growth phenomena of *Dioscorea*. *Philipp. J. Sci.* **11**, 227-41.

CORELL, D. S., SCHBERT, B. G., GENTRY, H. S., et HAWLEY, W. O. (1955). The search for plant precursors of cortisone. *Econ. Bot.* **9**, 307-75.

CORNET, D. (2005). "Systèmes de cultures associées à base d'igname et gestion des plantes adventices. Revue bibliographique commentée." FSAGx, Gembloux, Belgique.

CORNET, D., AMADJI, F., DOSSOU, R. A., MALIKI, R., et VERNIER, P. (2005a). Intérêts des légumineuses herbacées pour une production durable d'igname en Afrique de l'Ouest. *In* "Proceedings of the 41th international meeting of the CFCS" (H. OZIER-LAFONTAINE, ed.). CFCS, Gosier, Guadeloupe.

CORNET, D., HAMMOUYA, D., et BONHOMME, R. (2005b). Etude du fonctionnement physiologique d'un couvert de *Dioscorea alata* pour une utilisation plus rationnelle des engrais chimiques. *In* "Proceedings of the 41th international meeting of the CFCS" (H. OZIER-LAFONTAINE, ed.). CFCS, Gosier, Guadeloupe.

COSTAS, R. C., BONETA, E., et SILVA, S. (1968). Effect of various cultural practices on yields of yams in Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*.

COURSEY, D. G., ed. (1967). "Yams. An account of the nature, origins, cultivation and utilisation of the useful members of the *dioscoreaceae*.," pp. 1-230. Longmans, Green and Co Ltd, London.

CRAUFURD, P. Q., SUMMERFIELD, R. J., ASIEDU, R., et VARA PRASAD, P. V. (2001). Dormancy in Yams. *Experimental Agriculture* **37**, 147-181.

DARROW, G. M. (1932). Methods of measuring strawberry leaf areas. *Plant Physiol.* **7**, 745-747.

DAUDET, F. A. (1980). Appréciation des échanges gazeux (respiration et transpiration) au cours du grossissement et de la conservation du tubercule d'igname. *In* "L'igname, séminaire international. Les colloques de l'Inra" (INRA, ed.), pp. 159-166, Pointe-à-Pitre.

DAVIS, J. F. (1940). The relationship between leaf area and yield of the field bean with a statistical study of methods for determinating leaf area. *J. Am. Soc. Agron.* **32**, 323-9.

DEGRAS, L. (1978). La reproduction végétative de l'igname, données fondamentales et applications récentes. *In* "Symposium international sur l'igname", Buea, Cameroun.

DEMIRSOY, H., DEMIRSOY, L., UZUN, L., et ERSOY, B. (2004). Non-destructive leaf area estimation in peach. *European Journal of Horticultural Science* **69**, 144-6.

DIBY, L. (2000). Contribution à l'intensification de la culture de l'igname dans la zone de savane humide du centre de la Côté d'Ivoire : cas de Djebonoua. DAA d'agropédologie.

DIBY, L. N., CARSKY, R., ASSA, A., TRA, T. B., GIRARDIN, O., et FROSSARD, E. (2004). Understanding soil factors limiting the potential yield of yam (*Dioscorea* spp.). *In* "4th International Crop Science Congress".

DIEHL, L., et WINCH, F. E. (1979). "Yam based farming systems in the southern Guinea savannah of Nigeria." IITA, Ibadan.

DJOKOTO, R. K., et STEPHENS, D. (1961). Thirty long-term fertilizer experiments under continuous cropping in Ghana I. Crop yields and responses to fertilizers and manures. *Empire Journal of Experimental Agriculture* **29**, 181-194.

DOPPLER, W., HOFFMANN, V., et FLOQUET, A. (2000). "Reports results 1994 : Adoption of Soil Improving and Agroforestry innovations in family farms in Southern Benin." University of Honenheim - INRAB - UNB/FSA, Cotonou, Benin.

DOUMBIA, S. (1996). "Rapport d'achèvement du projet de développement rural, Dabakala/Katiola, volet de recherche appliquée (1988-1996)."

DUMONT, R. (1984). "La production de l'igname en Côte d'Ivoire, Situation actuelle, Problèmes rencontrés, Solutions à étudier, Acquis de la recherche." IRAT.

DUMONT, R. (1985). "Programme Igname, Rapport analytique de la campagne 1984." CIRAD/IDESSA, Bouaké.

DUMONT, R. (1988). "Programme Igname, Rapport analytique de la campagne 1986." IDESSA/CIRAD, Bouaké.

DUMONT, R., et CHOPART, J. L. (1992). "Amélioration du système de production de l'igname dans la zone de contact FORET/SAVANE Ivoirienne, Rapport technique final." Idessa, Bouaké, Bouaké.

DUMONT, R., HAMON, P., et SEIGNOBOS, C. (1994). "Les ignames au Cameroun," Cirad-Ca/Ed. Cirad.

DUMONT, R., et TOKPA, G. (1989). "Rapport d'exécution de la convention NOVALIM, Campagne 1988." IDESSA, Bouake CI.

EDEM, U. E. (1975). "Preliminary investigations into effect of planting dates and types of setts on the flowering of white yam (*Dioscorea rotundata*, Poir) varieties." Federal department of agricultural research, Ibadan.

EKELEME, F., AKOBUNDU, O., et CHIKOYE, D. (2000). Influence of follow type and land-use intensity on weed seed rain in a forest/savanna transition zone. *Weed Science* **48**, 604-612.

EKPETE, D. M. (1976). Fertilizer responses under mixed cropping in Nsukka, Nigeria. *East-African-Agricultural-and-Forestry-Journal* **42**, 18-27.

EMURA, K., HOSOYA, T., et NAKAMURA, T. (1981). "Effect of fertilizer on the qualities and yield of the Chinese yam, Dioscorea batatas Decne (*Dioscoreaseae*)."

ENYI, B. A. (1972a). The effects of seed size and spacing on growth and yield of Lesser yam (*Dioscorea esculenta*). *Journal of Agricultural Science* **78**, 211-215.
ENYI, B. A. C. (1971). Growth studies in Chinese yam (*Dioscorea esculenta*). *In* "Tropical root and tuber crops tomorrow. Proceedings of the 2nd International Symposium of the ISTRC" (U. o. Hawaii, ed.), Vol. 1, pp. 103. ISTRC, Honolulu, Hawaii.
ENYI, B. A. C. (1972b). Effect of staking, nitrogen and potassium on growth and development in lesser yams : *Dioscorea esculenta*. *Annals of Applied Biology* **72**, 211-219.
ENYI, B. A. C. (1973). Growth, development and yield of some tropical root crops. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.), pp. 87-103. IITA, Ibadan, Nigeria.
EPSTEIN, E., et ROBINSON, R. R. (1965). A rapid method for determining leaf area of potato plants. *Agron. J.* **57**, 515-6.
ETTIEN, D. J. B. (2000). "Rapport d'activité 2000, Cultures vivrières intensives : igname." FISDES, Université de Cocody - CSRS.
EVANGELIO, F. A., et QUEVEDO, M. A. (2002). Effect of fertilizer levels on aerial and subterranean tubers yield of VU-2 (*Dioscorea alata* L.). *Philippine-Journal-of-Crop-Science* **27**, 14.
FAO (2004). Database. Vol. 2004. FAO.
FERGUSON, T. U. (1969a). "Mineral and calorie content of yam tubers." Annual repport 1968-1969, Faculty of Agr., Univ. West Indies, Trinidad.
FERGUSON, T. U. (1969b). "Yam agronomy." University of the West Indies, St Augustine, Trinidad.
FERGUSON, T. U. (1973a). The effect of sett characteristics and spacing on growth, development and yield of yams (*Dioscorea* spp). Doctorate of philosophy, The University of the west Indies St Augustine, West Indies.
FERGUSON, T. U. (1973b). Tuber development in yams : physiological and agronomic implications. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. LEAKEY, ed.). IIITA, Ibadan, Nigeria.
FERGUSON, T. U., et GUMBS, F. A. (1976). Effect of soil compaction on leaf number and area, and tuber yield of White Lisbon yam. *In* "Proceedings of the 4th International Symposium of the ISTRC" (J. COCK, R. MACINTYRE et M. GRAHAM, eds.), pp. 89-93. CIAT, Cali, Colombie.
FERGUSON, T. U., et HAYNES, P. H. (1969). "Growth and development patterns of *Dioscorea esculenta* et *D. trifida*." Annual report 1968-1969, Fac. of Agric., University of West Indies, Trinidad.
FERGUSON, T. U., et HAYNES, P. H. (1970). The response of yam (*Dioscorea* spp.) to nitrogen, phosphorus, potassium and organic fertilizers. *In* "Proceedings of the 2nd International Symposium of the ISTRC" (ISTRC, ed.), Vol. 1, pp. 93-96. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
FERGUSON, T. U., HAYNES, P. H., et SPENCE, J. A. (1980). Distribution of dry matter and mineral nutrients in tubers of two cultivars of *Dioscorea alata* L. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **57**, 61-7.
FERGUSON, T. U., HAYNES, P. H., et SPRINGER, B. G. F. (1969). A study of variability in yams (*Dioscorea* spp.). *In* "Caribbean Food Crops Society", Vol. 6, pp. 50-58. University of the West Indies, St Augustine, Trinidad.
FLACH, M. (1979). Ecological competition among the main moisture rich starchy staples in the tropics and subtropics. *In* "Proceedings of the 5th International Symposium of the ISTRC" (E. H. BELEN et M. VILLANUEVA, eds.), pp. 345-375. ViSCA, Los Banos, Laguna, Philippines.

FUJIYAMA, H., et NAGAI, T. (1985). The investigation of the actual conditions of fertilizer utilization by major crops cultivated in sand dune soil. I. Chinese yam. *Bulletin-of-the-Faculty-of-Agriculture,-Tottori-University* **37**, 20-25.
GAMIETTE, F. (1999). Amélioration de la production d'igname *Dioscorea alata* L. Rapport de fin d'étude d'ingénieur, ENSA, Toulouse.
GARG, I. D., et MANDAHAR, C. L. (1972). Note on the measurement of leaf area of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) plants from linear parameters. *Indian J. Agric. Sci.* **42**, 958-9.
GASTAL, F., et LEMAIRE, G. (2002). N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecological perspective. *Journal of Experimental Botany* **53**, 789-99.
GHUMAN, B. S., LAL, R., et VANELSLANDE, A. (1985). Effect of drought stress on water yam. *International Journal of Tropical Agriculture* **3**, 35-42.
GIGOU, J., MARNOTTE, P., VERNIER, P., SAUPHANOR, B., VALES, M., et DUMONT, R. (1987). "Expérimentation commune sur les cultures vivrières, Rapport analytique 1986." CV-IDDESSA, Bouaké.
GIGOU, J., et TRAORE, S. (1987a). "Fertilisation chimique et organique, Rapport analytique 1985." IDESSA, Bouaké.
GIGOU, J., et TRAORE, S. (1987b). "Fertilisation chimique et organique, Rapport analytique 1986." IDESSA, Bouaké.
GIRADOT, L. V. (1956). "Planting and fertilizer experiments with yams." Cen. Agric. Exp. St. Note 9, Suakoko, Liberia.
GOENAGA, R., et IRIZARRY, H. (1994). Accumulation and partitioning of dry matter in water yam. *Agronomy Journal* **86**, 1083-1087.
GONZALEZ, M. A., et COLLAZO DE RIVERA, A. (1972). Storage of fresh yam (Dioscorea alata L.) under controlled conditions. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **56**, 45-56.
GOODING, E. G. B. (1967). Root crops in the Barbadian economy. Vol. 2, pp. 110-24.
GOODING, E. G. B. (1971). The production of yams in Barbados. *In* "Tropical root and tuber crops tomorrow", pp. 97-99, Honolulu Hawaii USA: University of Hawaii.
GOODING, E. G. B., et HOAD, R. M. (1967a). Experiments on yams 1965-1966. *In* "Proceedings of the 1st International Symposium of the ISTRC" (ISTRC, ed.). University of the West Indies, St Augustine, Trinidad and Tobago.
GOODING, E. G. B., et HOAD, R. M. (1967b). Problems of yam cultivation in Barbados. *In* "Proceedings of the 1st International Symposium of the ISTRC" (ISTRC, ed.), pp. 137-51. University of the West Indies, St Augustine, Trinidad and Tobago.
GREENWOOD, D. J., GASTAL, F., LEMAIRE, G., DRAYCOTT, A., MILLARD, P., et NEETESON, J. J. (1991). Growth rate and % N of field grown crops : theory and experiments. *Annals of Botany* **67**, 181-190.
GREGORY, L. E. (1968). Factors that influence vegetative bud development in rootstock segments of *Dioscorea composita* and *D. floribunda*. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **52**, 155-163.
GUMBS, F. A., et FERGUSON, T. U. (1976). Effect on tuber yield of the exposure of yam to light. *Agron. J.* **68**, 831-2.
GURNAH, A. M. (1974). Effects of spacing, sett weight and fertilizers on yield and yield components in yams. *Experimental Agriculture* **10**, 17-22.
HAHN, S. K., et HOZYO, Y. (1980). Sweet potato and yams. *In* "Symposium on Potential productivity of field crops under different environments" (IRRI, ed.), Los Bagnos, Philippines.

HAMMER, G. L., et WRIGHT, G. C. (1994). A theoretical analysis of nitrogen and radiation effects on radiation use efficiency in peanuts. *Aust. J. Agric. Res.* **45**, 575-589.
HASHIMOTO, T., HASEGAWA, K., et KAWARADA, A. (1972). Batatasins : new dormancy-inducing substances of yam bulbils. *Planta* **108**, 369-374.
HENRY, V. C. R. (1967). Studies on botanical and agronomic characteristics of cush-cush (*Dioscorea trifida* L.). Ph.D. Thesis, Mc Gill University.
IGWILO, N. (1989). Response of yam cultivars to staking and fertilizer application. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **66**, 38-42.
IIDA, T., et KATO, T. (2002). Effects of seed tuber weight, nitrogen and planting time on the growth of a new Japanese Yam (*Dioscorea japonica* Thunb.) variety 'Yumetororo'. *Research-Bulletin-of-the-Aichi-ken-Agricultural-Research-Center* **34**, 85-90.
IITA (1974). "Annual Report." IITA, Ibadan.
IITA (1977). "Annual Report." IITA, Ibadan.
IITA (1995). "Yam research at IITA : 1971-1993." IITA, Ibadan.
IMAS, P., et BANSAL, S. K. (1999). Potassium and integrated nutrient management in potato. *In* "Global conference on potato", India.
IRELAND, C. R., et PASSAM, C. (1984). The level and distribution of phenolic plant growth inhibitors in yam tubers during dormancy. *New Phytologist* **97**, 233-242.
IRIZARRY, H., GOENAGA, R., et CHARDON, U. (1995). Nutrient uptake and dry matter yield in the 'gunung' yam (*D. alata*) grown on an Ultisol without vine support. *Journal of Puerto Rico* **79**, 121-30.
IRIZARRY, H., et RIVERA, E. (1985). Nutrient uptake and dry matter production by intensively managed yams grow in a Ultisol. *The journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **LXIX**, 1-9.
IRIZARRY, H., et RIVERA, E. (1993). Yield of two yam (Dioscorea alata) cultivars with three planting dates and two planting systems. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **77**, 161-166.
IRVINE, F. R. (1940). "A text-book of West African agriculture," Oxford University Press.
IRVINE, F. R. (1969). "West African Crops," Oxford University Press, U.K.
IRVING, H. (1956). Fertilizer experiments with yams in Eastern Nigeria, 1947-1951. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **33**, 67-78.
IZAWA, G., et NATAKE, M. (1958a). Studies on nitrogen metabolism in Chinese yam plant (*Dioscorea batatas* Dence) : 1. Change in the content of nitrogenous constituents during the germination period. *Sci. Rep. Hyogo Univ. Agr.* **3**, 79-82.
IZAWA, G., et NATAKE, M. (1958b). Studies on nitrogen metabolism in Chinese yam plant (*Dioscorea batatas* Dence) : 2. Change in the content of nitrogenous constituents trough the whole developmental stage. *Sci. Rep. Hyogo Univ. Agr.* **3**, 83-4.
JAMES, L. J. (1953). Study of the growth and development of yams - *Dioscorea alata* Linn. - in relation to planting methods. Thesis, University of the West Indies, St Augustine, Trinidad.
JANINE, D. (1985). "Fertilisation de l'igname sur sol de basse Côte d'Ivoire."
JANSSON, S. L. (1978). Potassium requirements of root crops. *In* "Potassium research review and trends Proceedings of the 11th Congress of the International Potash Institute" (IPI, ed.), pp. 267-282. Bern Switzerland: International Potash Institute.
JIMENEZ, J., et RODRIGUEZ, W. (1992). Efecto de poblacion y fertilizacion nitrogenada sobre la produccion y crecimiento del yampi (*Dioscorea trifida*). Effect of

population and nitrogenous fertilization on the production and growth of yam (*Dioscorea trifida*). *Agronomia Costarricense* **16**, 271-278.
JOHN, J. L., COURTNEY, W. H., et DECOTEAU, D. R. (1993). Photocontrol of *Dioscorea alata* planted growth. *Scientia Horticulturae* **54**, 255-65.
JOHNSTON, M., et ONWUEME, I. C. (1998). Effect of shade on photosynthetic pigments in the tropical root crops : yam, taro, tannia, cassava and sweet potato. *Experimental Agriculture* **34**, 301-312.
JOLIVET, E. (1969). Physiologie de la tubérisation (mise au point). *Ann. Physiol. Vég.* **11**, 265-301.
JOLIVET, E. (1973). The process of tuberization in tropical Root Crops : Interrelationships between metabolism and tuberization. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.), pp. 1-15. IITA, Ibadan, Nigeria.
KANG, B. T., et WILSON, J. E. (1979). Effect of heap size and fertilizer application on yam (*Dioscorea rotundata*) in southern Nigeria. *In* "Proceedings of the 5th International Symposium of the ISTRC" (E. H. BELEN et M. VILLANUEVA, eds.). ViSCA, Los Banos, Laguna, Philippines.
KANG, B. T., et WILSON, J. E. (1981). Effect of mound size and fertilizer on white Guinea yam (*Dioscorea rotundata*) in southern Nigeria. *Plant and soil* **61**, 319-327.
KAYODE, G. O. (1985). Effects of NPK fertilizer on tuber yield, starch content and dry matter accumulation of white guinea yam (*Dioscorea rotundata*) in a forest alfisol of south western Nigeria. *Experimental Agriculture* **21**, 389-393.
KETIKU, A. O., et OYENUGA, V. A. (1973). Changes in the Carbohydrate constituents of Yam Tuber (*Dioscorea rotundata*, Poir) during Growth. *Journal of Science Food Agriculture* **24**, 367-373.
KHAIRUDDIN, A., et SIMATUPANG, R. S. (1996). Effect of NPK fertilizers on alabio tuber on the shallow swampy area. Pengaruh pemupukan NPK pada ubi alabio di lahan rawa lebak dangkal. *In* "Proceedings of the seminar on legumes and tuber crops research results in 1995" (S. N. Marwoto et K. A. Sunardi, eds.), pp. 111-114, Malang (Indonesia).
KHAN, A. A., et ZAIDI, S. H. (1989). Determination of optimum period of growth, suitable season of planting and effect of fertilizer on the yield of rhizomes of *Dioscorea deltoidea* Wall. at Kuza-Gali. *Pakistan-Journal-of-Forestry* **39**, 147-152.
KHAN, A. A., ZAIDI, S. H., et ZAINUL, A. (1978). Studies on the optimum period of growth, effect of soil working and fertilizer application on the yield of *Dioscorea deltoidea* rhizomes at Sharan (Kaghan Valley). *Pakistan-Journal-of-Forestry* **28**, 166-168.
KING, G. A., et RISIMERI, J. B. (1992). Effects of planting density, height of staking and variety on yield and yield components of the lesser yam (*Dioscorea esculenta*). *Tropical Agriculture (Trinidad)* **69**, 129-132.
KNUTH, R. (1924). *Dioscoreaceae*. *Pflanzenreich* **87, No IV**, 1-278.
KOLI, S. E. (1973). The response of yam (*Dioscorea rotundata*) to fertilizer application in Northern Ghana. *Journal of Agricultural Science* **80**, 245-249.
KOLLER, H. R. (1972). Leaf area-leaf weight relationships in the soybean canopy. *Crop Science* **12**, 180-1.
KONE, D. (1987). Influence des facteurs climatiques sur le comportement au champ de deux cultivars d'Igname: *Dioscorea cayenensis-rotundata* cv krenglé et *Dioscorea alata* cv Florido, Montpellier.
KPEGLO, K. D., OBIGBESAN, G. O., et WILSON, J. E. (1981). Yield and shelf-life of white yam as influenced by fertilizer. *In* "Tropical root crops: research strategies for

the 1980s" (E. R. Terry, K. A. Oduro et F. Caveness, eds.), pp. 198-202. IITA, Ibadan.
KPEGLO, K. D., OBIGBESAN, G. O., et WILSON, J. E. (1982a). Physiological studies on the white yam, *Dioscorea rotundata* Poir. : 1. Influence of plant age and leaf position on photosynthesis and dark respiration. *Beiträge trop Landwirtsch. Veterinäimed.* **20**, 15-21.
KPEGLO, K. D., OBIGBESAN, G. O., et WILSON, J. E. (1982b). Physiological studies on the white yam, *Dioscorea rotundata* Poir. : 2. Influence of plant age and leaf position on the translocation of assimilates. *Beiträge trop Landwirtsch. Veterinäimed.* **20**, 23-29.
KVET, J., et MARSHALL, J. K. (1971). Assessment of leaf area and other assimilating plant surfaces. *In* "Plant photosynthetic production, manual of methods" (Z. SESTAK, J. CATSKY et P. G. JARVIS, eds.), pp. 517-555. Dr W. Junk N.V., The Hague.
LACOINTE, A. (1984). Quelques aspects du comportement d'une plante tubérifère tropicale (igname) issue de la culture in vitro, en plantations échelonnées. Doctorat de 3ème cycle spécialité Physiologie Végétale, Université de Clermont II U.E.R. Sciences exactes et naturelles.
LAL, K. N., et SUBA RAO, M. S. (1950). A rapid method for estimation of leaf area in growing maize plants. *Curr. Sci.* **19**, 179-80.
LAL, K. N., et SUBA RAO, M. S. (1956). A rapid method of leaf area determination. *Nature* **167**, 72.
LAL, R., et HAHN, S. K. (1973). Effect of method of seed bed preparation, mulching and time of planting on yam (*Dioscorea rotundata*) in western Nigeria. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. LEAKEY, ed.), Vol. 36, pp. 1-7. IITA, Ibadan, Nigeria.
LAWTON, J. R., et LAWTON, J. R. S. (1969). The development of the tuber in seedlings of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Bot. J. Linn. Soc.* **62**, 223-232.
LE BUANEC, B. (1972). "Absorption et exportation des éléments majeurs par l'igname." GERDAT - IRAT, Bouake.
LECLERC, J.-C. (1999). "Ecophysiologie végétale."
LEITH, H. (1974). Purpose of a phenology book. *In* "Phenology and seasonality modelling" (H. LEITH, ed.), pp. 3-19. Chapman and Hall, London.
LEMAIRE, G., et SALETTE, J. (1984). Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* **4**, 423-430.
LIORET, C., et TROUSLOT, M. F. (1983). Cinétique de l'allongement de tubercules d'igname. *Physiologie Végétale* **21**, 343-351.
LIU, S. Y. (1989). Cultivation techniques for enhancing productivity and processing quality of yam (*Dioscorea alata* L.) Coconut-Lisbon. *Journal-of-Agricultural-Research-of-China* **38**, 312-325.
LOOMIS, R. S., et RAPOPORT, H. (1976). Productivity of root crops. *In* "Proceedings of the 4th International Symposium of the ISTRC" (J. COCK, R. MACINTYRE et M. GRAHAM, eds.), pp. 70-84. CIAT, Cali, Colombie.
LU, H.-Y., LU, C.-T., WEI, M.-L., et CHAN, L.-F. (2004). Comparaison of different models for nondestructive leaf area estimation in Taro. *Agron. J.* **96**, 448-453.
LUGO, W. I., LUGO, H. M., GONZALEZ, A., RAFOLS, N., et ALMODOVAR, C. (1993). Tillage and fertilizer rate effects on yam yields (Dioscorea alata L.). *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **77**, 153-159.

LYON, C. J. (1948). A factor method for the area of tomato leaves. *Plant Physiol.* **23**, 634-5.
LYONGA, S. N. (1980). Aspects économiques de la culture de l'igname au Cameroun. *In* "Plantes-racines tropicales : stratégies de recherches pour les années 1980, compte rendu du 1er symposium triennal de la société internationale pour les plantes-racines tropicales (direction Afrique)" (F. CAVENESS, ed.), pp. 219-224, Ibadan, Nigeria.
LYONGA, S. N., FAYEMI, A. A., et AGBOOLA, A. A. (1973). Agronomic studies on edible yam in the grassland plateau region of the united republic of Cameroon. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.), pp. 340-346. IITA, Ibadan, Nigeria.
MACEDO, L. d.-S., et SANTOS, E. S. d. (1998). Estudo da frequencia de irrigacao, densidade de plantas e niveis de nitrogenio na cultura do inhame. Study of the effects of irrigation frequency, plant density and nitrogen rates on yams. *Revista-Brasileira-de-Engenharia-Agricola-e-Ambiental* **2**, 37-41.
MADEC, P. (1966). Croissance et tubérisation chez la pomme de terre. *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét.* **12**, 159-173.
MADUAKOR, H. O., LAL, R., et OPARA-NADI, O. A. (1984). Effects of methods of seedbed preparation and mulching on the growth and yield of white yam (*Dioscorea rotundata*) on an Ultisol in south-east Nigeria. *Field Crops Research* **9**, 119-130.
MANYONG, V. M., ASIEDU, R., et OLANIYAN, G. O. (1998). Farmers' perceptions of, and actions on, resource management constraints, in yam based systems of western Nigeria. *In* "Root Crops in the 21st century. Proceedings of the 7th triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (M. AKORODA et J. M. NGEVE, eds.), pp. 156-67, Cotonou, Benin.
MARTIN, F. W. (1974). "Tropical yams and their potential, Part 3 : *Dioscorea alata*." USDA, Washington.
MARTIN, F. W., KOO, F. K. S., et CUEVAS, J. (1974). Stimulation of yam (*Dioscorea*) tuber growth by gamma irradiation. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **99**, 282-284.
MARTIN, F. W., et ORTIZ, R. (1962). Origin and anatomy of tubers of *Dioscorea floribunda* and *D. spiculiflora*. *Botanical Gazette* **124**, 416-421.
MASON, T. G., et LEWIN, C. J. (1926). On the rate of carbohydrate transport in the greater yam, *Dioscorea alata*. *Linn. Proc. Royal Dub. Soc.* **18**, 203.
MASSON, J. (2002). Comportement variétal et réponse photosynthétique d'ignames *D. alata* et étude de la nuisibilité de l'anthracnose sur un génotype sensible. Mémoire de fin d'étude, Ecole d'agro-économie internationale, Guadeloupe.
MATHURIN, P. (1977). Données pour l'étude de la multiplication végétative de l'igname (*Dioscorea* sp.). Anatomie du tubercule, fragmentation et essai d'activation de la germination. Mémoire d'étude d'Ingénieur des techniques agricoles, INPSA, Dijon.
MATHURIN, P. (1985). Etude du comportement des plantes filles issues de tubercules âgés d'un an en comparaison a celles issues de tubercules nouvellement récoltés *D. alata* cv Pacala. *Annales de l'Université Nationale de Côte d'Ivoire, Série C, Sciences et techniques* **21**, 235-245.
MC KEE, D., DIGIUSTO, B., PASCAL, L., ELIAS, M., et DOUNIAS, E. (1998). Stratégies de croissance et de défense anti-herbivore des ignames sauvages : leçons pour l'agronomie. *In* "L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad-Inra-Orstom-Coraf." (J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND, eds.), pp. 181-188. CIRAD, 3-6 juin 1997, Montpellier, France.
McKEE, G. W. (1964). A coefficient for computing leaf area in hybrid corn. *Agronomy Journal* **56**, 240-1.

MEEK, D. W., HATFIELD, J. L., HOWELL, T. A., IDSO, S. B., et REGINATO, R. J. (1984). A generalized relationship between photosynthetically active radiation and solar radiation. *Agronomy Journal* **76**.

METRI, J. E. C., et CARVALLO, H. O. G. (1998). Coeficientes hidricos do inhame (*Dioscorea cayenensis* Lam.). *Agro-Ciencia* **14**, 329-333.

MIEGE, J. (1957). Influence de quelques caractères des tubercules semences sur la levée et le rendement des ignames cultivées. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée* **4**, 315-342.

MIGINIAC, E. (1980). Développement de quelques espèces d'igname. *In* "L'igname" (INRA, ed.), pp. 119-124, Pointe-à-Pitre.

MILTHORPE, F. L., et MOORBY, J. (1966). The growth of the potato. *In* "Proceedings of the triennial conf. EAPR".

MISSAH, A., et PETERS, J. (1998). Plant parasitic nematodes associated with soils, intercrops and tubers of yam in Ghana. *In* "Root Crops in the 21st century. Proceedings of the 7th triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (M. AKORODA et J. M. NGEVE, eds.), pp. 639-644, Cotonou, Benin.

MONSI, M., et SAEKI, T. (1953). Uber den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung fur die stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.* **14**, 22–52.

MONTGOMERY, E. G. (1911). "Correlation studies of corn." Nebraska Agricultural ex. sta., Nebraska.

MOORBY, J. (1970). The production, storage and translocation of carbohydrates in developing potato plant. *Annals of Botany* **34**, 297-308.

MORGAN, W. B. (1955). Farming practice, settlement pattern and population density in south-eastern Nigeria. *Geogr. J.* **121**, 138-150.

MYNENI, R. B., ROSS, J., et ASRAR, G. (1989). A review of the theory of photon transport in leaf canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **45**, 1-153.

NAKANISHI, H., et NEGURA, Y. (1958). Production of (a) pieces of tubers of Chinese yam in relation to their position on the tuber from which they were cut and (b) whole tubers raised from aerial tubers in relation to their size, for early harvesting. *J. Hort. Ass. Japan* **27**, 120-4.

NANDI, R. P., et CHATTERJEE, S. K. (1992). Improvement of tuberisation in medicinally important *Dioscorea* and *Costus*. *Acta-Horticulturae* **306**, 346-352.

NJOKU, J. E. (1963). The propagation of yams (*Dioscorea* spp.) by vine cuttings. *J. W. Afr. Sci. Ass.* **8**, 29-32.

NJOKU, J. E., NWOKE, F. I. O., et OKONKWO, S. N. C. (1984). Pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **69**, 329-332.

NJOKU, J. E., OYOLU, C., OKONKWO, S. N. C., et NWOKE, F. I. O. (1973). The pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.), pp. 1-6. IITA, Ibadan, Nigeria.

NORMAN, M. J. T., PEARSON, C. J., et SEARLE, P. G. E. (1995). "The ecology of tropical food crops," 2nd/Ed. Cambridge University Press, London.

NWANKITI, A. O., et AHIARA, I. U. (1983). Le temps du tuteurage et ses effets sur le développement de l'anthracnose de l'igname d'eau. *In* "Tropical Root Crops : production and uses in Africa. Proceedings of the 2nd triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (E. R. TERRY, E. V. DOKU, O. B. ARENE et N. M. MAHUNGU, eds.), pp. 142-144, Douala, Cameroun.

NWEKE, F. I. (1981). Smallholder system of southeastern Nigeria : A "diagnostic" study. *Agricultural Systems* **7**, 267-88.

NWINYI, S. C. O. (1981). "Preliminary evaluation of soils of the major yam growing areas in Nigeria." NRCRI, Umudike, Imo State, Nigeria.
NWINYI, S. C. O. (1983). Epoque optimale pour la fertilisation de *Dioscorea rotundata*/Optimal time for fertilization of *Dioscorea rotundata*. *In* "Tropical Root Crops : production and uses in Africa. Proceedings of the 2nd triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (E. R. TERRY, E. V. DOKU, O. B. ARENE et N. M. MAHUNGU, eds.), pp. 136-137, Douala, Cameroon.
NWOKE, F. I. O., NJOKU, E., et OKONKWO, S. N. C. (1973). The effect of size of seed yams on yield of individual plants of *Dioscorea rotundata*. *In* "Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC" (C. L. A. Leakey, ed.). IITA, Ibadan, Nigeria.
NYE, P. H. (1954). Fertilizer responses in the Gold coast in relation to time and method of application. *Empire Journal of Experimental Agriculture* **22**, 101-111.
OBIGBESAN, G. O. (1977). Nutritional problems in Root Crops production. *In* "Proceedings of the first national seminar on root and tubers" (NRCRI, ed.), Umudike, Nigeria.
OBIGBESAN, G. O. (1980). Potassium responses in root and tuber crops. *In* "Potassium workshop", pp. 137-151, Ibadan.
OBIGBESAN, G. O. (1981). Nutrient requirements of yams (*Dioscorea* species). *Agricultural Research Bulletin* **2**, 20.
OBIGBESAN, G. O., AGBOOLA, A. A., et FAYEMI, A. A. A. (1976). Effect of potassium on tuber yield and nutrient uptake of yams. *In* "Proceedings of the 4th International Symposium of the ISTRC" (J. COCK, R. MACINTYRE et M. GRAHAM, eds.), pp. 104-107. CIAT, Cali, Colombie.
OGAWA, Y. (1976). Formation of the bulbil in Dioscorea batatas. I. Physiological role of the leaf blade. *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.* **S1**, 9-14.
OHIRI, A. C. (1982). "Soil physical and chemical properties suitable for yam (*D. rotundata*) production." NRCRI, Umudike, Imo State, Nigeria.
OHIRI, A. C., et NWOKOYE, J. U. (1983). Soil physical and chemical properties suitable for yam (*Dioscorea rotundata*) production in southeastern Nigeria. *In* "Proceedings of the 6th s International Symposium of the ISTRC" (F. S. Shideler et H. Rincon, eds.), pp. 1982 annual report. CIP, Lima, Peru.
OKAGAMI, N. (1978). Dormancy in *Dioscorea* : sprouting promotion by inhibitors of protein synthesis in bulbils and rhizomes. *Plant and Cell Physiol.* **19**, 221-7.
OKAGAMI, N., et TANNO, N. (1977). Dormancy in *Dioscorea* : Generality of gibberellin-induced dormancy in asexual dormant organs. *Plant and Cell Physiol.* **18**, 309-16.
OKEZIE, C. E. A. (1986a). Involvement of day length in the tuberization *Dioscorea rotundata* minisetts under Nsukka conditions. *In* "Tropical root crops: root crops and the African food crisis. Proceedings of the 3rd triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (E. R. TERRY, M. O. AKORODA et O. B. ARENE, eds.), pp. 53-56. Ottawa Canada: International Development Research Centre., Owerri, Nigeria.
OKEZIE, C. E. A. (1986b). Rôle de la photopériode dans la tubérisation de mini-semenceaux de *Dioscorea rotundata* dans les conditions de Nsukka. *In* "Tropical root crops: root crops and the African food crisis. Proceedings of the 3rd triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (E. R. TERRY, M. O. AKORODA et O. B. ARENE, eds.), Oweri, Nigéria.
OKEZIE, C. E. A., NWOKE, F. I. O., et OKONKWO, S. N. C. (1986). Field studies on the growth pattern of *Dioscorea rotundata* Poir. propagated by seed. *Tropical Agriculture (Trinidad)* **63**, 22-24.

OKEZIE, C. E. A., OKONKWO, S. N. C., et NWOKE, F. I. O. (1980). Growth pattern and growth analysis of the white Guinea yam raised from seed. *In* "Plantes-racines tropicales : stratégies de recherches pour les années 1980. Proceedings of the 1st triennial International Symposium of the ISTRC-AB" (E. R. TERRY, K. A. ODURO et F. CAVENESS, eds.), pp. 180-94, Ibadan, Nigeria.

OKIGBO, B. N., et GREENLAND, D. J. (1976). Intercropping systems in tropical Africa. *IITA Reprint Series, Multiple Cropping* **96**, 63-100.

OKOLI, O. O. (1980). Dry matter accumulation and tuber sprouting in yams (*Dioscorea* spp.). *Experimental Agriculture* **16**, 161-167.

OKWUOWULU, P. A. (1995). Yield response of edible yam (*Dioscorea* spp.) to time of fertilizer application and age at harvest in an ultisol in the humid zone of southeastern Nigeria. *African Journal of Root and Tuber Crops (AJRTC)* **1**, 6-10.

OLASANTAN, F. O. (1999). Effect of time of mulching on soil temperature and moisture regime and emergence, growth and yield of white yam in western Nigeria. *Soil & Tillage Research* **50**, 215-221.

OLIVEIRA, A. P. d., FREITAS-NETO, P. A. d., et SANTOS, E. S. d. (2002). Qualidade do inhame "Da Costa" em funcao das epocas de colheita e da adubacao orgânica. "Da Costa" yam quality in relation to harvest time and organic fertilization. *Horticultura-Brasileira* **20**, 115 118.

ONWUEME, I. C. (1972). Influence of the weight of the planted tuber on the vegetative performance of white yam (*Dioscorea rotundata* Poir) plants. *Nigerian Agricultural Journal* **9**, 170-173.

ONWUEME, I. C. (1973). The sprouting process in yam (Dioscorea spp.) tuber pieces. *Journal of Agricultural Science* **81**, 375-9.

ONWUEME, I. C. (1974). Leaf area development in white yam (*Dioscorea rotundata* Poir) as affected by kinetin treatment. *Nigerian Agricultural Journal* **11**, 17-22.

ONWUEME, I. C. (1975a). Influence of storage time on earliness of sprouting and tubering in *Dioscorea rotundata* yams. *Journal of Agricultural Science* **84**, 503-5.

ONWUEME, I. C. (1975b). Tuber formation in yam (*Dioscorea* spp.): effect of moisture stress; contribution of the parent sett. *Journal of Agricultural Science* **85**, 267-269.

ONWUEME, I. C. (1976). Performance of yam (*Dioscorea* spp.) setts planted without water. *Journal of Agricultural Science* **87**, 413-415.

ONWUEME, I. C. (1977). Field comparison of West African planting and harvesting practices in yam (*Dioscorea rotundata*) : pre-sprouting, dry season planting, and double harvesting. *Journal of Agricultural Science* **88**, 311-318.

ONWUEME, I. C. (1978a). Sett weight effects on time of tuber formation and on tuber yield characteristics in water yam (*Dioscorea alata* L.). *Journal of Agricultural Science* **91**, 317-9.

ONWUEME, I. C. (1978b). "The tropical tuber crop : yams, cassava, sweet potato, cocoyams," John Wiley and sons, New York.

ONWUEME, I. C. (1979). Tuber physiology in yams (*Dioscorea* spp) and its agricultural implications. *In* "Proceedings of the 5th International Symposium of the ISTRC" (E. H. BELEN et M. VILLANUEVA, eds.), pp. 235-243. ViSCA, Los Banos, Laguna, Philippines.

ONWUEME, I. C. (1984). The physiology of yams. *In* "Physiology of tropical field crops" (P. GOLDSWORTHY et N. FISHER, eds.), pp. 669. John Willey and Sons, Chichester.

ONWUEME, I. C., et HAVERKORT, A. J. (1991). Modelling growth and productivity of yams (*Dioscorea* spp): prospects and problems. *Agricultural Systems* **36**, 351-67.

ONWUEME, I. C., et JOHNSTON, M. (2000). Influence of shade on stomata density, leaf size and other leaf characteristics in the major tropical root crops, tania, sweet potato, yam, cassava and taro. *Experimental Agriculture* **36**, 509-516.
ORIUWA, L. O., et ONWUEME, I. C. (1980). Determining the optimum spacing and set weight for growing yam (*Dioscorea* spp.) without stakes. *Quarterly journal of International Agriculture* **19**, 5-24.
ORKWOR, G. C., ASIEDU, R., et EKANAYAKE, I. J. (1998). "Food Yams Advances in Research," IITA, Nigeria, Ibadan.
OSAGIE, A. U., ed. (1992). "The yam tuber in storage," pp. 1-174-191. Postharvest Research unit, University of Benin.
OSIRU, D. S. O., et HAHN, S. K. (1994). Effects of mulching materials on the growth, development and yield of white yam. *African Crop Science Journal* **2**, 153-60.
OWUSU, P. M., et OFORI, J. K. (1969). Yam farming in Ghana. *Ghana Fms.* **13**, 132-135.
OYETUNJI, O. J., EKANAYAKE, I. J., et OSONUBI, O. (2003). The influence of arbuscular mycorrhizae fungus, mulch and fertiliser application on the yield of yams in an agroforestry system in southwestern Nigeria. *Muarik-Bulletin* **6**, 75-82.
OYOLU, C. (1961). Is Nigeria a true agricultural country? *Niger. Scientist* **1**, 38-47.
OZO, O. N., et CAYGILL, J. C. (1985). Some characteristics and a comparison of the activities of o-dihydroxyphenoloxidase activity from five yam (*Dioscorea* spp.) species. *Journal of Science Food Agriculture* **36**, 973-979.
PATETSOS, E. (2001). Etude du comportement de quatre variétés d'igname *Dioscorea alata* en fonction de contraintes agropédoclimatiques différentes en Guadeloupe. Mémoire de fin d'étude, Ecole d'agro-économie internationale, Guadeloupe.
PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975). Use of assimilates in higher plants. *In* "Photosynthesis and productivity in different environments" (J. P. COOPER, ed.), pp. 459-477. Cambridge University Press, London.
PENNING DE VRIES, F. W. T., JANSEN, D. M., BERGE TEN, H. F. M., et BAKEMA, A. (1989). "Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops." PUDOC, Wageningen.
POTDAR, M. V., et PAWAR, K. R. (1991). Non-destructive leaf area : estimation in banana. *Scientia Horticulturae* **45**, 251-4.
PRUDENCIO, C. Y., ORKWOR, G. C., et KISSIEDU, A. F. K. (1992). The relationships between cassava variety set characteristics, farmers food security objectives, environmental and socio-economic conditions in Africa. *Agriculture systems* **39**, 387-408.
PUREA, M., et MATAORA, T. (1996). Mineral nutrition of root crops in Cook Islands. *In* "Proceedings of a workshop", pp. 130-132. Canberra Australia: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR). Nuku' alofa, Kingdom of Tonga.
RAMANUJAM, T., et INDIRA, P. (1978). Linear measurement and weight methods for estimation of leaf area in cassava and sweet potato. *J. Roots Crops* **4**, 47-50.
RAO, G. S. P., et CHADHA, K. L. (1978). Comparison of methods of estimating leaf-surface area through leaf characteristics in some cultivars of *Mangifera indica*. *Scientia Horticulturae* **8**, 341-8.
RAO, M. M., et GEORGE, C. (1990). Studies to extend the dormancy of white yam (*Dioscorea alata* L.). *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **74**, 213-219.
RAO, M. M., GEORGE, C., et CLARKE, B. (1989). "Increasing the production of yam in the eastern Caribbean : a review of research under FSR/D project." CARDI, Kingstown, St. Vincent and The Grenadines.

RAVI, V., et CHOWDHURY, R. (1989a). A method for leaf area determination in Dioscorea. *J. Roots Crops* **15**, 45-8.
RAVI, V., et CHOWDHURY, R. S. (1989b). A method for leaf area determination in *Dioscorea*. *Journal of Root Crops* **15**, 45-48.
RAY, R. C., et SINGH, R. P. (1989). Leaf area estimation in capsicum (*Capsicum annuum* L.). *Scientia Horticulturae* **39**, 181-8.
REDDY, V. R., ACOCK, B., BAKER, D. N., et ACOCK, M. (1989). Seasonal leaf area-leaf weight relationship in the cotton canopy. *Agronomy Journal* **81**, 1-4.
RISHI, A. K., BHAN, M. K., DHAR, P. L., et NASIR, A. (1994). Effect of different combinations of N, P, and K on the growth of *Dioscorea deltoidea* Hook. *Indian-Journal-of-Forestry* **17**, 53-55.
RODRIGUEZ, W. M. (1997). Crop physiology of the greater yam (*Dioscorea alata* L.). PhD Thesis, University of Hohenheim, Stuttgart, Germany.
RODRIGUEZ, W. M., et LEIHNER, D. E. (1997a). Growth rates and dry matter partitioning during different phenological growth stages of greater yam (*Dioscorea alata* L.). *In* "L'igname plante séculaire et culture d'avenir, Actes du séminaire international" (J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND, eds.), pp. 247-249, Montpellier.
RODRIGUEZ, W. M., et LEIHNER, D. E. (1997b). Time, temperature and intercepted PAR influences on dry matter production of the greater yam (*Dioscorea alata* L.). *In* "L'igname plante séculaire et culture d'avenir" (J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND, eds.), pp. 243-246, Montpellier.
SAHA, P. K., et CHATTERJEE, S. K. (1991). Response of Dioscorea floribunda Mart. & Gall. to different levels of nitrogen with and without lime in the hills of Darjeeling. *In* "Recent advances in medicinal, aromatic and spice crops, International conference", Vol. Volume 1, pp. 119-122. Today & Tomorrow's Printers & Publishers., New Delhi, India.
SANTOS, E. S. d., et MACEDO, L. d.-S. (1998). Manejo da irrigacao, densidade populacional e adubacao mineral para a cultura do inhame. Irrigation management, plant density and mineral fertilizer application for yam cultivation. *Revista-Brasileira-de-Engenharia-Agricola-e-Ambiental* **2**, 32-36.
SEGUY, L., et BOUZINAC, S. (2001). Un dossier du semis direct : systèmes de cultures sur couverture végétale. *In* "Un dossier du semis direct : Article et dossier : systèmes de culture et dynamique de la matière organique". CIRAD-CA GEC.
SHASEGAWA, k., et HASHIMOTO, T. (1975). Variation of abscisic acid and batatasin content in yam bulbils - Effects of stratification and light exposure. *Journal of Experimental Botany* **26**, 757-64.
SHYU, Y. T., et CHENG, H. H. (1978). Effects of phosphorus and potassium levels and plant spacing on the yield and protein content of *Dioscorea alata* L. *Journal-of-Agricultural-Research-of-China* **27**, 315-324.
SINCLAIR, T. R., et HORIE, T. (1989). Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Science* **29**, 90-98.
SINCLAIR, T. R., RUSSELL, C., et MUCHOW, C. (1999). Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* **65**, 215-263.
SINGH, D. V., SINGH, A., SHARMA, S. N., MOHAN, R., et YADAV, R. L. (1981). Effect of NPK fertilization on tuber yield of 2-year crop of *Dioscorea floribunda* in subtropical plains of India. *Indian-Drugs* **18**, 343-345.
SINGH, D. V., YADAV, R. L., ANWAR, M., et GUPTA, M. M. (1985). Spacing and nutritional (NPK) requirement of medicinal yam (*Dioscorea floribunda* Mart & Gal). *Indian-Drugs* **22**, 407-409.

SINGH, K. D., MANDAL, R. C., MAINI, S. B., et MAGCON, M. L. (1973). Influence of nitrogen and potash fertilization on tuber yield and quality of *Dioscorea esculenta*. *Indian Journal of Agronomy* **18**, 17-21.

SINOQUET, H., et ANDRIEU, B. (1993). The geometrical structure of plant canopies : characterization and direct measurement methods. *In* "Crop structure and light microclimate, characterization and applications" (C. VARLET-GRANCHER, R. BONHOMME et H. SINOQUET, eds.), pp. 131-158. INRA, Paris.

SOBULO, R. A. (1972a). Studies on white Yam (*Dioscorea rotundata*) I- Growth analysis. *Experimental Agriculture* **8**, 99-106.

SOBULO, R. A. (1972b). Studies on white Yam (*Dioscorea rotundata*) II- Changes in nutrient content with age. *Experimental Agriculture* **8**, 107-115.

SOBULO, R. A. (1972c). Studies on white yam (*Dioscorea rotundata*) III- Foliar analysis for Nitrogen Nutrition. *Experimental Agriculture* **8**, 271-279.

SORO, D., DAO, D., CARSKY, R., ASIEDU, R., TRA, T. B., ASSA, A., et GIRARDIN, O. (2001). Amélioration de la production de l'igname à travers la fertilisation minérale en zone de savane de Côte d'Ivoire. *In* "Atelier national sur le développement durable de la production et de la consommation de l'igname en Côte d'Ivoire", pp. 39-46, A584.

SORO, D., DAO, D., CARSKY, R. J., ASIEDU, R., ASSA, A., et GIRARDIN, O. (2003). Improving yam production by mineral fertilisation in the savannah zone of Cote d'Ivoire. *In* "Savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face a de nouveaux défis", pp. 5-26. Montpellier France: La Librairie du Cirad., Garoua, Cameroun.

SOTOMAYOR-RAMIREZ, D., GONZALEZ-VELEZ, A., et ROMAN-PAOLI, E. (2003). Yam (*Dioscorea* spp.) response to fertilization in soils of the semiarid southern coast of Puerto Rico. *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* **87**, 91-103.

SPENCER, R. (1962). A rapid method for estimating the leaf area of cassava (Manihot utilissima) using linear measurements. *Trop. Agric. Trin.* **39**, 147-152.

SPIJKERBOER, H., FLACH, M., ONWUEME, I. C., RABBINGE, R., et HAVERKORT, A. J. (1990). "Modelling the growth and productivity of yams (*Dioscorea* spp.) in the programming language CSMP." Agricultural University, The Netherlands, Wageningen.

STRICKLER, F. C., WEARDEN, S., et PAULI, A. W. (1961). Leaf area determination in grain sorghum. *Agron. J.* **53**, 187-88.

SUJA, G., NAYAR, T., V, R, et SREEKUMAR, J. (2000). Dry matter accumulation and partitioning in certain *Dioscorea* species. *Journal of Root Crops* **26**, 50-56.

TORREY, J. G. (1976). Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **27**, 435-459.

TRECHE, S. (1989). Potentialités nutritionnelles des ignames (*Dioscorea* spp.) cultivées au Cameroun. PhD Thesis, Université de Montpellier II, Paris.

TRECHE, S., et GUION, P. (1979a). Etude des potentialités nutritionnelles de quelques tubercules tropicaux au Cameroun : I. Influence de la maturité à la récolte. *Revue Science et Technique* **1**, 55-71.

TRECHE, S., et GUION, P. (1979b). Etude des potentialités nutritionnelles de quelques tubercules tropicaux au Cameroun : II. Aptitude à la conservation des tubercules récoltés après maturité. *Revue Science et Technique* **1**, 71-84.

TRECHE, S., et GUION, P. (1979c). Etude des potentialités nutritionnelles de quelques tubercules tropicaux au Cameroun : III. Influence de la maturité à la récolte sur l'aptitude à la conservation. *Revue Science et Technique* **1**, 85-101.

TRECHE, S., et GUION, P. (1986). Influence d'apports modérés d'engrais azoté sur la valeur nutritionnelle de tubercules de *Dioscorea rotundata*. *Revue Science et Technique, (Sci. Santé)* **4-5**, 77-92.

TROUSLOT, M. F. (1983). Analyse de la croissance de l'igname *Dioscorea* complexe *cayenensis rotundata*. Thèse de Docteur es Science. Serie E N° 326, Université de Clermont Ferrand II, Clermont Ferrand.

UDUEBO, A. E. (1970). Physiological studies on the proliferation and development of the axillary tissue of *Dioscorea bulbifera* L. *J. of W. African Science Assoc.* **15**, 57-62.

VANDER ZAAG, P. (1978). The phosphorus requirements of root crops, PhD Thesis.

VANDER ZAAG, P., FOX, R. L., KWAKYE, P. K., et OBIGBESAN, G. O. (1980). The phosphorus requirements of yams (*Dioscorea* spp.). *Tropical Agriculture (Trinidad)* **57**, 97-106.

VANDEVENNE, R. (1976). Etude de l'influence des dates de tubérisation et de bourgeonnement des tubercules d'ignames (*Dioscorea* spp.) sur la date de levée au champ des semenceaux. *L'Agronomie Tropicale* **2**, 188-193.

VANDEVENNE, R., et CASTANIE, D. (1985). Croissance et développement de trois variétés d'ignames appartenant aux espèces *Dioscorea cayenensis*, *D. rotundata* et *D. alata* en Côte d'Ivoire. *In* "Proceedings of the 7th International Symposium of the ISTRC" (L. DEGRAS, ed.). INRA, Gosier, Guadeloupe.

VARLET-GRANCHER, C., et BONHOMME, R. (1979). Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant : 2. Interception de l'énergie solaire par une culture. *Ann. Agron.* **30**, 1-26.

VARLET-GRANCHER, C., GOSSE, G., CHARTIER, M., SINOQUET, H., BONHOMME, R., et ALLIRAND, J. M. (1989). Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* **9**, 419--439.

VERNIER, P. (2002). "Enquêtes sur les systèmes de culture à base d'igname dans le département du Borgou et du Zou, Bénin, Campagne 1997-1998." CIRAD-IITA.

VOORTMAN, R. L., SONNEVELD, B. G. J. S., LANGGEVELD, J. W. A., FISCHER, G., et vAN VELTHUIZEN, H. T. (1999). "Climate change and global agricultural potential : a case study of Nigeria." Center for World Food Studies.

WAITT, A. W. (1961). Review of yam research in Nigeria 1920-1961. pp. 1-18.

WAITT, A. W. (1963). Yams, *Dioscorea* species. *Field Crop Abstract* **16**, 145-157.

WAITT, A. W. (1965). "A key to some Nigerian varieties of yam (*Dioscorea* spp.)." Fed. Dept. Agric. Res., Nigeria.

WALWORTH, J. L., GAVLAK, R. G., et MUNIZ, J. E. (1990). "Effects of potassium source and secondary nutrients on potato yield and quality in southcentral Alaska," Rep. No. 18, USA.

WANG, J. Y. (1960). A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* **41**, 785-789.

WATSON, D. J. (1952). The physiological basis of variation in yield. *In* "Advances in agronomy" (A. G. NORMAN, ed.), Vol. IV, pp. 101-145. Academic Press Inc., New York.

WENDT, C. W. (1967). Use of a relationship between leaf length and leaf area to estimate the leaf area of cotton (*Gossypium hirsutum* L.), castors (*Ricinus communis* L.) and sorghum (*Sorghum vulgare* L.). *Agron. J.* **59**, 484-6.

WICKHAM, L. D., WILSON, L. A., et PASSAM, H. C. (1997). The anatomical origin of the primary nodal complex during vegetative propagation in yam (*Dioscorea* spp.) tubers. *In* "Séminaire international sur l'igname. Les colloques de l'Inra" (INRA, ed.), pp. 179-184, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

WILLIAMS, L., et MARTINSON, T. E. (2003). Nondestructive leaf area estimation of 'Niagara' and 'DeChaunac' grapevines. *Scientia Horticulturae* **98**, 493-8.

WILSON, G. F., et AKAPA, K. (1980). Amélioration du tuteurage des tiges d'igname dans le champ. *In* "Plantes-racines tropicales : stratégies de recherches pour les années 1980, compte rendu du premier symposium triennal sur les plantes-racines de l'ISTRC-AB" (E. R. TERRY, A. K. ODURO et F. CAVENESS, eds.). IITA, Ibadan, Nigeria.

WILSON, L. A. (1970). Tuberization in sweet potato (*Ipomea batatas* L. Lam). *In* "Sweet potato, Proc. First Intl Symp. on Sweet Potato" (R. L. VILLAREAL et T. D. GRIGGS, eds.), pp. 79-94. AVRDC, Taiwan.

WILSON, L. A. (1977). Root Crops. *In* "Ecophysiology of tropical crops" (P. T. ALVIN et T. T. KOZLOWSKI, eds.), pp. 187-236. Academic Press, New York.

WOOD, R. C. (1933). Experiments with yams in Trinidad (1931-33). *Empire Journal of Experimental Agriculture* **1**, 316.

XU, Y., et GUO, H. (2004). Comparison on the photosynthetic characteristics of *Dioscorea zingiberensis*, *D. panthcica* and *D. parriflora*. *Journal of Yunnan Agricultural University* **19**, 409-412.

YEBOUA, K., et GODO, G. (1990). "Système d'assolement - rotation en milieu paysan dans le Sud-Est Ivoirien (Bonoua-Adiake): la production de l'igname." IIRSDA Agronomie, Abidjan.

YOSHIDA, Y., SEINO, T., et KANAHAMA, K. (1999). Combination effects of temperature and photoperiod on the development of flowering spikes and tubers in Chinese yams (*Dioscorea opposita* cv. Ichoimo). *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* **68**, 603-7.

YOSHIDA, Y., TAKAHASHI, H., KANDA, H., et KANAHAMA, K. (2000). Interactive effects between photoperiod and seed tuber weight on the development of flowering spikes and tubers in Chinese yams (*Dioscorea opposita*) cv. Inchoimo. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* **69**, 472-476.

YOSHIDA, Y., TAKAHASHI, H., KANDA, H., et KANAHAMA, K. (2001a). Inhibition of aerial tubers and spikes and promotion of new tubers by gibberellin in Chinese yam (*Dioscorea opposita* Thunb. cv. Ichoimo) plants. *Bulletin of Akita Prefectural College of Agriculture (Japan)* **2**, 1-6.

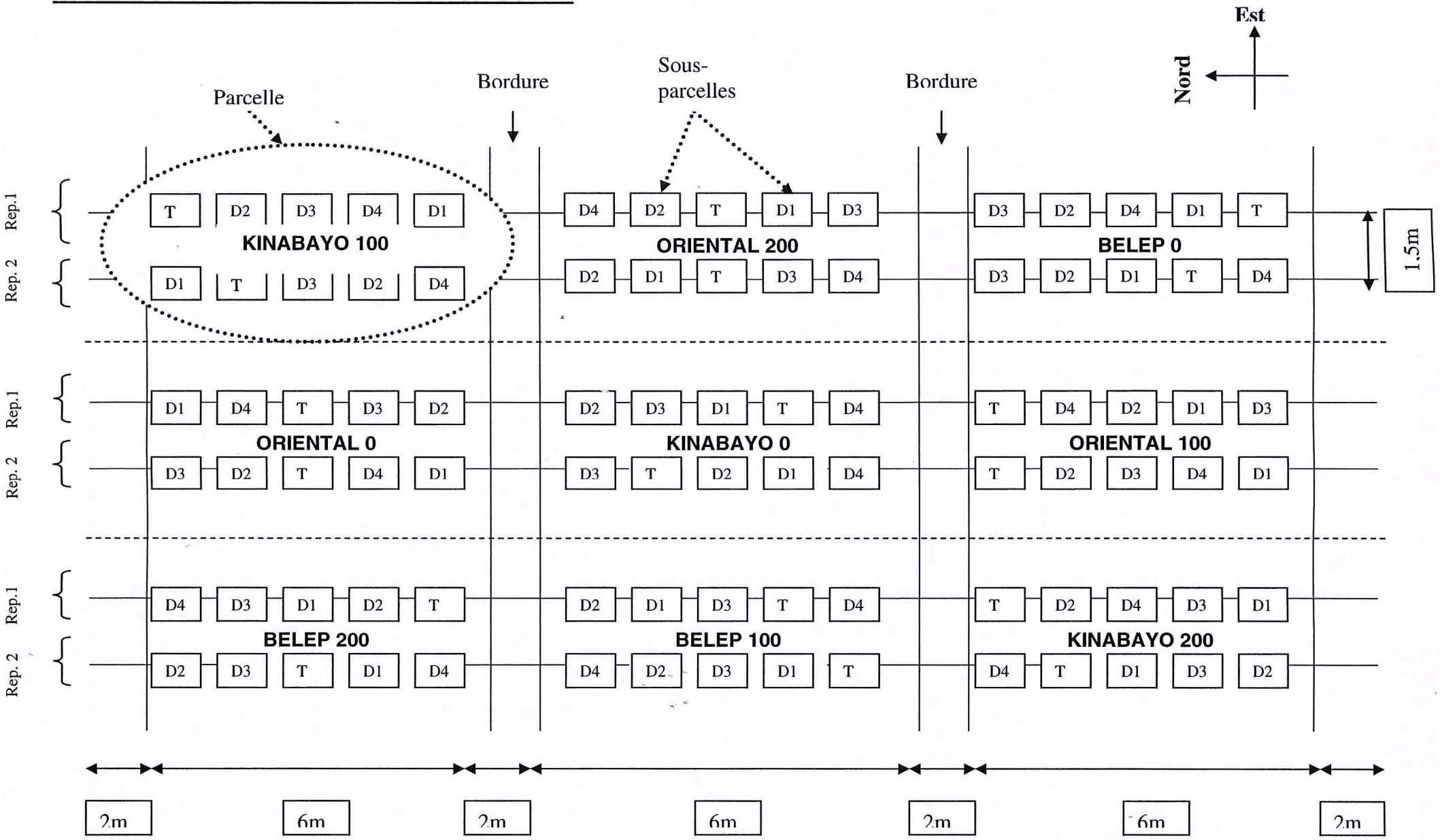
YOSHIDA, Y., TAKAHASHI, H., KANDA, H., et KANAHAMA, K. (2001b). Interactive effects of photoperiods and plant growth regulators on the development of flowering spikes and tubers in Chinese yams (*Dioscorea opposita*) cv. ichoimo. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* **70**, 304-9.

ZAIDI, S. H., et KHAN, A. A. (1990). Experimental cultivation of *Dioscorea deltoidea* Wall. at Kuza-Gali, Galies Forest Division. *Pakistan-Journal-of-Forestry* **40**, 289-292.

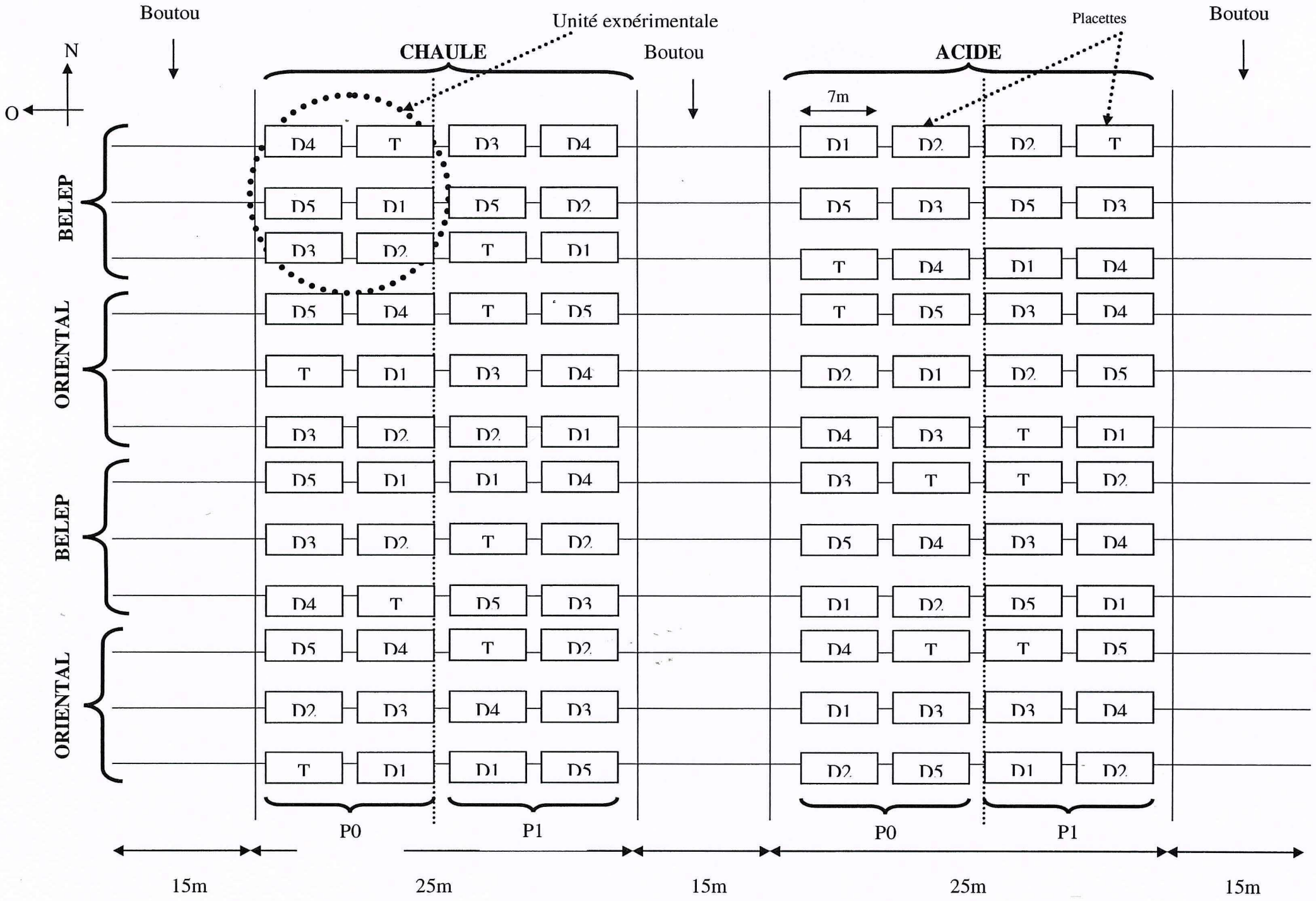
ZINSOU, C. (1997). Physiologie et morphogenèse de l'igname (*Dioscorea* spp.). *In* "L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international" (J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND, eds.), pp. 213-222. Cirad Inra Orstom Coraf, Montpellier, France.

ANNEXES

ANNEXE 1 : PLAN D'EXPERIMENTATION GODET



ANNEXE 2 : PLAN D'EXPERIMENTATION DUCLOS



ETUDE DU FONCTIONNEMENT PHYSIOLOGIQUE D'UN COUVERT DE DIOSCOREA ALATA POUR UNE UTILISATION PLUS RATIONNELLE DES ENGRAIS CHIMIQUES

Présenté à la 41ème conférence de la « Caribbean Food Crop Society », CFCS, du 11 au 16 juillet 2005, à Gosier, Guadeloupe (en cours d'édition).

CORNET D.*, HAMMOUYA D., BONHOMME R.****

* Centre de Coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement, CIRAD-IITA, 08 BP 0932, Cotonou, Bénin.

**Institut National de la Recherche Agronomique, Centre Régional Antilles Guyane, Domaine de Duclos, 97170 Petit-Bourg, GUADELOUPE.

Importance of yam ecophysiology studies for a better use of chemical manure

Yam is a very demanding plant in term of soil fertility. Nevertheless in spite of the very large acceptance of this affirmation, little information is available on the real nutriments requirements of yam and how to satisfy them. For instance, numerous mineral fertilization recommendations are provided and the recommended doses are more often important (mainly calculated on the quantity of nutrients exported by harvest). Although there seems to be an increase in yield to fertilizer application, the general picture is confusing. Bibliographic review of the fertilization experiments shows contrasted and more often statistically non-significant responses. Then, it is necessary to conclude that a lot of leachable elements are lost and/or misused by yams.

In order to benefit more of the chemical fertilization and to reduce losses by leaching, it is important to better understand the growth and development of yam.

In 2004, an experiment was carried out on the effects of mineral fertilization, on the growth and yield of the yam (*Dioscorea alata*). A "Monteith" type of growth analysis has been implemented : crop cycle, leaf area development, biomass production and distribution and final yield have been studied.

Part of the results obtained is presented here under the mineral nutrition point of view.

Résumé

L'igname est une plante exigeante en terme de fertilité du sol. Mais malgré cette affirmation courante, peu d'information existe sur les réels besoins de l'igname et comment les satisfaire. Il existe, par exemple, de nombreuses recommandations de fumure minérale et les doses préconisées, basées principalement sur les exportations, sont souvent élevées. Pourtant, une revue bibliographique des essais de fertilisation montre une réponse très contrastée et souvent non significative de l'igname. On peut penser que les pertes en éléments lessivables sont importantes.

Dans l'optique d'une gestion raisonnée de la fertilisation et d'une diminution des pertes par lessivage, il est important de mieux connaître le cycle de la plante et son développement. Des pistes d'explication sont dégagées.

En 2004, un essai sur l'influence de la fertilisation azotée, sur la croissance et la formation du rendement de l'igname (*Dioscorea alata*) a été mis en place.

Une analyse de la production de biomasse de type « Monteith » a été réalisée : la phénologie, le développement de la surface foliaire, la production et la répartition de la biomasse et le rendement ont été étudiés.

Une partie des résultats obtenus est présentée ici sous l'angle de la nutrition minérale.

INTRODUCTION

L'igname est une plante exigeante en terme de fertilité du sol. Mais malgré cette affirmation courante, peu d'information existe sur les réels besoins de l'igname et comment les satisfaire. Cet article se propose d'aborder la fertilisation minérale de l'igname en deux parties. La première sera consacrée à un état de l'art à travers une revue bibliographique approfondie. Une grande partie de cette revue bibliographique a été réalisée dans le cadre du projet « Poverty alleviation and enhanced food availability in West Africa through improved yam technologies », IFAD/WECARD/IITA et synthétisée avec le Dr Robert Carsky de l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA).

La deuxième partie partira d'une étude de cas afin de dégager quelques concepts qui pourraient permettre de mieux appréhender la nutrition de l'igname.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

Des recommandations variées pour une réponse contrastée

L'igname est réputée exigeante en terme de fertilité et, en Afrique de l'Ouest, elle est presque toujours la première culture pratiquée après défriche. La fertilisation est souvent perçue comme le moyen d'éviter le recours à la défriche-brûlis et de conserver le potentiel nutritionnel du sol. Une revue bibliographique approfondie recense plus d'une centaine de publications traitant de la fertilisation minérale de l'igname. Leur nombre, s'agissant d'une plante aussi peu étudiée que l'igname, traduit un intérêt certain pour cette question.

Plusieurs de ces articles concluent rapidement par des recommandations (**Tableau 1**). Ainsi, rien que pour le Nigeria, il existe plus d'une dizaine de recommandations de doses différentes de fertilisation et ce, parfois, pour les mêmes zones, type de sols ou espèces d'igname. L'époque d'application est elle aussi sujette à controverse (**Tableau 2**).

Tableau 1 : Ventilation par pays des publications sur la fertilisation de l'igname ayant abouti à une recommandation.

Zone géographique	Auteur(s)
Nigeria	[IRVING 1956; MANN 1963; COURSEY 1967; OJO 1969; ADP 1988; ENWEZOR *et al.* 1988; OHIRI 1990; OHIRI and CHUKWU 1993; ONWUEME and CHARLES 1994; OHIRI 1995; ADENIJI 1998]
Côte d'Ivoire	[DUMONT 1984b]
Trinidad	[ONWUEME and CHARLES 1994; KABEERATHUMMA 1999]
Inde	[SINGH *et al.* 1973; MOHANKUMAR *et al.* 1984; KABEERATHUMMA 1999]
Brésil et Puerto Rico	[MARTIN and SADIK 1977; KABEERATHUMMA 1999]
Caraïbes	[CAGM 2003]

Cependant, un nombre relativement faible d'expérimentations présente une réponse positive de l'igname à la fertilisation, et plus rares encore sont celles qui montrent des différences significatives (**Tableau 3**).

Tableau 2 : Recommandations sur l'époque d'application de la fumure minérale

Auteur	Recommandations	Espèce
[IRVING 1956; AMON 1962]	À 60% de germination	
[CHAPMAN 1965]	Trois mois après plantation	*D. alata*
[GOODING and HOAD 1967; FERGUSON and HAYNES 1971; OKWUOWULU 1995]	Dès la 1ère ramification à la base de la plante, environs 8-10 semaines après plantation	*D. alata, D. cayenensis, D. rotundata, D. bublifera*
[DINGAL 1986]	Deux semaines après germination	*D. alata*
[BAKER 1964; SOBULO 1972a; OBIGBESAN 1981]	Deux semaines avant le maximum de croissance	*D. rotundata, D. cayenensis* et *D. alata*
[MARTIN 1974]	À la plantation	*D. alata*
[MARTIN 1972]	La moitié à la plantation et le reste trois mois plus tard	
[OBIGBESAN and AGBOOLA 1978]	À la germination	
[CAMPBELL *et al.* 1962]	Avant la 4ème semaine après plantation	
[ONWUEME 1978]	La moitié un mois après germination et le reste deux mois plus tard	
[NGONG-NASSAH *et al.* 1980]	À six semaines puis cinq mois après plantation	
[NWINYI 1983b]	Huit à douze semaines après plantation	*D. rotundata*
[KABEERATHUMMA 1999]	Un mois après germination puis 7-12 semaines après germination	

Tableau 3 : Cinquante ans d'expérimentations en fumure minérale de l'igname : nombre d'essais présentant une réponse positive (+), positive significative (+*) ou pas de réponse (-) à la fertilisation. (Da : *D. alata*, Dc : *D. cayenensis*, Dr : *D. rotundata*).

Espèce	Fumure	+	+*	-	Auteur(s)
Da	N	13	4	9	[CHAPMAN 1965; FERGUSON and HAYNES 1971; GOODING 1971; OBIGBESAN *et al.* 1976; SHYU and CHENG 1978; CHABALIER 1980; VANDER ZAAG *et al.* 1980; CHABALIER 1982; DUMONT 1984a, 1985; JANINE 1985; GIGOU *et al.* 1987; GIGOU and TRAORE 1987a, b; LIU 1989; RAO *et al.* 1989; YEBOUA and GODO 1990; ACOSTA and CEPEDA 1994; BAYOT 1994; IRIZARRY *et al.* 1995; OKWUOWULU 1995; KHAIRUDDIN and SIMATUPANG 1996; BEHURA and SWAIN 1997; ADENIJI 1998; DIBY 2000; ETTIEN 2000; SORO *et al.* 2001; EVANGELIO and QUEVEDO 2002; OYETUNJI *et al.* 2003; SORO *et al.* 2003; SOTOMAYOR-RAMIREZ *et al.* 2003]
	P	1	1	1	
	K	4		2	
	Composé	16	9	12	
Dc	N	2	2	7	[LYONGA *et al.* 1973; OBIGBESAN *et al.* 1976; BIGOT 1977; LYONGA 1980; DUMONT 1985; GIGOU and TRAORE 1987a; DUMONT 1988; DOUMBIA 1996; MACEDO and SANTOS 1998; SANTOS and MACEDO 1998; DIBY 2000; ETTIEN 2000; SORO *et al.* 2001]
	P			2	
	K	1	1	2	
	Composé	1	4	9	
Dr	N	6	5	6	[AMON 1962; SOBULO 1972c; KOLI 1973; LYONGA *et al.* 1973; GURNAH 1974; OBIGBESAN *et al.* 1976; KANG and WILSON 1979; ADUAYI and OKPON 1980; LYONGA 1980; VANDER ZAAG *et al.* 1980; KANG and WILSON 1981; KPEGLO *et al.* 1981; NWINYI 1983a; DUMONT 1985; IRIZARRY and RIVERA 1985; KAYODE 1985; TRECHE and GUION 1986; GIGOU *et al.* 1987; TRECHE 1989; OKWUOWULU 1995; ADENIJI 1998; SORO *et al.* 2001; OYETUNJI *et al.* 2003; SORO *et al.* 2003; SOTOMAYOR-RAMIREZ *et al.* 2003]
	P	3		9	
	K	3	1	11	
	Composé	9	5	6	
Non précisé /autres	N	2	9	8	[NYE 1954; DJOKOTO and STEPHENS 1961; FERGUSON and HAYNES 1971; LE BUANEC 1972; LYONGA *et al.* 1973; EKPETE 1976; KHAN *et al.* 1978; VANDER ZAAG 1978; LYONGA 1980; VANDER ZAAG *et al.* 1980; SINGH *et al.* 1981; FUJIYAMA and NAGAI 1985; SINGH *et al.* 1985; DUMONT and TOKPA 1989; KHAN and ZAIDI 1989; TRECHE 1989; ZAIDI and KHAN 1990; SAHA and CHATTERJEE 1991; JIMENEZ and RODRIGUEZ 1992; NANDI and CHATTERJEE 1992; RISHI *et al.* 1994; OKWUOWULU 1995; PUREA and MATAORA 1996; IIDA and KATO 2002]
	P	4	3	5	
	K	3	1	4	
	Composé	7	5	3	
Total	N	23	18	30	71 essais
	P	7	4	17	28 essais
	K	11	3	19	33 essais
	Composé	33	23	30	86 essais
TOTAL[1]		**74**	**48**	**96**	218 essais

[1] En plus de ces expérimentations, deux campagnes de suivis en milieu paysan à plus vaste échelle ont été réalisées. En Côte d'Ivoire, dans le cadre de la campagne NOVALIM, plus de 150 suivis ont été effectués sur *D. rotundata* (Bigot, 1981). La plupart des parcelles (environs 5/6ème) montraient un effet positif de la

Indépendamment des coefficients de variation élevés rencontrés généralement dans les expérimentations sur igname, la réponse à la fumure minérale reste faible : 56% de réponses positives mais seulement 22% d'essais avec des différences significatives entre traitements. L'application d'engrais composés suit cette tendance globale.

Tous types de fertilisation confondus, *D. alata* semble répondre plus fréquemment à la fumure minérale (67% de réponses positives) que le complexe d'espèce *D. cayenensis-rotundata* (45%). Cette différence de réponse entre espèces a déjà été mise en évidence pour *D. alata* et *D. esculenta* [FERGUSON and HAYNES 1971]. De même, *D. esculenta* et *D. trifida* se développent différemment (initiation du tubercule, époques de croissance foliaire et de tubérisation maximale) [FERGUSON and HAYNES 1969]. Gooding et Hoad (1967) observent des différences de développement du tubercule entre variétés de *D. alata*.

Dans ce tableau, la réponse à l'azote est la plus fréquente : 58% de réponses positives mais seulement 25% d'essais avec des différences significatives entre traitements, le plus souvent à de faibles doses. Les fortes doses amènent rarement un gain de rendement supplémentaire significatif et parfois même une baisse de rendement. En conséquence, en agriculture de subsistance, on recommande de na pas dépasser 40 kg N/ha (plus 40 kg P_2O_5 et 40 kg K_2O) puisque les effets les plus marqués apparaissent avec les premières doses appliquées. Ferguson et Haynes (1971) ont déjà remarqué cette indifférence de l'igname aux sols pauvres en azote. Ils avancent deux explications : les réserves contenues dans le tubercule semence et la pression de domestication orientée, comme pour beaucoup de plantes tropicales, vers le choix de variétés tolérantes aux sols pauvres, donc relativement insensible à la fumure.

La réponse au potassium est moins fréquente : 42% de réponses positives mais seulement 9% d'essais avec des différences significatives entre traitements. Cependant, relativement peu d'essais (33) ont été réalisés sur la fumure potassique alors que l'on connaît son importance dans la formation du rendement et de la qualité d'autres plantes à racines et tubercules (pomme de terre, patate douce, manioc) [OBIGBESAN; WILSON 1970; CONSTANTIN *et al.* 1977; Jansson 1979; WALWORTH *et al.* 1990; IMAS and BANSAL 1999]. La réponse de l'igname au potassium semble dépendante de l'origine du sol [AMON and ADETUNDJI 1969], de l'historique parcellaire [IRVING 1956] et surtout de l'espèce [FERGUSON and HAYNES 1971; OBIGBESAN 1981; OBIGBESAN *et al.* 1981]. Obigbesan et al. (1976) montrent que *D. rotundata* répond relativement mal à la fumure potassique alors que *D. alata* y répond si la concentration en K dans le sol est inférieure à 0,15 me par 100g de sol. Les résultats obtenus par Rao et al. (1989) à la Dominique semblent confirmer cette tendance.

La réponse au phosphore est relativement rare : 39% et seulement 14% de réponses significatives. Deux hypothèses peuvent expliquer cette « indifférence » de l'igname à la fumure phosphatée. D'abord, avant de passer à l'autotrophie, la plante vit sur les réserves du tubercule semence et c'est particulièrement vrai pour le phosphore. Ainsi, on montre que le phosphore diminue plus rapidement que les autres nutriments dans le semenceau durant les deux premières semaines après la levée de la dormance [FERGUSON 1973]. Chez *D. alata,* le contenu en P de plantes provenant de semence est le double de celui provenant de bouture de tige et ce, alors qu'aucun symptôme de carence n'est visible et que les infections vasculaires racinaires par mycorhizes sont similaires [VANDER ZAAG *et al.* 1980]. Une grande partie du

---

fertilisation. Au Nigeria, plus de 82 applications d'engrais azotés ont été réalisées sur l'igname en milieu paysan et presque toutes montrent un effet positif (Irving, 1956).

contenu en P de la plante pourrait donc provenir du tubercule semence. Ensuite, rapidement après le passage à l'autotrophie, l'association avec des mycorhizes permettrait à l'igname de s'affranchir d'une grande partie de ses besoins en P. Un essai mené à l'IITA montre que la colonisation par les mycorhizes est lente (35-40% des racines fines après 50 jours puis 40-45% après 90 jours) mais dépasse rapidement le seuil des 20% en deçà duquel l'infection n'est pas utile à la plante [IITA 1976]. Vander Zaag et al. (1980) montrent aussi sur *D. esculenta* qu'il existe une relation entre la réponse à P et la précocité d'infection par les mycorhizes. Enfin, *D. rotundata* semble bien utiliser le phosphore, même à un faible niveau dans la solution du sol (0.005ppm) [VANDER ZAAG 1978].
Dans ces conditions, la réponse à la fumure en phosphore pourrait dépendre non pas de la teneur en P assimilable dans le sol mais de la taille du tubercule semence, de sa concentration en P, de la précocité d'infection par les mycorhizes et de leur efficacité à fournir du phosphore à la plante.

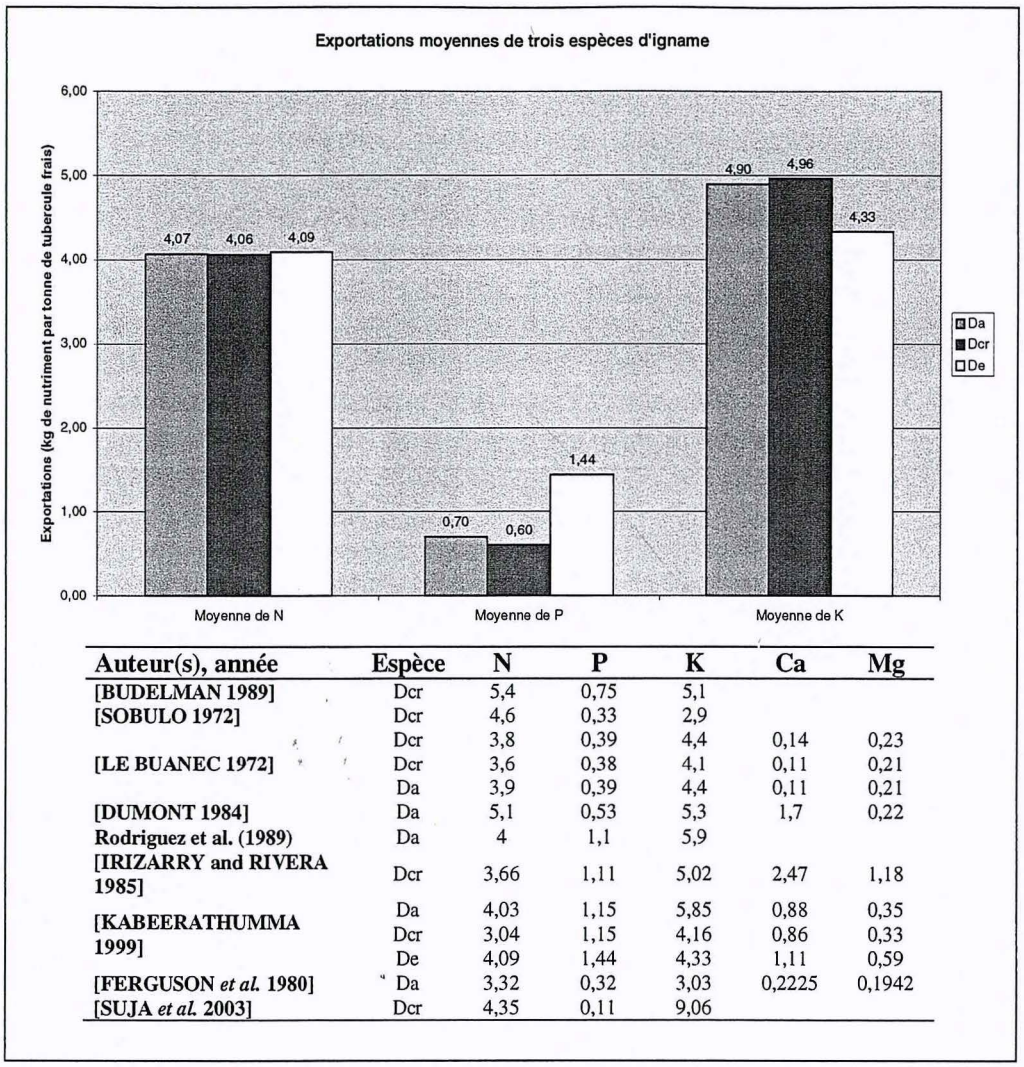
La situation est donc complexe. Plusieurs outils peuvent cependant nous aider à mieux choisir parmi ces (trop) nombreuses recommandations. Certains sont directement utilisables par l'agriculteur ou l'agent de développement.

Type de sol, précédents et végétation dominante
Certains grands types de sols sont connus pour être déficients en nutriments et représentent une première indication d'un faible potentiel nutritionnel pour la plante. Bien sûr, l'historique parcellaire peut accentuer ou diminuer la réponse attendue à un nutriment. Ainsi, le nombre d'année de culture, le type de jachère, les pratiques culturales (chaulage, fumures, ...) sont à prendre en compte lorsqu'on les connaît.
Enfin, la végétation dominante ou les carences affichées par l'igname (cf. [GAZTAMBIDE and CIBES 1975]) ou les autres cultures environnantes sont autant d'indicateurs de déficience et donc de probabilité de réponse.
Cependant, l'igname montre rarement des symptômes de carences. Ainsi, *D. rotundata* cultivé sur des sols présentant des concentrations en azote de 0,11% ne présente aucun symptôme [ADUAYI and OKPON 1980]. Et, même avec une concentration en azote dans le sol de 0,06-0,08%, l'igname se développe normalement [SOBULO 1972b]. C'est à nouveau assez surprenant pour une plante dite très exigeante en fertilité.

Rendements potentiels
Un rendement potentiel élevé augmente la probabilité d'une réponse de l'igname à la fertilisation. Ainsi, Vander Zaag et al. (1980) montrent, pour trois espèces d'ignames, que les variétés à plus haut rendement potentiel ont des besoins plus élevés en phosphore. A l'inverse, si le rendement attendu est faible pour une raison autre que la nutrition minérale (climatique, sanitaire, ...), la réponse à la fumure sera probablement faible. Ainsi, à la Dominique, les fortes attaques d'anthracnoses masquent la réponse de *D. alata* quelle que soit la source de nutriments (NPK, poudrette de parc, paillage, cendre, ...) [RAO and GEORGE 1987].
En plus des conditions climatiques, les plantes à racines et tubercules sont influencées par le milieu de croissance de l'organe de récolte. Ainsi, Kang et Wilson (1981), montrent que la réponse de *D. rotundata* à la fertilisation minérale est accentuée par la grosseur de la butte. L'effet d'une application d'azote est aussi accentué par la présence de tuteurs [CHAPMAN 1965].

Exportations

En l'absence d'une réelle compréhension des mécanismes contrôlant la nutrition minérale de l'igname, plusieurs recommandations se basent sur les exportations. La figure 1 reprend les exportations par tonne de matière fraîche. Elles sont assez stables entre espèces.



Auteur(s), année	Espèce	N	P	K	Ca	Mg
[BUDELMAN 1989]	Dcr	5,4	0,75	5,1		
[SOBULO 1972]	Dcr	4,6	0,33	2,9		
	Dcr	3,8	0,39	4,4	0,14	0,23
[LE BUANEC 1972]	Dcr	3,6	0,38	4,1	0,11	0,21
	Da	3,9	0,39	4,4	0,11	0,21
[DUMONT 1984]	Da	5,1	0,53	5,3	1,7	0,22
Rodriguez et al. (1989)	Da	4	1,1	5,9		
[IRIZARRY and RIVERA 1985]	Dcr	3,66	1,11	5,02	2,47	1,18
[KABEERATHUMMA 1999]	Da	4,03	1,15	5,85	0,88	0,35
	Dcr	3,04	1,15	4,16	0,86	0,33
	De	4,09	1,44	4,33	1,11	0,59
[FERGUSON *et al.* 1980]	Da	3,32	0,32	3,03	0,2225	0,1942
[SUJA *et al.* 2003]	Dcr	4,35	0,11	9,06		

Figure 1 : Exportations moyennes de trois espèces d'igname : *D. alata* (Da), *D. cayenensis-rotundata* (Dcr), *D. esculenta* (De).

La connaissance des exportations nous renseigne sur la quantité de nutriments qui seront réellement soustraits au sol. Mais pour connaître la quantité exacte de nutriments dont la plante a besoin, il est nécessaire de mesurer les besoins internes (feuillage, racines, ...). Or, peu d'études ont estimé la quantité totale de nutriments nécessaires à la production de biomasse [SOBULO 1972a; IRIZARRY and RIVERA 1985]. Et aucune ne présente un bilan complet englobant l'apport réalisé par le tubercule semence et les pertes dues à la sénescence.

De plus, les pratiques culturales qui jouent sur la relation source - puit (tuteurage, préparation du sol, ...) sont susceptibles d'influencer la répartition des assimilas et ainsi de modifier l'indice de récolte en nutriments. Il est donc nécessaire de réaliser d'autres études sur ce sujet.

Analyses de sol

Connaissant la quantité de nutriments nécessaires à la plante en fonction du rendement visé, une analyse de sol permettra de connaître la réserve en nutriments disponibles. La différence entre les deux est, à peu de chose près (perte par lessivage, phénomène de rétention, ...), la quantité nécessaire à appliquer.

De plus, à partir des valeurs obtenues par analyse de sol, il est possible d'estimer la probabilité de réponse à un élément. Ainsi, Kayode (1985) montre que l'igname (*D. rotundata*) ne répond pas à une fumure azotée pour des sols montrant une concentration en matière organique de 4,5-5,5% mais répond bien pour des sols avec un taux de seulement 0,9-1,7%. De même, Koli (1973) montre une nette réponse pour des sols avec un taux de matière organique inférieur à 0,8%. Sobulo (1972b), pour sa part, estime qu'au delà de 2,69% de matière organique dans le sol, l'igname n'est pas susceptible de répondre à une fumure azotée.

Obigbesan et al. (1976) ont estimé la concentration critique en potassium à 0,15 meq/100g de sol. De son côté, Kayode (1985) n'observe aucun effet de la fertilisation potassique pour des sols présentant plus de 0,15 meq/100g de K échangeable. Koli (1973) n'observe aucune réponse au potassium à 0,29 meq/100g.

Cependant, ces observations ne prennent pas en compte les particularités agro-économiques locales et les différences de réponses entre espèces ou variétés. De plus, ces analyses sont coûteuses et rarement disponibles pour le paysan.

ETUDE DE CAS

Matériel et méthodes

L'essai s'est déroulé sur la station expérimentale de l'INRA à Godet (Grande-Terre, Guadeloupe) durant la saison de culture 2004. La plantation est réalisée sur billon sans tuteurage à une densité d'environs 22000 plants par hectare. Trois variétés de *D. alata* (Kinabayo, Belep et Oriental) sont comparées dans un essai factoriel avec trois doses d'azote (0, 100 et 200 unités d'azote par hectare). Une fumure de fond de PK (100 et 200 unités par hectare, respectivement sous forme de phosphate super triple et de sulfate de potasse) est apportée à l'essai. Les apports minéraux sont réalisés en bande continue sur le billon à 10 cm de la base du plant et sont effectués en deux temps. La première application est faite 6 semaines après émergence (50% de germination) et la seconde 6 semaines plus tard. L'irrigation est réalisée, si nécessaire, au goutte-à-goutte. Les analyses de sols réalisées sur la parcelle sont résumées dans le tableau 4. Au vu des limites de sensibilités identifiées plus haut, l'igname n'est pas susceptible de montrer une réponse franche à la fertilisation sur ce type de sol.

Tableau 4 : Analyses de sol réalisées sur la parcelle expérimental de Godet, 2004.

Analyse	Résultats	Limite de sensibilité
pH KCl / pH H_2O	7.02 / 8.22	
N organique total (%)	0.19	
C organique total (%)	2.29	
Matière Organique (%)	3.95	2 à 2,5 [SOBULO 1972c; KOLI 1973]
P_2O_5 assimilable (mg/100g)	18.4	
K^+ (meq/100g)	0.93	0,15 [KOLI 1973; OBIGBESAN et al. 1976; KAYODE 1985]
CEC (meq/100g)	44.5	

Une analyse de production de type « Monteith » est réalisée à partir de 4 dates de récoltes en cours de cycle. La radiation interceptée est calculée à partir de 28 mesures au dessus et en dessous de la canopée, avant chaque date de récolte et pour chaque traitement, à l'aide d'un ceptomètre (Sunfleck Ceptometer, Decagon). La surface foliaire est mesurée pour chaque récolte à l'aide d'un planimètre (modèle LI 3100, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska). La relation entre l'indice de surface foliaire et la radiation interceptée permet de calculer le coefficient d'interception du couvert (K). La température moyenne, la pluviométrie et la radiation globale (RG) ont été collectées sur le site de Godet tout au long de l'expérimentation.
Les résultats sont à manier avec prudence vu l'hétérogénéité de l'essai et des prélèvements, avec une année climatique exceptionnellement pluvieuse où l'excès d'eau peut avoir été limitant (**Figure 2**).

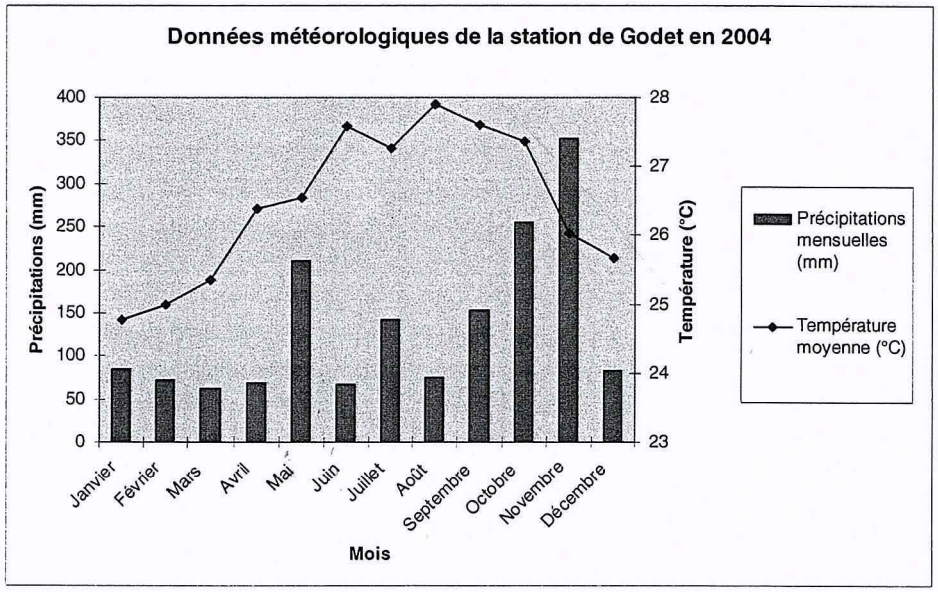


Figure 2 : Données météorologiques de la station de Godet (Guadeloupe) en 2004.

Rendement

Les deux niveaux d'apport d'azote semblant conduire à des effets comparables ont été regroupés, ce qui conduit à seulement deux traitements : sans azote (N0) et avec azote (NN). La production du génotype Kinabayo ayant été extrêmement faible (de l'ordre de 200 g par plante), les données correspondantes n'ont pas été incluses dans les comparaisons entre génotypes.
Compte tenu de la forte variabilité des données, les effets ne sont jamais significatifs. Mais, qualitativement :

- L'azote accroît la production par plante pour Belep, alors que l'effet est nul pour Oriental, dont le rendement reste cependant plus élevé (**Tableau 5**).
- Cet accroissement de la production de Belep est surtout lié à l'augmentation du poids moyen des tubercules et des bulbilles et, dans une moindre mesure, du nombre de tubercules par plante.
- La fumure azotée conduit, pour Belep, à une production de tubercules de plus grosse taille. Pour Oriental, c'est surtout le nombre de petits tubercules qui est augmenté, au détriment du poids moyen.

Tableau 5 : Composantes du rendement par génotype (Be : Belep et Or : Oriental) et par traitement (N0 : sans fumure azotée et NN : avec fumure azotée).

Variété	Traitement	Nombre de tubercules par plante	Poids frais tubercules (g/plante)	Poids frais bulbilles (g/plante)	Matière sèche tubercule (%)	Indice de récolte
Be	**N0**	1,8	378	92	23	0,68
Be	**NN**	2,3	981	211	21	0,56
Or	**N0**	1,8	1132	0	26	0,89
Or	**NN**	2,6	1042	0	24	0,88

Accumulation et répartition de biomasse

La dynamique de production de biomasse permet de mettre en évidence une différence de précocité entre les deux génotypes (**Figure 3**). En effet, au moment de la seconde application azotée (84 jours après 50% de germination), Belep a déjà commencé à accumuler de la matière sèche dans le tubercule alors que Oriental ne le fera que bien plus tard. Cette différence pourrait expliquer en partie le manque de réponse à la fertilisation de la variété Oriental.

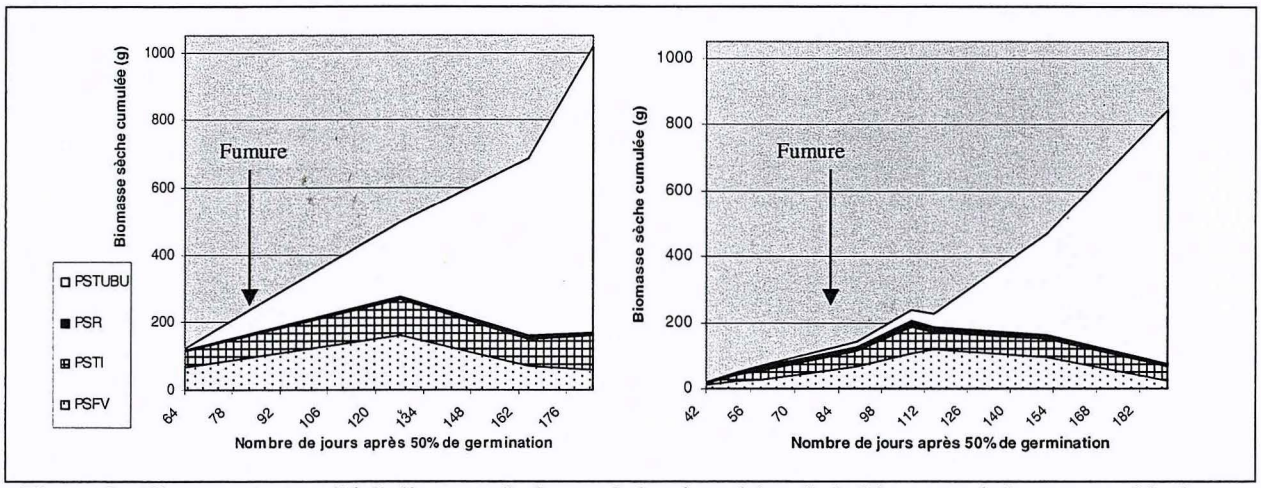


Figure 3 : Diagramme empilé de l'accumulation et de la répartition de la biomasse sèche entre poids des tubercules et bulbilles (PSTUBU), des tiges (PSTI), des racines (PSR) et des feuilles (PSFV) (à gauche : Belep, à droite : Oriental).

L'indice de surface foliaire permet aussi d'observer cette différence de maturité entre génotypes. Ainsi, 30 jours après germination, la surface foliaire de Belep est deux fois plus importante que celle d'Oriental (0,98 contre 0,45). A 100 jours après germination, en pleine tubérisation chez Belep, il est possible d'observer une grande différence de surface foliaire entre les traitements : 1,68 sans fumure pour 3,13 avec apport azoté.

Exportations

Au moment de rédiger cette présentation, les analyses de concentrations ne sont pas encore disponibles. Seule la concentration en azote sur un nombre restreint de tubercules est disponible. Les résultats préliminaires (à confirmer) donnent des exportations (8 à 13,5 kg par tonne de tubercules secs) similaires aux résultats trouvés dans la littérature (12,4 en moyenne) [FERGUSON 1969; FERGUSON *et al.* 1980; VANDER ZAAG *et al.* 1980; IRIZARRY and RIVERA 1985; IRIZARRY *et al.* 1995]. Il semble que la fumure azotée augmente la concentration en azote dans

le tubercule (de 0,8 à 1,11% pour Oriental et de 1,14 à 1,35% pour Belep, respectivement sans et avec apport d'azote).

Dynamique d'absorption de l'azote

L'observation de la dynamique de prélèvement permet de se faire une idée sur l'époque où la plante prélève le plus de nutriment. Cette période ne correspond cependant pas toujours avec la (les) périodes critiques de besoins en tel ou tel nutriment pour la formation du rendement.

Quelques rares études se sont intéressées à l'évolution de la concentration en éléments dans la plante [ADUAYI and OKPON 1980; OBIGBESAN 1981; IRIZARRY and RIVERA 1985] mais les résultats diffèrent assez fortement. Le Buanec (1972) observe une dynamique d'absorption de type sigmoïdal quel que soit le nutriment envisagé et d'apparence similaire pour les trois espèces, *D. alata*, *D. rotundata* et *D. cayenensis*. Il montre que la plante a peu de besoins avant le troisième mois après plantation pour le magnésium et le calcium, et avant le quatrième mois après plantation pour l'azote, le potassium et le phosphore.
Cette tendance sigmoïdale se retrouve chez *D. rotundata* mais les besoins en nutriments sont plus précoces (deuxième mois) et les prélèvements en azote et potassium s'accroissent rapidement avec l'âge [IRIZARRY and RIVERA 1985]. Ce dernier résultat rejoint les observations de Sobulo (1972) qui montre que le taux de prélèvement d'azote par unité de temps est le plus élevé durant les premières phases de croissance [SOBULO 1972a].

Les résultats obtenus à Godet en 2004 ne permettent pas de conclure sur (la) les périodes les plus adéquates à l'apport d'azote. Mais à l'exception de Belep non fertilisé, on observe des dynamiques d'absorption d'azote de type sigmoïdal (**Figure 4**). L'accumulation semble être beaucoup plus rapide pour Belep que pour Oriental. Cependant, l'apport du tubercule semence n'ayant pas été pris en compte, il n'est pas possible d'en déduire une meilleure efficacité de prélèvement.

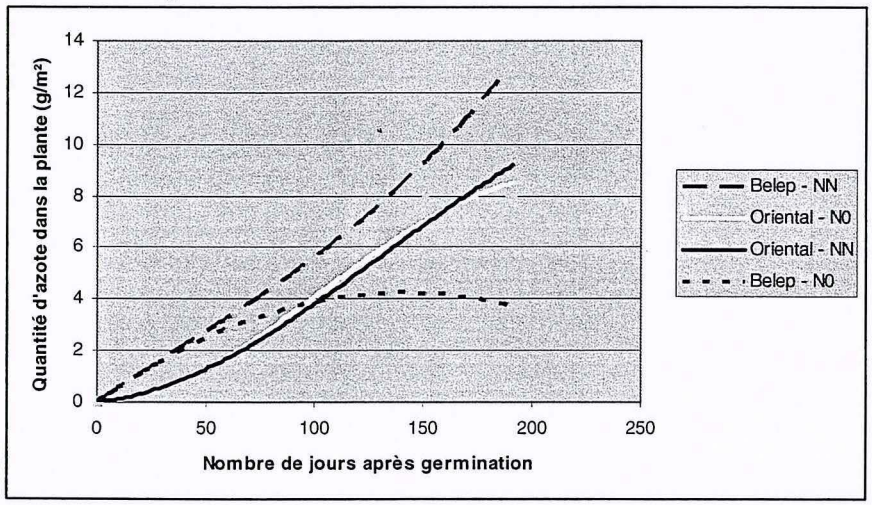


Figure 4 : Accumulation d'azote dans la plante au cours du temps.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Plus de trente ans après que Ferguson et Haynes (1971) aient déclarés « bien qu'il semble que le rendement de l'igname augmente avec l'application de fumure minérale, la réalité reste confuse », peu de choses ont changé. Avec de nombreux essais réalisés depuis 50 ans, l'approche empirique montre ses limites. La diversité des espèces et des systèmes de cultures à base d'igname ne permet pas d'uniformiser les recommandations. Le manque de

connaissance de la plante ne permet pas non plus de déduire des nombreux résultats obtenus, une ligne de conduite adaptée et adaptable.

La réponse à l'azote, bien que la plus fréquente, est loin d'être systématique. Il ne semble pas utile d'en appliquer de fortes doses. La réponse au potassium, plus erratique, est influencée par de nombreux paramètres, dont le génotype. Enfin, la réponse au phosphore reste rare. L'apport de nutriment par le tubercule semence et l'association racinaire à des mycorhizes vasculaires pourraient en être la cause. Cependant, la quantification du rôle joué par l'un et l'autre dans la nutrition de l'igname reste inconnue. En l'absence d'une meilleure compréhension des mécanismes de nutrition et des stratégies d'utilisation des nutriments par l'igname, il est illusoire, dans une optique d'amélioration de la production, de recommander des doses de fumure supérieures aux exportations prévues (surtout pour les éléments lessivables). La fertilisation doit tenir compte de la grande incertitude des rendements de la culture d'igname. Il ne faut pas apporter une fertilisation permettant d'obtenir des rendements records les bonnes années, mais au contraire, une fertilisation moyenne correspondant aux rendements que l'on peut atteindre fréquemment.

L'accent est rarement mis sur les différences variétales, pourtant bien réelles. Une meilleure compréhension de la croissance et du développement de différentes espèces et variétés d'igname est nécessaire avant de pouvoir effectuer des recommandations. L'analyse de production illustrée ici permet une approche générique de la formation du rendement de l'igname. L'influence variétale, la dormance, l'influence du tubercule semence, la compétition durant une grande partie du cycle entre feuilles et tubercules dans la répartition des assimilas et la présence de mycorhizes, sont autant de paramètres que ce type d'analyse peut prendre en compte. L'écophysiologie semble donc une voie prometteuse pour étudier une plante aussi « capricieuse » que l'igname.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACOSTA, -. S. C. E. and -. V. R. A. CEPEDA (1994). "Fertilizacion del name (*Dioscorea alata* L.) en suelos de Turipana y Carmen de Bolivar." Revista-ICA **29**(1): 39-49.

ADENIJI, M. O. (1998). Effects of different fertilizer combinations on tuber yield, storage and food qualities of two yams (*Dioscorea)* species. Ibadan, Univ. of Ibadan**:** 85 p.

ADP (1988). On Farm Adaptive Research report. Bendel State, ADP.

ADUAYI, E. A. and S. N. OKPON (1980). "Role of continuous nitrogen fertilization on nutrient composition of leaves sampled at various stage of growth and yield of yam (*Dioscorea rotundata*)." Soil Science and Plant Analysis **11**(3): 267-282.

AMON, B. O. E. (1962). Rep. First Meeting on Soil Fertility and Fertilizer Use in West Africa, FAO publication.

AMON, B. O. E. and S. A. ADETUNDJI (1969). Fertilizer work in Western Nigeria : Result 1960-1969. Ibadan, Ministry of Agriculture.

BAKER, E. F. I. (1964). Annual Report, 1962-64. Western Region, Nigeria, Min. Agric. Natural Ressources.

BAYOT, A. J. (1994). "Response of ube to inorganic and organic fertilizers grown with and without trellis." Philippine-Journal-of-Plant-Industry **54**(4): 81-90.

BEHURA, A. K. and D. SWAIN (1997). "A note on response of yam to different levels of nitrogen and potash." Orissa-Journal-of-Horticulture **25**(1): 99-100.

BIGOT, Y. (1977). Fertilisation, labour et espèce cultivée en situation de pluviosité incertaine du centre de Côte d'Ivoire. Synthèse des principaux résultats d'un test de différents systèmes culturaux de 1967 à 1974. L'agronomie Tropicale. Bouaké. **17:** 242-247.

CAGM (2003). L'igname, poto mitan des cultures vivrières, Manuel du planteur. Chambre d'Agriculture de la Guadeloupe et Martinique.

CAMPBELL, J. S., V. O. CHUKWUEKE, F. A. TERIBA and H. V. S. HO-A-SHU (1962). "Some physiological investigations into the white lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) II. Growth period and out-of-season production." Empire J. Exper. Agric. **30**(119): 232-238.

CHABALIER, P. (1980). Fertilisation chimique et organique. Bouake, IDESSA/DCV, Division d'agronomie: 33-37.

CHABALIER, P. (1982). Fertilisation chimique et organique. Bouake, IDESSA/DCV, Division d'agronomie: 28.

CHAPMAN, T. (1965). "Some investigations into factors limiting yields of the white lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) under Trinidad conditions." Trop. Agric. (Trinidad) **42**(2): 145-51.

CONSTANTIN, R. J., L. G. JONES and T. P. HERNANDEZ (1977). "Effects of potassium and phosphorous fertilization on quality of sweet potatoes." J. Amer. Soc. Hort. Sci. **102**(6): 779-781.

COURSEY, D. G., Ed. (1967). Yams. Tropical agriculture. London, Great Britain, Longmans, Green and CO Ltd, 48 Gosvenor Street, London.

DIBY, L. (2000). Contribution à l'intensification de la culture de l'igname dans la zone de savane humide du centre de la Côté d'Ivoire : cas de Djebonoua. Institu National Polytechnique Houphouet-Boigny: 44.

DINGAL, A. G. (1986). "Status of food reserve in planted sett in relation to fertilizer application in ubi." Radix **8**(1): 8-9.

DJOKOTO, R. K. and D. STEPHENS (1961). "Thirty long-term fertilizer experiments under continuous cropping in Ghana I. Crop yields and responses to fertilizers and manures." Empire Journ. of Exper. Agric **29**(114): 181-194.

DOUMBIA, S. (1996). Rapport d'achèvement du projet de développement rural, Dabakala/Katiola, volet de recherche appliquée (1988-1996): 24.

DUMONT, R. (1984a). La production de l'igname en Côte d'Ivoire, Situation actuelle, Problèmes rencontrés, Solutions à étudier, Acquis de la recherche, IRAT.

DUMONT, R. (1984b). Production de l'igname, note technique : fiche culturale, IDESSA/DCV: 25.

DUMONT, R. (1985). Programme Igname, Rapport analytique de la campagne 1984. Bouaké, CIRAD/IDESSA.

DUMONT, R. (1988). Programme Igname, Rapport analytique de la campagne 1986. Bouaké, IDESSA/CIRAD.

DUMONT, R. and G. TOKPA (1989). Rapport d'exécution de la convention NOVALIM, Campagne 1988. Bouake CI, IDESSA: 9-31.

EKPETE, D. M. (1976). "Fertilizer responses under mixed cropping in Nsukka, Nigeria." East-African-Agricultural-and-Forestry-Journal **42**(1): 18-27.

ENWEZOR, W. O., A. C. OHIRI, E. E. OPUWARIBE and E. J. UDO (1988). A review of fertilizer use on crops in south-eastern zone of Nigeria. Fertilizer procurement and distribution division of federal ministry of agriculture and water ressources and rural development. Lagos, Bombay publishers: 60-61.

ETTIEN, D. J. B. (2000). Rapport d'activité 2000, Cultures vivrières intensives : igname, FISDES, Université de Cocody - CSRS: 21.

EVANGELIO, F. A. and M. A. QUEVEDO (2002). "Effect of fertilizer levels on aerial and subterranean tubers yield of VU-2 (*Dioscorea alata* L.)." Philippine-Journal-of-Crop-Science **27**(Supplement no. 1, Annual Scientific Conference of the Crop Science Society of the Philippines. Tagbilaran City, Bohol Apr): 14.

FERGUSON, T. U. (1969). Mineral and calorie content of yam tubers. Trinidad, Annual repport 1968-1969, Faculty of Agr., Univ. West Indies.
FERGUSON, T. U. (1973). The effect of sett characteristics and spacing on growth, development and yield of yams (Dioscorea spp). Department of biological sciences. West Indies, The University of the west Indies St Augustine: 4-220.
FERGUSON, T. U. and P. H. HAYNES (1969). Growth and development patterns of Dioscorea esculenta et D. trifida. Trinidad, Annual report 1968-1969, Fac. of Agric., University of West Indies.
FERGUSON, T. U. and P. H. HAYNES (1971). The response of yam (*Diocorea* spp.) to nitrogen, phosphorus, potassium and organic fertilizers. Proc. 2nd Int. symp. Trop. Root Crops, Hawaï.
FERGUSON, T. U., P. H. HAYNES and J. A. SPENCE (1980). "Distribution of dry matter and mineral nutrients in tubers of two cultivars of *Dioscorea alata* L." Trop. Agric. (Trinidad) **57**(1): 61-7.
FUJIYAMA, H. and T. NAGAI (1985). "The investigation of the actual conditions of fertilizer utilization by major crops cultivated in sand dune soil. I. Chinese yam." Bulletin-of-the-Faculty-of-Agriculture,-Tottori-University **37**: 20-25.
GAZTAMBIDE, S. and H. R. CIBES (1975). "Nutritional deficiencies of Yams (*Dioscorea* spp.) and related effects on yield and leaf composition." Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico **59**(4): 264-273.
GIGOU, J., P. MARNOTTE, P. VERNIER, B. SAUPHANOR, M. VALES and R. DUMONT (1987). Expérimentation commune sur les cultures vivrières, Rapport analytique 1986. Bouaké, CV-IDDESSA: 31-73.
GIGOU, J. and S. TRAORE (1987a). Fertilisation chimique et organique, Rapport analytique 1985. Bouaké, IDESSA: 14-48.
GIGOU, J. and S. TRAORE (1987b). Fertilisation chimique et organique, Rapport analytique 1986. Bouaké, IDESSA: 26-56.
GOODING, E. G. B. (1971). The production of yams in Barbados. Tropical root and tuber crops tomorrow, Honolulu Hawaii USA: University of Hawaii.
GOODING, E. G. B. and R. M. HOAD (1967). Problems of yam cultivation in Barbados. ISTRC, University of the West Indies, St. Augustine, Trinidad.
GURNAH, A. M. (1974). "Effects of spacing, sett weight and fertilizers on yield and yield components in yams." Expl Agric. **10**: 17-22.
IIDA, T. and T. KATO (2002). "Effects of seed tuber weight, nitrogen and planting time on the growth of a new Japanese Yam (*Dioscorea japonica* Thunb.) variety 'Yumetororo'." Research-Bulletin-of-the-Aichi-ken-Agricultural-Research-Center **34**: 85-90.
IITA (1976). Annual Report. Ibadan, IITA: 86-7.
IMAS, P. and S. K. BANSAL (1999). Potassium and integrateted nutrient management in potato. Global conference on potato, India.
IRIZARRY, H., R. GOENAGA and U. CHARDON (1995). "Nutrient uptake and dry matter yield in the 'gunung' yam (*D. alata*) grown on an Ultisol without vine support." Journal of Puerto Rico **79**: 121-30.
IRIZARRY, H. and E. RIVERA (1985). "Nutrient uptake and dry matter production by intensively managed yams grow in a Ultisol." The journal of Agriculture of the University of Puerto Rico **LXIX**(1): 1-9.
IRVING, H. (1956). "Fertilizer experiments with yams in Eastern Nigeria, 1947-1951." Trop. Agric. Trin. **33**(1): 67-78.
JANINE, D. (1985). Fertilisation de l'igname sur sol de basse Côte d'Ivoire: 102.

Jansson, S. L. (1979). Potassium requirements of root crops. International Potash Institute: Potassium research review and trends Proceedings of the 11th Congress of the International Potash Institute, 1978., Bern Switzerland: International Potash Institute.

JIMENEZ, J. and W. RODRIGUEZ (1992). "Efecto de poblacion y fertilizacion nitrogenada sobre la produccion y crecimiento del yampi (*Dioscorea trifida*). Effect of population and nitrogenous fertilization on the production and growth of yam (*Dioscorea trifidia*)." Agronomia-Costarricense **16**(2): 271-278.

KABEERATHUMMA, S. (1999). World Fertilizer Use Manual, IFA. **1999**.

KANG, B. T. and J. E. WILSON (1979). Effect of heap size and fertilizer application on yam (*Dioscorea rotundata*) in southern Nigeria. Vth International symposium on tropical root and tuber crops, Los Banos, Laguna, Philippines.

KANG, B. T. and J. E. WILSON (1981). "Effect of mound size and fertilizer on white Guinea yam (*Dioscorea rotundata*) in southern Nigeria." Plant and soil **61**(3): 319-327.

KAYODE, G. O. (1985). "Effects of NPK fertilizer on tuber yield, starch content and dry matter accumulation of white guinea yam (*Dioscorea rotundata*) in a forest alfisol of south western Nigeria." Expl Agric. **21**: 389-393.

KHAIRUDDIN, A. and R. S. SIMATUPANG (1996). Effect of NPK fertilizers on alabio tuber on the shallow swampy area. Pengaruh pemupukan NPK pada ubi alabio di lahan rawa lebak dangkal. Proceedings of the seminar on legumes and tuber crops research results in 1995, Malang (Indonesia).

KHAN, A. A. and S. H. ZAIDI (1989). "Determination of optimum period of growth, suitable season of planting and effect of fertilizer on the yield of rhizomes of *Dioscorea deltoidea* Wall. at Kuza-Gali." Pakistan-Journal-of-Forestry **39**(3): 147-152.

KHAN, A. A., S. H. ZAIDI and A. ZAINUL (1978). "Studies on the optimum period of growth, effect of soil working and fertilizer application on the yield of *Dioscorea deltoidea* rhizomes at Sharan (Kaghan Valley)." Pakistan-Journal-of-Forestry **28**(3): 166-168.

KOLI, S. E. (1973). "The response of yam (*Dioscorea rotundata*) to fertilizer application in Northern Ghana." J. Agric. Sci **80**: 245-249.

KPEGLO, K. D., G. O. OBIGBESAN and J. E. WILSON (1981). Yield and shelf-life of white yam as influenced by fertilizer. Tropical root crops: research strategies for the 1980s, Ibadan, IITA.

LE BUANEC, B. (1972). Absorption et exportation des éléments majeurs par l'igname. Bouake, GERDAT - IRAT: 7.

LIU, S. Y. (1989). "Cultivation techniques for enhancing productivity and processing quality of yam (*Dioscorea alata* L.) Coconut-Lisbon." Journal-of-Agricultural-Research-of-China **38**(3): 312-325.

LYONGA, S. N. (1980). Aspects économiques de la culture de l'igname au Cameroun. Plantes-racines tropicales : stratégies de recherches pour les années 1980, compte rendu du 1er symposium triennal de la société internationale pour les plantes-racines tropicales (direction Afrique), Ibadan, Nigeria.

LYONGA, S. N., A. A. FAYEMI and A. A. AGBOOLA (1973). Agronomic studies on edible yam in the grassland plateau region of the united republic of Cameroon. Proccedings of the 3rd Int. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigeria.

MACEDO, L. d.-S. and E. S. d. SANTOS (1998). "Estudo da frequencia de irrigacao, densidade de plantas e niveis de nitrogenio na cultura do inhame. Study of the effects of irrigation frequency, plant density and nitrogen rates on yams." Revista-Brasileira-de-Engenharia-Agricola-e-Ambiental **2**(1): 37-41.

MANN, W. S. (1963). Fertilizer use in Eastern Nigeria. Tech. Bull. No5. Eastern Nigeria, Ministry of agriculture.

MARTIN, F. W. (1972). Yam production methods. Washington, USDA.
MARTIN, F. W. (1974). Tropical yams and their potential, Part 3 : *Dioscorea alata.* Washington, USDA: 39.
MARTIN, F. W. and S. SADIK (1977). Tropical yams and their potential : Part 4. *Dioscorea rotundata* and *Dioscorea cayenensis.* Agricultural Handbook. Washington, USDA. **52.**
MOHANKUMAR, B., S. KABEERATHUMMA and P. G. NAIR (1984). "Soil fertility management of tuber crops." Indian-Farming **33**(12): 35-37.
NANDI, R. P. and S. K. CHATTERJEE (1992). "Improvement of tuberisation in medicinally important *Dioscorea* and *Costus.*" Acta-Horticulturae **306**: 346-352.
NGONG-NASSAH, E., S. N. LYONGA and J. AYUK-TAKEM (1980). How to grow yams for better yields. Bambui, Cameroun, IRA.
NWINYI, S. C. O. (1983a). Epoque optimale pour la fertilisation de *Dioscorea rotundata*/Optimal time for fertilization of *Dioscorea rotundata*. Tropical Root Crops : production and uses in Africa, proceedings of the second triennal symposium of the ISTRC-AB, Douala, Cameroon.
NWINYI, S. C. O. (1983b). Optimal time for fertilization of *Dioscorea rotundata*. Tropical Root Crops : production and uses in Africa, proceedings of the second triennal symposium of the ISTRC-AB, Douala, Cameroon.
NYE, P. H. (1954). "Fertilizer responses in the Gold coast in relation to time and method of application." Empire J. Exper. Agric. **22**(86): 101-111.
OBIGBESAN, G. O. "The influence of potassium nutrition on the yield and chemical composition of some root and tuber crops." 440-6.
OBIGBESAN, G. O. (1981). Nutrient requirements of yams (*Dioscorea Species*). Agricultural Research Bulletin. Ibadan. **2:** 20.
OBIGBESAN, G. O. and A. A. AGBOOLA (1978). "Uptake and distribution of nutrients by yams (*Dioscorea* spp.) in Western Nigeria." Expl. Agric. **14**: 349-355.
OBIGBESAN, G. O., A. A. AGBOOLA and A. A. FAYEMI (1981). The Nigerian Agricultural Journal **16**(1).
OBIGBESAN, G. O., A. A. AGBOOLA and A. A. A. FAYEMI (1976). Effect of potassium on tuber yield and nutrient uptake of yams. Proceedings of 4th symposium of the ISTRC, Cali, Colombie.
OHIRI, A. C. (1990). Fertilizer practices on root and tuber crops in Nigeria. Proc. Of 2nd National Fertilizer Workshop, Abuja, Boma Entreprises (Nig) Ltd, Ibadan.
OHIRI, A. C. (1995). Soil physical and chemical conditions favourable for yam (*Dioscorea* species) growth and tuber development in Nigeria. Umudike, NRCRI: 231-242.
OHIRI, A. C. and G. O. CHUKWU (1993). N. P. and K. Calibration in relation to ware yam production on ultisols. Umudike, Annual Report of the NRCRI.
OJO, I. O. (1969). Trainees project in Yam production. Ibadan, Nigeria, Ministry of agriculture and natural ressources.
OKWUOWULU, P. A. (1995). "Yield response of edible yam (*Dioscorea* spp.) to time of fertilizer application and age at harvest in an ultisol in the humid zone of southeastern Nigeria." African Journal of Root and Tuber Crops (AJRTC) **1**(1): 6-10.
ONWUEME, I. C. (1978). The tropical tuber crop : yams, cassava, sweet potato, cocoyams. New York.
ONWUEME, I. C. and W. B. CHARLES (1994). Tropical root and tuber crops : production, perspectives and future prospects. Rome, FAO: 228.
OYETUNJI, O. J., I. J. EKANAYAKE and O. OSONUBI (2003). "The influence of arbuscular mycorrhizae fungus, mulch and fertiliser application on the yield of yams in an agroforestry system in southwestern Nigeria." Muarik-Bulletin **6**: 75-82.

PUREA, M. and T. MATAORA (1996). Mineral nutrition of root crops in Cook Islands. Proceedings of a workshop, Nuku' alofa, Kingdom of Tonga, Canberra Australia: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).

RAO, M. M. and C. GEORGE (1987). Evaluation of yam and yam-based systems in St Lucia. 2nd Caribbean Regional Workshop on Tropical root crops, St. Vincent and The Grenadines.

RAO, M. M., C. GEORGE and B. CLARKE (1989). Increasing the production of yam in the eastern caribbean : a review of research under FSR/D project. Kingstown, St. Vincent and The Grenadines, CARDI: 20.

RISHI, A. K., M. K. BHAN, P. L. DHAR and A. NASIR (1994). "Effect of different combinations of N, P, and K on the growth of *Dioscorea deltoidea* Hook." Indian-Journal-of-Forestry **17**(1): 53-55.

SAHA, P. K. and S. K. CHATTERJEE (1991). Response of Dioscorea floribunda Mart. & Gall. to different levels of nitrogen with and without lime in the hills of Darjeeling. Recent advances in medicinal, aromatic and spice crops, International conference, New Delhi, India, Today & Tomorrow's Printers & Publishers.

SANTOS, E. S. d. and L. d.-S. MACEDO (1998). "Manejo da irrigacao, densidade populacional e adubacao mineral para a cultura do inhame. Irrigation management, plant density and mineral fertilizer application for yam cultivation." Revista-Brasileira-de-Engenharia-Agricola-e-Ambiental **2**(1): 32-36.

SHYU, Y. T. and H. H. CHENG (1978). "Effects of phosphorus and potassium levels and plant spacing on the yield and protein content of *Dioscorea alata* L." Journal-of-Agricultural-Research-of-China **27**(4): 315-324.

SINGH, D. V., A. SINGH, S. N. SHARMA, R. MOHAN and R. L. YADAV (1981). "Effect of NPK fertilization on tuber yield of 2-year crop of *Dioscorea floribunda* in subtropical plains of India." Indian-Drugs **18**(10): 343-345.

SINGH, D. V., R. L. YADAV, M. ANWAR and M. M. GUPTA (1985). "Spacing and nutritional (NPK) requirement of medicinal yam (*Dioscorea floribunda* Mart & Gal)." Indian-Drugs **22**(8): 407-409.

SINGH, K. D., R. C. MANDAL, S. B. MAINI and M. L. MAGCON (1973). "Influence of nitrogen and potash fertilization on tuber yield and quality of *Dioscorea esculenta*." Indian Journal of Agronomy **18**(1): 17-21.

SOBULO, R. A. (1972a). "Studies on white Yam (*Dioscorea rotundata*) II- Changes in nutrient content with age." Expl. Agric. **8**: 107-115.

SOBULO, R. A. (1972b). "Studies on white yam (Dioscorea rotundata) III. Foliar analysis for Nitrogen Nutrition." Expl Agric. **8**: 271-279.

SOBULO, R. A. (1972c). "Studies on white Yam (*Dioscorea rotundata*). I- Growth analysis." Expl. Agric. **8**: 99-106.

SORO, D., D. DAO, R. CARSKY, R. ASIEDU, T. B. TRA, A. ASSA and O. GIRARDIN (2001). Amélioration de la production de l'igname a travers la fertilisation minérale en zone de savane de Côte d'Ivoire. Atelier national sur le développement durable de la production et de la consommation de l'igname en Côte d'Ivoire, A584.

SORO, D., D. DAO, R. J. CARSKY, R. ASIEDU, A. ASSA and O. GIRARDIN (2003). Improving yam production by mineral fertilisation in the savanna zone of Cote d'Ivoire. Savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face a de nouveaux défis, Garoua, Cameroun, Montpellier France: La Librairie du Cirad.

SOTOMAYOR-RAMIREZ, D., A. GONZALEZ-VELEZ and E. ROMAN-PAOLI (2003). "Yam (*Dioscorea* spp.) response to fertilization in soils of the semiarid southern coast of Puerto Rico." The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico **87**(3-4): 91-103.

TRECHE, S. (1989). Potentialités nutritionnelles des ignames (*Dioscorea spp.*) cultivées au Cameroun. ORSTOM, Etudes et Thèses. Paris, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II. **I:** 224.

TRECHE, S. and P. GUION (1986). "Influence d'apports modérés d'engrais azoté sur la valeur nutritionnelle de tubercules de *Dioscorea rotundata.*" Revue Science et Technique, (Sci. Santé) **4-5**: 77-92.

VANDER ZAAG, P. (1978). The phosphorus requirements of root crops. University of Hawaii. PhD Thesis**:** 140.

VANDER ZAAG, P., R. L. FOX, P. K. KWAKYE and G. O. OBIGBESAN (1980). "The phosphorus requirements of yams (*Dioscorea* spp.)." Trop. Agric. Trin. **57**(2): 97-106.

WALWORTH, J. L., R. G. GAVLAK and J. E. MUNIZ (1990). Effects of potassium source and secondary nutrients on potato yield and quality in southcentral Alaska. Alaka.

WILSON, L. A. (1970). Tuberization in sweet potato (*Ipomea batatas* L. Lam). Sweet potato, Proc. First Intl Symp. on Sweet Potato, Taiwan, AVRDC.

YEBOUA, K. and G. GODO (1990). Système d'assolement - rotation en milieu paysan dans le Sud-Est Ivoirien (Bonoua-Adiake): la production de l'igname. Abidjan, IIRSDA Agronomie**:** 34-38.

ZAIDI, S. H. and A. A. KHAN (1990). "Experimental cultivation of *Dioscorea deltoidea* Wall. at Kuza-Gali, Galies Forest Division." Pakistan-Journal-of-Forestry **40**(4): 289-292.